

АКАДЕМИЯ НАУК РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН
ОТДЕЛЕНИЕ АГРО- И БИОТЕХНОЛОГИЙ
ФГБОУ ВО «БАШКИРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
ФГБУ «БАШКИРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ЗАПОВЕДНИК»
ФГБУ «ЮЖНО-УРАЛЬСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ЗАПОВЕДНИК»
ФГБУ «ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ЗАПОВЕДНИК «ШУЛЬГАН-ТАШ»
ФГБОУ ВО «СИБАЙСКИЙ ИНСТИТУТ
БАШКИРСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА»

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ РЕДКИХ И РЕСУРСНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ НА ОХРАНЯЕМЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН

Под редакцией М. М. Ишмуратовой

Уфа
«Башкирская энциклопедия»
2020

УДК 502.4
ББК 28.5
М54

*Издание осуществлено при содействии Фонда поддержки
научных исследований АН РБ*

Рецензенты:

*С. А. Овеснов, доктор биологических наук, профессор,
В. А. Чадаева, доктор биологических наук*

М54

Методика изучения популяций редких и ресурсных видов растений на охраняемых природных территориях Республики Башкортостан / кол. авт. ; под ред. М. М. Ишмуратовой. – Уфа : Башк. энцикл., 2020. – 276 с. ISBN 978-5-88185-475-1

В монографии представлены результаты комплексных исследований (распространение, экология, фитоценология, фенология, онтогенез, изменчивость, стратегии жизни, мониторинг, оценка состояния) популяций некоторых видов растений Башкирского государственного природного заповедника, Южно-Уральского государственного заповедника, государственного заповедника «Шульган-Таш», выполненных по единым методикам. Книга рассчитана на широкий круг ботаников и специалистов в области охраны природы.

**УДК 502.4
ББК 28.5**

ISBN 978-5-88185-475-1

© Ишмуратова М. М., Барлыбаева М. Ш.,
Ишбирдин А. Р., Суюндуков И. В.,
Сайфуллина Н. М., Набиуллин М. И.,
Горичев Ю. П., Кильдиярова Г. Н., 2020
© «Башкирская энциклопедия», 2020

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	7
Глава 1. Изучение распространения видов (<i>Ишмуратова М.М., Барлыбаева М.Ш.</i>)	8
Глава 2. Уточнение таксономического статуса исследуемых видов. Систематический анализ	11
2.1. Уточнение таксономического статуса видов рода <i>Valeriana</i> на территории Башкирского заповедника (<i>Ишмуратова М.М.</i>).....	11
2.2. Уточнение таксономического статуса видов рода <i>Tulipa</i> на территории Южно-Уральского заповедника (<i>Барлыбаева М.Ш., Ишмуратова М.М.</i>).....	13
2.3. Систематический состав, ботанико-географический анализ таксонов сем. Orchidaceae на территориях ООПТ РБ (<i>Барлыбаева М.Ш., Набиуллин М.И., Кильдиярова Г.Н., Ишмуратова М.М.</i>).....	19
Глава 3. Изучение фенологических ритмов развития растений	27
3.1. Методика закладки фенологического маршрута, функционирование фенологического маршрута, требования к работе наблюдателя (<i>Сайфуллина Н.М.</i>).....	28
3.2. Методика изучения фенологии растительных сообществ и отдельных видов растений, выявления фенологических фаз (<i>Сайфуллина Н.М., Ишмуратова М.М.</i>).....	30
3.3. Фитофенологические наблюдения по разделу «Календарь природы» программы «Летописи природы» заповедника «Шульган-Таш» (<i>Сайфуллина Н.М.</i>).....	32
3.4. Сезонный ритм развития и статистический анализ фенологических дат некоторых видов сем. Orchidaceae на территории Башкирского заповедника (<i>Ишмуратова М.М., Набиуллин М.И.</i>).....	39
3.5. Сезонный ритм развития и статистический анализ фенологических дат некоторых видов рода <i>Valeriana</i> на территориях заповедников «Башкирский», «Южно-Уральский» и «Шульган-Таш» (<i>Ишмуратова М.М., Набиуллин М.И., Барлыбаева М.Ш., Горичев Ю.П., Сайфуллина Н.М., Ишбирдин А.Р.</i>).....	46
Глава 4. Изучение антропоэкологии и консортивных связей (<i>Ишмуратова М.М., Ишбирдин А.Р., Набиуллин М.И., Суюндуков И.В.</i>).....	52
Глава 5. Методы и методики работы с семенами. Жизнеспособность семян. Семенная продуктивность (<i>Ишмуратова М.М.</i>).....	62

5.1. Методы и методики работы с семенами	62
5.1.1. Сбор семян в полевых условиях	62
5.1.2. Условия хранения семян	63
5.1.3. Морфологическое описание диаспор (семян и плодов)	64
5.1.4. Разделение семян по фракциям	64
5.1.5. Цвет семян	64
5.1.6. Определение семенной продуктивности	65
5.1.7. Определение семенной продуктивности у мелкосемянных растений с применением программы ImageJ	65
5.1.8. Оценка качества семян	66
5.1.8.1. Определение лабораторной всхожести	66
5.1.8.2. Определение полевой (грунтовой) всхожести	67
5.1.8.3. Определение жизнеспособности погребенных семян	68
5.1.9. Типы покоя семян	68
5.1.10. Предпосевная обработка семян	69
5.1.11. Группы растений по способности сохранять семенами всхожесть	69
5.1.12. Группы растений по способности образовывать почвенные банки семян	70
5.2. Изучение типа покоя, жизнеспособности свежесобранных и погребенных семян <i>Valeriana wolgensis</i> на территории Башкирского заповедника	70
Глава 6. Фитоценологические исследования (Суюндуков И.В., Ишбирдин А.Р.)	73
6.1. Выполнение геоботанических описаний. Синтаксономическая обработка описаний растительных сообществ (Суюндуков И.В.)	73
6.2. Фитоценологические характеристики видов сем. Orchidaceae на территории ООПТ РБ (Барлыбаева М.Ш., Набиуллин М.И., Суюндуков И.В., Ишбирдин А.Р.)	80
6.3. Фитоценологические характеристики видов сем. Valerianaceae на территориях ООПТ РБ (Ишмуратова М.М., Ишбирдин А.Р.)	85
Глава 7. Изучение экологических характеристик местообитаний. Определение экологического ареала вида (Суюндуков И.В., Ишбирдин А.Р.)	89
7.1. Экологические характеристики видов сем. Orchidaceae на территории Башкирского заповедника (Набиуллин М.И., Ишбирдин А.Р.)	95
7.2. Экологические характеристики видов сем. Orchidaceae на территории Южно-Уральского заповедника (Барлыбаева М.Ш.)	100
7.3. Экологические характеристики <i>Valeriana wolgensis</i> на территории Южно-Уральского заповедника (Ишмуратова М.М., Ишбирдин А.Р.)	101
Глава 8. Изучение антрополерантности видов (Суюндуков И.В., Ишбирдин А.Р.)	106

8.1. Антропотолерантность редких видов на территории Башкирского заповедника (<i>Набиуллин М.И., Ишибирдин А.Р.</i>)	108
8.2. Антропотолерантность редких видов на территории Южно-Уральского заповедника (<i>Барлыбаева М.Ш.</i>).....	114
8.3. Антропотолерантность видов сем. <i>Orchidaceae</i> на Южном Урале и особенности их биологии (<i>Суюндуков И.В.</i>)	117
Глава 9. Периодизация онтогенеза, выделение возрастных групп, изменчивость признаков в онтогенезе (<i>Ишмуратова М.М.</i>).....	122
9.1. Онтогенез некоторых видов рода <i>Cypripedium</i>	127
9.2. Изменчивость морфологических признаков в онтогенезе. Онтогенетические тактики	134
Глава 10. Мониторинговые исследования	138
10.1. Выбор счетной единицы, пространственная структура популяции и метод картирования (<i>Ишмуратова М.М.</i>)	140
10.2. Демографические характеристики и возрастная структура популяции (<i>Ишмуратова М.М.</i>).....	143
10.2.1. Демографические характеристики ценопопуляции <i>Cephalanthera rubra</i> на территории Южно-Уральского заповедника (<i>Барлыбаева М.Ш.</i>)	143
10.2.2. Демографические характеристики ценопопуляций видов сем. <i>Orchidaceae</i> на территории заповедника «Шульган-Таш» (<i>Кильдиярова Г.Н.</i>)	145
10.2.3. Демографические характеристики ценопопуляций видов рода <i>Valeriana</i> на территории заповедника «Шульган-Таш» (<i>Ишмуратова М.М., Ишибирдин А.Р.</i>)	150
10.2.4. Демографические характеристики ценопопуляции <i>Valeriana wolgensis</i> на территории Башкирского заповедника (<i>Ишмуратова М.М.</i>)	153
10.2.5. Демографические характеристики ценопопуляций <i>Valeriana wolgensis</i> на территории Южно-Уральского заповедника (<i>Ишмуратова М.М.</i>)	154
10.3. Подходы к оценке состояния ценопопуляций при мониторинговых исследованиях (<i>Ишмуратова М.М., Ишибирдин А.Р.</i>).....	157
10.3.1. Методы оценки состояния ценопопуляций на основе демографических показателей (<i>Ишмуратова М.М., Ишибирдин А.Р.</i>).....	158
10.3.1.1. Оценка состояния ценопопуляций <i>Valeriana wolgensis</i> по демографическим показателям на территории Южно-Уральского заповедника (<i>Ишмуратова М.М., Ишибирдин А.Р.</i>)	159
10.3.1.2. Оценка состояния ценопопуляций <i>Dianthus acicularis</i> по демографическим показателям на территории Башкирского заповедника (<i>Ишмуратова М.М., Ишибирдин А.Р.</i>)	162

10.3.2. Методы оценки состояния ценопопуляций на основе виталитетного подхода (<i>Ишмуратова М.М., Ишибирдин А.Р.</i>).....	169
10.3.2.1 Оценка жизненности и виталитетного типа ценопопуляций <i>Valeriana wolgensis</i> на территории Южно-Уральского заповедника (<i>Ишмуратова М.М., Ишибирдин А.Р.</i>).....	172
10.3.2.2. Оценка жизненности и виталитетного типа ценопопуляций <i>Dianthus acicularis</i> на территории Башкирского заповедника (<i>Ишмуратова М.М., Ишибирдин А.Р.</i>)	175
10.4. Мониторинг состояния ценопопуляции <i>Tulipa riparia</i> на территории Южно-Уральского заповедника (<i>Барлыбаева М.Ш., Ишмуратова М.М.</i>).....	177
10.5. Мониторинг состояния ценопопуляции <i>Epiractis palustris</i> на территории заповедника «Шульган-Таш» (<i>Кильдиярова Г.Н., Ишмуратова М.М.</i>).....	187
10.6. Мониторинг состояния ценопопуляции <i>Cephalanthera rubra</i> на территории Башкирского заповедника (<i>Ишибирдин А.Р., Ишмуратова М.М.</i>).....	192
Глава 11. Изучение стратегий жизни видов	205
11.1. Организменные и популяционные стратегии (<i>Суюндуков И.В., Ишибирдин А.Р., Ишмуратова М.М.</i>).....	206
11.1.1. Стратегии жизни некоторых видов сем. Orchidaceae на территории Башкирского заповедника (<i>Набиуллин М.И., Ишмуратова М.М., Ишибирдин А.Р.</i>)	208
11.1.2. Стратегии жизни некоторых видов сем. Orchidaceae на территории Южно-Уральского заповедника (<i>Барлыбаева М.Ш., Ишмуратова М.М.</i>).....	214
11.2. Репродуктивные стратегии некоторых видов сем. Orchidaceae (<i>Суюндуков И.В., Ишмуратова М.М.</i>).....	217
Глава 12. Вопросы охраны и прогноз состояния ценопопуляций редких видов на ООПТ (<i>Ишмуратова М.М., Барлыбаева М.Ш., Набиуллин М.И., Ишибирдин А.Р.</i>).....	221
12.1. Оценка состояния ценопопуляций некоторых видов орхидных и эффективность охраны на территории Башкирского заповедника (<i>Ишмуратова М.М., Набиуллин М.И., Ишибирдин А.Р.</i>).....	221
12.2. Прогноз состояния ценопопуляций редких видов на ООПТ (<i>Барлыбаева М.Ш., Ишмуратова М.М., Ишибирдин А.Р.</i>)	225
Заключение	233
Литература	235
Приложения (<i>Сайфуллина Н.М.</i>).....	264
Понятия и термины	268

Введение

В «Стратегии сохранения редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных, растений и грибов» [2004, 2014] два крупных блока. Первый из них связан с разработкой региональных стратегий сохранения биоразнообразия, компонентами которых являются выбор объектов охраны и создание Красных книг. Второй блок связан с разработкой видовых стратегий охраны, базирующихся на глубоком изучении биологии и стратегии жизни охраняемых видов, на выборе подходов, методов и способов их сохранения.

Одним из основных направлений в реализации стратегии охраны редких видов растений на особо охраняемых природных территориях стали мониторинговые исследования. Обобщение результатов многолетних исследований и внедрение новых подходов и методик в изучение популяций растений позволили выявить закономерности популяционного уровня жизни растений.

На территориях трех заповедников Республики Башкортостан: Башкирского заповедника, Южно-Уральского заповедника, заповедника «Шульган-Таш» около двадцати лет нами ведутся исследования с редкими и ресурсными видами растений.

Проведенные по единым методикам исследования с редкими и исчезающими, ресурсными видами растений позволяют формировать единый банк данных и разрабатывать биологические принципы и способы их сохранения.

Глава 1

Изучение распространения видов

Изучение состава и распространения редких видов на особо охраняемых природных территориях (ООПТ) и на сопредельных с ними территориях является первым и важным этапом исследования их биоразнообразия. Местонахождения видов выявляются при маршрутных исследованиях в кварталах. Информация о местонахождениях видов вносится в карточки учета. В карточках указываются следующие данные: местонахождение вида, численность особей, пол (для многодомных растений), возрастной спектр, номер квартала, обхода, дата проведения исследования, тип растительности, погодные характеристики и многие другие данные (табл. 1.1). Желательно местонахождение вида фиксировать с помощью навигационных приборов.

Таблица 1.1

Карточки разового наблюдения заповедника (пример)

КАРТОЧКА РАЗОВОГО НАБЛЮДЕНИЯ ЗАПОВЕДНИК ЮЖНО-УРАЛЬСКИЙ			
Вид: Ятрышник мужской	Число: более 100 цветущих особей пол: возрастной спектр:	№ обхода квартал: 108 урочище: хр. М. Ямантау	год: 2019 дата: 05.06 время: 11:30
Рельеф	склон (20–30°) хр. М. Ямантау		гл. снега _____см
Растительность	подгольцово манжетково-разнотравный луг с рябиновым редколесьем		
Погода	переменно облачная		
Что наблюдалось: Провели учет численности ятрышника мужского в период массового цветения.			
Наблюдатель	Магасумова Л.М., Алибаева А.М., Барлыбаева М.Ш.		

На основе этих сведений составляется карта распространения исследуемых видов на территории ООПТ.

Нами исследовано распространение видов сем. *Orchidaceae* на территориях государственных природных заповедников «Южно-Уральский» (ЮУГПЗ) (рис. 1.1) и «Башкирский» (БГПЗ) (рис. 1.2).

Установлено, что на территориях заповедников виды сем. *Orchidaceae* встречаются неравномерно. Бóльшее число местонахождений орхидных выявлено вблизи населенных пунктов (в ЮУГПЗ это его юго-западная часть), что связано с высоким ландшафтным разнообразием выбранных для поселения мест. Кроме того, вблизи населенных пунктов, где есть умеренное антропогенное воздействие, складываются благоприятные условия для самоподдержания популяций многих видов орхидных.

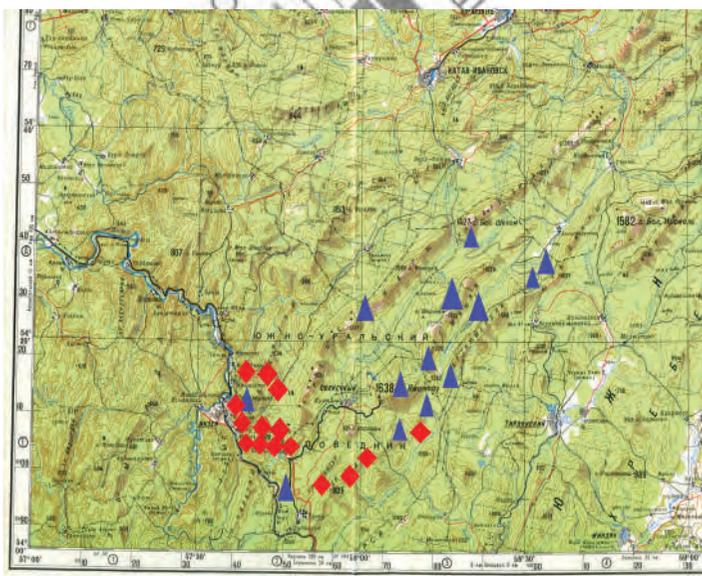


Рис. 1.1. Распространение видов сем. *Orchidaceae* на территории ЮУГПЗ

Примечание.  – местонахождения видов по данным М.Ш. Барлыбаевой (2016);
–  местонахождения видов по данным А.А. Мулдашева и соавт. (2008).

Виды сем. Orchidaceae в большинстве случаев проявляют патиентную компоненту в стратегии жизни и не могут конкурировать с другими видами в растительных сообществах. Умеренное антропогенное воздействие в виде вытаптывания и сенокосения снимает негативный эффект (для орхидных) межвидовых взаимодействий. Отсутствие интенсивных антропогенных воздействий на популяции редких видов на территориях заповедников позволяет им находиться в устойчивом состоянии [Набиуллин, 2008; Ишмурагова и др., 2010, 2019 а,б; Барлыбаева и др., 2018 а, б и др.] (гл. 12).

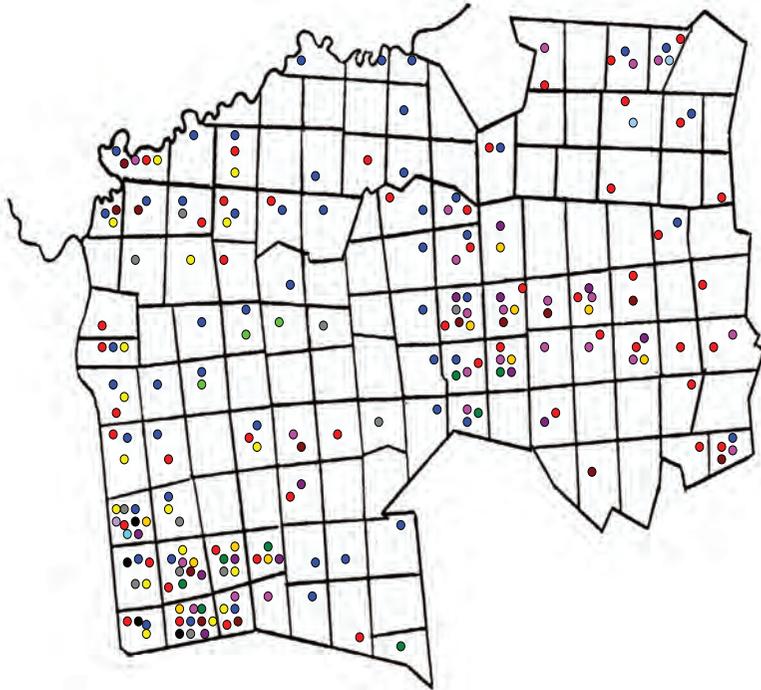


Рис. 1.2. Распространение видов сем. Orchidaceae на территории БГИЗ

На особо охраняемых природных территориях, по сравнению с сопредельными неохраняемыми территориями, состояние ценопопуляций редких видов в целом лучше (гл. 12).

Глава 2

Уточнение таксономического статуса исследуемых видов. Систематический анализ

Уточнение таксономического статуса вида необходимо для инвентаризации редких видов на конкретной территории и оценки природоохранного значения таксонов. Для уточнения таксономического статуса к настоящему времени нами используется широкий спектр традиционных (морфологические признаки) и дополнительных признаков, включающих особенности анатомии вегетативных и репродуктивных органов, кариологии, химического состава (биологически активные вещества), онтогенеза, репродуктивной биологии, популяционно-демографических показателей, экологии, фитоценологии и фенологии исследуемых видов.

2.1. Уточнение таксономического статуса видов рода *Valeriana* на территории Башкирского заповедника

В качестве дополнительных таксономических признаков для дифференциации близкородственных видов рода *Valeriana* нами использованы эколого-фитоценологические и фенологические характеристики видов (сроки вегетации, цветения и плодоношения), соотношение возрастных групп в ценопопуляциях, особенности биологии семян (качественные и количественные характеристики семян, типы покоя семян, ритмы прорастания), стоматографические признаки (качественные и количественные характеристики эпидермальных и устьичных клеток), особенности устьичного комплекса [Барышникова, 2005; Барышникова и др., 2006, 2018; Ишмуратова и др., 2008 б, 2011 а, 2017 а; Ишмуратова, Ткаченко, 2009; Сулейманова, Ишмуратова, 2009; Харрасова, 2012; Сулейманова, 2013; Харрасова и др., 2013; Барышникова, Ишмуратова, 2017; Газиева, Ишмуратова, 2019 и др.].

К настоящему времени с использованием эколого-фитоценологических и фенологических характеристик уточнен видовой состав представителей рода *Valeriana* на территориях БГПЗ, ЮУГПЗ и государственного природного биосферного заповедника «Шульган-Таш» (ГПБЗШТ) (гл. 3).

В «Летописи природы БГПЗ» указывалось о наличии на территории ООПТ валерианы лекарственной (*V. officinalis* L.) и в сомнительной (в. русской) (*V. rossica* P. Smirn). Местами обитания *V. officinalis* были указаны снытьево-аконитово-березовый лес, вейниково-крупнотравный березовый лес, березняк аконитовый, березняк осоково-таволговый, осинник аконитовый, сосново-березовый широколиственно-аконитово-снытьево-вейниковый лес, ольхово-черемуховая урема, сосняк черничный, разнотравно-вейниковый сосняк, залаково-разнотравно-таволговый луг, залаково-разнотравная суходольная сенокосная поляна. Местами обитания *V. rossica* указаны горная степь, остепненный лиственнично-сосновый лес, сосняк остепненный, кустарниковая карагановая горная степь.

Фенологические наблюдения за видами рода *Valeriana* на территории БГПЗ ведутся с 1961 года. В материалах «Летописи природы БГПЗ» представлены фенодаты валериан, обитающих в различных местах на территории заповедника: в районе центральной усадьбы (п. Саргая), в районе д. Хамитово, в районе кордона Янги-Юл, в угодьях Южного Крака, в кв. 34, 43, 54, 74, 116, 117, 118, 124, 125. В 1960 году по территории заповедника был заложен феномаршрут (кв. 117).

С 1961 по 1980 гг. в «Летописи природы БГПЗ» приводятся лишь обрывочные сведения о фазах бутонизации (начало) и цветения (начало, массовое, конец) видов. С 1981 года приводятся полные сведения о фазах вегетации, бутонизации, цветения, созревания семян и отмирании листьев валериан. Обработка этих фенодат представлена в табл. 3.9 (гл. 3).

Фазы цветения и плодоношения *V. officinalis* (этот вид указан в «Летописи природы БГПЗ» в кв. 117 на феномаршруте) приходятся на июнь – июль. Однако известно [Барышникова и др., 2006; Ишмуратова и др., 2008 б, 2011 а, б], что фазы цветения и плодоношения *V. officinalis* приходятся на июль – август. *Valeriana officinalis* по срокам начала цветения является среднелетним ви-

дом, а *V. wolgensis* – раннелетним. Проведя сравнительный анализ феноритмов развития (табл. 3.7, 3.9 главы 3) и местообитаний видов рода *Valeriana*, обитающих на территориях БГПЗ и ЮУГПЗ [Ишмуратова и др., 2011 а] и ГПБЗШТ [Ишмуратова и др., 2008], считаем, что в Башкирском заповеднике в снытьево-аконитово-березовом лесу (кв. 117, феномаршрут) произрастает *V. wolgensis* Kazak. [Набиуллин, Ишмуратова, 2012; Ишмуратова и др., 2016 и др.], а не *V. officinalis*, как указывалось ранее в «Летописи природы БГПЗ».

В последней монографической обработке рода *Valeriana*, проведенной Ю.Н. Горбуновым [2002], *V. rossica* не выделяется в качестве самостоятельного вида, а рассматривается как синоним *V. dubia* Bunge.

Обработку фенодат *V. dubia* (в «Летописи природы БГПЗ» вид указан как *V. rossica*), отраженных в «Летописи природы БГПЗ», не представляется возможным провести, т. к. сведения за 1983, 1991, 1992, 1994, 1995 годы неполные.

2.2. Уточнение таксономического статуса видов рода *Tulipa* на территории Южно-Уральского заповедника

Для дифференциации видов рода *Tulipa* – *T. patens* Agardh ex Schult. et Schul. fil., *T. biebersteiniana* Schult. et Schul. fil. и *T. riparia* Knjasev, Kulikov et Philippov использованы онтогенетические, популяционно-демографические, эколого-фитоценотические, морфологические особенности [Муллабаева, 2005; Мухаметшина и др., 2013, 2014 а, б, 2015 и др.]. К настоящему времени уточнен таксономический статус видов рода *Tulipa* на территории ЮУГПЗ.

На территории Южно-Уральского заповедника по материалам, представленным в следующих изданиях, были описаны два вида рода *Tulipa* L.: *T. biebersteiniana* [Флора..., 2008] и *T. patens* [Летопись природы ЮУГПЗ; Галимова, 2011].

Таксономические признаки *T. patens* и *T. riparia*, а также характеристики исследованной популяции представлены в табл. 2.1.

Сравнительная характеристика *Tulipa patens* и *Tulipa riparia*

Признаки	<i>Tulipa patens</i>	<i>Tulipa riparia</i>	Растения, обитающие в 112 квартале Ямаштинского лесничества
Характерные местообитания, фитоценоз	Каменистые и щебнистые степи, остепненные скалы. Редко в лесостепи Зауралья и в степной зоне [Куликов, 2005]. В сообществах класса <i>Festuco-Brometea</i> Bg – Ve. et R. Tx. ex Křlíka et Nádac 1944 [Муллабаева, 2005]. Встречается в каменистых степях, на остепненных лугах, по меловым и каменистым склонам, в привершинной части сопок и сыртов. Растет преимущественно на органогенно-щебнистых почвах, реже на маломощных каменистых черноземах, на породах различного состава, но преимущественно карбонатного (известняки) [Определитель..., 1988; Красная..., 2011].	В лугах, кустарниках и по опушкам лесов в долинах рек лесной зоны западного склона Южного Урала, в бассейне р. Белая (Агидель) [Князев и др., 2001]. Заросли кустарников и опушки лесов в долинах рек, пойменные луга. В лесной зоне и лесостепи Предуралья редко [Куликов, 2005].	Пойменный луг, в пойме реки Малый Инзер
Жизненная форма, особенности экологии	Весенний эфемероид. Геофит, луковичный поликарпик. Североказахстанско-западносибирский степной. Мезоксерофит. Петрофитно-степной [Куликов, 2005]. Восточноевропейско-азиатский степной вид. Ксерофит [Красная..., 2011].	Весенний эфемероид. Геофит, луковичный поликарпик. Южноуральский эндемичный неморальный. Мезофит. Опушечно-луговой [Куликов, 2005].	Весенний эфемероид. Геофит, луковичный поликарпик. Мезофит. Пойменный луг.

Признаки	<i>Tulipa patens</i>	<i>Tulipa riparia</i>	Растения, обитающие в 112 квартале Ямаштинского лесничества
Окраска лепестков околоцветника	Изнутри бледно-розовые или беловатые, с желтым пятном при основании.	При основании реснитчатые, розово-лиловые, у основания желтые.	Розово-лиловые, у основания желтые.
Способ размножения	Размножается семенами. Плодоносит в июне. Вегетативное размножение отсутствует (вегетирующие растения формируют только 1- замещающую луковицу книзу от старой, из-за чего образуют вертикальную цепочку из остатков оболочек луковиц предыдущих лет, столоны не образуются), в условиях культуры иногда отмечается образование в пазухах запасующих чешуй луковиц-деток, формирование луковиц на плагиотропных столонах не наблюдается [Князев и др., 2001; Красная..., 2011].	Размножается вегетативно, семенное – отсутствует. Плодоношение полностью отсутствует [Князев и др., 2001].	Вегетативное размножение.
Наличие столона	Наличие ортотропного столона углубления [Князев и др., 2001; Муллабаева, 2005].	Наличие ортотропного столона углубления и плагиотропного столона у нецветущих особей (15–25 см длиной), способствующее вегетативному размножению [Кутлунина, Беляев, 2008].	Ортотропный столон углубления и плагиотропный столон у нецветущих особей (15–20 см длиной)

Признаки	<i>Tulipa patens</i>	<i>Tulipa riparia</i>	Растения, обитающие в 112 квартале Ямаштинского лесничества
Возрастной спектр	Базовый возрастной спектр <i>T. patens</i> полночленный, правосторонний с высокой долей виргинильных и генеративных особей. Зона базового возрастного спектра широкая в ювенильной, виргинильной и генеративной возрастных группах [Мухаметшина и др., 2013].	В возрастном составе отсутствуют проростки и сенильные группы [Князев и др., 2001]. Усредненный возрастной спектр <i>T. riparia</i> одновершинный, неполночленный (отсутствуют проростки и ювенильные особи), с низкой долей генеративных особей [Мухаметшина и др., 2013].	Усредненный возрастной спектр неполночленный, правосторонний, с преобладанием виргинильных особей. Зона спектра относительно узкая в иматурном возрастном состоянии и широкая – в виргинильном и генеративном состояниях.

В исследованной ценопопуляции особи имеют розово-лиловую окраску цветков, что характерно как для *T. patens*, так и для *T. riparia*. Ранее О.В. Галимовой [2011] особи этой популяции были определены как *T. patens*. Данный факт нуждался в уточнении.

Из табл. 2.1. видно, что исследованная ЦП близка к *T. riparia* и имеет существенное отличие от *T. patens*.

При определении *T. riparia* авторы [Князев и др., 2001; Куликов, 2005] акцентируют внимание на особенностях местообитания вида и отмечают, что вид на Южном Урале встречается в поймах р. Белая (Агидель) и р. Нугуш. Исследованная ценопопуляция располагается на пойменном лугу правого берега р. Малый Инзер (112 квартал Ямаштинского лесничества), которая относится к бассейну реки Белая. Местообитание ценопопуляции в ЮУГПЗ представлено на рис. 2.1.

Исследованная ценопопуляция приурочена к пойменному лугу правого берега р. Малый Инзер. Растительное сообщество, в котором произрастает ценопопуляция, относится к классу *Molinio-Arrhenatheretea* R.Тх. 1937 em. R.Тх. 1970 – это вторичные послелесные луга умеренной зоны Евразии, формирующиеся на месте широколиственных лесов на достаточно богатых незасоленных почвах.



Рис. 2.1. Местообитание *Tulipa riparia* на территории ЮУГПЗ

Сообщество сложено следующими видами: *Achillea millefolium* L., *Sanguisorba officinalis* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Hypericum perforatum* L., *Fragaria viridis* Weston, *Anemone altaica* (Fisch.ex C.A.Mey.) Holud., *Primula macrocalyx* Bunge, *Persicaria bistorta* (L.) Samp. etc. Доля *T. riparia* в составе растительного сообщества составляет 20 %.

Такое местообитание более характерно для *T. riparia*, и совершенно несвойственно *T. patens*. По нашим многолетним исследованиям [Муллабаева, 2005, Мухаметшина и др., 2013] *T. patens* в условиях Южного Урала встречается в каменистых и типчаково-кочкыльных степях и характеризуется как петрофитный степной вид. В сообществах лесной и луговой растительности данный вид

не встречается, что подтверждено многими исследователями [Князев и др., 2001; Куликов, 2005; Красная..., 2011 и др.].

Не менее важной отличительной особенностью *T. riparia* является отсутствие семенного размножения. В качестве причин рассматриваются нарушение системы опыления и триплоидность [Князев и др., 2001; Кутлунина и др., 2013]. Вид размножается вегетативно, при помощи образования плагиотропных столонов (длиной 15–20 см) с луковицей на конце. Такой тип клонального роста тюльпана Н.А. Кутлунина и А.Ю. Беляев [2008] в своей работе называют «партизаны» (guerilla). В исследованной ценопопуляции особи также размножаются вегетативно с помощью плагиотропных столонов (рис. 2.2), семенное размножение полностью отсутствует, что нашло отражение в возрастном спектре [Мухаметшина и др., 2013] (гл. 10.4).



Рис. 2.2. Столон прегенеративного растения *Tulipa riparia*

Tulipa patens имеет исключительно семенной способ размножения. Вегетирующие растения формируют только одну замещающуюся луковицу книзу от старой, из-за чего образуют вертикальную цепочку из остатков оболочек луковиц предыдущих лет, столоны не

образуются [Князев и др., 2001; Красная..., 2011; Мухаметшина и др., 2013].

Таким образом, на основании проведенных сравнительных исследований, растения, обитающие на пойменном лугу правого берега реки Малый Инзер 112 квартала Ямаштинского лесничества, можно отнести к *T. riparia*, а не к *T. patens*, как было описано ранее [Галимова, 2011].

2.3. Систематический состав, ботанико-географический анализ таксонов сем. Orchidaceae на территории ООПТ РБ

К настоящему времени на территории БГПЗ, ЮУГПЗ и заповедника «Шульган-Таш» продолжается работа по уточнению видового состава сем. Orchidaceae и выявлению новых местонахождений видов.

На территориях трех заповедников РБ: БГПЗ, ЮУГПЗ и заповедника «Шульган-Таш» по последним данным охранялось 24 таксона орхидных, в БГПЗ и ЮУГПЗ по 18 таксонов, в заповеднике «Шульган-Таш» – 12 [Сюндюков, Ишмуратова, 2012].

На сегодняшний день известно произрастание на территориях трёх заповедников РБ 27 таксонов сем. Orchidaceae [Барлыбаева, 2016; Кильдиярова, Ишмуратова, 2019; Ишмуратова и др., 2010, 2019] (табл. 2.2).

Самым богатым заповедником по видовому составу орхидей является Южно-Уральский. На сегодняшний день здесь произрастает 21 таксон орхидных [Ишмуратова и др., 2019]. Начиная с 2012 года, флора ЮУГПЗ дополнена тремя новыми видами – *Coeloglossum viride* (L.) C. Hartm и *Listera ovata* (L.) R. Br. [Мулдашев и др., 2012].

В местах совместного произрастания *E. helleborine* и *E. atrorubens* был описан межвидовой гибрид *E. x schmalhausonii* [Пушкарева, Ишмуратова, 2012].

В последние годы флора заповедника «Шульган-Таш» дополнена четырьмя новыми видами орхидей. Список видов составляют 16 таксонов [Кильдиярова, Ишмуратова, 2019].

Список видов сем. Orchidaceae в БГПЗ пополнился одним межвидовым гибридом – *Epipactis x schmalhausonii* (*E. helleborine* и *E. atrorubens*) и на сегодняшний день составил 19 таксонов [Пушкарева, Ишмуратова, 2012; Ишмуратова и др., 2019].

Систематический состав, ботанико-географический анализ таксонов
сем. Orchidaceae на территориях ООПТ РБ

Вид	Тип ареала	Тип геоэлемента	Цено-тиче-ская группа	Экологическая группа	Места обитания в ЮУГПЗ	Места обитания в заповеднике «Шульган-Таш»	Места обитания в БГПЗ
1	2	3	4	5	6	7	8
Род <i>Calipso</i> Salisd. – калипсо Вид: <i>Calipso vilbosa</i> (L.) Oakes. – к. луковичная	голарктический	бореальный	лесной	мезофит	не произрастает	не произрастает	сосновые зеленомошные леса
Род <i>Surgipedium</i> L. – башмачок <i>S. calceolus</i> L. – б. настоящий	евразийский	бореальный	лесной	мезофит	сосновые леса	смешанные хвойные леса	сосновые, березовые, осиновые и смешанные зеленомошные и разнотравные леса
Род <i>Surgipedium</i> L. – башмачок <i>S. macranthon</i> Sw. – б. крупноцветковый	евразийский	южносибирский	лесной	мезофит	сосновые леса	березовые леса	сосновые, березовые и смешанные зеленомошные и разнотравно-вейниковые леса
Род <i>Surgipedium</i> L. – башмачок <i>S. x ventricosum</i> Sw. б. вздутый	евразийский	–	лесной	мезофит	не произрастает	не произрастает	березово-сосновый широколиственный лес

Уточнение таксономического статуса исследуемых видов

Продолжение табл. 2.2

	1	2	3	4	5	6	7	8
5	Род <i>Surpripedium</i> L. – башмачок <i>C. guttatum</i> Sw. – б. крапчатый	голарктический	бореальный	лесной	мезофит	темнохвойные леса	темнохвойные леса	сосновые и смешанные зеленомошные и разнотравно-вейниковые леса
6	Род <i>Goodyera</i> R. Br. – гудайера <i>G. repens</i> (L.) R. Br. – г. ползучая	голарктический	бореальный	лесной	мезофит, брлюфил	темнохвойные леса	ельник зеленомошный	сосновые и сосново-лиственничные, березово-сосновые, зеленомошные и разнотравно-вейниковые леса
7	Род <i>Epiractis</i> Zinn. – дремлик <i>E. atrorubens</i> (Hofm. ex Benth.) Bess. – д. темно-красный	евразийский	евразийский	опушечной, луговой, скальный	ксеро-зофит	смешанные сосново-березовые леса	сухие сосновые, березовые, смешанные леса	сосняки зеленомошные, разреженные, выбросы пород хромитового рудника
8	<i>E. x schmalhauseni</i> K. Richt. (<i>E. atrorubens</i> x <i>E. helleborine</i>)	–	–	опушечной, луговой	–	смешанные леса	не произрастает	

Продолжение табл. 2.2

1	2	3	4	5	6	7	8
9	Род <i>Epiractis</i> Zinn. – дремлик <i>E. helleborine</i> (L.) Crantz – д. широколистный	евразийский	опушечно-лесной	мезофит	спорадически в лесах разного типа	в лесах разного типа	спорадически в лесах разного типа
10	Род <i>Epiractis</i> Zinn. – дремлик <i>E. palustris</i> (L.) Grantz – д. болотный	евразийский	болотно-луговой	гигрофит	не произрастает	по болотистым берегам реки Нугуш	не произрастает
11	Род <i>Listera</i> R. Br. – тайник <i>L. cordata</i> (L.) R. Br. – т. сердцевидный	бореальный	болотно-лесной	мезогигрофит	болота и заболоченные леса	не произрастает	не произрастает
12	Род <i>Listera</i> R. Br. – тайник <i>L. ovata</i> (L.) R. Br. – т. Яйцевидный	евразийский	лесной	мезофит	болота и заболоченные леса	берег реки Нугуш	сосновые ветниково-зеленомошные и ветниково-разнотравные леса
13	Род <i>Neotitia</i> Guett. – гнездовка <i>N. nidus-avis</i> (L.) Rich. – г. Настоящая	европейский	лесной	мезофит	смешанные леса	мелколиственные леса	сосновые, сосново-березовые ветниково-разнотравные, березовые сырые леса, опушки

Уточнение таксономического статуса исследуемых видов

Продолжение табл. 2.2

	1	2	3	4	5	6	7	8
14	Род <i>Platanthera</i> Rich. – лобка <i>P. bifolia</i> (L.) Rich. – л. Двулистная	европейско-малоазиатско-сибирский	южносибирский	опушечно-луговой	мезофит	луга, редколесья	редколесья, луга	редколесья, луга, опушки
15	Род <i>Dactylorhiza</i> Neck. ex Nevski – пальчатокоренник <i>D. incarnata</i> (L.) Soó – п. мясо-красный	евразийский	евразийский	болотно-луговой	гигрофит	заболоченные луга	заболоченные берега рек	заболоченные разнотравно-заказово-осоковые луга
16	<i>D. fuchsii</i> (Druce) Soó – п. Фукса	евросибирский	европейский	болотно-лесной	гигрозофит	болота, заболоченные леса	не произрастает	сосновые и смешанные разнотравно-вейниковые леса
17	<i>D. x kermatorum</i> (Soó) Soó (<i>D. fuchsii</i> x <i>D. incarnata</i>) – п. Кернера			болотно-лесной	гигрозофит	болота	не произрастает	не произрастает
18	<i>D. maculata</i> (L.) Soó – п. пятнистый	евросибирский	бореальный	болотно-лесной	гигрофит	болота	заболоченные берега рек	не произрастает

Продолжение табл. 2.2

	1	2	3	4	5	6	7	8
19	<i>D. hebridensis</i> (Wilmott) Aveg. – п. гебридский	евросибирский	южносибирский	болотно-лесной	мезофит	не произрастает	берег реки Нугуш, Кужа	не произрастает
20	Род <i>Orchis</i> L. – ятрышник <i>O. mascula</i> (L.) L. – я. мужской	европейско-средиземно-морско-персидне-азиатский	европейский	опушечно-луговой	мезофит	горные лесные поляны	лесная поляна	не произрастает
21	Род <i>Orchis</i> L. – ятрышник <i>O. ustulata</i> L. – я. обожжённый	евразийский		опушечно-луговой	ксеромезофит	не произрастает	не произрастает	горные степи, остепненные леса, опушки, луга
22	Род <i>Gymnadenia</i> R. Вг. – кокушник <i>G. conopsea</i> (L.) R. Вг. – к. комарниковый	евразийский	евразийский	опушечно-луговой	мезофит	разнотравные луга	влажный берег реки Нугуш	лесные поляны, редколесья, горные луговые степи
23	Род <i>Sephalanthera</i> Rich. – пыльцеголовник <i>S. rubra</i> (L.) Rich. – п. красный	европейско-средиземно-морско-персидне-азиатский	европейский	Опушечный	мезофит	сметанные сосново-березовые леса	сосновые леса на крутосклоне по берегу р. Кужа	сосновый разреженный лес, отвалы хромитового рудника

Окончание табл. 2.2

	1	2	3	4	5	6	7	8
24	Род <i>Eriopogon</i> J.G.Smel. Вид: <i>E. arphyllum</i> Sw – н. безлиственный	евразийский	бореальный	Лесной	гигрозофит, бриофил	не произрастает	не произрастает	сосново-вейниково-широколиственный лес
25	Род <i>Neottianthe</i> (Reichenb.) Schlechter – неоттианта <i>N. scullata</i> (L.) Schlechter – н. клубучковая	евразийский	южносибирский	Лесной	мезофит	сухие мохово-сосновые леса	не произрастает	сосновые и смешанные зеленомошные леса
26	Род <i>Corallorrhiza</i> Rupp. <i>C. Gagnebin</i> – ладьян <i>C. trifida</i> Chatel. – л. трехраздельный	голарктический	бореальный	болотно-луговой	мезотрофит	заболоченные леса	не произрастает	не произрастает
27	Род <i>Coelogyne</i> C. Hartm. – пололестник <i>C. viride</i> (L.) C. Hartm. – п. зеленый	голарктический	голарктический	опушечной луговой	геофит	горные лесные поляны	не произрастает	редкогорные, горные луговые степи, суходольные луга

Встречаемость и распространение видов даны по следующим работам: А.А. Мулдашев с соавторами [2012], М.М. Ишмурагова с соавторами [2010, 2019], М.Ш. Барлыбаева [2016], Г.Н. Кильдиярова [2019].

Род *Dactylorhiza*, в частности группа таксонов *D. maculata* (L.) Soó является наиболее сложной в таксономическом отношении. Среди исследователей единого мнения о числе и статусе таксонов, входящих в род и группу, до сих пор не существует [Аверьянов, 1979, 1982, 1989; Мамаев и др., 2004; Филиппов, 1998 и др.]. Виды морфологически близки и одновременно полиморфны, при совместном произрастании образуют много межвидовых гибридов. Морфологические признаки генеративной (степень рассеченности губы цветка, относительная длина средней доли губы) и вегетативной (высота растений, качественные и количественные признаки листа) сфер характеризуются высокой внутри- и межпопуляционной изменчивостью. Особи одного вида могут быть представлены различными формами, а особи разных видов могут быть морфологически схожи, что очень затрудняет таксономическое определение видов. В связи с этим, для таксономической дифференциации близкородственных видов рекомендовано опираться на числа хромосом (*D. maculata* – тетраплоидный, *D. fuchsii* – диплоидный таксоны), рассматривать не отдельные особи, а популяции в целом, и учитывать их фитоценоотическую приуроченность [Филиппов, 1998; Мамаев и др., 2004].

На территориях заповедников виды рода *Dactylorhiza* встречаются в разном составе.

В соответствии с «Флора и растительность...» [2008] в ЮУГПЗ обитают следующие таксоны рода *Dactylorhiza*: *D. incarnata* (пальчатокоренник мясо-красный), *D. fuchsii* (п. Фукса), *D. maculata* (п. пятнистый), межвидовой гибрид *D. x kerneriorum* (*D. fuchsii* x *D. incarnata*) (п. Кернера) (обработка А.А. Мулдашева).

Для межвидового гибрида *D. x kerneriorum* (*D. fuchsii* x *D. incarnata*) отмечено единственное местопроизрастание на территории Южно-Уральского заповедника – Еракташское болото [Мулдашев и др., 2008].

Глава 3

Изучение фенологических ритмов развития растений

Система фенологических знаний весьма обширна и охватывает довольно значительный круг вопросов теоретической и прикладной значимости [Янцер, Терентьева, 2013; Янцер, Нездолий, 2015 и др.]. Это и разработка методик фенологических наблюдений, и обработка их результатов, создание календарей природы отдельных географических пунктов, создание «Летописей природы» заповедников и т. д. В сферу интересов общей фенологии входит изучение пространственно-временных закономерностей сезонного развития природных комплексов, анализ взаимоотношений и взаимосвязей между частными абиотическими и биотическими сезонными процессами, которые являются элементами структуры природных комплексов разных рангов.

Фенологические наблюдения являются важной составляющей частью мониторинговых исследований, проводимых на территориях заповедников. Фенологические исследования могут проводиться в следующих направлениях:

1. Изучение фенологии отдельных видов-феноиндикаторов.
2. Изучение особенностей фенологии природных комплексов, сообществ различного ранга.
3. Изучение изменения фенологических характеристик в связи с изменением климата.
4. Изучение поливариантности фенологического развития, эндогенных и популяционных феноритмов развития особей и ценопопуляций редких и ресурсных видов растений.
5. Изучение особенностей феноритмов близкородственных видов для уточнения их таксономического статуса.

Наиболее часто используемыми на ООПТ методами фенологических исследований являются описательные методы (первичный и интегральный).

3.1. Методика закладки фенологического маршрута, функционирование фенологического маршрута, требования к работе наблюдателя

Фенологический маршрут (феномаршрут), как правило, является обязательной частью научной стационарной сети государственных природных заповедников. Закладывается и функционирует фенологический маршрут с учётом следующих требований:

1) транспортная доступность, так как посещается регулярно в течение всего вегетационного периода от первых проталин и до залегания постоянного снежного покрова;

2) охват максимального числа растительных сообществ и элементов рельефа на минимальной площади;

3) фенологический маршрут в заповедниках часто совмещается со снегомерным ежедекадным маршрутом, оборудованным нумерованными снегомерными рейками через каждые 100 метров маршрута;

3) выполнение полного геоботанического описания на пробной площади;

4) выделение в природе постоянных пробных площадей в разных растительных сообществах с помощью поясков на деревьях по границе площадки, выполненных голубой краской или цветным скотчем;

5) привязка пробных площадей и фенологического маршрута с помощью спутникового навигатора;

6) определение положения площадей и фенологического маршрута по высоте (м н.у.м.);

7) фенологический маршрут тщательно маркируется голубыми метками краской по деревьям, с учётом возможности его прохождения, начиная с любой точки: в закрытой горно-лесной местности пейзаж в течение года разительно меняется, что затрудняет ориентирование, для экономии времени наблюдателя фенологический маршрут должен быть хорошо заметен;

8) на пробных фенологических площадях размерами 10 м x 10 м ведутся наблюдения за всеми видами растений, ограниченность флоры пробных площадей компенсируется наблюдениями на дополнительных точках феномаршрута отдельных видов растений, отсутствующих на пробных площадях;

9) в ходе наблюдений на пробных площадях феномаршрута рационально придерживаться определённого стандартного порядка прохо-

ждения его периметра, так проще охватить весь спектр видов растений, запомнить местопроизрастания единично встречаемых видов;

10) для наблюдения за фенологическим состоянием деревьев желательно применение бинокля или монокля;

11) экипировка наблюдателя должна учитывать требования безопасности и комфорта при проведении полевых работ;

12) даже при длительной работе на феномаршруте можно встретить незнакомый вид растений, что требует от фенолога навыков по сбору, гербаризации и определению растений;

13) дежурство на фенологическом маршруте заповедника предполагает ведение сопутствующих наблюдений и иных работ:

– глазомерную оценку обилия цветения и урожайности видов растений, указанных в комплексной фенологической анкете ООПТ и всех видов деревьев и кустарников;

– фиксацию признаков поражения лесных пород болезнями и вредителями, оценку этих явлений во временной динамике, фотодокументирование для акта лесопатологического обследования;

– фотосъёмку, оценку обилия всех видов шляпочных грибов с коротким циклом развития, навыки самостоятельного определения грибов;

– регистрацию встреч с животными с указанием времени и погодных условий: редкими и типичными насекомыми; птицами, знание голосов птиц; млекопитающими, знание их следов, навыки их обмера, знание признаков их жизнедеятельности;

– описание (с указанием времени и погодных условий) активности бурзянской бортовой пчелы по сбору пыльцы и нектара с конкретных видов, оценку цвета собираемой насекомым обножки;

– регистрацию всех явлений, связанных с динамикой снежного покрова в начале и конце вегетационного сезона;

– фиксирование природных явлений, связанных с динамикой водотоков и водоёмов;

– выявление и по возможности пресечение нарушений заповедного режима и сообщение о факте нарушения заместителю директора по охране или иным государственным инспекторам в области охраны окружающей среды;

– подготовка по итогам полевых работ актуальных иллюстрированных материалов эколого-просветительского и научно-популярного направления для экологического воспитания населения и экскурсантов и поддержания положительного имиджа учреждения.

14) широкий спектр требований к квалификации фенолога требует от него внимания, любознательности, постоянного самообразования, но компенсируется достижением способности наслаждаться нематериальными ценностями: многообразием, красотой и гармонией природы.

3.2. Методика изучения фенологии растительных сообществ и отдельных видов растений, выявления фенологических фаз

В ходе изучения сезонной динамики растительных сообществ пробные площади посещаются регулярно с периодичностью, которая зависит как от числа привлекаемых наблюдателей, так и от интенсивности прохождения фенологических фаз. В течение вегетационного сезона ритм смены фенофаз затухает. Исключения составляют растительные сообщества на остепнённых горных склонах, на которых в августе – октябре наблюдается массовое вторичное развитие.

На практике фенологический маршрут посещается с апреля по июль раз в 3–5 дней, в августе – сентябре – с периодичностью 7 дней, в октябре – еженедельно. Работа на феномаршруте требует внимания, ко второй трети вегетационного сезона кажется монотонной. Она не обещает потрясающих научных открытий и в целом подходит лишь людям с уравновешенным характером, любящим природу и осознающим единство с нею.

Описание фенологической площади лучше проводить, проходя по периметру площади в одном и том же порядке и не заступая внутрь площадки, иначе со временем неизбежны уплотнение почвы и антропогенная трансформация, а на нарушенных петрофитных степях – даже вселение синантропных видов. Стандартный порядок описания позволит запомнить места произрастания конкретных видов.

Наблюдения проводятся за всеми видами, произрастающими в контуре. Если растение мелкое, и его фенофазу трудно определить, нужно найти его на сопредельном участке, так как пробные площади закладываются в выделе с однородным растительным покровом. Можно также воспользоваться оптикой – биноклем или моноклем. Помогут они и при наблюдении развития высоких деревьев.

При начале работы на фенологическом маршруте казалось логичным использование для полевых записей журнала с полными списками флоры пробных площадей, однако это оказалось неудобным. Поиск названия вида в полевом журнале занимает много времени. Вероятно, он удобен для начинающего фитофенолога, сомневаю-

щегося в своём знании флоры. Опыт работы на феномаршруте как раз эти знания расширяет, развивает зрительную память и очень ценен при проведении геоботанических описаний, но при условии, если в течение 1–2 дней восстановить знание латинских названий, поскольку в феножурнале виды указываются на русском языке.

На практике удобнее каждый растительный объект зафиксировать взглядом, записать название, отметить условными значками все наблюдаемые фенологические фазы. По мере обхода феноплощади, число наблюдаемых у вида фаз развития может расширяться, данные дополняются. Допускается запись спектра фенофаз обозначением самой ранней и самой поздней стадии развития через дефис.

Посещение феномаршрута позволяет выделять нюансы развития конкретных видов, так, иногда отмечаем, сколько в конкретные даты процентов листьев пожелтело, сколько осталось на кроне и т.п., но обработка таких данных трудоёмка, сведения эти остаются за рамками отчёта по программе «Летописи природы» и легко утрачиваются. На практике можно ограничиться перечнем фенофаз, которые легко выделяемы, особенно при смене наблюдателей. Так, «почки лопнули» и «начало зеленения», по сути дела, то же самое. Стадию «развёртывания листьев» можно обозначать уже как «зеленение», «вегетация».

Начинающему фитопенологу удобнее начинать наблюдения не с начала сезона вегетации, а во время, когда растительный покров развит. Местопроизрастания конкретных видов фиксируются в памяти, и определять виды весной по проросткам становится намного проще. Не составляет труда определение первоцветов, зимующих в виде луковиц и клубеньков и формирующих бутоны в самом начале вегетации: первоцвета крупночашечного, ветреничек алтайской и лютичной, хохлатки плотной и т.д. Характерны алые проростки у герани лесной и разных видов семейства гречишные. Очень своеобразны в начале вегетации папоротники – их скрученные побеги называют «улитки». Определение же в весенний период проростков злаков и осок, некоторых видов фиалок достаточно сложно, обычно растение фиксируется в полевом дневнике как злак sp., фиалка sp. и определяется после появления генеративных частей.

Фенологические наблюдения, как правило, проводятся согласно методике И.Н. Бейдеман [1960, 1974]. Определение фенологических фаз проводится индивидуально для каждого вида по видоспецифичным признакам.

Продолжительность фенологических сезонов определяли по К.П. Филонову [1963]. За начало весны принят регулярный переход максимальных температур выше 0°С, за начало лета – переход минимальных температур выше 10°С.

Обработку фенологических дат осуществляют согласно рекомендациям Г.Н. Зайцева [1978, 1984].

При изучении воздействия погодных условий на динамику популяций используют данные ближайших гидрометеорологических станций.

3.3. Фитофенологические наблюдения по разделу «Календарь природы» программы «Летописи природы» заповедника «Шульган-Таш»

Раздел «Календарь природы» программы «Летописи природы», помимо наблюдений за сезонными метеорологическими, гидрологическими и зоофенологическими явлениями, содержит фитофенологические наблюдения общеизвестных видов растений. Он составляется на основе данных комплексных фенологических анкет и карточек разовых наблюдений около 40 сотрудников заповедника, большей частью государственных инспекторов в области охраны окружающей среды.

В отличие от мониторинга на пробных площадях фенологического маршрута, привязанных к конкретным сообществам, в данном разделе приводятся материалы по заповеднику в целом. Из всего массива данных выбираются соответственно либо самые ранние, либо самые поздние даты (например, конец цветения), при этом отбрасываются сильно уклоняющиеся даты (иногда наблюдатель по инерции ставит предыдущий месяц).

Правила ведения фенологической анкеты изложены в начале её бланка, приведём их полностью. Это доступная программа наблюдений природы для работников заповедника. Она очень важна для составления сводок «Летописи природы». Наблюдайте больше, если увиденного явления нет в анкете, пишите в дневник, в карточку разовых наблюдений. Желательно вести наблюдения на постоянном маршруте, за одними и теми же растениями и объектами неживой природы, что облегчает многолетние сравнения. Маршрут, на котором ведутся наблюдения, обычно совпадает с учётным, с маршрутом осмотра бортей и охраны обхода.

Наблюдения записываются на месте в дневник, а затем дома переносятся на бланк феноанкеты, анкету заполняют ручкой.

Допускается использовать сведения о наступлении феноявлений вне постоянного маршрута, но нужно подробно указать место наблюдения. Во всех случаях нужно указывать дату (арабскими цифрами, например, 4.09.) и место (квартал, четверть квартала, урочище). Если в разных местах обхода явление наступает не одновременно, нужно указать дату для каждого места отдельно.

Качество заполнения анкеты учитывается при всех формах оценки работы наблюдателя.

Если явление наблюдалось другим, в графе «Примечание» указывается «Со слов такого-то». Если Вы пропустили какое-то явление, не переписывайте у других, не сочиняйте, пусть остаются пустые графы.

Наблюдения за растениями. При наблюдениях за растениями в качестве постоянных объектов следует выбирать группы здоровых средневозрастных растений в типичных условиях произрастания.

Наблюдения за сокодвижением у клёна начинают со времени дневных весенних оттепелей. Выбирают 5 деревьев, с южной стороны на уровне груди кору слегка соскабливают ножом так, чтобы получилось пятно с большую монету, в середине делают укол толстой иглой. Началом сокодвижения считают дату, когда у одного дерева из прокола начинает выступать капелька сока.

Сокодвижение у берёзы начинается в начале апреля. Выбирают 5 деревьев, на высоте уровня груди, кору слегка процарапывают в виде окружности диаметром 10 см, если хотя бы у одного дерева по кругу выступают капельки сока – сокодвижение началось.

Начало цветения у берёзы отмечается в конце апреля – первой половине мая. Первым считается день, когда не менее чем у 5 берёз при встряхивании цветочных серёжек из них высыпается пыльца.

За начало цветения лиственницы принимают день, когда при встряхивании ветки она начинает «пылить».

Начало цветения черёмухи отмечают в тот день, когда не менее, чем на 5 деревьях будут первые, совершенно раскрывшиеся цветки.

Ниже приведены извлечения из «Летописи природы» 2017/2018 фенологического года (табл. 3.1), касающиеся 55 фитофенологических явлений. В «Календаре природы» приняты общеупотребительные названия растений, здесь некоторые из них при первом упоминании дополнены полными русскими названиями видов.

Как следует из табл. 3.1, при обработке материала используется средняя многолетняя дата, которая может меняться (т. е., «скользящая дата»). Следует отметить, что по мере обработки материалов по фенологии, учреждённого в 1958 году Прибельского филиала Башкирского государственного заповедника, преемником которого является заповедник «Шульган-Таш», число лет наблюдений и средние многолетние даты некоторых явлений могут измениться.

Таблица 3.1

**Фенологическая периодизация 2017/2018 года,
фитофенологический компонент**

Фенологические сезоны	Облик ландшафта	Основные сезонные процессы	Дата наступления в данном году	Средняя многолетняя дата	Число лет наблюдений
Пёстрая весна	Снежный покров с проталинами	Интенсивное разрушение снежного покрова. Вскрытие водоёмов. Начало сокодвижения у деревьев, вегетации и цветения первоцветов. Прилёт птиц. Пробуждение зимоспящих млекопитающих, оживление насекомых, земноводных и пресмыкающихся. Линька у млекопитающих. Весенние миграции копытных.	03.03	10.03	33
		Клен платановидный, начало сокодвижения	08.04	03.04	37
		Берёза повислая, начало сокодвижения	10.04	03.04	37
		Мать-и-мачеха обыкновенная, начало цветения	12.04	07.04	38
		Ветреничка алтайская, начало цветения	16.04	18.04	37
		Горицвет весенний, начало цветения	22.04	23.04	36
		Медуница мягенькая, начало цветения	28.04	22.04	38
		Продолжительность субсезона, дни	56	43	33

Фенологические сезоны	Облик ландшафта	Основные сезонные процессы	Дата наступления в данном году	Средняя многолетняя дата	Число лет наблюдений
Зелёная весна	Молодая зелень	Интенсивный рост побегов, раскрытие почек и развертывание листвы у летнезелёных видов, цветение деревьев и кустарников. Конец прилёта птиц, начало насиживания.	28.04	22.04	33
		Черёмуха, начало зеленения	28.04	25.04	38
		Сон-трава (прострел раскрытый), начало цветения	30.04	21.04	38
		Тюльпан Биберштейна, начало цветения	01.05	03.05	33
		Одуванчик лекарственный, начало цветения	02.05	01.05	38
		Волчье лыко, начало цветения	03.05	26.04	32
		Спирея городчатая, начало цветения	06.05	13.05	35
		Берёза, зеленение	07.05	01.05	36
		Берёза, цветение	07.05	01.05	37
		Клен, начало зеленения	10.05	02.05	35
		Клен, начало цветения	10.05	04.05	38
		Ракитник русский, начало цветения	11.05	16.05	36
		Черёмуха, начало цветения	12.05	08.05	38
		Первоцвет крупночашечный, начало цветения	16.05	23.04	38
		Чилига (карагана кустарниковая), начало цветения	18.05	16.05	37
		Смородина чёрная, начало цветения	20.05	13.05	38
		Вишня кустарниковая, начало цветения	20.05	17.05	34
		Купальница европейская, начало цветения	20.05	16.05	38
		Таран (горец) альпийский, начало цветения	27.05	26.05	37
		Сосна, начало пыления	28.05	23.05	36
		Продолжительность субсезона, дни	35	40	33

Фенологические сезоны	Облик ландшафта	Основные сезонные процессы	Дата наступления в данном году	Средняя многолетняя дата	Число лет наблюдений
Раннее лето	Густая зелень	Интенсивное прогревание воздуха и почвы, последние заморозки. Процессы цветения преобладают над процессами плодоношения. Затухание песен птиц, выкармливание птенцов. Появление первых слётков.	02.06	01.06	33
		Шиповник (роза майская), начало цветения	02.06	03.06	38
		Калина, начало цветения	02.06	31.05	37
		Черёмуха, конец цветения	07.06	26.05	34
		Малина, начало цветения	18.06	06.06	37
		Дягиль (дудник лекарственный), начало цветения	22.06	16.06	36
		Борщевик сибирский, начало цветения	23.06	17.06	31
		Лилия-саранка (лилия кудреватая), начало цветения	25.06	12.06	35
		Таволга обыкновенная, начало цветения	27.06	18.06	34
		Первые зрелые плоды земляники лесной	29.06	20.06	36
		Первые зрелые плоды клубники (земляники зелёной)	01.07	22.06	36
		Душица, начало цветения	07.07	27.06	34
		Продолжительность субсезона, дни	35	28	33

Фенологические сезоны	Облик ландшафта	Основные сезонные процессы	Дата наступления в данном году	Средняя многолетняя дата	Число лет наблюдений
Полное лето	Густая зелень	Максимальный прогрев воздуха и почвы. Процессы плодоношения преобладают над процессами цветения. Слётки у большинства видов птиц. Конец периода размножения у животных.	07.07	29.06	33
		Липа сердцелистная, начало цветения	07.07	01.07	38
		Первые зрелые плоды смородины	18.07	05.07	33
		Первые зрелые плоды малины	19.07	10.07	36
		Продолжительность субсезона, дни	20	25	33
Ранняя осень	Желтеющая, опадающая листва	Начало охлаждения воздуха. Первые заморозки на почве. Осеннее окрашивание листвы, образование осенних стай и начало отлёта птиц.	27.07	25.07	33
		Берёза, первые жёлтые «флаги»	27.07	02.08	37
		Черёмуха, начало созревания плодов	28.07	15.07	36
		Липа, начало пожелтения листвы	01.08	01.08	37
		Дуб черешчатый, начало созревания желудей	10.08	24.08	25
		Опенок осенний, появление	22.08	05.09	22
		Осина, начало пожелтения листвы	30.08	19.08	37
		Берёза, разгар листопада	01.09	24.08	33
		Клен, начало пожелтения листвы	05.09	21.08	33
		Липа, разгар листопада	13.09	06.09	36
		Клен, массовый листопад	17.09	07.09	33
		Осина, разгар листопада	23.09	10.09	37
		Продолжительность субсезона, дни	59	67	33

Фенологические сезоны	Облик ландшафта	Основные сезонные процессы	Дата наступления в данном году	Средняя многолетняя дата	Число лет наблюдений
Полная осень	Бурый, оголяющийся, в конце сезона – голый	Охлаждение воздуха и почвы. Прекращение вегетации летне-зелёных видов. Конец лета насекомых. Осенняя линька животных. Появление кочующих зимой птиц. Первые ледовые явления	24.09	29.09	33
		Дуб, полное пожелтение листьев	24.09	01.10	24
		Липа, конец листопада	28.09	29.09	36
		Черёмуха, конец листопада	28.09	29.09	35
		Осина, конец листопада	14.10	05.10	37
		Лес голый	31.10	18.10	38
		Продолжительность субсезона, дни	41	27	33

Помимо приведённых в данной таблице, феноанкета предусматривает фиксацию следующих 59 фенологических явлений по объектам наблюдений.

Деревья и кустарники: отмечается распускание листовых почек у берёзы и клёна; зеленение и пыление лиственницы; массовое цветение липы; пыление и начало зеленения ольхи серой; цветение и распускание листовых почек осины; распускание листьев ильма и вяза гладкого, распускание листьев и начало цветения дуба; набухание почек и массовое цветение черёмухи; первые цветы у жимолости лесной и рябины; массовое цветение шиповника.

1. Регистрируются даты созревания семян и плодов у ильма, вяза гладкого, вишни кустарниковой, шиповника, осины, рябины, калины, можжевельника казацкого, березы.

2. Расцветивание листвы и листопад. Фиксируется начало пожелтения листьев (хвои) у лиственницы, вяза гладкого, ильма, полное пожелтение листьев дуба; регистрируется дата, когда все деревья изменили окраску на осеннюю. Отмечается разгар листопада у лиственницы, вяза гладкого, ильма, конец листопада у клёна, дуба, ольхи серой, калины.

Травянистые растения: записываются даты появления первых цветов у тысячелистника, дудника лесного, валерианы русской; массового цветения лилии кудреватой; зацветания и созревания плодов у ежевики сизой.

Фиксируются начало и конец сенокоса.

Фенология леса и луга в целом: отмечаются даты явлений: начало зеленения леса, весь лес зелёный, лес запестрел, лес пожелтел, начало листопада, лес обнажился; начало зеленения луга, цветение луга, луг скошен.

1. Грибы: регистрируется время появления сморчковой шапочки, груздя сухого (подгруздка белого), вешёнки.

В конце феноанкеты в разделе «Характеристика сезонов» указываются особенности развития растений в текущем году, например, поражение вредителями, угнетение вследствие засухи.

Указанные наблюдения не требуют специальной подготовки, сильной стороной такого фитопенологического мониторинга является большое число корреспондентов, что важно для своевременного выявления даты начала явления.

Все данные по программе «Календарь природы» хранятся как в форме первичных научных материалов на бумажном носителе (феноанкеты, карточки разовых наблюдений), так и в виде ежегодно пополняемых и регулярно дублируемых электронных баз данных, что существенно облегчает их обработку при подготовке «Летописи природы» и публикаций.

3.4. Сезонный ритм развития и статистический анализ фенологических дат некоторых видов сем. *Orchidaceae* на территории Башкирского заповедника

На территории БГПЗ фенофазы исследованы в 2-х ценопопуляциях *Cypripedium calceolus*. Первая ценопопуляция произрастала в разнотравно-вейниково-зеленомошном сосновом лесу, в квартале 117, выдел 87 на юго-западном склоне. Другая ценопопуляция была приурочена к березово-сосновому разнотравно-злаковому лесу, квартал 117, выдел 69, северная экспозиция.

Определяли следующие фенологические фазы *C. calceolus*: начало вегетации (появление почек на поверхности почвы); отрастание листьев (листья свернуты в трубочку); развертывание нижнего листа

срединной формации; бутонизация (появление бутонов над листьями срединной формации, при этом листья срединной формации до конца не развернулись); цветение.

Сезонные ритмы развития побегов и ритмы цветения даны по И.В. Татаренко [1996]. Время цветения орхидных в БГПЗ приводится по Т.В. Жирновой [1994, 1999, 2003], И.В. Суюндукову [2002], М.Г. Вахрамеевой и Т.В. Жирновой [2003], М.Г. Вахрамеевой с соавторами [2003], А.Р. Ишбирдину с соавт. [2005], М.М. Ишмуратовой с соавт. [2005], Т.В. Жирновой, Р.К. Гайсиной [2005, 2006], Т.В. Жирновой с соавт. [2008 а, б], М.И. Набиуллину [2008] и др.

