МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РФ
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования

ПЕНЗЕНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Факультет
физико-математических
и естественных наук

Кафедра
«Общая биология и биохимия»

Направление подготовки 44.03.01 Педагогическое образование
Профиль подготовки Биология
Форма обучения заочная

ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА
на тему:

«МОНИТОРИНГ ПОПУЛЯЦИИ *HERMINIUM MONORCHIS* (L.) R. BR. НА «ОЛЬШАНСКОМ СОЛОНЦЕ»»

Студент _____ Мальцев Олег Сергеевич

Руководитель _____ Фатюнина Ю.А.

Нормоконтролер _____ Клыченков С.В.

Работа допущена к защите (протокол заседания кафедры от 30.06.22 № 16)

Заведующий кафедрой _____ Карпова Г.А.

Работа защищена с отметкой хорошо

(протокол заседания ГЭК от 12.07.22 № 5)

Секретарь ГЭК _____ Клыченков С.В.

Пенза, 2022

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	**3**
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	**5**
1.1. Задачи мониторинговых исследований редких видов	**5**
1.2. Мониторинг популяций видов семейства Орхидные	**10**
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	**23**
2.1. Особенности биологии *Herminium monorchis* (L.) R. Br.	**23**
2.2. Особенности «Ольшанского солонца»	**34**
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	**44**
3.1. Численность и плотность популяции *Herminium monorchis* на «Ольшанском солонце»	**44**
3.2. Возрастная структура популяций	**47**
3.3. Виталитетная структура	**51**
3.4. Методические аспекты организации научно-исследовательской деятельности школьников при изучении редких видов семейства Орхидные	**53**
ВЫВОДЫ	**56**
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	**58**

ВВЕДЕНИЕ

Снижение видового разнообразия на региональном и глобальном уровне – это одна из существенных проблем развития биосферы на современном этапе. Поэтому охрана уязвимых видов растений – важнейшая задача. Семейство *Orchidaceae* в этом отношении особенно выделяется – по разным оценкам от 60 до 80% видов этого семейства находятся под угрозой исчезновения. Из 125 видов семейства, произрастающих на территории России [17], 66 видов занесены в Красную книгу РФ [45]. Из 25 видов орхидей, обитающих на территории Пензенской области [15], 18 – в региональной Красной книге [93, 94]. Поэтому сохранение видового разнообразия орхидных особенно актуально.

Herminium monorchis (L.) R. Br. – относительно мало изученная наземная орхидея, ставшая редкой во многих регионах России – вид включен в Красные книги 32 регионов РФ [9, 17, 46–48], в том числе в Красную книгу Пензенской области [93, 94] с первым статусом редкости, что подчёркивает особо уязвимое положение этого вида.

«Ольшанский солонец» – фактически единственное местообитание *H. monorchis*, подтверждённое сборами последних лет, обнаруженное Татьяной Викторовной Разживиной в 2006 г. [58, 74]. Близкое расположение этого участка к постоянно расширяющейся границе города Пензы, высокая степень сельскохозяйственной и промышленной освоенности и заселённости вызывает серьёзные опасения и определяет необходимость мониторинговых исследований за состоянием популяции этого редкого вида. Они были начаты в 2012–2013 гг. на кафедре ботаники, физиологии и биохимии растений [2, 3, 18, 19], и данная работа представляет собой попытку подведения некоторых итогов 8-летнего наблюдения за состоянием популяции бровника одноклубневого на «Ольшанском солонце».

В связи с этим, **цель** работы – оценить состояние ценопопуляции *H. monorchis* на «Ольшанском солонце», выявить изменения за восьмилетний период наблюдений, представить возможный прогноз развития её в будущем.

В соответствии с целью были поставлены следующие **задачи**:

1. По литературным данным выявить особенности биологии и экологии *H. monorchis*, важные с точки зрения популяционных исследований; определить основные направления популяционных исследований видов семейства *Orchidaceae*.

2. Освоить методику популяционных исследований видов семейства *Orchidaceae*.

3. Выявить изменения численности и плотности ольшанской ценопопуляции *H. monorchis* за период с 2013 по 2021 гг.

4. Провести онтогенетический анализ ценопопуляции, выявить изменения в возрастной структуре ольшанской популяции *H. monorchis*.

5. Определить виталитетную структуру генеративных особей бровника одноклубневого на «Ольшанском солонце».

6. Используя индексы возрастности, эффективности и возобновления, выявить тенденции в изменении состояния ольшанской ценопопуляции б. одноклубневого и предложить возможные варианты её развития в будущем.

7. Оценить возможность использования мониторинговых исследований популяций орхидных для решения задач формирования исследовательских компетенций школьников.

Автор выражает **благодарность:** бывшему сотруднику кафедры, к.б.н. **Мазей Наталье Григорьевне**, супруге **Анастасии Мальцевой** (ранее Колесниковой, на тот момент студентке) за помощь в сборе материала в 2012–2013 гг.; биологу Пензенского ботанического сада ПГУ имени И.И. Спрыгина **Галине Фёдоровне Можаевой** и студентке группы 18ФПЕ **Мамоновой Анастасии** за помощь в сборе материала в 2021 г.; профессору кафедры ОБИБ, д.б.н. **Любови Александровне Новиковой и Анне Андреевне Мироновой** за помощь в осмыслении результатов геоботанических описаний; научному руководителю **Фатюниной Юлии Александровне** за всестороннюю поддержку и помощь.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Задачи мониторинговых исследований редких видов

В широком смысле, согласно определению из программы ЮНЕСКО МАБ (Человек и биосфера), **мониторинг** – система регулярных длительных наблюдений в пространстве и времени, дающих информацию о состоянии окружающей среды с целью оценки прошлого, настоящего и прогноза изменения в будущем параметров окружающей среды, имеющих значение для человека. В буквальном переводе с латинского – «тот, кто напоминает, предупреждает» [34, 59].

Принято выделять условно два вида мониторинга – **экологический**, цель которого состоит в оценке состояния биосферы, а также изменений, касающихся природной среды, ресурсов, флоры и фауны в целом, и **биологический** мониторинг, ориентированный на наблюдения за живыми организмами. В отличие от экологического мониторинга, включающего физические и химические методы, дающие количественные и качественные характеристики факторов среды, биологический мониторинг позволяет оценивать данные о состоянии живых организмов, а также информацию о биологических последствиях изменения среды. Таким образом, можно отметить, что данные виды мониторинга дополняют друг друга и ориентированы на всесторонний контроль динамических процессов, происходящих во флоре и фауне.

Раньше термин «мониторинг» использовали только в области биологии и экологии, сейчас он широко вошёл в обиход за пределами биологических сфер – говорят о мониторинге финансов, национальных проектов и т.п.

В настоящее время широко развёрнуты мониторинговые исследования всех сред Земли (почвенно-экологический, воздушного бассейна, Мирового океана, мониторинг за состоянием популяций отдельных видов растений и

животных и их сообществ др.) на разных уровнях – глобальном, региональном и локальном.

Необходимость мониторинга на всех уровнях человечество осознало во второй половине XX-го века в связи с комплексом экологических проблем, особенно остро обозначившихся в тот период, в том числе проблемы сохранения биоразнообразия. В этот период бурно развивается **экология** – наука о взаимоотношениях живых организмов со средой. Приходит осознание, что сохранение прежних тенденций развития общества приведёт к исчезновению человечества как вида. Для разработки направлений развития общества необходимо понимать, насколько изменилось состояние всех сфер Земли, какими темпами, как реагируют живые системы на вводимые изменения в природопользовании.

Возникло осознание необходимости мониторинг на глобальном уровне с участием всех государств, т.к. природные процессы протекают без учёта административно-территориальных границ. Также такую работу нужно проводить на региональном и локальном уровнях [34, 59].

В настоящий момент по всему миру реализуется большое количество разнонаправленных программ, касающихся проблем мониторинга окружающей среды и отдельных видов живых организмов [105, 110, 113]. Разработаны единые программы системы мониторинга для получения независимых и объективных результатов, не опирающихся на ведомственные интересы и пристрастия.

Отечественными исследователи также вносят существенный вклад в разработку таких программ. Так Н.В. Никифоров [57] предложил для биолого-экологического мониторинга около 100 параметров; а для лесных фитоценозов разработкой параметров мониторинга занимались Л.Б. Заугольнова и Л.Г. Ханина [32, 87].

Сформулированы следующие принципы организации и проведения мониторинга [65]:

1. Рациональность выбора территорий для организации мониторинговых исследований. Например, при проведении фитомониторинга должны учитываться области, в которых располагаются редкие виды растений, а также места их наибольшего произрастания.

2. Периодичность сбора данных при исследовании, в зависимости от целей мониторинга.

3. Информативность индикаторов мониторинга. Например, параметры фитомониторинга не должны быть ограничены констатацией «присутствия–отсутствия» определенных видов растений; использование как индикаторов популяционных характеристик.

4. Доступность результатов мониторинга. Результаты мониторинговых исследований должны вноситься в базы данных, которые будут доступны для всех пользователей при сохранении авторских прав на информацию.

Популяционный мониторинг является разновидностью биомониторинга и служит составной частью системы мероприятий, направленных на охрану редких видов растений. Он представляет собой систему специальных наблюдений за состоянием популяций животных и растений. Фитомониторинг ориентирован на изучение популяций растений; индикаторами выступают такие характеристики, как численность особей, плотность популяции, величина подземной и наземной фитомассы, возрастной (онтогенетический) и виталитетный состав.

Большинство исследователей особо подчёркивают необходимость осуществления популяционного фитомониторинга в отношении редких видов растений [34, 53, 66. 100].

Выделяют следующие **особенности мониторинга редких видов растений**, в зависимости от состояния данных видов по временной повторяемости: краткосрочный (1–2 года), среднесрочный (3–5 лет) и долгосрочный (10–20 лет) [34]. В большинстве исследований в связи с их особенностями организации, наблюдается преобладание результатов именно краткосрочных мониторингов [24], в то время как наиболее информативными

являются именно среднесрочные и долгосрочные виды, так как они исключают влияние флуктуаций.

В России создана Единая государственная система экологического мониторинга, однако, что касается анализа информации о редких видах растений, данная система ещё не достаточно эффективна. В целом процесс мониторинга состояния популяций редких видов растений не достаточно налажен, при этом бесспорно есть положительные сдвиги, например разработка основных принципов и методики наблюдений [24, 32, 40, 96, 101]. Одними из ведущих целей популяционного мониторинга является определение соответствия требованиям к условиям обитания конкретного вида, определение характера изменчивости числа особей в популяции, а также их состояния и возможностей семенной репродукции в природных условиях. Организация такого мониторинга предполагает унификации методик, которые составляются с учетом жизненной формы редкого охраняемого вида.

Предварительные результаты фитомониторинга популяций позволяют выявить следующие негативные тенденции:

– повсеместная гомогенизация растительного покрова планеты одновременно с уменьшением синтаксономического биологического разнообразия как основы устойчивости и стабильности биосистем, экосистем, биосферы [34].

– снижение количества местообитаний, подходящих для редких видов растений [86]; при этом наиболее чувствительны стенобионты со строгой фитоценотической приуроченностью в сочетании со слабой адаптируемостью [23]. Исходя из этого, охрана популяций таких редких видов невозможна без сохранения местообитаний, которые были бы пригодны для таких видов.

– разрушение связей в экосистемах, например в связи с сокращением численности и/или исчезновением опылителей узко энтомофильных видов

растений или в связи с инвазией адвентивных видов растений, вытесняющих менее конкурентоспособные местные виды [109].

– трудно прогнозируемые глобальные перестройки в биосфере, вызванные изменениями погодно–климатических условий планеты [11].

Малые размеры популяций редких видов растений в совокупности с рассмотренными факторами резко повышают их чувствительность даже к небольшим изменениям. Р.Б. Примак подчеркивал, что малые популяции редких видов более подвержены имеющимся рискам в связи с потерей генетического разнообразия. Так минимально жизнеспособная популяция при таких нарушениях как: соотношение между репродукцией и выживаемостью проростков и молодых растений, катастрофическом снижении численности из–за погодных условий, влияния фитофагов и др. может перейти в критическое состояние [34]. Одним из острых рисков для редких видов растений является смена лесообразующих пород за счёт сукцессий в лесах и на лугах, то есть антропогенной трансформации как результата нарушения водного режима, сенокоса и выпаса животных [8]. Изучение в Европе 132 редких лесных видов показало, что большинство из них теневыносливы и отличаются мезофитностью, что при изменениях состояния лесов в последние 100 лет создает для таких видов существенную угрозу. Поэтому для осуществления должных охранных мероприятий популяций редких видов растений необходим детальный сбор информации не только о биологии и экологии данных видов, но и о состоянии их местообитаний [41].