Сезонный ритм развития побегов таксонов сем. Orchidaceae на исследованной территории представлен в табл. 3.2. Основная доля (79 %) наземных орхидных характеризуется летнезеленым ритмом развития побегов. Два бесхлорофилльных вида – *Epipogium aphyllum* и *Neottia nidus-avis* – ведут в течение многих лет подземный образ жизни, появляясь над землей лишь летом в период цветения. *Calypso bulbosa* обладает осеннее-зимне-весеннезеленым ритмом развития побегов с периодом летнего покоя. Вечнозеленым является *Goodyera repens*.

Ритмы цветения и некоторые фенологические характеристики видов представлены в табл. 3.2.

Самым раннецветущим, с весенне-раннелетним периодом цветения, является *Calypso bulbosa*. В среднем, по многолетним наблюдениям, на территории БГПЗ период полного цветения вида приходится на начало июня. К группе раннелетнецветущих видов относятся виды рода *Cypripedium* и *Coeloglossum viride*. Период полного цветения этих видов приходится в среднем на середину второй декады июня.

Coeloglossum viride в целом по ритму цветения является позднелетним видом [Татаренко, 1996]. В различных точках ареала *C. viride* вегетирует и цветет в разное время: в Крыму считается эфемероидом [Голубев, 1984], в Нидерландах цветет в марте – мае [Willems, Melser, 1998], в Мурманской области цветет в июне – июле [Филиппова, Вылегжанин, 1980]. В условиях БГПЗ *C. viride* цветет с третьей декады мая по первую декаду июля, полное цветение приходится на вторую декаду июня [Вахрамеева и др., 2003].

Таблица 3.2

**Ритмы сезонного развития побегов и цветения таксонов сем. Orchidaceae
на территории Башгосзаповедника**

Вид	Сезонный ритм развития побегов*	Ритм цветения*	Время цветения в БГПЗ** (средние фенолаты)
<i>Calypso bulbosa</i>	осенне-зимне-весеннезеленые с периодом летнего покоя	весенний-ранне-летний	май – июнь (1.06±2.6)
<i>Sephalanthera rubra</i>	летнезеленый	среднелетний	июнь – июль (11.07±2.6)
<i>Coeloglossum viride</i>	летнезеленый	позднелетний	май – июнь (15.06±2.2)
<i>Cypripedium calceolus</i>	летнезеленый	раннелетний	июнь (14.06±1.4)
<i>Cypripedium guttatum</i>	летнезеленый	раннелетний	июнь (15.06±2.1)
<i>Cypripedium macranthon</i>	летнезеленый	раннелетний	июнь
<i>Cypripedium x ventricosum</i>	летнезеленый	раннелетний	июнь (18.06)
<i>Dactylophiza fuchsia</i>	летнезеленый	среднелетний	июнь – июль (29.06±3.4)
<i>Dactylophiza incarnata</i>	летнезеленый	среднелетний	июнь – июль
<i>Epiractis atrorubens</i>	летнезеленый	средне-позднелетний	июль – август

Окончание табл. 3.2

Вид	Сезонный ритм развития побегов*	Ритм цветения*	Время цветения в БГПЗ** (средние фенодаты)
<i>Eriactis helleborine</i>	летнезеленый	средне-позднелетний-раннеосенний	июль – август (31.07±0.7)
<i>Eriopogon arphyllum</i>	подземная вегетация в течение нескольких лет, цветение летом	позднелетний	Июль
<i>Goodyera repens</i>	вечнозеленый	позднелетний	июль – август (29.07±1.7)
<i>Gymnadenia conopsea</i>	летнезеленый	среднелетний	июнь – июль
<i>Listera ovata</i>	летнезеленый	среднелетний	–
<i>Neotitia nidus-avis</i>	подземная вегетация в течение нескольких лет, цветение летом	среднелетний	июнь – июль (23.06±1.3)
<i>Neottianthe cucullata</i>	летнезеленый	позднелетний-раннеосенний	июль – август (30.07±2.6)
<i>Orchis ustulata</i>	летнезеленый	среднелетний	июнь – август (9.07±2.2)
<i>Platanthera bifolia</i>	летнезеленый	ранне-среднелетний	июнь (20.06±1.6)

Примечания: * – сезонные ритмы развития побегов и ритмы цветения даны по И.В. Татаренко [1996]; ** – время цветения в БГПЗ дано по Т.В. Жирновой [1994, 1999, 2003], И.В. Суондукову [2002], М.Г. Вахрамеевой и Т.В. Жирновой [2003], М.Г. Вахрамеевой с соавт. [2003], А.Р. Ишбирдина с соавт. [2005], М.М. Ишмураговой с соавт. [2005], Т.В. Жирновой, Р.К. Гайсиной [2005, 2006], Т.В. Жирновой с соавт. [2008 а, б], М.И. Набиуллину [2008 а].

Среднелетним ритмом цветения характеризуются *Cephalanthera rubra*, *Dactylorhiza fuchsia*, *D. incarnata*, *Gymnadenia conopsea*, *Listera ovata*, *Neottia nidus-avis*, *Orchis ustulata* и *Platanthera bifolia*. У видов со среднелетним ритмом фенодаты цветения приходятся в среднем на третью декаду июня (*Dactylorhiza fuchsia*, *D. incarnata*, *Neottia nidus-avis*, *Platanthera bifolia*) – первую декаду июля (*Cephalanthera rubra*, *Orchis ustulata*).

Позднелетним ритмом цветения в БГПЗ характеризуются *Epipactis atrorubens*, *E. helleborine*, *Epipogium aphyllum*, *Goodyera repens* и *Neottianthe cucullata*. Растянутым ритмом цветения характеризуется *Epipactis helleborine*.

Для некоторых видов на территории БГПЗ проведены многолетние фенологические исследования. Например, фенология видов рода *Cypripedium* [Жирнова, 1994, 1999; Суюндуков, 2002; Ишмуратова и др., 2005; Набиуллин, 2008], *Epipactis helleborine* [Жирнова и др., 2008 а], *Goodyera repens* [Жирнова и др., 2008 б] хорошо изучена.

Ритмы сезонного развития *C. calceolus* и *C. guttatum* представлены в табл. 3.3 и 3.4.

По срокам начала вегетации виды рода *Cypripedium* относятся к весенним растениям. Начало вегетации в разных фитоценозах приходится на разные сроки и зависит также от погодных условий. Разница в сроках прохождения фенофаз *C. calceolus* и *C. guttatum* составляет 1–3 дня. *Cypripedium calceolus* раньше *C. guttatum* вступает в отдельные фенофазы.

На вариацию сроков наступления фенофаз влияют не только фитоценологические условия, но и определяемые орографией факторы (крутизна и экспозиция склона, прогреваемость и режим увлажнения почвы). Это было показано на примере двух ценопопуляций *C. calceolus* [Набиуллин, 2008 а]. Материалы исследования представлены в табл. 3.5–3.6.

Исследованные ценопопуляции *C. calceolus* обитают на разных склонах горы. Растения, произрастающие в березово-сосновом разнотравно-злаковом лесу, находятся в более влажных и прогреваемых условиях и раньше вступают в отдельные фенологические фазы. Растения, обитающие в разнотравно-вейниково-зеленомошном сосновом лесу, расположенном на крутом юго-западном склоне горы (угол склона более 30°), позже вступают в отдельные фенофазы.

Таблица 3.3

Сезонное развитие *Cypripedium calceolus* (широкотравно-вейниковый сосняк с примесью березы бородавчатой, кв. 117/82, 1991–2001 гг.)

Фенофазы	Крайние фенодаты	Средние фенодаты	Коэффициент вариации фенодат, %
Вегетация: начало*	28.04–24.05	14.05±2.2	9.7
отрастание листьев**	16.05–4.06	28.05±2.5	7.4
развертывание нижнего листа срединной формации	19.05–9.06	1.06±2.1	6.6
Бутонизация***	22.05–12.06	5.06±2.0	6.7
Цветение: начало	27.05–16.06	8.06±2.0	6.3
полное	7.06–21.06	14.06±1.4	4.3
конец	12.06–28.06	22.06±1.7	4.8

Примечания: здесь и в табл. 4–6: * – появление почек на поверхности почвы; ** – листья не расправлены, свернуты в трубочку; *** – бутоны показались над листьями срединной формации (при этом листья срединной формации до конца не развернулись).

Таблица 3.4

Сезонное развитие *Cypripedium guttatum* (сосняк разнотравно-вейниковый, кв. 117/81, 1991–2001 гг.)

Фенофазы	Крайние фенодаты	Средние фенодаты	Коэффициент вариации фенодат, %
Вегетация: начало*	2.05–29.05	17.05±2.5	9.9
отрастание листьев**	16.05–7.06	29.05±2.1	7.0
развертывание нижнего листа срединной формации	19.05–9.06	3.06±2.2	7.0
Бутонизация***	22.05–12.06	5.06±2.1	6.5
Цветение: начало	26.05–17.06	9.06±2.2	6.9
полное	7.06–21.06	15.06±1.5	4.3
конец	13.06–29.06	23.06±2.1	5.5

Таблица 3.5

**Сезонное развитие *Syrripedium calceolus* в БГПЗ
(березово-сосновый разнотравно-злаковый лес, кв. 117, выд. 69,
2004–2007 гг., правый берег р. Башарт)**

Фенофазы	Годы				Колебание фенодат	Среднее значение
	2004	2005	2006	2007		
Вегетация:						
начало	21.05	15.05	26.05	25.05	15.05–26.05	21.05±5
отрастание листьев	25.05	23.05	29.05	27.05	23.05–29.05	26.05±3
развертывание нижнего листа сре- дininной формации	27.05	26.05	1.06	30.05	26.05–1.06	28.05±3
Бутонизация	2.06	30.05	4.06	3.06	30.05–4.06	2.06±2
Цветение:						
начало	4.06	1.06	6.06	5.06	1.06–6.06	4.06±2
полное	9.06	5.06	12.06	15.06	5.06–15.06	10.06±4
конец	22.06	23.06	20.06	20.06	20.06–23.06	21.06±2

Таблица 3.6

**Сезонное развитие *Syrripedium calceolus* в БГПЗ
(разнотравно-вейниково-зеленомошный сосновый лес,
кв. 117, выд. 87, 2004–2007 гг., левый берег р. Узян)**

Фенофазы	2004	2005	2006	2007	Колебание фенодат	Среднее значение
Вегетация:						
начало	23.05	18.05	29.05	25.05	18.05–29.05	23.05±5
отрастание листьев	25.05	24.05	1.06	27.05	24.05–1.06	27.05±4
развертывание нижнего листа сре- дininной формации	2.06	30.05	4.06	30.05	30.05–4.06	1.06±2
Бутонизация	4.06	1.06	6.06	4.06	1.06–6.06	3.06±2
Цветение:						
начало	9.06	3.06	9.06	10.06	3.06–10.06	7.06±3
полное	11.06	5.06	13.06	15.06	5.06–15.06	11.06±4
конец	20.06	22.06	20.06	–	20.06–22.06	20.06±1

3.5. Сезонный ритм развития и статистический анализ фенологических дат некоторых видов рода *Valeriana* на территориях заповедников «Башкирский», «Южно-Уральский» и «Шульган-Таш»

Фитоценоотическую приуроченность и фенологию видов фиксировали по материалам полевых исследований и материалам, представленным в «Летописи природы заповедника «Шульган-Таш»» (1986–2007 гг.). Отмечали следующие фенологические фазы: начало и конец вегетации, бутонизации, цветения и плодоношения.

Полевые исследования проводили в сезоны 2004–2008 гг. Всего исследовано 6 ценопопуляций (ЦП): *Valeriana officinalis* (ЦП 1 расположена на второй надпойменной террасе р. Белой, кв. (лесной квартал) 51 (53°03'49,87" с.ш., 57°06'98,25" в.д.), ЦП 2 – на первой надпойменной террасе р. Белой (тот же квартал, 53°03'62,52" с.ш., 57°06'35,17" в.д.), *V. wolgensis* (ЦП 1 – вблизи ручья Балатукай, кв. 49 (53°04'01,35" с.ш., 57°01'43,85" в.д.), ЦП 2 – к западу от пасеки «Балатукай» (квартал тот же – 53°04'13,48" с.ш., 57°00'87,38" в.д.) и *V. dubia* (ЦП 1 – на скалистых обнажениях над пещерой «Шульган-Таш», кв. 51 (53°04'00,24" с.ш., 57°06'30,37" в.д.), ЦП 2 – вблизи борти 307, кв. 49 (53°04'14,51" с.ш., 57°05'03,26" в.д.). Популяционные характеристики исследованных видов в статье представлены по результатам исследования одного года – в сроки 10–18 июля 2008 г.

Фенологические исследования проводили в горно-лесной зоне Южного Урала на 4 стационарных площадках (пл.) феномаршрута на территории Южно-Уральского заповедника (Белорецкий р-н, Ямаштинское лесничество, хр. М. Ямантау): пл. 1 – кв. 113, верхняя пойма (терраса) р. Реветь, около 300 м н.у.м., осоково-злаково-разнотравный пойменный луг; пл. 2 – кв. 113, вершина увала (отрога), около 500 м н.у.м., дубняк с примесью клена и березы разнотравный; пл. 3 – кв. 114, средняя часть западного склона хребта, около 600 м н.у.м., дубняк широколиственный с примесью липы и березы; пл. 4 – кв. 108, верхняя часть западного склона хребта, около 750 м н.у.м., злаково-разнотравно-горлецовый луг.

В анализе феноритмов *V. wolgensis* на территории ЮУГПЗ использованы данные из «Летописи природы Южно-Уральского заповедника» (1986–1990 гг., 2005–2009 гг.) и данные авторов, полученные при проведении маршрутных исследований – Ю.П. Горичева (1986–2010 гг.), М.М. Ишмуратовой и А.Р. Ишбирдина (2005–2008 гг.), Э.Н. Сулеймановой (2006–2007 гг.).

На территории заповедника «Шульган-Таш» обитают три вида – *V. officinalis*, *V. dubia* и *V. wolgensis*, на территории ЮУГПЗ – *V. wolgensis*. Сезонные ритмы развития видов рода *Valeriana* на заповедных территориях исследованы нами ранее [Ишмуратова и др., 2008, 2011 а, б] и представлены в табл. 3.7.

Valeriana dubia начинает вегетировать ранней весной (табл. 3.7). *Valeriana dubia* и *V. wolgensis* являются длительновегетирующими видами. Фаза начала вегетации в различные годы у *V. dubia* приходится на первую – третью декады апреля, у *V. wolgensis* – на третью декаду апреля – вторую декаду мая. Конец вегетации у *V. dubia* приходится на первую декаду августа – третью декаду октября, у *V. wolgensis* и *V. officinalis* – на первую декаду сентября – третью декаду октября. Фазы цветения и плодоношения в разные годы у исследованных видов также приходятся на разные сроки. *Valeriana dubia* плодоносит с третьей декады мая по третью декаду июля, *V. wolgensis* – с первой декады июня по первую декаду сентября, *V. officinalis* – с первой декады августа по вторую декаду сентября. Анализ фенодат *V. wolgensis* на территориях двух заповедников (табл. 3.7) свидетельствует, что диапазон крайних значений фенодат в ЮУГПЗ шире.

В ЮУГПЗ *V. wolgensis* представлен двумя экотипами – горной и низкогорной (лесной).

Ритмы развития вида на расположенных на разных высотах над уровнем моря стационарных площадках представлены в табл. 3.8.

Сроки наступления фенофаз в ценопопуляциях не совпадают. В горных ценопопуляциях наступление фенофаз приходится на относительно ранние сроки, чем в низкогорных ценопопуляциях. Наблюдается тенденция сужения амплитуды колебания (в днях) от средних значений фенодат *V. wolgensis* в ценопопуляциях на градиенте высотности.

**Фенодаты видов рода *Valeriana* ряда *Officinales*
на территориях заповедника «Шульган-Таш» (1986–2007 гг.)
и Южно-Уральского заповедника
(1986–1997, 1999–2000, 2002–2010 гг.)
из материалов «Летописи природы...» заповедников**

Фенофазы	Виды/локалитет/фенодаты/дни, месяцы/крайние фенодаты (средние фенодаты)			
	<i>Valeriana dubia</i>	<i>Valeriana officinalis</i>	<i>Valeriana wolgensis</i>	
	Заповедник «Шульган-Таш»			ЮУГПЗ
Вегетация:				
начало	10.04–29.04 (20.04±9)	Нет данных	29.04–17.05 (8.05±7)	24.04–15.06 (21.05 ±14)*
конец	3.08–23.10 (29.09±14)	10.09–21.10 (12.10±10)	4.09–27.10 (2.10±15)	нет данных
Бутонизация:				
начало	26.04–27.05 (3.05±16)	нет данных	3.05–31.05 (22.05±5)	11.05–22.06 (26.05±8)
конец	нет данных	нет данных	нет данных	нет данных
Цветение:				
начало	1.05–3.06 (22.05±8)	2.07–28.07 (10.07±9)	23.05–17.06 (10.06±7)	13.05–24.06 (3.06 ±9)
конец	19.05–22.06 (15.06±15)	27.07–6.08 (2.08±10)	29.05–10.07 (1.07±10)	11.06–22.08 (4.07±14)
Плодоношение:				
начало	29.05–26.06 (10.06±9)	4.08–30.08 (12.08±16)	8.06–9.07 (29.06±12)	11.06–01.09 (15.07±14)
конец	16.06–21.07 (12.07±12)	30.08–11.09 (2.09±9)	5.07–3.09 (28.07±16)	29.06–12.08 (21.07±16)

Некоторые сдвиги фенофаз в раннюю сторону или их запаздывание связаны с погодными условиями года. Ранее наступление фазы вегетации в луговом ценозе (пл. 1) наблюдали в 2006 году. В этом году весна была ранней и несколько продолжительнее обыч-

ного. Фазы цветения и плодоношения почти во всех ценопопуляциях в 2006 году были растянутыми, поскольку июнь был относительно влажным и жарким, а июль – относительно прохладным и влажным.

Амплитуда колебания (в днях) от средних значений фенодат *V. wolgensis* в горных ценопопуляциях уже, чем в низкогорных. Горные ценопопуляции характеризуются более ранним наступлением фенофаз и быстрым их прохождением.

Сроки наступления фенофаз *V. wolgensis* в БГПЗ следующие (табл. 3.9): начало фазы вегетации (в годы наблюдений) приходится на третью декаду апреля – третью декаду мая, в среднем – на первую декаду мая. Конец фазы вегетации отмечается в первой декаде августа – второй декаде сентября, в среднем – в третьей декаде августа. Начало фазы бутонизации приходится на первые декады мая – июня, в среднем – на третью декаду мая.

Таблица 3.8

Фенодаты *Valeriana wolgensis* Kazak. на территории Башгосзаповедника (кв. 117, феномаршрут, 1963–1966, 1982–2008 гг.)

Фенофазы	Крайние даты	Средние даты (дни, месяцы±дни)
Вегетация: начало конец	*25.04–25.05 3.08–12.09	10.05±8 23.08±12
Бутонизация: начало	*6.05–9.06	24.05±8
Цветение: начало массовое цветение конец	*28.05–27.06** *4.06–20.07** *16.06–1.08**	12.06±8 20.06±9 2.07±9
Плодоношение: начало массовое созревание конец	*29.06–11.08** 10.07–17.07 15.07–27.08**	14.07±14 15.07±3 31.07±17
Отмирание листьев: начало	14.07–22.08	1.08±12

Примечание: * – даты 1995 г., ** – даты 2003 г.

Таблица 3.9

Сезонное развитие *Valeriana wolgensis* Kazak. на площадках феномаршрута в Южно-Уральском заповеднике (1986–1990, 2005–2009 гг.)

Фенофаза	Локалитет площадок (пл.), фенодаты (средние даты: дни, месяцы±дни)										
	Пл. 1, осоково-злаково-разногравный пойменный луг, 300 м н.у.м.	Пл. 2, кленово-березовый дубяк разнотравный, 500 м н.у.м.	Пл. 3, липово-березовый дубяк широколиственный, 600 м н.у.м.	Пл. 4, злаково-разнотравно-горцовый луг, 750 м н.у.м.	средние даты	крайние даты	средние даты	крайние даты	средние даты	крайние даты	средние даты
Вегетация	24.04–*09.06	18.05±15.06.05–15.06	24.05±20.07.05–20.05	07.05–23.05	18.05±15.06.05	24.05±20.07.05	07.05–23.05	18.05±15.06.05	24.05±20.07.05	07.05–23.05	14.05±8
Бутонизация	23.05–31.05	27.05±4.13.05–22.06*	27.05±16.19.05–02.06	19.05–02.06	27.05±4.13.05	27.05±16.19.05	19.05–02.06	27.05±4.13.05	27.05±16.19.05	13.05–29.05	25.05±6
Цветение: начало	29.05–19.06	5.06±8.20.05–03.06	27.05±10.25.05–08.06	23.06±6	5.06±8.20.05	27.05±10.25.05	23.06±6	5.06±8.20.05	27.05±10.25.05	13.05–09.06	30.05±11
массовое	04.06–31.07	23.06±19.29.05–25.07	20.06±18.10.06–19.06	15.06±4	23.06±19.29.05	20.06±18.10.06	15.06±4	23.06±19.29.05	20.06±18.10.06	29.05–01.07	17.06±9
конец	18.06–22.08*	11.07±23.17.06–01.08*	4.07±19.23.06–29.06	26.06±3	11.07±23.17.06	4.07±19.23.06	26.06±3	11.07±23.17.06	4.07±19.23.06	23.06–11.07	2.07±7
Плодоношение: начало	25.06–01.09*	21.07±19.24.06–09.08*	15.07±14.23.06–17.07	6.07±10	21.07±19.24.06	15.07±14.23.06	6.07±10	21.07±19.24.06	15.07±14.23.06	3.07–01.08*	17.07±8
конец	02.08	–	11.07–05.08	27.07±14	12.08	–	–	–	–	24.07–02.08	29.07±5

Примечание: * – даты 2006 г.

Начало фазы цветения приурочено к третьим декадам мая – июня, в среднем – ко второй декаде июня. Массовое цветение приходится на первую декаду июня – третью декаду июля, в среднем – на третью декаду июня. Фаза массового плодоношения отмечается во второй декаде июля. Особо следует выделить 1995 и 2003 годы. Относительно теплым (среднесуточная температура весны – 7,3 °С) и сухим (сумма весенних осадков – 54 мм) был 1995 год. Весна была стремительной, что привело к наступлению фаз вегетации, цветения и плодоношения на две недели раньше.

Дождливым (сумма весенних и летних осадков – 139 и 182 мм соответственно) и относительно прохладным (среднесуточная температура весны – 6,4 °С) было лето 2003 г., в результате фазы цветения и плодоношения валерианы сдвинулись почти на месяц позже.

В целом, по нашим наблюдениям, феноритмы исследованных видов ряда *Officinales* на территории Башкортостана следующие: фазы цветения и плодоношения в среднем у *V. dubia* приходятся на май – июнь, у *V. wolgensis* – на июнь – июль, *V. officinalis* – на июль – август. В комплексе с другими признаками фенологические признаки могут быть использованы в качестве дополнительных таксономических признаков при определении видов рода *Valeriana* ряда *Officinales*.

Таким образом, фенологические наблюдения являются важной составляющей частью мониторинговых исследований, проводимых на особо охраняемых природных территориях. На основе фенологических исследований проводятся наблюдения за сезонными метеорологическими, гидрологическими, зоофенологическими и фитофенологическими явлениями. Исследования особенностей фенологии могут быть использованы для уточнения таксономического статуса и дифференциации близкородственных видов растений.

Глава 4

Изучение антэкологии и консортивных связей

Устойчивое существование ценопопуляции энтомофильных видов тесно связано с взаимодействием растений с насекомыми-опылителями и иными консортами.

Цветковые растения могут быть одно- и многодомными. На одной особи могут формироваться однотипные или разнотипные в половом отношении цветки. К настоящему времени по способности формировать цветки выделяют несколько типов растений [Карасева и др., 2011]: а) андромоноэцидные – растения с наличием на одной особи обоеполых и тычиночных цветков; б) гиномоноэцидные – на одной особи формируются обоеполые и пестичные цветки; в) андрогинодиэцидные – формируют на одной особи только однополые либо тычиночные, либо пестичные цветки; г) гинодиэцидные – в популяции имеются особи с обоеполыми и особи только с пестичными цветками; д) диэцидные (двудомные) – образуются тычиночные и пестичные цветки на разных особях; е) гермафродитные – несут на одной особи цветки, содержащие андроцей и гинецей.

В рамках оценки состояния и динамики ценопопуляций редких видов растений нами ведутся исследования особенностей биологии цветения и опыления, репродуктивной биологии этих видов.

В процессе изучения антэкологии уточнены и дополнены сведения о видовом составе опылителей и синдромах опыления орхидей [Ишмуратова и др., 2003 б, 2005, 2019 б; Суюндуков и др., 2008, 2009; Кривошеев, 2011, 2015; Кривошеев, Барлыбаева, 2011, 2017; Кривошеев, Ишмуратова, 2012, 2015 и др.].

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. Полагаем, что решающими факторами дифференциации являются способы аттракции (например, ширина губы и наличие на ней визуальных указателей).

Мониторинговые исследования ценопопуляций редких видов и сообществ, в которых они произрастают, позволяют изучить состав консортов, опылителей и посетителей в разных ценозах, а также проследить их динамику в одном ценозе в различные, по климатическим характеристикам, годы.

В качестве примера приводим исследования антэкологии и консортивных связей некоторых видов р. *Cypripedium* (*Cypripedium calceolus* и *C. guttatum*), проведенные на территории БГПЗ и на сопредельных с ООПТ территориях:

1. Ценопопуляция *C. calceolus* (БГПЗ, кв. 117/73) находится в березово-сосновом широколиственно-вейниковом лесу. Из трав обильны и постоянны *Aconitum septentrionale*, *Calamagrostis arundinacea*, *Milium effusum*, *Filipendula ulmaria*, *Trollius europaeus* и др. Сообщество отнесено к классу *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae* Ермаков, Koroljuk et Latchinsky 1991, объединяющему гемибореальные лиственнично-сосново-березовые травяные мезофильные леса восточных предгорий Южного Урала, Западной и Центральной Сибири.

2. Ценопопуляция *C. calceolus* (БГПЗ, кв. 117/82) находится в широколиственно-вейниковом сосняке с примесью березы бородавчатой. Доминирует *Calamagrostis arundinacea*, высокое проективное покрытие имеют *Aconitum septentrionale*, *Aegopodium podagraria*, часто встречаются *Vupleurum longifolium*, *Pulmonaria mollissima*, *Trollius europaeus* и др. Синтаксономическая характеристика аналогична ценопопуляции 1.

3. Ценопопуляция *C. calceolus* (Бурзянский район, окрестности с. Кильдигулово) описана в вейниково-снытьевом сосняке. Из видов травяного яруса преобладают *Calamagrostis arundinacea*, *Primula macrocalyx*. Сообщество может рассматриваться как переходное между классами *Brachypodio-Betuletea* и *Quercu-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937 (европейские неморальные леса).

4. Ценопопуляция *C. guttatum* (БГПЗ, кв. 117/81) приурочена к разнотравно-вейниковому сосняку с фрагментарным моховым

покровом. В напочвенном покрове доминируют *Calamagrostis arundinacea*, *Rubus saxatilis*, *Brachypodium pinnatum*, довольно обильны *Aegopodium podagraria*, *Vupleurum longifolium*, *Carex digitata*, *Pyrola minor*. Сообщество относится к переходным от класса *Brachypodio-Betuletea* к классу бореальных лесов *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss. et Vlieger 1939.

5. Ценопопуляции *C. calceolus* и *C. guttatum* (БГПЗ, кв. 117/87) приурочены к сенокосу разнотравно-вейниково-зеленомошному. Сообщество относится к классу *Vaccinio-Piceetea*. В напочвенном покрове преобладают зеленые мхи – *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*. Травяно-кустарничковый ярус слагают *Calamagrostis arundinacea*, *Vaccinium myrtillus*, *Orthilia secunda*, *Carex digitata*, *Cerastium pauciflorum*, *Trientalis europaea* и др.

Фенологические наблюдения проводили в 1991–2001 гг. на стационарных участках на территории Башгосзаповедника – ценопопуляции 2 и 4 (см. гл. 3, табл. 3.3 и 3.4).

Ритм сезонного развития видов р. *Cyripedium* описывали по методике И.Н. Бейдеман [1960, 1974]. Статистическую обработку календарных дат проводили в соответствии с рекомендациями Г.Н. Зайцева [1978, 1984].

Биологию опыления *C. calceolus* в БГПЗ исследовали в ценопопуляциях 1 и 5. Биологию опыления *C. guttatum* исследовали в ценопопуляции 5. Сбор насекомых-опылителей и пауков осуществляли эксгаустером и методом ручного сбора. Встречаемость опылителей оценивали по находкам мертвых и живых насекомых в губе-ловушке цветка. Посещаемость определяли по числу посещений цветка насекомыми-опылителями с 8.00 до 20.00 часов в ясную и пасмурную погоду.

Антэкологию видов изучали в соответствии с разработанными методиками А.Н. Пономарева [1960, 1970].

Выделение энтомофильных комплексов и субкомплексов растений проводили в соответствии с классификациями Фегри и ван дер Пейла [1982] и Г.М. Длусского и др. [2002]. Объединение насекомых в группы по типам питания осуществляли в соответствии с рекомендациями Г.М. Длусского и др. [2002].

Ритмы сезонного развития *C. calceolus* и *C. guttatum* представлены в табл. 3.3 и 3.4 (см. гл. 3). Разница в сроках прохождения фено-

фаз *C. calceolus* и *C. guttatum* составляет 1–3 дня. *C. calceolus* раньше *C. guttatum* вступает в отдельные фенофазы.

По срокам начала вегетации виды р. *Cyripedium* относятся к весенним растениям. Начало вегетации в разных фитоценозах приходится на разные сроки и зависит также от погодных условий.

По срокам распускания цветков оба исследованных вида относятся к весенне-раннелетним растениям (см. гл. 3, табл. 3.2). Цветение наступает в среднем в конце первой – начале второй декады июня и продолжается около двух недель. Неопыленный цветок сохраняет свежесть до трех недель. По нашим наблюдениям, в некоторых ценопопуляциях (1) на Южном Урале цветение *C. calceolus* может продолжаться в отдельные годы (2000 г.) до 5 июля. Обычно на побеге *C. calceolus* имеется 1–2 цветка, редко – 3, *C. guttatum* – 1. Первым распускается верхний цветок. Раскрывание цветков происходит круглосуточно. Цветки характеризуются однократным распусканием венчика. На территории Башгосзаповедника 25,0–76,9 % цветков и бутонов *C. calceolus* и в отдельные годы до 61,9–67,9 % цветков и бутонов *C. guttatum* повреждаются поздними весенними заморозками.

Особенности строения цветков видов рода *Cyripedium*, как и семейства в целом, связаны с коадаптивной эволюцией с насекомыми-опылителями. Цветки видов этого рода зигоморфные, относятся к типу гомогамных полуловушек с обманной аттракцией [Фегри, Пэйл, 1982; Аверьянов, 1991].

Опылителями *C. calceolus*, по мнению ряда авторов [Дарвин, 1950; Nilsson, 1979], преимущественно являются мелкие одиночные пчелы рода *Andrena*, преимущественно самки [Nilsson, 1981]. Нильссон [Nilsson, 1981] в качестве опылителей отмечает также виды родов *Halictus*, *Lasioglossum* (*Halictidae*), *Nomada* (*Anthophoridae*), *Bombus*, *Psithyrus* (*Apidae*). В.В. Мазинг [1980] отмечает, что факультативными опылителями *C. calceolus* являются жуки из семейства *Dasytidae*, *Nitidulidae*. По наблюдениям некоторых исследователей [Воробьева, Москвичева, 1987; Шибанова, 1996], опылителями *C. calceolus* являются также журчалки и муравьи.

В ходе проведенных исследований нами выявлен видовой состав и частота встречаемости насекомых-опылителей *C. calceolus* и *C. guttatum* (табл. 4.1).

**Частота встречаемости* насекомых-опылителей в цветках
Cyripedium calceolus L. и *Cyripedium guttatum* Sw. на Южном Урале (%)**

Отряд, семейство, вид	Тип питания насекомых	<i>Cyripedium calceolus</i>	<i>Cyripedium guttatum</i>
отряд <i>Diptera</i>			
семейство <i>Muscidae</i>			
<i>Musca corvina</i>	DM	66.7	20.0
семейство <i>Syrphidae</i>			
<i>Chrysotoxum festivum</i>	DS	20.0	–
<i>Syrphus ribesii</i>	DS	10.0	–
отряд <i>Hymenoptera</i>			
семейство <i>Andrenidae</i>			
<i>Andrena albicans</i>	НН	43.3	–
<i>Andrena cineraria</i>	НН	30.0	–
семейство <i>Colletidae</i>			
<i>Colletes</i> sp.	НН	10.0	–
Число обследованных цветков		30	10

Примечание. * – суммарная частота встречаемости может превышать 100 %, т. к. в одном цветке могут находиться несколько насекомых.

Наиболее часто встречаются в цветках *C. calceolus* и, следовательно, являются основными опылителями обыкновенная полевая муха (*Musca corvina*) и беловатая земляная пчела (*Andrena albicans*). Несколько реже встречаются серая земляная пчела (*A. cineraria*), журчалка красивая (*Chrysotoxum festivum*), сирф обыкновенный (*Syrphus ribesii*) и коллетес (*Colletes* sp.). В качестве опылителя *C. guttatum* выявлена лишь *M. corvina*.

Среди опылителей выявлено три группы насекомых, объединенных по способу питания в следующие субкомплексы [по Длусский и др., 2002]:

- DM (мийофильный) – мухи из надсемейства *Muscoidea* с коротким хоботком, питающиеся как пыльцой, так и нектаром (*Antomyidae, Muscidae*);

- DS (сирфидофильный) – представители семейства *Syrphidae*, являющиеся облигатными палинофагами, питание пыльцой для них необходимое условие для развития яичников, также питаются и нектаром;

- НН (микромелиттофильный) – одиночные пчелы (*Hymenoptera: Halictidae, Andrenidae* и др.), имеющие хоботок умеренной длины. Питаются нектаром и собирают пыльцу для выкармливания личинок.

Cypripedium calceolus имеет широкий круг опылителей, вследствие этого может быть элементом нескольких субкомплексов: микромелиттофильного (группа НН в сумме составляет более 80 %), мийофильного (группа DM составляет более 60 %) и сирфидофильного (группа DS в сумме составляет 30 %) (табл. 4.1). *C. guttatum* является представителем лишь мийофильного субкомплекса.

Вопрос о способах аттракции насекомых-опылителей цветками орхидей достаточно сложный. Здесь мы находим и бесспорные примеры химической, визуальной и тактильной мимикрии (например, *Ophrys insectifera*) и спектральной мимикрии цветков (например, *Cephalanthera rubra*) [Nilsson, 1983], а также и примеры дискуссионные. Открытым остается вопрос и об аттракции цветка *C. calceolus*. Есть мнение о том, что цветки привлекают пчел рода *Andrena* запахом [Daumann, 1968, цит. по Фегри, Пейл, 198]) или заманивают в ловушку мерцанием волосков [Фегри, Пейл, 1982].

Анализ состава опылителей двух видов башмачков по типу питания показывает, что для всех отмеченных насекомых-опылителей характерно питание нектаром. Однако число видов и таксономическое разнообразие опылителей *C. calceolus* существенно выше даже при соседствующем произрастании с *C. guttatum*. Можно предположить, что сравнение цветков *C. calceolus* и *C. guttatum* поможет выявить те морфологические отличия цветков, которые могут рассматриваться как синдромы обманной аттракции насекомых, питающихся нектаром (табл. 4.2).

Сравнительная характеристика цветков *C. calceolus* и *C. guttatum*

Особенности строения цветка	<i>C. calceolus</i>	<i>C. guttatum</i>
1. Мешковидная губа-ловушка	+	+
2. Желтый цвет губы-ловушки	+	
3. Белая с фиолетовыми пятнами губа-ловушка		+
4. Боковые листочки околоцветника линейно-ланцетные, отстоящие, темно окрашенные	+	
5. Боковые листочки околоцветника удлинено-яйцевидные, вперед направленные, пятнистые		+
6. Радиальная складчатость губы-ловушки	+	-
7. Слабый сладковатый запах	+	-

Действительно, некоторые из признаков, характеризующих цветки *C. calceolus* рассматриваются как указатели нектара: желтый цвет, радиальные отметки [Фегри, Пейл, 1982], а также слабый сладковатый запах. К радиальным отметкам у цветков *C. calceolus* можно отнести складки губы и «направляющие» к открытому окну губы листочки околоцветника. Отмеченные особенности, привлекающие питающихся нектаром насекомых, можно отнести как к синдромам мелиттофилии, так и мийофилии. Крапчатость внутренней стороны губы у окошка и верхней поверхности стаминодия усиливает привлекательность цветка для двукрылых и является синдромом мийофилии. Нельзя исключить и химическую аттракцию цветков *C. calceolus*, которой можно объяснить избирательное привлечение цветками самок *Andrena*.

Розовые и фиолетовые пятна на губе-ловушке и боковых лепестках околоцветника *C. guttatum* могут рассматриваться как синдром мийофилии. Известно, что рассеянные пятна привлекают мух, имитируя их скопления [Wiesmann, 1962, цит. по Фегри, Пейл, 1982]. У сапромийофильных цветков визуальное привлечение усиливается обманной химической аттракцией. Это характерно для «дурно пахнущих», темно окрашенных и пятнистых цветков семейств *Aristolochiaceae*, *Rafflesiaceae*, *Asclepiadaceae* и др. А у некоторых цветков семейства *Araceae* привлекательность усиливается продукцией теплоты и углекислого газа [Dafni, 1984, цит. по Bernklau, 2001].

Как правило, сочетание визуальных и химических синдромов цветка оказывается более привлекательным для двукрылых насекомых. Вследствие этого такие растения не испытывают недостатка в опылителях. Низкая частота встречаемости опылителей в цветках *C. guttatum* может быть результатом отсутствия химической аттракции, а «удачные попадания» есть результат того, что сырые и затененные биотопы, которые предпочитают *C. guttatum*, изобилуют находящимися в постоянном поиске двукрылыми [Kugler, 1955, цит. по Фегри, Пейл, 1982]. Кроме того, отмечалось, что в неблагоприятных климатических условиях роль двукрылых в опылении усиливается. Это связывают с тем, что у двукрылых не выражена, как у перепончатокрылых, периодичность сезонной и суточной активности [Hagerup, 1951; Kevan, 1972, цит. по Фегри, Пейл, 1982].

Отмечалось, что у орхидных сапромиофилия пришла на смену мелиттофилии [Фегри, Пейл, 1982]. Можно предположить, что этот переход осуществлялся по ряду мелиттофилия – мелиттомиофилия – мийофилия – сапромиофилия. Описываемые виды занимают среднее положение этого ряда. Наличие цветков-ловушек с направляющими движение насекомых светлыми окнами, рассматриваемыми как синдром сапромиофилии, например, у цветков *Arisaema* и *Ceropegia*, чаще всего связывают с обманной химической аттракцией [Фегри, Пейл, 1982; Wiens, 1978, цит. по Bernklau, 2001]. Ловушки предназначены для удержания обманутых запахом насекомых с целью увеличения вероятности опыления. Однако для *C. calceolus* и *C. guttatum*, у которых не отмечено выраженной химической аттракции, наличие цветка-ловушки можно рассматривать как синдром подкрепляющий обманную визуальную аттракцию.

Для видов рода *Cypripedium* И.В. Татаренко [1996] отмечает следующие способы опыления: *C. calceolus* – неспециализированная энтомофилия (опыление разными группами насекомых в разной степени), *C. guttatum* – слабоспециализированная энтомофилия (опыление наряду с преобладающими осуществляют и некоторые другие группы насекомых). Однако наличие аттрактивных синдромов цветков позволяет характеризовать способы опыления этих видов как широко специализированную (*C. calceolus*) и специализированную (*C. guttatum*) энтомофилию.

Цветки исследованных видов опыляются в дневное время суток.

Интенсивность посещения цветков *C. calceolus* насекомыми-опылителями зависит от погодных условий и времени дня. Максимальное число посещений отмечено в ясную погоду с 12.00 до 14.00. При пасмурной погоде посещаемость цветков насекомыми-опылителями низкая (рис. 4.1).

Завязываемость плодов *C. calceolus* зависит от складывающихся в биоценозах отношений между растениями и их консортами, которые, в свою очередь, зависят от погодных условий. Так, например, в БГПЗ по годам плодообразование у этого вида колеблется в ценопопуляциях от 0 до 87.5%.

Гораздо реже насекомыми посещаются цветки *C. guttatum*. По-видимому, с этим связана и более низкая завязываемость плодов *C. guttatum*, которая в исследованных ценопопуляциях неохранных территорий составляет в среднем 5.0 %, а в БГПЗ – 5.9–8.5 %.

Цветки *C. calceolus* повреждаются пыльцедами *Meligethes aeneus* и *Omorhulus lepturoides*. В отдельные годы на территории БГПЗ 4.8–32.0 % цветков и плодов повреждаются животными-фитофагами.

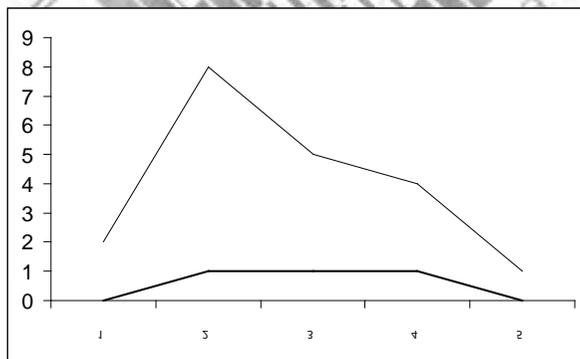


Рис. 4.1. Динамика посещения насекомыми цветков *Cyripedium calceolus* на протяжении светлого времени суток

По оси абсцисс: интервалы времени наблюдения (час.): 1 – 10-12, 2 – 12-14, 3 – 14-16, 4 – 16-18, 5 – 18-20.

По оси ординат: число опылителей, экз.

— в ясную погоду

— в пасмурную погоду

Реальное плодоношение *C. guttatum* также зависит от активности фитофагов, которыми повреждается 2.1–31.0 % цветков и бутонов.

В качестве консортов *C. calceolus* нами установлены некоторые виды класса паукообразных (*Aranei*) из семейства пауков-тенетников (*Theridionidae*) – *Tetragnantha pinicola*, *Enoplognatha ovata*, пауков-кругопрядов (*Araneidae*) – *Araneus marmoreus*, пауков-бокоходов (*Thomisidae*) – *Misumena vatia*, *Xysticus* sp. Пауки используют цветок (губу) как своеобразную ловушку, располагаясь внутри нее. Выявлено, что в (на) одном цветке обитает исключительно одна особь паука.

Следует отметить, что пауки не обнаружены на цветках *C. guttatum*, несмотря на соседство исследованных ценопопуляций двух видов и сходство состава и структуры сообществ. Видимо отмеченные указатели нектара *C. calceolus* активизируют инстинкты пауков в выборе места охоты. Кроме того, «цветочные» пауки имеют желтую окраску тела, мимикрируя под цвет губы-ловушки цветка.

Можно предположить, что в некоторой степени и пауки определяют вероятность опыления цветков *C. calceolus* и тем самым влияют на репродуктивные характеристики растения.

Таким образом, по срокам распускания цветков оба исследованных вида относятся к весенне-раннелетним растениям. На Южном Урале цветение *Cyripedium calceolus* и *C. guttatum* начинается в среднем в конце первой – начале второй декады июня и продолжается около двух недель, в отдельные годы (2000 г.) – до 5 июля. Особенности строения цветков видов рода *Cyripedium*, как и семейства в целом, связаны с коадаптивной эволюцией с насекомыми-опылителями. Основными опылителями *Cyripedium calceolus* являются *Musca corvina* и *Andrena albicans*, а также *Andrena cineraria*, *Chrysotoxum festivum*, *Syrphus ribesi* и *Colletes* sp. В качестве опылителя *C. guttatum* выявлена лишь *Musca corvina*. В качестве консортов *C. calceolus*, нами установлены некоторые виды класса паукообразных (*Aranei*) – *Tetragnantha pinicola*, *Enoplognatha ovata*, *Araneus marmoreus*, *Misumena vatia*, *Xysticus* sp. Для *Cyripedium calceolus* установлены синдромы мелиттофилии и мийофилии, для *C. guttatum* – синдромы мийофилии. Установлено, что *Cyripedium calceolus* обладает широко специализированной энтомофилией, а *C. guttatum* – специализированной.

Глава 5

Методы и методики работы с семенами. Жизнеспособность семян. Семенная продуктивность

При исследовании самоподдержания ценопопуляций и репродуктивной биологии цветковых растений (гл. 10), в жизненном цикле которых есть половое размножение, на первый план выходят работы, связанные с изучением антэкологии, биологии семян и семенной продуктивности.

При определении семенной продуктивности работы проводятся с растениями, формирующими обоеполые и/или пестичные цветки.

5.1. Методы и методики работы с семенами

К настоящему времени накоплен большой опыт работ с семенами, разработана методическая база. Направления и методы работы с семенами травянистых растений в полевых условиях, условиях интродукции, в лабораторных условиях и в культуре *in vitro* представлены в монографии М.М. Ишмуратовой и К.Г. Ткаченко [2009].

5.1.1. Сбор семян в полевых условиях

Во время полевых работ в экспедиционных выездах не всегда бывает возможность тщательно заниматься сбором и сортировкой образцов. Не всегда возможно собрать материал в достаточно большом объеме, особенно если это касается малочисленных популяций редких и исчезающих видов растений. Важным условием является сбор семян с растений, относящихся к одному возрастному состоянию. При необходимости следует гербаризировать растения, с которых собраны семена или плоды. Желательным является фиксация координат точек сбора с использованием систем спутниковой навигации.

Всегда нужно стремиться к тому, чтобы число собранных семян было более чем достаточное для проведения длительных лабораторных и семяноёмких опытов. Надо исходить примерно из следующего расчета: на один опыт по оценке всхожести семян нужно использовать не менее 200–400 шт. полноценных вызревших семян. Число опытов по проращиванию в течение года должно быть не менее 6. С учетом закладки на разные сроки хранения число требуемых семян может еще увеличиться кратно числу лет хранения. Работа с учетом разделения семян по фракциям и по степени зрелости также ведет к увеличению необходимого числа семян. Из вышесказанного следует, что каждый образец должен иметь не менее 3–5 тыс. шт., а лучше порядка 25–30 тыс. шт. семян, т. к. в процессе отбора и определения жизнеспособности семян какая-то часть будет израсходована, в том числе неизбежны потери при дезинфицировании семян при подготовке их к использованию в культуре *in vitro*.

5.1.2. Условия хранения семян

Наиболее благоприятный режим хранения семян – в термостабах при низких положительных температурах от +10 до +4 °С, или при 0 °С, или же при отрицательных температурах (–18 °С) в холодильниках или морозильных камерах. Семена рекомендуется хранить в бумажных пакетах. В настоящее время с большим успехом можно практиковать хранение семян в полиэтиленовых пакетах с герметичной упаковкой, запаявание семян в полиэтиленовые пакеты под вакуумом или в стеклянные ампулы с инертными газами. Все партии семян должны быть максимально подробно этикетированы. На этикетке нужно указать: название вида (латинское название), дата и место сбора, номер партии, дата закладки на хранение, имя коллектора. Возможно указание любой дополнительной информации о данной партии (образца) семян: возрастное состояние материнских растений, с которых проведен сбор семян, экологические и фитоценологические характеристики условий обитания и т. д.

Если общее число собранных семян достаточно большое (не менее чем 2–4 тыс. шт.), то семена нужно разобрать маленькими партиями и отдельно упаковать по пакетам (например, по 100 шт. семян в каждом). Для выяснения влияния условий и сроков хранения на всхожесть, часть из них может быть заложена на длительное

хранение в разных контролируемых условиях, сроком до одного года и более.

В случае невозможности обеспечения особых условий хранения, семена следует хранить в лабораторных помещениях в темноте при температурах 22 ± 3 °С или в прохладных условиях (+10–12 °С) в сухом состоянии (или, наоборот, во влажном – для водных видов).

5.1.3. Морфологическое описание диаспор (семян и плодов)

Подробное морфологическое описание диаспор, по возможности, необходимо проводить в поле или сразу же по возвращению в лабораторию.

Описание лучше всего проводить с учетом положений, терминологии и последовательности, приведенных в «Атласе по описательной морфологии» З.Т. Артюшенко и Ал.А. Федорова [Артюшенко, Федоров, 1986; Артюшенко, 1989].

5.1.4. Разделение семян по фракциям

Проще всего разделять семена на фракции по их размерам. Для значительного числа видов травянистых, кустарниковых и древесных растений это можно делать, используя, например, набор почвенных сит, включающий сита с разным диаметром ячейки: 01, 0.25, 0.5, 0.7, 1.0 и 2.0 см.

В зависимости от диаметра ячейки семена будут разделены на фракции: крупные, средние и мелкие.

После разделения каждой партии семян на фракции, нужно отделить выполненные от невыполненных (щуплых) семян. Это можно сделать простым отвеиванием, либо используя специальные вентиляторы для больших и объёмных партий семян. При этом важно учесть в каждой партии семян долю щуплых и поврежденных семян (если таковые есть).

5.1.5. Цвет семян

При оценке цвета семян желательно предварительно разобрать семена по степени зрелости и (в поле) по положению в соцветии (ях). Описывать цвета семян или плодов желательно с использованием

международных классификаторов цветовой гаммы. Это даст возможность избежать субъективных оценок.

5.1.6. Определение семенной продуктивности

Основные подходы для работы в полевых и стационарных условиях по определению продуктивности растений остаются едиными. Наиболее часто используются следующие показатели определения семенной продуктивности: потенциальная семенная продуктивность (ПСП) – число семяпочек на генеративный побег, условно-реальная семенная продуктивность (УРСП) – общее число семян на генеративный побег, включая незрелые, щуплые и поврежденные грибами и насекомыми, реальная семенная продуктивность (РСП) – число зрелых семян, неповрежденных грибами и насекомыми, на генеративный побег, коэффициент семяобразования (отношение УРСП к ПСП), коэффициент созревания (отношение РСП к УРСП), коэффициент жизнеспособности, отражающий долю созревших семян от общего их числа, а так же методы проведения сбора данных о качестве семян и плодов [Фирсова, 1955, 1969; Старикова, 1963; Тюрина, 1979, 1984; Ходачек, 1970, 1978, 2000, 2007; Левина, 1970, 1975, 1981; Вайнагий, 1973, 1974 а, б и др.].

Показатели ПСП, УРСП и РСП можно подсчитать на побег, особь и ценопопуляцию.

Вполне естественно, что при работе с семенами определенных семейств и видов возникают особые нюансы при определении семенной продуктивности, качества семян, выделения фракций и определения гетеродиаспории, связанные с типом и формой соцветий, длительностью цветения и плодоношения исследуемых видов и т. д.

5.1.7. Определение семенной продуктивности у мелкосемянных растений с применением программы ImageJ

Для многих растений определение семенной продуктивности возможно путем прямого подсчета, взвешивания и т. д., однако некоторые растения (в т.ч. и орхидные) производят очень мелкие и микроскопические [по терминологии З.Т. Артюшенко, 1989] семена,

размеры которых измеряются миллиметрами и долями миллиметра. Подсчет таких семян очень сложен.

Применение современных цифровых технологий позволяет модернизировать способы подсчета семян. Ранее нами были предложены методы маркирования семян [Суюндуков и др., 2009, Кривошеев, 2010, 2012] в стандартных графических редакторах, например, в Adobe Photoshop или Paint. К настоящему времени разработан алгоритм подсчета мелких семян с применением программы ImageJ [Суюндуков и др., 2009; Кривошеев и др., 2014].

5.1.8. Оценка качества семян

М.Г. Николаева с соавт. [1999] отмечают, что для оценки качества семян дикорастущих растений разработать какие-либо стандартные способы практически невозможно в силу ряда причин – растянутость периода созревания и прорастания семян, наличие органического покоя, высокая внутривидовая изменчивость по многим показателям и др. Поэтому показатели качества и жизнеспособности семян устанавливаются для каждого вида, популяции и даже партии семян индивидуально.

Для определения жизнеспособности семян используют различные методы и показатели (всхожесть, энергию и скорость прорастания семян). Наиболее важным и часто используемым показателем качества семян является всхожесть. Как правило, определяют лабораторную и полевую (грунтовую) всхожесть.

5.1.8.1. Определение лабораторной всхожести

Правила постановки опытов по определению всхожести семян подробно описаны в работах М.К. Фирсовой [1955, 1969 и др.]. Обычно семена ставят на проращивание в стеклянных или пластиковых чашках Петри. Проращивают семена при комнатной температуре 18–22 °С на свету или в темном месте. Выкладывают семена на смоченную дистиллированной водой фильтровальную бумагу или на сложные подложки (вата и лутрасил, вата и бумага). Для каждого конкретного вида могут быть подобраны определенные субстраты.

Как правило, в каждом варианте опыта необходимо ставить не менее чем три или четыре чашки Петри одновременно по 100 шт.

семян в каждой чашке. В случае, если исходное число семян в собранном образце не позволят это сделать или же семена проращиваются в условиях культуры *in vitro*, на проращивание ставится ограниченное число семян (исходя из имеющихся возможностей – т. е. по 10, 20 или 30 шт. в чашку или пробирку) при максимально возможном числе повторностей для проведения статистической обработки.

Семена некоторых видов прорастают при смене режима проращивания: на градиенте температур или при переменных температурах, а также при определенной периодичности воздействия температуры и/или освещенности. Наличие или отсутствие света для некоторых видов также является решающим фактором прорастания семян. В таких случаях необходимо проращивание семян проводить в контролируемых условиях – предпочтительно в климатостате с заданными температурным режимом и освещенностью.

Семена на проращивание ставят, как правило, с разной периодичностью. Первая партия может быть поставлена сразу после сбора семян, но обычно через 30–60 дней, далее с периодичностью в 30 или 60 дней или раз в три месяца. Постановку семян на проращивание лучше осуществлять ежемесячно в течение года или сезонно, например, осенью и весной. Это позволит выявить динамику и ритмы прорастания семян. Учитывая волновые зависимости прорастания семян от календарных климатических сроков (зима, весна, лето, осень), важно выявить оптимальные для проращивания сроки. Основной (наибольший) пик прорастания семян для большинства видов циркумполярной области, как правило, приходится на весну. У ряда видов второй пик может появиться в конце лета – начале осени. При выявлении этих зависимостей важно учитывать также влияние условий и сроков хранения семян до начала их проращивания, а также их исходное качество.

5.1.8.2. Определение полевой (грунтовой) всхожести

Полевую всхожесть семян определяют при выращивании растений в питомниках или на экспериментальных полях. Варианты опытов по определению полевой всхожести могут включать посевы в разные сроки (сразу после сбора, под зиму или весной в разные сроки), с разной глубиной заделки в грунт и т.д. Учёт проводят, как

правило, по мере появления всходов, полный же учёт – в конце периода прорастания.

При посеве семян в грунт отдельно высевается средний образец, а также семена, разделенные ранее на фракции: по размерам, по местоположению в соцветии или на растении [Фирсова, 1955, 1969].

5.1.8.3. Определение жизнеспособности погребенных семян

Для выяснения жизнеспособности семян используют опыты с погребенными семенами по методике Т.А. Работнова [Полевая..., 1960]. Семена собираются с растений в период плодоношения. Закладку свежесобранных семян для хранения в естественных условиях проводят в местах их сбора. Семена для хранения в почвенных условиях закладывают на 1, 2, 3, 5, 10 и т.д. лет, в зависимости от длительности планируемого опыта. Для хранения в почве свежесобранные семена по 100 шт. закладывают в марлевые пакетики (в трехкратной повторности на каждый год исследования), затем их помещают в прикрытые сверху контейнеры. Контейнеры заполняют почвой с горизонтов той же глубины, на которую их закапывали. Для придания естественности, контейнеры наполняют почвой до краев, чтобы между поверхностью почвы в контейнерах и крышкой не было незаполненного почвой пространства. Для погребения изучаемых образцов семян в почву, выкапывают яму глубиной 10 см, после размещения контейнеров с образцами, пустоты заполняют почвой. Места погребения образцов семян отмечали путем установки специальных колышков. Весной следующего года (около одного года в условиях погребения) и весной последующих лет образцы изымают и подсчитывают число проросших семян в каждом из марлевых пакетиков. Непроросшие семена ставят на дальнейшее проращивание в чашках Петри.

5.1.9. Типы покоя семян

Согласно классификации типов покоя семян М.Г. Николаевой с соавт. [1999], семена могут находиться в состоянии вынужденного и органического покоя. Вынужденный покой обусловлен внешними факторами. Определяющими среди них являются отсутствие влаги

и/или света, и неблагоприятный для прорастания температурный режим. Существует несколько типов органического покоя семян: экзогенный, эндогенный, морфологический и комбинированный.

5.1.10. Предпосевная обработка семян

Для нарушения состояния покоя, если таковым обладают диаспоры изучаемых видов, к настоящему времени разработаны [Николаева и др., 1985] и успешно применяются разные методы и приемы как при работах в открытом грунте (интродукция, естественные условия обитания), так и в условиях *in vitro*. Это может быть стратификация (тепловая или холодная, комбинированная – тепловая и холодная, промораживание) или скарификация. Для скарификации применяются различные материалы с целью физического нарушения целостности семенной кожуры, а также концентрированная серная или другие кислоты, а в некоторых случаях – щёлочи и ферменты. Иногда для вымывания колинов (ингибиторов) из околоплодника или семенной кожуры применяют длительное промывание в воде.

Выбор методов и приемов, как правило, зависит от вида растения, степени зрелости семян, их биологических особенностей и многих других причин. Часто в работе с семенами некоторых видов приходится экспериментировать и подбирать нужные условия в каждом конкретном случае, так как далеко не для всех видов разработаны методы предпосевной обработки для получения всходов.

5.1.11. Группы растений по способности сохранять семенами всхожесть

Диаспоры, в зависимости от длительности сохранения ими всхожести, принято подразделять на три категории: микробиотики (сохраняют всхожесть до 3 лет), мезобиотики (3–15 лет) и макробиотики (семена сохраняют жизнеспособность свыше 15 лет) [Тихонова и др., 1997; Тихонова, Баранова, 2002; Баранова, Тихонова, 2003 и др.]. Редкие, сокращающие свой ареал виды, чаще всего попадают в группу микробиотиков. Подавляющее большинство культурных и возделываемых видов растений относится к группе мезобиотиков. Последнюю же группу представляют в большей мере сорные и дикорастущие растения, способные образовывать почвенный банк семян.

5.1.12. Группы растений по способности образовывать почвенные банки семян

Способность семян находиться в состоянии покоя позволяет им образовывать почвенные банки семян. По реализации способности формировать почвенные банки семян все виды растений можно подразделить на три группы [Злобин, 2009]:

- 1) семенной банк не создается, и семена прорастают в тот же вегетационный год, в котором они образовались;
- 2) семенной банк носит переходный (сезонный) характер – семена зимуют и их основная масса прорастает весной следующего года;
- 3) формируется истинный почвенный банк семян, сохраняющийся в почве в течение многих лет.

5.2. Изучение типа покоя, жизнеспособности свежесобранных и погребенных семян *Valeriana wolgensis* на территории Башкирского заповедника

После диссеминации семена могут сразу прорасти (иногда даже на материнском растении), прорасти весной следующего, после диссеминации, вегетационного сезона, или в последующие годы, сохраняясь в почве и образуя почвенный банк семян. Сохранение в почве жизнеспособных семян связано с многими аспектами, в первую очередь с репродуктивной стратегией вида, с длительностью его онтогенеза и жизненной формой, типом и способом его размножения, типом покоя и разнокачественностью семян, сезонными ритмами и длительностью их прорастания. Значимость изучения этих вопросов возрастает, если речь идет о редких и исчезающих видах растений.

Жизнеспособность семян зависит от места произрастания, экологических факторов среды обитания материнских растений, обеспеченности их элементами питания, водой в период роста и развития, а также от климатических и погодных условий в период цветения растений и созревания плодов.

К настоящему времени проведенные многочисленные популяционные и интродукционные исследования с редкими и ресурсными видами [Фролов, Полетаева, 1998; Ходачек, 2007; Ишмуратова, Ткаченко, 2009; Барышникова Ишмуратова, 2017... и др.] свидетельст-

вуют, что эколого-географические и фитоценотические условия произрастания, климатические особенности каждого года вегетации определяют широкий диапазон внутривидовой изменчивости многих признаков, характеризующих биологию семян, в том числе их всхожесть и продолжительность периода прорастания и другое, и заметно влияют на тип и глубину покоя семян.

Для выяснения жизнеспособности семян *V. wolgensis* в 2013 году на территории БГПЗ нами [Ишмуратова и др., 2016; Барышникова, Ишмуратова, 2017] был заложен долгосрочный опыт с погребенными семенами по методике Т.А. Работнова [1960]. Семена были собраны с растений в период плодоношения. Закладку свежесобранных семян для хранения в естественных условиях проводили в местах их сбора. Погребенные семена проращивали, соответственно, в 2014–2017 годах. Весной следующего года (около одного года в условиях погребения) и весной последующих лет (после 2-х и 3-х лет погребения) образцы изымали и подсчитывали число проросших семян в каждом из марлевых пакетиков. Непроросшие семена ставили на дальнейшее проращивание в чашках Петри. Опыты выполняли в трехкратной повторности, данные усредняли.

В лабораторных и полевых условиях для определения жизнеспособности семян использован показатель всхожести (%). В эксперименте использовали только зрелые и выполненные семена.

Свежесобранные семена *V. wolgensis* обладают высокой всхожестью и прорастают сразу после диссеминации. Доля проросших свежесобранных семян *V. wolgensis* составила в вариантах опыта 45,0–88,0 %, в среднем – 62,0 %. Косвенным показателем прорастания семян сразу после диссеминации является высокая доля регенеративных особей в возрастных спектрах вида. К примеру, по результатам популяционных исследований с видами рода *Valeriana*, проведенных нами в Государственном природном биосферном заповеднике «Шульган-Таш» [Ишмуратова и др., 2008 б], показано, что доля ювенильных особей в возрастных спектрах ценопопуляций *V. wolgensis* составляет 33,0–83,0 %, в среднем – 64,0 %.

Жизнеспособность семян *V. wolgensis*, погребенных в почве в естественных местах обитания представлена в табл. 5.1.

**Жизнеспособность семян *Valeriana wolgensis*, погребенных в почве
в естественных местах обитания (БГПЗ)**

Условия проведения опыта	Доля проросших семян (%)								
	1 год хранения			2 года хранения			3 года хранения		
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>
естественные условия	7,8 ± 4,5	85,0 ± 6,5	92,8	0	6,0 ± 2,1	6,0	0	0	0

Примечание: *a* – в пакетике в почве; *b* – всхожесть оставшихся семян в ч. Петри; *c* – общая всхожесть семян

Общая доля жизнеспособных и проросших семян *V. wolgensis* в первый год после закладки опыта составила около 93 %. При этом доля проросших семян, хранившихся в марлевых пакетиках в почве, составила в среднем по 8 %. Основная масса семян, хранившихся в почве, изъятая после погребения проросла в лабораторных условиях в чашках Петри – 85 %.

Во второй год после закладки опыта общая доля жизнеспособных и проросших семян *V. wolgensis* составила лишь 6 % в естественных условиях. Это семена, изъятые из почвы и проросшие в лабораторных условиях в чашках Петри. В марлевых пакетиках в почве семена не проросли.

На третий год после закладки опыта семена *V. wolgensis* полностью теряют жизнеспособность и не прорастают.

Из вышесказанного следует, что семена *V. wolgensis* не обладают периодом покоя. Семена *V. wolgensis* характеризуются высокой всхожестью и способны сохранять свою жизнеспособность в течение двух лет при хранении в почве в естественных местах произрастания. Семена *V. wolgensis* неспособны образовывать длительный почвенный банк семян или могут образовывать банк переходного характера и прорастают весной следующего после диссеминации года. По этим показателям *V. wolgensis* можно отнести к группе микробиотиков.

Глава 6

Фитоценологические исследования

При изучении редких и ресурсных видов растений особое место занимает исследование их растительных сообществ. Связано это с тем, что редкие виды в большинстве случаев характеризуются не только узкой экологической, но и фитоценотической амплитудой. В природе виды растений встречаются только в определенных сочетаниях, формируя растительные сообщества. Исследования растительных сообществ редких и ресурсных видов преследуют, на наш взгляд, следующие основные задачи:

1. Изучение экологии видов. Сюда относятся: определение фитоценотического диапазона; классификация растительных сообществ; выявление экологического диапазона методом фитоиндикации; установление оптимальных и пессимальных условий произрастания и пр.

2. Поиск новых местонахождений редких и ресурсных видов. Зачастую опытный исследователь ведет поиск новых местонахождений редких и ресурсных видов целенаправленно, в основном за счет визуального анализа растительности, ее типа, состава и структуры. При наличии сопутствующих видов в сообществах с определенной вероятностью можно обнаружить и искомый редкий вид.

6.1. Выполнение геоботанических описаний. Синтаксономическая обработка описаний растительных сообществ

Начальным этапом фитоценологических исследований является выполнение геоботанического описания растительного сообщества. Выбор и закладка пробных площадей проводятся на относительно однородном участке растительности, в котором выявлено произрастание редкого и (или) ресурсного вида. Обычно закладываются ква-

дчатные и прямоугольные по форме пробные площадки, размер которых зависит от типа растительности. Желательно, чтобы в пределах пробной площадки были представлены все виды данного растительного сообщества. В то же время не стоит увлекаться чрезмерным увеличением размера пробных площадок для описания, это может привести к бесполезному увеличению времени и объема выполняемой работы. Величина минимальной площади для выполнения геоботанических описаний следующие: листопадные леса умеренной зоны – 100–500 м², луга и дерновинные травяные сообщества – 10–100 м², сообщества мхов и лишайников – 0,1–4,0 м² [Ботаника, 2007; Westhoff, van der Maarel, 1978].

Описание растительности начинается с указания номера, даты, автора, площади описания, местоположения (район описания), местообитания (тип фитоценоза, или экотоп). Если описание выполняется в горной местности, то необходимо также указать экспозицию, крутизну склона; при антропогенных воздействиях – их характер и интенсивность. Далее приводится список видов растений с указанием их обилия (число особей в пределах пробной площади) или покрытия (% вертикальной проекции надземных частей особей на почву). Покрытие и обилие часто объединяются вместе в одну комплексную оценку шкалы «обилия-покрытия» [Westhoff, van der Maarel, 1978]. Ниже приводим используемую нами модифицированную 9-бальную шкалу оценки обилия-покрытия Браун-Бланке:

r – 1–3 экз;	} < 5 % проективного покрытия
+ – 4–10 экз;	
1 – 11–100 экз;	
2m – >100 экз;	
2a – 5–12,5 % проективного покрытия	} – число особей любое
2b – 12,6–25 % проективного покрытия	
3 – 26–50 % проективного покрытия	
4 – 51–75 % проективного покрытия	
5 – 76–100 % проективного покрытия	

При наличии ярусности фитоценозов описывается каждый ярус с указанием списка видов и их показателей обилия-покрытия. Кроме того, проводится оценка средней высоты деревьев, кустарников, травяного яруса, их сомкнутость или общее проективное покрытие;

средний диаметр стволов деревьев. Ниже приводим примеры описаний 2 типов растительных сообществ: травяного и лесного.

Пример описания лугового растительного сообщества

№ описания: 1

Дата: 11.06.2006

Авторы описания: Суяндукон И.В., Шамигулова А.С.

Площадь описания: 50 м²

Местоположение: Баймакский район, в 2 км к востоку от д. Байшево, пойма р. Уртазымка

Местообитание: пойменный солончаковатый луг

Антропогенное воздействие: выпас слабой степени

Проективное покрытие травяного яруса: 55%

Средняя высота травостоя: 15 см

№ п/п	Название вида	Показатель обилия-покрытия
1	<i>Molinia coerulea</i>	2a
2	<i>Festuca pseudovina</i>	2a
3	<i>Cirsium canum</i>	2a
4	<i>Anemone sylvestris</i>	2a
5	<i>Ranunculus acris</i>	2m
6	<i>Artemisia pontica</i>	2m
7	<i>Plantago media</i>	1
8	<i>Plantago salsa</i>	1
9	<i>Stellaria graminea</i>	1
10	<i>Fragaria viridis</i>	1
11	<i>Juncus gerardii</i>	1
12	<i>Taraxacum officinale</i>	1
13	<i>Gentiana pneumonanthe</i>	1
14	<i>Koeleria delavignei</i>	1
15	<i>Festuca pratensis</i>	1
16	<i>Carex serotina</i>	1
17	<i>Orchis militaris</i>	1

Окончание

№, п/п	Название вида	Показатель облия-покрытия
18	<i>Eryngium planum</i>	1
19	<i>Achillea millefolium</i>	+
20	<i>Prunella vulgaris</i>	+
21	<i>Hordeum brevisubulatum</i>	+
22	<i>Serratula wolffii</i>	+
23	<i>Festuca rupicola</i>	+
24	<i>Astragalus danicus</i>	+
25	<i>Vicia cracca</i>	R
26	<i>Ranunculus polyanthemos</i>	R
27	<i>Lathyrus pratensis</i>	R
28	<i>Carum carvi</i>	R
29	<i>Rumex confertus</i>	R
30	<i>Medicago falcata</i>	R
31	<i>Amoria montanum</i>	R
32	<i>Filipendula vulgaris</i>	R
33	<i>Galium verum</i>	R
34	<i>Thalictrum simplex</i>	R
35	<i>Allium angulosum</i>	R
36	<i>Filipendula ulmaria</i>	R
37	<i>Potentilla anserina</i>	R
38	<i>Scorzonera parviflora</i>	R
39	<i>Sium sisarum</i>	R
40	<i>Genista tinctoria</i>	R
41	<i>Viola pumila</i>	R
42	<i>Viola tricolor</i>	R
43	<i>Fritillaria meleagroides</i>	R

Пример описания лесного растительного сообщества

№ описания: 2

Дата: 28.06.1999

Авторы описания: Ишбирдин А.Р., Суюндуков И.В.

Площадь описания: 225 м²

Местоположение: Учалинский район, в 2 км к западу от с. Кирябинское

Местообитание: сосняк сфагновый

Антропогенное воздействие: слабое, рекреация

Древесный ярус:

средняя высота 15 м

средний диаметр стволов на высоте 1,5 м – 30 см

проективное покрытие 60% или, сомкнутость крон 0,6

Кустарниковый ярус:

средняя высота 1,5 м

проективное покрытие 2%

Травяно-кустарниковый ярус:

средняя высота 20 см

проективное покрытие 60%

Моховый ярус

проективное покрытие 90%

№ п/п	Название вида	Показатель обилия-покрытия
Древесный ярус		
1	<i>Pinus sylvestris</i>	3
2	<i>Betula pubescens</i>	+
3	<i>Alnus incana</i>	R
Кустарниковый ярус		
4	<i>Padus avium</i>	R
5	<i>Salix caprea</i>	R
6	<i>Sorbus sibirica</i>	R
Травяно-кустарниковый ярус		
7	<i>Rubus saxatilis</i>	3
8	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	2a
9	<i>Polygonum bistorta</i>	3
10	<i>Festuca rubra</i>	2a
11	<i>Carex atherodes</i>	2m
12	<i>Carex vaginatum</i>	2a

Глава 6

Продолжение

№ п/п	Название вида	Показатель обилия-покрытия
13	<i>Carex cespitosa</i>	2а
14	<i>Carex loliaceae</i>	2m
15	<i>Tussilago farfara</i>	2а
16	<i>Cypripedium calceolus</i>	2а
17	<i>Empetrum nigrum</i>	2m
18	<i>Vaccinum uliginosum</i>	2m
19	<i>Vaccinum myrtillus</i>	2m
20	<i>Oxycoccus microcarpus</i>	2m
21	<i>Luzula pilosa</i>	2m
22	<i>Trientalis europaea</i>	2m
23	<i>Orthilia secunda</i>	2m
24	<i>Moneses uniflora</i>	2m
25	<i>Majanthemum bifolium</i>	2m
26	<i>Agrostis capillaris</i>	2m
27	<i>Paris quadrifolia</i>	1
28	<i>Pyrola rotundifolia</i>	1
29	<i>Melampyrum pratense</i>	1
30	<i>Geum rivale</i>	1
31	<i>Rumex thyrsoflorus</i>	1
32	<i>Calamagrostis phragmitoides</i>	1
33	<i>Epilobium palustre</i>	1
34	<i>Equisetum fluviatile</i>	1
35	<i>Eriophorum vaginatum</i>	1
36	<i>Poa remota</i>	1
37	<i>Listera cordata</i>	1
38	<i>Corallorhiza trifida</i>	+
39	<i>Listera ovata</i>	+
40	<i>Anemone sylvestris</i>	+
41	<i>Galium mollugo</i>	+
42	<i>Filipendula ulmaria</i>	+

№ п/п	Название вида	Показатель обилия-покрытия
43	<i>Sanguisorba officinalis</i>	+
44	<i>Veratrum lobelianum</i>	+
41	<i>Galium mollugo</i>	+
42	<i>Filipendula ulmaria</i>	+
43	<i>Sanguisorba officinalis</i>	+
44	<i>Veratrum lobelianum</i>	+
45	<i>Hieracium umbellatum</i>	+
46	<i>Veronica chamaedrys</i>	+
47	<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	+
48	<i>Platanthera bifolia</i>	+
49	<i>Crepis praemorsa</i>	R
50	<i>Ranunculus acris</i>	R
51	<i>Cacalia hastata</i>	R
52	<i>Kadentia dubia</i>	R
53	<i>Comarum palustre</i>	R
Моховый ярус		
54	<i>Pleurozium schreberi</i>	5

В зависимости от поставленных задач полученные описания растительных сообществ подвергаются анализу и обработке.

Для установления абиотических экологических условий произрастания редких и ресурсных видов описания растительности обрабатываются по фитоиндикационным шкалам (раздел 7). В зависимости от авторства шкал можно оценить такие факторы среды: освещенность, влажность почвы, богатство и кислотность почвы, переменность увлажнения, пастбищная дигрессия и др.

Второе крупное направление обработки описаний – это классификация растительных сообществ. В последние несколько десятилетий наиболее популярной в мире является эколого-флористическая классификация растительности (синтаксономия) по методике Ж. Браун-Бланке [Миркин и др., 2001]. Техника обработки описаний растительности по этому методу приведены в разных учебниках

и монографиях [Классификация ..., 1969; Миркин и др., 2001; Westhoff, van der Maarel, 1978 и др.]. Не вдаваясь в подробности этого метода, отметим лишь, что отнесение растительных сообществ в тот или иной синтаксон зависит от наличия в них диагностических видов, включающих характерные, дифференцирующие, константные и доминантные виды.

6.2. Фитоценологические характеристики видов сем. Orchidaceae на территориях ООПТ РБ

В главе 2 (табл. 2.2) представлена информация о ценогруппах и местах обитания видов сем. Orchidaceae на территориях ООПТ РБ.

Среди видов сем. Orchidaceae трех заповедников преобладают две ценологические группы – лесная (37,0 %) и опушечно-луговая (25,9 %). Довольно большую долю (22,2 %) составляет болотно-лесная ценологическая группа, представленная *Corallorhiza trifida*, *Dactylorhiza fuchsii*, *D. x kerneriorum*, *D. maculata*, *D. hebridensis*, *Listera cordata*. По одному виду содержат такие ценогруппы, как опушечная (*Cephalanthera rubra*) и опушечно-лесная (*Epipactis helleborine*). Болотно-луговая ценологическая группа содержит два вида (*Dactylorhiza incarnata* и *Epipactis palustris*).

Однако перечисленные группы в разных заповедниках представлены неравномерно. В БГПЗ и в заповеднике «Шульган-Таш» самая высокая доля лесной и опушечно-луговой ценологических групп, остальные ценогруппы здесь включают единичное число видов. Болотно-лесная ценогруппа наиболее представлена в Южно-Уральском заповеднике (5 видов). Связано это с тем, что на территории этого заповедника большие площади заняты заболоченными лесами.

Для некоторых видов на территории БГПЗ исследованы фитоценологические характеристики – *Cephalanthera rubra* [Жирнова, 2003; Ишбирдин и др., 2005], видов рода *Cypripedium* [Суюндуков, 2002; Набиуллин и др., 2005; Набиуллин, 2005, 2008 б], *Epipactis helleborine* [Набиуллин, Бускунова, 2006; Жирнова и др., 2008 а; Набиуллин, 2008], *Goodyera repens* [Жирнова и др., 2008 б], *Orchis ustulata* [Жирнова, Гайсина, 2006].

Виды рода *Cypripedium* на территории БГПЗ и сопредельных территориях встречаются в лесах разного типа – сосновых, березовых и смешанных лесах союза *Dicrano-Pinion sylvestris* (Libbert 1933)

Matuszkiewicz 1962 (порядок *Piceetalia excelsae* Pawlowski, Sokolowski et Wallisch 1928 класса *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl., Sissing et Vlieger 1939) и союза *Trollio europaei-Pinion sylvestris* Fedorov ex Ermakov et al. 2000 (порядок *Chamaecytiso ruthenici-Pinetalia sylvestris* Solomeshch et Ermakov in Ermakov et al. 2000 класса *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae* Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991).

Cyripedium guttatum чаще всего растет в сосновых и смешанных разнотравно-вейниково-зеленомошных лесах [Жирнова, 1999; Мартыненко, Жирнова, 1999; Суяндук, 2002; Ишмуратова и др., 2003; Набиуллин и др., 2005; Набиуллин, 2008 а и др.], относящихся к союзам *Dicrano-Pinion sylvestris* (ассоциации *Pleurosperto uralensis-Pinetum sylvestris* Martynenko et al. 2003, *Digitali grandiflorae-Pinetum sylvestris* Martynenko et al. 2003), *Trollio europaei-Pinion sylvestris* (ассоциация *Bupleuro longifolii-Pinetum sylvestris* Fedorov ex Ermakov et al. 2000) [Мартыненко и др., 2003].

В моховом ярусе в основном встречаются *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G. и *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst., *Dicranum scoparium* Hedw., *Ptilium crista castrensis* (Hedw.) De Not., *Sphagnum girgensohnii* Russ., *Rhodobryum roseum* (Hedw.) Limp., *Dicranum polysetum* Sw. [Набиуллин, 2008 а].

Cyripedium calceolus произрастает в березняках вейниково-широкотравных (вейниково-широкотравно-аконитовых, вейниково-широкотравно-орляковых, вейниково-снытево-широкотравных), мезофильноразнотравно-вейниковых, таволгово-дернистоосоковых; в сосняках вейниково-широкотравных, разнотравно-вейниковых, чернично-вейниково-зеленомошных, разнотравно-вейниково-зеленомошных, липняково-вейниково-широкотравных; в осинниках вейниково-широкотравных, в сосняке разнотравно-зеленомошно-вейниковом и в смешанных аконитово-вейниковых лесах [Жирнова, 1999; Мартыненко, Жирнова, 1999; Суяндук, 2002], относящихся к союзам *Dicrano-Pinion sylvestris* (ассоциация *Digitali grandiflorae-Pinetum sylvestris*), *Trollio europaei-Pinion sylvestris* (ассоциации *Seseli krylovii-Laricetum sibiricae* Martynenko et al. 2003, *Bupleuro longifolii-Pinetum sylvestris*, *Geo rivali-Pinetum sylvestris* Martynenko et al. 2003) [Мартыненко и др., 2003].

Моховой покров образован *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., который дает покрытие от 10 до 100 % и *Hylocomium splendens* (Hedw.)

V.S.G. от 5 до 70 %. С покрытием не более 10 % встречаются *Dicranum scoparium* Hedw., *Rhytidiadelphys triguetrus* (Hedw.) Warnst., *Ptilium crista castrensis* (Hedw.) De Not. [Набиуллин, 2008 а].

Ценопопуляции *C. x ventricosum* (дд. Яумбаево, Кильдигулово) произрастают в разнотравно-вейниковом сосняке и в широколиственно-вейниковом смешанном березово-сосновом лесу союза *Goodyera repens* является обитателем сосновых и сосново-лиственничных зеленомошных и вейниковых лесов заповедника, относящихся к ассоциациям *Pleurospermo uralensis-Pinetum sylvestris*, *Digitali grandiflorae-Pinetum sylvestris* и *Viola rupestris-Pinetum sylvestris* Martynenko et al. 2003 союза *Dicrano-Pinion sylvestris*. *Goodyera repens* часто встречается и в сообществах ассоциаций *Seseli krylovii-Laricetum sibiricae* (сосняки и лиственничники вейниковые) и *Bupleuro longifolii-Pinetum sylvestris* (высокопродуктивные вейниково-широколиственные сосновые леса), изредка – в сообществах ассоциации *Geo rivali-Pinetum sylvestris* (сосновые широколиственные леса вдоль долин рек). Последние три ассоциации относятся к союзу *Trollio europaea-Pinion sylvestris* [Мартыненко и др., 2003; Жирнова и др., 2008 б].

Neottia nidus-avis встречается в сосновых широколиственных лесных сообществах союза *Trollio europaea-Pinion sylvestris* (ассоциации *Bupleuro longifolii-Pinetum sylvestris* и *Seseli krylovii-Laricetum sibiricae*).

Epipactis helleborine характеризуется достаточно широкой фитоценотической приуроченностью и встречается в БГПЗ в разных фитоценозах [Жирнова, 1999; Жирнова и др., 2008 а; Набиуллин, 2008 а]: в сосновых, березовых, лиственничных, осиновых и смешанных лесах, на лесных полянах, лугах, на опушках, просеках, старых гарях, в горных луговых степях и среди зарослей *Juniperus communis* в пограничной полосе леса и горной степи. Вид встречается единично или небольшими группами в сообществах ассоциации *Myosotido popovii-Festucetum rupicolae* Zhirnova et Saitov 1993 (горные степи союза *Galio-Onosmion simplicissima* Saitov 1989 порядка *Helictotricho-Stipetalia* Toman 1969 класса *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. 1943). Чаше встречается в лесных сообществах ассоциаций *Bupleuro longifolii-Pinetum sylvestris* (высокопродуктивные вейниково-широколиственные леса), *Seseli krylovii-Laricetum sibiricae* (сосняки и лиственничники вейниковые) и *Geo rivali-Pinetum sylvestris* (сосно-

вые широколиственные леса вдоль долин рек) союза *Trollio europaeae-Pinion sylvestris* и в сообществах ассоциации *Carici caryophylleae-Pinetum sylvestris* Martynenko in Ermakov et al. 2000 (сосново-лиственничные остепненные леса) союза *Caragano fruticis-Pinion sylvestris* Solomeshch et al. 2002 порядка *Chamaecytiso ruthenicum-Pinetalia sylvestris* Solomeshch et Ermakov in Ermakov et al. 2000 класса *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae* Ermakov et al. 1991. Кроме этого *E. helleborine* произрастает в сообществах ассоциации *Digitali grandiflorae-Pinetum sylvestris* (сосновые зеленомошные леса) союза *Dicrano-Pinion sylvestris*. Из видов мхов преобладает *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.

В целом *P. bifolia* является опушечно-луговым видом, на территории БГПЗ по данным Т.В. Жирновой [1999] встречается преимущественно в мшистых сосновых, березовых и смешанных березово-сосновых лесах разнотравно-вейниково-зеленомошных, чернично-вейниково-зеленомошных, костянично-вейниково-зеленомошных, снытево-вейниково-зеленомошных, вейниково-широколиственных (аконитовых, орляковых) и мезофильно-разнотравно-вейниковых, в остепненных сухих сосняках разнотравно-вейниково-карагановых. Популяции *P. bifolia* приурочены также к лесным полянам, к соснякам злаково-черничным, к смешанным березово-сосновым вейниково-коротконожковым лесам [Магафуров, Ишкинина, 2004].

В сообществах сосново-лиственничных зеленомошных лесов, относящихся к союзу *Dicrano-Pinion sylvestris*, на выбросах шлаковых пород старого хромитового рудника (кв.104 БГПЗ) описаны популяции *Epipactis atrorubens*, *E. helleborine* и *Cephalanthera rubra*. Сообщество является бедным по составу травяного яруса (27 видов на 100 м², общее проективное покрытие 15%). В сообществе преобладает *Orthilia secunda* (L.) House. [Жирнова, 2003; Ишбирдин и др., 2005]. В этом местообитании фрагментарно встречаются следующие виды мхов: *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Abietinella abietina* (Hedw.) Fleisch, *Dicranum flexicaule* Brid., *Ptilium crista castrensis* (Hedw.) De Not, *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G., *Dicranum polysetum* Sw., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. [Набиуллин, 2008 а].

Orchis ustulata на территории БГПЗ часто встречается в сообществах горных степей, относящихся к ассоциациям *Myosotido popovii-Festucetum rupicolaе* Zhirnova et Saitov 1993 и *Tanaceto millefolii-Helictotrichetum desertori* Zhirnova et Saitov 1993 порядка *Helictotricho-*

Stipetalia Toman 1969 класса *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. 1943. Вид редко встречается в сообществах остепненных лиственничных и сосново-лиственничных лесов, относящихся к союзу *Caragano fruticis-Pinion sylvestris* (ассоциация *Carici caryophylleae-Pinetum sylvestris*).

Coeloglossum viride – обитатель лугов на бедных кислых почвах, в Европе диагностический вид порядка *Nardetalia* Oberd. ex Prsg 1949 класса *Calluno-Ulicetea* Br.-Bl. et R. Tx. ex Klika et Hadač 1944 [Вахрамеева и др., 2003].

На территории БГПЗ и сопредельных территориях наиболее богаты видами сем. Orchidaceae сообщества зеленомошных сосново-лиственничных лесов класса *Vaccinio-Piceetea* и сообщества сосново-лиственничных разнотравных лесов класса *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae* [Мартыненко и др., 2003; Жирнова, 2006, 2016] и сообщества горных степей класса *Festuco-Brometea*.

Cephalanthera rubra, *Epipactis atrorubens*, *E. helleborine*, *Dactylorhiza fuchsii* могут встречаться на нарушенных местообитаниях в антропогенных производных естественных сообществах.

На территории ЮУГПЗ *D. maculata* отмечен редко в сообществах открытых сфагновых болот класса *Oxycocco-Sphagnatea* (Еракташские болота) [Флора..., 2008]. На Урале *D. maculata* встречается на сфагновых болотах и в заболоченных сосняках, предпочитает расти на кислом, бедном минеральным питанием торфяном субстрате [Мамаев и др., 2004; Филиппов, 1998]. Произрастание *D. maculata* на Южном Урале Е.Г. Филиппов [1998], С.А. Мамаев с соавт. [2004] и П.В. Куликов [2005] берут под сомнение, поскольку вид обитает на Среднем Урале и очень схож с близкородственным видом *D. hebridensis*, обитающим на всем Урале, вплоть до Зауралья. Однако они допускают произрастание вида в северных и горных районах Республики Башкортостан и Челябинской области.

В ЮУГПЗ обитание *Dactylorhiza fuchsii* связывают с заболоченными лесами и болотами (хр. Нары, Машак, Зигальга, Еракташское и Куянтавское болота и др.). Вид встречается редко в сообществах заболоченных сфагновых ельников (*Carici-Piceetum*) класса *Vaccinietea uliginosi* и открытых сфагновых болот класса *Oxycocco-Sphagnatea* [Флора..., 2008]. На Урале, по мнению Е.Г. Филиппова [1998], С.А. Мамаева с соавт. [2004], *D. fuchsii* растет на более богатых, умеренно увлажненных почвах по лесным опушкам, полянам,

вдоль лесных дорог и троп, по окраинам лесных болот. «Область распространения – зона широколиственных и темнохвойно-широколиственных лесов Южного Урала, а также лесной пояс (полоса темнохвойных лесов) горных вершин Южного Урала [Мамаев и др., 2004].

6.3. Фитоценологические характеристики видов сем. *Valerianaceae* на территориях ООПТ РБ

К настоящему времени известно [Ишмуратова и др., 2008 б; Флора..., 2008; Сулейманова, Ишмуратова, 2009 а, б; Сулейманова, 2013; Ишмуратова, Набиуллин, 2012 и др.], что на территориях БГПЗ, ЮУГПЗ и заповедника «Шульган-Таш» произрастают 3 вида рода *Valeriana* ряда *Officinales* – *Valeriana officinalis* L., *V. wolgensis* Kazak. и *V. dubia* Bunge.

В качестве дополнительных таксономических признаков для дифференциации близкородственных видов рода *Valeriana* ряда *Officinales* нами предложено использовать эколого-фитоценологические характеристики [Ишмуратова и др., 2008 б; Сулейманова, Ишмуратова, 2009; Сулейманова, 2013; Ишмуратова, Набиуллин, 2012 и др.].

Полевые исследования с видами рода *Valeriana* на территории заповедника «Шульган-Таш» проводили в сезоны 2004–2008 гг. Всего исследовано 6 ценопопуляций (ЦП): *Valeriana officinalis* (ЦП 1 расположена на второй надпойменной террасе р. Белой, квартал 51 (53°03'49,87" с.ш., 57°06'98,25" в.д.), ЦП 2 – на первой надпойменной террасе р. Белой (тот же квартал, 53°03'62,52" с.ш., 57°06'35,17" в.д.), *V. wolgensis* (ЦП 1 – вблизи ручья Балатукай, квартал 49 (53°04'01,35" с.ш., 57°01'43,85" в.д.), ЦП 2 – к западу от пасеки «Балатукай» (квартал тот же – 53°04'13,48" с.ш., 57°00'87,38" в.д.) и *V. dubia* (ЦП 1 – на скалистых обнажениях над пещерой «Шульган-Таш», квартал 51 (53°04'00,24" с.ш., 57°06'30,37" в.д.), ЦП 2 – вблизи борти 307, квартал 49 (53°04'14,51" с.ш., 57°05'03,26" в.д.).

На территории ЮУГПЗ с 2006 по 2011 гг. исследовано 10 ценопопуляций *V. wolgensis* на высотах от 450 до 975 м над ур. м.

Valeriana officinalis характеризуется среднеевропейским типом ареала [Горбунов, 2002]. Чаше вид встречается в северо-западных районах лесостепной зоны Башкирского Предуралья на разнотравно-злаковых, заболоченных, пойменных, влажных и низинных

лугах, среди кустарников на опушках пойменных урем, на осушенных торфяниках [Определитель..., 1989]. Большинство из этих растительных сообществ можно отнести к порядку *Molinietalia* Koch 1926 класса луговой растительности *Molinio-Arrhenatheretea* R. Tx. 1937 em. R. Tx. 1970. Порядок объединяет влажно-луговые и лугово-болотные сообщества, характеризующиеся присутствием таких видов, как *Filipendula ulmaria*, *Sanguisorba officinalis*, *Thalictrum flavum* и др. *Valeriana officinalis* рассматривается как характерный вид этого порядка. Имея в стратегии жизни эксплерентную составляющую *V. officinalis* внедряется и во вторичные сукцессионные сообщества, в которых формирует нормальные полночленные ценопопуляции. Нами отмечены такие ценопопуляции в сообществах вторичных послелесных лугов, имеющих в своем составе виды сообществ вырубок и гарей класса *Epilobietea angustifolii* R. Tx. Et Prsg. In R. Tx. 1950 (*Chamerion angustifolium*, *Rubus idaeus*, *Fragaria vesca* и др.) и горных лугов союза *Polygonion krascheninnikovii* Kashapov 1985 (*Bistorta major*, *Aconogonon alpinum*, *Trollius europaeus*, *Alchemilla* spp. и др.) класса *Molinio-Arrhenatheretea*.

В монографическом обзоре растительности заповедника «Шульган-Таш» [Мартыненко и др., 2005], *V. officinalis* отмечается в сообществах ассоциаций травянистой растительности порядков *Molinietalia*, *Arrhenatheretalia* R. Tx. 1931 (мезофитные луга), *Galietalia veri* Mirkin et Naumova 1986 (остепненные луга), *Carici macrourae-Crepidetalia sibiricae* Ermakov et al. 1999 (крупнотравные лесные луга и поляны) класса *Molinio-Arrhenatheretea* и в сообществах класса прибрежно-водной растительности *Phragmiti-Magno-caricetea* Klika in Klika et Novak 1941.

Отметим, что в цитированной работе под названием *V. officinalis* в травянистых сообществах объединяются три вида. По нашим наблюдениям на территории заповедника «Шульган-Таш» на остепненных участках встречается *V. dubia*, а на лесных полянах и лугах – *V. wolgensis*.

Из материалов, представленных в «Летописи природы заповедника «Шульган-Таш»», следует, что *V. officinalis* встречается на суходольных сенокосных лугах в кварталах 4, 16, 49 и 51.

Valeriana wolgensis имеет восточноевропейский тип ареала [Горбунов, 2002], встречается в горно-лесной зоне на Южном Урале, в северо-восточных лесостепных районах Башкирского Зауралья

и в Предуралье. Вид имеет очень широкий фитоценотический ареал, произрастает в различных сообществах, от равнинных до горных на высотах до 1500 м над ур. м. [Ишбирдин и др., 1996]. *Valeriana wolgensis* часто встречается в сообществах горных разнотравных мелколиственно-светлохвойных лесов класса *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae* Ermakov, Koroljuk et Latchinsky 1991, в горных лугах союза *Polygonenion krascheninnikovii*, в сообществах высокоотравный верхнего лесного и подгольцового поясов класса *Mulgedio-Aconitetea* Hadac et Klika in Klika et Hadac 1944 (с такими видами, как *Aconogonon alpinum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Cirsium heterophyllum*, *Crepis sibirica* и др.), на опушках из нитрофильного крупнотравья класса *Galio-Urticetea* Passarge 1967 (в сообществах с *Aegopodium podagraria*, *Rubus caesius*, *Geum urbanum*, *Urtica dioica* и др.), в сообществах опушек широколиственных лесов класса *Trifolio-Geranietea sanguinei* Th. Muller 1961 (*Hypericum perforatum*, *Lathyrus litvinovii*, *Seseli libanotis*, *Veronica teucrium* и др.), в сообществах вырубков класса *Epilobietea angustifolii*, на мезофитных лугах порядка *Arrhenatheretalia* R. Tx. 1931 класса *Molinio-Arrhenatheretea* в сообществах с мезофильными луговыми злаками, *Ranunculus polyanthemos*, *Trifolium pratense*, *Vicia cracca* и др.

В.Б. Мартыненко с соавт. [2005] отмечают присутствие в растительности заповедника «Шульган-Таш» *V. wolgensis* в темнохвойно-широколиственных, широколиственных и сосновых лесах классов *Quercus-Fagetea* Br.-Bl. et Flieger in Flieger 1937 и *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae* Ermakov, Koroljuk et Latchinsky 1991, где вид с большим или меньшим постоянством встречается в сообществах практически всех лесных ассоциаций.

Из данных, представленных в «Летописи природы заповедника «Шульган-Таш»» следует, что *V. wolgensis* обитает в березняках с примесью широколиственных пород, в сосняках (квартал 51), в березняках орляково-снытьевых, в широколиственных лесах снытьево-разнотравных (квартала 49 и 50), на уремах и просеках.

В условиях горно-лесной зоны ЮУГПЗ *V. wolgensis* часто встречается в сообществах 7 классов: в широколиственных лесах класса *Quercus-Fagetea* Br.-Bl. et Vliieger in Vliieger 1937, в разнотравных мелколиственно-светлохвойных лесах класса *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae* Ermakov, Koroljuk et Latchinsky 1991, в темнохвойных лесах класса *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss. et Vliieger

1939, в сообществах высокотравий верхнего лесного и подгольцового поясов класса *Mulgedio-Aconitetea* Hadac et Klika in Klika et Hadac 1944, на опушках из нитрофильного крупнотравья класса *Galio-Urticetea* Passarge 1967, в сообществах опушек широколиственных лесов класса *Trifolio-Geranietea sanguinei* Th. Muller 1961, в сообществах лесных лугов класса *Molinio-Arrhenatheretea* R. Tx. 1937 em R. Tx. 1970.

Valeriana dubia характеризуется евразийским типом ареала [Горбунов, 2002]. Встречается в степной зоне Башкирского Предуралья и Зауралья, в горных степях Южного Урала, на остепненных и солонцеватых лугах, на каменистых склонах, в горных, ковыльно-разнотравных степях, в остепненных сосняках, на скалах [Определитель..., 1989]. Выявлено [Барышникова, 2005], что данный вид в районах Башкирского Зауралья встречается преимущественно в сообществах с преобладанием видов класса *Festuco-Brometea* Br-Bl. et Tx. 1943 – *Allium strictum*, *Filipendula vulgaris*, *Galium ruthenicum*, *Phlomoidea tuberosa*, *Serratula gmelinii*. Наиболее типичными местобитаниями являются заросли степных кустарников (*Spiraea crenata*, *Cerasus fruticosa*, *Caragana frutex*). В материалах «Летописи природы заповедника «Шульган-Таш»» отмечается, что *V. dubia* обитает в петрофитных степях, на меловых породах, в чилиговой степи (квартала 33 и 51), на остепненных лугах (квартал 54). На остепненных лугах вид встречается в составе ассоциации *Centaureo sibiricae-Poetum transbaicalicae* Filinov in Yamalov et al. 2003 [Мартыненко и др., 2006].

Установлено [Ишмуратова и др., 2008 б], что из обследованных нами территорий заповедника «Шульган-Таш», в квартале 49 встречаются *V. dubia* (остепненные сообщества со степными кустарниками на маломощных щебнистых почвах вершин холмов) и *V. wolgensis* (смешанные сосново-березовые и сосново-широколиственные леса), в квартале 51 – *V. dubia* (петрофитные степи со степными кустарниками на маломощных почвах и выходах скальных пород), *V. wolgensis* (с примесью сосны широколиственные леса) и *V. officinalis* (пойменные луга и уремы). *Valeriana wolgensis*, среди исследованных близкородственных видов, имеет широкий фитоценотический ареал.

Глава 7

Изучение экологических характеристик местообитаний. Определение экологического ареала вида

Под экологическим ареалом (экоареал) вида мы понимаем положение популяций вида в пространстве экологических факторов на протяжении всего ареала или в его какой-то части. В связи с неоднозначным толкованием экологической ниши в науке [Одум, 1986], мы предпочли не употреблять этот термин. Однако понятие экоареал тождественно экологической нише Г. Хатчинсона [Hutchinson, 1959], понимавшего его как многомерное пространство или гиперобъем, в пределах которого условия среды позволяют существовать особи или виду. Как и экологическая ниша, экоареал имеет определенную ширину, и разные авторы при его графической характеристике для удобства обычно используют двумерное пространство. Б.М. Миркин и Л.Г. Наумова [1998] считают, что «истинное количество осей гиперпространства ниш ..., видимо, просто непознаваемо...».

Экологические факторы могут быть упорядочены по нарастающей или убывающей их значений и тогда формируют экологический градиент [Злобин, 1989]. Анализ ценопопуляций на экологических градиентах занимает одно из центральных мест в демографии растений.

Для выявления связи между растительностью и экотопом очень популярным и продуктивным оказался метод экологических шкал. Этот метод позволяет без трудоемких инструментальных измерений оценить условия среды по составу и числу видов в сообществах. Подчеркивается, что в связи с неразработанностью методики количественной экспресс-оценки, и в связи с флуктуационной изменчивостью некоторых параметров среды даже инструментальные замеры не позволяют достоверно оценить величины соответствующих

факторов [Дидух и др., 1997]. Фитоиндикационные методы способны объективнее, по сравнению с инструментальными, оценить изменение экологической обстановки [Жукова, 2004 а].

В настоящее время как отечественными, так и зарубежными авторами разработано немало экологических шкал для разных регионов. Несмотря на различные принципы их составления разными авторами, они хорошо согласуются и приводят к сравнительно близким результатам [Самойлов, 1973; Дидух, Плюта, 1994; Комарова, Прохоренко, 2001 и др.].

Большинство отечественных исследователей используют диапазонно-балльные экологические шкалы Л.Г. Раменского с соавт. [1956], включающие преимущественно флору Европейской части бывшего СССР. В этих шкалах приводятся экологические значения 1400 видов в зависимости от их обилия в фитоценозах по 5 факторам среды: шкала увлажнения, богатства и засоленности почвы, шкала пастбищной дигрессии, переменности увлажнения и шкала аллювиальности. В вышеупомянутой работе наиболее разработанными являются шкала увлажнения и шкала богатства и засоленности почвы. В связи с этим многие авторы в своих работах, как при координации растительных сообществ или ценопопуляций в пространстве экологических факторов, так и в других исследованиях, используют обычно шкалу увлажнения и шкалу богатства и засоленности почвы [Федорчук, 1976; Заугольнова, 1985; Черемушкина, 2002 и др.]. Например, при изучении структуры эоареалов злаков на Дальнем Востоке России также используются лишь 2 фактора среды: шкала увлажнения и шкала богатства и засоленности почвы [Селедец, 2009].

При выявлении эколого-ценотического ареала *Rhaponticum carthamoides* в Алтае-Саянской горной области были применены шкалы увлажнения и высотности [Некратова, 1992].

Не подвергается сомнению, что при выявлении эоареала вида (или таксона другого ранга, например, подвида, рода) необходимы исследования местообитания его ценопопуляций в самых разнообразных и контрастных экологических условиях. При этом вполне очевидно, что экотопы ценопопуляций будут различаться между собой не только условиями увлажнения или богатства и засоленности почвы, но и другими, не менее важными экологическими факторами. Поэтому мы считаем, что при выявлении эоареала должно

быть учтено по возможности большее число факторов. В этом смысле большой интерес представляют экологические шкалы Х. Элленберга [Ellenberg, 1974; Ellenberg et al., 1991] и Э. Ландольта [Landolt, 1977], разработанные для растений Средней Европы. Шкалы этих авторов содержат, соответственно, 9 и 10 экологических параметров, что является несомненным их достоинством. Несмотря на то, что шкалы Элленберга и Ландольта предназначены для территории Средней Европы, они применяются и работают и для других регионов, вплоть до Кавказа [Герасимова и др., 2003; Кривега, Герасимова, 2004 и др.], Восточной Европы и Урала [Вахрамеева и др., 2003; Суюндуков, 2002; Ишмуратова и др., 2003 а, б; Жирнова и др., 2008 а, б и др.].

Также разными авторами активно используются шкалы Цыганова [1983], разработанные для подзоны хвойно-широколиственных лесов европейской части СССР. Эти шкалы получили популярность благодаря большому числу охарактеризованных видов (2129) и широкому охвату экологических режимов (10).

Несомненно, выбор экологических шкал должен осуществляться исследователями, как в зависимости от региона исследований, так и от типа фитоценозов. Например, нет смысла использовать европейские экологические шкалы при исследовании степей, остепненных лугов или других фитоценозов, в которых высока доля «неевропейских» видов.

Таким образом, для получения более полной картины об экоареале вида необходимо не только исследование большого числа его контрастных местообитаний, но и нужен широкий охват экологических факторов и режимов. Только такой подход позволит объективно выявить важные параметры экоареала: его ширину, область оптимума, лимитирующие факторы.

Ширина, или объем экоареала характеризует степень пластичности вида к экологическим факторам среды. Именно от этого показателя зависят возможности вида заселять те или иные экотопы. Общеизвестно, что обычно вид, будучи эвритопным к одним экологическим факторам, обладает стенотопностью к другим.

До сравнительно недавнего времени существовали методические трудности количественной оценки объема экоареала видов. Выход был найден, когда были развиты представления об экологической валентности, стено-эврибионтности видов растений

[Жукова, 2004 а, б]. Согласно этим представлениям, экологическая валентность рассматривается как мера приспособленности популяций конкретного вида к изменению только одного экологического фактора. Тогда экологическая валентность рассчитывается как отношение числа ступеней диапазона конкретной шкалы, занятой данным видом, к общей протяженности шкалы в баллах. Согласно этой методике, стеновалентными считаются виды, занимающие менее 1/3 шкалы, эвривалентными – более 2/3 шкалы, остальные виды – мезовалентные. Мера эври-стенобионтности, или индекс толерантности вида, определяется соотношением суммы экологических валентностей к сумме шкал. Таким образом, ширину экоареала вида количественно можно найти путем расчета его индекса толерантности.

Л.А. Жукова [2008 б] предложила рассчитать экологическую валентность видов на основе диапазонных шкал Л.Г. Раменского с соавторами [1956] и Д.Н. Цыганова [1983]. Однако реализованную экологическую валентность вида и индекс толерантности можно найти и с применением точечных шкал, например, Х. Элленберга и Э. Ландольта. В связи с тем, что многие виды обладают широким географическим ареалом, выявление их реализованной экологической валентности и индекса толерантности на всем протяжении этого ареала представляет трудоемкую и долгую работу. Поэтому выявление объема экоареала вида даже в какой-то части его географического ареала, например, в пределах определенного физико-географического района, представляет большую научную ценность.

Представим результаты расчета реализованных экологических валентностей и индекса толерантности некоторых видов сем. Orchidaceae на Южном Урале (табл. 7.1). Эти показатели были рассчитаны по 5 факторам среды с использованием шкал Элленберга. Анализ таблицы показывает, что почти во всех случаях виды можно отнести к стеновалентным. Лишь по отношению к кислотности почвы *Cypripedium calceolus*, *Epipactis helleborine*, *Gymnadenia conopsea* обладают более широким экологическим диапазоном и относятся к мезовалентным видам. Кроме того, мезовалентным является *Epipactis helleborine* по отношению к температуре и богатству почвы. В целом виды обладают очень узким диапазоном к фактору влажности почвы, более широким – к освещенности и кислотности почвы.

**Реализованная экологическая валентность и индекс толерантности
некоторых видов сем. *Orchidaceae* на Южном Урале**

Вид (число исследованных популяций)	Экологические валентности					Индекс толерант- ности
	осве- щен- ность	темпе- ратура	характеристики почвы			
			влаж- ность	ки- слот- ность	богат- ство	
<i>Cypripedium calceolus</i> (35)	0,20	0,22	0,19	0,37	0,30	0,26
<i>C. guttatum</i> (23)	0,33	0,23	0,13	0,28	0,26	0,25
<i>E. helleborine</i> (22)	0,24	0,39	0,20	0,40	0,34	0,31
<i>Gymnadenia conopsea</i> (9)	0,31	0,31	0,23	0,40	0,26	0,30
<i>Neottia nidus-avis</i> (9)	0,23	0,21	0,15	0,17	0,19	0,19
<i>Platanthera bifolia</i> (13)	0,29	0,19	0,13	0,28	0,26	0,23

Нетрудно заметить, что у одного и того же вида значения экологических валентностей по разным факторам варьируют не сильно. Например, у *Neottia nidus-avis* экологические валентности по всем факторам самые низкие, у *Epipactis helleborine* – более высокие.

Экоареалы всех видов оказались узкими, т. к. их индексы толерантности не превышают 0,33. Однако в пределах анализируемой группы можно выделить виды с относительно узкими и более широкими экоареалами. По возрастанию индекса толерантности виды образуют ряд: *Neottia nidus-avis* – *Platanthera bifolia* – *Cypripedium guttatum* – *C. calceolus* – *Gymnadenia conopsea* – *Epipactis helleborine*. В этом ряду возрастает способность видов занимать все более широкие эколого-фитоценоотические условия.

Узость экоареалов анализируемых видов может быть связана, с одной стороны, с тем, что все они относятся в регионе к категории редких видов, с другой – в условиях Южного Урала эти виды находятся на краю своих географических или экологических ареалов. Кроме того, ни один из видов в растительных сообществах по показателю обилия-покрытия не получает высокие баллы и не достигает положения доминанта или даже субдоминанта.

Лимитирующие факторы природного (не антропогенного) характера можно определить по оценкам экологических валентностей видов по отношению к климатическим и экотопическим факторам [Суюндуков и др., 2009]. В приведенных выше данных (табл. 7.1)

большого внимания заслуживают те факторы, по которым у видов наименьшие показатели экологических валентностей. Для всех видов в качестве лимитирующего фактора выступает влажность почвы. *Neottia nidus-avis* произрастает в очень узком диапазоне всех факторов, лимитирующими для этого вида являются, прежде всего, почвенные факторы.

Оптимум экоареала, или по Ю.А. Злобину [2009], экологический оптимум – наиболее благоприятное для растений сочетание экологических факторов. Соответствует тем значениям фактора, при которых основные популяционные характеристики (фитомасса особи, репродукция, плотность и т.п.) имеют максимальное значение [Злобин, 1989]. Оптимумы у растений можно выделять на основе разных уровней организации – организм или популяция [Заугольнова, 1985]. По мнению этого автора, соотношения между реальным оптимумом организма и популяции довольно сложны и неодинаково складываются у разных видов.

В качестве примера реализации популяционного оптимума рассмотрим изменение доли генеративных особей в ценопопуляциях *Cypripedium guttatum* на градиенте освещенности, выраженном через сомкнутость крон деревьев (рис. 7.1). Из рис. 7.1 видно, что при увеличении освещенности в фитоценозах возрастает и доля генеративных особей в ценопопуляциях этого вида.

На этом же градиенте происходит увеличение численности особей в ценопопуляциях *Cypripedium guttatum* (рис. 7.2), однако установленный тренд носит менее выраженный характер. Причиной это-

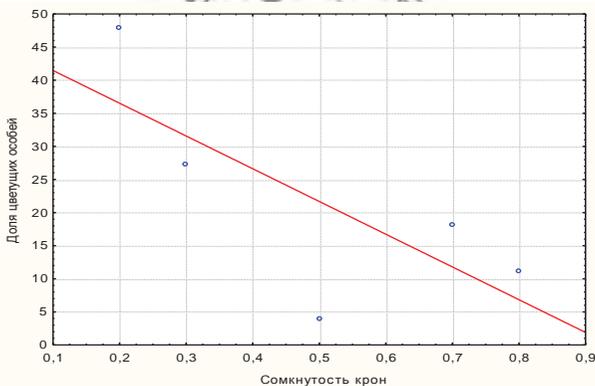


Рис. 7.1. Зависимость доли цветущих особей (%) в ценопопуляциях *Cypripedium guttatum* от сомкнутости крон

го может быть характерная для орхидных низкая реализация семян на фоне неблагоприятных фитоценологических условий.

Однако популяционный оптимум этого вида, выраженный через высокие показатели численности популяций и высокие доли генеративных особей в них, сочетается с организменным пессимумом.

По-видимому, для видов, у которых присутствуют черты эксплентности и, в связи с этим, обладающих большей морфологической пластичностью, более важное значение в определении дальнейшей жизнеспособности популяций имеет достижение популяционного, а не организменного, оптимума.

Cypripedium guttatum, обладая CSR – типом стратегии, формирует на краю своего экологического и географического ареалов крупные по численности популяции, но жизненность особей в них низкая. Несмотря на миниатюризацию отдельных особей, они способны размножаться как вегетативным, так и семенным способом.

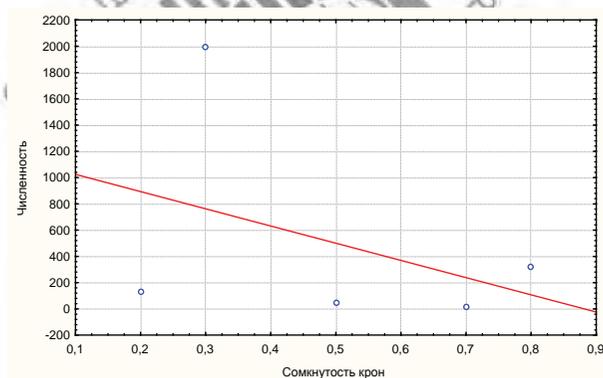


Рис.7.2. Зависимость численности особей в ценопопуляции *Cypripedium guttatum* от сомкнутости крон

7.1. Экологические характеристики видов сем. Orchidaceae на территории Башкирского заповедника

Экологические группы таксонов сем. Orchidaceae, обитающих на территории Башкирского заповедника и сопредельных территориях, представлены в табл. 7.2. Основная доля видов (68,4 %) относится к группе мезофитов. Незначительное число видов относится

к экологическим группам гигромезофитов (10,5 %) и ксеромезофитов (15,8 %). Группу гигромезофитов представляют *Dactylorhiza fuchsii* и *Epipogium aphyllum*. К экологической группе ксеромезофитов относятся *Coeloglossum viride*, *Epipactis atrorubens*, *Orchis ustulata*. К гигрофитам относится *Dactylorhiza incarnata*.

Некоторые виды характеризуются широкой экологической амплитудой и, обитая в различных эколого-фитоценологических условиях, могут относиться к разным экологическим группам. Например, *Coeloglossum viride* в БГПЗ обитает в остепненных лиственнично-сосново-можжевельных редколесьях, в горных луговых степях и суходольных лугах [Жирнова, 1999], где проявляет себя как ксеромезофит. Однако В.Г. Собко [1989] *C. viride* в равнинных условиях относит к мезофитам, а в горных – к психромезофитам.

К группе растений-бриофилов относятся *E. aphyllum* и *G. repens*.

Исследованы экологические характеристики местообитаний некоторых видов орхидных на территории БГПЗ и сопредельных территориях – *Cephalanthera rubra* [Ишбирдин и др., 2005], видов рода *Cypripedium* [Суюндуков, 2002; Ишмуратова и др., 2003 б; Набиуллин, 2008 а], видов рода *Epipactis* [Жирнова и др., 2008 а; Набиуллин, 2008 б], *Goodyera repens* [Кумушбаева, Суюндуков, 2005; Жирнова и др., 2008 б], *Neottia nidus-avis* [Жирнова, Гайсина, 2005; Вахрамеева и др., 2008], *Orchis ustulata* [Жирнова, Гайсина, 2006; Вахрамеева, Жирнова, 2008], *Platanthera bifolia* [Суюндуков, 2002; Ишмуратова и др., 2003 в; Магафуров, Ишкинина, 2004].

Оцененные по экологическим шкалам отношения видов к таким абиотическим факторам среды, как освещенность, температура, влажность почвы, кислотность и богатство почвы представлены в табл. 7.2. Каждый вид был исследован в нескольких местообитаниях. В таблице приведены диапазоны и средние значения ступеней экологических шкал.

Все исследованные виды обитают в условиях хорошего освещения. Наиболее светолюбивыми оказались *Dactylorhiza incarnata* и *Orchis ustulata*, относящиеся, соответственно, к болотно-лесной и опушечно-луговой ценоотическим группам. В целом эти виды занимают 7 ступень шкалы Элленберга и относятся к растениям полусвета, предпочитающим полный свет. Два вида: *Epipactis helleborine* и *Platanthera bifolia*, которые относятся, соответственно, к опушечно-лесной и опушечно-луговой ценоотическим группам, обладают широким диапазоном по отношению к фактору освещенности. Эти виды могут обитать как в условиях полутени, так и полусвета.

Таблица 7.2

Экологические характеристики местообитаний некоторых видов сем. Orchidaceae на территории БГ ПЗ и сопредельных территориях

Вид (число исследованных популяций)	Экологические факторы (среднее/мин-макс)					
	освещенность	температура	характеристики почвы			
			влажность	кислотность	богатство	
1	2	3	4	5	6	
Лесная ценополическая группа						
<i>Cypripedium guttatum</i> (16)	5,5 (4,3–5,9)	4,8 (4,1–5,0)	4,9 (4,6–5,1)	4,9 (4,6–5,1)	4,1 (3,7–4,5)	
<i>Cypripedium calceolus</i> (20)	5,8 (5,6–6,2)	4,9 (4,7–5,1)	4,8 (4,6–5,2)	6,4 (5,8–6,8)	4,1 (3,5–4,8)	
<i>Cypripedium x ventricosum</i> (2)	6,0 (5,8–6,3)	5,2 (4,5–5,8)	5,0 (4,8–5,3)	6,3 (6,2–6,4)	4,6 (4,5–4,7)	
<i>Goodyera repens</i> (8)	5,6 (5,3–6,1)	5,0 (4,6–5,1)	4,5 (4,2–5,0)	5,6 (5,0–6,2)	3,9 (3,4–4,6)	
<i>Neottia nidus-avis</i> *	5,8–6,0	4,8–5,2	5,1–5,3	6,2–6,5	4,4–4,5	
Опушечно-лесная ценополическая группа						
<i>Epipraxis helleborine</i> (15)	5,8 (5,4–6,9)	4,9 (4,6–5,4)	4,8 (3,9–5,4)	6,4 (5,6–7,1)	4,2 (2,8–5,0)	
<i>Cephalanthera rubra</i> (1)	6,2	4,9	4,0	7,3	3,1	
Опушечно-луговая ценополическая группа						
<i>Epipraxis atrorubens</i> (2)	6,1 (6,0–6,2)	5,0 (4,8–5,2)	4,5 (4,4–4,6)	6,2 (6,1–6,2)	3,9 (3,7–4,0)	
<i>Orchis ustulata</i> (4)	6,9 (6,5–7,2)	5,2 (4,9–5,4)	4,4 (3,9–4,7)	6,6 (6,4–6,8)	3,5 (2,7–4,3)	
<i>Platanthera bifolia</i> (13)	5,9 (5,2–6,8)	4,9 (4,5–5,2)	5,1 (4,8–5,3)	5,9 (5,0–6,5)	4,2 (3,3–4,6)	
Болотно-луговая ценополическая группа						
<i>Dactylorhiza incarnata</i> (2)	6,8	5,05 (5,0–5,1)	6,1 (6,0–6,2)	6,7 (6,3–7,0)	4,4 (4,3–4,5)	
Болотно-лесная ценополическая группа						
<i>Dactylorhiza fuchsii</i> (7)	5,9 (5,8–6,2)	5,0 (4,7–5,3)	5,3 (5,1–5,4)	6,0 (5,9–6,3)	4,6 (4,4–4,9)	

Напряженность факторов приводится в баллах по Н. Ellenberg [1979]. * – данные Т.В. Жирной, Р.К. Гайсиной [2005].

У всех остальных исследованных видов реализованные ниши по фактору освещенности в целом тяготеют к промежуточной, 6 ступени шкалы – условия между полутенью и полусветом. К таким видам относятся виды рода *Cypripedium*, *Goodyera repens*, *Neottia nidus-avis*, *Cephalanthera rubra*, *Epipactis atrorubens*, *Dactylorhiza fuchsii*. Из 3 видов рода *Cypripedium* наиболее широким диапазоном отношения к фактору освещенности обладает *C. guttatum*. Вид может обитать как в достаточно тенистых, так и в хорошо освещенных условиях.

По отношению к температуре виды образуют более однородную группу и в целом тяготеют к условиям умеренного тепла (5 ступень шкалы). Из всех исследованных видов в более прохладных условиях (4,1 ступень шкалы) может обитать *Cypripedium guttatum*; в более теплых – *Cypripedium* x *ventricosum* (5,8 ступень шкалы).

Многие исследованные виды в БПЗ являются индикаторами свежих, преимущественно средневлажных почв, т. к. тяготеют к 5 ступени шкалы Элленберга. Таковыми являются виды рода *Cypripedium*, *Goodyera repens*, *Neottia nidus-avis*, *Epipactis atrorubens*, *E. helleborine*, *Platanthera bifolia*, *Dactylorhiza fuchsii*. Три вида – *Goodyera repens*, *Epipactis helleborine*, *Orchis ustulata* – могут обитать как на свежих (5 ступень шкалы), так и на более сухих почвах, занимая промежуточную ступень между сухими и свежими почвами (4 ступень шкалы). Единственное местонахождение *Cephalanthera rubra*, известное на отвалах пород хромитового рудника, характеризуется сравнительно сухим субстратом – между сухими и свежими почвами (4 ступень шкалы).

Наиболее влаголюбивым среди исследованных видов является *Dactylorhiza incarnata*, относящийся к группе гигрофитов. Этот вид предпочитает промежуточную ступень между свежими и влажными почвами (6 ступень шкалы).

Анализ таблицы показывает, что исследованные виды не требовательны к богатству почвы минеральным азотом. По отношению к этому фактору преобладают виды, занимающие в среднем промежуточную ступень – между бедными и умеренно богатыми почвами (4 ступень шкалы). Это такие виды, как *Cypripedium calceolus*, *C. guttatum*, *Goodyera repens*, *Neottia nidus-avis*, *Epipactis helleborine*, *E. atrorubens*, *Orchis ustulata*, *Platanthera bifolia*, *Dactylorhiza incarnata*. В более широком диапазоне, на почвах от бедных до умеренно богатых (3–5 ступени шкалы), обитают *Goodyera repens*, *Epipactis helleborine*, *Platanthera bifolia*. Из представителей р. *Cypripedium* в условиях умеренно богатых местообитаний (5 сту-

пень шкалы) встречается *Cypripedium x ventricosum*. Одна ценопопуляция этого таксона была обнаружена и исследована нами в карстовой воронке. Избегание орхидными богатых почв многие авторы связывают с их низкой конкурентноспособностью [Вахрамеева и др., 1994].

По отношению к реакции почвы многие виды являются индикаторами почв, от умеренно кислых до слабощелочных (5–7 степени шкалы). На более кислых почвах – в условиях только умеренно кислых почв (5 степень шкалы) – обитает *Cypripedium guttatum*.

Характеристики экологической валентности, стено- и эврибионтности некоторых видов представлены в табл. 7.3.

Таблица 7.3

Характеристика экологических валентностей и толерантности некоторых видов сем. Orchidaceae на территории БГПЗ и сопредельных территориях

Вид (число исследованных популяций)	Экологические факторы					индекс толерантности (I_i)
	освещенность	температура	характеристики почв			
			влажность	кислотность	богатство	
<i>Cypripedium guttatum</i> (16)	0,29	0,21	0,13	0,24	0,20	0,21
<i>Cypripedium calceolus</i> (20)	0,18	0,16	0,13	0,22	0,26	0,19
<i>Cypripedium x ventricosum</i> (2)	0,17	0,26	0,13	0,13	0,13	0,16
<i>Dactylorhiza fuchsii</i> (7)	0,16	0,18	0,11	0,16	0,17	0,16
<i>Dactylorhiza incarnata</i> (2)	0,11	0,12	0,10	0,19	0,13	0,13
<i>Epipactis atrorubens</i> (2)	0,13	0,16	0,13	0,12	0,14	0,14
<i>Epipactis helleborine</i> (15)	0,28	0,20	0,21	0,28	0,36	0,27
<i>Goodyera repens</i> (8)	0,23	0,20	0,19	0,30	0,28	0,24
<i>Orchis ustulata</i> (4)	0,26	0,17	0,21	0,17	0,32	0,23
<i>Platanthera bifolia</i> (13)	0,29	0,19	0,13	0,28	0,26	0,23

Анализ экологической валентности показал, что исследованные виды по отношению к экологическим факторам являются стеновалентными. Исследованные виды оценены по индексу устойчивости к комплексному экологическому фактору, который демонстрирует низкие значения ($I_i < 0,3$) и, следовательно, виды являются стенобиотными. Относительно широкой экологической амплитудой ($I_i = 0,27$) среди исследованных видов характеризуется *Epipactis helleborine*.

7.2. Экологические характеристики видов сем. *Orchidaceae* на территории Южно-Уральского заповедника

В ЮУГПЗ лесную ценоотическую группу представляют виды: *Cypripedium guttatum*, *C. calceolus* и *Neottianthe cucullata* (табл. 7.4). Опушечно-луговыми видами являются *Epipactis atrorubens*, *Orchis mascula* и *Gymnadenia conopsea*, к опушечным относится *Cephalanthera rubra*. В связи с этим лесные и луговые виды обитают в разных экологических условиях. Например, *Neottianthe cucullata* относится к лесной группе полутеневых растений, получающих более 10, но обычно менее 50 % от полной освещенности (5,7–5,8 ступени шкалы). *Orchis mascula* и *Gymnadenia conopsea* произрастают в условиях хорошей освещенности (6,1–7,1 ступени шкалы).

Таблица 7.4

Экологические характеристики местообитаний некоторых видов сем. *Orchidaceae* на территории ЮУГПЗ

Вид (число исследованных популяций)	Экологические факторы (среднее/min-max)				
	освещенность	температура	характеристики почвы		
			влажность	кислотность	богатство
Лесная ценоотическая группа					
<i>Cypripedium guttatum</i> (1)	4,8	4,9	3,9	5,6	4,6
<i>Cypripedium calceolus</i> (1)	5,8	5,2	5,3	6,3	4,5
<i>Neottianthe cucullata</i> (4)	5,8 (5,7–5,8)	5,3 (5,2–5,3)	4,2 (4,0–4,3)	6,1 (5,5–6,5)	3,6 (3,2–3,9)
Опушечная ценоотическая группа					
<i>Cephalanthera rubra</i> (2)	5,9 (5,8–6,0)	5,1 (5,0–5,1)	4,5 (4,4–4,5)	6,0 (5,8–6,3)	3,9 (3,8–3,9)
Опушечно-луговая ценоотическая группа					
<i>Epipactis atrorubens</i> (1)	6,0	5,1	4,4	6,3	3,9
<i>Orchis mascula</i> (6)	6,4 (6,1–6,6)	4,7 (4,5–5,1)	5,1 (4,9–5,4)	6,6 (6,3–7,3)	4,4 (4,0–4,7)
<i>Gymnadenia conopsea</i> (7)	6,7 (6,5–7,1)	4,6 (3,7–5,0)	5,4 (5,0–5,8)	6,1 (5,2–6,8)	3,8 (3,2–4,5)

По термическому режиму практически все исследованные виды являются индикаторами умеренного тепла (4,6–5,3 ступени шкалы). Это связано с тем, что температурный фактор, как макроклиматический показатель, в пределах исследованных районов меняется мало.

По отношению к почвенным условиям у исследованных видов занимаемые ступени экологических шкал могут варьировать по-разному. *Gymnadenia conopsea*, по сравнению с другими исследованными видами, обладает широким экологическим спектром к богатству почвы, не укладывающимся в пределах 2 ступеней шкалы. Этот вид обитает на почвах от бедных до умеренно богатых (3,2–4,5 ступени шкалы). Остальные виды произрастают в узких экологических условиях, для них характерны схожие почвенные условия, они встречаются на умеренно богатых почвах. Это объясняется низкой конкурентоспособностью орхидей на богатых почвах.

В основном исследованные нами виды произрастают в умеренно увлажненных местах, избегая как избыточно влажных, так и очень сухих почв.

Характеристики кислотности почв в местах произрастания орхидных показывают, что исследованные виды не встречаются на очень кислых и щелочных почвах, предпочитают умеренно кислую и слабощелочную почву (5,2–7,3 ступени шкалы). Примерно в таких условиях встречается и *Orchis mascula*, обладающая узким экологическим диапазоном (6,3–7,3 ступени шкалы). Только в умеренно кислой среде обитают *Cephalanthera rubra*, *Epipactis atrorubens*, *Cypripedium guttatum*, избегая сильнокислых почв.

Как обобщающую характеристику, отражающую реакцию видов на целый комплекс абиотических и биотических факторов, можно рассматривать их приуроченность к определенному типу фитоценоза. В основном исследованные виды встречаются только в каком-либо одном типе растительного сообщества.

7.3. Экологические характеристики *Valeriana wolgensis* на территории Южно-Уральского заповедника

Valeriana wolgensis – опушечно-луговой вид, мезофит, имеет широкий фитоценотический ареал. В условиях горно-лесной зоны в Южно-Уральском заповеднике *V. wolgensis* часто встречается в сообществах 7 классов: в широколиственных лесах класса *Quercus-Fagetum* Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937, в разнотравных мелколиственно-светлохвойных

лесах класса *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae* Ermakov, Koroljuk et Latchinsky 1991, в темнохвойных лесах класса *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss. et Vlieger 1939, в сообществах высокоотравий верхнего лесного и подгольцового поясов класса *Mulgedio-Aconitetea* Hadac et Klika in Klika et Hadac 1944, на опушках из нитрофильного крупнотравья класса *Galio-Urticetea* Passarge 1967, в сообществах опушек широколиственных лесов класса *Trifolio-Geranietea sanguinei* Th. Muller 1961, в сообществах лесных лугов класса *Molinio-Arrhenatheretea* R. Tx. 1937 em R. Tx. 1970 [Сулейманова, 2013 и др.].

На территории ЮУГПЗ исследовано 10 ценопопуляций *V. wolgensis*: на высотах от 700 до 975 м над ур. м. (ценопопуляции 1–5, 8) – горные ценопопуляции – и обитающие на высотах от 450 до 575 м над ур. м. (ценопопуляции 6, 7, 9, 10) – низкогорные ценопопуляции.

Результаты оценки экологических условий местообитаний *V. wolgensis* в ЮУГПЗ представлены в табл. 7.5.

Исследованные популяции обитают преимущественно на опушках леса, 80 % популяций предпочитают условия полусвета (6-я ступень шкалы Эллэнберга). Лишь 20 % популяций относятся к растениям полутени (5-я ступень шкалы Эллэнберга).

Таблица 7.5

**Экологические характеристики местообитаний
Valeriana wolgensis в ЮУГПЗ**

№ ЦП	Высота над ур. моря, м	Экологические факторы, в баллах				Кислотность почвы, pH
		освещенность	влажность почвы	богатство почвы	кислотность почвы	
1	750	5,6	5,7	5,7	6,1	5,04
2	975	6,4	5,5	4,4	6,6	6,71
3	900	6,4	5,2	4,0	5,9	4,60
4	870	6,4	5,1	5,1	6,1	4,31
5	920	6,1	5,3	4,3	6,4	4,05
6	500	5,7	5,6	4,8	6,1	3,78
7	575	5,9	5,8	5,6	6,0	5,80
8	700	5,6	5,6	5,7	6,4	6,18
9	550	5,4	6,0	5,2	5,6	4,15
10	450	5,2	6,4	5,3	5,9	4,35
Среднее		6	6	5	6	5
min/max		5,2/6,4	5,1/6,4	4,0/5,7	5,6/6,6	3,78/6,71

На градиенте высотности фактор освещенности меняется следующим образом: выделяются две группы ценопопуляций – горные, обитающие на высотах от 700 до 975 м над ур. м. (ценопопуляции 1–5, 8) и низкогорные, обитающие на высотах от 450 до 575 м над ур. м. (ценопопуляции 6, 7, 9, 10) (рис. 7.3).

Большинство горных ценопопуляций предпочитают условия полусвета (6-я ступень шкалы Элленберга). Низкогорные ценопопуляции произрастают в условиях полутени (5-я ступень шкалы Элленберга). В целом, по фактору освещенности *V. wolgensis* относится к растениям полусвета, которые часто растут при полном свете, но могут расти и в тени (6-я ступень шкалы Элленберга).

В.Н. Ворошилов [1959] также отмечает, что в отношении условий освещения валериана проявляет чрезвычайную пластичность и может расти в условиях очень большого затенения, как в тенистых лесах, так и на совершенно открытых местах.

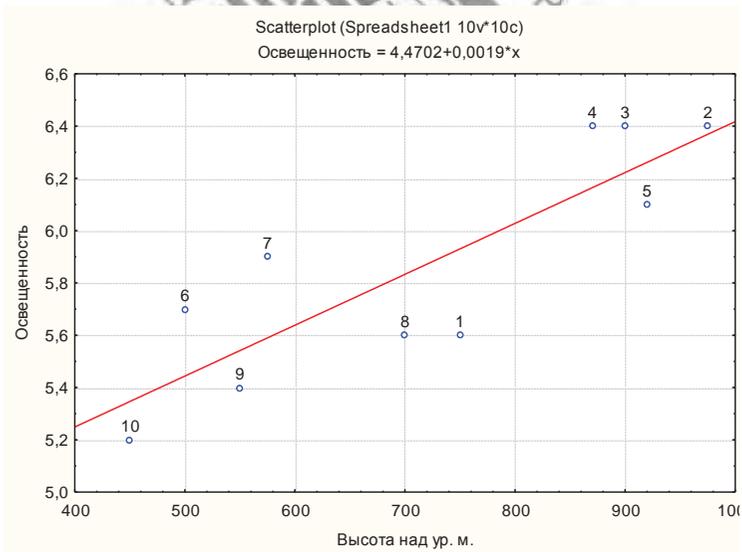


Рис. 7.3. Зависимость освещенности от высоты над ур. м. в сообществах с *Valeriana wolgensis* в ЮУГПЗ

Примечание. По оси абсцисс – высота над ур. м. (м), по оси ординат – уровень освещенности (баллы по шкалам Элленберга).

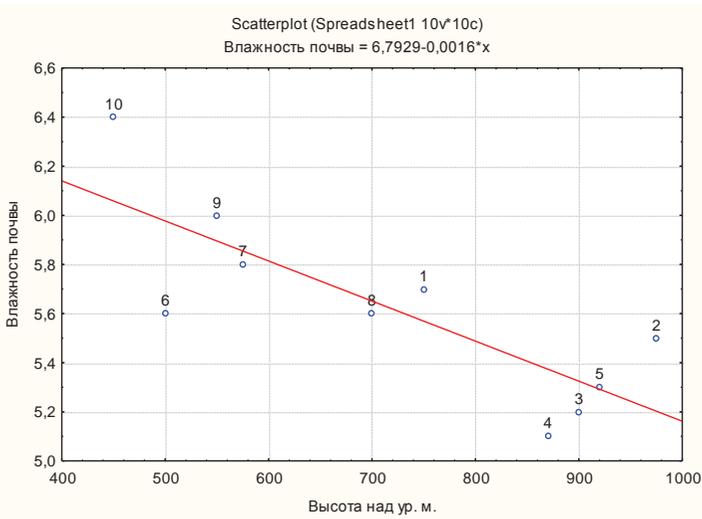


Рис. 7.4. Зависимость влажности от высоты над ур. м. в сообществах с *Valeriana wolgensis* в ЮУГППЗ

Примечание. По оси абсцисс – высота над ур. м. (м), по оси ординат – уровень влажности (баллы по шкалам Элленберга).

Valeriana wolgensis является индикатором влажности, растет на хорошо увлажненной почве (6-я ступень шкал Элленберга) (рис. 7.4). Горные ценопопуляции (ценопопуляции 1–5, 8) предпочитают средне-влажные почвы (5-ступень шкалы Элленберга).

Низкогорные ценопопуляции (ценопопуляции 6, 7, 9, 10) произрастают на хорошо увлажненной почве (6-я ступень шкалы Элленберга).

П.К. Енин с соавт. [1953] отмечают, что валериана в природных условиях обитает на влажных, достаточно плодородных почвах с нейтральной или щелочной реакцией.

Valeriana wolgensis обитает на почвах, умеренно богатых питательными веществами, редко – на бедных и богатых почвах (5-я ступень шкалы Элленберга).

Вид предпочитает почвы от умеренно кислых до слабощелочных (6-я ступень шкалы Элленберга). Анализ кислотности показал, что *V. wolgensis* встречается преимущественно на почвах кислых (от сильно- до слабокислых), а также встречается на почвах, близких

к нейтральным. рН почвы в изученных ценопопуляциях характеризуется низкими значениями от 3,78 до 5,80 (табл. 7.5). Высокие значения кислотности почвы отмечены для ценопопуляции 2 (975 м над ур.м.) и ценопопуляции 8 (700 м над ур.м.), где рН составил 6,71 и 6,18 соответственно. Это почвы, близкие к нейтральным.

По экологическим характеристикам *V. wolgensis*, по результатам наших исследований, является стенобионтным видом. Экологическая валентность (EV) по фактору освещенности составила 0,13; увлажнения почв – 0,11; кислотности почв – 0,11; богатства почв – 0,19. По комплексу факторов *V. wolgensis* является стеновалентным видом и может выносить лишь ограниченные изменения данных экологических факторов.

Индекс толерантности (It) *V. wolgensis* на территории ЮУГПЗ по отношению к совокупности рассмотренных факторов составил 0,14. Сравнительные исследования экологической толерантности двух групп, горных и низкогорных ценопопуляций, показали, что низкогорные ценопопуляции являются относительно более стенобионтными ($It=0,08$), чем горные ($It=0,10$).

Таким образом, *V. wolgensis* произрастает в широком диапазоне экологических факторов, достигая своего эколого-фитоценоотического оптимума в условиях полусвета, часто при полном свете, но может расти и в тени, на почвах от сильно- до слабокислых, а также на близких к нейтральным, на умеренно богатых питательными веществами, на хорошо увлажненных (низкогорные ценопопуляции) или средне-влажных почвах (горные ценопопуляции).

Глава 8

Изучение антропогенной устойчивости видов

В последние десятилетия, к сожалению, возрастающую роль в определении дальнейшей судьбы популяций и видов играют лимитирующие факторы не природного, а антропогенного характера. В таких условиях актуальными становятся оценка пределов устойчивости видов к антропогенным воздействиям и нормирование этих воздействий на растения.