Можно сделать вывод, что мероприятия, касающиеся мониторинга состояния популяций, должны проводиться при учёте не только редких видов растений, но и сводиться к популяционному фитомониторингу. В качестве объектов мониторинга должны выступать и популяции эдификаторов экосистем, так как их сохранение играет важную роль для правильного функционирования растительного покрова не только

конкретного фитоценоза, но и региона, с которым связаны редкие виды растений.

1.2. Мониторинг популяций видов семейства Орхидные

Семейство *Orchidaceae* – самое крупное семейство класса однодольных, и одно из наиболее уязвимых семейств флоры России. Как объектам охраны и научных исследований представителям семейства Орхидных уделяется большое внимание во многих регионах [10]. Редкими являются более половины всех орхидей, обитающих на территории нашей страны – 66 видов из 124 включены в список подлежащих охране видов Красной книгу России [13, 17].

Причины особой уязвимости представителей данного семейства следующие:

1. Узкая экологическая амплитуда – большинство представителей семейства являются примером стенобионтов, крайне требовательных к определённым условиям освещённости, содержанию влаги в почве, атмосферной влажности, эдафическим факторам – pH почвенного раствора, температурным условиям; а также являются слабыми конкурентами. Они крайне негативно реагируют на присутствие антропогенного фактора – первыми выпадают их сообществ, подверженных техногенному прессу. Большинство видов встречаются только в неизменённых и слабо изменённых человеком лесных и луговых сообществах, со сбалансированными в процессе эволюции связями между видами. При малейшем нарушении этих связей в результате хозяйственной деятельности человека орхидные первыми выпадают из состава таких сообществ [111].

2. Облигатная микотрофность. Все представители семейства находятся в тесной зависимости от микоризообразующих грибов, причём с самых первых этапов онтогенеза. У орхидных самые мелкие семена в мире растений, совершенно лишённые не только эндосперма или перисперма, но и дифференцированного зародыша, который представлен всего несколькими

клетками и не способен развиться в проросток без взаимодействия с грибной гифой. Строгой специфичности по отношению к грибам со стороны орхидей при этом не наблюдается: чаще всего это несовершенные грибы рода *Rhizoctonia*, реже – представители базидиальных грибов. Механизм взаимодействия двух партнеров ещё слабо изучен и, видимо, довольно сложен и динамичен. В отношении эпифитных и эпилитных орхидей в этом вопросе больше ясности – вне связи с почвой разлагаемая грибами мёртвая органика – единственный источник минеральных веществ для их развития. Это же актуально и для так называемых бесхлорофилльных наземных орхидей, перешедших к исключительно микотрофному способу питания при недостатке света в лесных сообществах (роды *Neottia*, *Aphyllorchis*, *Corallorhiza*, *Epipogium*). А вот отношения наземных хлорофиллоносных орхидных с микобионтами менее очевидны. Известно, что у орхидных формируется особый тип микоризы, отличный от микоризы представителей семейства вересковые, эктомикоризы голосеменных или арбускулярной микоризы других семейств. Взаимоотношения между партнёрами динамичны, и в зависимости от внешних условий и внутренних факторов могут сдвигаться от симбиотических к паразитическим, когда грибные гифы переваривают ткани корней и их видоизменений, корневищ, или, наоборот, грибные гифы разрушаются и перевариваются клетками орхидных [78, 114]. Необходимость в микобионтном партнёре, предъявляющем свои требования к факторам среды, существенно сужает экологическую нишу, подходящую для орхидных, и является одной из существенных причин их стенобионтности.

3. Особенности онтогенеза. В целом, онтогенез орхидных продолжительный – среди них нет настоящих однолетников, все они многолетние травянистые растения – поликарпики. У большинства видов прегенеративный период продолжительный, что при отсутствии вегетативного размножения сильно затрудняет самоподдержание популяций. Продолжительность прегенеративного периода обусловлена

микотрофностью орхидей. Жизненный цикл *Orchidaceae* начинается с прорастания семени в присутствии грибного партнёра. Проросток орхидных всегда подземный, особого строения, не встречающегося у представителей других семейств – протокорм. В связи с отсутствием собственного фотосинтеза развитие протокорма медленное – переход к ювенильному состоянию (и фотосинтезу) занимает от нескольких месяцев до нескольких лет [111, 112]. Необходимость «делиться» с микобионтным партнёром определенными метаболитами, видимо, также удлиняет прегенеративный период и задерживает переход к цветению. К генеративному состоянию большинство орхидных РФ переходит в возрасте 5–15 лет. Например, цветение венерина башмачка *Cypripedium calceolus* L. – довольно хорошо изученного вида Красной книги России – происходит через 11–17 лет после попадания семян в почву [82, 84, 115]. Вместе с этим, при наступлении неблагоприятных условий или нарушения энергетического баланса растения, вызванного обильным цветением или плодоношением, генеративные особи переходят в состояние вторичного покоя – то есть не образуют надземных побегов, но сохраняя подземные органы. Таким образом, семенное размножение в этом случае будет не ежегодным, что приводит к колебаниям численности. Переход к состоянию покоя (скрытое генеративное состояние) создает дополнительные трудности при мониторинге состояния популяций орхидных, когда из-за отсутствия наземных побегов можно существенно занизить реальную численность генеративных особей.

Для большинства видов не характерно пребывание особей в постгенеративном состоянии.

Ключевая тенденция эволюции жизненных форм цветковых – ускорение онтогенеза при освоении местообитаний с менее благоприятными условиями – у орхидных также проявляется в виде формирования жизненной формы вегетативного однолетника. В этом случае у особи происходит ежегодное отмирание всех надземных и подземных органов, за исключением почки возобновления, которая зимует на особых структурах – тубероидах –

ежегодно замещаемых метаморфозах одновременно корня и побега. Эти структуры не имеют аналогов у представителей других семейств. Отсутствие многолетних подземных органов делает невозможным реализацию С-стратегии, поэтому представители семейства редко выступают в роли эдификаторов сообществ, являясь слабыми конкурентами и играя в сообществах роль ассектаторов. Необходимость ежегодного омоложения подземных органов и их недолговечность является прямым следствием микотрофности орхидей и смещения симбиотических отношений в сторону паразитизма. За счёт вегетативного размножения орхидных может происходить омоложение растений, обеспечивающее длительное существование клона [29].

Особенности онтогенеза представляют определенные трудности при анализе популяции орхидей. Так, у венерина башмачка *Cypripedium calceolus* в составе одной куртины можно наблюдать как генеративные, так и при условии совокупности иных признаков взрослые вегетативные побеги [83].

Для уточнения онтогенетического состояния часто нужно изучать подземные органы, однако, природоохранный статус видов не позволяет это сделать, так как может уничтожить малочисленную популяцию – необходимо использовать только индеструктивные методы, что снижает точность определения онтогенетического состояния – например, сенильные особи можно принять за имматурные, что существенно скажется на выводах об онтогенетической структуре популяции [84, 85].

4. Эндемизм *Orchidaceae*. Большинство видов орхидных имеют узкий ареал, то есть являются эндемиками. Поэтому хозяйственная деятельность человека на определённой территории может привести к молниеносному вымиранию видов и даже целых родов. Среди орхидей есть и палеоэндемики – это в основном обитатели влажных тропических лесов, где примерно 80 млн лет назад и выделилось это семейство, и неоэндемики – виды, относительно недавно сформировавшиеся при освоении новых районов и не успевшие ещё расширить свой ареал [108]. Наибольшее число эндемиков

отмечено для Африки, Мадагаскара, Австралии и Новой Гвинеи. Видообразование в семействе происходит очень активно, наши знания о видовом разнообразии ещё очень неполные, особенно для слабо изученных внутренних районов влажных тропических лесов. Так как их площади сокращаются катастрофическими темпами, мы рискуем потерять многие виды орхидей, так и не узнав об их существовании.

5. Энтомофильность *Orchidaceae*. Большинство орхидных узко специализированы к опылению строго определёнными родами и видами насекомых. Это ключевое и в целом прогрессивное направление эволюции цветковых позволило повысить эффективность опыления настолько, что удалось редуцировать андроцей вплоть до единственной тычинки. Хорошо известно уникальное, выработанное миллионами лет эволюции соответствие между морфологией цветка и морфологией, физиологией и этологией опылителя. Но эта узкая специализация в условиях антропогенного пресса оказалась губительной для ряда видов, так как уменьшение численности опылителей из-за использования пестицидов и других причин привело к затруднению или невозможности опыления, сокращению семенной продуктивности, что для вегетативно неподвижных видов создало существенные трудности с самоподдержанием численности популяций.

Анализ литературы показал, что **наиболее актуальные направления** популяционных исследований *Orchidaceae* следующие: изучение флористического состава семейства орхидных отдельных регионов, определение новых местанахождений с последующим картированием; изучение фенологических ритмов развития и фитоценологии; определение экологической приуроченности, валентности и толерантности видов; выявление особенностей репродуктивной биологии видов, консортивных связей; выявление влияния внешних факторов на семенную продуктивность; определение стратегий жизни видов и механизмов антропотолерантности; мониторинг за состоянием популяций видов, особенно редких, с использованием онтогенетического и виталитетного анализа; создание

искусственных популяций, интродукция редких видов на территории ботанических садов с целью сохранения генофонда популяции редких видов и последующей реинтродукции в природные сообщества [38].

Чаще всего изучение состояния популяций редких и исчезающих видов орхидных осуществляется на особо охраняемых природных территориях (ООПТ) разного уровня – заповедниках, национальных парках, заказниках, памятниках природы, так как именно там возможен более результативный и тщательный мониторинг растений в ненарушенных или слабо изменённых природных экосистемах. Данные территории не только рекомендованы для оценки статуса редких и исчезающих видов растений, но и удобны для проведения исследований по оценке динамики численности популяций в разные промежутки времени и составлении статистических прогнозов их развития. Полученные результаты служат эталоном при анализе данных о состоянии популяций редких и исчезающих видов на территориях, которые подвержены антропогенному воздействию [6, 36, 37, 54, 55].

Так, например, на территории Южно-Уральского государственного природного заповедника (республика Башкортостан) осуществляется мониторинг за состоянием популяций пальчатокоренника Фукса *Dactylorhiza fuchsii*, внесённого во многие региональные Красные книги [5, 6]. Исследователям удалось выявить следующие особенности. Во-первых, численность ценопопуляций значительно варьирует в различных сообществах: максимальна в условиях горного луга – до 879 особей, минимальна (до 37 экземпляров) – в лесных сообществах, что отражает светолюбие вида. В целом авторы отмечают, что в среднем для республики характерны малочисленные популяции этого вида – около 50–80 экземпляров, и делают закономерный вывод о благоприятном влиянии введения режима охраны на территории заповедника на численность популяции п. Фукса.

Во-вторых, даже для такого вегетативно неподвижного вида, для п. Фукса, характерно сильное колебание численности по годам. Например, в

2016 г. было отмечено уменьшение численности особей по сравнению с предыдущим годов в 2,0–5,8 раза. Авторы связывают это с погодными условиями – дождливым и прохладным вегетационным периодом 2016 г. по сравнению с тёплым и влажным летом 2015 г. По нашему мнению, говорить о сокращении численности популяции преждевременно, так как скорее всего, большинство особей в неблагоприятных условиях перешли к скрытому генеративному состоянию, и просто не были обнаружены.

В-третьих, на территории заповедника зафиксированы довольно высокие для этого вида значения максимальной плотности 17–18 особей на 1 м^2.

Авторы проанализировали возрастную структуру популяций, и установили, что возрастные спектры исследованных ценопопуляций полночленные, правосторонние, с преобладанием генеративный особей. Доля генеративных особей изменяется от 40–95%, и подвержена погодичным флуктуациям (колебания составляют в 1,5–2,5 раза). Доля особей j-, im- и v-возрастного состояния колеблется в широком диапазоне от 1–20, 2–31 и 2–16% соответственно, и также подвержена колебаниям. При сравнении с базовым спектром, авторы делают вывод, что несмотря на выраженные изменения от года к году, популяции устойчивы. Несколько снижает ценность таких выводов то, что наблюдения были сделаны всего за двухлетний период, поэтому эта работа представляет собой результат кратковременного мониторинга, и должна быть продолжена для более обоснованных выводов.