На территории бывшего СССР оценка устойчивости 105 видов семейства орхидных к различным формам антропогенных воздействий была проведена М.Г. Вахрамеевой с соавторами [1997 б]. Предложено авторами на основе сравнительного исследования состояния популяций устойчивости орхидных к антропогенным воздействиям оценивать по трехбалльной шкале. Однако анализ этой работы показывает, что в среднем близкие баллы устойчивости (если учесть усредненные баллы по нескольким формам антропогенных воздействий) получают и такие редкие виды естественных сообществ, как *Cypripedium calceolus*, *C. macranthon*, *C. guttatum*; и виды, способные обитать даже во вторичных местообитаниях: *Dactylorhiza incarnata*, *Epipactis helleborine*, *E. atrorubens*. Это может быть связано с тем, что на растения одновременно влияют несколько антропогенных факторов, например, выпас и сенокосение, сбор букетов и вытаптывание [Вахрамеева и др., 1997б]. Известно, что комплексные антропогенные воздействия приводят к синергическим и кумулятивным эффектам. В таких случаях, когда сложно вычленить какой-либо антропогенный фактор, влияющий на растение, предпочтительно оценить устойчивость видов ко всему их комплексу.

В Центральной Европе широко применяется показатель гемеробии как метод количественной оценки воздействия человека на экосистемы. Для флоры Центральной Европы разработаны шкалы гемеробии [Frank, Klotz, 1990]. Гемеробия – это суммарный эф-

фект действия антропогенных факторов на экосистему [Jalas, 1955; Jaskowiak, 1993]. Класс гемеробии – интегрированное выражение влияния окультуривания ландшафта – не заменяет факторного анализа и используется в случаях, когда еще невозможен анализ отдельно действующих факторов или когда нет уверенности, что все факторы учтены. Гемеробию можно определить или исследуя местообитание, или анализируя биоценоз, так как они взаимосвязаны [Зукопп и др., 1981]. Растения являются чувствительными компонентами экосистем и чутко реагируют на изменение интенсивности абиотических и биотических, а также антропогенных факторов среды. Чем сильнее антропогенное влияние, тем больше изменяется структура сообщества, комбинация видов в сравнении с потенциально естественной растительностью, уменьшается стабильность системы – возрастает гемеробия [Ишбирдина, Ишбирдин, 1992].

Нами использовалась модифицированная система Яласа [Schlueter, 1987; Frank, Klotz, 1990], включающая следующие уровни:

a-агемеробы (*natuerlich*) – виды естественных сообществ, не выносящие антропогенного влияния;

o-олигогемеробы (*naturnahe*) – виды сообществ, близких к естественным, переносящие нерегулярные слабые влияния;

m-мезогемеробы (*halbnatuerlich*) – виды полустественных сообществ, устойчивые к экстенсивным антропогенным влияниям;

b-b-эугемеробы (*naturfern*) – виды сообществ, далеких от естественных, устойчивые к интенсивному использованию;

c-a-эугемеробы (*naturfern*) – сорные виды природных и антропогенных сообществ, переносящие регулярные сильные нарушения;

p-полигемеробы (*naturfremd*) – специализированные сорные виды интенсивных культур;

t-метагемеробы (*kuenstlich*) – виды полностью нарушенных экосистем, находящихся на грани уничтожения.

Гемеробию растительных видов и сообществ можно рассчитать и графически представить двумя способами:

1. Рассчитывая долю каждого уровня гемеробии с последующим построением спектра.

2. Рассчитывая долю антропополютерантных видов (*b-c-p-t* отрезок спектра гемеробии – от видов интенсивно используемых сообществ до видов полностью нарушенных экосистем) в растительных

сообществах (показатель апофитизма – В. Jakoviak [1993] по следующей формуле:

$$A_p = \frac{\sum bcpt \text{ гемеробов}}{\sum \text{ всех показателей}} * 100 \%$$

Ниже приводим использованные нами оба способа применения показателя гемеробии. Конечно, и первая, и вторая формы расчета и графического представления гемеробии аналогичны. Однако, в силу большей наглядности, в последнее время мы чаще используем второй способ, т.е. рассчитываем показатель апофитизма. При построении спектров гемеробии по первому способу не всегда удается выявить различия между сравниваемыми объектами.

8.1. Антропоустойчивость редких видов на территории Башкирского заповедника

Известно [Вахрамеева и др., 1997 б], что виды рода *Cypripedium* неустойчивы к таким антропогенным воздействиям как сбор растений на букеты, вытаптывание, выпас, рубка леса и пожары.

Cypripedium guttatum выдерживает слабое и среднее антропогенное воздействие в виде вытаптывания и выпаса (табл. 8.1). При сильном антропогенном воздействии *C. guttatum* выпадает из состава растительных сообществ. *Cypripedium calceolus* более устойчив, чем *C. guttatum* к различного рода антропогенным воздействиям. Максимальная численность особей в ценопопуляциях *C. guttatum* наблюдается при отсутствии антропогенного воздействия, что в условиях Южного Урала достигается лишь при режиме заповедования. На градиенте антропогенного воздействия жизнеспособность и численность особей *C. calceolus* и *C. guttatum* снижаются. Однако снижение численности особей в ценопопуляциях *C. calceolus* и *C. guttatum* происходит по-разному. При нарастании антропогенного стресса снижается общая численность особей в ценопопуляциях *C. guttatum*, при этом сохраняется соотношение возрастных групп в онтогенетическом спектре. При дальнейшем нарастании стресса выпадают ювенильные и генеративные особи из состава ценопопуляций. В таких условиях у *C. guttatum* сохраняется лишь вегетативный способ размножения. Аналогичная реакция снижения численности особей в ценопопуляциях *C. guttatum* с сохранением соотношения возрастных групп в онтогенетических спектрах наблюдается и при неблагоприятных климатических условиях.

Таблица 8.1

Ответные реакции видов рода *Syrphedium* и *Epiractis* на популяционном и организменном уровнях на антропогенное воздействие

виды	Форма и степень антропогенного воздействия (выпас, рубка леса, рекреация, сбор на букеты)			
	отсутствует	слабая	средняя	сильная
<i>Syrphedium guttatum</i>	численность высокая; жизненность средняя; возрастной спектр полночленный	численность повышается; жизненность повышается; возрастной спектр полночленный	численность снижается; жизненность повышается; возрастной спектр неполночленный, отсутствуют <i>j</i> и <i>g</i> особи	выпадает из состава сообществ
<i>Syrphedium calceolus</i>	численность высокая; жизненность средняя; возрастной спектр полночленный	численность снижается; жизненность повышается; возрастной спектр неполночленный, отсутствуют <i>j</i> и <i>m</i> особи	численность снижается; жизненность снижается; возрастной спектр неполночленный, отсутствуют <i>j</i> и <i>m</i> особи	численность низкая; жизненность низкая; возрастной спектр неполночленный, отсутствуют <i>j</i> и <i>m</i> особи
<i>Epiractis helleborine</i>	численность невысокая, жизненность высокая или низкая, возрастной спектр неполночленный	численность невысокая, жизненность средняя, возрастной спектр неполночленный	численность невысокая, жизненность средняя, возрастной спектр неполночленный	численность невысокая, жизненность высокая или низкая, возрастной спектр неполночленный

При нарастании антропогенного пресса *C. calceolus* снижает численность за счет выпадения ювенильных и имматурных особей. К сильному антропогенному воздействию (рекреация, сбор ягод, выпас) вид сохраняет некоторую устойчивость. В этих условиях встречаются малочисленные популяции с единичными виргинильными и генеративными побегами. Особи старших возрастных групп проявляют большую устойчивость к неблагоприятным условиям обитания.

Виды *C. calceolus* и *C. guttatum* на Южном Урале имеют различный оцениваемый по гемеробности сообществ уровень устойчивости к антропогенным воздействиям [Ишмуратова и др., 2003 а]. *Cyripedium calceolus* характеризуется как «уязвимый» вид и имеет невысокую устойчивость к комплексному антропогенному воздействию, а *C. guttatum* как «критический», т. е. наиболее уязвимый и не встречается в сообществах, испытывающих интенсивное антропогенное воздействие.

М.И. Набиуллин [2008 а] исследована устойчивость видов рода *Cyripedium* на охраняемых (БГПЗ) и сопредельных территориях (Бурзянский и Абзелиловский районы) к комплексному антропогенному воздействию по показателям гемеробии. Результаты исследования представлены на рис. 8.1–8.3.

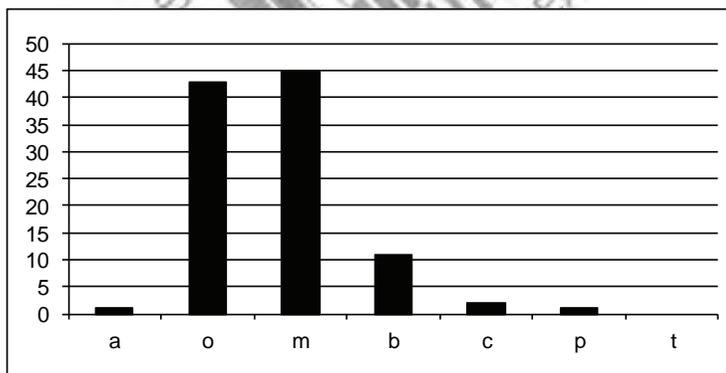


Рис. 8.1. Спектр гемеробии сообществ с *Cyripedium calceolus* в Башгосзаповеднике и на неохраемых территориях

Примечание. Здесь и на рис. 8.2–8.8 → 8.8, 10.8 по оси абсцисс уровни гемеробии, %, по оси ординат доля видов с определенной составляющей в индивидуальном спектре гемеробности.

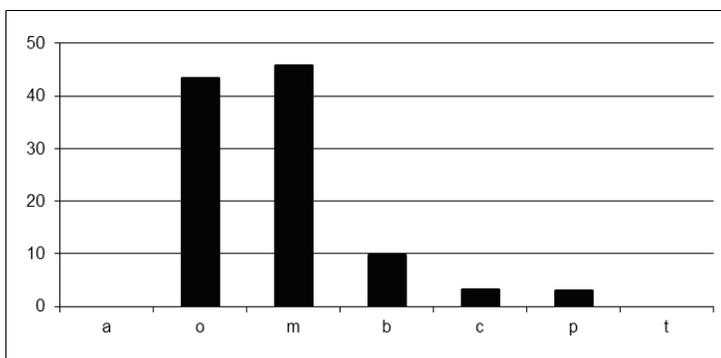


Рис. 8.2. Спектр гемеробии сообществ с *Cyripedium guttatum* в Башгосзаповеднике и на неохраняемых территориях

Исследованные ценопопуляции видов рода *Cyripedium* были подвержены слабой, средней и сильной степени антропогенного воздействия.

Ценопопуляции, произрастающие достаточно далеко от населенных пунктов, подвергаются рекреации, выборочной рубке, вытаптыванию, оцениваемые как нарушения средней степени. Ценопопуляции, встречающиеся вблизи населенных пунктов, подвергаются сильному воздействию выпаса скота, вытаптыванию при сборе грибов и ягод, сенокосению. Ценопопуляции, произрастающие на территории БГПЗ в окрестностях п. Саргая, подвергаются слабому антропогенному воздействию.

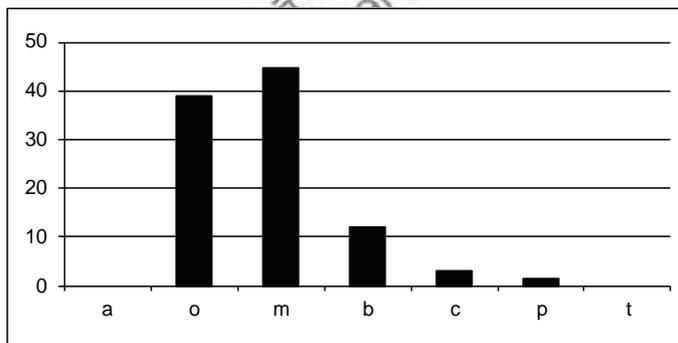


Рис. 8.3. Спектр гемеробии сообществ с *Cyripedium x ventricosum* на неохраняемых территориях

Доля видов с *a-o-m* составляющими в индивидуальном спектре гемеробности, произрастающие в природных сообществах с *C. calceolus*, варьирует от 82 до 93 % (рис. 8.1), доля антропопотолерантных видов (*b-c-p-t* гемеробы – показатель апофитизма) составляет на неохраняемых территориях от 7 % до 14 %. В сообществах с сильным антропогенным воздействием показатель апофитизма достигает 18 %, здесь встречаются виды с *c-* составляющей в спектре гемеробности (*a-эугемеробы*) – это сорные виды природных и антропогенных сообществ, переносящих регулярные сильные нарушения. Также в этих сообществах отмечено присутствие полигемеробов-специализированных сорных видов, которые проникли в эти местообитания с территорий интенсивного использования (лесопользование, сенокосы), расположенных за границей заповедника менее чем в километре от исследованного участка. В целом, небольшая доля *b-c-p-t*-гемеробов для *C. calceolus*, свидетельствует о невысокой устойчивости вида к нарушениям и о естественности растительных сообществ.

Аналогичные результаты получены для *C. guttatum* [доля *b-c-p-t*-гемеробов от 6 до 18 % (рис. 8.2)] и для *C. xventricosum* [доля *b-c-p-t* гемеробов – 16 % (рис. 8.3)].

Таким образом, виды рода *Cypripedium* являются уязвимыми и предпочитают сообщества с невысоким уровнем нарушений. Интенсивные антропогенные воздействия приводят к выпадению видов рода *Cypripedium* из растительных сообществ.

Виды рода *Epipactis* являются неустойчивыми к таким формам антропогенного воздействия, как сбор на букеты, вытаптывание, выпас, сенокосение, рубка леса, осушение и подтопление [Вахрамеева и др., 1997 б]. Однако, в связи с развивающимся процессом урбанизации, многие виды растений встречаются во вторичных и нарушенных типах местообитаний [Вахрамеева и др., 1997 б]. Известно, что *Epipactis helleborine* встречается в рекреационной зоне вдоль асфальтовой пешеходной дорожки, по обочинам автомобильных дорог, в придорожных посадках, на старых отвалах горных разработок, на вырубках [Мамаев и др., 2004; Фардеева, Исламова, 2004; Султанова, Исмагилова, 2004; Балахонова, 2006, 2007; Пушай, 2007]. Показано, что на месте бывших пахотных земель вид находится в устойчивом состоянии и имеет высокую численность [Вахрамеева и др., 1997 а, б]. *Epipactis helleborine* часто встречается

в городской черте [Ишбирдина, Ишбирдин, 1992; Балахонова, 2006, 2007; Мининзон, 2007].

Сообщества с *E. helleborine* на территории БГПЗ и сопредельных территориях исследованы по показателям гемеробии М.И. Набиуллиным [2008 а]. В растительных сообществах с *E. helleborine* представлен весь спектр видов по их устойчивости к культуре человека (рис.8.4): от видов с агемеробной (*a*) составляющей в индивидуальном спектре гемеробности до видов с метагемеробной (*t*) составляющей (виды нарушенных экосистем, находящихся на грани уничтожения).

Исследованные ценопопуляции *E. helleborine* были подвержены средней и сильной степени антропогенного воздействия в виде вытаптывания, выпаса и сенокошения. Доля антропоустойчивых видов (*b-c-p-t*-гемеробии) в сообществах составляла 7–15 %, достигая максимума при усилении антропогенного воздействия. Из антропоустойчивых видов в сообществах встречаются *Dactylis glomerata*, *Tussilago farfara*, *Urtica dioica*, *Chamerion angustifolium*, *Galium mollugo* и др.

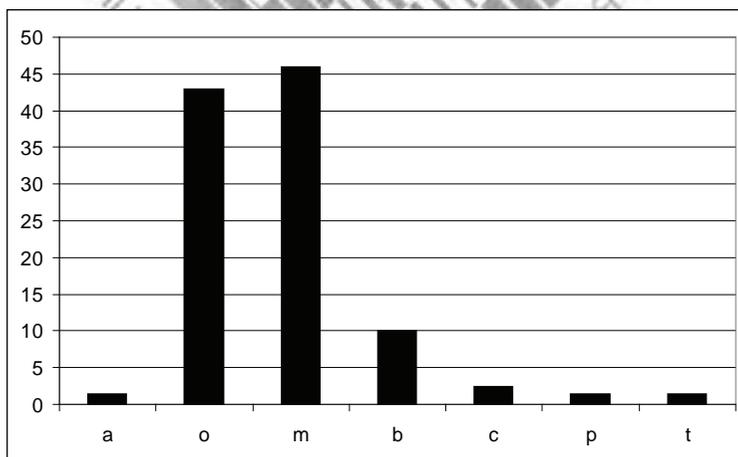


Рис. 8.4. Спектр гемеробии сообществ с *Epipactis helleborine* в Башгосзаповеднике и на неохраняемых территориях

В целом, исследованные виды рода *Epipactis* можно отнести к видам, устойчивым к комплексному антропогенному воздействию.

8.2. Антропогенная устойчивость редких видов на территории Южно-Уральского заповедника

Все исследованные нами редкие виды растений, несмотря на то, что находятся на территории Южно-Уральского заповедника, произрастают вблизи населенных пунктов, подвергаются воздействию в виде сенокосения и выпаса скота, вытаптывания при сборе ягод и грибов.

Такие виды, как *Orchis mascula*, *Gymnadenia conopsea* и *Tulipa riparia*, относятся к группе опушечно-луговых видов. Известно [Барлыбаева и др., 2018], что для успешного существования луговых сообществ необходимо умеренное антропогенное воздействие, поскольку при полном отсутствии антропогенной нагрузки некоторые виды исчезают из состава растительных сообществ.

На территории заповедника до 2009 года практически на всех лесных полянах, опушках, где произрастают редкие опушечно-луговые виды растений проводилось ежегодное сенокосение. С 2009 г. отмечено отсутствие антропогенной нагрузки в виде сенокосения.

Orchis mascula встречается на лесных полянах, находящихся на вершинах и в верхних частях склонов хребтов на высоте от 700 до

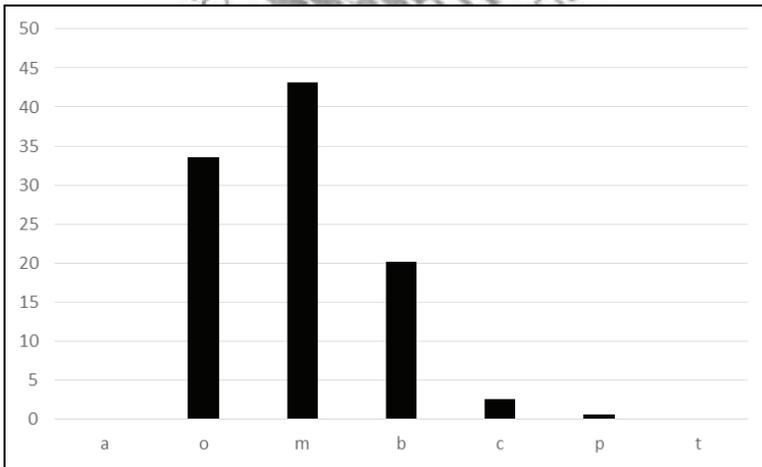


Рис. 8.5. Спектр гемеробии сообществ с *Orchis mascula* в Южно-Уральском заповеднике

1000 м над ур. м. В исследованных ЦП *O. mascula* в последние годы (2010–2019 гг.) отсутствуют какие-либо антропогенные нагрузки, ранее (с 2005 по 2009 гг.) в местах произрастания проводились ежегодные сенокосы. Отсутствие антропогенной нагрузки привело к высокому проективному покрытию травостоя и зарастанию лесных полей подростом деревьев, что отрицательно влияет на демографические показатели вида.

Сообщества *O. mascula* являются олиго-мезо-*b*-эугемеробными, причем эугемеробы составляют незначительную долю видов (рис. 8.5).

Gymnadenia conopsea встречается в разнотравных луговых сообществах, в которых преобладают олиго-мезогемеробы – от 22,7 до 45,6 % (рис. 8.6). Доля антропоустойчивых видов (*b-c-p*-гемеробов) в сообществах с *G. conopsea* составила от 0,9 до 23,8 %.

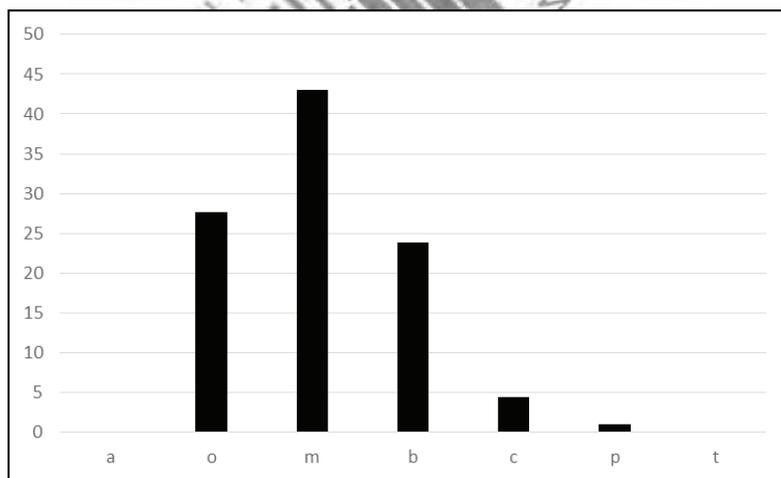


Рис. 8.6. Спектр гемеробии сообществ с *Gymnadenia conopsea* в Южно-Уральском заповеднике

Cephalanthera rubra относится к группе опушечных видов, *Neottianthe cucullata* – к группе лесных видов. Известно, что виды, относящиеся к лесной и опушечной ценоценозным группам, по показателям апофитизма имеют невысокую устойчивость к комплексному антропогенному влиянию [Суюндуков, 2014, Барлыбаева и др., 2018].

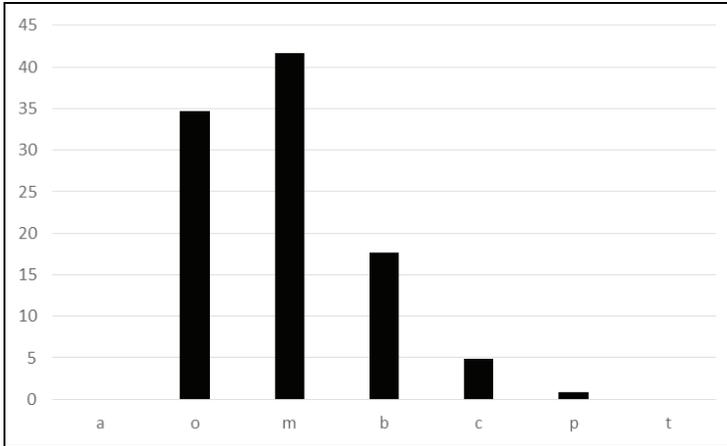


Рис. 8.7. Спектр гетеробии сообществ с *Cephalanthera rubra* в Южно-Уральском заповеднике

На территории Южно-Уральского заповедника *C. rubra* произрастает в сухих сосново-березовых лесах на южных крутых склонах.

По отношению к комплексному антропогенному фактору *C. rubra* является олиго-мезогетеробом (*om*) и выносит нерегулярное экстенсивное влияние – выпас и сенокосение [Frank, Klotz,

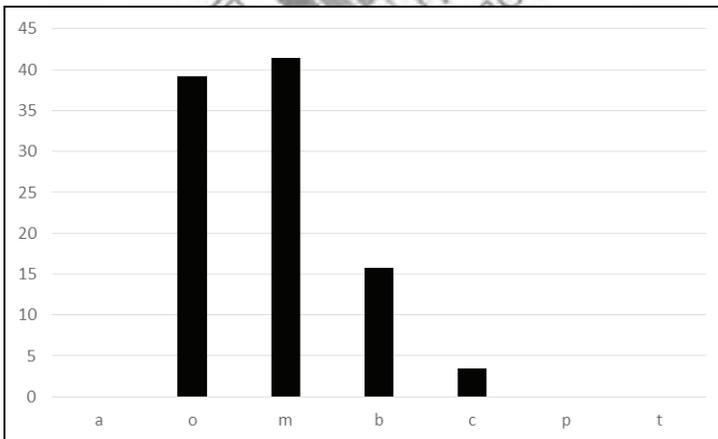


Рис. 8.8. Спектр гетеробии сообществ с *Neottianthe cucullata* в Южно-Уральском заповеднике

1990]. В исследованных нами растительных сообществах доля олиго-мезогемеробов составляет от 34,7 до 41,7 % (рис. 8.7).

Доля антропотолерантных видов в сообществах с *C. rubra* незначительна (0,9–17,7%), что свидетельствует о естественности растительных сообществ, в которых обитает вид.

На территории заповедника *N. cucullata* произрастает в сосново-березовом моховом лесу, вблизи населенных пунктов и испытывает слабое антропогенное воздействие, при сборе грибов и мхов.

Доля видов с *o-t* составляющими в сообществах с *N. cucullata* составляет от 39,1 до 41,4, доля видов с *b-c-p-t* гемеробностью составляет от 3,5 до 15,8 % (рис. 8.8).

В основном сообщества, где произрастает *N. cucullata* не нарушены, хотя и в местах произрастания наблюдается слабое антропогенное воздействие. В основном встречаются виды естественных сообществ.

8.3. Антропотолерантность видов сем. *Orchidaceae* на Южном Урале и особенности их биологии

Анализ и сопоставление показателей апофитизма орхидей с некоторыми их биологическими особенностями (жизненная форма, стратегии жизни, ценограмма) позволили разделить виды на 2 группы: уязвимые виды и относительно устойчивые виды. В анализ были вовлечены виды сем. *Orchidaceae* Южного Урала, произрастающие на охраняемых и иных территориях, в различных ботанико-географических зонах. Для уязвимых видов максимальные показатели апофитизма сообществ не превышали 25 %, у относительно устойчивых видов – превышали этот рубеж. Оказалось, что показатели апофитизма разделили анализируемые виды на вполне естественные группы [Суюндуков, 2014].

1. Группа уязвимых видов. К уязвимым видам относятся: *Cypripedium calceolus*, *C. guttatum*, *C. macranthon*, *C. x ventricosum*, *Corallorhiza trifida*, *Goodyera repens*, *Listera cordata*, *Neottia nidus-avis*, *Neottianthe cucullata*, *Platanthera bifolia* (рис. 8. 9).

Все уязвимые виды связаны с лесными ценозами. Почти все виды относятся к лесной ценотической группе, лишь *Platanthera bifolia* является опушечно-лесным, а *Corallorhiza trifida* – болотно-лесным видом.

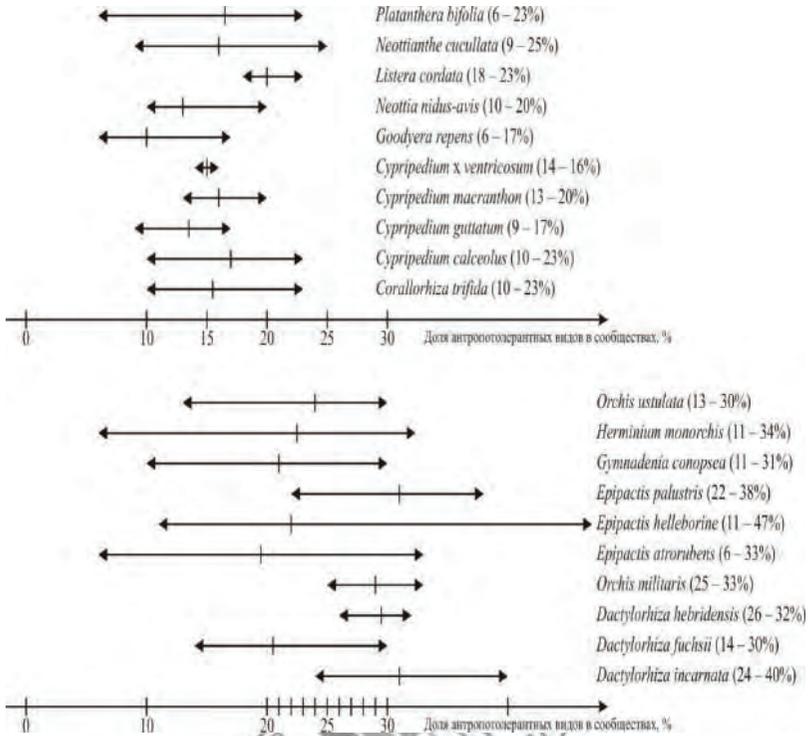


Рис. 8.9. Пределы устойчивости к комплексному антропогенному воздействию видов сем. Orchidaceae на Южном Урале. В верхней части рисунка – уязвимые виды, в нижней – относительно устойчивые

Примечание. Стрелки показывают минимальные и максимальные значения антропогенерантности орхидей, вертикальные линии – их средние значения.

По жизненной форме все уязвимые виды являются корневищными видами, только *Platanthera bifolia* и *Neottianthe cucullata* относятся к видам со стеблекорневыми тубероидами. Кроме того, *Neottianthe cucullata*, *Goodyera repens* относятся к растениям-бриофилам, подземные органы которых погружены в моховой покров [Мазуренко, Хохряков, 1989]. Также с мшистыми лесами тесно связаны *Listera cordata*, *Corallorhiza trifida*. Ценотическая связь этих видов с моховым покровом свидетельствует об их высокой чувствительности к антропогенным воздействиям.

По системе Раменского-Грайма корневищные виды этой группы относятся к *CS* (*Cypripedium calceolus*, *C. guttatum*, *Goodyera repens*) или *S* (*Cypripedium macranthon*, *C. x ventricosum*, *Neottia nidus-avis*) типу жизненной стратегии [Суюндуков, 2014]. Наиболее выражены у этих видов признаки стресс-толерантности: большая продолжительность онтогенеза (25 и более лет), способность выносить стресс, средний или низкий уровень численности популяций, стабильный правосторонний онтогенетический спектр, нетребовательность к богатству почвы, защитная онтогенетическая стратегия [Заугольнова и др., 1992; Татаренко, Вахрамеева, 1999; Суюндуков, 2002; Набиуллин, 2008 а, б; Блинова, 2009 а]. Самоподдержание популяций корневищных видов этой группы на Южном Урале происходит преимущественно вегетативным способом [Суюндуков, 2014].

Анализ рис. 8.9 показывает, что и среди уязвимых видов есть дифференциация по устойчивости к нарушающим факторам. Среди видов рода *Cypripedium* относительно антропотолерантным является *Cypripedium calceolus*, остальные 3 таксона этого рода: *C. guttatum*, *C. macranthon*, *C. x ventricosum* выявили низкую устойчивость к антропогенным воздействиям. Относительно высокими показателями устойчивости характеризуются виды со стеблекорневыми тубероидами *Platanthera bifolia* и *Neottianthe cucullata*, относящиеся на Южном Урале к *SR*-типу стратегии. Несмотря на неоднократно отмеченную разными авторами [Вахрамеева и др., 1997 б; Блинова, 2001 и др.] способность *Platanthera bifolia* обитать на нарушенных и во вторичных фитоценозах, нами на Южном Урале в сильно нарушенных местообитаниях вид не отмечен. Это может быть связано с обитанием вида в пределах Южного Урала на краю ареала.

2. Группа относительно устойчивых видов. Относительно устойчивыми видами оказались: *Dactylorhiza fuchsii*, *D. hebridensis*, *D. incarnata*, *Epipactis atrorubens*, *E. helleborine*, *E. palustris*, *Gymnadenia conopsea*, *Herminium monorchis*, *Orchis militaris*, *O. ustulata* (рис. 8. 9).

Эти виды по ценотической приуроченности относятся к опушечно-луговой, болотно-луговой или лугово-болотной группам. Лишь *Epipactis helleborine* относится к опушечно-лесной, *Dactylorhiza fuchsii* – к болотно-лесной ценотической группе. Относительно высокие показатели доли антропотолерантных видов в растительных сообществах этих видов связаны с тем, что одним

из условий существования луговых сообществ являются антропогенные воздействия.

По жизненной форме относительно устойчивые виды относятся к видам со стеблекорневыми тубероидами, только виды рода *Epipactis* (*Epipactis palustris*, *E. helleborine*, *E. atrorubens*) являются корневищными видами. Наличие стеблекорневого тубероида видов этой группы обеспечивает их устойчивость на организменном уровне, которая проявляется в переходе особей в состояние вторичного покоя при наступлении неблагоприятных условий природного или антропогенного характера [Вахрамеева и др., 1997 б].

По типу жизненных стратегий виды этой группы относятся 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. Нами [Суюндуков, 2014] было показано, что несмотря на *CSR* – или *SR* – типы смешанных стратегий, у многих орхидей со стеблекорневыми тубероидами выражены черты эксплерентности.

Наиболее антропоотолерантными из видов этой группы являются *Epipactis helleborine*, *E. palustris*, *Dactylorhiza incarnata*, способные обитать и на нарушенных местообитаниях. У трёх исследованных видов: *Dactylorhiza incarnata*, *D. hebridensis*, *Orchis militaris* даже минимальные и средние значения показателей апофитизма являются достаточно высокими. Это свидетельствует об их современных предпочтениях на Южном Урале синантропизированных местообитаний. Все остальные виды этой группы характеризуются широкими диапазонами антропоотолерантности, что показывает способность их обитания и в олигогемеробных сообществах.

Таким образом, степень устойчивости орхидей к антропогенным воздействиям зависит от типа их жизненных форм и стратегий жизни, ценотических связей в природе. Предложенный метод оценки антропоотолерантности может быть использован при разработке мер охраны популяций угрожаемых видов растений, а также при определении природоохранной значимости растительных сообществ и оптимизации режима их использования.

Для уязвимых видов орхидей любые антропогенные воздействия противопоказаны, так как они обычно ухудшают состояние популяций [Суюндуков, 2002; Набиуллин, 2008 а; Ишмуратова и др.,

2010, 2019 а, б]. Местообитания относительно устойчивых видов требуют нормирования степени и форм антропогенных воздействий. Например, в степном Башкирском Зауралье устойчивое существование ценопопуляций *Orchis militaris* достигается за счет ручного сенокоса фитоценозов, в которых обитает вид. Однако выпас крупного рогатого скота в местообитаниях этого вида отрицательно сказывается на состоянии ценопопуляций: резко уменьшаются численность и плотность, снижается жизнеспособность особей [Суюндуков и др., 2009].

Бесспорно, что степень устойчивости видов орхидей к антропогенным воздействиям будет различаться в разных частях ареала. При этом антропоустойчивость видов на краю ареала может смещаться как в сторону снижения, так и возрастания. Это проявляется на Южном Урале, где проходят границы географического и экологического ареалов многих орхидей. Сопоставление многочисленных литературных данных по антропоустойчивости орхидей с данными, полученными нами, показывает, что на Южном Урале *Platanthera bifolia*, *Dactylorhiza fuchsii* являются более уязвимыми, а *Orchis militaris*, *Dactylorhiza hebridensis* – устойчивыми. Первые два вида в условиях Южного Урала практически не встречаются в нарушенных местообитаниях, а *Orchis militaris*, *Dactylorhiza hebridensis* обитают почти исключительно в регулярно нарушаемых и синантропизированных сообществах. В связи с этим, для редких видов возрастает роль региональных стратегий охраны, учитывающих эколого-биологические особенности видов в различных частях их ареалов.

Таким образом, предложенный нами метод оценки антропоустойчивости четко разделил исследованные виды на 2 группы: уязвимые виды и относительно устойчивые виды. В целом, уязвимые к антропогенным воздействиям виды относятся к лесной ценоценотической группе, по жизненной форме многие являются корневищными видами, в стратегиях жизни наиболее выражены черты патентности. Относительно устойчивые виды ценоценотически связаны в основном с лугами и низинными болотами, по жизненной форме большинство относится к видам со стеблекорневыми тубероидами, в стратегии жизни преобладают свойства эксплерентности.

Глава 9

Периодизация онтогенеза, выделение возрастных групп, изменчивость признаков в онтогенезе

Полный онтогенез или большой жизненный цикл – полная последовательность всех этапов развития одной особи (генеты) и ряда поколений особей вегетативного происхождения (рамет) (в зависимости от жизненной формы растений). При этом реализуется вся генетическая программа развития. Большой жизненный цикл принято подразделять на *возрастные периоды* (син. *периоды онтогенеза*), состоящие из *возрастных (онтогенетических) состояний*.

Периодизация полного онтогенеза растений представлена в табл. 9.1.

I. Период эмбриональный [Periodus embryonalis, от греч. embryo – зародыш; англ.: embryonal (period) stage] – период развития зародыша растений от момента его возникновения до отделения от материнской особи; в п.э. включают *п. латентный*.

Период латентный [Perioduslatens, скрытый, невидимый; англ.: latent (period) stage] – период жизни, в течение которого растение находится в состоянии покоя первичного в виде семени, плода или иного зачатка [Работнов, 1950].

II. Период прегенеративный (син. п. виргинильный, п. ювенильный) – [Periodu svirginalis; от лат. virgo – девственный, целомудренный; англ.: virginile (period) stage] – период жизни растений от прорастания диаспоры до первого цветения или формирования луковичек и клубеньков вместо цветков (псевдовивипария). В течение п.п. морфологический облик растений существенно меняется, что связано с изменением его возрастного состояния; в связи с этим выделяют возрастные состояния: проросток, ювенильное, имматурное, виргинильное [Работнов, 1950; Ценопопуляции..., 1976].

III. Период генеративный (син. п. репродуктивный) [Periodus generativa, от лат. generare – рождать, производить; англ.: (generative

(period) stage] – период жизни растений от первого до последнего формирования генеративных органов или их видоизменений, например, при псевдовивипарии; у поликарпиков по числу генеративных побегов, соотношению процессов роста и отмирания обычно выделяют молодые (ранние), средневозрастные (зрелые), старые (поздние, стрелющие) генеративные растения; многие растения по различным причинам цветут в п.г. не каждый год (временно не цветущие растения) [Ценопопуляции..., 1976].

IV. Период постгенеративный (син. п. сенильный, п. старческий) [Periodus senilis; от лат. senex – старый, старческий; англ.: senile (period) stage] – период жизни растений от последнего цветения (или образования диаспор или псевдовивипарии до полного отмирания; у поликарпиков по количеству отмерших частей, наличию ювенильных черт (формы листьев, характеру побегов и др.) различают растения субсенильные (старые вегетативные) и растения сенильные [Работнов, 1950; Ценопопуляции... 1976].

Полный онтогенез в зависимости от жизненной формы растения и условий обитания особей может быть представлен различным числом периодов и возрастных состояний. Полный онтогенез большинства многолетних поликарпических растений включает 4 периода и 11 онтогенетических состояний (табл. 9.1).

Полный онтогенез монокарпиков и однолетников, а также некоторых поликарпиков [например, среди орхидных стеблекорневые тубероидные (виды родов *Dactylorhiza* и *Platanthera*, виды рода *Valeriana* и др.), коротко- и длиннокорневищные (виды рода *Suypedium* и др.) и др. жизненные формы] не включает постгенеративный период.

При сокращенном или обрывающемся типе онтогенеза, который у особей проявляется в определенных условиях обитания, возможен пропуск не только возрастных состояний, но возрастных периодов. Зачастую реакция растений на стресс зависит от их жизненной формы. У однолетних растений в неблагоприятных условиях обитания, как правило, пропускаются возрастные состояния прегенеративного периода, и особь может, например, из ювенильного состояния сразу перейти в генеративное. У многолетних растений в неблагоприятных условиях чаще выпадает из онтогенеза генеративный период и особи могут из прегенеративного возрастного состояния переходить в постгенеративное.

Таблица 9.1

**Периодизация полного онтогенеза растений,
индексы онтогенетических состояний, коэффициенты возрастности
и энергетической эффективности [по: Работнов, 1950; Уранов,
1975 с дополнениями по Нухимовский, 1997; Животовский, 2001]**

Периоды и этапы	Онтогенетическое состояние	Индексы	Возрастность, Δ	Эффективность, e
I. Эмбриональный: а) собственно эмбриональный (пренатальный) б) латентный	Формирующееся семя и зародыш, находящиеся на материнском растении			
	Сформировавшиеся и отделившиеся семена или нераскрывающиеся односемянные плоды	se	0,0025	0,0099
II. Прегенеративный	Проросток	p	0,0067	0,0266
	Ювенильное	j	0,0180	0,0707
	Имматурное	im	0,0474	0,1807
	Виргинильное (молодое вегетативное)	v	0,1192	0,42
III. Генеративный	Молодое генеративное	$g1$	0,27	0,7864
	Средневозрастное (зрелое) генеративное	$g2$	0,5	1,0
	Старое генеративное	$g3$	0,7310	0,7864
IV. Постгенеративный	Субсенильное	ss	0,8808	0,42
	Сенильное	s	0,9529	0,1807
	Отмирающее	sc	0,9819	0,0707

Каждое возрастное состояние обозначается индексом и характеризуется значениями возрастности [Уранов, 1975] и энергетической эффективности [Животовский, 2001]. В каждом возрастном состоянии растения аккумулируют определенную долю энергии, которая переходит в пластические вещества и может быть энергетически оценена. Наиболее энергетически эффективными являются растения, находящиеся в средневозрастном генеративном состоянии ($e = 1,0$).

Отнесение растений к тому или иному возрастному состоянию производится на основании комплекса качественных признаков

[Уранов, 1975]. В настоящее время в совокупности с качественными, учитывают и количественные признаки. Наиболее существенными критериями выделения являются следующие: способ питания (связь с семенем), наличие зародышевых, ювенильных или взрослых структур и способность особей к семенному или вегетативному размножению, соотношение процессов новообразования и отмирания, степень сформированности у особи основных признаков биоморфы. При этом биоморфа определяется по взрослым растениям.

Качественные признаки онтогенетических состояний представлены в табл. 9.2.

Однако не у всех видов растений качественные признаки возрастных состояний будут проявляться в равной степени. Например, у представителей некоторых таксономических групп (сем. *Orchidaceae*, грушанковые, паразитные растений и др.) в состоянии проростка зародышевые структуры: семядоли, первичный (зародышевый) корень и побег могут отсутствовать. В определенных условиях (благоприятные условия интродукции, культура *in vitro*) некоторые признаки предыдущих возрастных состояний (например, семядоли или первые листья) могут сохраняться и в последующих возрастных состояниях; или же наоборот, в неблагоприятных условиях признаки определенного возрастного состояния могут не проявляться, жизненная форма, свойственная виду, может упрощаться.

Таблица 9.2

Диагнозы возрастных состояний растений [по: Уранов, 1975, Ценопопуляции..., 1976) с дополнениями Ишмуратова, 2018]

Возрастное состояние	Качественные признаки возрастных состояний
Семена или нескрывшиеся односемянные плоды	Состояние первичного покоя. Морфологические характеристики семян видоспецифичны.
Проростки	Смешанное питание (за счет веществ семени и собственной ассимиляции первых листьев); наличие зародышевых структур: семядолей, первичного (зародышевого) корня и побега; сохранение связи с семенем. У представителей некоторых таксономических групп (например, сем. <i>Orchidaceae</i> , грушанковые, паразитные растений и др.) в состоянии проростка зародышевые структуры могут отсутствовать.

Возрастное состояние	Качественные признаки возрастных состояний
Ювенильные растения	Простота организации, сохранение некоторых зародышевых структур (корня, побега); потеря связи с семенем; как правило, отсутствие семядолей, однако в благоприятных условиях обитания, в условиях интродукции и культуры <i>in vitro</i> семядоли могут сохраняться; несформированность признаков и свойств, присущих взрослым растениям. Наличие листьев иной формы и расположения, иной тип нарастания и ветвления побегов и корней, чем у взрослых растений.
Имматурные растения	Наличие свойств и признаков, переходных от ювенильных растений к взрослым: развитие листьев и корневой системы переходного типа, появление отдельных взрослых черт в структуре побегов, начало ветвления, одновременное сохранение отдельных элементов первичного побега. В условиях интродукции и культуры <i>in vitro</i> могут сохраняться семядоли.
Виргинильные растения	Проявление основных черт, типичных для данной жизненной формы. Растения имеют характерные для вида взрослые листья, побеги и корневую систему. Генеративные органы еще не сформированы, процессы отмирания почти не выражены, за исключением сезонной смены моноциклических побегов и гибели небольшого числа корней (иногда главного, чаще – боковых или придаточных). В условиях интродукции и культуры <i>in vitro</i> могут сохраняться семядоли.
Молодые генеративные растения	Появление первых генеративных органов. В некоторых случаях окончательное формирование взрослых структур: более крупных побегов, листьев и биоморфы в целом. Преобладание процессов новообразования над отмиранием.
Средневозрастные генеративные растения	Уравновешивание процессов новообразования и отмирания побегов и корней. Максимально выраженные для конкретных экологических условий показатели биомассы, семенной продуктивности, морфологических параметров, наличие отмерших побегов, листьев, корней, участков дерновины и т.д.
Старые генеративные растения	Преобладание процессов отмирания над процессами новообразования, резкое снижение генеративной функции, ослабление процессов корне- и побегообразования. В некоторых случаях – упрощение жизненной формы, выражающееся в ослаблении или потере способности к образованию побегов разрастания: увеличение числа отмерших побегов, корней и др. органов.

Возрастное состояние	Качественные признаки возрастных состояний
Субсенильные растения	Резкое преобладание процессов отмирания над новообразованием, отсутствие генеративных побегов, возможное упрощение жизненной формы, проявляющееся в смене способа нарастания (или в потере способности к ветвлению), вторичное появление листьев переходного (имматурного или ювенильного) типа; накопление отмерших частей растения.
Сенильные растения	Преобладание отмерших и прекративших рост частей растения. Предельное упрощение жизненной формы, вторичное появление некоторых ювенильных черт организации (формы листьев, характер побегов и др.). В некоторых случаях – полное отсутствие почек возобновления и других новообразований.
Отмирающие растения	Завершающий этап полного онтогенеза растений, отсутствие живых надземных побегов, сохранение спящих почек, немногих живых корней и подземных побегов.

9.1. Онтогенез некоторых видов рода *Cypripedium*

Онтогенез многих видов орхидных к настоящему времени описан. Однако в различных частях ареала, в различных эколого-ценотических условиях обитания онтогенез может протекать по-разному.

Онтогенез *C. calceolus* описан на примере растений, обитающих в разных регионах: в Московской области [Денисова, Вахрамеева, 1978], Приморском крае [Татаренко, 1996], Архангельской области [Пучнина, 1999], Республики Татарстан [Фардеева, 2002], Южном Прибайкалье [Быченко, 2002], Тверской и Мурманской областей [Блинова, 2003], Белорусском Полесье [Михальчук, 2003].

Онтогенез *C. guttatum* описан на примере растений, обитающих в Московской области [Денисова, Вахрамеева, 1978], Иркутской области [Виноградова, Цепляева, 1991], Приморском крае [Татаренко, 1996], Прибайкалье [Быченко, 2002], в Республике Коми [Тетерюк, 2003].

Относительно выделения постгенеративного периода в онтогенезе видов рода *Cypripedium* существует несколько мнений. Некоторые авторы выделяют постгенеративный период в развитие видов рода *Cypripedium* [Фардеева, 2002; Блинова, 2003; Михальчук, 2003]

и для этого предлагают учитывать особенности строения подземных и надземных частей растения. Мы придерживаемся мнения ряда авторов [Денисова, Вахрамеева, 1978; Виноградова, Цепляева, 1991; Татаренко, 1996; Пучнина, 1999; Быченко, 2002; Мамаев и др., 2004] об отсутствии в онтогенезе видов рода *Cypripedium* постгенеративного периода и также не выделяем его.

Ключевыми признаками возрастных состояний являются размеры и число листьев, число жилок на листе, размеры побега, наличие репродуктивных структур на побеге.

Генеративный период *C. guttatum* невозможно разделить на возрастные состояния (молодое генеративное, среднее генеративное и старое генеративное), так как основной признак (число цветков) в случае одноцветковых орхидей не применим [Татаренко, 1996].

Сравнительные описания особей, относящихся к одному онтогенетическому состоянию, свидетельствуют, что у особей, обитающих в различных точках ареала, ключевые признаки возрастных состояний могут отличаться и не совпадать [Мамаев и др., 2004]. И.В. Татаренко [1996] отмечает, что количественные характеристики одновозрастных особей *C. guttatum*, обитающих в тенистом дубняке *Quercus mongolica* и на нарушенных местообитаниях в зарослях *Lespedeza bicolor*, различаются. Особи, обитающие в первой ценопопуляции, значительно крупнее.

В Республике Коми описаны две формы *C. calceolus*, которые отличаются своей экологической приуроченностью, особенностям морфологии генеративных побегов (числом нормально развитых зеленых листьев срединной формации), их размерами (высотой побегов, длиной и шириной листьев, числом жилок на листовых пластинках) [Тетерюк, 2003]. К первой экотопической форме относят растения избыточно увлажненных лесных и болотных биотопов, где генеративные побеги достигают высоты 29–46 см. Ко второй экотопической форме относят растения сухих и светлых биотопов на высоких открытых обнажениях. Высота генеративного побега в этих экотопах составляет 16–23 см. У таких растений цветки развиваются в пазухах 3-го и 4-го листьев.

В онтогенезе *Cypripedium guttatum* нами выделены два периода (прегенеративный и генеративный) и четыре возрастных состояния (ювенильное, имматурное, виргинильное и генеративное). Проростки, ведущие подземный образ жизни, не исследованы.

В табл. 9.3 представлены диагностические признаки и морфометрические характеристики растений различных возрастных состояний *Cypripedium guttatum*.

Таблица 9.3

Морфометрические характеристики растений различных возрастных состояний *Cypripedium guttatum* на Южном Урале

Признаки	Статистические параметры			
	Возрастное состояние			
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i>
Высота побега, см	2,4–4,7 (3,6±0,2)	4,7–6,8 (5,8±0,2)	7,7–9,7 (8,6 ±0,2)	16,9–21,1 (19,3±0,4)
Число листьев, шт	1–2	2	2	2
Число жилок, шт	3	3–5	5–7	5–9
Длина листа, см	3,7–5,5 (4,6±0,1)	6,2–8,1 (7,0 ±0,1)	7,9–10,1 (8,9 ±0,2)	7,9–9,8 (9,0 ±0,1)
Ширина листа, см	1,6–2,6 (2,2±0,1)	3,2–4,1 (3,7 ±0,1)	4,5–5,9 (5,1 ±0,1)	4,5–6,6 (5,8 ±0,2)
Индекс пластинки листа (длина/ширина)	1,7–2,9	1,3–2,8	1,3–2,3	1,5–2,3
Форма пластинки листа	от продолговато-яйцевидной до продолговатой	от овальной до продолговатой	от овальной до продолговато-яйцевидной	от овальной до продолговато-яйцевидной

Примечание. В скобках даны средние значения признака

Ювенильные особи характеризуются наличием побега и несут на побеге 1–2 листа с 3 жилками. Индекс листовой пластинки от 1,7 до 2,6. Форма листовой пластинки от продолговато-яйцевидной до продолговатой.

Имматурные особи характеризуются наличием побега и несут два листа с 3–5 жилками. Т.В. Жирнова [1999] отмечает имматурные особи с тремя листьями. Высота побега в среднем 5,8 см. Индекс пластинки листа от 1,3 до 2,8. Форма листовой пластинки от овальной до продолговатой.

Виргинильные особи характеризуются наличием побега (8,6 см), несущего два листа, в редком случае три. Индекс листовой пластинки от 1,3 до 2,2. Форма листовой пластинки от овальной до продолговато-яйцевидной.

Генеративных особи с побегами высотой 19,3 см. Форма листовой пластинки изменяется в зависимости от фитоценоза, в котором обитают особи – от овальной (индекс листовой пластинки 1,5) до продолговато-яйцевидной (индекс листовой пластинки 2,0).

Особи, обитающие на охраняемых и иных территориях, по морфометрическим параметрам отличаются незначительно. Взрослые вегетативные (виргинильные) и генеративные особи имеют близкие размерные характеристики и формы пластинки листа.

Для сравнения представлены диагностические признаки и размерные характеристики особей различных возрастных состояний *C. guttatum* для Иркутской области, Приморского края и Республики Коми (табл. 9.4).

Таблица 9.4

Морфометрические характеристики растений различных возрастных состояний *Cypripedium guttatum* для Иркутской области* [Виноградова, Цепляева, 1991], Приморского края [Татаренко, 1996] и Республики Коми*** [Тетерюк, 2003]**

Признаки	Статистические параметры			
	Возрастное состояние			
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i>
Высота побега, см	0,6–4,0 *	2,1–9,0 *	4,2–13,0 *	18,0–27,5 *
	3 **	5,4 **	9,5 **	23,2 **
	2–6 ***	3–11 ***	4,0–15,0 ***	12,0–25,0 ***
Число жилок, шт.	1 *	3 *	5–7 *	5–7 *
	1–3 ***	5 ***	7 ***	7 ***
Длина листа, см	1,6–5,2 *	2,5–8,0 *	6,6–11,0 *	9,0–13,0 *
	3,6 **	5,1 **	7,2 **	8,2 **
	3,0–5,5 ***	5,0–8,0 ***	7,0–9,5 ***	7,0–10,0 ***
Ширина листа, см	0,8–2,5 *	1,3–5,8 *	3,5–7,5 *	5,5–8,5 *
	1,9 **	2,4 **	4,3 **	4,8 **
	1,0–2,5 ***	2,0–4,0 ***	3,0–5,0 ***	3,0–5,0 ***

Такие диагностические признаки возрастных состояний, как число жилок, являются наиболее стабильными для особей, обитающих

в различных точках ареала (Республика Башкортостан, Иркутской области и Республики Коми).

Этот признак чаще всего различными авторами используется как диагностический признак возрастного состояния, а размерные характеристики листа, высота побега могут изменяться в зависимости от местообитания вида. Сравнительный анализ показал, что в Республике Башкортостан особи *Cypripedium guttatum* значительно крупнее особей, обитающих в Республике Коми и Приморском крае, но мельче особей, обитающих в Иркутской области.

В табл. 9.5 представлены диагностические признаки и морфометрические характеристики растений различных возрастных состояний *C. calceolus* на Южном Урале [Набиуллин, 2008 а].

Таблица 9.5

**Морфометрические характеристики возрастных состояний
Cypripedium calceolus на Южном Урале**

Признаки	Статистические параметры			
	возрастное состояние			
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i>
Высота побега, см	1,6–4,1 (3,1 ±0,6)	2,6–12,5 (5,9±0,7)	7,3–17,0 (13,2 ±0,6)	22,1–40,5 (31,2±1,1)
Число листьев, шт	1–2	2–3	3–5	3–5
Число жилок, шт	1–3	3–5	5–9	7–11
Длина листа, см	3,1–5,9 (4,5 ±0,7)	3,9–10,4 (6,8 ±0,5)	8,5–13,7 (11,8 ±0,3)	9,5–15,9 (13,6 ±0,3)
Ширина листа, см	1,1–2,2 (1,7 ±0,4)	1,7–4,7 (2,8 ±0,2)	3,6–6,8 (5,5 ±0,2)	5,4–9,8 (7,4 ±0,2)
Индекс пластинки листа (длина/ширина)	1,8–3,2	1,8–3,5	1,6–3,5	1,3–2,8
Форма пластинки листа	от продолговатой до ланцетной	от продолговато-яйцевидной до продолговатой и ланцетной	от продолговато-яйцевидной и овальной до продолговатой и ланцетной	от обратно-яйцевидной и овальной до продолговатой и продолговато-яйцевидной

Ювенильные особи имеют побег с 1–2 листьями, у которых 1–3 жилки. Индекс листовой пластинки колеблется от 1,8 до 3,2, форма

пластинки листа от продолговатой до ланцетной. Для Республики Татарстан М.Б. Фардеева [2002] описывает для ювенильных особей овально-заостренную форму пластинки листа.

Имматурные особи характеризуются наличием побега и несут два листа с 3–5 жилками. Побег высотой до 12,5 см. Изменчивость формы листовой пластинки высокая: от продолговато-яйцевидной до продолговатой и ланцетной. Индекс листовой пластинки листа колеблется от 1,8 до 3,5. Для Республики Татарстан у особей этого возрастного состояния описана эллиптическая форма пластинки листа [Фардеева, 2002].

Вегетативные (виргинильные) растения характеризуются наличием побега (высота в среднем 13,2 см) и несут 3–5 листа с 5–9 жилками. Индекс листовой пластинки листа колеблется от 1,6 до 3,5. Вариации формы пластинки листа от овальной и продолговато-яйцевидной до продолговатой и ланцетной. Для Республики Татарстан описаны эллиптические формы листовой пластинки у вегетативных особей [Фардеева, 2002].

Генеративные растения характеризуются наличием побега с 3–5 зелеными листьями, с 7–11 жилками. Индекс листовой пластинки меняется в пределах от 1,3 до 2,8. Форма листа от обратно-яйцевидной и овальной до продолговато-яйцевидной и продолговатой. Число цветков обычно 1–2, редко встречаются особи и с тремя цветками.

По размерным характеристикам особи *C. calceolus* одного возрастного состояния, в зависимости от типа местообитаний, несколько различаются. Особенно заметна разница в высоте растений и размерах листа. Наиболее крупные особи (генеративные побеги до 40,5 см высотой) отмечены в широколиственно-(аконитово)-коротконожковом березняке на территории БППЗ. Высокое проективное покрытие (80 %) в этом фитоценозе и большая высота травостоя (в среднем 60 см) создают затененность участка и являются оптимальными условиями для произрастания *C. calceolus*. Крупные особи встречаются также и в разнотравно-вейниковых березняках (высота генеративных побегов *C. calceolus* достигает 35,9 см). Самые мелкие растения обитают на неохраняемой территории подверженной антропогенному воздействию в березняке разнотравном. Здесь генеративные побеги достигали 22,1 см высоты, длина и ширина листа имели наименьшую величину, по сравнению с другими исследо-

ванными ЦП (9,5 и 5,4 см, соответственно). По-видимому, такое состояние особей объясняется совместным неблагоприятным влиянием как абиотических [неблагоприятное орографическое условие местообитания – крутой склон (40°)], так и антропогенных факторов (вытаптывание, сбор растений на букеты).

В табл. 9.6 представлены диагностические признаки и морфометрические характеристики растений различных возрастных состояний *C. calceolus*, обитающих в различных точках ареала. Габитус растений различных возрастных состояний *C. calceolus*, обитающих в различных точках ареала очень изменчив.

Таблица 9.6

**Морфометрические характеристики возрастных состояний
Syrripedium calceolus для Пинежского заповедника*
(Архангельская область) [Пучнина, 1999], Республики Татарстан**
[Фардеева, 2002], для Мурманской и Тверской областей***
[Блинова, 2003] и Белоруссии**** [Михальчук, 2003]**

Признаки	Статистические параметры			
	возрастное состояние			
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i>
Высота побега, см	до 1 **	2–3 **	22–32 **	36–48 **
	2–6 ***	4–15 ****	15–30 ***	20–40 ****
	83 *****	140 *****	215 *****	318–460 *****
Число жилок, шт.	1–3 *	4–7 *	9–17 *	9–17 *
	1–3 **	3–5 **	8–10 **	9–11 **
	3 ***	5 ***	8 ****	7–11 ****
	5 *****	7 *****		
Число листьев, шт.	1–2 *	2–3 *	3–4 *	3–4 *
	1 **	2 **	4 **	3–5 **
	1–2 ***	2–3 ***	2–3 ***	3–4 ***
	2 ****	3 ****	3–4 ****	3–4 ****
Длина листа, см	07–30 *	5–7 **	95–160 *	95–160 *
	2–3 **	5–7 ***	14–18 **	13–18 **
	59 *****	92 *****	8–10 ***	10–17 ***
			119 *****	14 *****
Ширина листа, см	04–10 *	23–3 **	45–85 *	45–85 *
	08–12 **	2–4 ***	6–9 **	8–11 **
	20 *****	44 *****	4–6 ***	5–10 ***
			58 *****	77 *****

Например, размеры листьев исследованных нами особей ювенильных и имматурных состояний крупнее по сравнению с листьями особей, обитающими в других точках ареала (Пинежский заповедник, Республика Татарстан, Мурманская и Тверская области, и Белоруссия), а высота побега значительно меньше. Взрослые вегетативные и генеративные особи, обитающие в Республике Башкортостан, имеют меньшие размеры листа и побега, по сравнению растениями, обитающими в других частях ареала [Пучнина, 1999; Фардеева, 2002; Блинова, 2003; Михальчук, 2003]. Число жилок и листьев на побеге являются диагностическими признаками.

Таким образом, размерные характеристики особей одного возрастного состояния могут значительно меняться в зависимости от местообитаний и точки ареала. Наиболее стабильными онтогенетическими признаками являются число жилок и число листьев, которые могут быть использованы как диагностические при описании онтогенеза видов рода *Cypripedium*. Форма пластинки листа меняется в онтогенезе исследованных видов от овальной до продолговатой.

9.2. Изменчивость морфологических признаков в онтогенезе. Онтогенетические тактики

Изменчивость (CV , %) морфологических признаков вегетативных и репродуктивных органов в онтогенезе *C. calceolus* и *C. guttatum* исследована М.И. Набиуллиным [2008 а]. Изменчивость некоторых морфологических признаков вегетативных органов *C. guttatum* и *C. calceolus* в онтогенезе представлена на рис. 9.2–9.4.

Минимальная амплитуда и низкие средние значения изменчивости признаков наблюдаются во взрослых возрастных состояниях (виргинильное и генеративное), что можно объяснить стабилизацией формы растений во взрослом состоянии (конвергентная онтогенетическая тактика по терминологии Ю.А. Злобина [1989, 2009]).

Самой высокой изменчивостью листовой пластинки обладают ювенильные и имматурные особи. В ювенильном возрастном состоянии у *C. guttatum* можно встретить формы листьев от продолговатой яйцевидной до продолговатой, а в имматурном состоянии – от овальной до продолговатой (табл. 9.1). В ювенильном возрастном состоянии у *C. calceolus* встречаются листья продолговатой и ланцетной формы, а в имматурном – от продолговатой до ланцетной (табл. 9.5).

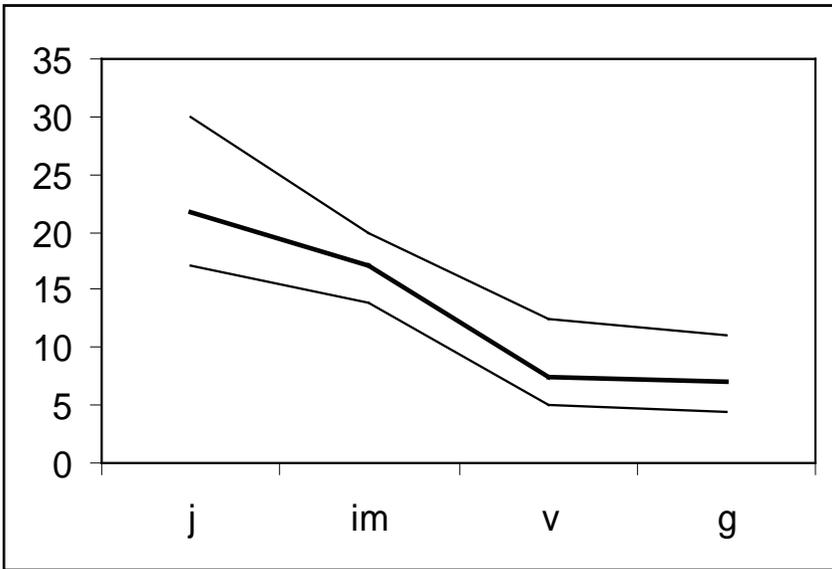


Рис. 9.1. Изменчивость в онтогенезе длины первого листа *Cypripedium guttatum*

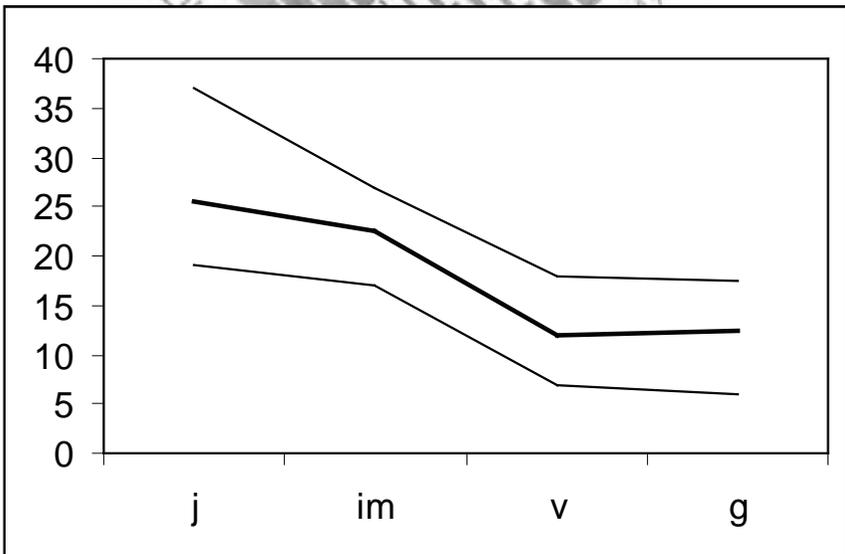


Рис. 9.2. Изменчивость в онтогенезе ширины первого листа *Cypripedium guttatum*

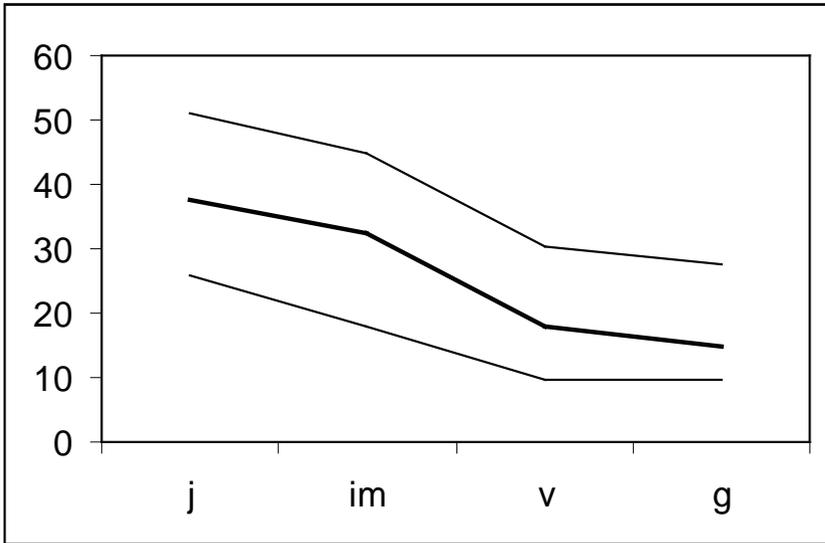


Рис. 9.3. Изменчивость в онтогенезе длины снизу второго листа *Cypripedium calceolus*

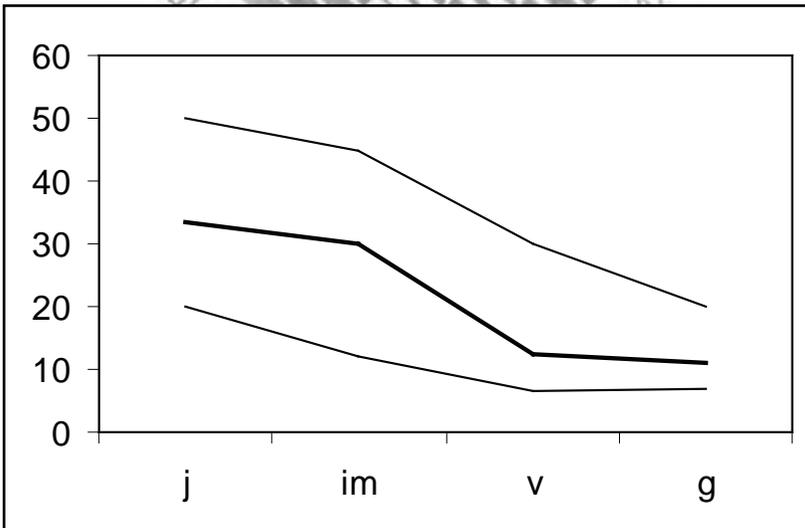


Рис. 9.4. Изменчивость в онтогенезе ширины снизу второго листа *Cypripedium calceolus*

Здесь и на рис. 9.2–9.4 по оси ординат – коэффициент вариации (%), по оси абсцисс – возрастное состояние. Верхняя, средняя, нижняя линии – максимальные, средние и минимальные значения, соответственно.

Виды рода *Cypripedium* характеризуются разной степенью изменчивости морфологических признаков – высокой, средней и низкой. Общие закономерности изменчивости признаков в онтогенезе исследованных видов следующие: с возрастом, независимо от признака (длина и ширина листа, высота побега и др.), амплитуда и уровень изменчивости признаков снижаются.

Таким образом, поливариантность онтогенеза является важнейшим адаптационным механизмом. В различных эколого-ценотических условиях онтогенез у особей одного вида может протекать по-разному: могут меняться жизненная форма, длительность онтогенеза в целом и отдельных периодов, длительность пребывания растений в тех или иных возрастных состояниях, способы размножения (у видов со смешанным способом размножения), а также морфологические признаки растений в различных возрастных состояниях.