К кратковременному варианту мониторинга относится работа, подводящая промежуточные итоги популяционных исследований на территории Баргузинского заповедника в 2008–2010 гг. Исследователи сравнили онтогенетические спектры 4-х видов орхидей разных жизненных форм: короткокорневищных башмачка настоящего *Cypripedium calceohis* L. и башмачка крупноцветкового *Cypripedium macranthon* Sw., длиннокорневищного башмачка капельного *Cypripedium guttatum* Sw. и вида

с утолщенным веретеновидным стеблекорневым тубероидом любки двулистной *Platanthera bifolia* (L.) Rich. Для оценки состояния ценопопуляций использовали показатели – плотность и численность особей, форма возрастных спектров в сравнении с базовыми [12].

Исследователи установили, что наиболее благоприятное состояние ценопопуляций длиннокорневищной орхидеи башмачка капельного. Для них характерны наибольшие показатели численности и плотности (4–73 побегов на 1 $м^2$). Интересно, что из всех видов изученных орхидей башмачок капельный единственный увеличивает своё присутствие близ троп, положительно реагируя на ослабление конкуренции. Обычно уплотнение почвы при вытаптывании негативно сказывается на численности корневищных видов, но башмачок капельный демонстрирует иную реакцию. Возрастные спектры в большинстве исследованных ценопопуляций неполночленные из-за отсутствия j- особей, что говорит о преимущественно вегетативном размножении этого вида в данных условиях, с выраженным правосторонним характером, совпадающие с базовым возрастным спектром, что обычно наблюдается при соответствии экологических факторов потребностям вида и свидетельствует об устойчивом состоянии популяции.

Сходные выводы были сделаны и в отношении короткокорневищной орхидеи *Cypripedium macranthon*. Отмечены в основном правосторонние неполночленные спектры. Однако, в ряде ценопопуляций резко преобладали j- особи. Авторы предполагают, что причиной могли быть колебания погодные условия, приводящие в разные годы к разной приживаемости семян и формирование волн численности. Число побегов по годам подвержено изменению от 84 до 284.

Наибольшие опасения вызывает популяция *Cypripedium calceolus* L. – самая малочисленная, с наименьшей плотностью, с преобладанием взрослых особей при низком или полном отсутствии j- особей и слабом вегетативном размножении.

У представителя другой жизненной формы – вегетативного однолетника с тубероидом *Platanthera bifolia* возрастные спектры имеют бимодальный характер с двумя пиками – на im- и g- особях. Авторы объясняют это эффективным семенным размножением, носящим волнообразный характер, с одной стороны, и значительной продолжительностью жизни и продолжительности генеративного состояния, с другой. Исследователи отмечают для этой жизненной формы возможность пребывания в состоянии вторичного покоя. Для всех видов выявлена флуктуирующая динамика численности (в 1,5–2,5 раза) [12].

Относительно малочисленны исследования, где помимо анализа онтогенетического спектра состояние популяций орхидей оценивают с учётом виталитетной структуры популяции, поэтому большую ценность, представляет, например, работа исследователей, изучивших состояние популяции *Platanthera bifolia* в Кировской области [26]. Было обнаружено, возрастные спектры этого вида в 9 ценопопуляциях двувершинные и в общих чертах совпадают с базовыми спектрами для этих условий и можно было бы сделать вывод о стабильном состоянии популяции. Однако в виталитетной структуре преобладают особи низкой жизненности, что позволяет отнести эти популяции к депрессивным и подчеркивает необходимость дальнейших мониторинговых исследований, так как в данной работе подводятся итоги наблюдений только за 1 вегетационный период.

Большинство мониторинговых исследований проводятся на территории заповедников. Так например, в государственном заповеднике «Шульган-Таш», расположенном в горнолесном поясе Южного Урала на территории Башкортостана, в 2016– 018 гг. изучены популяции 6 видов орхидей разных биоморф: короткорневищных *Cypripedium calceolus* и *Epipactis atrorubens*, длиннокорневищного (*E. palustris*), вегетативных однолетников с пальчатораздельным стеблекорневым тубероидом *Gymnadenia conopsea* и *Dactylorhiza fuchsii* и вегетативного однолетника со сферическим стеблекорневым тубероидом на коротком столоне *Orchis mascula* [41].

Исследования показали, что численность короткокорневищных орхидей *Cypripedium calceolus* и *Epipactis atrorubens* значительная, но по плотности они различаются. У башмачка настоящего она высокая (90–130 шт/м^2, из-за скученного произрастания, у дремлика тёмно-красного – низкая из-за рассеянного размещения (3–10 шт/м^2). Возрастные спектры у обоих короткокорневищных видов правосторонние, полночленные с преобладанием g-особей (около 65% у *C. calceolus* и около 58% у *E. atrorubens*). Возрастные спектры у этих видов очень схожи: доля j-растений составляет около 3%, im-растений – около 3–9%, v-растений – около 30%.

У вегетативных однолетников в заповеднике «Шульган-Таш» плотность невысокая – 5–35 шт/м^2 для *Dactylorhiza fuchsii*, 1–25 шт/м^2 для *Gymnadenia conopsea*, 10–25 шт/м^2 для *Orchis mascula*. Возрастные спектры в целом правосторонние, полночленные, с преобладанием генеративных особей (71%, 72%, 51% соответственно). У *D. fuchsii* выявлен небольшой второй максимум на im- особях. Тенденция к бимодальности спектра. Доля j-растений составляет около 9% для *D. fuchsii* и – *G. conopsea*, 18% для *O. mascula*. Вклад имматурных особей составляет 9–15%, виргинильных – 6–16%.

Наибольшая численность (300 – 900 особей) и плотность (30–70 шт/м^2) в данных условиях зафиксирована для длиннокорневищной орхидеи с активным вегетативным размножением дремлика болотного. В отличие от других видов, максимум возрастного спектра смещён на виргинильные особи (57%); доля j-особей 7%, im-особей 16%, g-особей – 20%). В целом данные трёхлетнего мониторинга позволяют исследователям сделать вывод о удовлетворительном состоянии ценопопуляций редких видов орхидных на территории заповедника «Шульган-Таш» [41].

Намного меньше работ, отражающих данные среднесрочных мониторинговых исследований. В связи с этим представляет интерес исследование Н.И. Игошиной, подводящее итоги пятилетнего мониторинга (1999–2004 гг.) за состоянием популяций 6 видов орхидей разных

экобиоморф в предгорьях Среднего Урала [35]. Установлено, что численность особей *Cypripedium calceolus* за годы наблюдений была подвержена колебаниям от 40 до 85 особей при очень низкой плотности 6–10 особей на 0,25 га. За 5 лет произошло значительное изменение возрастной структуры популяций: из одновершинного с максимумом на g- особях (80%) он трансформировался в двувершинный с дополнительным максимумом на v- особях (39%), доля генеративных снизилась до 51%. Автор делает вывод об омоложении популяции за счёт вегетативного размножения.

Наибольшее опасение вызывает популяция короткокорневищной орхидеи *Listera ovata* – это самая малочисленная из изученных популяция – 10–17 особей в разные годы с плотностью 1–3 особи на 0,25 га. Она неполночленная из-за отсутсвия s-, im- и j- особей. За 5 лет пик бимодального возрастного спектра переместился с зрелого генеративного на старое генеративное состояние, что говорит о старении популяции, что при отсутствии im- и j- растений может привести к полному её исчезновению.

Относительно стабильное состояние установлено для популяций *Platanthera bifolia* и *Epipactis atrorubens* с колебанием численности по годам от 90 до 120 особей и 70 до 100 особей соответственно, несмотря на неполночленность спектров. За 5 лет они не претерпели принципиальных перестроек, но тем не менее происходит перераспределение особей между возрастными группами, носящее волнообразный характер, в связи периодическим старением и отмиранием генеративных особей, взрослением прегенеративных.

Наиболее лабильные спектры обнаружены у *Orchis ustulata* – чрезвычайно редкого тубероидного многолетника [98]. За 5 лет с вегетативно-ориентированного (64% v- особей) он стал генеративно-ориентированным (67% g-особей), что автор объясняет чередованием вегетативного и семенного размножения.

Наиболее стабильная возрастная структура отмечена для бесхлорофилльного с коралловидным корневищем *Epipogium aphyllum*.

Сохранялась неполночленность возрастного спектра за счёт отсутствия j-, im- и s- особей, с одновершинным спектром с максимумом на g- особях (86–90%) [35].

Важную роль в мониторинговых исследованиях играет использование метода картирования. Оно широко применяется учёными в Нидерландах, Великобритании, Эстонии, Германии и других европейских государствах, в меньшей степени в РФ (в основном для северо-западной европейской части). С помощью этого метода, например, удалось зафиксировать снижение численности популяций *Coeloglossum viride* (L.) Hartm., *Corallorhiza trifida* Chatel. [27].

Мониторинговые исследования позволяют уточнить категорию редкости вида [31, 104]. На сегодняшний день существует семь категорий, принятых Международным союзом охраны природы («Extinct», «Extinct in the Wild», «Critically Endangered», «Endangered», «Vulnerable», «Near Threatened», «Least Concern»). Существует и ещё одна категория – «Data Deficient», она применима в ситуациях, когда уровень угрозы не может быть определен из–за отсутствия решения проблем таксономии.

В настоящее время одним из перспективных направлений мониторинговых исследований популяций редких видов орхидных является оценка сохранения внутривидового генетического разнообразия особей. При этом эффективность применения генетических аспектов для сохранения биоразнообразия вполне убедительна, а применение различных молекулярно–генетических и морфологических методик упрощает процесс [103]. Следует отметить, что для сохранения естественных эволюционных процессов и способности вида к адаптации рационально отбирать в качестве «единиц сохранения» различные линии, например, носителей геномов различного типа, если они определены. В настоящее время для оценки генетического разнообразия популяций используются так называемые ДНК–методики, основанные на полимеразной цепной реакции (ПЦР). Преимущество применения ПЦР состоит в том, что для данной реакции

достаточно небольших фрагментов зелёной массы, при изъятии которых ущерб экземплярам редких растений не наносится. Наиболее распространенные технологии на основе ПЦР включают в себя: сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей генов, межгенных спейсеров, расположения и длин микросателлитных повторов, распределение транспозонов и др. Они дают возможность осуществлять сравнение не только между популяциями одного вида, но и изучать внутрипопуляционный полиморфизм. Кроме использования ДНК–методик в практике применимы методы оценки белкового полиморфизма (аллозимный метод) и морфология [98]. Применение данных методов хотя и довольно сложно в исполнении, однако актуально в случаях дифференциации нескольких близких таксонов, нечётко обособленных вследствие активно идущих эволюционных процессов. При этом особую важность обретает сохранение самих эволюционных процессов, а не многообразие образующихся «микротаксонов» [103].

Анализ генетической вариабельности должен затрагивать не только вымирающие виды растений, но и те редкие виды растений, у которых отрицательная динамика численности не подтверждена. Такие исследования, касающиеся полиморфизма таксонов необходимы как для изучения эволюционных процессов, так и для филогенетического паттерна таксономических групп.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Особенности биологии *Herminium monorchis* (L.) R. Br.

Объект исследования – бровник одноклубневой *Herminium monorchis* (L.) R. Br. **Тип ареала** – евразиатский. В России охватывает Нечерноземье (отсутствует на Крайнем Севере и в крайне южных районах), Сибирь, Дальний Восток, Кавказ. За пределами РФ встречается в Средней и Малой Азии, Индии, Монголии, Тибете, Китае, Японии.

Особенности экологии. *H. monorchis* имеет относительно широкую экологическую амплитуду по отношению к освещённости, увлажнению, богатству почвы, реакции почвенного раствора. Так, по шкале освещённости Landolt (1977) его помещают на ступень 3 (полутеневое, при относительном световом довольствии более 10 %) – 5 (полностью световое растение, не выносящее затенения). По шкале влажности он занимает ступени 2 (на сухих почвах) – 4 (на почвах от влажных до сырых). По шкале реакции почвенного раствора 4 (щелочные почвы с pH 5,5 – 8) – 5 (только щелочные почвы с pH выше 6,5). По шкале богатства почвы питательными веществами, особенно азотом – 2 (на бедных почвах) [17].

H. monorchis – лугово-болотный вид лесной зоны Евразии. Он обитает на лугах разного типа от заболоченных и сырых до суходольных, нередко встречается на лесных полянах, в Приморье на склонах сопок, в горах на высоте до 2500 м над уровнем моря [79]. В Англии вид произрастает преимущественно на известковых субстратах, при pH 7,5 и выше. Но известны местообитания и на оглеенных кислых почвах сырых лугов. В условиях Горного Алтая растет на закочкаренных солонцеватых осоково-разнотравных лугах. В Костромской области встречается в сильно увлажненных местообитаниях на болоте, как на ключевых участках, так и на сплавине, где формируются многочисленные ценопопуляции (1–3 тысячи особей, средняя плотность 5–16, максимальная – до 156 особей на 1 м^2) [17].