Глава 10

Мониторинговые исследования

Приоритетным направлением в работе по сохранению биоразнообразия растительного мира является мониторинг редких видов [Стратегия сохранения..., 2004, 2014], поскольку исследование структурных и динамических аспектов жизни популяций возможно только на основе мониторинга.

Мониторинг по временной повторяемости подразделяют на следующие виды: краткосрочный (1–2 года), среднесрочный (3–5 лет) и долгосрочный (многолетний) (10–20 лет).

Многолетний (долгосрочный) мониторинг, раскрывающий закономерности популяционных реакций на воздействия климатических и эколого-фитоценологических факторов и, в то же время, минимизирующий воздействие стохастических факторов на объекты мониторинга, в настоящее время возможен лишь на охраняемых территориях – в заповедниках [Ишбирдин и др., 2005; Ишмуратова и др., 2010; Ишмуратова, 2017 и др.].

На территориях трех заповедников РБ и на сопредельных с ними территориях около 20 лет нами ведутся комплексные мониторинговые исследования с редкими и ресурсными видами растений сем. Orchidaceae [Суяндукон, 2002, 2014; Ишмуратова и др., 2003 а, б, г, 2006, 2010, 2019 б; Барлыбаева и др., 2007 а, б, 2011, 2017 а–д, 2018 а–с, 2019; Набиуллин, 2008, 2011; Набиуллин, Ишмуратова, 2008; Кильдиярова, 2008; 2016 а, б; 2017; Суяндукон, Ишмуратова, 2012; Пушкарева, 2013; Барлыбаева, Ишмуратова, 2014–2017; Барлыбаева, 2016; Кильдиярова, Ишмуратова, 2017 а, б; и др.], сем. Valerianaceae [Ишмуратова и др., 2008 а, Ишмуратова и др., 2011; Набиуллин, Ишмуратова, 2012; Сулейманова, Ишмуратова, 2009; Сулейманова, 2013; Ишмуратова и др., 2016; Барышникова, Ишмуратова, 2017 и др.], рода *Dianthus* [Верещак, Ишмуратова, 2009 а, б, 2013; Верещак, 2011 и др.], рода *Tulipa* [Мухаметшина и др., 2014 и др.] и др.

Комплексные исследования на территориях трех ООПТ с редкими и ресурсными видами растений ведутся по единым, разработанным нами методикам [Ишбирдин, Ишмуратова, 2004 а, б, 2009, Ишбирдин и др., 2005; Верещак, Ишмуратова, 2009], с учетом имеющихся ранее рекомендаций [Жукова и др., 1989; Заугольнова и др., 1993 а, б]. Проведенные по единым методикам мониторинговые исследования с редкими видами растений позволяют формировать единый банк данных и разрабатывать биологические принципы и способы сохранения редких видов.

Успешность сохранения видов зависит от выбора методов и способов охраны, с учетом принадлежности видов к определенным экологическим группам, типам жизненных стратегий, а также их фитоценотической приуроченности и степени антропогенной нагрузки.

Комплексные мониторинговые исследования нами ведутся по следующим направлениям:

- 1) изучение распространения и выявление новых местонахождений видов;
- 2) изучение фитоценологических и экологических характеристик местообитаний, экологической валентности и толерантности видов;
- 3) изучение фенологических ритмов развития;
- 4) изучение антропоэкологии и выявление консортивных связей;
- 5) изучение репродуктивной биологии;
- 6) изучение изменчивости анатомо-морфологических признаков;
- 7) изучение влияния погодно-климатических факторов на состояние популяций;
- 8) изучение динамики популяций;
- 9) изучение стратегий жизни видов;
- 10) изучение устойчивости видов к антропогенному воздействию;
- 11) изучение способов самоподдержания популяций;
- 12) разработка методов и способов охраны видов.

Первостепенным при проведении мониторинговых исследований является определение счетной единицы, исходя из жизненной формы растения и способа размножения, а также границ популяций.

10.1. Выбор счетной единицы, пространственная структура популяции и метод картирования

Выбор счетной единицы первостепенный и основной вопрос, возникающий при проведении ценопопуляционных исследований растений. Это зависит от нескольких факторов: 1) от целей, которые ставит перед собой исследователь; 2) от жизненной формы и способа (способов) размножения объекта исследования; 3) от возрастного состояния объекта исследования.

К сегодняшнему дню существуют различные системы учета счетных единиц: морфологическая и фитоценотическая [Жукова и др., 1989]. Морфологическая счетная единица соответствует целостному организму – особи, фитоценотическая счетная единица соответствует выделению центра воздействия на среду.

Обе системы связаны с глубоким изучением онтогенеза растений, с учетом жизненной формы и способов размножения растений (половой и бесполой), с выделением генеты и партикулы (раметы). Счетной единицей может являться парциальный побег, парциальный куст, клон, куртина, особь. В одних случаях это может быть простой индивид, а в других случаях – сложный.

На практике при проведении популяционных исследований счетной единицей растений считается надземный побег, независимо от происхождения (в результате полового или бесполого размножения), вегетативный или репродуктивный.

Особую сложность представляет выделение генетов и раметов у редких видов травянистых растений. Поскольку это выделение связано часто с изучением подземных органов, оно может приводить к их повреждению, а иногда и нарушению. Очень важно, чтобы все исследования у такой группы растений проводились прижизненно, следовательно, должна сохраняться целостность растительного организма.

Пространственная структура популяции связана с размещением особей, которое определяется способами размножения растений и типом их жизненных форм, а также с типами самоподдержаний популяций [Ценопопуляции..., 1976; Жукова, 1995; Жилияев, 2005; Злобин, 2009]. Создается индивидуальный для каждого вида, порой очень сложный, пространственный рисунок. Он также зависит и от роли вида в фитоценозе. В ценопопуляциях растения могут нахо-

даться на разном расстоянии от материнской особи, в зависимости от дисперсии плодов и семян у видов с половым способом размножения, в зависимости от дисперсии плодов и семян и формирования рамет у видов со смешанным способом размножения, в зависимости от формирования рамет у видов с бесполом (вегетативным) способом размножения. В популяциях редких видов растений описывают контагиозное размещение особей [Фардеева, 2007]. Случайное и равномерное размещение особей описано у ценозообразователей – доминантов и эдификаторов сообществ [Ибагулина, 2007].

Расстояние, на котором от материнской особи размещены растения, зависит от жизненной формы. Ю.А. Злобин [2009] у клоновых растений с бесполом (вегетативным) способом размножения выделяет три категории жизненных форм: *клон-особь*, *клон-группа*, *клон-поле*. У клонов-особей раметы концентрируются в непосредственной близости от материнской особи и физиологически составляют с ней одно целое. Клон-группа формируется при вегетативном размножении материнской особи в случае размещения дочерних растений в непосредственной близости от нее, что характерно для короткочерешных жизненных форм. В случае клон-поля раметы образуются в ходе вегетативного размножения путем формирования длинных корневищ, корневых отпрысков, усов, столонов и др. Связь раметов с материнской особью в этом случае носит временный характер, они достаточно быстро приобретают полную самостоятельность.

Для анализа численности и пространственной структуры ценопопуляций растений предложена классификация жизненных форм растений по характеру пространственного размещения побегов, корней и почек возобновления – «классификация биоморф по особенностям хода онтогенеза» [Ценопопуляции..., 1976, 1988]. Выделяют 3 типа биоморф – *биоморфа моноцентрическая*, *биоморфа явнополицентрическая* и *биоморфа неявнополицентрическая*. Биоморфа моноцентрическая – объединяет растения, побеги, корни и почки возобновления взрослых особей которых сосредоточены в одном центре (центре разрастания особи). К этой жизненной форме относят растения вегетативно неподвижные, в конце онтогенеза которых отсутствует морфологическая дезинтеграция (деревья с нарастанием моноподиальным, стержнекорневые монокарпики) или она частичная, поздняя неспециализированная (полукустарники,

кустарники, подушковидные растения, деревья и стержнекорневые травы); у растений (плотно-) рыхлодерновинных отмечается полная неспециализированная дезинтеграция (злаки, осоки). Биоморфа неявнополицентрическая объединяет растения, побеги, корни и почки возобновления взрослых особей которых образуют несколько близко расположенных друг к другу центров разрастания особи. К этой жизненной форме относят растения короткокорневищные (например, виды родов *Valeriana*, *Cypripedium*). Биоморфа явнополицентрическая – объединяет растения, взрослые особи которых имеют несколько явно выраженных, отстоящих друг от друга центров разрастания (один из них – первичный); такие участки сосредоточения побегов, корней и почек возобновления могут представлять собой, например парциальные кусты (автономные части сложного индивида). К этой жизненной форме относят растения вегетативно подвижные со специализированной морфологической дезинтеграцией.

На практике можно наблюдать следующее, как в результате сукцессии одна популяция (метапопуляция) может распасться на несколько фрагментов, тогда в одном типе ландшафта, в одном фитоценозе могут находиться несколько несмыкающихся локальных популяций одного вида растения. Для построения пространственной структуры метапопуляции рекомендовано использовать генетический анализ [Шевкунова, Урбанович, 2010].

Формы и методы популяционного картирования представлены в работе С.А. Грибовой и Т.И. Исаченко [1972]. Картирование популяции проводят точечным, сеточным методом и методом сплошного картирования. При картировании популяции информация вносится в карточки учета (см. гл. 1), желательно информацию о локалитете популяции составить с применением навигационного прибора.

При мониторинговых исследованиях, при изучении особенностей онтогенеза картируют местоположение особей, которые предварительно маркируют и этикетировывают с указанием их возрастного состояния. Следует учитывать, что при последующих погодичных исследованиях местоположение особи может измениться. Это связано с особенностями вегетативного размножения некоторых видов растений, например, «маятниковым» ветвлением. В связи с этим на картосхемах целесообразно отмечать и особи сопутствующих видов.

10.2. Демографические характеристики и возрастная структура популяции

Численность особей в ценопопуляции является основным показателем, изменения которого существенным образом отражаются на ее состоянии. При снижении численности особей и достижении такой величины, которая не позволяет обеспечивать самоподдержание, состояние ценопопуляции достигает критического уровня. Очевидно, что для растений различных жизненных форм с различными типами самоподдержания ценопопуляций и типами жизненных стратегий, с различной половой структурой, пороговая величина численности особей, приводящая к критическому состоянию, индивидуальна. Определение критической численности особей возможно лишь при мониторинговых исследованиях, проводимых на постоянных пробных площадках.

10.2.1. Демографические характеристики ценопопуляции *Cephalanthera rubra* на территории Южно-Уральского заповедника

На территории Южно-Уральского заповедника мониторинговые исследования ценопопуляций *Cephalanthera rubra* ведутся с 2005 года [Барлыбаева, 2016]. В заповеднике выявлены 3 местонахождения *C. rubra*, все они находятся в юго-западной части в пределах Ямаштинского лесничества (квартала – № 94, 110, 112) [Горичев и др., 2005]. В табл. 10.1 представлены демографические характеристики одной из ценопопуляций *C. rubra*. *Cephalanthera rubra* относится к короткокорневищной жизненной форме, встречается рассеянно с невысокой численностью.

За годы наблюдений выявлена значительная флуктуация численности и плотности особей в ценопопуляции *C. rubra*, вплоть до ухода растений в длительный вторичный покой (2011–2013 гг.), после аномально жаркого и сухого лета 2010 г. Численность особей варьировала от 1 до 140 растений. Относительно высокая численность и плотность выявлены в 2007 году. Основную долю в возрастном спектре составляют виргинильные и генеративные особи. Доля ювенильных особей в ценопопуляции меняется от 0 до 5,2 %, при этом в 11 годах из 14 наблюдаемых они отсутствовали. Доля имматурных особей

за период наблюдений также незначительна и меняется от 0 до 16,6 %, в 8 годах из 14 наблюдаемых они отсутствовали. В этот год, в период вегетации вида, погодные условия были относительно теплые и влажные. С 2011 по 2013 гг. растения над поверхностью почвы отсутствовали. Это связано с переходом растений в длительный вторичный покой в связи с недостаточной влажностью почвы весной и летом, а также холодными и малоснежными зимами.

Таблица 10.1

Демографические характеристики ценопопуляции *Cephalanthera rubra* в Южно-Уральском заповеднике (2005–2019 гг.)

Годы исследования	Всего, особей, шт.	Возрастные группы, %				Плотность, особей на 1м ²
		<i>j</i>	<i>im</i>	<i>с</i>	<i>g</i>	
2005	62	0	0	40,3	59,6	9
2007	140	0,7	0	48,6	50,7	13
2008	73	1,3	0	56,2	42,4	12
2009	25	0	12,0	52,0	36,0	6
2010	19	0	5,2	10,2	84,2	8
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
2015	38	5,2	7,8	68,4	18,4	7
2016	17	0	0	41,2	58,8	4
2017	44	0	2,2	70,4	27,2	6
2018	12	0	16,6	75,0	8,3	2
2019	1	0	0	1	0	1

Даже такие низкие демографические показатели, описанные для *C. rubra*, не являются критическими для ценопопуляции этого вида. *Cephalanthera rubra* характеризуется длительным онтогенезом, смешанным (преимущественно семенным) способом размножения, способностью уходить во вторичный покой в неблагоприятных условиях.

К настоящему времени показано [Lofgren et al., 2000; Brook et al., 2006; Reed et al., 2006], что среда обитания и эколого-фитоценогические характеристики определяют устойчивость и жизнеспособность популяции в большей степени, чем демографические показатели. Установлено [Garcia, 2003], что в определенных условиях популяции могут длительно существовать при низкой численности и плотности особей.

10.2.2. Демографические характеристики ценопопуляций видов сем. *Orchidaceae* на территории заповедника «Шульган-Таш»

Исследованная ценопопуляция *C. calceolus* расположена на левом берегу р. Каран в каньоне Каповой пещеры заповедника «Шульган-Таш», на замшелом склоне северо-западной экспозиции в разреженном березняке [Кильдиярова, 2008, 2016]. Ценопопуляция представлена 5 локусами, которые расположены на некотором удалении друг от друга.

В сравнительном аспекте представлены данные, приведённые в Летописях природы заповедника 1996–1997 гг., карточках разовых наблюдений, отчёте Е.Л. Железной (1996–1997 гг.).

Динамика численности особей *C. calceolus* в ценопопуляции подвержена флуктуациям (рис. 10.1). В целом, численность особей за 10 лет наблюдений изменяется по годам в сторону увеличения.

Самая низкая численность особей *C. calceolus* наблюдалась в 1996 году (91 особь). По-видимому, на показатели численности повлияли неблагоприятные погодные условия года (короткая, мало-снежная с оттепелями зима, теплая, сухая, с поздними заморозками весна) и антропогенное воздействие. Относительно высокая численность особей наблюдалась в 2013 году (296 шт.). Зима в этот год отмечалась слабозимная, без оттепелей, со среднемноголетним уровнем снега. Весна была затяжная, прохладная и достаточно влажная.

Возрастные спектры ценопопуляции *C. calceolus* правосторонние, с преобладанием виргинильных и генеративных особей (табл. 10.2), в 1996, 1997 и 2016 гг. – полночленные. Доля ювенильных особей в ценопопуляции в период наблюдений была низкой и составляла 0–3,9 %, при этом с 2007 по 2013 гг. отсутствовала.

С 2007 года посещение каньона Каповой пещеры туристами прекратилось, что привело к изменению динамики возрастного состава ценопопуляции.

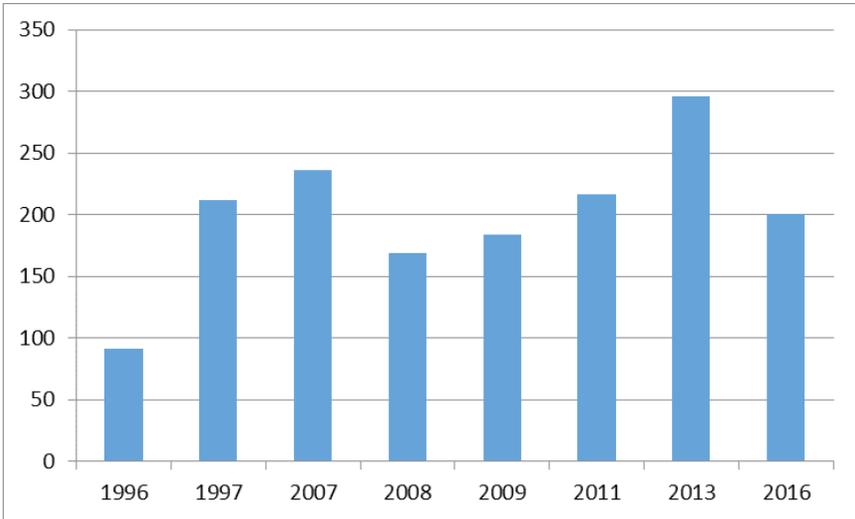


Рис.10.1. Динамика численности особей *Cypripedium calceolus* в каньоне Каповой пещеры (1996–2016 гг.)

Примечание: по оси абсцисс – годы наблюдений, по оси ординат – общая численность

Таблица 10.2

Демографические характеристики ценопопуляции *Cypripedium calceolus* в каньоне Каповой пещеры заповедника «Шульган-Таш»

Годы	Возрастные состояния, %			
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i>
1996	1,1	17,6	38,5	42,9
1997	1,9	10,4	41,9	45,8
2007	0	5,5	29,9	66,5
2008	0	0,6	6,5	92,9
2009	0	7,1	17,9	75,0
2011	0	23,9	31,8	44,2
2013	0	0	27,7	72,3
2016	3,9	1,0	39,8	55,2

Таким образом, численность особей в ценопопуляции *C. calceolus* (короткокорневищная жизненная форма) подвергнута флуктуациям и зависит от погодных факторов и антропогенных условий. За десятилетний период наблюдений численность особей увеличилась более, чем в 3 раза. Возрастные спектры неполноценные, с преобладанием виргинильных и генеративных особей, часто отсутствуют ювенильные особи.

На территории заповедника «Шульган-Таш» ведется мониторинг состояния ценопопуляций *Gymnadenia conopsea* [Кильдиярова, Ишмуратова, 2017]. *Gymnadenia conopsea* относится к жизненной форме вегетативного однолетника с пальчатораздельным стеблекорневым тубероидом. На территориях заповедника и проектируемой зоны расширения заповедника в долине реки Нугуш описано 4 ценопопуляции *G. conopsea*:

Ценопопуляция (ЦП) 1. Бурзянский район, государственный заповедник «Шульган-Таш», 1 квартал Нугушского лесничества, влажный приречный осоково-вейниковый луг.

Ценопопуляция 2. Бурзянский район, государственный заповедник «Шульган-Таш», квартал 5 Нугушского лесничества, влажный приречный разнотравно-вейниковый луг.

Ценопопуляция 3. Бурзянский район, государственный заповедник «Шульган-Таш», 23 квартал Нугушского лесничества ниже устья реки Кужа, влажный приречный осоково-вейниковый луг.

Ценопопуляция 4. Мелеузовский район, кордон Кашаля, зона проектируемого расширения заповедника «Шульган-Таш», опушка леса, осоково-злаковый заболоченный луг. Ценопопуляция исследована лишь в 2017 году.

В годы исследования численность *G. conopsea* в заповеднике менялась в пределах от 8 до 142 особей, плотность варьирует от 4 до 27 экз. на 1 м² (табл. 10.3). Летний сезон 2016 года был теплым и достаточно дождливым, только август был самым жарким месяцем года. При таких погодных условиях общая численность особей *G. conopsea* в заповеднике была относительно высокая.

Высокую численность *G. conopsea* наблюдали в ценопопуляции 2 в 2016 году – 142 особи. В 2017 году отмечено минимальное число особей – всего 8 надземных побегов, из них 7 особей генеративного возрастного состояния. В 2017 году в сроки вегетации *G. conopsea* сохранялся высокий уровень воды в реке Нугуш и ценопопуляция

долгое время была подтоплена, численность и плотность особей в ней резко сократились в 18 и 27 раз, соответственно.

В 2017 году на неохраняемой территории нами обнаружена крупная (528 особей) по численности ценопопуляция *G. conopsea* (ЦП 4). Она подвержена незначительным антропогенным нагрузкам в виде вытаптывания, что, по-видимому, способствует поддержанию высокой численности особей за счет снятия межвидовых конкурентных отношений.

Таблица 10.3

Популяционные характеристики *Gymnadenia conopsea* на охраняемых (заповедник «Шульган-Таш») и неохраняемых территориях

Годы исследования	ЦП	Всего особей, шт.	Возрастные группы, % (j:im:v:g)	Плотность особей на 1м ²
2016	1	72	2,8:16,7:29,2:51,3	4
	2	142	2,1:6,3:17,6:74,0	27
	3	58	6,9:5,2:20,7:67,2	4
	4	–	–	–
2017	1	98	1,0:13,3:20,4:65,3	6
	2	8	0:12,5:0:87,5	1
	3	23	0:4,4:13,0:82,6	3
	4	528	0,2:1,5:13,6:84,7	23

Примечание. Прочерк – в 2016 году не исследована ценопопуляция

В БГПЗ ценопопуляции *G. conopsea* многочисленны (от 163 до 688 шт.) с преобладанием особей ювенильного и иматурного возрастных состояний, максимальная плотность особей варьирует от 52 до 131 экз. на 1 м² [Жирнова, 1999].

На территории ЮУГПЗ численность особей *G. conopsea* значительно варьирует – от 0 до 407 шт. Преобладают генеративные особи, плотность в пределах от 3 до 42 экз. на 1 м² [Барлыбаева, Ишмуратова, 2014].

В возрастных спектрах, исследованных в ЮУГПЗ ценопопуляций доля генеративных особей высокая – 51,3–87,5 % (табл. 10.3).

Доля виргинильных особей в пределах от 0 до 29,2 %, доля имматурных – 1,5–16,7 %. Доля ювенильных особей самая низкая – 0–6.9 %. В 2017 году на фоне подтопления соотношение возрастных групп в ценопопуляции 2 изменилось, сохранилась высокая доля генеративных и имматурных особей, из возрастного спектра выпали ювенильные и виргинильные особи.

Усредненный возрастной спектр исследованных ценопопуляций *G. conopsea* на охраняемых и неохраняемых территориях представлен на рис. 10.2. Усредненный возрастной спектр полночленный и одновершинный (*j*: 1,8; *im*: 8,6; *v*: 16,4; *g*: 73,2), преобладают особи генеративного возрастного состояния. Зона усредненного возрастного спектра узкая в ювенильном и имматурном состояниях.

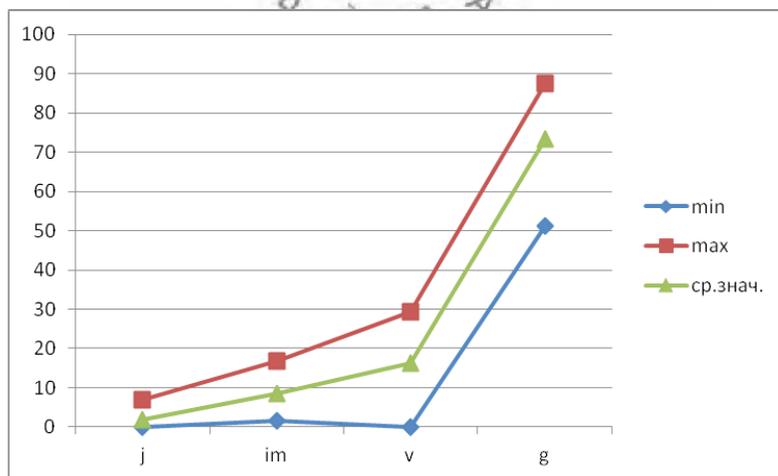


Рис. 10.2. Усредненный возрастной спектр *Gymnadenia conopsea* на охраняемых (заповедник «Шульган-Таш») и неохраняемых территориях

Примечание. По оси абсцисс – возрастные состояния, по оси ординат – минимальные, максимальные и средние доли особей различных возрастных групп (%)

Таким образом, показатели численности и плотности в ценопопуляциях орхидных различных жизненных форм подвержены флуктуациям и зависят от многих факторов – погоднo-климатических и антропогенных.

10.2.3. Демографические характеристики ценопопуляций видов рода *Valeriana* на территории заповедника «Шульган-Таш»

Популяционные исследования с видами рода *Valeriana* (*V. dubia*, *V. officinalis*, *V. wolgensis*), произрастающими на территории заповедника «Шульган-Таш» проводили в одни календарные сроки, но в различных фенологических фазах: с *V. officinalis* в фазе полного цветения, с *V. wolgensis* в фазе конца плодоношения, с *V. dubia* – в фазе отрастания розеточных побегов [Ишмуратова и др., 2008 б] (гл. 3). Результаты исследований представлены в табл. 10.4–10.6.

Таблица 10.4

Демографические характеристики ценопопуляций *Valeriana officinalis* в заповеднике «Шульган-Таш»

Ценопопуля- ции, Площадки	Возрастные состояния, %					Плотность, шт./1 м ²
	<i>p</i>	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i>	
ЦП 1 среднее	0	1,7	16,9	51,6	29,8	8
пл. 1	0	0	0	75,0	25,0	4
пл. 2	0	0	33,3	55,6	11,1	9
пл. 3	0	0	20,0	40,0	40,0	5
пл. 4	0	7,1	14,3	35,7	42,9	14
ЦП 2 среднее	0	0	22,7	45,9	31,4	9
пл. 1	0	0	0	40,0	60,0	5
пл. 2	0	0	50,0	18,2	22,7	11
пл. 3	0	0	18,2	72,7	9,1	11

Примечание. Здесь и в табл. 10.5, 10.6 ЦП – ценопопуляция, пл. – площадка

Возрастные спектры исследованных видов неполночленные, отсутствуют проростки и постгенеративные особи. Отсутствие проростков в возрастном спектре может быть связано с разными причинами: у *V. wolgensis* – с переходом растений в следующее ювенильное состояние, у *V. officinalis* и *V. dubia* – с отсутствием прорастания семян в эти сроки. Известно [Нухимовский, 1997], что при интродукции при подзимнем посеве у *V. officinalis* семена прорастают в апреле – начале мая.

Для выяснения сроков прорастания семян *V. officinalis* и *V. dubia* в естественных условиях требуются дополнительные исследования.

В период проведения исследований, который у *V. wolgensis* пришелся на фазу плодоношения, зафиксировано интенсивное прорастание семян этого вида и быстрый переход проростков в ювенильное состояние (табл. 10.5). При этом долевое участие ювенильных растений в ценопопуляциях *V. wolgensis* составляет от 25,2 до 64,3 %. В пространственном отношении частота встречаемости ювенильных растений выше в периферических частях популяции, в экотонных сообществах, в условиях умеренного освещения и может достигать на пробных площадках 83,3 %. В сомкнутых сообществах ювенильные особи полностью отсутствуют. Аналогичная структура популяций *V. wolgensis* с преобладанием ювенильных особей описана нами ранее в районах Башкирского Предуралья [Мухаметвафина и др., 2006].

Таблица 10.5

Демографические характеристики ценопопуляций *Valeriana wolgensis* в заповеднике «Шульган-Таш»

Ценопопуляции, Площадки	Возрастные состояния, %					Плотность, шт./1 м ²
	<i>p</i>	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i>	
ЦП 1 среднее	0	64,3	20,6	5,1	10,0	10,7
пл. 1	0	42,9	28,6	7,1	21,4	14
пл. 2	0	83,3	16,6	0	0	6
пл. 3	0	66,7	16,7	8,3	8,3	12
ЦП 2 среднее	0	25,2	30,3	35,0	9,5	9
пл. 1	0	0	50,0	50,0	0	4
пл. 2	0	33,3	33,3	16,7	16,7	12
пл. 3	0	42,3	7,7	38,5	11,5	10

Долевое участие ювенильных особей в ценопопуляциях *V. officinalis* незначительное – 0–1,7 % (табл. 10.6). Доля ювенильных особей в ценопопуляциях *V. dubia* составляет 3,0–11,2 % (табл. 10.4).

Возрастные спектры ценопопуляций исследованных видов нормальные, одновершинные, левосторонние, с преобладанием виргинильных особей у *V. officinalis* (табл. 10.4), ювенильных или виргинильных особей у *V. wolgensis* (табл. 10.5), иматурных или виргинильных особей у *V. dubia* (табл. 10.6). Различное соотношение возрастных групп у близкородственных видов в возрастных спектрах

связано с различными сроками прорастания семян и проведением популяционных исследований с видами в одни календарные сроки при разных фенологических фазах видов (гл. 3).

Таблица 10.6

Демографические характеристики ценопопуляций *Valeriana dubia* в заповеднике «Шульган-Таш»

Ценопопуляции, Площадки	Возрастные состояния, %					Плотность, шт./1 м ²
	<i>p</i>	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i>	
ЦП 1 среднее	0	3,0	43,4	21,2	32,4	14,7
пл. 1	0	9,1	31,8	13,6	45,5	22
пл. 2	0	0	58,3	0	41,7	12
пл. 3	0	0	40,0	50,0	10,0	10
ЦП 2 среднее	0	11,2	19,4	38,9	30,5	3,3
пл. 1	0	0	25,5	50,0	25,0	4
пл. 2	0	33,3	0	33,3	33,3	3
пл. 3	0	0	33,3	33,3	33,3	3

Высокое доленое участие виргинильных и генеративных особей зафиксировано в ценопопуляциях *V. officinalis* и *V. dubia*. Описывая онтогенез и структуру популяций кистекорневых видов в Республике Марий-Эл, Н.В. Илющечкина [1998] и Л.А. Жукова с соавт. [2001] отмечают, что у *V. officinalis* среди онтогенетических состояний самыми продолжительными являются виргинильное и генеративное, а в возрастных спектрах преобладают прегенеративные особи.

У исследованных видов в стратегии жизни ярко выражена эксплерентная составляющая. Виды активно внедряются во вторичные сукцессионные сообщества, в которых формируют нормальные полночленные ценопопуляции, переносят умеренное антропогенное воздействие в виде вытаптывания и сенокосения (гл. 12). Исследованные виды не обладают конкурентоспособностью, в связи с этим показано, что при полном заповедании территории встречаемость вида и его популяционные показатели (численность, плотность) значительно снижаются [Барышникова, 2006].

Плотность и численность особей в ценопопуляциях исследованных видов в заповеднике «Шульган-Таш» различна и зависит от условий обитания. Максимальная плотность особей *V. dubia* на учетных площадках зафиксирована в ценопопуляции 1 (табл. 10.6), рас-

положенной на скалистых обнажениях над пещерой «Шульган-Таш». Это местообитание испытывает умеренный антропогенный пресс в виде рекреации, что снижает конкурентную способность видов сообщества. Кроме того, проективное покрытие петрофитного остепненного сообщества невысокое, что также создает условия для возобновления *V. dubia*.

В целом, плотность и численность особей в исследованных ценопопуляциях *V. wolgensis* на территории заповедника «Шульган-Таш» низкая. Ранее нами [Мухаметвафина и др., 2006] для *V. wolgensis* в условиях Башкирского Предуралья было показано, что высокую численность, плотность (42–123 особи на 1 м²) и полночленную возрастную структуру имели ценопопуляции, обитающие на нарушенных местообитаниях в местах проведения лесотехнических работ.

Плотность и численность особей в ценопопуляциях *V. officinalis* средние. Относительно низкая плотность (9–14 особей на 1 м²) в ценопопуляциях *V. officinalis* отмечена нами в районах Башкирского Зауралья на косимых лугах [Барышникова и др., 2006].

Таким образом, на территории государственного природного заповедника «Шульган-Таш» возрастные спектры трех близкородственных видов рода *Valeriana* ряда *Officinales* (*Valeriana officinalis*, *V. wolgensis* и *V. dubia*), произрастающих в различных эколого-фитоценологических условиях (гл. 6, 7) и отличающихся по срокам вегетации, цветения и плодоношения (гл. 3) различны. Возрастные спектры ценопопуляций исследованных видов неполночленные, левосторонние, нормальные, одновершинные. Различное соотношение возрастных групп в возрастных спектрах у близкородственных видов при проведении популяционных исследований с видами в одни календарные сроки объясняется различными сроками прорастания семян и нахождением видов в разных фенологических фазах (гл. 3). Благодаря тому, что луга заповедника на учетных площадках ежегодно скашиваются, ценопопуляции демонстрируют стабильные показатели численности и плотности.

10.2.4. Демографические характеристики ценопопуляции *Valeriana wolgensis* на территории Башкирского заповедника

Демографические характеристики *V. wolgensis* представлены в табл. 10.7.

**Демографические характеристики *Valeriana wolgensis*
(БГПЗ, кв. 117, феномаршрут, июль, 2013 г.)**

Площадки	Возрастные состояния, %					Плотность, шт./1 м ²
	<i>p</i>	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i>	
1	12,3	61,4	21,1	3,5	1,81	57
2	4,9	63,4	24,4	4,9	2,4	41
3	7,4	63,0	22,2	3,7	3,7	27
4	3,7	48,1	25,9	18,5	3,7	27
5	8,1	62,2	18,9	8,1	2,7	37
ЦП среднее	7,9	60,3	22,2	6,9	2,6	37,8

В ценопопуляции *Valeriana wolgensis* на территории Башгосзаповедника заложено 5 пробных площадок, исследования проведены в июле месяце. В каждой подсчитаны возрастные спектры, численность и плотность особей. Численность ценопопуляции небольшая – около 200 особей. Плотность особей в среднем 37,8 шт. на 1 м².

Ценопопуляция нормальная, полночленная, возрастной спектр левосторонний с преобладанием ювенильных и имматурных особей. Доля ювенильных и имматурных особей высокая: ювенильных (48,1 – 63,4 %), в среднем – 60, 3 %, имматурных (18,9–25,9 %), в среднем – 22,2 %. Доля проростков составляет 3,7–12,3 %. Доля генеративных особей низкая – от 1,8 до 3,7 %, в среднем – 2,6 %.

Таким образом, демографические характеристики ценопопуляции *V. wolgensis* близки аналогичным характеристикам вида на территории заповедника «Шульган-Таш» (гл. 10.3.3). Возрастной спектр левосторонний с преобладанием ювенильных и имматурных особей.

**10.2.5. Демографические характеристики
ценопопуляций *Valeriana wolgensis*
на территории Южно-Уральского заповедника**

На территории Южно-Уральского заповедника (Белорецкий район Республики Башкортостан) с 2006 по 2011 гг. исследованы демог-

рафические характеристики 10 ценопопуляций *V. wolgensis*, произрастающих на разных высотах над ур. м.: от 700 до 975 м над ур. м. (ЦП 1–5, 8) – горные ценопопуляции; от 450 до 575 м над ур. м. (ЦП 6, 7, 9, 10) – низкогорные ценопопуляции [Ишмуратова и др., 2008; Сулейманова, Ишмуратова, 2009; Сулейманова, 2013].

Численность особей в ценопопуляциях низкая и варьирует от 115 до 140 шт. Плотность особей в ценопопуляции различна, в среднем на 1 м² встречается 26 особей (табл. 10.8).

На градиенте высотности плотность и доля прегенеративных особей возрастают, а доля генеративных особей снижается. Низкогорные ценопопуляции характеризуются относительно низкой плотностью (средняя плотность от 12 до 25 особей), горные – относительно высокой плотностью (средняя плотность от 29 до 39 особей). Относительно высокая плотность в горных популяциях, по-видимому, связана с освещенностью и фитоценоотическими условиями (гл. 7). Горные ценопопуляции обитают в условиях полусвета (6 ступень шкалы Элленберга). Особи *V. wolgensis* низкогорных ценопопуляций относятся к полутеневым растениям, редко обитающим при полном освещении (5 ступень шкалы Элленберга).

Таблица 10.8

**Демографические характеристики ценопопуляций
Valeriana wolgensis на территории ЮУГПЗ**

№ ЦП	Высота над ур. моря, м	Возрастные состояния, %					Сред. плотность, шт./1 м ²
		<i>p</i>	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i>	
1	750	0	35,7	35,7	14,3	14,3	14
2	975	6,5	38,7	38,7	9,7	6,5	31
3	900	17,2	41,4	6,9	27,6	6,9	29
4	870	26,3	31,6	15,8	15,8	10,5	38
5	920	17,9	33,3	15,4	23,1	10,3	39
6	500	0	33,3	16,7	16,7	33,3	12
7	575	20,0	28,0	16,0	28,0	8,0	25
8	700	15,4	23,1	15,4	23,1	23,1	39
9	550	0	25,0	25,0	20,0	30,0	20
10	450	13,3	40,0	13,3	13,3	20,0	15

Индекс восстановления (I_B) в ценопопуляциях *V. wolgensis* относительно высокий, варьирует от 0,67 до 0,93 (табл. 10.8). Это связано с особенностями ритма прорастания семян *V. wolgensis* – сразу после созревания (гл. 5). Наименьшими значениями индекса характеризуются низкогорные ценопопуляции, что связано с отсутствием проростков и высокой долей генеративных особей в возрастных спектрах.

Высокие значения индекса восстановления (табл. 10.9) характеризуют горные ценопопуляции, в которых наблюдается высокая доля особей прегенеративных состояний. Доля генеративных особей в ценопопуляциях варьирует от 6,5 до 33,3 % и снижается на градиенте высотности.

Таким образом, демографические показатели *V. wolgensis* на территории ЮУГПЗ зависят от эколого-фитоценологических характеристик местообитаний, в которых произрастают ценопопуляции, от высоты над уровнем моря и связанного с этим фактора освещенности. Базовый возрастной спектр *V. wolgensis* в горно-лесной зоне РБ нормальный, одновершинный, левосторонний с преобладанием ювенильных особей.

Итак, демографические характеристики ценопопуляций (численность и плотность особей, возрастные спектры) зависят от многих факторов, среди которых: особенности биологии вида, жизненная форма растений и способ их размножения, типы самоподдержания ценопопуляций, эколого-фитоценологическое окружение и высота над уровнем моря, наличие антропогенного воздействия, жизненная стратегия вида и его конкурентоспособность. Каждая популяция, даже одного вида, в конкретных условиях имеет индивидуальные механизмы, позволяющие ей длительно существовать в отдельных местообитаниях.

Показатели демографических характеристик подвержены флуктуациям и являются отражением динамики популяций, которая проявляет волновой характер. Величина критической численности особей (одного из важнейшего показателя состояния ценопопуляции) – сугубо индивидуальна для вида. Не всегда даже полное отсутствие особей в ценопопуляции в течение нескольких лет (которое выявляется только при мониторинговых исследованиях) свидетельствует о гибели ценопопуляции и выпадении ее из состава фитоценоза.

Демографические показатели могут использоваться и как дополнительные таксономические признаки. Популяционный признак

«соотношение возрастных групп в возрастных спектрах» рекомендуют использовать как дополнительный таксономический в комплексном анализе при дифференциации близкородственных видов рода *Valeriana*. Соотношение возрастных групп у близкородственных видов различно и связано это с различными сроками прорастания семян. Возрастные спектры *V. officinalis* нормальные, одновершинные, левосторонние, с преобладанием виргинильных особей, *V. wolgensis* – с преобладанием ювенильных и/или виргинильных особей, *V. dubia* – имматурных и/или виргинильных особей.

10. 3. Подходы к оценке состояния ценопопуляций при мониторинговых исследованиях

К настоящему времени существует множество подходов и методов для оценки состояния популяций [Работнов, 1950; Уранов, 1975; Злобин, 1989; Заугольнова и др., 1993 б; Животовский, 2001; Braun-Blanquet, Pavillard, 1925; Ellenberg, 1953 и др.]. Авторы данной работы в рамках этого издания не ставили перед собой задачу анализа этих подходов и методов. Этой теме посвящено много научных исследований, прекрасных обзоров и специальных монографий [Ценопопуляции..., 1976, 1988; Жиляев, 2005; Быструшкин, 2007; Фардеева, Лукоянова, 2011; Злобин, 2009; Злобин и др., 2013 и др.]. К настоящему времени для оценки состояния популяций в пространстве и во времени существуют следующие подходы: фитоценотический, демографический, виталитетный и комплексный. Каждый из предложенных методов может иметь свои достоинства и недостатки, а также определённые ограничения в применении. Связано это с разными причинами. Во-первых, с тем, что методы и методики разрабатывались на примере определенных видов растений, характеризующихся своей спецификой: жизненной формой, способом (-ами) размножения, жизненной стратегией, ресурсным использованием; во-вторых, с появлением новых сведений и расширением наших представлений о биологии растительных организмов и пластичности их развития в различных условиях обитания.

При проведении популяционных и мониторинговых исследований с редкими видами растений нами в естественных условиях осуществляется сбор информации, на основе которой в дальнейшем

проводим оценку состояния ценопопуляции: 1) описание фитоценоза (геоботанические описания); 2) выявление демографических показателей (плотность, численность, соотношение возрастных групп); 3) прижизненное измерение морфометрических характеристик вегетативных и репродуктивных надземных органов (набор исследуемых морфологических признаков для каждого вида индивидуален исходя из жизненной формы и возраста растений) [Ишбирдин и др., 2005]. В дальнейшем проводится камеральная обработка собранных данных с использованием широкого спектра эколого-фитоценологических, популяционно-онтогенетических, статистических и иных методов и анализов.

10.3.1. Методы оценки состояния ценопопуляций на основе демографических показателей

Часто при проведении популяционных исследований проводят оценку состояния ценопопуляций с использованием индексов демографических показателей. Некоторые из них приведем ниже.

Индекс восстановления, Н.В. Глотов [1998] предложил выражать его в виде доли прегенеративных особей по отношению к сумме прегенеративных и генеративных, он удобен тем, что изменяется в отрезке [0,1]:

$$I \text{ восстановления (в)} = \frac{j+im+v}{j+im+v+g1+g2+g3},$$

Индекс старения, В.Н. Глотов [1998] предложил рассчитывать его как долю постгенеративных особей от суммы всех особей. Этот показатель не рассчитывается для видов, у которых отсутствует в полном онтогенезе постгенеративный период. Изменяется в отрезке [0,1]:

$$I \text{ старения} = \frac{ss+s/j+im+v+g1+g2+g3+ss+s}{ss+s/j+im+v+g1+g2+g3+ss+s}$$

Индекс индивидуального (популяционного) оптимума, отражающий долю генеративных особей от суммы виргинильных и генеративных растений [Работнов, 1950]:

$$I_{\text{инд.опт}} = \frac{g}{v+g}$$

А.А. Уранов [1975] ввел понятие возрастности особи и *индекса возрастности популяции* (D) (гл. 9, табл. 9.1). Возрастность – это

доля энергии, потребленной особью к данному возрастному состоянию, по отношению ко всей энергии, доступной ей в течение полного онтогенеза. Индекс возрастности популяции – это средневзвешенные значения, где «весом» является доля растений i состояния. А.А. Урановым была определена возрастность особей для каждой возрастной группы. Групповой коэффициент дает представление о вкладе каждой группы в общую возрастность ценопопуляции.

Л.А. Животовский [2001] ввел понятие средней энергетической эффективности популяции (w), или индекс эффективности (гл. 9, табл. 9.1). Им же предложена классификация нормальных популяций, основанная на совместном использовании индексов возрастности D и эффективности w (классификация «дельта–омега»). Л.А. Животовский выделяет следующие типы нормальных популяций: молодая ($D=0-0,35$; $w=0-0,6$), зреющая ($D=0-0,35$; $w=0,61-1,0$), переходная ($D=0,36-0,55$; $w=0-0,7$), зрелая ($D=0,36-0,55$; $w=0,71-1,0$), стареющая ($D=0,56-1,0$; $w=0,61-1,0$), старая ($D=0,56-1,0$; $w=0-0,6$).

10.3.1.1. Оценка состояния ценопопуляций *Valeriana wolgensis* по демографическим показателям на территории Южно-Уральского заповедника

Состояние ценопопуляций *Valeriana wolgensis* оценено по демографическим показателям (табл. 10.8) на основе популяционных индексов: восстановления, возрастности и энергетической эффективности (табл. 10.9).

Индекс восстановления ($I_{\text{в}}$) в ценопопуляциях *V. wolgensis* относительно высокий, варьирует от 0,67 до 0,93 (табл. 10.9). Наименьшими значениями индекса характеризуются низкогорные ценопопуляции 6, 9, что связано с отсутствием проростков и высокой долей генеративных особей в этих ценопопуляциях (доля участия генеративных особей 30,0 и 33,3 %, соответственно). Высокие значения $I_{\text{в}}$ характеризуют горные ценопопуляции (1–5), в которых наблюдается высокая доля особей прегенеративных состояний (табл. 10.8). Например, доля иматурных особей в ценопопуляции 2 составляет – 38,7 %, а доля ювенильных особей в ценопопуляции 3 достигает 41,4 %. Изменение индекса восстановления в ценопопуляциях *V. wolgensis* на градиенте высотности представлен на рис. 10.3.

Оценка состояния ценопопуляций *Valeriana wolgensis* с использованием демографических показателей на территории ЮГУПЗ

№ ЦП	Высота над ур. моря, м	Индекс		
		Δ	ω	I_B
1	750	0,11	0,29	0,86
2	975	0,07	0,20	0,93
3	900	0,08	0,23	0,92
4	870	0,09	0,23	0,86
5	920	0,10	0,26	0,87
6	500	0,20	0,46	0,67
7	575	0,09	0,25	0,90
8	700	0,16	0,38	0,73
9	550	0,19	0,45	0,70
10	450	0,13	0,31	0,77

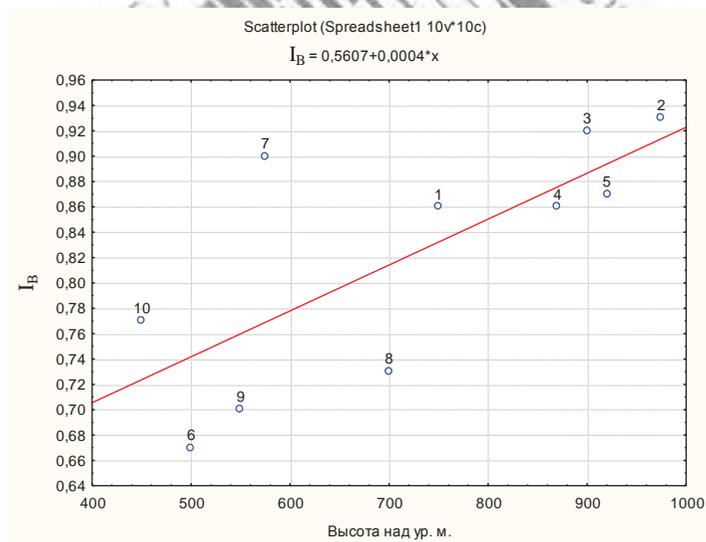


Рис. 10.3. Индекс восстановления *Valeriana wolgensis* на градиенте высотности в ЮГУПЗ

Примечание: по оси ординат – I_B (индекс восстановления); по оси абсцисс – высота над ур. моря (м)

Доля генеративных (g) особей в ценопопуляциях варьирует от 6,5 до 33,3 % и снижается на градиенте высотности (табл. 10.8). Аналогичную тенденцию к снижению на градиенте высотности демонстрирует и другой показатель (индекс индивидуального оптимума) – доля генеративных особей от числа всех взрослых особей (виргинильных и генеративных) (рис. 10.4). Индекс индивидуального оптимума демонстрирует степень благоприятствования (неблагоприятствования) условий обитания, при которых растения вступают в генеративное состояние. Чем выше доля генеративных особей от числа всех взрослых особей, тем благоприятнее условия обитания особи. Чем ниже доля генеративных особей от числа всех взрослых (виргинильных и генеративных) особей, тем хуже условия обитания особи, способствующие переходу ее в генеративное состояние.

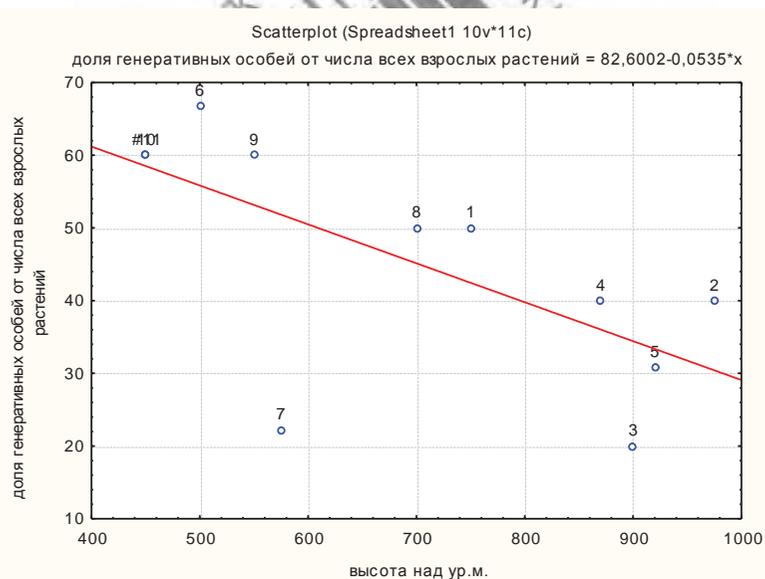


Рис. 10.4. Доля генеративных особей от числа всех взрослых растений *Valeriana wolgensis* на градиенте высотности в ЮУГППЗ

Примечание: по оси ординат – доля генеративных особей от числа всех взрослых растений (%); по оси абсцисс – высота над ур. моря (м)

В целом, с повышением высоты над уровнем моря плотность особей в ценопопуляциях *V. wolgensis* возрастает, при этом доля генеративных особей снижается (табл. 10.8). Жесткие климатические условия горных районов (короткий вегетационный период, низкие летние температуры и т. д.), эколого-фитоценоотические особенности (гл. 6, 7), в которых обитают горные популяции способствуют медленным темпам онтогенетического развития растений и длительному пребыванию их в прегенеративных состояниях.

Оценка состояния исследованных ценопопуляций *V. wolgensis* по классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского [2001] представлена на рис. 10.5. Показатели «дельта» ($\Delta = 0,07-0,20$) и «омега» ($\omega = 0,20-0,46$) представлены в табл. 10.9. Исследованные популяции охарактеризованы как «молодые».

Таким образом, численность и плотность особей *V. wolgensis* в ценопопуляциях невысокая. С повышением высоты над уровнем моря плотность особей и индекс восстановления в ценопопуляциях *V. wolgensis* возрастает, при этом доля генеративных особей снижается. Популяционный оптимум (плотность, индекс восстановления) приходится на горные ценопопуляции 1–5, 8, организменный пессимум приходится на низкогорные ценопопуляции 6, 9, 10, кроме ценопопуляции 7. Базовый спектр нормальный, одновершинный, левосторонний с доминированием особей, состояние ценопопуляций *V. wolgensis* оценено как «молодые».

10.3.1.2. Оценка состояния ценопопуляций *Dianthus acicularis* по демографическим показателям на территории Башкирского заповедника

Мониторинговые исследования состояния ценопопуляций *Dianthus acicularis* Fisch.ex Ledeb. на территории БГПЗ велись с 2005 по 2010 гг. [Верещак, 2011; Верещак, Ишмуратова, 2009 а, б, 2013].

Исследовано 6 ценопопуляций на разных участках горной степи с различным режимом антропогенной нагрузки:

Ценопопуляция 1. Бурзянский район. БГПЗ. Квартал 117, выдел 54, г. Аратый;

Ценопопуляция 2. Бурзянский район. БГПЗ. Квартал 123, г. Полярная;

Ценопопуляция 3. Бурзянский район. БГПЗ. Квартал 124;

Ценопопуляция 4. Бурзянский район. БГПЗ. Квартал 104, г. Ускундай;

Ценопопуляция 5. Бурзянский район. БГПЗ. Квартал 74;

Ценопопуляция 6. Бурзянский район. БГПЗ. Квартал 120, г. Авдэктэ.

Dianthus acicularis является стержнекорневым подушковидным полукустарничковым растением, образующим каудекс [Горчаковский, Степанова, 1994].

Степень антропогенного воздействия оценивалась визуально по четырем ступеням: контроль – площадки, на которых антропогенное влияние отсутствует; I ступень – минимальная антропогенная нагрузка (проходит феномаршрут); II ступень – средняя степень антропогенной нагрузки (участки, по которым проходят экологические тропы, маршруты инспекторов охраны и др.) и III ступень – сильная степень антропогенной нагрузки (зона хозяйственного использования, выпас скота). Контрольными ценопопуляциями, не испытывающими антропогенную нагрузку, считались ценопопуляции 3, 4, 6. Ценопопуляциями, испытывающими минимальное воздействие (I ступень), являются ценопопуляции 2 и 5. Ценопопуляция, испытывающая умеренную антропогенную нагрузку (II ступень) – ценопопуляция 1. На площадях, испытывающих сильную антропогенную нагрузку (III ступень), *D. acicularis* не обнаружен. Погодные характеристики за период исследований (2005–2010 гг.) составлены по данным метеостанции заповедника. Наиболее засушливым (481,8 мм в год) и холодным (среднегодовая температура 1,3 °С) был 2005 г. Весенний период этого же года был самым засушливым. Высокая доля осадков наблюдалась в 2007 году (среднегодовой показатель = 664,9 мм в год), этот же год был самым теплым (среднегодовая температура 2,9 °С). Наиболее холодный летний период (среднесуточная температура 15,6 °С) с незначительными осадками (69,8 мм) приходился на 2006 год.

Средняя плотность особей в ценопопуляции наиболее высока после холодных зим, при низких среднегодовых показателях температуры и количества осадков, при засушливых весенних и летних периодах может достигать 22 шт./м². Напротив, при высоких среднегодовых показателях осадков, теплой зиме, дождливых весенних и летних периодах происходит снижение средней плотности особей *D. acicularis*. Плотность особей может снижаться до

4–6 шт./м². Динамика средней плотности *D. acicularis* представлена в табл. 10.10.

Наибольшие показатели плотности особей в половине исследованных ценопопуляций приходится на 2005 год. Для ценопопуляций, испытывающих умеренное антропогенное воздействие (ценопопуляция 1) средняя плотность во все годы наблюдений выше, чем у ценопопуляций с минимальным антропогенным воздействием (ценопопуляции 2, 3) или с его полным отсутствием (4–6).

Демографические характеристики *D. acicularis* представлены в табл. 10.11. Возрастные спектры исследованных ценопопуляций неполноценные с отсутствием проростков и ювенильных особей, что, по-видимому, связано с переходом особей в другие возрастные группы в период наблюдений.

Таблица 10.10

**Плотность особей в ценопопуляциях
Dianthus acicularis на территории БГПЗ (2005–2010 гг.)**

№ ценопопуляции	Средняя плотность, шт./м ²					
	2005	2006	2007	2008	2009	2010
1	16,0	22,4	17,0	13,0	8,6	6,2
2	8,6	4,0	6,0	8,0	6,0	6,4
3	11,0	7,0	6,0	9,4	7,6	5,0
4	6,8	7,0	5,0	9,8	8,2	4,0
5	9,6	7,0	6,6	7,8	6,8	5,2
6	9,0	7,0	11,0	8,8	11,0	8,4

Популяционные индексы *D. acicularis* индивидуальны для каждой из исследованных ценопопуляций. В то же время показатели популяционных индексов подвержены погодичной динамике. Индекс восстановления в ценопопуляциях в период наблюдений изменяется в пределах от 0,05 до 0,9. При мониторинге в большинстве лет исследования в ценопопуляциях индекс восстановления меняется от 0,1 до 0,5. Относительно низкие значения индекса восстановления наблюдаются в ценопопуляциях 1–4, что свидетельствует о незначительной доле прегенеративных особей в этих ценопопуляциях. Благоприятным годом для семенного размножения оказался 2005 год, когда во всех ценопопуляциях индекс восстановления де-

монстрировал относительно высокие показатели – 0,5–0,7. Неблагоприятным годом для *D. acicularis* оказался 2010 год – засушливый и жаркий.

Индекс старения в ценопопуляциях *D. acicularis* в период наблюдений также изменяется в значительных пределах от 0 до 0,9. В большинстве случаев индекс старения ценопопуляций низкий и составляет 0,1–0,2, редко – 0 и 0,9.

Индекс индивидуального оптимума в ценопопуляциях *D. acicularis* варьирует в диапазоне 0,03–0,9. В большинстве ценопопуляций и в большинстве лет наблюдений индекс индивидуального оптимума высокий 0,6–0,9, что свидетельствует в целом о благоприятных условиях для вида и высокой доле генеративных особей среди всех взрослых растений.

Таблица 10.11

Популяционные характеристики *Dianthus acicularis* на территории БГПЗ (2005–2010 гг.)

Год исследования	Возрастные группы, %						Популяционные индексы		
	<i>p</i>	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i>	<i>s</i>	<i>Iв</i>	<i>Iu.o.</i>	<i>Iс</i>
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Ценопопуляция 1									
2005	0	0	3,3	62,6	30,9	3,3	0,7	0,3	0,03
2006	0	0	6,3	32,1	56,3	5,4	0,4	0,7	0,1
2007	0	0	0	26,4	66,7	6,9	0,3	0,7	0,1
2008	0	0	7,7	20,0	69,2	3,1	0,3	0,7	0,03
2009	0	0	0	23,3	69,8	7,0	0,3	0,7	0,1
2010	0	0	0	6,5	45,2	48,4	0,1	0,9	0,9
Ценопопуляция 2									
2005	0	0	0	44,2	46,5	9,3	0,5	0,5	0,1
2006	0	0	3,9	31,4	60,8	3,9	0,4	0,6	0,04
2007	0	0	0	7,1	35,2	57,1	0,2	0,8	0,6
2008	0	0	7,5	32,5	50,0	10,0	0,4	0,6	0,1
2009	0	0	0	23,3	63,3	13,3	0,3	0,7	0,2
2010	0	0	0	3,1	62,5	34,4	0,05	1,0	0,5

Глава 10

Окончание табл. 10.11

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Ценопопуляция 3									
2005	0	0	22,4	37,8	39,8	0	0,6	0,4	0
2006	0	0	0	8,8	85,2	5,9	0,1	0,9	0,1
2007	0	0	11,1	16,7	52,8	19,4	0,3	0,7	0,2
2008	0	0	0	28,2	53,8	17,9	0,3	0,7	0,2
2009	0	0	0	44,7	47,4	7,9	0,5	0,5	0,1
2010	0	0	0	12,5	87,5	0	0,1	0,9	0
Ценопопуляция 4									
2005	0	0	0	31,0	61,9	7,3	0,6	0,4	0,07
2006	0	0	1,6	42,6	52,5	3,3	0,1	0,9	0,1
2007	0	0	0	12,5	79,2	8,3	0,3	0,7	0,2
2008	0	0	6,4	46,2	36,2	10,6	0,3	0,7	0,2
2009	0	0	0	58,5	12,2	29,3	0,5	0,5	0,1
2010	0	0	0	15,0	75,0	10,0	0,1	0,9	0,1
Ценопопуляция 5									
2005	0	0	3,2	63,2	33,7	0	0,7	0,3	0
2006	0	0	3,6	17,9	60,8	17,9	0,3	0,7	0,2
2007	0	0	2,6	33,3	27,8	38,5	0,6	0,4	0,4
2008	0	0	4,5	72,7	13,6	9,1	0,9	0,1	0,1
2009	0	0	0	8,8	82,4	8,8	0,1	0,9	0,1
2010	0	0	0	15,4	50,0	34,6	0,2	0,8	0,5
Ценопопуляция 6									
2005	0	0	8,8	61,8	29,4	0	0,7	0,3	0
2006	0	0	0	53,6	35,8	10,7	0,6	0,4	0,1
2007	0	0	5,3	50,9	1,8	42,1	0,9	0,03	0,4
2008	0	0	12,2	24,5	16,3	46,9	0,7	0,3	0,9
2009	0	0	0	34,5	45,5	16,4	0,4	0,6	0,2
2010	0	0	7,1	9,5	78,6	9,5	0,2	0,8	0,1

Состояние исследованных ценопопуляций *D. acicularis* в системе «дельта-омега» менялось по годам и оценено от «молодых» до

«старых». При этом значения индекса возрастности (Δ) составили 0,13–0,73, индекса эффективности (ω) 0,37–0,98.

Выявлено три типа динамики состояния ценопопуляций *D. acicularis*. Первый тип характеризуется относительно стабильным состоянием (ценопопуляции 1 и 3). Эти ценопопуляции в годы наблюдений находились в следующих состояниях: зреющая–зрелая–зрелая–зреющая. Второй тип характеризуется омоложением состояния ценопопуляции. При этом омоложение может происходить постепенно: зреющая–зрелая–переходная–молодая (ценопопуляции 5 и 6) – или скачкообразно: зрелая–зрелая–зрелая–молодая (ценопопуляция 4). Третий тип отражает процессы старения, затем омоложения: зрелая–зрелая–старая–зреющая (ценопопуляция 2).

Климатические характеристики оказывают влияние на состояние ценопопуляций *D. acicularis*. Благоприятными для этого вида были 2005 и 2006 гг. – относительно холодные и сухие годы. В эти годы наблюдали увеличение средней плотности особей в 1,6–4,6 раза. Все ценопопуляции находились в стабильном состоянии – в «зреющем» или «зрелом». В неблагоприятные годы (2007, 2008 гг.) состояние ценопопуляции смешались либо в сторону омоложения (ценопопуляции 5, 7), либо старения (ценопопуляция 2). В благоприятные для этого вида сезоны показатели средней плотности выше, возможно, вследствие снижения межвидовой конкуренции, в неблагоприятные для вида годы – показатели средней плотности ниже.

Наиболее стабильна в период исследований была ценопопуляция 1, испытывающая умеренную антропогенную нагрузку. Перейдя из состояния «зреющая» в «зрелую» за 2005–2006 гг., в последующем она три года находилась в неизменном состоянии. Для этой же ценопопуляции на протяжении четырех лет исследований были характерны самые высокие показатели средней плотности.

Таким образом, состояние ценопопуляций в заповеднике в целом удовлетворительное. В благоприятных условиях состояние ценопопуляций наиболее стабильно, при их изменении ценопопуляции подвергаются естественным флуктуациям, которые направлены либо на омоложение, либо на старение. При наличии умеренного антропогенного воздействия ценопопуляции находятся в зрелом состоянии длительный период. Для всех ценопопуляций *D. acicularis* характерно прохождение «волн возобновления», длительность которых, по видимому, составляет 5–6 лет. «Волны возобновления» в популяциях

D. acicularis на Северном Урале повторяются с периодичностью раз в 14–15 лет [Горчаковский, Степанова, 1994]. Более длительный цикл развития *D. acicularis* на Северном Урале авторы связывают с медленным протеканием стадий онтогенеза в более суровых климатических условиях. Начальные этапы онтогенеза *D. acicularis* на Южном Урале проходят гораздо динамичнее, и полный цикл развития составляет около 10 лет. Перемещение ценопопуляций из состояния «зреющие» или «зрелые» в различных направлениях – омоложения или старения – в большей степени зависит от климатических изменений и естественных флуктуаций в ценопопуляции и в меньшей степени – от антропогенного воздействия. При наличии умеренной антропогенной нагрузки ценопопуляции остаются в стабильном состоянии.

Итак, в неблагоприятных условиях (погодно-климатические, межвидовые конкурентные отношения, антропогенное воздействие и др.) тот или иной вид проявляет свои специфические адаптивные механизмы на организменном и популяционном уровнях. В демографической структуре популяций многолетних травянистых растений, как правило, меняется соотношение возрастных групп в возрастных спектрах, уменьшается доля прегенеративных особей, возрастает доля виргинильных (не цветущих) особей в группе взрослых. Растения не цветут, переживая условия в энергетически незатратном, виргинильном состоянии. В данных условиях, как правило, состояние ценопопуляции в системе «дельта-омега» оценивается как «молодая» и ошибочно интерпретируется как тенденция ценопопуляции к омоложению. В действительности же этот показатель демонстрирует некомфортное состояние ценопопуляции, свидетельствующее об уровне организменного и популяционного пессимума, которое можно правильно оценить лишь при мониторинговых, а не однократных исследованиях.

На практике даже при однократном исследовании ценопопуляции целесообразно использовать не один метод для оценки состояния, а несколько, исходя из жизненной формы исследуемого вида. Например, при оценке состояния ценопопуляции в системе «дельта-омега» рекомендуем одновременно использовать и другие популяционные индексы – индекс восстановления, индекс старения и др., в частности, индекс индивидуального оптимума [Работнов, 1950], показывающий долю генеративных особей от суммы всех взрослых

особей. Индекс отражает состояние индивидуального оптимума: чем лучше условия обитания, тем быстрее вступает растение в генеративное состояние у многолетних растений, следовательно, чем выше доля генеративных особей, тем лучше условия обитания. С другой стороны, высокая доля генеративных особей в ценопопуляции отражает также приближение к популяционному оптимуму.

10.3.2. Методы оценки состояния ценопопуляций на основе виталитетного подхода

К настоящему времени понятие «жизненность» (виталитет) рассматривают на разных уровнях: 1) жизненность особи; 2) жизненность ценопопуляции; 3) жизненность вида в целом (при рассмотрении его в историческом аспекте). Для цели оценки состояния вида, мониторинга и охраны наиболее важно изучение жизненности особей и ценопопуляций.

Виталитетная разнокачественность особей связана с пластичностью растений и поливариантностью их развития в различных условиях обитания, отражает различные условия реализации ростовых и продукционных процессов, устойчивость к биотическим и абиотическим факторам среды.

Для оценки виталитетного состояния особей и популяции чаще проводится оценка комплекса морфологических признаков, реже – анатомических. Для растений каждого вида и их возрастных состояний набор признаков специфичен. Наиболее информативны признаки, связанные с ростовыми процессами и отражающие адаптацию организмов к среде обитания. При работе с ценопопуляциями редких видов для анализа прижизненно отбирают биометрические показатели в учетных площадках с 30 особей (если ценопопуляция велика) и всех особей (если ценопопуляция мала) каждого возрастного состояния отдельно. Ниже приводим некоторые используемые методы.

Оценка виталитетного типа ценопопуляций с расчетом критерия Q по методике Ю.А. Злобина [1989]. В соответствии с методикой определения виталитета ценопопуляций особи ранжируются на три класса по индексу жизненности. Каждая особь может быть отнесена к какому-то определенному классу виталитета: первый класс (a) – высокий виталитет, второй (b) – средний, третий (c) – низкий витали-

тет. Выделяются три типа ценопопуляций, соответствующие следующим условиям:

1. $Q=1/2(a+b) > c$ – процветающие ценопопуляции;
2. $Q=1/2(a+b) = c$ – равновесные ценопопуляции;
3. $Q=1/2(a+b) < c$ – депрессивные ценопопуляции.

Для оценки степени процветания или депрессивности ценопопуляции предложено использовать отношение:

$I_0 = (a+b)/2c$ [Ишбирдин и др., 2005] или $I_0 = (a+b)/2c + 1$ [Верещак, Ишмуратова, 2009 б] (для случаев, когда при сравнении ряда ценопопуляций в отдельных из них с равно нулю).

В этом случае значения больше единицы будут соответствовать процветающему состоянию, меньше – депрессивному, а степень отклонения от 1, соответствующей равновесному состоянию, будет отражать степень процветания или депрессии.

Оценка виталитета ценопопуляций с расчетом индекса виталитета ценопопуляций (*IVC*) по размерным спектрам составляющих ценопопуляции особей генеративного возрастного состояния [Ишмуратова, Ишбирдин, 2002; Ишбирдин, Ишмуратова, 2004 а, б].

Индекс рассчитывается методом взвешивания средних:

$$IVC = \frac{\sum_{i=1}^N X_i / \bar{X}_i}{N},$$

где X_i – среднее значение i признака в ценопопуляции, \bar{X}_i – среднее значение i признака для всех ценопопуляций (при мониторинге одной ценопопуляции – среднее значение для всех лет наблюдений), N – число признаков. Учитывая феномен «признакоспецифичности» [Злобин и др., 1996] для признаков, показавших тенденцию к увеличению с повышением неблагоприятности условий роста, рассчитывается обратное отношение: X_i / \bar{X}_i . Индекс (*IVC*) вычисляется для

каждой ценопопуляции, а в случае мониторинга одной популяции – для каждого года наблюдения. Градиент ухудшения условий роста (или усиления стресса) выстраивается как ряд ценопопуляций (при мониторинге – ряд лет) по убыванию значения индексов виталитета. Наибольшее значение индекса соответствует наилучшим условиям реализации ростовых потенциалов, а наименьшее – худшим условиям. Предложенный метод позволяет высчитывать жизненность как ценопопуляций, так и отдельных особей.