Вид встречается в светлых сыроватых и сухих разреженных лесах, по опушкам, лесным полянам [4, 21], преимущественно на известняках [6, 49]. Таким образом, о бровнике можно говорить как о гигрофите, кальцефиле и галофите.

В растительных сообществах играет роль ассектатора. Общее проективное покрытие (ОПП) колеблется от 45 до 55 %, доля бровника 0,5–1,0 % ОПП; 5–20 шт. на 1 м^2. Роль бровника становится более заметной на слабо задернованных участках с высоким содержанием солей. При сомкнутости травостоя 45% ОПП доля бровника возрастает до 2 % ОПП, плотность повышается до 20 шт/м^2.

По классификации жизненных форм орхидных [78, 80], *H. monorchis* – это вегетативный однолетник со сферическим тубероидом на длинном столоне и симподиально нарастающими моноциклическими вегетативно-генеративными побегами, ежегодно полностью замещаемыми.

Онтогенез *H. monorchis* изучен в Алтайском крае [20], в Приморье, в условиях редколесья из *Querqus dentata* (таблица 1, рисунок 1) [79] и на «Ольшанском солонце» в ходе исследований, проведенных на кафедре Общей биологии и биохимии в 2012–2013 гг., (таблица 2, рисунок 2) [2, 3, 19].

Таблица 1 – Морфометрические характеристики возрастных состояний Herminium monorchis в Приморье [79]

Признак	j (2–3 лет)	im (2–4 лет)	v (3–5 лет)	g (4–8 лет)
Число листьев	1	1	2	2-3
Длина листа, см	1,9±0,1	4,0±0,2	4,6±0,3	4,6±0,5
Ширина листа, см	0,5±0,4	0,9±0,02	1,3±0,1	1,4±0,07
Число корней	1,3±0,1	2,3±0,2	3,7±0,2	5,2±0,3
Длина корня, см	1,6±0,1	2,1±0,1	3,9±0,5	6,8±0,9
Длина столона, см	1,5±0,09	2,6±0,2	4,9±0,3	5,2±0,8
Диаметр тубероида, см	0,3±0,02	0,5±0,05	0,9±0,5	1,1±0,3
Высота побега, см				16,4±1,8
Число цветков				31,7±3,0

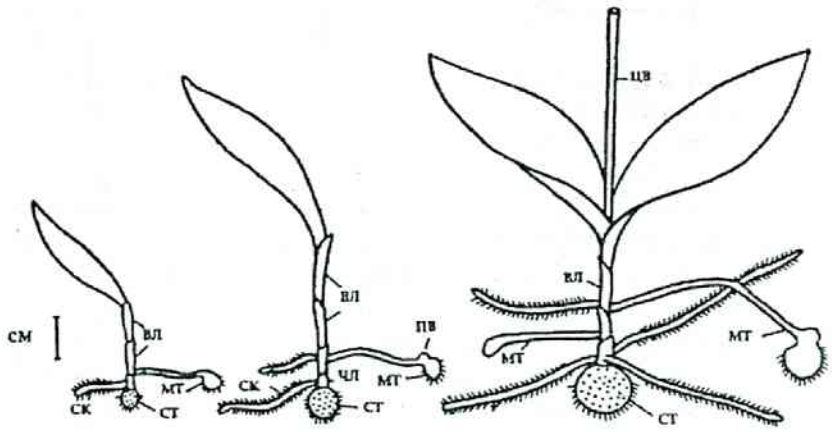

Рисунок 1. Онтогенез Herminium monorchis в Приморье [79]

На «Ольшанском солонце» были найдены особи *H. monorchis* 3-х возрастных периодов и 5-ти возрастных состояний: латентного (семена в коробочках), прегенеративного (j-, im и v-особи), генеративного (g-особи) (таблица 2, рисунок 2) [2, 3, 19] в соответствии с классификацией Т.А. Работнова [64], А.А. Уранова [71].

Таблица 2 – Морфометрические характеристики возрастных состояний Herminium monorchis на «Ольшанском солонце» [2, 3, 19]

Признаки	j	im	v	g
Количество листьев срединной / низовой формации	4/1	2(3)/2(3)	2(3)/2(3)	2/2–3
Длина листовой пластинки листа срединной формации, мм	21,3±3,6	28,1±1,8	45,4±2,9	42,7±5,8
Ширина листовой пластинки листа срединной формации, мм	4,0±0,7	5,5±0,3	9,6±0,6	11,3±1,6
Количество жилок	6,7±1,5	7,8±0,3	13,5±0,3	15,3±0,4
Диаметр тубероида прошлого года заложения, мм	1,8±0,2	3,5±0,2	5,3±0,3	6,3±0,8
Количество тубероидов, образованных в текущем году	1(2)	1(2)	1–2(3)	1–3
Диаметр тубероидов, образованных в текущем году, мм	1,7±0,2	3,8±0,2	4,9±0,5	6,0±1,1
Длина столонов, мм	3,0±0,0	8,5±1,0	14,7±1,7	38,0±4,5
Длина корня, развивающегося на тубероиде	20,7±0,8	22,4±1,7	31,2±1,8	40,0±2,5
Количество придаточных корней, развивающихся от основания побега	0–1	1–4	2–4	3–4
Высота удлинённого побега, см	–	–	–	16,0±2,5
Количество коробочек	–	–	–	13,7±4,5

Латентный период. Семенами *H. monorchis* мелкие, около 300×150 мкм.

Прегенеративный период. *Протокорлы и проростки* вероятно, в этих условиях образуются, но не найдены из-за трудностей их обнаружения из-за мелких размеров.

Ювенильные особи (j) образуются из семян на 2–3 год или вегетативно – за счёт формирования особями j-, im, v-, g-состояния дополнительных мелких тубероидов диаметром 1,5–2,0 мм. Из таких мелких тубероидов развиваются j- особи. Сами ювенильные особи размножаются довольно редко. Они представляют собой укороченный побег из 3-х чешуевидных катафиллов и единственного ланцетного ассимилирующего листа с 3–5 жилками. Ширина листа – относительно постоянный признак (3–5 мм), длина варьирует от 1,5 до 2,5 см. Побег развивается из тубероида, заложенного в прошлом году, диаметром 1,5–2,0 мм. От него отходит сбоку единственный корень, чаще всего загибаясь отвесно вниз, длиной около 2 см. Иногда на втором – третьем междоузлии формируется ещё один короткий придаточный корень длиной 3–5 мм. Продолжительность пребывания особи в этом состоянии – 2–3 года [79].

Имматурные особи отличаются от j-растений формированием второго ассимиляционного листа и большим (7–9) числом жилок. Размеры листьев увеличиваются незначительно. Имматурные растения развиваются из почки на тубероиде диаметром около 3,5 мм, и сами формируют от 1 до 3-х тубероидов такого же и меньшего размера на столонах длиной до 1 см. Число тубероидов больше 1 (тубероид замещения с почкой возобновления) формируют около трети всех особей этого возрастного состояния. Число придаточных корней составляет от 1 до 5 (чаще 3) [2, 3, 19]. Продолжительность этого состояния – около 2–4 х лет [79].

Виргинильные растения в отличие от im-особей образуют в целом более крупные листья (до 1–1,5 см в ширину и 4,5–6,5 см в длину). Размеры листа варьируют в широких пределах, что, видимо, указывает на разную

жизненность особей. Чаще всего листьев 2, иногда формируется верхний ассимилирующий лист, сильно уступающий по площади двум ранее образованным; очень редко он сопоставим по площади с двумя остальными. Число жилок возрастает до 13–15. Виргинильные особи развиваются из более крупных по сравнению с im-растениями тубероидов диаметром около 5–7 мм, и сами формируют от 1 до 3-х (реже 4-х) дочерних тубероидов такого же и/или меньшего диаметра на «столонах» длиной до 1,5 см.

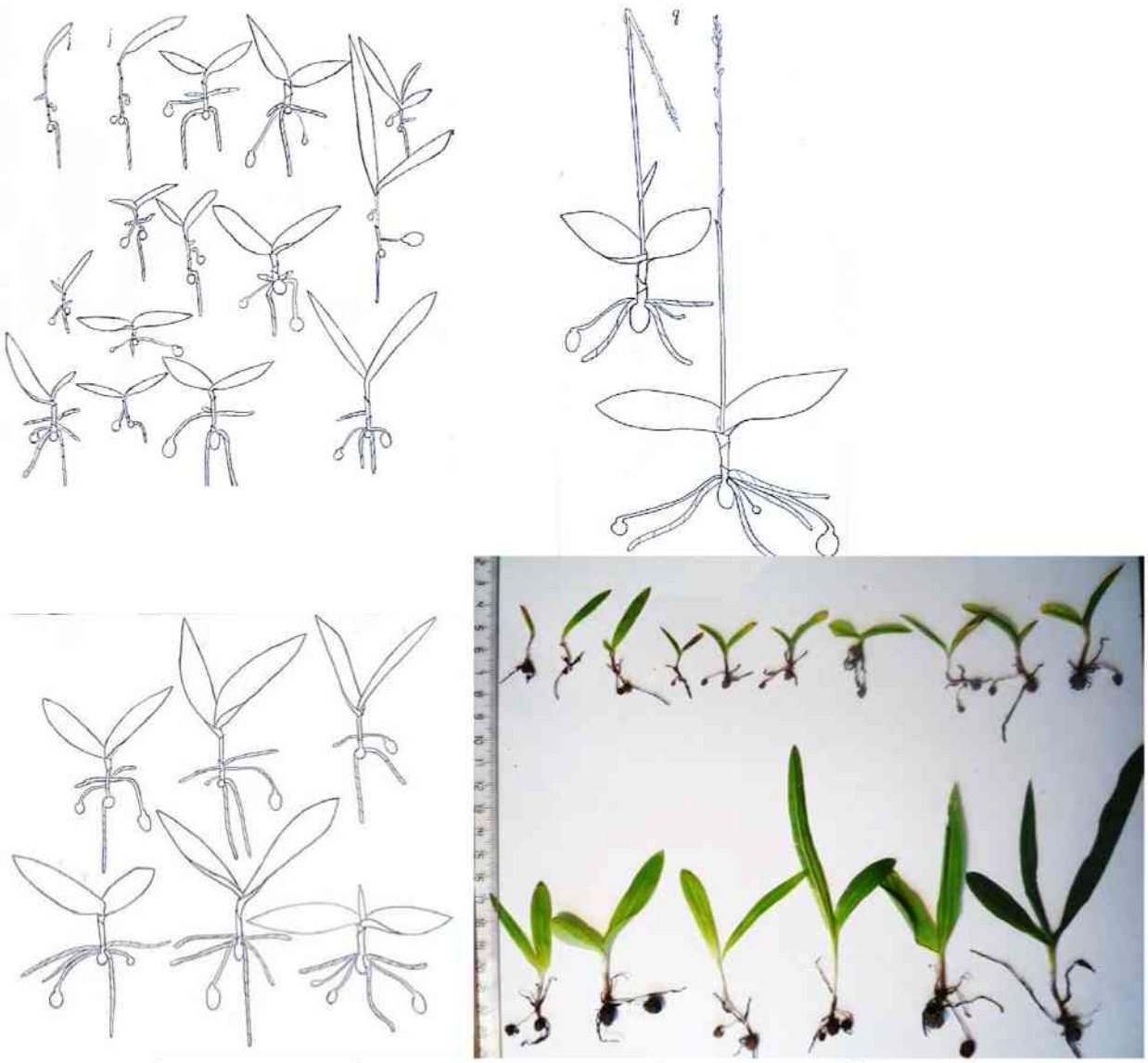

Рисунок 2. Внешний вид j-, -im-, v- и g- особей H. monorchis на «Ольшанском солонце» [2, 3, 19]

Именно в этом возрастном состоянии наблюдается максимальная активность вегетативного размножения – число тубероидов больше одного

(чаще 2, редко 3) встречается более чем у половины особей. Корневая система представлена 3–5 придаточными корнями, их длина возрастает до 4–5 см [2, 3, 19]. Продолжительность состояния – 3–5 лет [79].

Генеративный период наступает в среднем на 6–8-й год с момента прорастания семени [16] и длится 4–8 лет [79]. *Генеративные* особи формируют полурозеточный побег. В общих чертах, морфология листа, тубероида, корня g-особей сходна с признаками v-особей, за исключением более длинных столоновидных участков тубероида, удаляющих дочерние тубероиды на расстояние до 4–6 см от материнского растения.

В целом закономерности онтогенеза ольшанской популяции *H. monorchis* [2, 3, 19] сходны с установленными в условиях Приморья [79] и Алтайского края [20]. Специфика заключается в следующем: im-особи на Ольшанке формируют 2 хорошо развитых ассимилирующих листа, в то время как в Приморье – только 1 лист. По сравнению с лугами Алтайского края [20], в условиях засоления листья j- и im-особей имели более высокую плотность жилкования [2, 3, 19].

На примере ольшанской популяции впервые для вида была установлена возможность развития g-особей разной жизненности (табл. 3, рис. 3).

Таблица 3 – Морфометрические характеристики g- особей H. monorchis разной жизненности на «Ольшанском солонце»

Высота побега, см	Число листьев, шт	Длина розет. листа, мм	Ширина листа, мм	Число жилок шт	Число коробо-чек, шт	Число дочерних тубероидов, шт	Диаметр тубероида замеще-ния, мм	Диаметр дочернего тубероида, мм
Особи хорошей (нормальной) жизненности (n=4)								
37,5± 1,8	**5,3**± 0,3	**57,6**± 9,5	**17,2**± 4,5	**21,4**± 0,6	**49,3**± 5,4	**3,3**± 0,7	**11,5**± 0,3	**6,0**± 0,8
Особи пониженной жизненности (n=10)								
25,3± 1,2	**5,2**± 0,1	**59,3**± 3,3	**12,7**± 0,7	**18,1**± 1,0	**28,6**± 2,6	**2,0**± 0,2	**8,8**± 0,5	**5,6**± 0,6
Особи низкой жизненности (n=12)								
13,3± 0,5	**3,3**± 0,3	**32,4**± 3,1	**7,8**± 0,5	**13,3**± 0,4	**10,5**± 1,1	**1,4**± 0,2	**6,4**± 0,2	**4,2**± 0,6

Анализ таблицы 3 показывает, что по таким морфологическим признакам, как число листьев срединной формации на побеге, размер листа, число жилок первого порядка, размер тубероидов и их количество, g-особи «Ольшанского солонца» значительно отличаются друг от друга, на основании чего возможно деление их на 3 группы: нормальной, пониженной и низкой жизненности. Главный фактор, определяющий жизненность особи – это содержание в почвах легко растворимых солей.

Особи нормальной (хорошей) жизненности образуют побеги высотой около 40 см с тремя крупными розеточными листьями длиной 6–8 см и шириной до 2 см темно-зелёного цвета, и двумя более мелкими стеблевыми листьями длиной 1,5–3,0 см и шириной 4–6 мм. Особи *пониженной жизненности* по числу листьев и их размерам, по числу жилок практически не уступают особям нормальной жизненности, но листья заметно тоньше и содержат меньше хлорофилла, что отражается на их окраске – цвет листьев особей пониженной жизненности светло-зелёный, намного светлее, чем у особей нормальной жизненности. При этом особи пониженной жизненности формируют побеги на треть меньшей высоты.

Площадь ассимиляционной поверхности особей *низкой жизненности* намного меньше как за счёт уменьшения числа листьев до двух розеточных и 1 слабо развитого стеблевого, так и за счёт площади каждого листа. По длине и ширине они в 2 раза меньше, чем у особей хорошей жизненности. Число жилок также закономерно уменьшается. Обращает на себя внимание тот факт, что по числу жилок (около 8) генеративные особи низкой жизненности приближаются к im- особям. Не менее выражены различия по высоте побега: у растений низкой жизненности они почти в 2 раза короче по сравнению с особями пониженной жизненности и почти в 3 раза – по сравнению с особями нормальной жизненности.

Рисунок 3. Генеративные особи Herminium monorchis разной жизненности

Засоление почв угнетает вегетативное размножение. Максимально выражено оно у особей хорошей жизненности, формирующих как минимум один дочерний тубероид кроме тубероида замещения, а чаще число их равно 2–3 (до 4). Растения пониженной жизненности формируют обычно 2 тубероида, то есть наряду с тубероидом замещения еще дополнительный – дочерний. Большинство особей низкой жизненности (67%) формируют только 1 тубероид (тубероид замещения), то есть вегетативное размножение у них не осуществляется.

По размерам тубероидов замещения особи пониженной жизненности уступают нормально развитым растениям незначительно, а особи низкой жизненности – почти в 2 раза. Достоверные различия в диаметре дочернего тубероида между особями нормальной и пониженной жизненности отсутствуют, а у особей низкой жизненности диаметр в 1,4 раза меньше, что приводит к сильному омолаживанию дочерних особей, и, видимо, снижению их конкурентоспособности.

Засоление почв сильно угнетает заложение генеративных органов и формирование плодов. Особи хорошей жизненности на каждом побеге образуют в среднем 50 коробочек. У особей пониженной жизненности их число в 1,7 раза меньше, а у особей низкой жизненности – почти в 5 раз меньше, чем у нормально развитых особей. Подсчет числа семян из-за их микроскопических размеров не проводился, как и определение жизнеспособности, но очевидно, что засоление угнетает репродуктивную функцию g- особей бровника на «Ольшанском солонце» [2, 3, 19].

По особенностям сезонного развития *H. monorchis* относится к группе летнезелёных растений – длительность вегетационного периода 4–5 месяцев. В Приморье – с середины мая, когда пробуждается верхняя пазушная почка перезимовавшего тубероида. Новый тубероид замещения формируется после завершения роста в длину его столоновидной (в начале июля), его вершина утолщается в клубневидную часть и на н`м закладывается почка возобновления [79].

Цветение в пределах обширного региона произрастания варьирует в широком диапазоне – с мая по август. В Приморье, как и на «Ольшанском солонце» Пензенской области – в июле. В августе особь имеет дочерний тубероид (возобновления) с развитым корневым клубнем, а в почке возобновления заложены апексы «внучатых» побегов. Зелёные листья отмирают в середине сентября, а в конце сентября полностью отмирает вся подземная часть побега, включая столон дочернего тубероида [17].

Плоды созревают к концу июля – середине августа, распространение семян – в конце августа – в сентябре (на Южном Урале). Плодообразование у бровника в условиях Южного Урала достигает 62 % [6, 49], а Приморья – 64 % [80]. Среднее число семян составляет от 400 штук в одной коробочке и 1,5 тыс. штук на одном растении [16] до 580 штук в коробочке и 3380 семян на одном растении [6, 49]. Размеры семян 335×142 мкм, размеры зародыша 136×90 мкм. Форма семян вытянутая, может быть более округлой.

Консортивные связи. Специальными исследованиями выявлены около 70 видов насекомых, отмеченных на цветках бровника, и способные, таким образом, осуществлять опыление [79]. По типу опыления бровник можно отнести к микромелиттофильному комплексу, то есть, опылители – мелкие насекомые, в основном из отряда *Hymenoptera* (семейства *Formicidae,* (*Lasius fuliginosus*), *Braconidae*) [6, 16, 49]. Цветение продолжительное, что благоприятствует семенному размножению даже в среднегорьях с заморозками в июне [6, 49]. Однако в районах Южного Урала отмечается редкая посещаемость цветков насекомыми.

Вопросы охраны. *H. monorchis* (L.) R. Br. – уязвимый вид, вопросы охраны которого актуальны как минимум в 32 субъектах РФ, в – Красные книги которых вид включен [9, 17, 46–48]. Бровник включён в первое и второе издание Красной книги Пензенской области [93, 94] с первым статусом редкости. Вид охраняется в 18 заповедниках РФ и 2 национальных парках [17]. Вид культивируется на территории экспозиции «Болото» в

Ботаническом саду МГУ, в Екатеринбургском ботаническом саду, в Твери [17].

На территории области известно 6 местообитаний бровника в Мокшанском, Пензенском, Спасском, Тамалинском районах (рисунок 4). Отмечено, что локальные популяции имеют небольшую площадь, однако со значительной плотностью [94]. «Ольшанский солонец» – фактически единственное местообитание вида, которое подтверждается сборами последних лет, первые находки бровника здесь были сделаны Татьяной Викторовной Разживиной в 2006 г [58, 74].

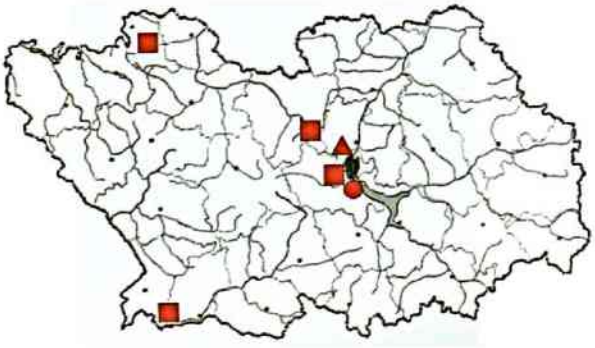

Рисунок 4. Распространение H. monorchis в Пензенской области [93, 94]

Лимитирующими факторами в большинстве регионов выступают: узкая экологическая амплитуда вида, низкая конкурентоспособность, и хозяйственная деятельность человека (окультуривание и распашка лугов, выпас скота, осушение болот).

Популяционные исследования б. одноклубневого немногочисленны. В Татарстане в пределах лугово-болотного комплекса минеротрофного типа на территории площадью около 60 м^2 изучена численность, плотность и онтогенетическая структура популяции б. одноклубневого. Популяции малочисленные, с низкой плотностью – 1–2 особи на 1 м^2. Возрастной спектр популяции имел левосторонний характер с максимумом на im- (20–39%) и v- (28–54%) особях. Доля g- особей была незначительной – 6–25%. Ювенильных – колебалась в широких пределах – от 4 до 26%. Обращает на себя внимание выраженность флуктуационных процессов в популяциях. Так,

например, в одной из ценопопуляций ключевого болота исследователи обнаружили уменьшение численности j- особей с 28 до 5 при общем росте численности популяции со 108 до 121 экземпляров (с 25,9 до 4,1 %) в 2011 г. по сравнению с 2010 г. При этом наблюдалось 2-кратное увеличение численности v- особей – с 31 до 66 (то есть с 28,7 до 54,5 %) [85].

Изучены популяции в Приморском крае на лугу из *Miscanthus purpurascens* в редколесье из *Quercus dentate*. Вид легко переносит выжигание ранней весной ветоши злаков в этом местообитании. На Дальнем Востоке России и в Японии вид часто встречается по обочинам дорог и в нарушенных местообитаниях. В возрастном спектре обычно преобладают взрослые вегетативные и генеративные особи [17]

2.2. Особенности «Ольшанского солонца»

Исследования проводились на территории участка «Ольшанский солонец», входящего в состав памятника природы «Ольшанские склоны и Ольшанский солонец» в 2012–2013 и 2021–2022 гг. (рисунок 5).

«Ольшанский солонец» расположен в 2-х км к северо-западу от с. Ольшанка Пензенского района Пензенской области (южные окрестности г. Пенза). В геоморфологическом отношении территория представляет собой обширный вогнутый мезосклон, в плане имеющий форму амфитеатра – часть правого склона долины р. Малиновка. Формирование макросклона связано с разгрузкой подземных вод, приводящих к своеобразию эдафических условий – засолению почв. По данным Н.Г. Медведевой, для подземных вод древнеаллювиальных четвертичных отложений этого района (долина р. Ардым) характерна слабая минерализация (1,4 г/л) с содержанием ионов Cl^- 106,4 мг/л, SO_4^{2-} 463,6 мг/л, HCO^- 329,4 мг/л, Ca^{2+} 244,0 мг/л, Mg^{2+} 31,6 мг/л, Na^+ и K^+ 93,4 мг/л [18].