Отношение максимального значения индекса к минимальному его значению будет отражать размерную пластичность вида:

$$ISP \text{ (индекс размерной пластичности)} = IVC_{\max} / IVC_{\min}$$

Градиентный анализ является одним из важнейших методов оценки эколого-ценотических воздействий на особи растений и их популяции [Злобин и др., 1996]. Предложенный метод установления эколого-ценотического градиента (экоклина) (Ишмуратова, Ишбирдин, 2002; Ишбирдин, Ишмуратова, 2004 а, б) с использованием показателя индекса виталитета ценопопуляции (IVC) относится к непрямому градиентному анализу. В основе подхода лежит положение о неспецифическом ответе растительных организмов на ухудшение условий роста. При расчете индекса виталитета ценопопуляций по размерному спектру особей (IVC) исходят из того, что максимальное развитие растение получает в наиболее благоприятных условиях и уменьшает свой габитус в условиях стресса, порождаемого любыми факторами или их сочетаниями.

В расчетах IVC используются такие признаки растения, степень развития которых определяется экологическими условиями [высота и толщина стебля, параметры листьев, число побегов (для растений одного возрастного состояния), боковых побегов и т. п.]. Преимущества такого подхода к интегральной оценке состояния организменных признаков – в отсутствии строгой необходимости полного совпадения набора оцениваемых параметров растений в ценопопуляциях.

В табл. 10.12 представлен учебный пример последовательных действий при расчете IVC . Наилучшие условия для роста растений складываются в ценопопуляции 2, наихудшие – в ценопопуляции 1.

10.3.2.1 Оценка жизненности и виталитетного типа ценопопуляций *Valeriana wolgensis* на территории Южно-Уральского заповедника

По индексу виталитета ценопопуляций (*IVC*) *Valeriana wolgensis* рассчитан градиент ухудшения условий обитания, который выстраивали по уменьшению *IVC* [Сулейманова, 2013]. Получен следующий ряд ценопопуляций (табл. 10.13): 8 (1,051) → 9 (1,050) → 4 (1,023) → 1 (1,016) → 5 (1,015) → 7 (1,014) → 6 (1,003) → 2 (0,978) → 10 (0,968) → 3 (0,883).

Таблица 10.12

Расчет индекса виталитета ценопопуляции (*IVC*) и индекса размерной пластичности для гипотетического вида (учебный пример)

Признаки	Среднее значение признака в ценопопуляции (\bar{X}_i)				Среднее значение признака для всех ценопопуляций \bar{X}_i
	1	2	3	4	
Высота побега (см)	15	29	25	19	22
Число побегов (шт.)	3	31	30	20	21
Число листьев на побеге (шт.)	58	51	53	46	52
Расчеты нормированных значений по признакам					
Высота побега (см): X_i / \bar{X}_i	15/22=0,68	29/22=1,31	25/22=1,13	19/22=0,86	
Число побегов (шт.): X_i / \bar{X}_i	3/21=0,14	31/21=1,47	30/21=1,43	20/21=0,95	

Мониторинговые исследования

Признаки	Среднее значение признака в ценопопуляции (X_i)				Среднее значение признака для всех ценопопуляций $\overline{X_i}$
	1	2	3	4	
Число листьев на побеге (шт.): X_i $\overline{X_i}$	58/52=1,11	51/52=0,98	53/52=1,01	46/52=0,88	
Сумма $X_i / \overline{X_i}$	1,93	3,78	3,57	2,69	
$\frac{\sum_{i=1}^N X_i / \overline{X_i}}{N}$	1,94/3	3,78/3	3,58/3	2,69/3	
Среднее значение (IVC)	0,65	1,26	1,19	0,89	
Ряд ценопопуляций по градиенту ухудшения условий (экоклин)	2 – 3 – 4 – 1				
ISP	1,26/0,65=1,94				

Ухудшение условий обитания наблюдается от горных ценопопуляций к низкоргорным. Популяционный оптимум (высокие значения плотности и I_B) (гл. 10.3.1) приходится на горные ценопопуляции.

**Характеристики жизненности и виталитетного типа
ценопопуляций *Valeriana wolgensis* на территории ЮУГПЗ**

IVC	Высота над ур. м., м	№ ЦП	Доля особей по классам виталитета, %			I_Q	Виталитетный тип ценопопуляции
			<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>		
1,016	750	1	28,13	40,63	31,25	1,10	Процветающий
0,978	975	2	23,33	46,67	30,00	1,17	Процветающий
0,883	900	3	3,33	46,67	50,00	0,50	Депрессивный
1,023	870	4	20,00	70,00	10,00	4,50	Процветающий
1,015	920	5	26,67	43,33	30,00	1,17	Процветающий
1,003	500	6	30,00	40,00	30,00	1,17	Процветающий
1,014	575	7	26,67	50,00	23,33	1,64	Процветающий
1,051	700	8	36,67	40,00	23,33	1,64	Процветающий
1,050	550	9	33,33	53,33	13,33	3,25	Процветающий
0,968	450	10	16,67	53,33	30,00	1,17	Процветающий

Все рассчитанные значения соотношения I_Q свидетельствуют о процветающем виталитетном типе большинства изученных ценопопуляций (табл. 10.13). Исключением является лишь ценопопуляция 3, она характеризуется как депрессивная и имеет минимальные показатели $I_Q = 0,50$ и $IVC = 0,883$.

Наибольшую представленность в ценопопуляциях имеют особи класса *b* (70 %), которые представляют собой основную группу формирующих биомассу популяций [Злобин, 1989]. Большое доленое участие мелких особей (класс *c*) (до 50 %) и наименьшую долю крупных особей (класс *a*) (3,33 %) наблюдали в ценопопуляции 3. В ценопопуляции 8 зафиксирована высокая доля встречаемости особей класса *a* (36,67 %), что говорит о достижении индивидуального оптимума особями в горной ценопопуляции. Установлено, что такие показатели, как IVC и доля особей класса «*a*» сильно коррелируют ($r=0,92$). Отрицательная корреляция выявлена между IVC

и долей «с» ($r = -0.84$). На градиенте высотности (от низкогорных к горным) габитуальные характеристики растений увеличиваются. В горных ценопопуляциях наблюдается совпадение организменных и популяционных оптимумов. Отношение максимального значения IVC к минимальному значению показывает размерную пластичность вида – ISP . Индекс размерной пластичности *V. wolgensis* низкий и составляет – 1,2.

10.3.2.2. Оценка жизненности и виталитетного типа ценопопуляций *Dianthus acicularis* на территории Башкирского заповедника

Характеристики жизненности особей и ценопопуляций, виталитетного типа ценопопуляций *Dianthus acicularis* на территории БГПЗ представлены в табл. 10.14. В ценопопуляциях *D. acicularis*, испытывающих умеренную и минимальную антропогенную нагрузку, наблюдали самые высокие значения доли особей класса *a* во все годы наблюдений (исключение – ценопопуляция 1 в 2005 году) [Верещак, 2011; Верещак, Ишмуратова, 2009 а, б]. Доля особей класса *c* невысока. Возможно, увеличение числа особей класса *a* в ценопопуляции 2 связано со снижением уровня межвидовой конкуренции и увеличением свободного пространства по причине вытаптывания.

В ценопопуляциях *D. acicularis*, испытывающих умеренное антропогенное воздействие, средняя плотность за 6 лет наблюдений была выше, чем в ценопопуляциях с минимальным антропогенным влиянием или с его полным отсутствием. При наличии антропогенного воздействия особи длительный период находятся в генеративном периоде, а возрастные состояния прегенеративного и постгенеративного периодов проходят динамично. Это подтверждает скачкообразное увеличение значений индекса старения в ценопопуляциях, испытывающих умеренное антропогенное влияние (гл. 10.3.1). Максимальное значение индекса виталитета (IVC) характерно для ценопопуляций, испытывающих минимальное антропогенное воздействие, для этих же ценопопуляций характерны самые высокие значения индекса виталитета за весь период исследований (табл. 10.14).

**Характеристики жизненности особей и виталитетного типа
ценопопуляций *Dianthus acicularis* на территории БГПЗ (2005–2010 гг.)**

ЦП	IVC	Доля особей по классам, %			I_e	Виталитетный тип ЦП
		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>		
2005						
1	0,76	0	55,5	45,5	0,6	Депрессивный
2	1,01	33,3	53,3	13,3	3,3	Процветающий
3	0,82	0	43,3	56,7	0,4	Депрессивный
4	0,90	0	90,9	9,1	5,0	Процветающий
5	0,91	14,3	71,4	14,3	3,0	Процветающий
6	0,89	3,3	63,3	3,4	9,8	Процветающий
2006						
1	1,05	30,0	66,7	3,3	7,1	Процветающий
2	1,25	40,0	53,3	6,7	7,0	Процветающий
3	0,87	6,7	80,0	13,3	2,0	Процветающий
4	0,90	3,3	80,0	16,7	1,6	Процветающий
5	1,00	16,7	70	13,3	3,3	Процветающий
6	0,96	0	93,3	6,7	7,0	Процветающий
2007						
1	1,04	26,6	73,3	0	50,0	Процветающий
2	1,02	20,0	76,7	3,3	14,7	Процветающий
3	0,95	10,0	80,0	10,0	4,5	Процветающий
4	0,74	0	26,9	73,1	0,2	Депрессивный
5	1,01	13,3	83,3	3,3	14,6	Процветающий
6	0,92	0	86,7	13,3	3,3	Процветающий
2008						
1	0,98	16,7	76,7	6,7	3,3	Процветающий
2	1,27	43,3	53,3	3,3	14,7	Процветающий
3	1,12	35,3	64,7	0	50,0	Процветающая
5	1,09	23,3	70,0	6,7	7,0	Процветающий
6	0,91	0	83,3	16,7	2,5	Процветающий
2009						
1	0,95	10,0	83,3	6,7	7,0	Процветающий
2	1,02	6,6	80,0	3,3	14,7	Процветающий
3	1,04	11,1	83,3	3,3	14,3	Процветающий
5	0,95	13,3	83,4	3,3	14,7	Процветающий
6	0,88	0	83,3	16,7	2,5	Процветающий

ЦП	IVC	Доля особей по классам, %			I_e	Виталитетный тип ЦП
		a	b	c		
2010						
1	0,83	0	52,9	57,1	0,5	Депрессивный
2	1,09	13,3	76,7	10,0	4,5	Процветающий
3	1,05	6,7	83,3	10,0	4,5	Процветающий
6	1,07	6,7	86,6	6,7	7,0	Процветающий

В целом, для ценопопуляций *D. acicularis*, испытывающих слабое или умеренное антропогенное воздействие, значения индекса виталитета (IVC) выше, чем в ценопопуляциях, не испытывающих антропогенного воздействия.

Итак, поскольку состояние организменного и популяционного оптимумов и пессимумов может совпадать или не совпадать, на практике для оценки состояния ценопопуляций целесообразно использовать не только несколько методов, но и несколько подходов одновременно. Рекомендуем для оценки современного и перспективного состояния ценопопуляций редких видов использовать комплексный подход. Рассмотрим несколько примеров.

10.4. Мониторинг состояния ценопопуляции *Tulipa riparia* на территории Южно-Уральского заповедника

На территории ЮУГПЗ произрастают два вида рода *Tulipa*: *T. biebersteiniana* [Флора..., 2008] и *T. riparia* [Мухаметшина и др., 2014 б; Barlybayeva, Ishmuratova, 2020] (гл. 2.1). *Tulipa riparia* относится к неморальным эндемикам Южного Урала [Куликов, 2005], включен в Красную книгу Челябинской области [2017].

Tulipa riparia описан относительно недавно и представляет северную триплоидную стерильную расу родства *T. biebersteiniana* s.l. [Князев и др., 2001]. Сведений о биологии *T. riparia* в литературе недостаточно. На территории РБ к настоящему времени изучено распространение вида, описаны эколого-фитоценологические характеристики, ведутся популяционные исследования [Мухаметшина и др., 2013, 2014 а, б; Барлыбаева и др., 2019 и др.], разрабатываются способы сохранения вида *in situ* на заповедных территориях и *ex situ*, в т. ч. биотехнологические [Барлыбаева и др., 2018 а; Ишмуратова и др., 2019 в и др.].

Tulipa riparia – многолетнее травянистое растения. Морфологическое описание вида представлено в табл. 2.1 (гл. 2.2). *Tulipa riparia* – триплоидный высокостерильный тюльпан, эндемичный для бассейна р. Белой (Южный Урал), возможно, гибридного происхождения *T. biebersteiniana* × *T. patens* [Князев и др., 2001 и др.]. Для *T. biebersteiniana* указывают диплоидные ($2n=24$) и тетраплоидные формы [Бочанцева, 1962; Данелия, 1989; Kroon, Jongerius, 1986]. *Tulipa riparia* рассматривают как аллотриплоидную форму *T. biebersteiniana* [Zonneveld, 2009].

Онтогенез *T. riparia* включает два периода: прегенеративный и генеративный, и 4 возрастных состояния: ювенильное, имматурное, виргинильное и генеративное состояния [Князев и др., 2001]. Является весенним эфемероидом. Произрастает на пойменных лугах, в кустарниках и по опушкам лесов в долинах рек лесной зоны западного склона Южного Урала, в бассейне р. Белая (Агидель). В лесной зоне и лесостепи Предуралья редко [Куликов, 2005; Красная книга..., 2017].

Исследование проводили с 2007 по 2018 гг. на территории ЮУГПЗ – 112 квартал Ямаштинского лесничества, координаты latitude 54.192394. longitude 57.613499.

По экологическим характеристикам *T. riparia* является растением полусвета, предпочитает полный свет, но может расти и в полутени (табл. 10.15).

Таблица 10.15

Экологические характеристики *Tulipa riparia* на территории ЮУГПЗ
(по экологическим шкалам Эдленберга [Frank, Klotz, 1990]).

Фактор				
освещенность	температура	характеристика почв		
		увлажнение	богатство	реакция почвы
5.9	5.3	5.1	7.2	5.3

Tulipa riparia предпочитает умеренное тепло (от равнин до высокогорных положений), является индикатором свежих, преимущественно средневлажных, от слабокислых до слабощелочных почв. Вид предпочитает умеренно богатые почвы, реже встречается на бедных и сильно богатых почвах.

Площадь ценопопуляции *T. riparia* составляет около 20 000 м². В годы наблюдений численность и плотность особей *T. riparia* в ценопопуляции относительно высокие, однако для этих показателей характерны значительные флуктуации. Максимальная численность генеративных особей (361 шт.) выявлена в 2015 году. В 2013 году наблюдали относительно низкую численность и плотность особей всех возрастных групп. Даже такие минимальные показатели численности особей и неполночленный возрастной спектр позволяют устойчиво существовать ценопопуляции и не являются для нее критическими. В РБ 2007 и 2010 гг. были засушливыми, в эти годы также фиксировали относительно низкую общую численность особей в ценопопуляции. Однако, показатели общей численности и соотношения возрастных групп в ценопопуляции в засушливые и иные годы (2007, 2009, 2011 гг.) отличались не существенно (рис. 10.5). Вегетативного размножения, которое является единственным способом самоподдержания ценопопуляции, в эти годы не наблюдали. В последующие годы (2014–2018 гг.) наблюдали возрастание общей численности и доли генеративных особей в возрастном спектре ценопопуляции. Среднегодовые температуры не оказывали существенного влияния на демографические показатели (рис. 10.5).



Рис. 10.5. Показатели общей численности и соотношения возрастных групп в ценопопуляции *Tulipa riparia* в годы исследования (2007–2018 гг.)

В возрастном спектре *T. riparia* доля ювенильных особей за период наблюдений составила 0–16,3%, доля иматурных особей – 6,9–57,7%, виргинильных и генеративных особей 24,4–89,4% и 2,2–50,0%, соответственно (табл. 10.16). Индекс восстановления в ценопопуляции за годы исследований в основном высокий (выше 0.5) и варьирует по годам, показатели индекса популяционного оптимума (*I* п.о.) в ценопопуляции *T. riparia* низкие (ниже 0.5). Все это демонстрирует поддержание демографической структуры ценопопуляции в основном за счет вегетативного размножения.

Таблица 10.16

**Популяционные характеристики *Tulipa riparia*
на территории ЮУГПЗ (2007, 2009–2018)**

Годы	Онтогенетическое состояние (1x1 м ²), %				<i>I</i> VC	Плотность прегенеративных особей (1x1 м ²), шт.	Доля генеративных особей в ценопопуляции, шт.	Общая плотность (1x1 м ²) шт.	<i>I</i> v	<i>I</i> и.о.
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i>						
2007	0	17.1	80.0	2.8	0.96	34	25	35	0.9	0.1
2009	0	0	89.4	10.5	0.89	34	34	38	0.9	0.1
2010	0	14.2	75.0	10.7	0.97	25	33	28	0.9	0.1
2011	0	0	50.0	50.0	1.00	10	57	20	0.5	0.5
2012	10.2	0	87.5	2.2	1.00	86	32	88	0.9	0.1
2013	0	0	58.3	41.6	1.00	7	35	12	0.6	0.4
2014	6.6	57.7	24.4	11.1	1.02	40	40	45	0.8	0.2
2015	8.3	6.9	61.6	23.6	1.03	55	361	72	0.7	0.3
2016	16.3	29.5	44.2	9.8	1.00	55	102	61	0.9	0.1
2017	0	0	83.3	16.6	1.10	80	120	96	0.8	0.2
2018	0	26.0	50.0	23.5	1.01	26	86	34	0.7	0.3

Способ размножения *T. riparia* бесполой (вегетативный) с глубоким омоложением. Учитывая эти особенности биологии вида, воз-

растной спектр исследованной ценопопуляции с отсутствием проростков можно охарактеризовать как нормальный, одновершинный (табл. 10.16). В отдельные годы наблюдается неполночленный возрастной спектр – отсутствуют ювенильные особи. В основном в ценопопуляции преобладают взрослые особи – виргинильные и генеративные.

Усредненный возрастной спектр ценопопуляции *T. riparia* за годы мониторинговых исследований полночленный, правосторонний, с преобладанием виргинильных особей ($p:0; j:3,8; im:13,8; v:64,0; g:18,4$) (рис. 10.6). Зона возрастного спектра *T. riparia* относительно узкая для ювенильного возрастного состояния и широкая для имматурного, виргинильного и генеративного состояний.

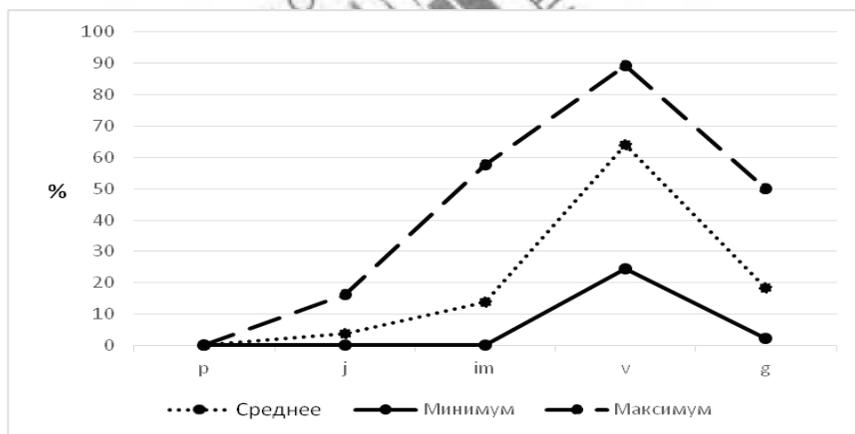


Рисунок 10.6. Усредненный возрастной спектр *Tulipa riparia* на территории ЮУГПЗ за годы исследования

Примечание: по оси абсцисс – доля в процентах (%), по оси ординат – возрастные группы

Оценка жизненности и виталитетного типа ЦП *T. riparia* по размерному спектру особей (IVC) показывает, что наиболее благоприятными для роста растений оказались 2012, 2014–2018 годы (табл. 10.16). В эти же годы в ценопопуляции зафиксированы высокие демографические показатели: численность и плотность особей,

полноценный возрастной спектр. Виталитетный тип ценопопуляции в 2014–2018 годах процветающий (табл. 10.17). Неблагоприятные условия для роста растений *T. riparia* складывались в засушливые (2007 и 2010) и холодные, с низкими температурами и наличием заморозков в фазе начала вегетации года (2009). Виталитетный тип ценопопуляции в 2007 и 2010 годах депрессивный. В эти годы пониженная жизненность ценопопуляции сопровождалась и относительно низкими значениями численности и плотности особей (табл. 10.16).

Изменчивость морфологических признаков вегетативных и репродуктивных органов в годы исследования представлена в табл. 10.18. Размерные показатели отдельных признаков в годы исследования изменялись в 1.4–3.0 раза. Относительно низкие значения показателей морфологических признаков наблюдали в 2007–2010 годы, относительно высокие показатели – в 2012–2018 годы.

Таблица 10.17

**Жизненность особей и виталитетный тип ценопопуляции
Tulipa riparia на территории ЮУГПЗ**

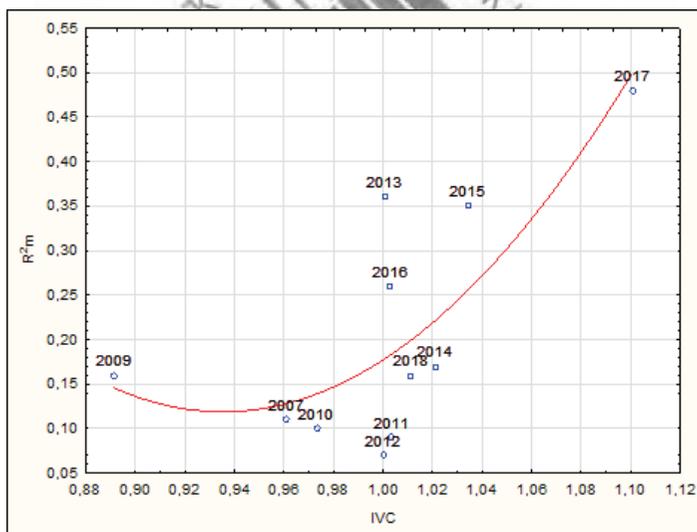
Годы	Доля особей разного виталитета, %			I_0	Виталитетный тип ценопопуляции
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>		
2007	45.8	12.5	41.6	0.70	Депрессивный
2009	23.3	43.3	33.3	1.00	Процветающий
2010	20.6	41.3	37.9	0.81	Депрессивный
2011	10.0	46.6	46.6	0.60	Депрессивный
2012	10.0	16.6	73.3	0.18	Депрессивный
2013	6.6	40.0	53.3	0.43	Депрессивный
2014	23.3	46.6	30.0	1.16	Процветающий
2015	30.0	40.0	30.0	1.16	Процветающий
2016	30.0	36.6	33.3	1.00	Процветающий
2017	25.0	43.0	32.0	1.06	Процветающий
2018	12.0	56.0	32.0	1.06	Процветающий

Морфометрические показатели *Tulipa riparia* (2007–2018 гг.)

Годы		2007	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	
Признаки													
Высота побега, см	M	25.1	26.6	22.9	24.8	31.3	23.6	28.4	28.5	26.1	28.1	27.5	
	±m	0.8	0.6	0,5	0.9	0.7	0.8	0.9	0.9	0.8	1.2	0.8	
	CV,%	15.7	12.9	11,6	19.9	13.6	19.8	18.5	18.0	17.8	18.7	14.6	
Первый лист	длина, см	M	12.3	10.2	9.8	10.4	13.1	12.3	15.5	13.8	13.3	13.3	14.5
		±m	0.9	0.4	0.2	0.5	0.5	0.5	0.6	0.6	0.5	0.7	0.3
		CV,%	36.7	21.6	16.0	26.4	20.9	22.4	23.5	25.2	21.4	24.9	12.7
	ширина, см	M	1.6	1.0	1.3	1.3	1.3	1.7	1.9	1.7	1.8	1.8	1.4
		±m	0.05	0.04	0.04	0.04	0.05	0.05	0.05	0.04	0.1	0.1	0.03
		CV,%	15.3	22.3	16.1	18.6	22.2	16.8	15.7	12.4	32.4	13.1	11.7
Второй лист	длина, см	M	–	–	–	–	–	9.4	12.5	11.0	9.7	10.9	11.1
		±m	–	–	–	–	–	0.35	0.57	0.49	0.46	0.6	0.2
		CV,%	–	–	–	–	–	20.5	25.0	24.1	26.0	23.8	10.7
	ширина, см	M	–	–	–	–	–	1.2	1.2	1.1	1.0	1.2	1.0
		±m	–	–	–	–	–	0.05	0.05	0.04	0.03	0.1	0.02
		CV,%	–	–	–	–	–	22.9	20.3	17.3	16.3	20.2	10.1
Лепестки внешнего круга околоцветника	длина, см	M	3.2	3.2	3.2	3.3	3.2	3.8	3.1	3.7	3.4	3.9	3.5
		±m	0.07	0.07	0.07	0.1	0.09	0.08	0.09	0.05	0.06	0.1	0.04
		CV,%	16.5	13.8	11.0	16.0	15.2	11.4	15.7	7.6	9.4	10.5	6.2
	ширина, см	M	1.4	1.4	2.2	2.2	1.5	1.4	1.0	1.3	1.2	2.0	1.2
		±m	0.05	0.04	0.09	0.09	0.1	0.06	0.05	0.05	0.04	0.1	0.02
		CV,%	10.0	11.1	21.0	22.5	51.4	23.7	27.7	19.2	15.9	13.5	8.4
Лепестки внутреннего круга околоцветника	длина, см	M	–	–	–	–	–	3.6	3.4	3.3	3.7	3.8	3.5
		±m	–	–	–	–	–	0.07	0.05	0.04	0.07	0.1	0.06
		CV,%	–	–	–	–	–	10.0	7.5	6.3	9.7	12.1	8.6
	ширина, см	M	–	–	–	–	–	1.5	1.5	1.0	2.0	1.6	1.5±
		±m	–	–	–	–	–	0.07	0.06	0.03	0.04	0.06	0.06
		CV,%	–	–	–	–	–	24.0	21.0	12.9	10.3	13.8	19.1

Изменчивость исследованных морфологических признаков характеризуется низкой, средней и высокой степенью изменчивости. Признак высота побега характеризуется только средним уровнем изменчивости. Длина и ширина первого и второго листа характеризуются средней и высокой степенью изменчивости. Длина внешней и внутренней долей околоцветника в годы исследования характеризуется низкой и средней степенью изменчивости. Ширина внешней и внутренней долей околоцветника характеризуется низким, средним и высоким уровнем изменчивости.

Онтогенетическая стратегия *T. riparia* стрессово-защитная (рис. 10.7). При нарастании влияющего на ростовые процессы стресса сначала происходит ослабление, а затем усиление координации развития растений (чередование стрессового и защитного компонента в стратегии жизни).



← ухудшение условий роста

Рис. 10.7. Тренд онтогенетической стратегии *Tulipa riparia* на территории Южно-Уральского заповедника

Примечание: по оси абсцисс – индекс виталитета ценопопуляции (IVC), по оси ординат – морфологическая целостность (коэффициент определения признаков, R^2m)

Такой тип онтогенетической стратегии свойственен для стресстолерантов (по классификации Раменского-Грайма) [Ишбирдин, Ишмуратова, 2004 б], антропотолерантных видов, способных обитать и во вторичных фитоценозах [Суюндуков, 2014].

Усредненный коэффициент детерминации для всех пар признаков морфологической структуры (R^2m) варьирует от 0,07 до 0,48. Максимальное значение наблюдали в оптимальном для ценопопуляции 2017 году, когда совпали показатели популяционного и индивидуального (табл. 10.16, 10.17, рис. 10.7) оптимумов. Самыми неблагоприятными годами оказались 2007, 2010–2012 годы, в которые зафиксированы низкие показатели коэффициента детерминации ($R^2m=0,07-0,11$) (рис. 10.7) и ниже среднего показатели жизнестойкости особей ($IVC=0,96-1,00$).

Спектр гемеробии сообщества с *Tulipa riparia* в Южно-Уральском заповеднике представлен на рис. 10.8.

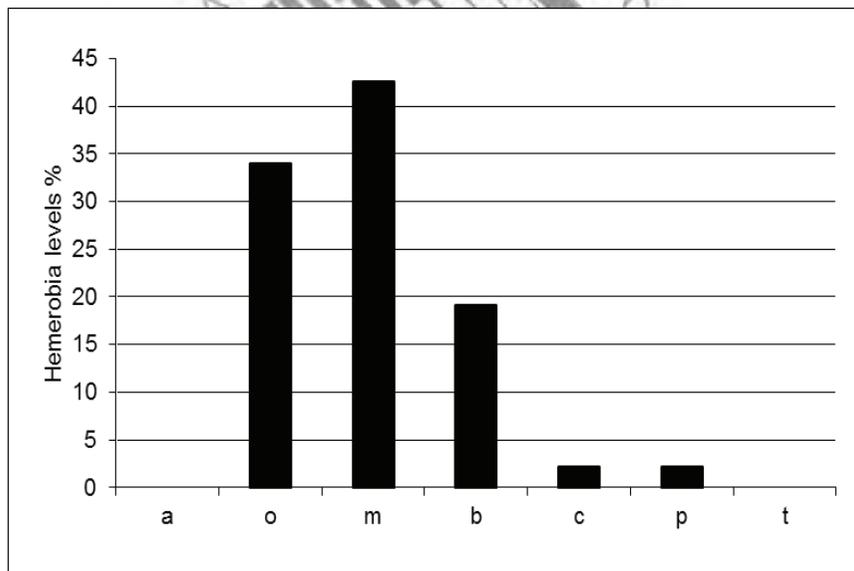


Рис. 10.8. Спектр гемеробии растительных сообществ с *Tulipa riparia* на территории Южно-Уральского заповедника

В сообществе с *T. riparia* преобладают виды с олиго-мезогемеробной составляющей в индивидуальном спектре гемеробности – от 34,0 до 42,6 % (рис. 10.8). Доля антропоотолерантных видов (с *b-c-p* составляющей в спектре гемеробности) составляет 19,1 %. По показателю апофитизма *T. riparia* относится к группе относительно устойчивых видов ($Ap - 23,4$). По результатам исследований установлено, что *T. riparia* относится к видам, устойчивым к умеренному антропогенному воздействию.

Выявлено несколько форм антропогенного воздействия на экосистемы Южно-Уральского государственного природного заповедника: сенокосение и выпас скота, выборочно-санитарные рубки леса, вытаптывание, экскурсионно-туристическая деятельность, влияние авто- и железных дорог [Барлыбаева и др., 2018 а]. По Положению о заповеднике [Положение..., 2009] на его территории, вблизи населенных пунктов на ограниченных участках местным жителям разрешено сенокосение и умеренный выпас скота.

Изученная нами ценопопуляция *T. riparia* произрастает недалеко от деревни и испытывает антропогенную нагрузку. С 2007 по 2012 гг. в местах произрастания вида велось нерегулярное сенокосение. Из многолетних наблюдений выявлено [Барлыбаева и др., 2018 а], что при отсутствии регулярного сенокосения наблюдается зарастание лугов высокими травами (например, *Veratrum lobelianum* Bernh.) и возрастает проективное покрытие травостоя. Это приводит к снижению демографических показателей и виталитета *T. riparia* на организменном и популяционном уровнях. В ценопопуляции преобладали растения с низкой жизненностью (класс *c*). С 2013 года в местах произрастания вида ведется регулярная, умеренная антропогенная нагрузка в виде сенокосения. Снижение межвидовых конкурентных отношений на фоне сенокосения положительно повлияло на состояние ценопопуляции *T. riparia*. Возросла интенсивность вегетативного размножения, что отразилось на возрастном спектре и численности особей в ценопопуляции, жизненности особей ($IVC > 1$) и процветающем виталитетном типе ценопопуляции. В ценопопуляции преобладали растения с высокой и средней жизненностью (класс *a* и *b*).

Tulipa riparia относится к группе опушечно-луговых видов [Куликов, 2005]. Ранее нами показано [Барлыбаева и др., 2018 а], что для

успешного существования луговых сообществ необходимо умеренное антропогенное воздействие в виде сенокосения или выпаса. При полном отсутствии антропогенной нагрузки некоторые виды, вследствие низкой их конкурентоспособности, исчезают из состава растительных сообществ. Для сохранения популяций редких видов, произрастающих в опушечно-луговых ценозах на территории заповедника, рекомендовано регулярно проводить сенокосение после диссеминации растений.

Таким образом, долгосрочный мониторинг популяции эндемика Южного Урала *Tulipa riparia*, проводимый на территории Южно-Уральского государственного природного заповедника, позволил дать оценку состояния ценопопуляции и разработать меры ее охраны. Для популяции характерны флуктуации плотности, общей численности, численности отдельных возрастных групп, показателей морфологических признаков, жизнестойкости особей и виталитетного типа. Возрастной спектр ценопопуляции в целом нормальный, полночленный, лишь в отдельные годы отсутствуют ювенильные и имматурные особи. В природе поддержание популяции возможно лишь размножением бесполым (вегетативным) способом. Несмотря на сокращение численности особей и неполночленный возрастной спектр в отдельные годы, ценопопуляция находится в устойчивом, удовлетворительном состоянии. На территории заповедника *T. riparia* проявляет стрессово-защитную онтогенетическую стратегию жизни, относится к группе относительно устойчивых к антропогенному воздействию видов. Для устойчивого состояния ценопопуляции рекомендована умеренная антропогенная нагрузка в виде сенокосения в местах произрастания вида.

10.5. Мониторинг состояния ценопопуляции

Epipactis palustris на территории заповедника «Шульган-Таш»

Дремлик болотный (*Epipactis palustris* (L.) Crantz, сем. Orchidaceae – редкий вид Южного Урала с категорией редкости – 3, занесен в Красную книгу РБ [2011]. Гигрофил. Факультативный кальцефил.

В заповеднике «Шульган-Таш» *E. palustris* встречается редко, на прибрежном галечнике реки Нугуш – в северной части

заповедника. В заповеднике «Шульган-Таш» *E. palustris* был отмечен М.В. Гордеевым в 1985 году (имеется гербарный образец) в квартале 51 на берегу реки Белая. Но в последние 20 лет (и более) в данном месте вид не встречался. Вероятно, изменение климата в сторону потепления [Соколов, 2008] и усиление антропогенного пресса в рекреационной зоне заповедника привело к исчезновению *E. palustris* в этом местообитании. В квартале 51 заповедника с 1995 года функционирует музейно-экскурсионный комплекс (МЭК), где поток туристов ежегодно увеличивается. Берег реки Белой доступен посетителям МЭК и подвергается вытаптыванию.

Мониторинг за состоянием трёх ценопопуляций *E. palustris* ведется с 2016 года [Кильдиярова, 2019].

На территории заповедника «Шульган-Таш» численность особей *E. palustris* в ценопопуляциях колеблется в пределах от 274 до 914 особей.

Ценопопуляция 1 произрастает в квартале 1 Нугушского лесничества на влажном осоково-вейниковом прибрежном галечнике. В период изучения в ценопопуляции 1 учтено от 296 до 700 условных особей ($j:3,8$; $im:1,1$; $v:67,6$; $g:17,5$), максимальная плотность варьирует от 32 до 68 особей на 1 м^2 .

Ценопопуляция 2 обитает в квартале 5 Нугушского лесничества на влажном разнотравно-вейниковом берегу реки Нугуш. Численность особей в ценопопуляции 2 составляет от 499 до 914 растений ($j:7,6$; $im:17,4$; $53,2$; $g:21,8$), максимальная плотность – 71 экземпляров на 1 м^2 .

Ценопопуляция 3 обитает в квартале 23 Нугушского лесничества ниже устья реки Кужа на болотистом осоково-вейниковом берегу. В разные годы исследования в ценопопуляции 3 учтено от 274 до 878 особей разного возрастного состояния ($j:8,4$; $im:19,2$; $v:50,0$; $g:22,4$), максимальная плотность – 65 экземпляров на 1 м^2 отмечена в 2016 году.

Среднеарифметический возрастной спектр изученных ценопопуляций *E. palustris* в заповеднике «Шульган-Таш» нормальный, одновозрастной, полночленный ($j:6,6$; $im:15,9$; $v:56,9$; $g:20,6$), максимум приходится на долю виргинильных растений до 56,9 % (рис. 10.9). Доля ювенильных и имматурных особей незначительна, от 6,6 до 15,9 % соответственно.

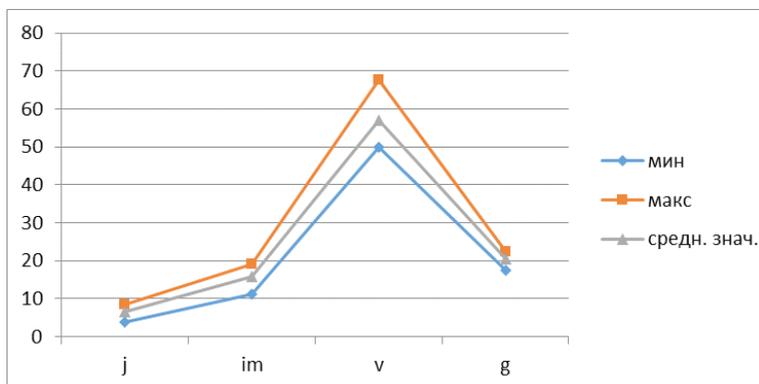


Рис. 10.9. Усредненный возрастной спектр ценопопуляций *Eriopactis palustris* в заповеднике «Шульган-Таш»

Примечание. По оси абсцисс – возрастное состояние особей, по оси ординат – минимальные, максимальные и средние доли (%) особей различных возрастных групп.

М.Г. Вахрамеева с соавторами [2014] отмечают, что в природных условиях найти особи *E. palustris* семенного происхождения можно крайне редко, обычно встречаются растения вегетативного происхождения. И.В. Суяндукوف [2014] также указывает, что на Южном Урале средней возрастной спектр ценопопуляций этого вида правосторонний, с незначительной долей особей ювенильного и имматурного возрастных состояний, с преобладанием виргинильных особей ($j:1,0$; $im:11,1$; $v:64,0$; $g:24,0$). Это связано с почти полным отсутствием семенного размножения и с неглубоким омоложением при вегетативном размножении растений.

Одним из определяющих состояние ценопопуляций редких видов растений фактором являются погодно-климатические условия среды их обитания. Климатические характеристики в годы исследования ЦП *E. palustris* в заповеднике «Шульган-Таш» приведены в табл. 10.19.

В табл. 10.20 отражены демографические особенности ценопопуляций *E. palustris* в заповеднике «Шульган-Таш». Индекс восстановления во всех трёх ценопопуляциях в исследованные годы высокий и составляет 0,6–0,9.

**Климатические характеристики
на территории заповедника «Шульган-Таш» (2016–2018 гг.)**

Годы наблюдений	Климатические характеристики					
	Среднесуточная температура, град.			Влажность, %		
	Годовая	Весна	Лето	Годовая	Весна	Лето
2016	3,4	5,2	17,9	76,2	73,8	69,9
2017	1,2	2,7	15,1	78,7	70,0	78,2
2018	1,2	1,1	16,2	73,9	68,6	73,3

Значение индекса индивидуального оптимума (*Iu.o.*), отражающее долю генеративных особей от суммы виргинильных и генеративных растений в ценопопуляциях *E. palustris* на территории заповедника низкое и в годы исследования меняется от 0,1 до 0,5. Наименьшее значение *Iu.o.* наблюдается в ценопопуляциях 1 и 2 в 2016 г. и 2017 г. с низким содержанием особей генеративного возрастного состояния. Наибольшее значение *Iu.o.* характерно для этих же ценопопуляций в 2018 году, где доля генеративных особей составляет 34,1–35,3 %.

Индекс виталитета (*IVC*) по размерному спектру особей в трёх ценопопуляциях *E. palustris* в годы исследования менялся от 0,90 до 1,14. Наименьшее значение *IVC* наблюдается в ценопопуляции 2 в 2017 году.

**Демографические характеристики ценопопуляций *Eripactis palustris*
на территории заповедника «Шульган-Таш»**

Годы исследования	Общая численность, шт.	Возрастной спектр, % (<i>j:im:v:g</i>)	Максимальная плотность, 1 м ² /экз.	<i>IVC</i>	<i>Iv</i>	<i>Iu.o.</i>
ЦП 1						
2016	296	2,3:10,5:77,4:9,8	43	1,14	0,9	0,1
2017	700	4,9:16,0:70,6:8,5	68	1,02	0,9	0,1
2018	375	4,3:6,9:54,7:34,1	32	0,99	0,7	0,4

Мониторинговые исследования

Годы исследования	Общая численность, шт.	Возрастной спектр, % (j:im:v:g)	Максимальная плотность, 1 м ² /экз.	IVC	Iв	Iи.о.
ЦП 2						
2016	499	10,4:17,9:57,1:14,6	71	0,92	0,8	0,2
2017	914	3,7:18,2:62,5:15,6	35	0,90	0,8	0,2
2018	795	8,7:15,9:40,1:35,3	28	1,02	0,6	0,5
ЦП 3						
2016	274	2,2:8,8:58,4:30,6	65	0,94	0,7	0,3
2017	315	4,8:20,9:53,0:21,3	44	1,08	0,8	0,3
2018	878	18,1:27,8:38,7:15,4	53	0,99	0,8	0,3

В начале вегетационного сезона эта ценопопуляция длительно оставалась под водой, а лето 2017 г. было прохладным. Наиболее высокое значение индекса IVC было в ценопопуляции 1 в 2016 году. В этом году весна была ранняя (апрель был жарким), теплая и в меру дождливая, а лето было теплое, не жаркое, умеренно дождливое.

Ценопопуляция 1, по сравнению с ценопопуляциями 2 и 3, находится в географическом отношении в более благоприятных условиях. Эта ценопопуляция расположена на северной стороне скалистой горы, где растения днем защищены от прямых солнечных лучей. Ценопопуляции 2 и 3, наоборот, расположены на южной стороне в открытой части берега реки.

Внутрипопуляционная изменчивость показателей морфологических признаков генеративных особей *E. palustris* в заповеднике «Шульган-Таш» отражены в табл. 10.21. Длина соцветия и число цветков генеративных особей во всех ценопопуляциях обладают высоким уровнем изменчивости. Остальные признаки характеризуются средним уровнем изменчивости.

Высокая изменчивость длины соцветия и числа цветков *E. palustris* связаны с условиями произрастания вида. Показано [Суюндуков, 2014], что при усилении стресса происходит снижение семенной продуктивности как на популяционном, так и на организменном уровне.

В целом, на состояние ценопопуляций *E. palustris* в заповеднике «Шульган-Таш» влияют как погодные-климатические, так и орографические особенности условий среды обитания.

Изменчивость морфометрических признаков генеративных особей *Eriactis palustris* в заповеднике «Шульган-Таш» (среднее значение, ошибка средней ($M \pm m$), коэффициент вариации (CV , %))

Цено-попу-ляция, номер	Высота побега, см	Длина соцветия, см	Число цветков, шт.	Число листьев, шт.	Длина 2-го снизу листа, см	Ширина 2-го снизу листа, см	Диаметр стебля, см
ЦП 1	43,65±1,37 16,27	8,57±0,53 32,39	8,92±0,47 27,13	6,44±0,13 10,86	9,10±0,24 14,35	3,23±0,10 16,03	0,59±0,02 14,83
ЦП 2	36,78±1,16 17,25	9,34±0,48 28,29	9,09±0,55 33,29	5,54±0,11 10,72	7,97±0,21 14,50	2,65±0,09 19,56	0,49±0,01 15,15
ЦП 3	42,44±1,28 16,19	8,39±0,57 37,05	7,48±0,47 33,64	5,95±0,12 10,96	9,26±0,31 18,37	3,37±0,11 18,16	0,58±0,02 16,58

Результаты мониторинга свидетельствуют, что ценопопуляция 1, по сравнению с ценопопуляциями 2 и 3, находится в относительно благоприятных условиях обитания. Для устойчивого существования ценопопуляций *E. palustris* оптимальными являются умеренная температура и относительно высокая влажность воздуха, особенно в весенний период. Комфортными для *E. palustris* являются условия притенения.

10.6. Мониторинг состояния ценопопуляции *Cephalanthera rubra* на территории Башкирского заповедника

Cephalanthera rubra – крайне редкий вид среди входящих в состав флоры Башкирского государственного природного заповедника представителей сем. Orchidaceae и он представлен единственной ценопопуляцией. Ценопопуляция *C. rubra* сосредоточена на площади 20 м² в разнотравно-зеленомошном разреженном сосняке, на выбросах пород заброшенного хромитового рудника «Большой Башарт» (квартал 104, выдел 47) в непосредственной близости от границ заповедника.

Мониторинг состояния ценопопуляции *C. rubra* велся с 1986 по 2007 гг. [Жирнова, 1999, 2003; Ишбирдин и др., 2005; Ишмуратова и др. 2010]. Климатические характеристики на территории Башгосзаповедника представлены в табл. 10.22.

**Климатические характеристики на территории Башгосзаповедника
(1986–2007 гг.)**

Год	Климатические характеристики					
	среднесуточная температура, °С			осадки, мм		
	годовая	весна	лето	годовые	весна	лето
1986	-0,7	4,6	13	626	61	257
1989	1,3	4,4	15,8	712	106	201
1990	1,3	3,3	15	889	306	281
1991	0,7	4,5	17,2	371	30	46
1992	0	4,2	14,5	592	118	142
1993	0,5	4,2	14,9	755	115	233
1994	-1,1	5,6	14,5	632	143	289
1995	2,7	7,3	16,5	448	54	108
1997	1,1	4,4	15,4	655	172	214
1998	1,4	7,3	19,4	466	71	96
2000	0,8	2	16	594	106	214
2001	2,6	4,3	14,9	696	56	138
2002	1,4	4,4	16,6	703	191	128
2003	0,6	6,4	16,2	473	139	182
2004	1,2	5,7	16,9	640	201	126
2005	1,3	10,3	16,9	482	61	158
2006	1,5	5,2	15,6	545	171	188
2007	2,9	4,5	15,9	665	179	205

Исследованная Т.В. Жирновой [Жирнова, 2003; Ишбирдин и др., 2005] динамика популяционных характеристик представлена в табл. 10.23.

Максимальная численность популяции 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 30–32° С.

**Динамика численности и возрастной структуры
ценопопуляции *Cephalanthera rubra* (1986–2004 гг.)**

Год наблюдений	Общая численность, шт.	Число вегетативных побегов,		Число генеративных побегов,		Плотность, шт. /м ²	
		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	–	–

*Примечание – в скобках указано число генеративных побегов с плодами.

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 гг. [Жирнова, 2003].

Анализ зависимости численности от погодных условий за годы наблюдений показал, что существует прямая зависимость численности популяции от суммы осадков за весенне-летний период ($r=0.72$). Причем эта тенденция поддерживается как за счет увеличения доли прегенеративной фракции во влажные годы, так и за счет выхода растений после 1998 г. из периода вторичного покоя.

Расчеты *IVC* произведены для популяции *C. rubra* [Ишбирдин и др., 2005] по данным семи лет (1994, 1995, 1997, 2000, 2001, 2003, 2004 гг.), в которые получены наиболее полные биоморфологические характеристики особей (табл. 10.24).

Характеристики жизненности и виталитетного типа ценопопуляции *Cephalanthera rubra* по годам наблюдений

Годы наблюдений	Доля генеративных особей по классам виталитета (%)			Q	$I_0 = \frac{Q}{(a+b)/2c}$	IVC	Виталитетный тип ценопопуляции
	a	b	c				
1997	12,5	53,1	34,4	32,6	0,83	0,91	Депрессивная
2001	17,6	47,1	35,3	32,4	0,92	0,92	Депрессивная
1995	13,0	52,2	34,8	32,6	0,78	0,92	Депрессивная
2004	25,9	48,1	25,9	37,0	1,43	0,99	Процветающая
2003	21,1	47,4	31,6	34,3	1,08	1,01	Процветающая
1994	43,5	26,1	30,4	34,8	0,94	1,05	Процветающая
2000	46,7	33,3	20,0	40,0	2,00	1,19	Процветающая

Учитывали признаки (число листьев, длина и ширина второго листа, высота растения, число бутонов), показавшие тенденцию увеличения параметров с увеличением ключевого признака виталитета особи – длины соцветия, который установлен нами (см. далее) в структуре изменчивости морфологических признаков как эколого-биологический системный индикатор.

Наиболее благоприятным для роста растений оказался 2000 г., поскольку в этом году IVC демонстрирует самый высокий показатель ($IVC=1,19$).

Неблагоприятными были 1997, 1995 и 2001 годы (IVC , соответственно, 0,91, 0,92 и 0,92) (табл. 10.23, 10.24). Размерная пластичность для этого ряда лет составила 1.31, что соответствует пределам размерной пластичности для многолетних травянистых растений [Ишбирдин, Ишмурагова, 2004 а].

Установлена зависимость жизненности ценопопуляций (IVC) от среднегодового количества осадков (рис. 10.10, табл. 10.24). Выявлено, что оптимальным для реализации ростовых потенциалов растений был средневлажный 2000 год. Условия как крайне влажных, так и сухих лет неблагоприятно сказались на росте растений.

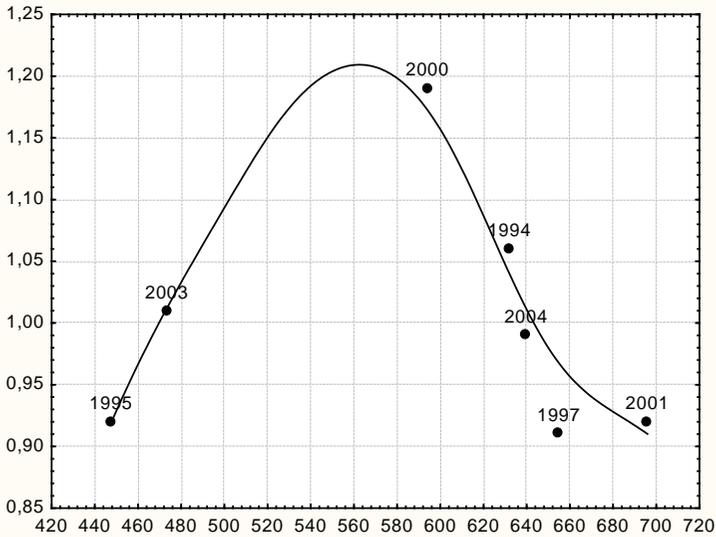


Рис. 10.10. Зависимость виталитета ценопопуляции (IVC) *Cephalanthera rubra* от среднегодового количества осадков

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

Среднесуточные температуры фенологической весны – периода активного роста растений – также являются одним из определяющих виталитет ценопопуляции факторов ($r=0.58$). Наиболее благоприятным для реализации ростовых процессов оказался 2000 г. с прохладной весной, а 1995 год с аномально ранней и теплой весной – одним из наиболее неблагоприятных для роста.

Нами [Ишбирдин, Ишмуратова, 2004 б] для оценки виталитета особи использован описанный выше (гл. 10) метод оценки виталитета ценопопуляции (IVC). Индекс виталитета особи рассчитывали усреднением нормированных значений всех оцениваемых признаков растений по средним для всей выборки особей по семи годам наблюдений. Выборка составила 156 особей. Минимальное значение индекса – 0,54, максимальное – 1,68.

Ранжированный по индексу ряд особей разбит на три класса – *a* (высокий виталитет), *b* (средний) и *c* (низкий). Установка границ

класса b по рекомендациям Ю.А. Злобина [1989] в пределах доверительных границ среднего значения сильно сузил объем среднего класса для всей выборки (74 a :18 b :64 c) и в результате по отдельным годам объем среднего класса сузился до одной особи. В силу этого, классы виталитета установлены пропорциональным делением интервала $x \pm 1.96 \sigma$ (для уровня значимости 0,05). При этом были получены следующие объемы классов виталитета – 48 a :70 b :38 c . Только 6 особей в разные годы получили оценку виталитета, выходящую за пределы интервала класса a .

Оценка виталитетного типа ценопопуляций в разные годы наблюдений проведена с использованием критерия Q [Злобин, 1989]. Им выделяются три типа ценопопуляций, соответствующие следующим условиям:

1. $Q=1/2(a+b) > c$ – процветающие ценопопуляции;
2. $Q=1/2(a+b) = c$ – равновесные ценопопуляции;
3. $Q=1/2(a+b) < c$ – депрессивные ценопопуляции.

Для оценки степени процветания или депрессивности ценопопуляции предложено использовать отношение $I_0=(a+b)/2c$ (или, учитывая, что c может быть равно нулю, $I_0=(a+b)/2c+1$). В этом случае значения больше единицы будут соответствовать процветающему состоянию, меньше – депрессивному, а степень отклонения от 1, соответствующей равновесному состоянию, будет отражать степень процветания или депрессии. В табл. 10.24 приведены характеристики, отражающие виталитетный тип и жизненность ценопопуляций по годам.

Можно видеть, что в целом минимальным значениям виталитета ценопопуляции соответствуют максимально выраженные депрессивные состояния, а максимальному виталитету – максимальная выраженность процветания ($r^2=0.75$).

Величины отношения $(a+b)/2c$ (т. е. степень процветания) отрицательно коррелируют с долей особей класса c ($r=-0,97$). Виталитет ценопопуляции положительно коррелирует с долей особей класса a и отрицательно с долей особей класса c ($r=0,92$ и $r=-0,91$, соответственно).

Эколого-ценотическая стратегия вида оценена как стресс-толерантно-рудеральная (SR) по системе Раменского-Грайма [Ишбирдин и др., 2005]. 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 (пациент). Это проявляется в отмеченной миниатюризации растений со стабилизацией признаков вегетативной сферы и перераспределением усилий от развития генеративной сферы на поддержание вегетативной сферы. Экологическая и фитоценологическая патиентность проявляется в экологической специализации (олиготроф, кальцефил) и в уходе от конкуренции через выбор местообитаний с разреженным растительным покровом. Показано [Татаренко, Вахрамеева, 1999; Фардеева, Исламова, 2004], что при неблагоприятных условиях, в том числе при затенении, растения переходят в состояние вынужденного покоя. Описаны случаи [Фардеева, 1997; Жирнова, 2003] ухода растений *C. rubra* в состояние вторичного покоя. Длительность пребывания в состоянии вторичного покоя может достигать 10 [Фардеева, 1997] и более лет.

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 не отмечена. По всей видимости, причиной этому является нахождение наблюдаемой популяции на краю географического ареала и, как результат, смещение как экологических, так и стратегических характеристик вида.

Для *C. rubra* установлена стрессово-защитная онтогенетическая стратегия (рис. 10.11).

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) исчерпываются возможности адаптивного морфогенеза, что приводит к морфологической дезинтеграции – и выражается в падении уровня детерминации ($R^2_m = 0,24$).

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

В целом, оценивая состояние и перспективы сохранения ценопопуляции *C. rubra* на территории Башкирского заповедника, можно заключить, что она находится в состоянии динамического равновесия. Флуктуациям подвержены как популяционные характеристики – численность, плотность, соотношение возрастных групп, жизнённость, так и организменных характеристик – изменчивость отдельных органов, виталитет особей. Для устойчивого существования в условиях флуктуаций условий среды (усиливающихся на краю географического ареала) вид выработал комбинированный стресс-толерантно-рудеральный тип стратегии.

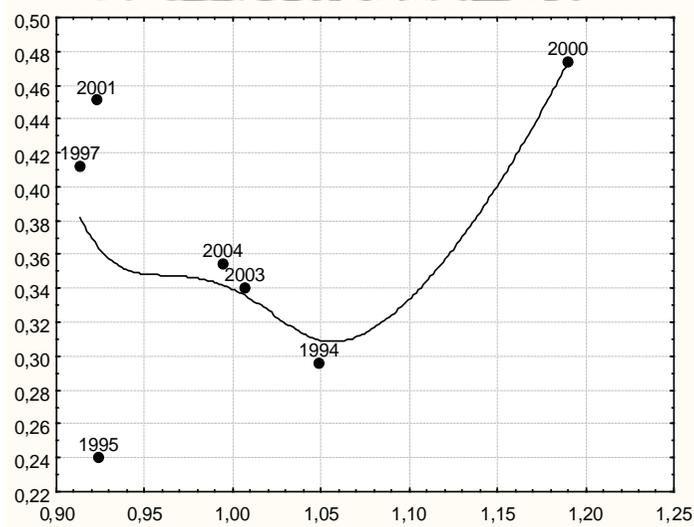


Рис. 10.11. Тренд онтогенетической стратегии *Cephalanthera rubra*

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

Ю.А. Злобин [1989] различает онтогенетические тактики структурных частей растения и растения в целом в процессе развития, а также тактики, реализуемые в зависимости от положения ценопопуляции на экологическом градиенте. Характер изменения морфологических параметров оценивается по изменению уровня их варьирования (в онтогенезе или на экоклинe), оцениваемого по коэффициенту вариации. Всего им выделяются четыре возможных варианта онтогенетических тактик: тактика стабилизации (варьирование признака стабилизированно), тактика конвергенции (уровень варьирования падает), тактика дивергенции (уровень варьирования возрастает) и тактика неопределенной изменчивости (неопределенные изменения уровня варьирования параметра). К проявлениям онтогенетических тактик можно отнести также соотношения изменчивости и пластичности признака.

Изменение уровня варьирования признака оценивалось нами [Ишбирдин и др., 2005] на градиенте (экоклинe), устанавливаемом по *IVC*. Координация индекса по годам наблюдений от максимального до минимального значения составила ряд ухудшения условий ро-

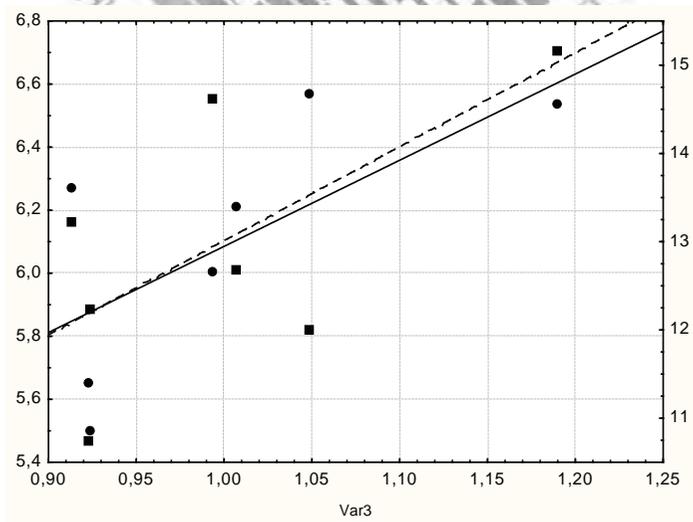


Рис. 10.12. Зависимость среднего числа листьев *Cephalanthera rubra* (шт., левая ось – \circ , сплошная линия) и изменчивости признака (*CV*, правая ось – \square , пунктирная линия) от условий роста

ста растений. В этом ряду мы отмечаем два варианта онтогенетических тактик: конвергентную – для числа листьев, длины и ширины второго листа; и дивергентную – для высоты побега, длины соцветия и числа бутонов.

Оценка соотношения показателей изменчивости и пластичности растений *C. rubra* позволяет сделать вывод о том, что происходит возрастание диапазона изменчивости признаков с увеличением их средних значений для признаков с конвергентной онтогенетической тактикой и затухание диапазона изменчивости для признаков с дивергентной онтогенетической тактикой (рис. 10.12, 10.13).

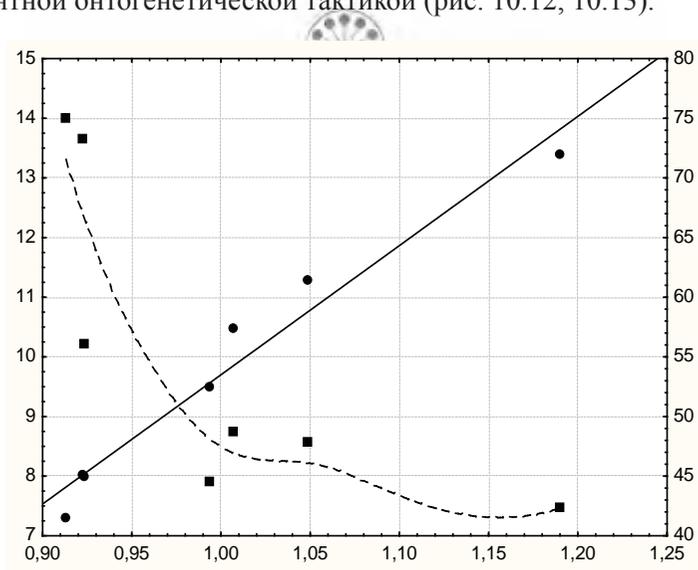


Рис. 10.13. Зависимость высоты соцветия *Cephalanthera rubra* (см, левая ось – ●, сплошная линия) и изменчивости признака (CV, правая ось – □, пунктирная линия) от условий роста

Результатом выявленных онтогенетических тактик в условиях нарастания стресса является общая миниатюризация растений со стабилизацией признаков вегетативной сферы (число листьев, длина и ширина листа) и реактивностью (дестабилизацией) параметров генеративной сферы. В благоприятных условиях наблюдается увеличение и стабилизация параметров, определяющих успех семенного размножения (длина соцветия, число бутонов).

В структуре изменчивости морфологических признаков *C. rubra* выявлена индикаторная роль следующих признаков: высоты побега, числа листьев, длины и ширины второго листа, длины соцветия и числа бутонов (рис. 10.14).

По соотношению общей (коэффициент вариации признака) и согласованной (коэффициент детерминации признака) изменчивости в соответствии с классификацией Н.С. Ростовской [2002] выделяются следующие группы индикаторных признаков:

– генетические (таксономические) индикаторы, обладающие относительно низкой общей и согласованной изменчивостью. Генетические индикаторы обладают относительной автономностью и мало зависят от влияния внешних условий;

– биологические индикаторы, имеющие высокую согласованную изменчивость при низкой общей изменчивости признаков. Эти признаки также в небольшой степени зависят от условий среды и, обладая высокой согласованной изменчивостью, определяют морфологический образ («узнаваемость») растений;

– эколого-биологические индикаторы – это сильно варьирующие признаки с высоким уровнем детерминированности. Эколого-биологические индикаторы в своей общей изменчивости зависят от условий среды и при этом, определяя корреляционную структуру организма, влекут за собой согласованные изменения всей морфологической системы растительного организма, проявляясь как индикаторы системной адаптивной изменчивости организмов;

– экологические индикаторы, обладают высокой общей и низкой согласованной изменчивостью признаков. Изменчивость этих признаков определяется преимущественно влиянием внешних факторов.

В структуре изменчивости морфологических признаков *C. rubra* условно можно выделить три группы признаков. Генетическим (таксономическим) индикатором, обладающим относительно низкой общей и согласованной изменчивостью, является один признак – число листьев. Биологическими индикаторами, обладающими относительно низкой общей и высокой согласованной изменчивостью, являются следующие признаки – высота побега, длина и ширина второго листа. Эколого-биологическими системными индикаторами с высокой общей и согласованной изменчивостью являются такие признаки, как число бутонов и длина побега. Среди изученных признаков экологических индикаторов с высокой общей и низкой согласованной изменчивостью не обнаружено.

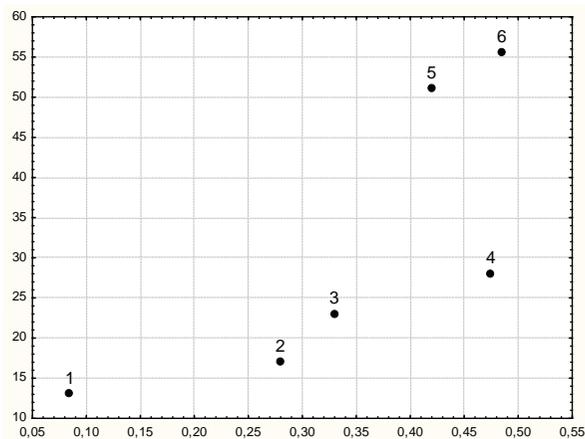


Рис. 10.14. Структура изменчивости морфологических признаков *Cephalanthera rubra*

Примечание: по оси абсцисс – согласованная изменчивость, R^2_{ch} , по оси ординат – общая изменчивость, CV, %. Признаки: 1 – число листьев, 2 – длина второго листа, 3 – ширина второго листа, 4 – высота побега, 5 – число бутонов, 6 – длина соцветия.

Пластичность признаков оценивали сопоставлением средних значений признаков по годам наблюдений – как отношение амплитуды пластичности к коэффициенту свободного развития (максимальному значению признака в условиях оптимума): $I_p = (A - B) / A$, где I_p – индекс фитоценологической пластичности (Злобин, 1989), A и B – максимальное и минимальное среднее значение признака по годам наблюдения.

По возрастанию пластичности признаки составили ряд: число листьев (0,16) – длина второго листа (0,18) – ширина второго листа (0,20) – число бутонов (0,26) – высота побега (0,35) – длина соцветия (0,46). Этот ряд совпадает в целом с рядом возрастания средних значений коэффициентов детерминации признаков (R^2_{ch}).

Таким образом, число бутонов и длину соцветия (в большей степени) можно рассматривать как ключевые признаки в оценке состояния растений *C. rubra*. Индекс виталитета ценопопуляции (IVC) также сильнее всего детерминирован средней длиной соцветия ($r^2=0.96$).

Итак, на территориях двух заповедников РБ на протяжении более 30 лет в разные годы проведены долгосрочные мониторинговые

исследования состояния ценопопуляций *Cephalanthera rubra*, в Башкирском заповеднике с 1986 по 2004 гг., в Южно-Уральском заповеднике с 2005 по 2019 гг. Это позволило нам собрать уникальный материал, обработать и интерпретировать его.

Исследованные ценопопуляции *Cephalanthera rubra* малочисленные. Каждая из них сформировалась в своем фитоценоотическом 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-ценоотической 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* определение «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 тактика 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 сообществах.

Глава 11

Изучение стратегий жизни видов

Задача сохранения популяций редких видов растений должна решаться на основе познания биологии, экологии и, что особенно важно, стратегий жизни вида. Стратегия жизни, понимаемая как комплекс эволюционно возникших адаптаций к флуктуационным и направленным изменениям абиотических и биотических условий, формируется в результате оптимизации длительности онтогенеза, способов и темпов размножения, аллокации и времени сохранения биомассы, индивидуального роста и развития и т. д. Как результирующий эволюционный эффект этого процесса можно рассматривать, во-первых, возникновение различных стратегий жизненного цикла (однолетники, монокарпические и поликарпические травянистые многолетники, поликарпические древесные многолетники); во-вторых, возникновение различных типов эколого-фитоценологических стратегий (рудералы, стресс-толеранты экотопические, стресс-толеранты фитоценологические, конкуренты); в третьих, возникновение различных типов онтогенетических стратегий (стрессовая, защитная, стрессово-защитная, защитно-стрессовая) [Ишбирдин и др., 2005].

Эколого-ценологическая и онтогенетическая стратегии видов могут быть оценены при анализе реакции растений на эколого-ценологические воздействия в ценопопуляциях, как правило, по характеру изменения популяционно-онтогенетических реакций на экоклинe (ценоклинe) [Злобин, 1989; Ишбирдин, Ишмуратова, 2004 а, б]. Качественно новые сведения о стратегиях растений дают мониторинговые исследования отдельных популяций, позволяющие исследовать популяционные и онтогенетические реакции растений на фоне выровненной популяционно-генетической структуры.

11.1. Организменные и популяционные стратегии

Некоторые эколого-биологические характеристики растений с первичными типами стратегий: конкурентов, стресс-толерантов и рудералов, начиная с работ Ф. Грайма [Grime, 1979, 2001], проанализированы многими авторами [Миркин, 1983; Смирнова, 1987; Миркин и др., 1999; Куркин, 2002; Ишбирдин и др., 2005 и др.]. По их мнению, видов с вторичными стратегиями больше, чем видов с первичными стратегиями. В то же время не часто приводятся сведения, характеризующие эколого-биологические свойства видов со вторичными типами стратегий жизни.

Ф. Грайм выделяет четыре главных типа вторичных стратегий, которые эволюционировали в местообитаниях, испытывающих промежуточные интенсивности конкуренции, стресса и нарушения [Grime, 2001]. Это следующие типы:

1. *Конкурентно-рудеральный (CR)* – приспособлены к условиям, в которых слабое воздействие стресса и конкуренции ограничиваются нарушениями умеренной интенсивности.

2. *Стресс-толерантно-рудеральный (SR)* – приспособлены к слабонарушенным непродуктивным местообитаниям.

3. *Стресс-толерантно-конкурентный (CS)* – приспособлены к относительно ненарушенным условиям, испытывающие стресс умеренной интенсивности.

4. *CSR-стратегии* – приспособлены к местообитаниям, в которых уровень конкуренции ограничивается умеренной интенсивностью как стресса, так и нарушения.

Л.Б. Заугольнова с соавт. [1992] для оценки интегральных свойств редких видов: виолентности, пациентности и эксплерентности предлагают рассматривать их частные проявления – признаков организма и популяции. Нами [Суюндуков, 2014] при исследовании орхидей были предложены наиболее важные, на наш взгляд, эколого-биологические характеристики видов для определения типов стратегий их жизни (табл. 11.1).

Многие авторы [Заугольнова и др., 1992; Татаренко, Вахрамеева, 1999; Куликов, Филиппов, 2000; Блинова, 2009 и др.] отмечают выраженность пациентной, или стресс-толерантной жизненной стратегии у орхидных умеренной зоны России. И.В. Татаренко, М.Г. Вахрамеева [1999] считают, что наиболее выраженными у большинства ор-

хидных являются признаки пациентности, в меньшей мере эксплентности, еще реже – виолентности.

Таблица 11.1

Некоторые характеристики первичных типов стратегий жизни орхидей

№, п/п	Признаки	Конкурент	Стресс-толерант	Рудерал
1	Жизненные формы	преимущественно корневищные виды	корневищные виды и виды со стеблекорневыми тубероидами	преимущественно виды со стеблекорневыми тубероидами
2	Показатели репродуктивного успеха	меняются в зависимости от условий	низкие	высокие
3	Онтогенетическая стратегия	защитно-стрессовая	защитная	стрессовая
4	Онтогенетическая тактика морфологических признаков репродуктивной сферы	дивергентная, конвергентно-дивергентная	дивергентная, конвергентная, смешанные	конвергентная, дивергентно-конвергентная
5	Численность ценопопуляций	относительно высокая	низкая	относительно высокая
6	Онтогенетические спектры ценопопуляций	преимущественно полночленные, правосторонние	преимущественно неполночленные, правосторонние	полночленные, правосторонние и левосторонние
7	Способ самоподдержания ценопопуляций	преимущественно вегетативный	преимущественно вегетативный	семенной
8	Антропотолерантность	неустойчивые	неустойчивые	относительно устойчивые
9	Условия экотопа	богатые ресурсами, ненарушенные	бедные ресурсами, ненарушенные	богатые ресурсами, нарушенные

По данным D. Frank, S. Klotz [1990], многие из исследованных нами орхидей, произрастающих и в Центральной Европе, характеризуются смешанным CSR-типом стратегии. Лишь *Cypripedium calceolus* отнесен к конкурентам. Ниже приведем описание организменных и популяционных стратегий жизни некоторых исследованных нами видов.

11.1.1. Стратегии жизни некоторых видов сем. Orchidaceae на территории Башкирского заповедника

Виды рода *Cypripedium* Л.Б. Заугольнова с совт. [1992] относят к группе пациентов, для которых характерны длительный регенеративный период развития (до 15–25 лет), высокая степень стабильности популяций и слабое семенное возобновление.

Установлено [Набиуллин, 2008 а; Набиуллин, Ишмуратова, 2008], что исследованные виды рода *Cypripedium* проявляют черты фитоценологических пациентов. Произрастают виды в условиях от полутени до полусвета, при сомкнутости крон от 0,2 до 0,7. Виды встречаются в фитоценозах, где общее проективное покрытие травостоя составляет от 30 до 90 %, а в травяном ярусе доминируют такие конкурентные корневищные виды с высокой степенью вегетативной подвижности, как *Calamagrostis arundinacea*, *Brachypodium pinnatum*, *Aeogopodium podagraria* и т. д.

Виды рода *Cypripedium* на охраняемых и иных территориях Южного Урала, в силу своих биологических особенностей, не достигают положения доминанта, встречаясь в относительно небольшом числе или единичными экземплярами. Однако встречаются и довольно крупные ценопопуляции *C. guttatum*, например, ценопопуляция в сосново-березовом разнотравно-вейниковом лесу, насчитывающая 577 побегов с наибольшей плотностью размещения 129 побегов на 1 м² и отсутствием внутри клона других видов растений. При этом вид проявляет черты виолентности, поскольку, являясь корневищным видом, в течение длительного времени способен удерживать территорию и подавлять другие растения.

Показано [Михальчук, 1999], что в Белоруссии в Брестском Полесье *C. calceolus* может занимать в напочвенном покрове положение субдоминанта. Это явление наблюдается на фоне снятия межвидовых конкурентных отношений в сообществе, в результате выпадения дре-

востоя, когда при высокой концентрации ионов кальция происходит элиминация кальциефобных групп растений и разрежение травостоя.

На организменном уровне при нарастании стресса у растений *S. calceolus* происходит сначала усиление, а затем ослабление интегрированности морфологической структуры репродуктивного побега (чередование защитного и стрессового компонента в онтогенетической стратегии, рис. 11.1).

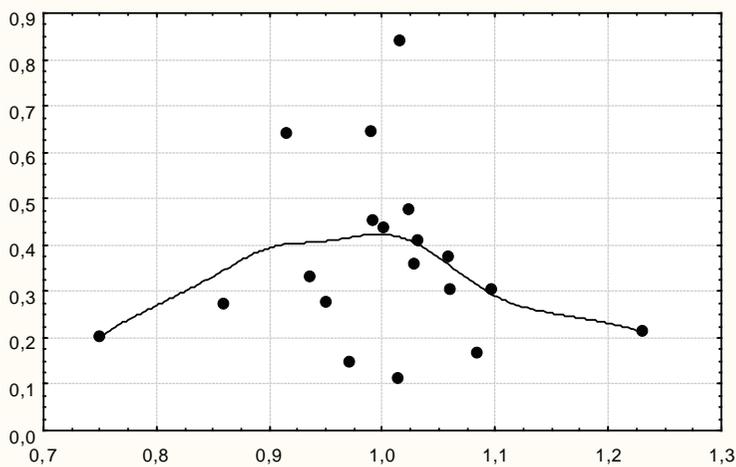


Рис. 11.1. Тренд онтогенетической стратегии *Sypripedium calceolus* на градиенте ухудшения условий роста

По оси ординат – коэффициент детерминации (R^2_m), по оси абсцисс – индекс виталитета (IVC)

При этом максимальные значения коэффициента детерминации признака наблюдаются в условиях умеренного стресса при среднем значении жизненности популяции, оцененной по размерному спектру особей. Такой тип онтогенетической стратегии соответствует конкурентной эколого-ценотической стратегии [Ишбирдин, Ишмуратова, 2004 а]. Конкурентная стратегия вида отмечается и другими исследователями [Frank, Klotz, 1990].

М.Б. Фардеева [1997] виды рода *Epipactis* характеризует как «ложные» или «фитоценотические» эксплеренты, они часто пребывают в покоем состоянии, либо продуцируют огромное число

семян и при ослаблении конкурентных отношений дают вспышку численности.

И.В. Татаренко и М.Г. Вахрамеева [1999] характеризуют *E. helleborine* как вид, имеющий черты двух типов стратегий: эксплерентности и виолентности. Эксплерентность обеспечивается образованием огромного числа семян с высокой степенью летучести, вегетативной подвижностью ряда жизненных форм, быстрым прохождением ранних стадий онтогенеза, широкой экологической амплитудой и способностью заселять нарушенные местообитания. Виолентность обеспечивается образованием крупных ценопопуляций и активным вегетативным размножением и разрастанием.

На исследованной нами территории в Республике Башкортостан *E. helleborine* произрастает в условиях, где сомкнутость крон составляет от 0,2 до 0,7. *Epipactis helleborine* – широко распространенный вид, встречается в фитоценозах, где общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса превышает 50 % и занимает подчиненное положение в фитоценозах. Особи встречаются единично или небольшими скоплениями с плотностью 1–6 экз./м² и длительное время могут удерживать занятую территорию. В этом проявляются черты фитоценотической патиентности *E. helleborine*.

Epipactis helleborine устойчив к антропогенному воздействию, выдерживает среднюю и сильную степень различных форм воздействия – рекреация, выпас, сенокосение, сохраняет при этом численность и соотношение возрастных групп в онтогенетических спектрах.

Известно [Ишмуратова и др., 2003], что вид часто встречается в городской черте и является урбанонейтралом, что является проявлением черт эксплерентности. Черты эксплерентности *E. helleborine* проявляются и в высоком проценте завязывания плодов (31,4–78,0 %) и встречаемости в нарушенных и вторичных ценозах. Вид обитает в относительно широких амплитудах экологических факторов.

Epipactis helleborine на охраняемых и иных исследованных нами территориях крупных популяций не образует, встречается спорадически и обладает высокой изменчивостью морфологических признаков вегетативных и репродуктивных органов.

На рис. 11.2 представлен тренд онтогенетической стратегии *E. helleborine* на градиенте ухудшения условий роста.

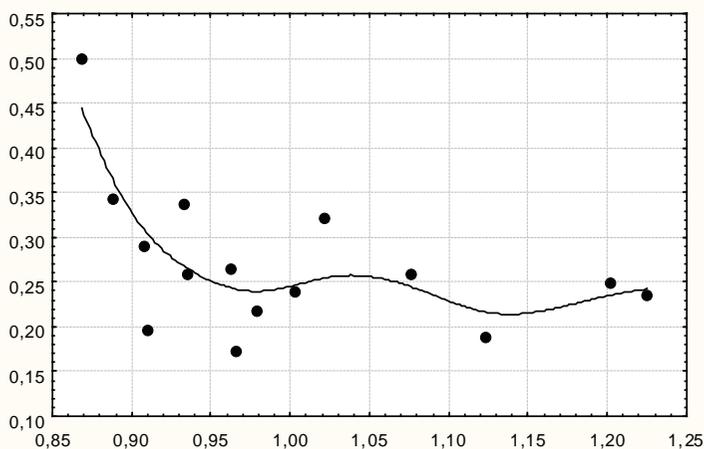


Рис. 11.2. Тренд онтогенетической стратегии *Epipactis helleborine* на градиенте ухудшения условий роста

По оси ординат – коэффициент детерминации (R_m^2), по оси абсцисс – индекс виталитета (IVC)

В тренде онтогенетической стратегии *E. helleborine* выражена защитная компонента, что является проявлением эксплерентности вида. С ухудшением условий роста происходит усиление интеграции морфологической структуры растений. Именно такая стратегия усиления защитных механизмов в условиях крайнего стресса позволяет данному виду расти в широких пределах экологических условий и в том числе в условиях сильного антропогенного пресса. Защитная онтогенетическая стратегия обеспечивает и возможности экспансии вида на территории за пределами исходного ареала. Известно, что *E. helleborine* в Северной Америке распространяется по вторичным лесным и придорожным ценозам как заносный вид. В европейской части ареала вид оценивается как CSR-стратег [Frank, Klotz, 1990].

Epipactis atrorubens – редкий вид, включен в Красную книгу Республики Башкортостан [2011]. Единичные популяции вида обнаружены на отвалах старого хромитового рудника на территории БГПЗ. Вид не обладает конкурентоспособностью и проявляет черты экологической патиентности. На отвалах рудника, в условиях ослабления межвидовых конкурентных отношений, *E. atrorubens* образует

многочисленную популяцию. В европейской части ареала вид также оценивается как *CSR*-стратег [Frank, Klotz, 1990].

Таким образом, для видов рода *Epipactis* на исследованной территории, в зависимости от условий обитания, характерно проявление смешанного типа стратегии: фитоценотической и экотопической пациентности и некоторых черт эксплерентности.

Platanthera bifolia относится к растениям, сочетающим свойства эксплерентов и ценоценологических пациентов [Заугольнова и др., 1992]. Отмечается, что для этих видов характерна высокая степень динамичности прегенеративного периода в связи с флуктуациями возобновления, огромное число образующихся семян и низкая их реализация.

Свойства эксплерентности вида, кроме перечисленных, выражаются в способности его заселять нарушенные местообитания. Самая

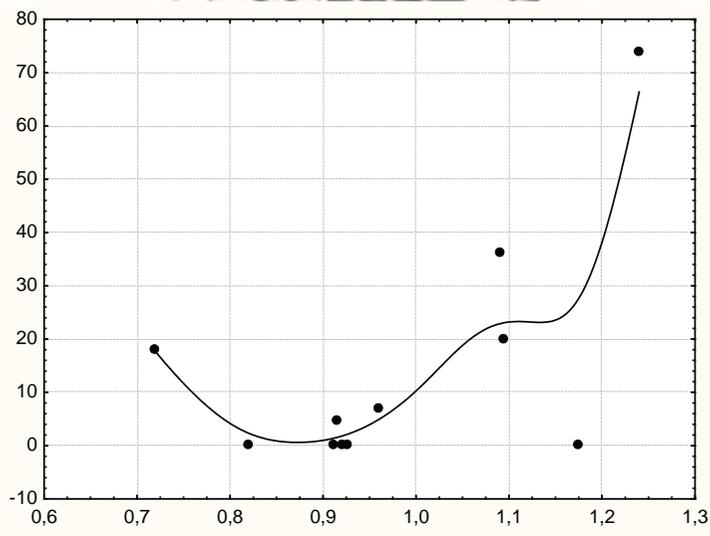


Рис. 11.3. Тренд онтогенетической стратегии *Platanthera bifolia* в ряду ухудшения экологических условий

По оси ординат – индекс морфологической интеграции (I , %), по оси абсцисс – индекс виталитета ценопопуляций по размерному спектру особей (IVC)

высокая плотность ценопопуляций *P. bifolia* (45 экз./м²) в условиях Башкирского заповедника отмечена на обочине дороги.

Ценотическая пациентность выражается в том, что вид в растительных сообществах не выступает ни доминантом, ни субдоминантом. В сообществах, в которых обитает *P. bifolia*, общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса колеблется в широких пределах – от 30 до 95 %.

По системе Раменского-Грайма, *P. bifolia* характеризуется смешанным стресс-толерантно-рудеральным (*SR*) типом стратегии. Виолентная составляющая стратегии вида, отмеченная в европейской части ареала [Frank, Klotz, 1990], в условиях Южного Урала не выражена.

На рисунке 11.3 представлен тренд онтогенетической стратегии *P. bifolia*.

Выявлено, что при ухудшении условий роста морфологическая интеграция особей *P. bifolia* снижается, т.е. происходит дезинтеграция морфологических параметров. При дальнейшем усилении стресса проявляется защитная компонента в онтогенетической стратегии, что выражается в повышении индекса морфологической интеграции.

В онтогенетической стратегии *P. bifolia*, как и у *C. rubra*, характерно сочетание стрессовой и защитной компонент. Такой тип онтогенетической стратегии соответствует стресс-толерантной эколого-ценотической стратегии.

Таким образом, в целом в стратегии жизни всем исследованным видам свойственны черты пациентности. Виды рода *Cypripedium* являются стресс-толерантами и проявляют стрессовую (*C. guttatum*) и защитно-стрессовую (*C. calceolus*) компоненты в стратегии жизни. *Epipactis helleborine* обладает смешанным типом стратегии жизни (*SR*) и проявляет черты пациентности и эксплерентности, что позволяет виду обитать в относительно широких эколого-ценотических условиях и устойчиво существовать в условиях умеренного и даже сильного антропогенного пресса. Для *Platanthera bifolia* также характерно проявление смешанного типа жизненной стратегии (*SR*).

Ответные реакции исследованных видов на антропогенные воздействия различны и зависят от особенностей биологии видов, способа размножения, жизненной формы и типа жизненной стратегии.

11.1.2. Стратегии жизни некоторых видов сем. Orchidaceae на территории Южно-Уральского заповедника

На территории ЮУГПЗ для *Neottianthe cucullata* выделена защитно-стрессово-защитная онтогенетическая стратегия, т. е. с начала с усилением стресса повышается интеграция морфологических признаков, затем незначительно снижается, а в дальнейшем вновь повышается (рис. 11.4). Минимальные значения наблюдаются в неблагоприятные годы, в которые коэффициент детерминации (R^2m) снижается до 0,20, затем несколько увеличивается ($R^2m=0,23-0,32$).

Высокое значение коэффициента детерминации отмечается в благоприятные (2005, 2015, 2016) годы ($R^2m=0,39-0,43$) при среднем значении жизненности популяции. Выявлено, что на показатели коэффициента детерминации и жизненности популяций влияют погодно-климатические условия.

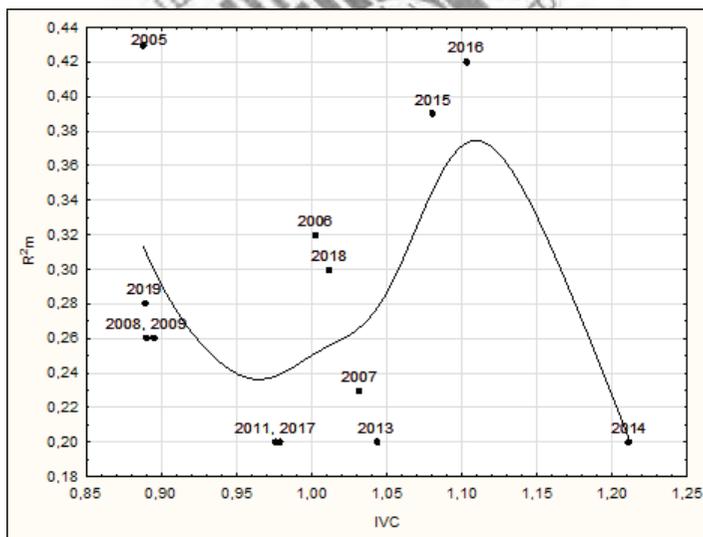


Рис. 11.4. Тренд онтогенетической стратегии *Neottianthe cucullata*, выявленный при мониторинге на территории ЮУГПЗ

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

Для *G. conopsea* на территории РБ выявлена стрессовая онтогенетическая стратегия [Суюндуков, 2014].

На охраняемой территории Южно-Уральского заповедника для *G. conopsea* нами описана стрессово-защитная онтогенетическая стратегия (рис. 11.5). При возрастании стресса сначала происходит снижение координированности развития морфологических признаков, затем – повышение. Максимальные значения коэффициента детерминации зафиксированы в 2017 и 2018 гг. ($R^2_m=0,20-0,22$), при среднем и высоком значении жизненности популяций.

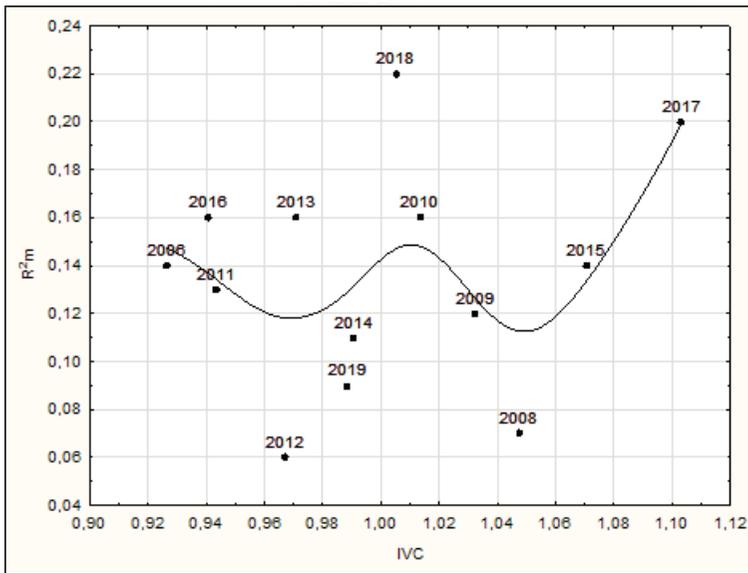


Рис. 11.5. Тренд онтогенетической стратегии *Gymnadenia conopsea*, выявленный при мониторинге на территории ЮУГПЗ

По оси ординат – коэффициент детерминации (R^2_m), по оси абсцисс – индекс виталитета (IVC)

В целом, изученные ценопопуляции *G. conopsea* на территории заповедника находятся в удовлетворительном состоянии.

Для *Orchis mascula* на территории ЮУГПЗ выявлена защитно-стрессовая онтогенетическая стратегия (рис. 11.6), с усилением

стресса происходит увеличение, а затем уменьшение координации развития растений. Самый низкий коэффициент детерминации наблюдается в неблагоприятные годы ($R^2_m=0,11-0,16$), отрицательно воздействовала на состояние особей летняя засуха 2007 и 2010 гг. на последующие 2008 и 2011 гг. соответственно. Усиление координированности развития растений происходило в благоприятные годы (2007, 2009) со средним и высоким уровнями жизненности особей в ценопопуляциях.

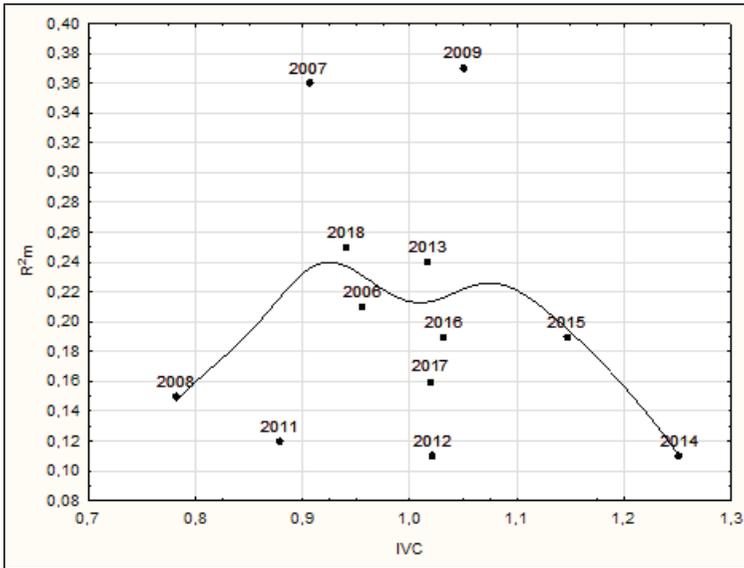


Рис. 11.6. Тренд онтогенетической стратегии *Orchis mascula*, выявленный при мониторинге на территории ЮУГППЗ

По оси ординат – коэффициент детерминации (R^2_m), по оси абсцисс – индекс виталитета (IVC)

Orchis mascula на территории заповедника находится в удовлетворительном состоянии, лишь в отдельные годы наблюдается низкий коэффициент детерминации и жизненности. На состояние популяций этого вида в заповеднике влияют погодные-климатические условия.

11.2. Репродуктивные стратегии некоторых видов сем. Orchidaceae

Данные о семенной продуктивности как важнейшего показателя репродуктивного успеха вида используются и при определении его жизненной стратегии, которая своеобразно проявляется в разных частях ареала и в разных условиях обитания популяции. В течение ряда лет нами исследованы репродуктивные стратегии и семенная продуктивность орхидных флоры РБ [Кривошеев, 2012; Кривошеев и др., 2014; Ишмуратова и др., 2019 а, б и др.].

Семенная продуктивность некоторых видов сем. Orchidaceae флоры РБ, в т. ч. обитающих и на территориях ООПТ, представлена в табл. 11.2.

Таблица 11.2

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	384450	> 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	> 10 млн.
<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.

Глава 11

Вид	Локалитет, тип местообитания ЦП	УРСП плода (min-max), шт.	Доля полноценных семян в выборке 1000 шт., %	РСП особи, шт.	РСП ЦП, шт.
<i>Epipactis helleborine</i>	предгорья хребта Ирандык, березовое редколесье	2212±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-Тау, смешанный лес	5 076±573,1 (2 341–7 811)	83,3	4 228	> 120 тыс.
<i>C. macranthos</i>	предгорья хребта Урал-Тау, смешанный лес	9795±862,1 (2 308–13 236)	100,0	9 795	> 285 тыс.
<i>C. guttatum</i>	предгорья хребта Урал-Тау, смешанный лес	7728±778,2 (3 904–11 154)	68,0	5 255	> 250 тыс.
<i>H. monorchis</i>	предгорья хребта Куркак, низинное осоковое болото	581±57,5 (190–702)	72,2	3 380	> 130 тыс.

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 плодообразования, семенной продуктивности), которые также подвержены значительным флюктуациям как в пространстве, так и во времени. Корневищные виды дифференцированы на 2 группы по способам самоподдержания ценопопуляций.

Короткорневищные 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» бесполовый тип размножения. Также число таксонов потенциальных опылителей у обеих этих групп очень небольшое, иногда представленное лишь одной экологической группой насекомых [Суяндукров, Кривошеев, 2014; Кривошеев и др., 2015].

В ряде случаев между половым и бесполом способами размножения (для жизненных форм, у которых в онтогенезе они присутствуют) наблюдается обратное пропорциональное соотношение, получившее название *трейд-офф*.

Исходя из способов размножения растений, выделяют 5 наиболее распространенных типов самоподдержания популяций растений [Жукова, 1995]:

1. Самоподдержание осуществляется исключительно семенным путем (одно- и малолетние монокарпики; многолетние стержневые монокарпики, олиго- и поликарпические непартикулирующие травы и полукустарнички).

2. Самоподдержание осуществляется преимущественно семенным путем, отчасти вегетативным (на последних этапах полного онтогенеза может быть старческая партикуляция без омоложения клонистов) (стержнекорневые, каудексовые стержнекорневые, плотнодерновинные, рыхлодерновинные, кистекарневые, некоторые короткокорневищные, некоторые луковичные и клубнелуковичные поликарпические травы).

3. Самоподдержание осуществляется семенным и вегетативным путем с омоложением в разной степени (короткокорневищные, дерновинно-корневищные, дерновинно-столонообразующие, длиннокорневищные поликарпические травы).

4. Самоподдержание исключительно вегетативным путем (виды различных биоморф на различных этапах онтогенеза; виды различных биоморф в различные периоды жизни ценопопуляций; виды, способные к живорождению).

Для растений, относящихся ко 2, 3 и 4 типам самоподдержания популяций, возможно проявление поливариантности способов

размножения в различных эколого-ценотических условиях или на фоне антропогенного стресса.

Для растений, самоподдержание популяций которых осуществляется 1, 2 и 3 типами, важным является учет показателей репродукции растений – число сформировавшихся соцветий, цветков, плодов и семян.

У растений, относящихся ко 2 и 3 типам самоподдержания популяций, необходимо учитывать долю особей в возрастных спектрах ценопопуляций, возникших в результате полового и бесполого размножения.

Устойчивое существование популяций растений связано со способностями их возобновления. У каждой ценопопуляции конкретного вида растений в определенных условиях складываются свои репродуктивные стратегии. Самоподдержание популяции растений связано со многими аспектами. Эндогенные факторы (жизненная форма, тип и способы размножения, стратегия жизни, возрастная, половая и виталитетная структура популяции, длительность онтогенеза, жизнеспособность, разнокачественность и покой семян и др.), связанные с особенностями биологии вида. Экзогенные факторы (эколого-фитоценотические, погодно-климатические условия, форма и степень антропогенного воздействия и др.) также оказывают воздействие на реализацию путей, обеспечивающих устойчивое существование ценопопуляции во времени и пространстве.

Любая популяция является биологически целостной единицей, способной длительно существовать в пространстве и во времени. Устойчивое существование популяции зависит от множества эндогенных и экзогенных факторов, среди которых – особенности онтогенеза, жизнеспособность особей, структура популяции, особенности размножения, природно-климатические, эколого-ценотические, антропогенные воздействия и др.

Способность популяции растений в определенном сообществе поддерживать свой гомеостаз реализуется через поливариантность развития особей и пластичность их жизненных и репродуктивных стратегий [Grime, 2001].

Глава 12

Вопросы охраны и прогноз состояния ценопопуляций редких видов на ООПТ

Оценить эффективность охраны редких и исчезающих видов на ООПТ возможно лишь при сравнительном исследовании состояния ценопопуляций этих видов на охраняемых и сопредельных территориях.

12.1. Оценка состояния ценопопуляций некоторых видов орхидных и эффективность охраны на территории Башкирского заповедника

К настоящему времени комплексная сравнительная оценка состояния ценопопуляций на территории Башкирского заповедника и сопредельных территориях проведена лишь для трех видов родов *Cypripedium* и *Epipactis*.

Оценка состояния исследованных популяций проведена по интегрированному показателю (SC) в трех градациях [Стратегия..., 2004, 2014; Ишмуратова, Ишбирдин, 2004]: 1 (средние баллы 1,00–1,67) – «вызывающая меньше всего беспокойства»; 2 (1,68–2,35) – «находящаяся в состоянии, близком к угрожаемому»; 3 (2,36–3,00) – «зависящая от сохранения».

Интегрированный показатель (SC) включал в себя организменные и популяционные характеристики исследованных популяций: численность и плотность особей, индивидуальная жизненность (жизненность ценопопуляций по размерному спектру особей, IVC), выраженность защитной стратегии на морфологическом уровне (уровень морфологической целостности особей, оцениваемый по коэффициенту детерминации, R^2_{ch}), степень антропогенного воздействия. Все показатели оценивались по трехбалльной системе: балл 1 соответствовал наилучшим, а балл 3 – наихудшим показателям оцениваемого параметра.

Расчет показателя состояния ценопопуляций *Cypripedium calceolus* на охраняемых и неохраняемых территориях представлен в табл. 12.1.

**Показатели природоохранной значимости
и состояния ценопопуляций *Cypripedium calceolus*
на территории БГПЗ и сопредельных территориях**

ЦП	Жизненность (IVC)	Морфологическая целостность, R^2_{ch}	Параметры оценки состояния					Средний балл	SC
			A	B	C	D	E		
ЦП 12*	1,25	0,46	3	2	1	2	0	1,6	1
ЦП 11*	1,07	0,65	1	1	2	1	0	1,0	1
ЦП 7*	1,02	0,64	2	1	2	1	0	1,2	1
ЦП 13*	0,93	0,84	3	2	2	1	0	1,6	1
ЦП 4*	1,11	0,28	2	3	1	3	0	1,8	2
ЦП 10*	1,07	0,44	3	2	2	3	0	2,0	2
ЦП 9*	1,04	0,11	3	1	2	3	0	1,8	2
ЦП 8*	1,04	0,41	3	3	2	2	0	2,0	2
ЦП 1*	0,99	0,57	3	3	2	2	0	2,0	2
ЦП 2*	0,99	0,21	3	3	2	3	0	2,2	2
ЦП 6*	0,97	0,33	3	3	2	3	0	2,2	2
ЦП 3*	0,93	0,27	3	3	2	3	0	2,2	2
ЦП 5*	0,92	0,15	1	3	2	3	0	1,8	2
ЦП 15	1,15	0,48	3	3	1	2	1	2,0	2
ЦП 20*	1,00	0,22	1	3	2	3	1	2,0	2
ЦП 14	0,95	0,38	3	2	2	2	1	2,0	2
ЦП 16	0,86	0,36	3	2	3	2	3	2,6	3
ЦП 18	0,74	0,31	3	2	3	3	3	2,8	3
ЦП 19	0,98	0,17	3	1	2	3	3	2,4	3
ЦП 17	0,97	0,31	2	3	2	3	2	2,4	3

Здесь и в табл. 12.2, 12.3: *A* – численность, *B* – плотность, *C* – индивидуальная жизненность (индекс виталитета, *IVC*), *D* – выраженность защитной стратегии (морфологическая целостность, R^2_{ch}), *E* – степень антропогенного воздействия: 1 – отсутствует, 2 – слабое, 3 – среднее и сильное. *SC*: 1 – «вызывающая меньше всего беспокойства», 2 – «находящаяся в состоянии, близком к угрожае-

тому», 3 – «зависящая от сохранения» (ценопопуляции расположены в порядке ухудшения состояния). * – ценопопуляции на территории заповедника.

Из 20 исследованных популяций *C. calceolus*, 13 (65 %) находятся на территории БГПЗ. Из них в состоянии «вызывающая меньше всего беспокойства» находятся 4 популяции (31 %), остальные 9 популяций – в состоянии «близком к угрожаемому». На неохранных территориях в состоянии «близком к угрожаемому» находятся 43 % ценопопуляций, в состоянии «зависящая от сохранения» – 57 % (4 ценопопуляции).

Оценка состояния ценопопуляций *Cyripedium guttatum* на охраняемых и неохранных территориях представлена в табл. 12.2.

Таблица 12.2

Показатели природоохранной значимости и состояния ценопопуляций *Cyripedium guttatum* на территории БГПЗ и иных территориях

ЦП	Жизненность (IVC)	Коэффициент детерминации	Параметры оценки состояния					Средний балл	SC
			A	B	C	D	E		
ЦП 15*	1,00	0,35	1	1	2	1	0	1,0	1
ЦП 4*	1,02	0,24	3	3	1	3	0	2,0	2
ЦП 1*	1,00	0,21	2	3	2	3	0	2,0	2
ЦП 5*	0,99	0,21	3	3	2	3	0	2,2	2
ЦП 3*	0,99	0,35	3	3	2	1	0	1,8	2
ЦП 6*	0,97	0,30	3	3	3	2	0	2,2	2
ЦП 14	1,01	0,20	3	3	2	3	0	2,2	2
ЦП 2	0,94	0,41	3	1	3	1	3	2,2	2
ЦП 11	1,08	0,41	3	3	1	1	3	2,2	2
ЦП 8	1,07	0,24	3	3	1	3	0	2,2	2
ЦП 10	1,02	0,43	3	3	1	1	3	2,2	2
ЦП 9	1,00	0,31	3	3	2	2	2	2,4	2
ЦП 12	0,89	0,23	3	2	3	3	2	2,6	3
ЦП 7	1,01	0,34	3	3	2	2	3	2,6	3
ЦП 13	1,01	0,18	3	3	2	3	2	2,6	3

Из 15 исследованных ценопопуляций *Cypripedium guttatum* 6 охраняются и находятся на территории БГПЗ. Из них в удовлетворительном состоянии «вызывающем меньше всего беспокойства» (балл 1) находится 1 ценопопуляция. Это – самая крупная и многочисленная ценопопуляция с высокой жизненностью особей. Остальные ценопопуляции *C. guttatum* на охраняемой территории находятся в состоянии, «близком к угрожаемому», их интегральный показатель состояния (SC) равен 2. В таком же состоянии на неохранных территориях находятся 6 ценопопуляций *C. guttatum*. Остальные 3 ценопопуляции на неохранных территориях находятся в состоянии «зависящем от сохранения».

Оценка состояния ценопопуляций *E. helleborine* на охраняемых и неохранных территориях представлена в табл. 12.3.

Таблица 12.3

Показатели природоохранной значимости и состояния ценопопуляций *Eripactis helleborine* на территории БГПЗ и иных территориях

Номер ЦП, локалитет	Жизненность (IVC)	Коэффициент детерминации	Параметры оценки состояния				Средний балл	SC*
			A	C	D	E		
ЦП 10*	1,00	0,24	2	2	2	0	1,5	1
ЦП 4*	0,99	0,40	3	2	1	0	1,5	1
ЦП 12*	0,95	0,34	3	2	1	0	1,5	1
ЦП 7	1,24	0,24	3	1	2	0	1,5	1
ЦП 3*	0,82	0,47	1	3	1	0	1,3	1
ЦП 13*	1,15	0,17	3	1	3	0	1,8	2
ЦП 14*	1,08	0,32	3	2	2	0	1,8	2
ЦП 15*	1,06	0,30	3	2	2	0	1,8	2
ЦП 11*	0,98	0,25	3	2	2	0	1,8	2
ЦП 2*	0,94	0,09	2	3	3	0	2,0	2
ЦП 1*	0,90	0,14	1	3	3	0	1,8	2
ЦП 5*	0,82	0,28	3	3	2	0	2,0	2
ЦП 9*	1,16	0,24	1	1	2	3	1,8	2
ЦП 8	0,99	0,23	2	2	2	2	2,0	2
ЦП 6	0,92	0,31	3	3	2	3	2,8	3

Из 15 исследованных ценопопуляций 12 находятся на охраняемой территории. Из ценопопуляций на территории заповедника в удовлетворительном состоянии – «вызывающие меньше всего беспокойства» – находятся 4 ценопопуляции, остальные – в состоянии «близком к угрожаемому». Ценопопуляции, обитающие на неохраемых территориях, находятся в различных состояниях, в т. ч. в состоянии «вызывающем меньше всего беспокойства» (ценопопуляция 7). Однако 2 (ценопопуляция 6 и ценопопуляция 8) из 3 исследованных популяций вида имеют наихудшие показатели состояния, в т. ч. «близкое к угрожаемому». И все-таки, несмотря на лучшее состояние вида на заповедной территории, главным фактором, определяющим состояние ценопопуляций *Epipactis helleborine* на охраняемых и неохраемых территориях, является характер биотопа. Вид проявляет относительную устойчивость к различным формам и степени антропогенного воздействия и не нуждается в специальных мерах охраны. Однако ранее было показано [Суюндуков, 2006], что, несмотря на широкое распространение *Epipactis helleborine*, он является уязвимым видом в силу своих биологических особенностей (малая численность, низкая экологическая валентность и стенобионтность, микосимбиотрофизм) может быть отнесен в группу «естественно редких видов, потенциально уязвимых в силу своих биологических особенностей» [Стратегия ..., 2004, 2014].

Таким образом, показано, что режим заповедования благоприятно сказывается на состоянии ценопопуляций орхидей, независимо от их устойчивости к нарушениям.

12.2. Прогноз состояния ценопопуляций редких видов на ООПТ

Известно [Вахрамеева и др. 2014; Ишмуратова и др., 2010, 2019 а; Суюндуков, 2014; Барлыбаева, 2016], что виды сем. Orchidaceae по-разному реагируют на разные формы антропогенного воздействия (сенокосение, вытаптывание, осушение, пожар и др.). Однако в естественных местах обитания несколько форм антропогенного воздействия (например, сенокосение, вытаптывание и выпас) одновременно воздействуют на ценопопуляции редких видов растений, в связи с чем очень сложно выделить и оценить влияние

одного фактора. Предложено [Зукопп и др., 1981] проводить оценку состояния сообществ по комплексному антропогенному воздействию, например, по показателям гемеробии.

Выявлено несколько форм антропогенного воздействия на экосистемы ООПТ: сенокосение и выпас скота, выборочно-санитарные рубки леса, очистка лесных насаждений от захламления, экскурсионно-туристическая деятельность, влияние авто- и железных дорог [Ишмурзина и др., 2013; Барлыбаева и др., 2018 б]. На примере *Gymnadenia conopsea* проведена сравнительная оценка динамики состояния ценопопуляции, расположенной рядом с населенным пунктом и испытывающей антропогенное воздействие (рекреация, сенокосение) и ценопопуляции, находящейся далеко от населенного пункта, в условиях отсутствия антропогенного влияния (табл. 12.4).

В результате в местах с отсутствием антропогенного влияния пролонгировано депрессивное состояние ценопопуляций с уходом растений во вторичный покой, вызванное неблагоприятными условиями 2007 и 2010 годов (экстремально сухое и жаркое лето). Причиной можно считать стрессирующее влияние ценоотического фактора – высокого проективного покрытия травостоя. По данным И.В. Суюндукова [2011, 2014], относительно устойчивые виды требуют нормирования степени и формы антропогенного воздействия. Следовательно, умеренное сенокосение для *Gymnadenia conopsea* оказывает положительное воздействие на состояние их ценопопуляций. При отсутствии сенокосения данный вид выпадает из состава растительных сообществ из-за низкой конкурентоспособности.

В местах произрастания *Gymnadenia conopsea* в ЮУГПЗ встречаются и другие виды, относящиеся к опушечно-луговой ценоотической группе – *Orchis mascula* и *Coeloglossum viride*. На состояние этих ценопопуляций отрицательно влияет полное отсутствие антропогенного воздействия, что на популяционном уровне выражается в постепенном уменьшении численности, плотности особей в ценопопуляциях и в отклонении соотношения возрастных спектров от базового за счет уменьшения доли прегенеративных особей. Например, в 2012 году численность особей *Coeloglossum viride* составляла 27 особей, с 2014 по 2017 гг. обнаружено всего по 3 генеративных особи. Высокое проективное покрытие травостоя отрицательно повлияло на показатели численности особей в ценопопуляции [Барлыбаева, Ишмуратова, 2017 б].

Таблица 12.4

**Мониторинг демографических характеристик ценопопуляций
Gymnadenia conopsea в Южно-Уральском заповеднике (2006–2017 гг.)**

Год	Численность, шт.	Возрастные группы, (j:im:v:g) %	Максимальная плотность, особей на 1 м ²
ЦП, находящаяся вблизи населенного пункта и подвергающаяся антропогенному воздействию			
2006	112	2,7;8,9;45,5;42,8	18
2007	0	0	0
2008	260	1,2;5,4;27,7;65,7	30
2009	220	4,0;8,1;27,3;60,5	24
2010	72	2,7;13,8;69,4;14	-
2011	43	0,9;3,5;3,4;37,2	5
2012	136	5,1;17,5;23,5;53,6	29
2013	39	0,5;1;17,9;76,9	5
2014	65	1,5;4,6;21,5;72,3	12
2015	752	2,5;9;84	17
2016	66	2,8;16;40	10
2017	373	0,5;2,4;27,3;69,7	11
ЦП, находящаяся вдалеке от населенного пункта и не подвергающаяся антропогенному воздействию			
2006	30	16,6;43,3;10;30	10
2007	0	0	0
2008	0	0	0
2009	51	11,7;13,6;60,7;14,6	25
2010	0	0	0
2011	0	0	0
2013	0	0	0
2014	0	0	0
2015	0	0	0
2016	0	0	0
2017	4	0;0;0;100	2

На территории БГПЗ на основе мониторинговых исследований ценопопуляций *D. acicularis* также показано [Верещак, Ишмуратова, 2009 а, б; Верещак, 2011], что устойчивое состояние ценопопуляций вида возможно только на фоне умеренного антропогенного воздействия (гл. 10). Умеренные антропогенные воздействия в виде вытаптывания приводят к снижению межвидовых конкурентных отношений в ценозах с *D. acicularis*. Влияние фактора конкурентных отношений между видами в фитоценозе на индивидуальные и популяционные характеристики *D. acicularis* определяются через значения общего проективного покрытия (ОПП). При повышении значений ОПП число репродуктивных побегов *D. acicularis* проявляют тенденцию возрастания, длина репродуктивных побегов, сумма междоузлий и цветков на репродуктивном побеге демонстрируют тенденцию к снижению, показатель средней плотности также снижается, что находит отражения и в изменении жизненной формы растения: появляется приземистая «подушковидная» форма с относительно короткими побегами.

На территории ЮУГПЗ *T. riparia* проявляет стрессово-защитную онтогенетическую стратегию жизни, относится к группе относительно устойчивых видов к антропогенному воздействию [Barlybayeva, Ishmuratova, 2020]. Для устойчивого состояния ценопопуляции рекомендована умеренная антропогенная нагрузка в виде сенокосения в местах произрастания вида (гл.10).

В ЮУГПЗ *Dactylorhiza fuchsii* встречается в лесных, луговых сообществах, а также во вторичных ценозах [Барлыбаева, Ишмуратова, 2017 а]. Исследованная нами ценопопуляция *Dactylorhiza fuchsii* произрастает на лесной дороге нейнтенсивного использования (табл. 12.5), отрицательного влияния антропогенного воздействия на состояние ценопопуляций нами не выявлено.

Установлено (табл. 12.5), что виды, относящиеся к лесной и опушечной ценофитическим группам на территории ЮУГПЗ, подвергаются антропогенному воздействию в виде сбора мха, грибов и ягод местными жителями, что отрицательно сказывается на жизнеспособности их ценопопуляций.

Эколого-фитоценотические и демографические характеристики ценопопуляций некоторых видов орхидей в Южно-Уральском заповеднике

Ценотическая группа	Виды	Численность, шт.	Плотность, (число побегов, на 1 кв. м.)	Возрастной спектр (j;im;v;g) % 	Местообитание	Форма и степень антропогенного воздействия	Ar *
Опушечно-луговая	<i>Gymnadenia conopsea</i> ЦП № 2	373	11	0,5;2,4;27,3;69,7	разнотравный луг	сенокосение, умеренный выпас скота	34,7
	<i>Gymnadenia conopsea</i> ЦП № 7	4	2	—	разнотравный луг	отсутствует	29,7
	<i>Orchis mascula</i>	141	12	41,8;24,1;24,1;9,9	манжетково-разнотравный луг с рябиновым редколесьем	отсутствует	23,2
	<i>Coeloglossum viride</i>	3	—	—	манжетково-разнотравный луг с рябиновым редколесьем	отсутствует	20,0
	<i>Epipactis atrorubens</i>	412	6	0;6,1;82,2;11,6	сухой смешанный сосново-березовый лес	отсутствует	26,2

Ценоотическая группа	Виды	Численность, шт.	Плотность, (число побегов, на 1 кв. м.)	Возрастной спектр ($j;im;v;g$) %	Место-обитание	Форма и степень антропогенного воздействия	Ar *
Лесная	<i>Neottianthe cucullata</i>	146	17	3,4;27,3;40,4;28,7	сосново-березовый зеленомошный лес	сбор ягод, грибов, мхов	19,3
	<i>Cyripedium calceolus</i>	201	25	0,9;5,4;22,3;71,1	сосново-березово-липовый лес с зеленомошно-разнотравным покровом	сбор ягод, грибов	19,1
	<i>C. guttatum</i>	134	–	0;12,6;82,0;5,2	темнохвойный лес	отсутствует	15,0
	<i>Listera ovata</i>	36	15	0;5,5;30,5;63,8	Заболоченный еловый лес	отсутствует	12,8
Опушечная	<i>Cephalanthera rubra</i>	39	7	0;5,1;51,2;43,5	сосново-березовый сухой лес	сбор ягод, грибов	20,7
Болотно-лесная	<i>Listera cordata</i>	116	8	9,4;34,4;45,6;10,3	березово-еловый лес	отсутствует	15,2
	<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	198	23	36,3;19,1;15,1;29,2	дорога неинтенсивного пользования	умеренное вытаптывание	26,5

Примечание: * Ar – показатель апофитизма растительных сообществ, %.

Epipactis helleborine, в отличие от видов рода *Cypripedium*, проявляет относительную устойчивость к различным формам антропогенного воздействия разной интенсивности и не нуждается в специальных мерах охраны. Показано [Набиуллин, 2008; Ишмуратова и др., 2010 и др.], что главным фактором, определяющим состояние ценопопуляций *Epipactis helleborine* на охраняемых и иных территориях, является характер биотопа (гл. 12.1) (табл. 12.6).

На территории трех заповедников РБ: БГПЗ, ЮУГПЗ, заповедника «Шульган-Таш» охраняются 25 таксонов орхидных [Суюндуков, Ишмуратова, 2012; Мулдашев и др., 2012; Барлыбаева, 2016; Барлыбаева, Ишмуратова, 2016; Ишмуратова и др., 2017 б и др.]. 13 видов орхидных не охвачены охраной на ООПТ высокого ранга (заповедники, национальные парки), причем все эти виды включены в Красную книгу РБ [2011].

Особое внимание из этой группы следует уделять 7 видам, включенным в Красную книгу РФ [2008]: *Cephalanthera longifolia* (категория редкости 3), *Cypripedium x ventricosum* (3), *Dactylorhiza russowii* (3), *Gymnadenia odoratissima* (1), *Liparis loeselii* (2), *Ophrys insectifera* (2), *Orchis militaris* (3). Большинство местонахождений отмеченных 13 видов в республике охраняются на ООПТ низкого ранга, в основном на территориях памятников природы, редко – в ботанических заказниках или природных парках [Красная книга РБ, 2011].

Таблица 12.6

Состояние ценопопуляций некоторых видов орхидных на охраняемой (БГПЗ) и сопредельных неохраняемых территориях

Состояние ценопопуляций	Число ценопопуляций	
	заповедная территория	сопредельные неохраняемые территории
<i>Cypripedium guttatum</i>		
Вызывающее меньше всего беспокойства	1	0
Близкое к угрожаемому	6	5
Зависящее от сохранения	0	8
<i>Cypripedium calceolus</i>		
Вызывающие меньше всего беспокойства	4	0
Близкое к угрожаемому	9	3

Состояние ценопопуляций	Число ценопопуляций	
	заповедная территория	сопредельные неохранные территории
Зависящее от сохранения	0	4
<i>Eupactis helleborine</i>		
Вызывающее меньше всего беспокойства	3	2
Близкое к угрожаемому	7	2
Зависящее от сохранения	0	1

Особо охраняемые природные территории РБ, в первую очередь, заповедники, национальные и природные парки выполняют важную, даже исключительную роль по охране редких видов в естественных условиях. На ООПТ, по сравнению с сопредельными неохранными территориями [Набиуллин, 2008; Ишмуратова и др., 2010, 2019 а; Барлыбаева и др., 2018 а, б], число местонахождений редких видов растений больше, состояние их ценопопуляций в целом лучше.

Заключение

Для прогнозирования состояния популяции растений к настоящему времени широкое распространение получил «*PVA-population viability analysis*» (*PVA*), который основан на изучении широкого спектра характеристик исследуемого вида [Morris et al., 1999; Gross, 2002; McCarthy et al., 2001; Brigham, Schwartz, 2003; Tews, 2004; Jacquemyn et al., 2007 и др.]. Многочисленные работы, проведенные нами, отечественными и зарубежными исследователями и направленные на оценку состояния популяций редких видов растений и перспектив их существования, свидетельствуют о том, что построение трендов дальнейшего их развития возможно лишь на основе долгосрочных мониторинговых исследований.

Наиболее эффективно сохранение редких видов *in situ* возможно на особо охраняемых природных территориях. Долгосрочные мониторинговые исследования редких видов растений, проводимые нами [Ишбирдин и др., 2005; Набиуллин, 2008 а; Ишмуратова и др., 2010, 2019 а, б; Верещак, 2011; Барлыбаева, 2016; Барлыбаева и др, 2018 и др.] в заповедниках РБ, направлены на оценку состояния ценопопуляций, выявление потенциала жизнеспособности и разработку мер охраны, в т. ч. за пределами охраняемых территорий. Набор исследуемых признаков для оценки состояния ценопопуляций на организменном и популяционном уровнях индивидуален для каждого вида.

На сегодняшний день по единой схеме, с применением единых подходов и методов, ведутся комплексные исследования редких и исчезающих видов флоры Республики Башкортостан на охраняемых и иных территориях. Итогом исследований популяций редких видов на ООПТ стало подтверждение их особого статуса, как растений нуждающихся в специализированной охране. Наиболее эффективной формой охраны исследованных видов является охрана на ООПТ.

Важным итогом мониторинговых исследований орхидей (как наиболее изученной группы растений) стало научное обоснование эффективности охраны редких видов на территориях заповедников.

Успешность сохранения видов зависит от выбора методов и способов охраны, с учетом принадлежности видов к определенным экологическим группам, жизненным формам, типам жизненных стратегий, фитоценотической приуроченности и степени антропоотолерантности, а также от формы и степени антропогенного воздействия.

Наиболее уязвимыми к антропогенным воздействиям являются виды с *S*-, *CS*- или *RS*-типами жизненных стратегий. Для этой группы видов любые антропогенные воздействия противопоказаны. В местах произрастания видов, относящихся к лесной, болотно-лесной и опушечной ценоотическим группам (среди орхидных это виды рода *Cypripedium* (башмачок) и *Listera* (тайник), *Cephalanthera rubra* (пыльцеголовник красный) и *Neottianthe cucullata* (неоттианта клобучковая)), необходимо снять все антропогенные нагрузки.

Для поддержания и нормального функционирования ценопопуляций опушечно-луговых (*Gymnadenia conopsea* (кокушник комариный) и *Orchis mascula* (ятрышник мужской)), виды рода *Tulipa* (тюльпан), *Valeriana* (валериана) и горно-степных (*Dianthus acicularis*) (гвоздика иголистная) видов на территориях ООПТ необходимо нормировать степень и форму антропогенных воздействий, а для опушечно-луговых сообществ рекомендовано проводить однократное сенокосение (после завязывания плодов) или периодически один раз в 2–3 года.

Любая популяция является биологически целостной единицей, способной длительно существовать в пространстве и во времени. Устойчивое существование популяции зависит от множества эндогенных и экзогенных факторов, среди которых – особенности онтогенеза, жизнеспособность особей, структура популяции, особенности размножения, природно-климатические, эколого-ценоотические, антропогенные воздействия и др. Способность популяции растений в определенном сообществе поддерживать свой гомеостаз реализуется через поливариантность развития особей и пластичность их жизненных и репродуктивных стратегий.

ЛИТЕРАТУРА

Аверьянов Л.В. Основные пути морфологической эволюции в семействе *Orchidaceae* // Бот. журн. – 1991. Т. 76. – № 7. – С. 921–935.

Аверьянов Л.В. О внутривидовой структуре таксона *Dactylorhiza maculata* (L.) Soo' s. l. (*Orchidaceae*) // Ботан. журн. – 1979. Т. 64. – № 4. – С. 572–582.

Аверьянов Л.В. *Dactylorhiza maculata* s. l. (*Orchidaceae*) на территории СССР // Ботан. журн. 1982. Т. 67. № 3. С. 303–311.

Аверьянов Л.В. Конспект рода *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski (*Orchidaceae*), Ч. 2 // Нов. сист. Высш. раст. Л.: Наука, 1989. Т. 26. – С. 47–56.

Артюшенко З.Т., Федоров А.А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод. Л.: Наука, 1986. – 392 с.

Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Семя. Л.: Наука, 1989. – 360 с.

Балахонова Н.С. Состояние ценопопуляций Дремлика широколистного на юге-западе города Москвы // Вестник Тверск. гос. университета. 2007. Сер. Биология и экология. – № 7 (35). – С. 23–27.

Балахонова Н.С. Состояние ценопопуляций редких и охраняемых видов растений на юге-западе города Москвы: Автореф. дис.... канд. биол. наук. – М., 2006. – 26 с.

Баранова А.Е., Тихонова В.Л. Возраст семян и их реакция на замораживание // Биологическое разнообразие. Интродукция растений: Материалы Третьей международной конференции. СПб, 2003. – С. 365–366.

Барлыбаева М.Ш. Биология, экология и мониторинг некоторых видов сем. *Orchidaceae* в Южно-Уральском гос. природном заповеднике: Автореф. дисс. ...канд. биол. наук. – Уфа, 2016. – 23 с.

Барлыбаева М.Ш., Иимурзина М.Г., Иимуратова М.М. Экологические и демографические характеристики Кокушника длиннорогого в Южно-Уральском государственном природном заповеднике // Вестник Тверского гос. университета, № 7 (35), 2007 а. – С. 27–29.

Барлыбаева М.Ш., Ишмурзина М.Г., Ишмуратова М.М. Ценопопуляционные и экологические характеристики *Orchis mascula* на территории Южно-Уральского государственного природного заповедника // Вестник Оренбургского государственного университета. Вып. 75. Ч. 1. 2007 б. – С. 42–43.

Барлыбаева М.Ш., Горичев Ю.П., Ишмуратова М.М. Орхидные Южно-Уральского заповедника: систематический состав, ботанико-географический анализ, распространение // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. Том 13. – № 5 (2), 2011. – С. 55–59.

Барлыбаева М.Ш., Ишибирдин А.Р., Суюндуков И.В., Ишмуратова М.М., Ильина И.В., Кривошеев М.М., Мухаметшина Л.В., Набиуллин М.И., Барышникова Н.И., Несговорова О.В. Флористические находки в Республике Башкортостан. Вестник Пермского университета. 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. Вып.2. – Уфа: Гилем, Башк. энцикл., 2014. – 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 Международной научно-практической конференции (1–5 июня 2015 г. Минск, Беларусь) / ред. колл. В.В. Титок и др. Минск: А.Н. Вараксин, 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: Тезисы Всерос. научно-прак. конф. с междун. участием, посвящ. 25-летнему юбилею биосферного резервата ЮНЕСКО «Национальный парк «Водлозерский» (Петрозаводск, 29 августа – 4 сентября 2016 г.). Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2016. – С. 32–33.

Барлыбаева М.Ш., Ишмуратова М.М. Мониторинг популяций *Dactylorhiza fuchsia* (Druce) Soó в Южно-Уральском заповеднике // Вестник Пермского гос. университета, 2017 а. Вып. 2. – С. 129–134.

Барлыбаева М.Ш., Ишмуратова М.М. *Coeloglossum viride* (L.) С. Hartm. в ЮУГПЗ // Экологические проблемы Южного Урала и пути их решения: матер. Всерос. научно-прак. конф. (г. Сибай, 24–26 мая 2017 г.). Сибай: Сибайская городская типография – филиал ГУП РБ «Издательский дом Республики Башкортостан», 2017 б. – С. 23–26.

Барлыбаева М.Ш., Ишмуратова М.М., Горичев Ю.П., Ишмурзина М.Г. Оценка состояния популяций редких и исчезающих видов растений на территории Южно-Уральского государственного природного заповедника и рекомендации по их сохранению // Вестник Пермского университета. Вып. 1. 2018 а. С. 62–69.

Барлыбаева М.Ш., Горичев Ю.П., Ишмуратова М.М. О состоянии орхидных в Южно-Уральском заповеднике // Охрана и культивирование орхидей: Матер. XI Междун. конф. (Нижний Новгород, 25–28 мая 2018 г.). Нижний Новгород: ННГУ, 2018 б. – С. 43–45.

Барышникова Н.И. Эколого-фитоценотическая характеристика, ценопопуляционный анализ и опыт введения в культуру *Valeriana tuberosa* L. и *Valeriana dubia* Bunge в степном Зауралье Республики Башкортостан: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Уфа, 2005. – 24 с.

Барышникова Н.И. Редкие виды рода *Valeriana* в Республике Башкортостан // Проблемы Красных книг регионов России: Сб. материалов межрегион. научн.-практ. конференции. Изд-во: ПГУ. Пермь, 2006. – С. 128–129.

Барышникова Н.И., Ишмуратова М.М. Биология семян некоторых видов рода *Valeriana* и особенности введения их в культуру *in vitro* // Известия Самарского научного центра РАН, 2017. – № 5. Т. 19. – С. 25–29.

Барышникова Н.И., Ишмуратова М.М., Сулейманова Э.Н., Газиева Э.М., Ишбирдин А.Р., Черосов М.М. Биология семян и биотехнологические аспекты сохранения *Valeriana alternifolia* Ledeb. // Вестник Северо-Восточного федер. ун-та, 2018. № 5 (67). – С. 5–14.

Барышникова Н.И., Сулейманова Э.Н., Ишмуратова М.М. Фенологические и демографические характеристики видов рода *Valeriana* Южном Урале // Особь и популяция – стратегии жизни: Матер. IX Всерос. попул. сем. Ч. 2. – Уфа, 2006. – С. 24–28.

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.

Блинова И.В. Биология орхидных на северо-востоке Фенноскандии и стратегии их выживания на северной границе распространения: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – М., 2009. – 44 с.

Блинова И. В. Онтогенетическая структура популяций некоторых орхидных на нарушенных местообитаниях в Мурманской области // Бот. журн. 2001. Т. 86. – № 6. – С. 101–133.

Блинова И.В. Онтогенетическая структура и динамика популяций *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) в разных частях ареала вида // Бот. журн. 2003. Т. 88. – № 6. – С. 232–245.

Ботаника. Т. 4. Экология. Учебник для вузов: в 4 т. /П. Зитте, Э.В. Вайлер, Й.В. Кадерайт, А. Брезински, К.Кёрнер; на основе учебника Э. Страсбургера [и др.]; пер. с нем. Е.Б. Поспеловой. М.: «Академия», 2007. – 256 с.

Бочанцева З.П. Тюльпаны. Морфология, цитология и биология. Ташкент: Изд-во АН УзССР. 1962. – 406 с.

Быструшкин А.Г. К вопросу об оценке жизнеспособности ценопопуляций: сравнение методов на примере *Rubus idaeus* L. // Вестник Челябинского государственного университета. 2007. – № 6. – С. 108–116.

Быченко Т.М. Методика изучения ценопопуляций редких и исчезающих видов растений Прибайкалья: Учебно-метод. пособие. Иркутск: Изд-во Иркут. гос. пед. ун-та, 2002. – 91 с.

Вайнагий И.В. Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности растений на примере *Potentilla aurea* L. // Раст. ресурсы, 1973. Т. 9, вып. 2. – С. 287–296.

Вайнагий И.В. К методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн., 1974 а. Т. 59. – № 6. – С. 826–831.

Вайнагий И.В. Семенная продуктивность и всхожесть некоторых высокогорных растений Карпат // Бот. журн., 1974 б. Т. 59. – № 10. С. 1439–1451.

Вахрамеева М.Г., Татаренко И.В., Быченко Т.М. Экологические характеристики некоторых видов евроазиатских орхидных // Бюлл. МОИП, 1994. Отд. биол. Т. 94. Вып. 4. – С. 75–82.

Вахрамеева М.Г., Блинова И.В., Богомолова Т.И., Жирнова Т.В. Пололепестник зеленый // Биологическая флора Московской области. Вып. 15. М.: Изд-во «Гриф и К», 2003. – С. 62–77.

Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Баталов А.Е., Тимченко И.А., Богомолова Т.И. Род Дремлик // Биол. флора Московской области. М.: Изд-во «Гриф и К», 1997 а. Вып. 13. – С. 50–87.

Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В., Литвинская С.А., Загульский М.Н., Блинова И.В. Виды евразийских наземных орхидных в условиях антропогенного воздействия и некоторые проблемы их охраны // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997 б. – Т. 102. Вып. 4. – С. 35–43.

Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В. Орхидные России (биология, экология и охрана). М.: Товарищество науч. изданий КМК, 2014. – 437 с.

Вахрамеева М.Г., Журнова Т.В. Неоттианте клубочковая // Биологическая флора Московской области. Вып. 15. М.: Изд-во «Гриф и К», 2003. – С. 50–61.

Верещак Е.В. *Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb. на Южном Урале: экология, популяционные характеристики, стратегии жизни, мониторинг и вопросы охраны): дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2011. – 220 с.

Верещак Е.В., Ишмуратова М.М. Оценка состояния ценопопуляций *Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb. в ходе мониторинговых исследований на Южном Урале // Вестник Оренбургского государственного университета. Оренбург, 2009 а. – № 6. – С. 103–105.

Верещак Е.В., Ишмуратова М.М. Оценка жизнестойкости *Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb при мониторинговых исследованиях на Южном Урале: матер. междунар. научн. конференция «Ботанические исследования на Урале». Пермь: Изд-во ПГУ, 2009 б. – С. 59–62.

Верещак Е.В., Ишмуратова М.М. *Dianthus acicularis* Fisch. Ex Ledeb. на Южном Урале: экология, популяционные характеристики, стратегии жизни, мониторинг и вопросы охраны // Окружающая среда и устойчивое развитие регионов. Т. 1: Теория и методы изучения и охраны окружающей среды. Экологические основы природопользования. Казань: Изд-во «Отечество», 2013. – С. 285–287.

Виноградова И.О., Цепляева О.В. Некоторые особенности биологии и структуры ценопопуляций орхидных в Прибайкалье // Биол. науки. 1991. – № 4. – С. 69–76.

Воробьева Е. Г., Москвичева Л. А. Материалы по биологии венерина башмачка *Cypripedium calceolus* L. в Кандалакшском заповеднике // Редкие виды растений в заповедниках. Сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1987. – С. 137–145.

Ворошилов В.Н. Лекарственная валериана. М.: АН СССР, 1959. – 160 с.

Газиева Э.М., Ишмуратова М.М. Стоматографические характеристики некоторых видов рода *Valeriana* // Сб. статей по матер. VI Всерос. конф. с междуна. участием «Экобиотех» (Уфа, 1–4 октября 2019 г.). – Уфа, 2019. – С. 79–81.

Галимова О.В. Флористические находки в Южно-Уральском заповеднике за 2011 год // Природа, наука и туризм. Матер. Всерос. науч.-практ. конф. – Уфа: АН РБ, Гилем, 2011. – С. 43–45.

Герасимова М.А., Захаров А.А., Онинченко В.Г. Оценка изменений условий среды вдоль градиента мощности снежного покрова на альпийских коврах с помощью шкал Э. Ландольта. Структурно-функциональная организация альпийских сообществ Тебердинского заповедника / Под ред. проф. В.Н. Павлова. – М., 2003. (Тр. Тебердинского гос. биосферного заповедника. Вып. 20). – С. 118–124.

Глотов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений. Жизнь популяций в гетерогенной среде. 1998. Ч.1. – Йошкар–Ола: Периодика Марий Эл, – С. 146–149.

Голубев В.Н. Биологическая флора Крыма. – Ялта. 1984. Деп. ВИНТИ № 5770 В 84.

Горбунов Ю.Н. Валерианы флоры России и сопредельных государств: морфология, систематика, перспективы использования. М.: Наука, 2002. – 207 с.

Горичев Ю.П., Барлыбаева М.Ш., Ишмурзина М.Г. К оценке состояния ценопопуляций пыльцеголовника красного *Cephalanthera rubra* в Южно-Уральском заповеднике // Уралэкология. Природные ресурсы – 2005. Уфа–Москва, 2005. – С. 159–160.

Горчаковский П.Л., Степанова А.В. Уральский скально-горно-степной субэндемик *Dianthus acicularis* Fisch.ex Ledeb. Онтогенез и динамика // Экология. 1994. – № 6. – С. 3–11.

Грибова С.А., Исаченко Т.И. Картирование растительности в съемочных масштабах // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1972. – Т. 4. – С. 137–330.

Данелия И.М. (1989) К кариосистематике некоторых кавказских представителей рода *Tulipa* (Liliaceae). Ботанический журнал. Т. 74. – № 2. – С. 193–200.

Дарвин Ч. Опыление орхидей насекомыми. М.; Л., 1950. – 696 с. (Сочинения в 9 т.; Т.6).

Денисова А.В., Вахрамеева М.Г. Род башмачок (венерин башмачок) – *Cypripedium* L. // Биол. флора Московской области. М., 1978. Вып. 4. – С. 62–70.

Дидух Я.П., Емианов Д.Г., Школьников Ю.А. Использование фи-тоиндикационных оценок при изучении структуры лесных экосис-тем // Экология. 1997. – № 5. – С. 353–360.

Дидух Я.П., Плюта П.Г. Сравнительная характеристика фитоин-дикационных экологических шкал (на примере шкал терморезима и эдафических) // Экология, 1994. – № 2. – С. 34–43.

Длусский Г.М., Лаврова Н.В., Глазунова К.П. Структура коа-даптивного комплекса лесных энтомофильных растений с широ-ким кругом опылителей // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63. – № 2. – С. 122–136.

Енин П.К., Лошкарев П.М., Садытеров Ф.А., Чукичева М.Н. Ва-лериана лекарственная / Под ред. канд. с.-х. наук Н. Я. Ицкова ; М-во здравоохранения СССР. Всесоюз. науч.-исслед. ин-т лекарств. и аро-матич. растений ВИЛАР. Москва : Медгиз, 1953. – 112 с.

Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. – № 1. – С. 3 – 7.

Жилев Г.Г. Жизнеспособность популяций растений / Г. Г. Жи-лев. Львов, 2005. – 304 с.

Жирнова Т.В. Обзор видов растений Красных книг СССР и РСФСР в Башкирском заповеднике // Растения Красных книг в за-поведниках России: Сб. науч. тр. ЦНИЛ Минсельхоза РФ. – М., 1994. – С. 57–76.

Жирнова Т.В. Орхидные Башкирского заповедника (Южный Урал) // Изучение природы в заповедниках Башкортостана: Сб. науч. тр. Вып.1. Миасс: Геотур, 1999. – С. 141–160.

Жирнова Т.В. *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. в Башкирском запо-веднике // Охрана и культивирование орхидей: Матер. Междун. науч. конф. – Харьков, 2003. – С. 26–28.

Жирнова Т.В. Редкие и особо охраняемые виды сосудистых ра-стений на территории Башкирского заповедника // Изучение запо-ведной природы Южного Урала. Сб. науч. тр. – Уфа: Издательский дом ООО «Вилли Окслер» 2006. – С. 70–82.

Жирнова Т.В. Особенности плодоношения и сезонное развитие *Celoglossum viride* (Orchidaceae) в Башкирском заповеднике // Изуче-ние природы Башкортостана и проблемы пчеловодства: сборник научных трудов. Вып. 5 / Под ред. Н.М. Сайфуллиной. – Уфа: Ин-формреклама, 2016. – С. 74–85.

Жирнова Т.В., Гайсина Р.К. Особенности биологии *Orchis ustulata* (Orchidaceae) в Башкирском заповеднике // Особь и популяция – стратегии жизни. Сб. матер. IX Всеросс. популяц. сем. Уфа, 2–6 октября, 2006. – Уфа, 2006. Ч. 2. – С. 155–160.

Жирнова Т.В., Гайсина Р.К. Эколого-биологические особенности *Neottia nidus-avis* (Orchidaceae) в Башкирском заповеднике // Вклад особо охраняемых природных территорий в экологическую устойчивость региона: Материалы конф. – Уфа, 2005. – С. 71–75.

Жирнова Т.В., Гайсина Р.К., Мартыненко В.Б. Особенности биологии *Epipactis helleborine* (Orchidaceae) в Башкирском заповеднике (Южный Урал) // Природный комплекс Южно-Уральского государственного природного заповедника и сопредельных территорий // Тр. Южно-Уральского гос. природного заповедника. Вып. 1. – Уфа: Принт, 2008 а. – С. 254–262.