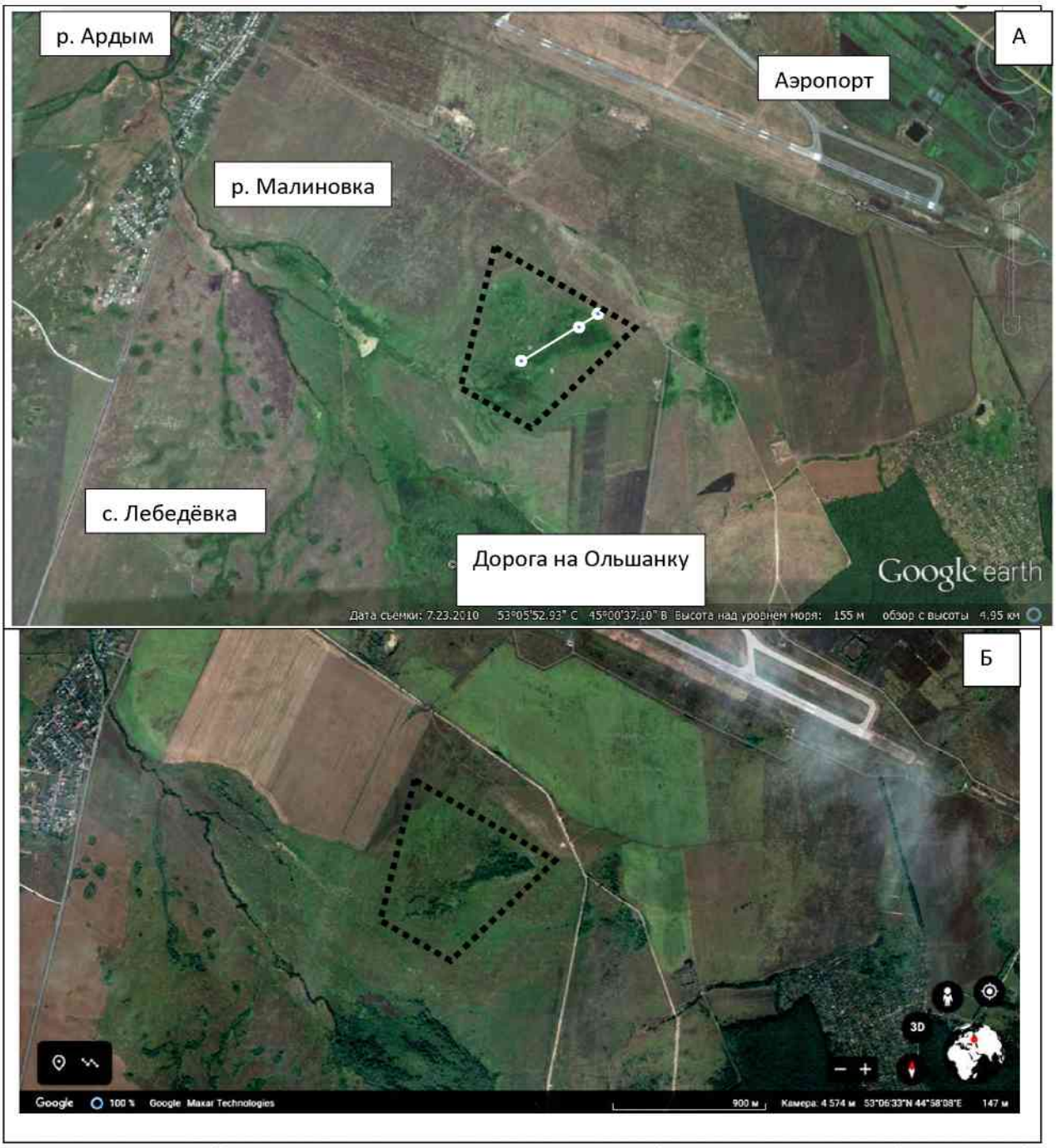

Рисунок 5. «Ольшанский солонец» на картах (спутниковые изображения) Google Earth в 2010 (А) и 2020 (Б) гг.

В пределах «Ольшанского солонца» развиты влажнолуговые маломощные среднегумусные слабо- (разрезы № 1, № 2) и среднезасолённые (разрез № 3) высоко- среднезагипсованные, среднемощные глинистые почвы на древнеаллювиальных-делювиальных карбонатных гипсоносных глинах (по Классификации почв СССР 1977 г). В соответствии с Классификацией

почв России 2004 г. они принадлежат к гумусово-гидрометаморфическому типу почв гидрометаморфического отдела постлитогенного ствола [18].

Для этих почв характерны следующие **особенности**. 1) Контрастный водный режим: застойный весной из-за стекания талых вод с окружающих территорий и их смыкания с грунтовыми водами; в связи с чем выражен длительный период господства в почвенном профиле восстановительных условий. Во второй половине июня – июле – августе водный режим приобретает характер выпотного. Грунтовые воды становятся источником обогащения почвы ионами Cl^-, SO_4^{2-}, HCO^-, CO_3^{2-}, Ca^{2+}, Mg^{2+}, Na^+, которые приводят к появлению гипсовых и карбонатных новообразований.

2) Обилие карбонатов и гипса. Гипсоносные горизонты с содержанием гипса 17–22 % массы воздушно-сухой почвы формируются или с глубины 20–25 см, или прямо с поверхности. Накопление гипса приводит к уплотнению нижних горизонтов почвы, так как гипс, выкристаллизовываясь, заполняет свободные пространства, сдвигает и уплотняет почвенные частицы. В верхних горизонтах при подходе верхней части капиллярной каймы к поверхности почв при росте кристаллов происходит разрыхление почвенной массы за счёт выталкивания частиц растущими кристаллами вверх. В результате формируется профиль с рыхлым надгипсовым и уплотнённым (плотным) гипс-содержащими горизонтами.

3) Засоление анионами сульфата, хлора, катионами кальция; с глубины 60 см – натрия. Сумма токсичных солей в гумусовом горизонте варьирует от 0,01 до 0,04%.

4) Биогенно-аккумулятивные процессы протекают довольно активно, но охватывают только верхнюю часть почвенного профиля – содержание гумуса в верхней части гумусового горизонта (10,6%) с глубиной резко падает. Это обусловлено спецификой влажно-луговой растительности с поверхностными корневыми системами, а также с отсутствием биогенных механизмов замешивания в переувлажненных условиях.

5) Часть территории «Ольшанского солонца» испытала в прошлом попытку мелиорации, о чем свидетельствует выраженные микрорельеф (ложбины и борозды), морфонное строение почвенного профиля, наличие в почвенном профиле «погребенных» горизонтов – фрагментов гумусового горизонта с содержанием гумуса до 13% на глубине 35–45 см [18].

Мелиорация не привела к желаемым результатам – в настоящее время территория не используется в сельском хозяйстве, но окружена со всех сторон пашней – нагрузка на территорию за последние 10 лет не уменьшилась, за исключением участка, примыкающего к Ольшанскому солонцу с юго-востока – 10 лет назад он распахивался, а сейчас представляет собой залежь (рисунок 5).

Растительность «Ольшанского солонца» чрезвычайно разнообразна, что обусловлено хорошо выраженным микрорельефом, мозаичностью почвенного покрова и различной глубиной залегания грунтовых вод [58]. В пределах участка формируется сложный комплекс луговой, болотной и кустарниковой растительности. Наиболее низкие и влажные местообитания заняты кустарниками из разных видов ив *(Salix)* с участием отдельных деревьев берёзы бородавчатой *(Betula pendula)* и низинными болотами из рогоза широколистного (*Typha latifolia)* с примесью гигрофильного разнотравья: вербейника обыкновенного *(Lysimachia vulgaris)*, дербенника иволистного (*Lythrum salicaria)*, посконника коноплевого (*Eupatorium cannabinum).*

Остальное пространство занято **различными типами лугов**: остепненными, настоящими, болотистыми. **Болотистые луга** формирует девясил высокий *(Inula helenium).*

Остепненные луга формирует вейник наземный *(Calamagrostis epigeios).* Выявлены 2 ассоциации. ***Наземновейниковая*** (ОПП 63–77 %) из луговых элементов (81 %), преимущественно ксеромезофитов (54 %). На галофиты приходится 17 %. Доминирует группа злаков и осок (54 %), участие вейника наземного – 35–40 % ПП. Роль бобовых значительна – о

25 % за счёт астрагала бороздчатого или стальника полевого. Разнотравья (21 %) и представлено василистником простым (5–12 %), крестовником Швецова (1–10 %), хвощом полевым (5 %).

Хвощово-иволистнодевясиловая ассоциация (ОПП 62 %) встречается реже. Преобладают луговые виды (92 %), доля галофитов 7 %. Преобладает разнотравье (88 %): девясил иволистный, хвощ полевой. Вклад бобовых (8 %) и злаков и осок (4 %) скромный.

Наиболее разнообразны **настоящие луга** с участием мезофильных растений, способных произрастать при слабой степени засоления: осоки светлой, бодяка съедобного (*Cirsium esculentum)* и б. серого, крестовника Швецова, к. эруколистного, донника зубчатого *(Melilotus dentatus)*, астрагала бороздчатого, стальника полевого *(Ononis arvensi)*, пустыребрышника обнаженного *(Cenolophium denudatum)*, гладиолуса тонкого. Настоящие луга представлены 5 ассоциациями.

Швецовокрестовниковая ассоциация занимает 20 % площади (ОПП 55–80 %). Доля галофитов 36 %. Преобладают луговые растения (59 %), а среди них – настоящие мезофиты (44 %). Разнотравье (70 %) представлено крестовником Швецова, хвощом полевым, василистником простым, белозором болотным, девясилом иволистным. Из злаков и осок (15 %) заметную роль играют мятлик луговой и вейник наземный, а из бобовых (15 %) – стальник полевой и астрагал бороздчатый.

По 10 % площади занимают ***хвощовая*** и ***стальниковая*** ассоциации. В ***хвощовой*** ассоциации (ОПП 52–68 %) хорошо представлен луговой компонент (70 %) за счет настоящих мезофитов (61 %), доля луговых галофитов 21 %. Разнотравье (55 %) представлено хвощом полевым, крестовником Швецова, василистником простым. Много бобовых (34 %) за счёт стальника полевого (18–20 %). Доля злаков и осок 11 %.

Стальниковая ассоциация (ОПП 62–80 %), отличается преобладанием бобовых (42 %), в основном стальника полевого (26–30 %). Среди

разнотравья (37 %) заметна роль василистника простого, крестовника Швецова, девясила высокого. На злаки и осоки приходится 21 %.

Меньшее распространение на участке (по 5 % площади) имеют ***лугововасильковая*** и ***иволистнодевясиловая*** ассоциации. В них также отмечается низкое содержание галофитов (до 11 %).

Лугововасильковая ассоциация (ОПП 74 %) имеет также хорошо выраженный луговой компонент (85%) из настоящих мезофитов (61 %). В ассоциации преобладает разнотравье (60 %) с доминирование василька лугового и участием девясила высокого, крестовника Швецова. Группа злаков и осок в ассоциации мало обильна (13 %) и также представлена вейником наземным.

Иволистнодевясиловая ассоциация (ОПП 57 %) имеет более остепненный характер, луговой элемент (87 %) образован не только настоящими мезофитами (51 %), но и ксеромезофитами (27 %).

Ассоциации с доминированием астрагала бороздчатого (***бороздчатоастрогаловая***) (ОПП 59–75 %) встречается в средней части участка на довольно выровненных элементах рельефа. Галофиты в этой ассоциации составляют 64 %, из которых явно преобладают растения засоленных лугов (63 %). Довольно заметно участие луговых растений (34 %). В сообществах этой ассоциации преобладают, главным образом, бобовые (63 %), а именно, астрагал бороздчатый, ПП которого колеблется от 30 до 47 %, а также стальник полевой (3–5 %). В меньшей степени встречается разнотравье (25 %): василистник простой (1–12 %), крестовник Швецова (8 %), василек луговой – *Centaurea jacea* (6 %), девясил высокий (5 %) и др. Участие группы злаков и осок довольно низкое (12 %) и из них особенно выделяется вейник наземный, дающий ПП от 4 до 15 %.

Швецовокрестовниковая ассоциация (ОПП 52–55 %) располагается как в центральной части склона, так и ближе к коренному берегу реки. В ассоциации также преобладают галофиты (57 %), причем представленные исключительно растениями засолённых лугов. Достаточно выражено в

ассоциации и участие луговых растений (40 %). В ассоциации преобладает разнотравье (55 %), а именно крестовник Швецова, дающий ПП от 15 до 20 %, белозор болотный (10 %), василистник простой (7 %) и др. Довольно заметно в ассоциации участие бобовых (28 %): астрагала бороздчатого (от 8 до 19 %), стальника полевого (от 1 до 2 %) и меньше злаков и осок (17 %), из которых особенно выделяется кострец безостый – *Bromopsis inermis* (15 %).

Данные ассоциации развиваются на слабозасолённых влажнолуговых почвах. **Участие бровника одноклубневого в этих** ассоциациях не превышает 1–2 %; 5–20 шт. на 1 м^2.

На среднезасолённых влажнолуговых почвах развиваются ассоциации с большим участием вида. На площади 100 м^2 (по данным 2012 г.) формируется ассоциация с доминированием белозора болотного и участием пальчатокоренника кровавого и бровника одноклубневого. Доля последнего составляет до 10–15 %. ОПП травостоя в этой ассоциации колеблется от 50 до 80 %. На площади в 250 м^2 (по данным 2013 г.) была обнаружена ассоциация (ОПП – 55 %) с доминированием бровника одноклубневого (25 %), василька лугового (20 %) и участием таких видов, как: белозор болотный, стальник полевой, василистник простой (*Thalictrum simplex*), хвощ полевой (*Equisetum arvense*), осока светлая и др. Так как растительный покров на таких участках сильно разрежен, конкуренция со стороны других видов ослаблена. Поэтому доля бровника в сложении растительного покрова возрастает до 20–40 отн. % (125–250 шт. на 1 м^2; 77–134 генеративных растений на 1 м^2).

Таким образом, на «Ольшанском солонце» *H. monorchis* встречается в составе ассоциаций галофитных лугов. Вид положительно реагирует на слабую задернованность почвы, обусловленную более высоким содержанием солей. Его участие в сложении растительных сообществ увеличивается по мере увеличения засолённости луговых почв и уменьшения сомкнутости растительного покрова.

Для изучения возрастной структуры в 2013 г. были заложены 4 пробные площади 2×2 м^2; в 2021 г. – 8 пробных площадей 1×1 м^2. На каждой из них посчитано количество особей j-, im-, v- и g- возрастных состояний с учётом признаков побегов, выявленных ранее (число листьев, размеры листа, наличие генеративных органов) [3, 18]. Для g- особей определяли жизненность по признакам, выявленным ранее и описанным в работе (высота побега, количество цветков, размеры листьев) [3, 18].

Выполнены геоботанические описания: определяли общее проективное покрытие (ОПП), участие каждого вида; последующая классификация растительных сообществ осуществлялась по доминантному принципу.

Популяции б. одноклубневого характеризовали, используя классификацию Л.А. Животовского «дельта – омега» (Δ– ω).

Дельта – это индекс возрастности, разработанный А.А. Урановым (1975). В последствии Л.А. Животовский несколько видоизменил формулу Уранова и уточнил коэффициенты возрастности для некоторых онтогенетических состояний (таблица 4).

$$\Delta = \frac{\sum k_i \times m_i}{N}$$

где k_i – численность i-той онтогенетической группы; m_i – «цена» возрастности одной особи i-той онтогенетической группы; N – численность ценопопуляции.

$$\omega = \frac{\sum n_i \times e_i}{\sum n_i}$$

где n_i – это абсолютное число растений i-того возрастного состояния; e_i – эффективность растений i-того возрастного состояния; Σ n_i – общее число растений. Индекс эффективности рассматривается как энергетическая нагрузка на среду и называется «средним» растением. Для каждого онтогенетического состояния определена своя эффективность e_i [28] (таблица 5).

Таблица 4 – Онтогенетические состояния и их характеристики

Возрастное состояние	Балл состояния, i	Возрастность, m_i
Семя, se	0	0,0025
Проросток, p	1	0,0067
Ювенильное, j	2	0,0180
Имматурное, im	3	0,0474
Виргинильное, v	4	0,1192
Молодое генеративное, g_1	5	0,2689
Зрелое генеративное, g_2	6	0,5000
Старое генеративное, g_3	7	0,7311
Субсенильное, ss	8	0,8808
Сенильное, s	9	0,9526
Отмирающее, sc	10	0,9820

Таблица 5 – Эффективность онтогенетических состояний особей e_i [28]

Возрастное состояние	Эффективность, e_i
Семя, se	0,0099
Проросток, p	0,0266
Ювенильное, j	0,0707
Имматурное, im	0,1807
Виргинильное, v	0,4200
Молодое генеративное, g_1	0,7864
Зрелое генеративное, g_2	1,0
Старое генеративное, g_3	0,7864
Субсенильное, ss	0,4200
Сенильное, s	0,1807
Отмирающее, sc	0,0707

Индекс (коэффициент) возрастности оценивает возрастной уровень ценопопуляции в каждый момент времени и даёт реальное представление о вкладе каждой онтогенетической группы в общую возрастность ценопопуляции. Он изменяется от 0 до 1.

«Омега» – ω – индекс эффективности, или средняя энергетическая эффективность ценопопуляции – средневзвешенное значение величин эффективности растений (e_i), который рассчитывается по формуле [28].

По классификации «дельта – омега» выделяют 6 типов нормальных популяций на основе критерия абсолютного максимума, то есть соответственно тому, на какое из онтогенетических состояний приходится абсолютный максимум распределения разных возрастных групп (таблица 6).

Таблица 6 – Классификация популяций «дельта – омега» [28]

Тип популяции	Δ	ω
Молодая	< 0,35	< 0,6
Зреющая	< 0,35	> 0,6
Переходная	0,35 – 0,54	< 0,7
Зрелая	0,35 – 0,54	> 0,7
Стареющая	> 0,55	> 0,6
Старая	> 0,55	< 0,6

Для более полной характеристики популяций рассчитывали **индекс возобновляемости** И.Н. Коваленко (цитируется по: [28]):

Индекс возобновляемости рассчитывается по формуле:

$$I_{возобн} = \frac{\sum_{i=1}^{p-v} n_i}{\sum_{i=1}^{p-s} n_i} * 100$$

Были заложены опыты по интродукции б. одноклубневого в Ботаническом саду имени И.И. Спрыгина, для чего 5 куртин диаметром 12–15 см, содержащих по несколько генеративных цветущих и (или) плодоносящих особей, пересадили на участок природной флоры. В 2012–2013 гг. интродукционные испытания вид не прошел, повторили в 2021 г.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

3.1. Численность и плотность популяции *Herminium monorchis* на «Ольшанском солонце»

На «Ольшанском солонце» *H. monorchis* обитает на территории общей площадью не менее 350 м^2. За 8 лет наблюдений площадь сообществ, занятых видом, не сократилась.

Бровник входит в состав сообществ остепнённых и галофильных лугов с участием следующих видов: девясил иволистный, белозор болотный, хвощ полевой, крестовник Швецова, василёк луговой, стальник полевой, тысячелистник обыкновенный, вейник наземный, осока светлая, пусторёбрышник обнажённый, василистник простой и др. (таблица 7).

Важнейшей характеристикой популяции является **плотность** – число особей растений на единицу площади. В 2013 г. на исследуемых пробных площадях плотность популяции *H. monorchis* колебалась от 146 до 375 шт/м^2, в среднем по 4 пробным площадям – 238±51 шт/м^2 (таблица 7).

В сравнении с литературными данными эти показатели можно охарактеризовать как очень высокие. Так, например, на болотах Костромской области в популяции общей численностью 1–3 тысячи особей была зафиксирована средняя плотность 5–16, максимальная – до 156 шт/м^2 [17]. На «Ольшанском солонце» максимальная плотность более чем в 2 раза выше, что свидетельствует о благоприятных условиях существования вида в данном экотопе. В 2021 г. нам не удалось найти площадок со столь большими значениями, но тем не менее плотность оставалась очень высокой – от 26 до 280 шт/м^2, в среднем по 8 площадкам – 159±25 шт/м^2 (таблица 8). Пробная площадь с наименьшей численностью была заложена в ассоциации с доминированием вейника наземного, где на почве сформировался мощный войлок из его отмерших побегов. При большей сомкнутости бровник не выдерживает конкуренции с вейником и другими злаками и выпадает из

сообществ. В 2013 г. в аналогичных ассоциациях пробные площади не закладывались.

Численность особей *Herminium monorchis* можно оценить только приблизительно как минимум в 10 000 особей (возможно и больше).

Таким образом, за 8 лет в ольшанской популяции сохранилась высокая численность и плотность популяции *H. monorchis*. Некоторое снижение средних значений плотности в 2021 г. может свидетельствовать и о начале каких-то сукцессий, ведущих к негативным изменениям состояния популяции, и быть проявлением флуктуационных изменений. Мы склонны расценивать эти изменения как колебания, связанные с погодичным изменением внешних условий, так как для подобной жизненной формы – вегетативного однолетника с активным вегетативным размножением (за счёт заложения дочерних тубероидов) это ожидаемо, и отмечалось в литературе [85]. Но тем не менее для более обоснованного вывода мониторинг за состоянием данной популяции должен быть продолжен.

Таблица 7 – Характеристика ценопопуляций с Herminium monorchis на «Ольшанском солонце», 2013 г.

ЦП	Плотность, шт/м^2	Название ассоциации – ОПП,% (доля *Il.m.*,%)	Абс. максимум, %	Δ	ω	Тип ЦП по классификации «Δ – ω»	$I_{воз,\%}$
1	146	Лугововасильково-одноклубнебровниковый засолённый луг – 55 (20)	g (58,6)	0,33	0,74	Зреющая	41,4
2	176	Иволистнодевясиловый-одноклубнебровниковый засолённый луг – 47 (15)	v (46,1)	0,28	0,65	Зреющая	53,9
3	256	Полевохвощево-одноклубневобровниковый засолённый луг – 52 (25)	g (52,3)	0,31	0,71	Зреющая	47,7
4	375	Полевохвощево-одноклубневобровниковый засолённый луг – 50 (25)	g (49,3)	0,30	0,69	Зреющая	50,7

Таблица 8.Характеристика ценопопуляций с Herminium monorchis на «Ольшанском солонце», 2021 г.

ЦП	Плотность, шт/м^2	Название ассоциации – ОПП,% (доля *Il.m.*,%)	Абс. максимум, %	Δ	ω	Тип ЦП по классификации «Δ – ω»	$I_{воз,\%}$
1	161	Иволистнодевясилово-одноклубнебровниковый засолённый луг – 54 (15)	g (55,9)	0,33	0,68	Зреющая	44,1
2	143	Полевохвощево–одноклубневобровниковый засолённый луг – 48,5 (10)	g (70,6)	0,38	0,81	Зрелая	29,4
3	193	Одноклубневобровниково-наземновейниковый остепнённый луг – 70,5 (15)	g (51,8)	0,3	0,64	Зреющая	48,2
4	187	Одноклубневобровниково-узколистномятликовый остепнённый луг – 52,5 (7)	g (47,6)	0,27	0,60	Зреющая	52,4
5	280	Полевохвощево-одноклубневобровниковый засолённый луг – 50,5 (20)	g (65,0)	0,35	0,73	Зрелая	35,0
6	156	Иволистнодевясиловый-одноклубнебровниковый засолённый луг – 47 (17)	g (55,8)	0,31	0,68	Зреющая	44,2
7	131	Иволистнодевясиловый-одноклубнебровниковый засолённый луг – 67 (15)	im (59,5)	0,10	0,31	Молодая	91,6
8	26	Полевохвощево–наземновейниковый остепненный луг – 60 (1)	g (53,8)	0,30	0,64	Зреющая	46,2

3.2. Возрастная структура популяций

Для оценки устойчивости популяций используется **онтогенетический анализ** – определение онтогенетической (возрастной) структуры, отражающей вклад особей каждого возрастного состояния в общую численность. Онтогенетический анализ показал, что **в 2013 г.** возрастные спектры *H. monorchis* носили правосторонний характер с преобладанием g-особей (их доля колебалась от 44,1 до 58,6%). Только на одной из пробных площадей доля g-особей на несколько процентов была ниже v-особей. Участие виргинильных особей было значительным на всех площадках – от 31,4 до 46,1%. Вклад ювенильных (0–0,4%) и имматурных (5,5–9,8%) особей относительно скромный (рисунок 6).

В 2021 г. в популяции было обнаружено большее разнообразие онтогенетических спектров (рисунок 8). На 7 площадках из 8 также преобладали g-особи, но одновершинные спектры с максимумом на g-особях наблюдались только на двух площадках. Остальные 5 имели дополнительный максимум на im-особях, таким образом, спектры приобретали двувершинный характер. Также на одной пробной площади был обнаружен левосторонний онтогенетический спектр с максимумом на имматурных особях.

Таким образом, на 7 площадках из 8 преобладают генеративные особи – их доля колеблется от 47,6–70,6%; за исключением одной площадки, где доля g-особей – 8,4%. Вклад v-особей относительно постоянен и составляет 9,6 до 28,2%. Доля im-особей варьирует в значительных пределах от 9,1 до 59,5%. Участие j-особей относительно колеблется в диапазоне от 0 до 8,7% (рисунок 7).

Для интерпретации полученных данных необходимо сравнить их с базовым спектром для популяций *H. monorchis*. Базовый спектр – обобщённая характеристика динамически равновесного состояния ценопопуляции, к которому она стремится после отклонений, вызванных влиянием внешних воздействий. У стенобионтных видов может быть

выделен один базовый спектр как модальный (наиболее часто встречающийся). Для эврибионтов, у которых биологические свойства меняются в пределах ареала, возможно выделение нескольких базовых спектров, каждый из которых является модальным в определённом диапазоне условий существования.