Жирнова Т.В., Мартыненко В.Б., Гайсина Р.К. Эколого-ценотические особенности *Goodyera repens* (Orchidaceae) в Башкирском заповеднике // Биологическое разнообразие, спелеологические объекты и историко-культурное наследие охраняемых природных территорий Республики Башкортостан: Сб. науч. тр. Вып. 3. – Уфа: Информреклама, 2008 б. – С. 57–66.

Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 224 с.

Жукова Л.А. Методология и методика определения экологической валентности, стено-эврибионтности видов растений // Методы популяционной биологии: сб. матер. VII Всеросс. популяционного сем. – Сыктывкар, 2004 а. Ч. 1. – С. 75–76.

Жукова Л.А. Биоиндикационные оценки экологического разнообразия растительных сообществ и их компонентов // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Сб. матер. Всерос. научной конф. Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2004 б. С. 13–14.

Жукова Л.А., Заугольнова Л.Б., Мичурин В.Г., Онинченко В.Г., Торопова Н.А., Чистякова А.А. Программа и методические подходы к популяционному мониторингу растений // Биологические науки, 1989. – № 12. – С. 65–75.

Жукова Л.А., Шестакова Э.В., Илюшечкина Н.В., Балахонов С.В., Микляева Т.В., Терентьева Л.И. Онтогенез и структура популяций кистекорневых травянистых растений // Онтогенез и популяция.

Сб. материалов III Всероссийского популяционного семинара. Изд-во: МарГУ. – Йошкар-Ола, 2001. – С. 95–97.

Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1984. – 424 с.

Зайцев Г.Н. Фенология травянистых многолетников. – М., 1978. – 150 с.

Заугольнова Л.Б. Понятие оптимумов у растений // Журн. общей биологии, 1985. – № 4. Т. 46. – С. 441–451.

Заугольнова Л.Б., Денисова Л.В., Никитина С.В. Подходы и оценка состояния популяций растений // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 1993 а. Т. 98. – № 5. – С. 100–108.

Заугольнова Л.Б., Никитина С.В., Денисова Л.В. Типы функционирования популяций редких видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1992. Т. 97. Вып. 3. – С. 80–91.

Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В., Комарова А.С., Ханина Л.Г. Мониторинг фитопопуляций // Успехи современной биологии. 1993 б. Т. 113. – № 4. – С. 402–413.

Злобин Ю.А. Принципы и методы ценоотических популяций растений. – Казань: Казанский ун-т, 1989. – 146 с.

Злобин Ю.А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Сумы: Университетская книга, 2009. – 263 с.

Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Мельник Т.И. Концепция континуума и градиентный анализ на уровне особей и популяций растений // Журн. общ. биологии. – 1996. Т. 57. № 6. – С. 684–695.

Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы: Университетская книга, 2013. – 439 с.

Зуккоп Г., Эльверс Г., Маттес Г. Изучение экологии урбанизированных территорий (на примере Западного Берлина) // Экология, 1981. – № 6. – С. 15–21.

Ибатулина Ю.В. Пространственная структура ценопопуляций степных эдификаторов на юго-востоке Украины / Ю. В. Ибатулина // Промышленная ботаника. 2007. Вып. 7. – С. 74–79.

Илюшечкина Н.В. Поливариантность онтогенеза и особенности структуры ценопопуляций *Valeriana officinalis* L. и *Polemonium caeruleum* L.: Автореф. дисс. ...канд. биол. наук. Сыктывкар, 1998. – 26 с.

Ишибирдина Л.М., Ишибирдин А.Р. Урбанизация как фактор антропогенной эволюции флоры и растительности // Журнал общей биологии. 1992. Т. 53. – № 2. – С. 211–224.

Ишибирдин А.Р., Ишмуратова М.М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии. Сборник материалов VII Всеросс. популяционного семинара (Сыктывкар, 16–21 февраля 2004 г.). – Сыктывкар, 2004 а. Ч. 2. – С. 113–120.

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

Ишибирдин А.Р., Ишмуратова М.М., Журнова Т.В. Стратегии жизни ценопопуляции *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. на территории Башкирского гос. заповедника // Вестник Нижегородского ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. Вып. 1 (9). – Н. Новгород: ННГУ, 2005. – С. 85–98.

Ишибирдин А.Р., Ишмуратова М.М. Некоторые направления и итоги исследований редких видов флоры Республики Башкортостан // Вестник Удмуртского гос. университета. Серия 6: Биология. Науки о Земле. 2009. Вып. 1. – С. 59–72.

Ишибирдин А.Р., Муллагулов Р.Ю., Янтурин С.И. Растительность горного массива Иремель: синтаксономия и вопросы охраны. – Уфа: Принт, 1996. – 109 с.

Ишмуратова М.М. Родиола иремельская на Южном Урале. – М.: Наука. 2006. – 252 с.

Ишмуратова М.М. Онтогенез высших растений: учебное пособие. – Уфа: РИЦ БашГУ, 2018. – 136 с.

Ишмуратова М.М. Мониторинг состояния популяций редких и ресурсных видов растений на охраняемых территориях Республики Башкортостан // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования: материалы V Всерос. науч.-практ. конф. Нижний Тагил, 1–4 марта 2017 г. / отв. ред. Т. В. Жуйкова. – Нижний Тагил: Нижнетагильский государственный социально-педагогический институт (филиал) ФГАОУ ВО «Российский государственный профессионально-педагогический университет», 2017 а. – С. 159–168.

Ишмуратова М.М., Ишибирдин А.Р., Кривошеев М.М., Суюндуков И.В., Ишмурзина М.Г., Набиуллин М.И., Барлыбаева М.Ш. Изучение

редких и ресурсных видов растений, синантропизации флор на особо охраняемых природных территориях Республики Башкортостан // Экологические проблемы Южного Урала и пути их решения: материалы Всероссийской научно-практической конференции (24–26 мая 2017 г.), г. Сибай. – Сибай: Сибайская городская типография – филиал ГУП РБ Издательский дом «Республики Башкортостан», 2017 б. – С. 84–94.

Ишмуратова М.М., Ишибирдин А.Р. Об онтогенетических тактиках *Rhodiola iremelica* // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии. Сборник тезисов докладов VI Всероссийского популяционного семинара 2–9 декабря 2002. – Нижний Тагил, 2002. – С. 76–78.

Ишмуратова М.М., Ишибирдин А.Р. К оценке состояния и природоохранной значимости ценопопуляций редких видов // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Сб. материалов Всероссийской научной конференции. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2004. – С. 150–151.

Ишмуратова М.М., Жирнова Т.В., Ишибирдин А.Р., Суюндуков И.В., Магафуров А.М. Антэкология, фенология и консорты *Suypripedium calceolus* L. и *Suypripedium guttatum* Sw. на Южном Урале // Бюлл. МОИП, 2005. Отд. биол. Т. 110. Вып. 6. – С. 40–46.

Ишмуратова М.М., Барлыбаева М.Ш., Набиуллин М.И., Ишибирдин А.Р., Суюндуков И.В., Несговорова О.В., Кильдиярова Г.Н., Шамигулова А.С. Орхидные (Orchidaceae Juss.) на Южном Урале: мониторинг на охраняемых и иных территориях, вопросы охраны // Вестник Пермского гос. университета. 2019 а. Вып 3. – С. 327–345.

Ишмуратова М. М., Суюндуков И. В., Ишибирдин А. Р., Барлыбаева М. Ш., Набиуллин М. И., Кривошеев М. М. Орхидные (Orchidaceae Juss.) на Южном Урале: эколого-фитоценотические и популяционные характеристики, антропотелерантность, антэкология // Вестник Пермского гос. университетa. 2019б. Вып. 3. – С. 240–257.

Ишмуратова М.М., Дмитриева А.Н., Дьяченко М.А. Размножение в культуре *in vitro* редких декоративных дикорастущих видов сем. Liliaceae. Сборник статей IX Международной научной конференции «Цветоводство: история, теория, практика» (7–13 сентября 2019 г., г. Санкт–Петербург). – СПб, 2019 в. – С. 318–321.

Ишмуратова М.М., Барышникова Н.И., Набиуллин М.И. Жизнеспособность погребенных семян валерианы волжской // Изучение

природы Башкортостана и проблемы пчеловодства: сб. научных тр. Вып. 5 / Под ред. Н.М. Сайфуллиной. – Уфа: Информреклама, 2016. – С. 86–88.

Ишмуратова М.М., Горичев Ю.П., Сулейманова Э.Н., Барлыбаева М.Ш. Фенологические характеристики *Valeriana wolgensis* Kazak. на Южном Урале // Известия Самарского научн. центра РАН. 2011 а. Т. 13. – № 5 (2). – С. 79–81.

Ишмуратова М.М., Ишбирдин А.Р., Черосов М.М., Барышникова Н.И., Сулейманова Э.Н. Эколого-фитоценологические, популяционные, ресурсные характеристики *Valeriana alternifolia* Ledeb. // Вестник Северо-Восточного федерального ун-та, 2017 а. – № 6 (62). – С. 18–25.

Ишмуратова М.М., Ишбирдин А.Р., Хужина А.А. Фитоценология, фенология и популяционные характеристики видов рода *Valeriana* ряда *Officinales* в заповеднике «Шульган-Таш» // Биологическое разнообразие, спелеологические объекты и историко-культурное наследие охраняемых природных территорий Республики Башкортостан: Сб. науч. тр. Вып. 3. – Уфа: Информреклама, 2008 б. – С. 67–79.

Ишмуратова М.М., Барышникова Н.И., Сулейманова Э.Н., Хужина А.А. Демографические характеристики видов рода *Valeriana* L. ряда *Officinales* в Республике Башкортостан. / Современное состояние и пути развития популяционной биологии: Материалы X Всероссийского популяционного семинара (г. Ижевск, 17–22 ноября 2008 г.). – Ижевск: КнигоГрад, 2008 а. – С. 140–141.

Ишмуратова М.М., Барышникова Н.И., Набиуллин М.И. Жизнеспособность погребенных семян валерианы волжской // Изучение природы Башкортостана и проблемы пчеловодства: сборник научных трудов. Вып. 5 / Под ред. Н.М. Сайфуллиной. – Уфа: Информреклама, 2016. – С.86–88.

Ишмуратова М.М., Набиуллин М.И., Барлыбаева М.Ш., Кильдиярова Г.Н. Охрана видов сем. *Orchidaceae* на ООПТ Республики Башкортостан // Сб. матер. III Всерос. научно-практ. конф. с междун. участием «Ведение региональных Красных книг: достижения, проблемы и перспективы» (Волгоград, 25–28 октября 2017 г.). Волгоградский рег. ботанический сад. – Волгоград: Изд-во «Крутон», 2017 б. – С. 175–178.

Ишмуратова М.М., Набиуллин М.И., Суяндукоев И.В., Ишбирдин А.Р. Орхидеи Башкирского заповедника и сопредельных территорий. – Уфа: АН РБ, Гилем, 2010. – 176 с.

Ишмуратова М.М., Ишибирдин А.Р., Суяндукоев И.В. Использование показателя гемеробии для оценки уязвимости некоторых видов орхидей Южного Урала и устойчивости растительных сообществ (Материалы международной научной конференции «Охрана и культивирование орхидей», 6–8 октября 2003 г., Харьков) // Биол. вестник (Украина). 2003 а. Т. 7. – № 1–2. – С. 33–35.

Ишмуратова М.М., Суяндукоев И.В., Ишибирдин А.Р., Жирнова Т.В., Набиуллин М.И. Состояние ценопопуляций некоторых видов сем. Orchidaceae Juss. на Южном Урале. Сообщ. 2. Корневищные виды // Раст. ресурсы., 2003 б. Т. 39. Вып. 2. – С. 18–37.

Ишмуратова М.М., Суяндукоев И.В., Жирнова Т.В., Магафуров А.М. Антэкология и консорты *Cypripedium calceolus* L. // Итоги биологических исследований 2001 г. / Сборник научных трудов. Изд-е Башкирского гос. университета. – Уфа. 2003 в. Вып. 7. – С. 181–182.

Ишмуратова М.М., Ткаченко К.Г. Семена травянистых растений: особенности латентного периода, использование в интродукции и размножении *in vitro*. – Уфа: Гилем, 2009. 115 с.

Ишмуратова М.М., Харрасова Г.В., Сулейманова Э.Н., Барышникова Н.И. Фенология видов рода *Valeriana* на Южном Урале // Вестник ОГУ, 2011б. – № 12 (131). – С. 77–79.

Ишмурзина М.Г., Барлыбаева М.Ш., Горичев Ю.П., Ишибирдин А.Р. Анализ гемеробии растительных сообществ с участием редких видов орхидных в Южно-Уральском заповеднике // Биоразнообразии и экологические проблемы сохранения дикой природы. Сб. стат. Междуна. науч. конф. молодых ученых, посвящ. 70-летию Нац. академии наук Армении (Армения, Цахкадзор, 3–5 мая 2013). – Ереван, 2013. – С. 115–117.

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

Карасева Т.А., Федяева В.В., Черныш Н.М. Разнообразие половых типов цветковых растений природной флоры Ростовской области // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики. – Кострома, 2011. Т. 1. – С. 116–120.

Кильдиярова Г.Н. Фитоценологические и популяционные характеристики *Cypripedium calceolus* L. в заповеднике «Шульган-Таш» // Биологическое разнообразие, спелеологические объекты и историко-культурное наследие охраняемых природных территорий Республики Башкортостан: Сб. научных трудов. Вып. 3. – Уфа: Информреклама, 2008. – С. 92–96.

Кильдиярова Г.Н. Эколого-фитоценологические особенности и состояние ценопопуляции *Cypripedium calceolus* L. в каньоне Каповой пещеры заповедника «Шульган-Таш» // Изучение природы Башкортостана и проблемы пчеловодства: Сб. науч. трудов. Вып. 5. – Уфа: Информреклама, 2016 а. – С. 93–98.

Кильдиярова Г.Н. Демографические характеристики ценопопуляции *Orchis mascula* в заповеднике «Шульган-Таш» // Изучение природы Башкортостана и проблемы пчеловодства: Сб. науч. трудов. Вып. 5. – Уфа: Информреклама, 2016 б. – С. 89–93.

Кильдиярова Г.Н., Ишмуратова М.М. Экологические и популяционные характеристики некоторых видов орхидных заповедника «Шульган-Таш» Республики Башкортостан // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования: мат. V Всерос. науч.-практ. конф. Нижний Тагил, 1–4 марта 2017 г. Нижний Тагил, 2017 а. – С. 188–195.

Кильдиярова Г.Н., Ишмуратова М.М. Демографические характеристики ценопопуляций *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Вг. в заповеднике «Шульган-Таш» и на сопредельной территории // Актуальные вопросы экологии и природопользования: сборник трудов Всероссийской научно-практической конференции, посвященной памяти член-корреспондента АН РБ, доктора биологических наук, профессора Миркина Бориса Михайловича. Ч. I / отв. ред. С.А. Башкатов. – Уфа: РИЦ БашГУ, 2017 б. – С. 180–184.

Кильдиярова Г.Н. Ценопопуляционные характеристики *Epipactis palustris* (L.) Crantz (Orchidaceae) в заповеднике «Шульган-Таш» (Южный Урал) // Сборник статей по материалам VI Всероссийской конференции с международным участием «Экобиотех». – Уфа, 1–4 октября 2019 г. – Уфа, 2019. – С. 183–187.

Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. В.Д. Александрова. Л.: Наука. – 1969. – 275 с.

Князев М.С., Куликов П.В., Филипов Е.Г. Тюльпаны родства *Tulipa biebersteiniana* (Liliaceae) на Южном Урале // Бот. журн., 2001. Т. 86. – № 3. – С. 109–119.

Комарова Т.А., Прохоренко Н.Б. Региональные экологические шкалы и использование их при классификации лесов полуострова Муравьев-Амурский (Приморье) // Бот. журн., 2001. Т. 86. – № 7. – С. 101–114.

Красная книга Челябинской области. (2017) Животные, растения, грибы. – Москва. – 506 с.

Красная книга Российской Федерации (Растения и грибы). – М.: Тов. науч. изд. КМК, 2008. – 854 с.

Красная книга Республики Башкортостан. Т. 1. Растения и грибы / под ред. д-ра. биол. наук, проф. Б.Н. Миркина. 2-е изд., доп. и перераб. – Уфа: МедиаПринт, 2011. 384 с.

Кривега М.Н., Герасимова М.А. Опыт использования экологических шкал для оценки местообитаний в высокогорьях Тебердинского заповедника. Комплексные исследования альпийских экосистем Тебердинского заповедника / Под ред. В.Н. Павлова, В.Г. Онопченко, Т.Г. Елумеевой. – М., 2004. С. 83–94.

Кривошеев М.М. Методические рекомендации для подсчета мелких семян на примере сем. Orchidaceae // Актуальные проблемы сохранения биоразнообразия на охраняемых и иных территориях. Материалы Всероссийской научно-практической конференции (Март, 2010). – Уфа. 2010. – С. 154–155.

Кривошеев М.М. Жесткокрылые консорты орхидных умеренной зоны // Материалы IX Международной научной конференции «Охрана и культивирование орхидей». Санкт-Петербург. – М.: Товарищество научных изданий 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 Всероссийской научной конференции. СГТ – ф-л ГУП РБ ИД РБ. – Сибай. 2015. – С. 48–51.

Кривошеев М.М., Барлыбаева А.А. Особенности репродукции *Hermidium 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. Brown S.L. (Orchidaceae Juss.) на Южном Урале // В сборнике: Экологические проблемы промышленных городов сборник научных трудов по материалам 8-й Международной научно-практической конференции. – 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 Международной научно-практической конференции. – Минск: А.Н. Вараксин. 2015. – С. 110–117.

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. – Часть 3. – Н. Новгород. – С. 49–57.

Кривошеев М.М., Суюндуков И.В., Ишмуратова М.М. Демографические характеристики и репродуктивный успех *Herminium monorchis* (L.) R.Br. (Orchidaceae Juss.) на Южном Урале // Теоретические проблемы экологии и эволюции: Шестые Любичевские чтения, 11-й Всероссийский популяционный семинар и Всероссийский семинар «Гомеостатические механизмы биологических систем» с общей темой «Проблемы популяционной экологии» (6–10 апреля 2015 г., Тольятти, Россия). – Тольятти: Касандра, 2015. – С. 176–181.

Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург – Миасс: Геотур, 2005. – 537 с.

Куликов П. В., Филиппов Е. Г. Репродуктивная стратегия орхидных умеренной зоны // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции (ред. Т.Б. Батыгина). – СПб., 2000. – С. 510–513.

Кумушбаева Л.Р., Суюндуков И.В. Механизмы устойчивости ценопопуляций *Goodyera repens* (L.) в Башкирском гос. природном заповеднике // Популяции в пространстве и времени: Сб. матер. VIII Всерос. популяц. сем. (Нижний Новгород, 11–15 апреля 2005 г.). – Н. Новгород, 2005. С. 188–189.

Куркин К.А. Фитоценоотипы и эколого-ценотические потенции луговых трав // Экология, 2002. №1. – С. 18–22.

Кутлунина Н.А., Беляев А.Ю. Генотипическое разнообразие и клоновая структура в популяциях двух близкородственных видов тюльпана на Южном Урале // Вестник ОГУ, 2008. – № 81. – С. 93–98.

Кутлунина Н.А., Пермякова М.В., Полежаева М.А. Морфологический и генетический (aflp) анализы видов тюльпанов родства *Tulipa biebersteiniana* (Liliaceae) // Генетика, 2013. – № 49 (4). – С. 461.

Левина Р.Е. К изучению ритма плодоношения некоторых губоцветных (*Salvia pratensis* L. и *Stachys recta* L.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1970. Т. 75, вып. 3. – С. 53–69.

Левина Р.Е. К изучению ритма плодоношения травянистых многолетников // Ботан. журн. 1975. Т. 48. – № 10. – С. 1512–1570.

Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. (Обзор проблемы). – М., Наука, 1981. – 94 с.

Магафуров А.М., Ишканина Р.М. Экологические и демографические характеристики Любки двулистной в Башкирском государственном заповеднике // Методы популяционной биологии. Сб. матер. докл. VII Всерос. популяционного сем. (Сыктывкар, 16–21 февраля 2004 г.). – Сыктывкар, 2004. Ч. 1. – С. 131.

Мазинг В.В. Кого ловит венерин башмачок? // Охрана и культивирование орхидей. Тез. Всесоюз. совещ. – Таллинн. 1980. – С. 56.

Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Бриофилы – своеобразная экологическая группа растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94, вып. 4. – С. 64–73.

Мамаев С.А., Князев М.С., Куликов П.В., Филиппов Е.Г. Орхидные Урала: систематика, биология, охрана. – Екатеринбург: УрО РАН, 2004. – 124 с.

Мартыненко В.Б., Жирнова Т.В. Редкие и нуждающиеся в охране виды растений Южного Урала в лесах Башкирского заповедника // Фауна и флора республики Башкортостан: проблемы их изучения и охраны: Материалы докладов научной конференции, посвящ. 100-летию со дня рождения С.В. Кирикова. – Уфа, 1999. – С. 203–210.

Мартыненко В.Б., Соломещ А.И., Жирнова Т.В. Леса Башкирского государственного природного заповедника: синтаксономия и природоохранная значимость. – Уфа: Гилем, 2003. – 203 с.

Мартыненко В.Б., Ямалов С.М., Жигунов О.Ю., Филинов А.А. Растительность Государственного природного заповедника «Шульган-Таш». – Уфа: – Гилем, 2005. – 275 с.

Мартыненко В.Б., Мулдашев А.А., Широких П.С., Миркин Б.М. Потери фиторазнообразия заповедника «Шульган-Таш» при повышении уровня Юмагузинского водохранилища // Изучение

заповедной природы Южного Урала: Сборник научных трудов. Уфа: Издательский дом ООО «Вилли Окслер», 2006. – С.138–166.

Мининзон И.Л. Разнообразие дикорастущих видов сем. Orchidaceae в Нижнем Новгороде // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. (Материалы Четверт. Международ. науч. конф., 5–8 июня 2007 г., г. Санкт-Петербург) – Санкт-Петербург, 2007. – С. 155–157.

Миркин Б.М. О типах эколого-ценотических стратегий у растений // Журнал общей биологии. 1983. – № 5. – С. 603–612.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). – Уфа: Гилем, 1998. – 413 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности: Учебник. – М.: Логос, 2001. – 264 с.

Миркин Б.М., Усманов И.Ю., Наумова Л.Г. Типы стратегии растений: место в системах видовых классификаций и тенденции развития // Журн. общей биологии, 1999. – № 6. – С. 581–595.

Михальчук Н.В. Возрастная структура ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. в условиях островных лесов в агроландшафтах Брестского Полесья // Охорона і культивування орхідей: Матеріали міжнародної наукової конференції (Київ, вересень 1999 р.). – Київ: Наук. думка, 1999. – С. 63–65.

Михальчук Н.В. К вопросу о выделении онтогенетических групп в ценопопуляциях *Cypripedium calceolus* L. // Биологический вестник, 2003. Т. 7. – № 1–2. – С. 33–35.

Муллабаева Э.З. Особенности биологии, ценопопуляционные характеристики, тактики и стратегии выживания некоторых редких видов семейства Liliaceae и Iridaceae на Южном Урале: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Уфа, 2005. – 20 с.

Мухаметшина Л.В., Ишмуратова М.М., Муллабаева Э.З. Демографическая характеристика видов рода *Tulipa* L. на Южном Урале // Известия Самарского науч. центра РАН, 2013. – № 3 (4). Т. 15. – С. 1398–1401.

Мухаметшина Л.В., Барлыбаева М.Ш., Ишмураова М.М., Муллабаева Э.З. Оценка состояния ценопопуляции *Tulipa riparia* Knjasev, Kulikov et Philiprov при мониторинговых исследованиях на территории Южно-Уральского гос. природного заповедника // Тр. Южно-Уральского гос. природного заповедника. Вып. 2. – Уфа: Гилем, Башк. энцикл., 2014 а. – С. 117–131.

Мухаметшина Л.В., Муллабаева Э.З., Ишмуратова М.М. Изменчивость морфологических признаков видов рода *Tulipa* L. на Южном Урале // Известия Самарского науч. центра РАН, 2014 б. – № 5 (3). Т. 16. – С. 1–4.

Мухаметшина Л.В., Ишмуратова М.М., Муллабаева Э.З. Особенности биологии и ценопопуляционные характеристики видов рода *Tulipa* L. на Южном Урале // Вестник Удмуртского гос. университета, 2015. Сер. Биология. Науки о Земле. Вып. 2. – С. 101–108.

Мулдашев А.А., Мартыненко В.Б., Широких П.С., Горичев Ю.П. Флористические находки в Южно-Уральском заповеднике // Вопросы изучения биологического разнообразия и геологических памятников природы охраняемых природных территорий Южного Урала: Сб. науч. тр. Вып. 4 / Под редакцией Б.М. Миркина, Н.М. Сайфуллиной. – Уфа: Информреклама, 2012. – С. 38–52.

Мулдашев А.А., Мартыненко В.Б., Горичев Ю.П. Природная ценность флоры и растительности // Флора и растительность Южно-Уральского государственного природного заповедника. – Уфа: Гилем, 2008. – С. 27–288.

Мухаметвафина А.А., Ахметова А.Ш., Ишмуратова М.М. Демографические характеристики *Valeriana wolgensis* Kazak. в Башкирском Предуралье // Особь и популяция – стратегии жизни: Сб. материалов IX Всероссийского популяционного семинара. – Уфа: Издательский дом ООО «Вилли Окслер», 2006. Ч.2. – С. 246–248.

Набиуллин М.И. Биология и охрана некоторых корневищных видов семейства Orchidaceae на охраняемых (Башгосзаповедник) и сопредельных территориях: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Пермь, 2008 а. – 16 с.

Набиуллин М.И. Эколого-фитоценотическая характеристика видов рода *Suqripedium* на охраняемых и иных территориях // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Материалы III Всероссийской научной конференции 27 января – 1 февраля 2008 года. – Йошкар-Ола, Пушино, 2008 б. – С. 272–273.

Набиуллин М.И. Некоторые характеристики ценопопуляций *Suqripedium calceolus* L. (Orchidaceae) в Башкирском заповеднике и на неохраняемых территориях // Популяции в пространстве и времени: Сб. материалов IX Всероссийского популяционного семинара. – Н. Новгород, 2005. – С. 254–256.

Набиуллин М.И., Бускунова Г.Н. Эколого-фитоценотическая и демографическая характеристика видов рода *Eriactis* в разных

режимах антропогенного воздействия // Особь и популяция – стратегии жизни: Сб. материалов IX Всероссийского популяционного семинара. Уфа, 2–6 октября, 2006. – Уфа. 2006. Ч. 2. – С. 248–254.

Набиуллин М.И., Ишмуратова М.М. Стратегии жизни видов рода *Sucripedium* и *Eripractis* на популяционном и организменном уровнях // Биологическое разнообразие, спелеологические объекты и историко-культурное наследие охраняемых природных территорий Республики Башкортостан: Сб. научных трудов. Вып. 3. – Уфа: Информреклама, 2008. – С. 79–92.

Набиуллин М.И., Ишмуратова М.М. Фенологические характеристики видов рода *Valeriana* в Башгосзаповеднике // Уральский регион Республики Башкортостан: человек, природа, общество: матер. рег. научно-практ. конф. (16 ноября 2012 г.) г. Сибай. В 2-х частях. Ч. 2. – Сибай: Изд-во ГУП РБ «СГТ», 2012. – С. 188–192.

Набиуллин М.И., Жирнова Т.В., Ишмуратова М.М. Особенности биологии и ценопопуляционная характеристика *Sucripedium guttatum* на Южном Урале // Матер. конф. «Вклад особо охраняемых природных территорий в экологическую устойчивость региона», посвященной 75-летию Башкирского государственного природного заповедника. (Уфа, 9–11 сентября 2005 г.). – Уфа, 2005. – С. 105–109.

Некратова Н.А. Изучение ценокомплексов дикорастущих сырьевых растений как одна из задач ботанического ресурсоведения (на примере *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin) // Раст. ресурсы, 1992. Т. 28. Вып. 2. – С. 1–12.

Николаева М.Г., Лянгузова И.В., Поздова Л.М. Биология семян. – СПб., 1999. – 233 с.

Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. – Л.: Наука. 1985. – 268 с.

Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений: Т.1. Теория организации биоморф. – М.: Недра, 1997. – 630 с.

Одум Ю. Экология. Т. 2. Пер. с англ. – М.: Мир, 1986. – 376 с.

Определитель высших растений Башкирской АССР. – М.: Наука, 1989. – 375 с.

Положения о Федеральном государственном учреждении «Южно-Уральский государственный природный заповедник» (2009). – Москва. – 24 с.

Пономарев А. Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. – М.; Л.: Наука, 1960. Т. 2. – С. 9–19.

Пономарев А. Н. О постановке и направлениях антэкологических исследований // Ученые записки Пермского гос. университета. Серия «Биология». 1970. – № 206. – С. 3–10.

Пучнина Л.В. Состояние ценопопуляций *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) в карстовых ландшафтах севера европейской России // Бот. журн. 1999. Т. 84. – № 9. – С. 75–81.

Пушай Е.С. Орхидные урбанизированных территорий г. Твери // Вестник Тверского гос. университета. 2007. Сер. Биология и экология. – № 8 (36). – С. 97–100.

Пушкарева О.В. *Epipactis helleborine* на Южном Урале: особенности биологии, эколого-фитоценоотические и популяционные характеристики, стратегия жизни : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Уфа. 2013.

Пушкарева О.В., Ишмуратова М.М. Изменчивость качественных и количественных морфологических признаков *Epipactis helleborine* (L.) Crantz. // Уральский регион Республики Башкортостан: человек, природа, общество: мат. рег. научно-практ. конф. (г. Сибай, 16 ноября 2012 г.). Ч. 2. – Сибай: Изд-во ГУП РБ «СГТ», 2012. – С. 209–212.

Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. – М., 1956. – 471 с.

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

Работнов Т.А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. – М.; Л., 1960. Т. 2. – С. 20–40.

Ростова Н.С. Корреляции: Структура и изменчивость. – СПб. Изд-во: СПб. гос. университета, 2002. – 308 с.

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

Самойлов Ю.И. Некоторые результаты сравнения экологических шкал Раменского, Элленберга, Хундта и Клаппа // Бот. журн., 1973. Т. 58. – № 5. – С. 646–655.

Селедец В.П. Экоареалы злаков (Poaceae) песчаных и каменисто-щебнистых местообитаний на Дальнем Востоке России // Бюлл. Ботанического сада-института ДВО РАН. 2009. Вып. 4. – С. 28–36.

Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. – М.: Наука, 1987. – 207 с.

Собко В.Г. Орхідеї України. – Київ, 1989. – 190 с.

Соколов Ю.В. Лёд в пещерах Башкортостана // Биологическое разнообразие, спелеологические объекты и историко-культурное наследие охраняемых природных территорий Республики Башкортостан. Сборник научных трудов. Вып. 3. – Уфа: Информреклама. 2008. – С. 184–196.

Старикова В.В. Методика изучения семенной продуктивности растений на примере эспарцета // Ботан. журн., 1963. Т. 48. – № 5. – С. 696–699.

Стратегия сохранения редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных, растений и грибов. Приказ МПР РФ от 06.04.2004. № 323 «Об утверждении Стратегии сохранения редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных, растений и грибов».

Стратегия сохранения редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных, растений и грибов. Распоряжение Правительства РФ от 17. 02.2014. № 212-р «О Стратегии сохранения редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных, растений и грибов в Российской Федерации на период до 2030 г.»

Сулейманова Э.Н. Биология, эколого-фитоценотические и популяционные характеристики *Valeriana wolgensis* Kazak. на Южном Урале (Южно-Уральский государственный природный заповедник): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Уфа, 2013. – 16 с.

Сулейманова Э.Н., Ишмуратова М.М. Эколого-фитоценотические характеристики *Valeriana wolgensis* Kazak. в горно-лесной зоне Республики Башкортостан // Вестник Оренбургского гос. университета. 2009. – № 6 (100). – С. 362–364.

Сулейманова Э.Н., Ишмуратова М.М. Популяционные характеристики *Valeriana wolgensis* Kazak. в Южно-Уральском государственном природном заповеднике // Ботанические исследования на Урале: материалы регион. с междунар. участием науч. конф., посвящ. памяти П.Л. Горчаковского / Пермский гос. университет. – Пермь, 2009. – С. 328–330.

Султанова И.Б., Исмагилова Г.И. Демографические и экологические характеристики ценопопуляций *Epipactis helleborine* (L.) в Башкирском Зауралье // Биология – наука XXI века. – Пушино, 2004. – С. 204.

Суяндуков И.В. Особенности биологии, состояние ценопопуляций некоторых видов семейства Orchidaceae на Южном Урале (Башкортостан): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Пермь, 2002. – 19 с.

Суяндуков И.В. Численность популяций некоторых видов сем. Orchidaceae на градиенте ухудшения условий роста // Особь и популяция – стратегии жизни: Сб. матер. IX Всерос. популяц. сем.Уфа, 2–6 октября, 2006. – Уфа. 2006. Ч.1. – С. 230–233.

Суяндуков И.В. Устойчивость некоторых видов семейства Orchidaceae к антропогенным воздействиям на Южном Урале // Известия Самарского науч. центра Российской академии наук, 2011. Т. 13. – № 5 (3). – С. 108–112.

Суяндуков И.В. Стратегии жизни некоторых видов сем. Orchidaceae (Juss.) и вопросы охраны орхидей на Южном Урале: Автореф. дис. доктора биол. наук. – Уфа. 2014. – 43 с.

Суяндуков И.В., Ишмуратова М.М. Орхидные заповедников Республики Башкортостан: ботанико-географический анализ, распространение, охрана, мониторинг // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования: матер. IV Всерос. научно-практ. конф. с междунар. участием. (Нижний Тагил, 26–29 марта 2012 г.). – Нижний Тагил, 2012. Ч. 2. – С. 190–198.

Суяндуков И.В., Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. Некоторые результаты разработки стратегии охраны редких видов орхидей Республики Башкортостан // Башкирский экологический вестник, 2009. № 2. – С. 44–48.

Суяндуков И.В., Кривошеев М.М. Репродуктивные стратегии орхидных (Orchidaceae Juss.) на Южном Урале // Фундаментальные исследования. 2014. – № 5–1. – С. 79–83.

Суяндуков И.В., Кривошеев М.М., Шамигулова А.С. Некоторые особенности репродуктивной биологии *Orchis militaris* на Южном Урале // Вестник Оренбургского ГУ. 2009. – С. 168–171.

Суяндуков И.В., Сабитова А.С., Кривошеев М.М., Назаргулова Р.Р. *Orchis militaris* L. (Orchidaceae) на Южном Урале // Современное состояние и пути развития популяционной биологии: Материалы X Всероссийского популяционного семинара. – Ижевск: КнигоГрад. 2008. – С. 194–196.

Суяндуков И.В., Кривошеев М.М. Репродуктивные стратегии орхидных (Orchidaceae Juss.) на Южном Урале // Фундаментальные исследования. 2014. – № 5 (часть 1). – С. 79–83.

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

Татаренко И.В., Вахрамеева М.Г. Жизненные стратегии наземных евразийских орхидных // Охрана и культивирование орхидей: Материалы международной научной конференции (Київ, вересень 1999 р.). Київ: Наук. думка, 1999. – С. 82–83.

Тетерюк Л.В. Башмачок пятнистый // Биология и экология редких растений Республики Коми. – Екатеринбург: УрО РАН, 2003. – С. 43–59.

Тихонова В.Л., Баранова А.Е. Криоконсервация семян *Atropa bella-donna* L. // Флористические и геоботанические исследования в Европейской части (Мат. Всерос. научн. конф. 21–24 авг. 2000 г. г. Саратов). – Саратов, 2002. – С. 383–385.

Тихонова В.Л., Беловодова Н.Н., Яшина С.Г. Криоконсервация семян-микробиотиков // Бюлл. ГБС РАН. 1997. Вып. 175. – С. 91–95.

Тюрина Е.В. Семенная продуктивность зонтичных (Umbelliferae) в условиях высокогорий Юго-Восточного Алтая // Экология и биология высокогорных растений: Проблемы ботаники. – Новосибирск, 1979. Т. 14. – № 2. – С. 74–79.

Тюрина Е.В. К методике определения семенной продуктивности видов сем. Ариáceае // Раст. ресурсы. 1984. Т. 20, вып. 4. – С. 572–577.

Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. – № 2. – С. 7–34.

Фардеева М.Б. Орхидные Республики Татарстан: биология, экология, вопросы охраны: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – М., 1997. – С. 27.

Фардеева М.Б. Онтогенез башмачка настоящего, или Венерина башмачка (*Cypripedium calceolus* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Учебное пособие. Том III. – Йошкар-Ола, МарГУ, 2002. – С. 114–120.

Фардеева М.Б. Динамика пространственно-возрастной структуры клубнеобразующих орхидей / М. Б. Фардеева, Н.А. Чижикова, О.В. Корчебокова // Вестник Тверского гос. университета. 2007. – № 4. – С. 173–178.

Фардеева М.Б., Лукоянова С.В. Виталитетная структура и различные подходы к ее изучению на примере *Cypripedium calceolus* L. // Вестник Татарского гуманитарно-педагогического университета. 2011. – № 2(24). – С. 60–65.

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

Фегри К., ван дер Пейл Л. Основы экологии опыления. – М., 1982. – 379 с.

Федорчук В.Н. Совместное использование методов Браун-Бланке и Раменского для выделения экологически однородных групп лесных сообществ // Бот. журн., 1976. Т. 61. – № 6. – С. 859–868.

Филиппов Е.Г. Таксономический состав комплекса *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó s. l. на Урале // Экология и акклиматизация растений. – Екатеринбург: УроРАН, 1998. – С. 67–86.

Филиппова Л.Н., Вылегжанин Т.Н. К вопросу о цветении трех видов орхидных // Биолого-флористические исследования в связи с охраной природы в Заполярье. Апатиты, 1980. – С. 60–66.

Филонов К.П. Очерк сезонного развития природы Башкирского заповедника // Тр. Башкирского гос. природного заповедника. – М., 1963. Вып. 2. – С. 13–43.

Фирсова М.К. Методы исследования и оценки качества семян. М.: Сельхозлитература, 1955. – 376 с.

Фирсова М.К. Методы определения качества семян. – М., Сельхозлитература, 1969. – 350 с.

Флора и растительность Южно-Уральского государственного природного заповедника / Под ред. Б.М. Миркина. – Уфа: Гилем, 2008. – 528 с.

Фролов Ю.М., Полетаева И.И. Родиола розовая на Европейском Северо-востоке. – Екатеринбург, 1998. – 192 с.

Харрасова Г.В. Интродукция некоторых видов рода *Valeriana* ряда *Officinales* в условиях культуры в степной зоне Башкирского Зауралья. Автореф. ... канд. биол. наук. – Уфа, 2012. – 16 с.

Харрасова Г.В., Ишмуратова М.М., Барышникова Н.И. Репродуктивные характеристики некоторых видов рода *Valeriana* (Valerianaceae) в естественных местообитаниях и в условиях интродукции // Растительные ресурсы, 2013. Т. 49. – № 4. – С. 473–481.

Ходачек Е.А. Семенная продуктивность и урожай семян растений в тундрах Западного Таймыра // Бот. журн., 1970. Т. 55. – № 7. – С. 995–1010.

Ходачек Е.А. Семенная продуктивность растений Западного Таймыра // Структура и функции биогеоценозов таймырской тундры. –Л.: Наука. 1978. – С. 167–198.

Ходачек Е.А. Популяционные и ценоотические аспекты изучения репродукции растений в условиях Арктики // Эмбриология цветковых растений (терминология концепции). 2000. Т. III. – СПб.: «Мир и Семья». – С. 432–439.

Ходачек Е.А. Семенная репродукция растений Арктики // Биологическое разнообразие. Интродукция растений (Материалы четвертой Международной научной конференции, 5–8 июня 2007 г., Санкт-Петербург). 2007. – СПб. – С. 630–632.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 216 с

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М.: Наука, 1988. – 236 с.

Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. – М.: Наука, 1983. – 196 с.

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

Черемушкина В.А. Экологическая и фитоценотическая приуроченность видов рода *Allium* L. в горных экосистемах Евразии // Сибирский экол. журн., 2002. – № 5. – С. 565–570.

Шевкунова А.В., Урбанович О.Ю. Пространственно-генетическая структура метапопуляции *Melitis sarmatica* Klok. (Lamiaceae) на территории Волковысской возвышенности (Беларусь) // Вестник Моск. гос. университета. Сер. 16. Биология. 2010. – № 4. – С. 80–83.

Шибанова Н.Л. Репродуктивная биология некоторых видов орхидей Предуралья / Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Пермь, 1996. – 19 с.

Янцер О.В., Терентьева Е.Ю. Общая фенология и методы фенологических исследований: Учебное пособие. – Екатеринбург: УрГПУ, 2013. – 208 с.

Янцер О.В. Нездолый Т. Актуальные вопросы общей фенологии // Изучение природных и социально-экономических систем. Инновации в системе образования: Матер. Междунар. науч.-практ. конф. (13–17 апреля 2015 г.). – Екатеринбург – Сухум: Абхазский гос. университет, 2015. – С. 212–215.

Barlybayeva M. S., Ishmuratova M.M. Monitoring the state of cenopopulation of *Tulipa riparia* Knjasev, Kulikov et Philippov in the Southern Urals // Plant & Fungal Research. 2020. 3 (1). S. 18–30.

Bernklau E.J. Chemical Mimicry in Pollination // The International Electronic Library. Scientific et Technical. – <http://www.interlibrary.narod.ru/GenCat/GenCat>. 2001.

Scient.Dep/GenCatEcology/400000001/400000001/htm.

Braun-Blanquet J., Pavillard J. Vocabulaire de Sociologie vegetaie. Montpellier. 1925. 22 p.

Brigham C., Schwartz M.W. Population viability in plants conservation, management and modeling of rare plants. N.Y.: Springer Vferlag. 2003. 362 pp.

Brook B.W., Traill L.W., Bradshaw C.J.A. Minimum viable population sizes and global extinction risk are unrelated. Ecol. Letters. 2006. 9 (4). 375–332.

Daumann E. Zur Bestäubungsökologie von *Cypripedium calceolus* L. // Österr. bot. Z., 1968. N 115. S. 434–446.

Ellenberg H. Physiologisches und ökologisches Verhalten derselbe Pflanzenarten // Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1953. B. 65. H. 10. S. 350–361.

Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas // Scripta Geobotanica, 1974. Bd. 9. 98 s.

Ellenberg H., Weber H.-E., Dull R., Wirth V., Werner W., Paulissen D. Zeigerwerte von Pflanzen Mitteleuropa // Scripta geobotanica, 1991. 248 s.

Frank D., Klotz S. Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR / Halle-Wittenberg: Martin-Lüter-Universität, 1990. B. 32. 167 S.

Garcia M.B. Demographic viability of a relict population of the critically endangered plant *Bandereachouardii*. Coriserv. Biol. 2003. 17 (6). 1672–1680.

Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. Chichester e.a.: John Wiley and Sons, 1979. 371 p.

Grime J.P. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. 2nd Edition. Chichester: John Wiley and Sons, 2001. 417 p.

Gross K. Efficient data collection for estimating growth rate of structured population. Ecology. 2002. 83. 1762–1767.

Hagerup O. Pollination in the Faroes – in spite of rain and poverty in insect // K. dan. Vidensk. selsk. Biol. medd., 1951. V. 18. № 15. 78 p.

Hutchinson G.E. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? // American Naturalist, 1959. V. 93. P. 145–159.

Jackowiak B. Atlas roślin naczyniowych w Poznaniu. Poznan, 1993. 409 p.

Jalas J. Hemerobe und hemerochrome Pflanzenarten. Ein terminologischer Reformversuch. Acta Soc. Fauna Flora Fenn., 1955, 72 (11). S. 1–15.

Kevan P.G. Insect pollination of high arctic flowers // J. ecol., 1972. № 60. P. 831–847.

Kroon G.H., Jongerius M.C. Chromosome numbers of *Tulipa* species and the occurrence of hexaploidy. Euphytica. 1986. 35. 73–76.

Landolt E. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora // Veröff. Geobot. Inst. Eidgenoss. techn. Hochschule. Zürich, 1977. H. 64. 208 s.

Löfgren P., Eriksson O., Lehtila K. Population dynamics and the effect of disturbance in the monocarpic herb *Carlina vulgaris* (Asteraceae). Ann. Bot. Fennici. 2000. 37. 183–192.

McCarthy M.A., Possingham H.P., Day J.R., Tyre A.J. Testing the accuracy of population viability analysis. Conserv. Biol. 2001. 15 (4). 1030–1038.

Morris W.F., Doak D., Groom M. et al. A practical handbook for population viability analysis. The Natur. Conserv. London. 1999. 83 pp.

Nilsson L.A. Anthecological studies on the Lady's Slipper *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) // "Bot. Notis". 1979. V. 132. № 3. P. 329–347.

Nilsson L.A. Pollination ecology and evolutionary processes in six species of orchids // Acta Univ. uppsal. Abstrs Uppsala Diss., Fac. Sci. 1981. № 593. 40 p.

Nilsson L.A. Mimesis of bellflower (*Campanula*) by the red helleborine orchid *Cephalanthera rubra* // Nature, 1983. V. 305. № 5937. P. 799–800.

Reed J.M., Akçakaya H.R., Burgman M. et al. Critical habitat. The endangered species act at thirty: conserving biodiversity in human-dominated landscapes. Ed. Scott J.M.N.Y.: Isl. Press., (2006. 1. 164–177.

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

Schlüter H. Vegetationsmerkmale zur Kennzeichnung und Bewertung von Hemerobie und ökologischer Stabilität // Erfassung und Bewertung antropogener Vegetationsveränderungen. Teil. II // Wiss. Beitr. Martin-Luter-Univ. 1987. B. 25. S. 13–19.

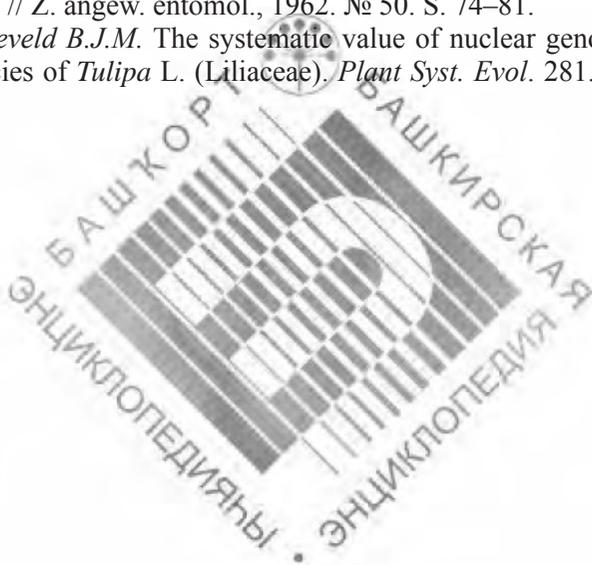
Tews J. Plant population viability analysis in conservation biology: a review. N.Y.: Elatis Modeling and Consulting Inc., 2004. 13 pp.

Westhoff V., Maarel E. van der. The Braun-Blanquet approach // Classification of plant communities / Ed. R.H. Whittaker. The Hague. 1978. P. 287–399.

Willems J.H., Melser C. Population dynamics and life-history of *Coeloglossum viride* (L.) Harm.: an endangered orchid species in the Netherlands // Bot. J. Linn. Soc. 1998. V. 126. P.83–93.

Wiesmann R. Geruchsorientierung der Stubenfliege, *Musca domestica* // Z. angew. entomol., 1962. № 50. S. 74–81.

Zonneveld B.J.M. The systematic value of nuclear genome size for «all» species of *Tulipa* L. (Liliaceae). *Plant Syst. Evol.* 281. 2009. 217–245.



ПРИЛОЖЕНИЯ

Техника безопасности на полевых работах

Работа на ООПТ имеет свои особенности: это работа на природе, что предполагает наличие естественных опасных факторов среды и требует соблюдения мер предосторожности. Полная безопасность невозможна, но риск можно свести к минимуму. В первую очередь, в условиях Республики Башкортостан это профилактика клещевого энцефалита, боррелиоза и иных недугов, переносимых клещами. Период массового нападения таёжных клещей длится обычно с мая по первую половину июля, но существует возможность контакта с единичными особями и в иное время. Носителями вируса энцефалита в горно-лесных районах республики является 3–5 % популяции таёжного клеща. Оптимально, чтобы наблюдателю заблаговременно до полевого сезона была сделана серия противоэнцефалитных прививок. Независимо от прививки, возможность заражения иными переносимыми клещами заболеваниями сохраняется, поэтому в любом случае при выходе на полевые работы нужна соответствующая экипировка, защищающая максимальную поверхность тела, лучше всего летний противобиологический костюм, в обиходе – «энцефалитка». На одежду можно распылить репеллент – препарат, отпугивающий клещей, одной такой процедуры достаточно на неделю. На ходу периодически, не реже 1 раза в час, нужно обследовать шею, заушную область, подмышечные впадины – любимые места прикрепления клещей. Они, как правило, не впиваются сразу, отыскивая участок тонкой кожи, скрытой одеждой. Впившегося клеща можно снять с помощью петли из нити: обычный простой узел подводится под клеща, петлю осторожно затягивают, подёргивая одновременно за противоположные концы нитей. Лаборатории, принимающие клещей на анализ заражённости вирусом энцефалита (членистоногое должно быть с целой головой), имеются в городах Кумертау, Стерлитамак, Уфа. При положительном результате анализа применяются

инъекции специального иммуноглобулина против клещевого энцефалита, доза которых рассчитана по массе тела.

Область распространения широколиственных лесов Башкортостана – эндемический очаг геморрагической лихорадки, переносчиками которой являются мелкие грызуны. Это связывают с таким кормовым ресурсом полёвок и мышей, как орешки липы. Опасность заражения создают пылевидные частички экскрементов грызунов. Часто заражаются работники пасек, так как запах мёда и воска грызунов также привлекает. Меры профилактики общие – соблюдать чистоту в лесных избушках и на пасаках; мыть руки перед едой; есть только на застеленной поверхности; не касаться грязными руками слизистых губ и глаз, быть внимательным к возникшему вдруг после полевых работ лихорадочному состоянию и потере аппетита. Заболевание требует обязательного стационарного лечения.

Неудобства в полевой работе может создать аллергия на определённые виды пыльцы растений. На своём опыте аллергии на пыльцу злаков утверждаю: это излечимо после курса специфической противоаллергенной иммунизации – введения специального препарата аллергена в низком разведении.

Нередко встречается аллергическая реакция на укусы пчёл, ос, мокрецов (в быту – мошки), на такой случай желательно иметь при себе противоаллергический препарат.

В период обилия мошки (июнь) в поле иногда бывает просто невозможно работать без пчеловодной сетки или специального сетчатого колпака, так как из травы поднимаются тучи мелких насекомых.

И, наконец, на полевом маршруте важно не ослаблять внимания: при движении по лесу не забывать о корнях, валежнике, выходах камней, нависающих ветках. При спуске и подъёме по круто-склонам необходимы нескользящая обувь, хозяйственные перчатки. При движении по склону лучше придерживать за кусты и скальные выходы.

Полевая работа энергозатратна: при полном здоровье возможно внезапное снижение уровня глюкозы в крови и резкий приступ слабости, профилактика проста – достаточно иметь с собой конфету или сухарь.

При встрече с большинством диких животных лучше тихо уйти, не привлекая их внимания. Крупные животные потенциально опасны, особенно в период гона – спаривания, поэтому не стоит кричать,

увидев лося или кабанов. Если же вы попали между медведицей и медвежонком – это по-настоящему опасная ситуация. В случае атаки медведицы (проверено на себе!) нужно поднять выше руки с рюкзаком и прочими вещами, чтобы казаться крупнее, громко и решительно (грубым голосом) кричать. Обычно эффекта неожиданности для отпора агрессии достаточно. Ни в коем случае не убегать, показывая хищнику спину. Должна насторожить излишняя доверчивость лисицы: эти животные, особенно в условиях жаркой погоды, могут быть носителем бешенства. Контакт лучше избегать, при укусе или даже просто попадании слюны немедленно обратиться в лечебное учреждение.

Опасности дикой природы компенсируются осознанием её красоты и гармонии, и для сотрудников ООПТ приемлемы.



Фенологические знаки

	начало зеленения у древесных пород, начало вегетации у травянистых растений
	зеленение, вегетация
	массовое зеленение
	начало бутонизации
	массовая бутонизация
	бутоны перед цветением
	зацветание
	цветение
	отцветание
	незрелые семена, плоды
	зрелые семена, плоды
	рассеивание семян, плодов
	начало осенней окраски у древесных пород и изменение окраски травянистых растений
	массовое расцвечивание древесных пород и травянистых растений
	листопад у древесных пород и усыхание травянистых растений

Понятия и термины

Ареал (от лат. *area* – пространство, площадь) – зона распространения, в пределах которой естественно встречается конкретный вид растения.

Банк семян – запас семян в почве, элемент стратегии растений, позволяющий им поддерживать стабильность популяций в сообществах.

Биоморфа моноцентрическая – объединяет растения, побеги, корни и почки возобновления взрослых особей которых сосредоточены в одном центре (центре разрастания особи); гл. обр. растения вегетативно неподвижные, в конце онтогенеза которых отсутствует дезинтеграция морфологическая (деревья с нарастанием моноподиальным, стержнекорневые монокарпика) или она частичная, поздняя неспециализированная (полукустарники, кустарники, растения подушковидные, деревья и стержнекорневые травы); у растений (плотно) рыхлодерновинных отмечается полная неспециализированная дезинтеграция (злаки, осоки).

Биоморфа неявнополицентрическая – объединяет растения, побеги, корни и почки возобновления взрослых особей которых образуют несколько близко расположенных друг к другу центров разрастания особи; гл. обр. растения короткокорневищные (например, виды родов *Valeriana*, *Cypripedium*), которые в онтогенезе проходят несколько фаз развития: первичную моноцентрическую, неявнополицентрическую и в ряде случаев – вторичную моноцентрическую.

Биоморфа явнополицентрическая – объединяет растения, взрослые особи которых имеют несколько явно выраженных, отстоящих друг от друга центров разрастания (один из них первичный); такие участки сосредоточения побегов, корней и почек возобновления могут представлять собой, например, парциальные кусты (автономные части сложного индивида) (рис. 2 а, 25, IV); гл. обр. растения вегетативно подвижные со специализированной морфологической дезинтеграцией (размножение вегетативное).

Биосферный уровень организации живой материи характеризуется биологическим собственным круговоротом веществ и еди-

ным потоком энергии, обеспечивающими функционирование биосферы как целостной системы.

Биотоп (от греч bios – жизнь, topos – место) – относительно однородный в экологическом отношении участок суши или водоема, занятый определенным биоценозом (например, тропический лес, пресноводный водоем и т. д.).

Биоценоз (от греч bios – жизнь, koinos – совместный, общий) – исторически сложившаяся совокупность растений, животных, грибов и микроорганизмов, населяющих определенный участок суши или водоема с относительно однородными условиями существования.

Виталитет – уровень состояния растений, обеспечивающий реализацию генетически обусловленной программы роста и развития.

Возраст абсолютный (син. **в. календарный**) – интервал времени от прорастания до момента наблюдения растений; у деревьев определяется по годичным кольцам или слоям прироста ствола, количеству приростов годичных, мутовкам, развилкам и др.; у большинства травянистых растений – только путем многолетних наблюдений над фиксированными особями, в связи с чем различают *возраст условный*; в. а. отдельных частей растений (побега, листа и др.) определяют во временных (от возникновения), пластохронных или филохронных единицах. Определить абсолютный возраст многолетних травянистых растений нелегко, а порой практически невозможно, т. к. старые части растений отмирают и разрушаются, остаются вновь образовавшиеся раметы. Поэтому чаще используют понятия *возрастное состояние* и *возраст условный*.

Возраст биологический (син. **в. относительный**) - **состояние возрастное** (син. **состояние онтогенетическое**) – физиолого-биохимическое состояние особи, отражающее этап ее онтогенеза в момент наблюдения. С.в. не жестко скоррелировано с возрастом абсолютным и определяется по морфологическим признакам, предположительно обусловленными возрастными (онтогенетическими) изменениями.

Возраст условный – интервал времени от возникновения самой старой сохранившейся части растения до момента наблюдения; определяется по остаткам надземных побегов, приросту годичному, числу парциальных кустов и др.; величина в.у. зависит от интенсивности отмирания многолетних частей растения и уменьшается с наступлением старости.

Генет (англ.: genet) – *особь* семенного происхождения.

Государственные заповедники – высшая форма охраны природы.

Диаспора (англ.: diaspore) (син. **диссеминала, пропагула, зачаток расселения**) – зачаток растения, естественно отделяющийся от материнской особи и служащий для размножения.

Жизненность – см. виталитет.

Жизнеспособность семян. Одной из оценок жизнеспособности семян является процентная доля их прорастания – всхожесть. Обычно под термином «прорастание» принято понимать время, за которое проросло более 90 % семян; под энергией прорастания – число семян, проросших в первые три (пять или семь, если это оговорено дополнительно) дня от начала прорастания, выраженное в процентах. Понятие ж. включает и параметр «силы» семян, отражающий не только дружное прорастание семян, но и нормальное дальнейшее развитие особей

Клон-особь. В этом случае раметы формируются как результат особого типа ветвления, связанного с образованием не только побеговой структуры из боковых ветвей, но и корневой системы и самостоятельных органов репродукции. Наличие собственной корневой системы является основным отличием рамета от ветви. У клонов-особей раметы концентрируются в непосредственной близости от материнской особи и физиологически составляют с ней одно целое.

Клон-группа формируется при вегетативном размножении материнской особи в случае размещения дочерних растений в непосредственной близости от нее. Клоны-группы характерны для рыхлокустовых злаков и короткокорневищных видов. В результате процессов партикуляции в таких клонах может наблюдаться полная самостоятельность раметов, наиболее характерная для поздних этапов их большого жизненного цикла.

Клон-поле – это вершина выраженности клоновой полимеризации и дезинтеграции. В этом случае раметы образуются в ходе вегетативного размножения путем формирования длинных корневищ, корневых отпрысков, усов или других подобных структур, для которых в англоязычной литературе предложен особый термин spacer – захватчик пространства, в российской – «побег расселения». Связь раметов с материнской особью в этом случае носит временный характер, они достаточно быстро приобретают полную самостоятельность.

Масса популяции – вес популяции растений в сообществе.

Метапопуляция – совокупность локальных популяций, дискретных (или относительно дискретных) в пространстве, взаимодействующих друг с другом путем расселения диаспор или генетического потока.

Метод оценки виталитета ценопопуляций – один из методов анализа жизненного состояния ценопопуляций.

Мониторинг – система наблюдений и экспериментов, ориентированных на оценку состояния растительных сообществ.

Национальные парки – федеральные природоохранные учреждения, сочетающие охрану природы, историко-культурных комплексов и организацию экологического туризма.

Неполный онтогенез или **малый жизненный цикл** – онтогенез особи вегетативного происхождения (раметы). Реализуется часть генетической программы развития.

Онтогенез (ontogenesis; от греч. on – существо, genesis – происхождение, возникновение; англ.: ontogeny) – генетически обусловленная последовательность этапов развития особи от ее зарождения в результате полового или вегетативного размножения до ее естественного отмирания и всех ее вегетативных потомков или преждевременной смерти, т. е. индивидуальное развитие организма. В ходе онтогенеза происходит изменение *состояния возрастного* растения, на основании чего выделяют *периоды онтогенеза* или *фазы онтогенеза*. В более широком значении понятие *онтогенез* используют для описания полного цикла развития клона. Исходя из специфики объектов исследований, у ботаников и зоологов это понятие имеет разный объем, поскольку ботанические и зоологические объекты исследования характеризуются различными принципами организации *особей*: унитарный – у большинства животных, модулярный – у растений, грибов и некоторых животных (губки, кораллы, мшанки, гидры).

Оптимум вида – набор условий среды, который обеспечивает виду максимальную биологическую продуктивность.

Особь (individuum, от лат. – in – не, divide – разделять, делить; англ.: individual, bion) – живой организм, образующийся в результате размножения полового (генет) или размножения вегетативного (рамет), взаимосвязь элементов которого обусловлена его морфологической и физиологической целостностью (неделимостью); относительная автономность побегов, выражающаяся в потенциальной способности давать самостоятельные особи, обуславливает наличие у растений некоторых колониальных черт; в связи с этим различают *индивид простой, и. сложный* и *колонию клональную*. Особи растений (в зависимости от жизненной формы растений) могут быть представлены *генетами* и *раметами*.

Период онтогенеза (англ.: ontogeny (period) stage) – промежуток времени индивидуального развития особи, охватывающий определенный, законченный этап возрастных изменений ее морфологического строения; различают *п. эмбриональный, п. латентный, п. виргинильный, п. генеративный, п. сенильный*. Понятия **период онтогенеза и фаза онтогенеза не синонимичны**.

Покой семян. Под покоем семян принято понимать «... полное отсутствие прорастания при благоприятных условиях, или как большее или меньшее снижение всхожести семян, или, наконец, как сохранение способности к прорастанию лишь в узком диапазоне условий»

Полный онтогенез или **большой жизненный цикл** – полная последовательность всех этапов развития одной особи (генеты) и ряда поколений особей вегетативного происхождения (рамет) (в зависимости от жизненной формы растений). При этом реализуется вся генетическая программа развития.

Популяция элементарная (локальная) – совокупность особей одного вида с общим генофондом, занимающая участок в пределах одного ценоза, формирующаяся в результате взаимодействия потока генов и условий внешней среды.

Популяционная плотность определяется количеством особей редкого вида растения в популяции в расчете на единицу площади.

Простой онтогенез – полный онтогенез генеты, в большом жизненном цикле которого отсутствует вегетативное размножение и не образуются раметы (древесные, кустарниковые, однолетние, стержнекорневые, некоторые кистекарневые, клубнеобразующие и луковичные жизненные формы).

Рамет (англ.: ramet, от лат. ramus – ветвь, ответвление) – особь вегетативного происхождения или ее часть. Раметы представляют собой укорененную, физиологически самостоятельную часть генеты, возникающую в процессе вегетативного размножения.

Семя (semen; англ.: seed, semen) – 1) орган размножения и расселения (*диаспора*) цветковых и голосеменных растений, образующийся в результате оплодотворения или у некоторых растений спонтанно (агамоспермия, апомиксис); 2) форма существования особи на первых стадиях ее онтогенеза, характеризующаяся различными специфическими адаптивными морфологическими особенностями и физиологическими механизмами расселения (анемохория, зоохория и т. п.), покоя и прорастания; семя состоит из покровов (семенной кожуры, семенной оболоч-

ки), зародыша и запасающей ткани (эндосперма, перисперма); выделяют семена безбелковые (без эндосперма) и белковые (с эндоспермом).

Сложный онтогенез – полный онтогенез генеты, в большом жизненном цикле которого присутствует вегетативное размножение, приводящее к образованию рамет (коротко- и длиннокорневищные, дерновинные, надземно-ползучие, надземно-столонные, некоторые древесные, кустарниковые, луковичные, клубнеобразующие жизненные формы).

Сокращенный или обрывающийся онтогенез – онтогенез генеты или раметы, в течение которого возможен пропуск онтогенетического состояния, целых периодов или раннее отмирание особи.

Состав популяций возрастной – соотношение в составе популяций растений особей разного возрастного состояния.

Состав популяций половой – соотношение полов в популяциях многодомных растений.

Спектр популяции возрастной – см. состав популяций

Типы популяций по возрастному составу – варианты популяций растений, различающиеся по соотношению особей разного возрастного состава, что позволяет оценить позицию популяций в сукцессии и дать прогноз ее дальнейшего поведения.

Фазы онтогенеза (син. этап или фаза морфогенеза) – определенный момент в ходе индивидуального развития особи, улавливаемый по внешнему изменению ее формы жизни (например, смена системы побегов, типа системы корневой и т. д.); выделение ф.о. (онтобиоморф) основано на различиях жизненной формы одного растения (дерева, кустарники, кустарнички, реже многолетние травы) в разные моменты его онтогенеза и не всегда совпадают с периодом онтогенеза.

Фитоценоз – условно ограниченный и однородный контур растительности, часть фитоценотического континуума.

Частный онтогенез – онтогенез отдельного органа.

Численность особей в популяции – это их общее количество в локальной популяции.

Ценопопуляция – совокупность особей одного вида в границах фитоценоза, условное понятие, широко используемое в демографии растений.

Экосистемный уровень организации живой материи проявляется в том, что в определенном участке с конкретными физико-климатическими условиями существует постоянный обмен вещества и энергии между ее живой (популяции разных видов) и неживой частями.



Ишмуратова Майя Мунировна – профессор, доктор биологических наук, профессор кафедры экологии и БЖ БашГУ, главный научный сотрудник ФГБУ «Башкирский государственный заповедник». Область научных интересов: популяционная биология, интродукция, биотехнология, охрана редких и ресурсных видов растений. Автор и соавтор более 300 научных и научно-популярных публикаций, в т. ч. 6 монографий и Красной книги РБ (2011).



Барлыбаева Миляуша Шарифулловна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник ФГБУ «Южно-Уральский государственный природный заповедник». Область научных интересов: популяционная биология, мониторинг, охрана редких и исчезающих видов растений. Автор и соавтор более 60 научных публикаций, одной монографии.



Ишбирдин Айрат Римович – профессор, доктор биологических наук, профессор кафедры экологии и БЖ БашГУ. Область научных интересов: фитоценология, флористика, популяционная биология и охрана редких и ресурсных видов растений. Автор и соавтор более 300 научных и научно-популярных публикаций, в т. ч. 10 монографий.



Суюндуков Ильгиз Варисович – доцент, доктор биологических наук, декан естественно-математического факультета Сибайского института (филиала) БашГУ. Область научных интересов: популяционная биология редких и ресурсных видов растений, фитоценология, флористика, охрана природы. Автор и соавтор более 80 научных публикаций, является соавтором двух монографий и Красной книги РБ (2011).



Сайфуллина Наиля Марковна – кандидат биологических наук, заместитель директора по научной работе ФГБУ «Государственный природный биосферный заповедник «Шульган-Таш». Область научных интересов: фитофенология, фитоценология. Автор и соавтор более 70 научных публикаций, в т. ч. 3 монографий.



Набиуллин Марс Ишдавлетович – кандидат биологических наук, заместитель директора по научной работе ФГБУ «Башкирский государственный заповедник». Область научных интересов: популяционная биология редких видов растений, фенология и охрана природы. Автор и соавтор более 20 научных публикаций, в т. ч. 2 монографий.



Горичев Юрий Петрович – кандидат биологических наук, заместитель директора по научной работе ФГБУ «Южно-Уральский государственный природный заповедник». Область научных интересов: биогеоценология, структурная организация лесных экосистем и ландшафтов, ботанико-географическое районирование, редкие виды растений, охраняемые природные территории. Автор и соавтор более 100 научных публикаций, в т.ч. 2 монографий.



Кильдиярова Гульфира Нурисламовна – научный сотрудник ФГБУ «Государственный природный биосферный заповедник «Шульган-Таш». Область научных интересов: популяционная биология и охрана редких видов растений. Автор и соавтор более 20 научных и более 60 научно-популярных публикаций, 1 монографии.

Научное издание

Ишмуратова Майя Мунировна, **Барлыбасва** Миляуша Шарифулловна,
Ишбирдин Айрат Римович, **Суюндуков** Ильгиз Варисович,
Сайфуллина Наилия Марксовна, **Набиуллин** Марс Ишдавлетович,
Горичев Юрий Петрович, **Кильдиярова** Гульфира Нурисламовна,

**МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ РЕДКИХ
И РЕСУРСНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ
НА ОХРАНЯЕМЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ
РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН**

Под редакцией М. М. Ишмуратовой

Редактор *А. Ф. Гибадуллина*

Компьютерная верстка *Ф. Ш. Мударисовой*

Подписано в печать 22.09.2020.

Формат 60×84_{1/16}. Бумага офисная «Снегурочка».

Гарнитура «TimesNewRoman». Печать на ризографе.

Усл. печ. л. 16,04. Уч.-изд. л. 8,98.

Тираж 100 экз. Заказ № 17.

ГАУН РБ «Башкирская энциклопедия».

450006, г. Уфа, ул. Революционная, 55. Тел.: (347) 250-06-72.

<http://www.bashenc.ru>

E-mail: gilem@bashenc.ru

Отпечатано в ООО «Информационно-просветительский центр “Башакадемкнига”».

450006, г. Уфа, ул. Революционная, 55.