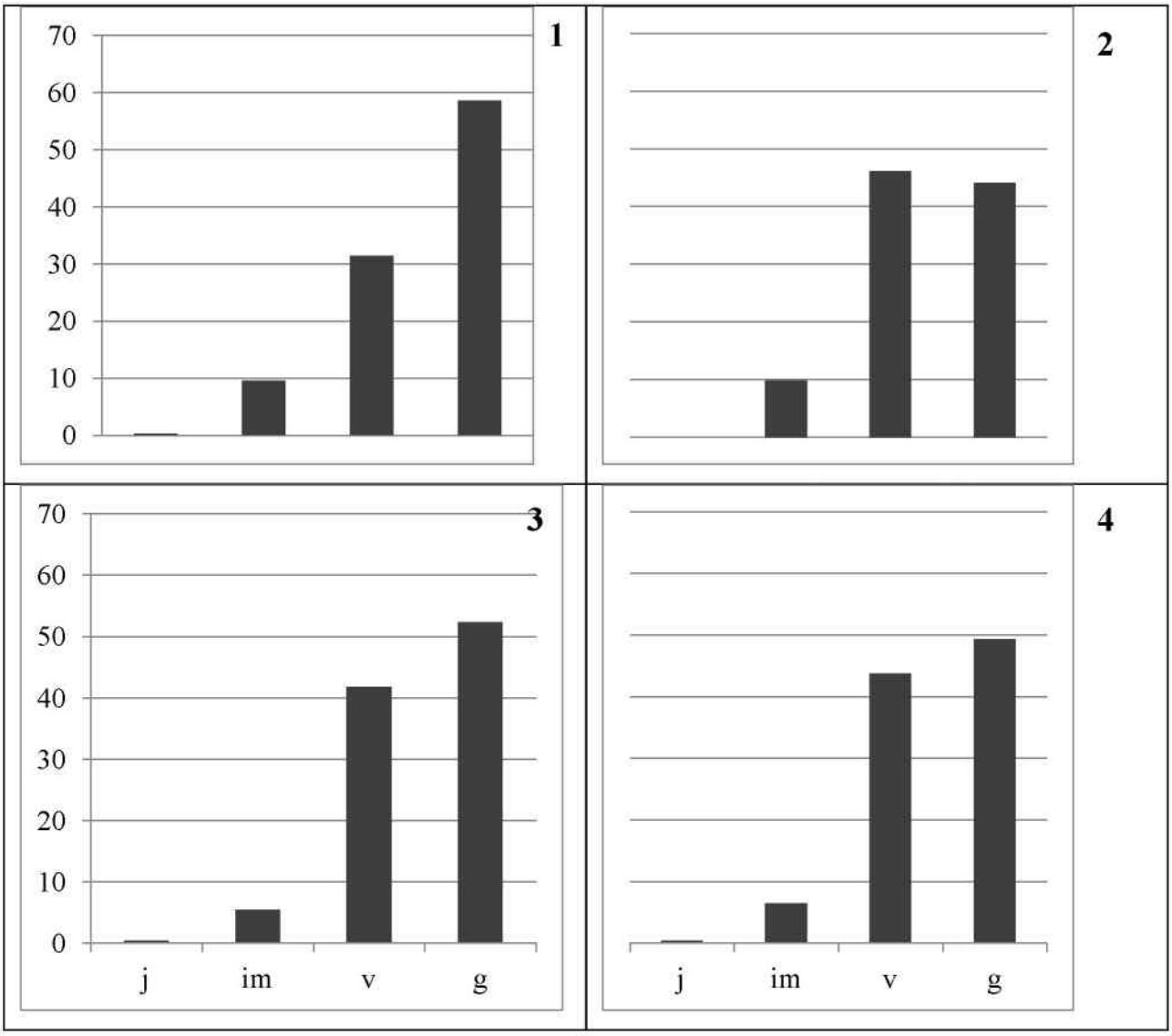

Рисунок 6. Онтогенетические спектры Herminium monorchis на «Ольшанском солонце»,16.07.2013 г.

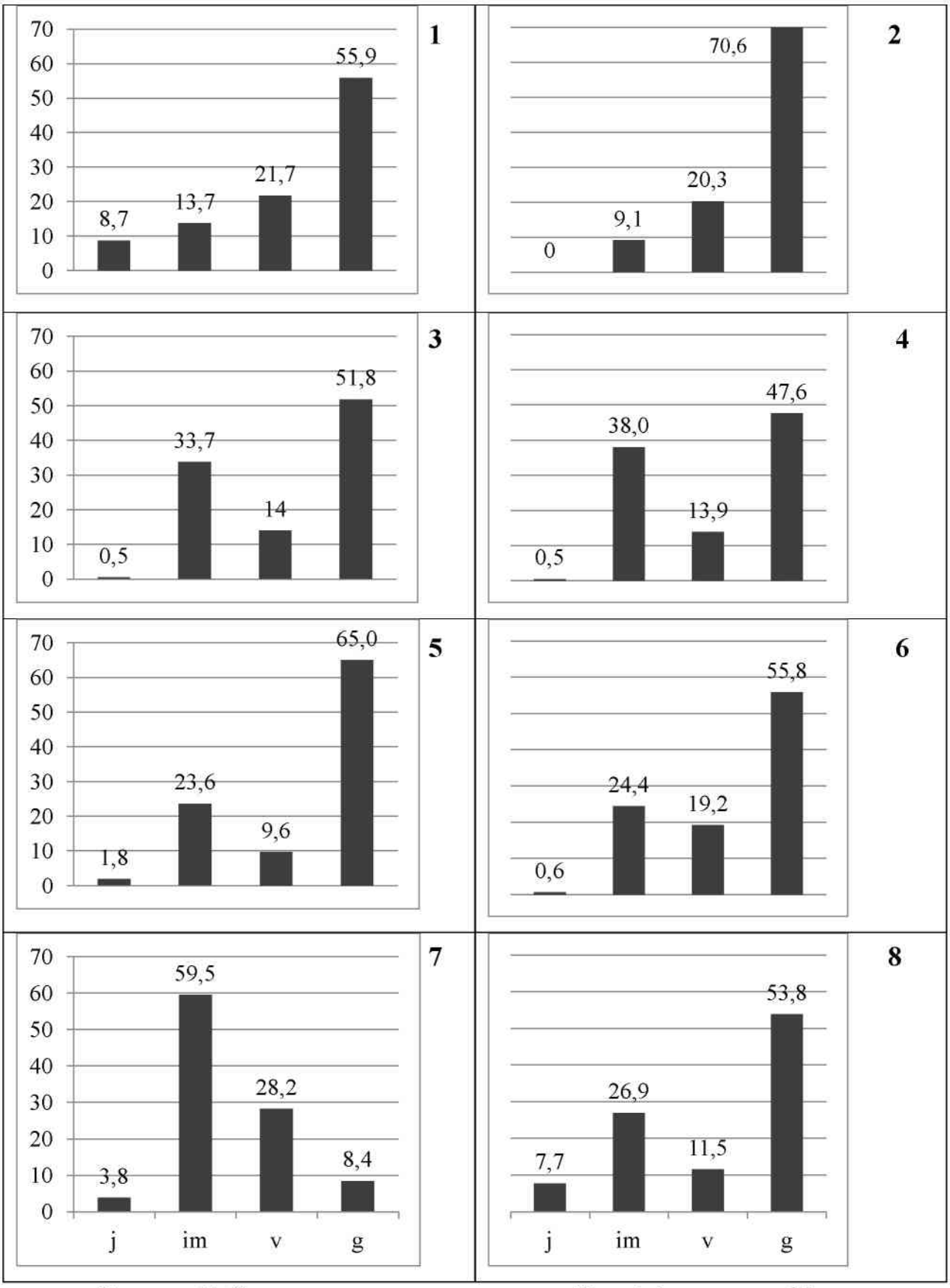

Рисунок 7. Онтогенетические спектры Herminium monorchis на «Ольшанском солонце», 12.07.2021 г.

Характер базового спектра зависит от следующих биологических свойств вида:

1) общая продолжительность онтогенеза и отдельных возрастных состояний;

2) темпы развития особей в разных возрастных состояниях;

3) способы самоподдержания (глубоко, неглубоко омоложенными диаспорами или смешанным);

4) интенсивность и периодичность инспермации и элиминации;

5) способность создавать почвенный запас зачатков [90].

В настоящее время определены базовые спектры более чем для 50 видов орхидных из 125, встречающихся на территории РФ [17]; но для б. одноклубневого базовый спектр до сих пор не определён, что затрудняет интерпретацию полученных данных. Например, для лугов Приморского края отмечают преобладание взрослых вегетативных и генеративных особей [17]. А в лугово-болотных сообществах Татарстана в малочисленных популяциях с низкой плотностью (1–2 особи на 1 м^2) возрастной спектр популяции имел левосторонний характер с максимумом на im- (20–39%) и v- (28–54%) особях при низкой доле генеративных особей (6–25%) [85].

С учётом особенностей онтогенеза *H. monorchis* можно предположить, что в благоприятных условиях происходит накопление генеративных особей, так как продолжительность пребывания в этом возрастном состоянии составляет до 8 лет, в то время как каждое из прегенеративных возрастных состояний длится 1–2 года. Таким образом, в популяции происходит накопление g-особей. Дополнительные пики на имматурных особях могут быть связаны с особенностями вегетативного размножения – дочерние тубероиды образуют особи всех возрастных состояний, за исключением ювенильных; при этом чаще всего происходит омоложение дочерней особи как раз до имматурного возрастного состояния.

Таким образом, результаты анализа возрастных спектров в 2013 г и 2021 г. позволяет говорить об устойчивости ольшанской популяции

бровника. Самоподдержание численности происходит в основном вегетативным путем, о чем свидетельствует значительная доля имматурных особей в возрастной структуре при незначительной доле j-особей, которые мы рассматриваем как результат в основном семенного размножения.

Об этом же свидетельствует сопоставление индексов возрастности (Δ), эффективности (ω) и возобновляемости (таблица 7, 8). В 2013 г индексы возрастности и эффективности ольшанской популяции бровника варьировали в незначительных пределах: 0,28–0,33 и 0,65–0,74 соответственно. Это позволяет отнести популяцию к типу зреющих по классификации Животовского [28]. Индекс возобновляемости как доля особей прегенеративного возрастного состояния среди всех особей колебался в незначительном диапазоне 41,4–53,9 и был довольно высоким, что говорит об устойчивости популяции за счет эффективного размножения.

В 2021 г. было выявлено большее разнообразие вариантов возрастных спектров. На большинстве пробных площадей индекс возрастности колебался в тех же самых пределах, как и в 2013 г. – 0,27–0,38; индекс эффективности – 0,60–0,81, что позволяет отнести их к типу зреющих или зрелых. Индексы возобновления колебались от 29,4 до 52,4%. На одной пробной площади коэффициенты возрастности и эффективности соответствовали таковым для типа молодой ценопопуляции (0,10 и 0,31 соответственно), что подтверждалось высоким индексом возобновления – 91,6%. Видимо, эта пробная площадь демонстрировала этап восстановления данного фрагмента популяции после какого-либо нарушения.

3.3. Виталитетная структура

Анализ виталитетной структуры ценопопуляции в 2013 г. не проводился, хотя дифференциация g-особей бровника на 3 уровня жизненности проявлялась очень заметно и была доказана статистически. В 2021 г. нами был произведен учёт численности g-особей нормальной,

пониженной и низкой жизненности в структуре популяции (рисунок 8). Установлено, что особи нормальной жизненности отсутствуют на 5 пробных площадях из 8, а на остальных их доля не превышает 1,1–10,9%. На особи пониженной жизненности приходится от 33,0 до 85,7% всех g-особей; на особи низкой жизненности – от 14,3 до 65,4%. Минимальная доля особей низкой жизненности характерна для сообщества с доминированием вейника, развивающихся на почвах с минимальным содержанием солей. Бровник здесь выступает в качестве ассектатора – его вклад в сообщество не превышает 1%. И наоборот, максимальная доля g-особей низкой жизненности характерна для сообществ, развивающихся на более засолённых почвах, где ослабление конкуренции со стороны луговых трав – гликофитов позволяет бровнику увеличить своё присутствие до 15–20% и выступать в качестве содоминанта, но жизненность при этом закономерно снижается из-за токсичного влияния солей.

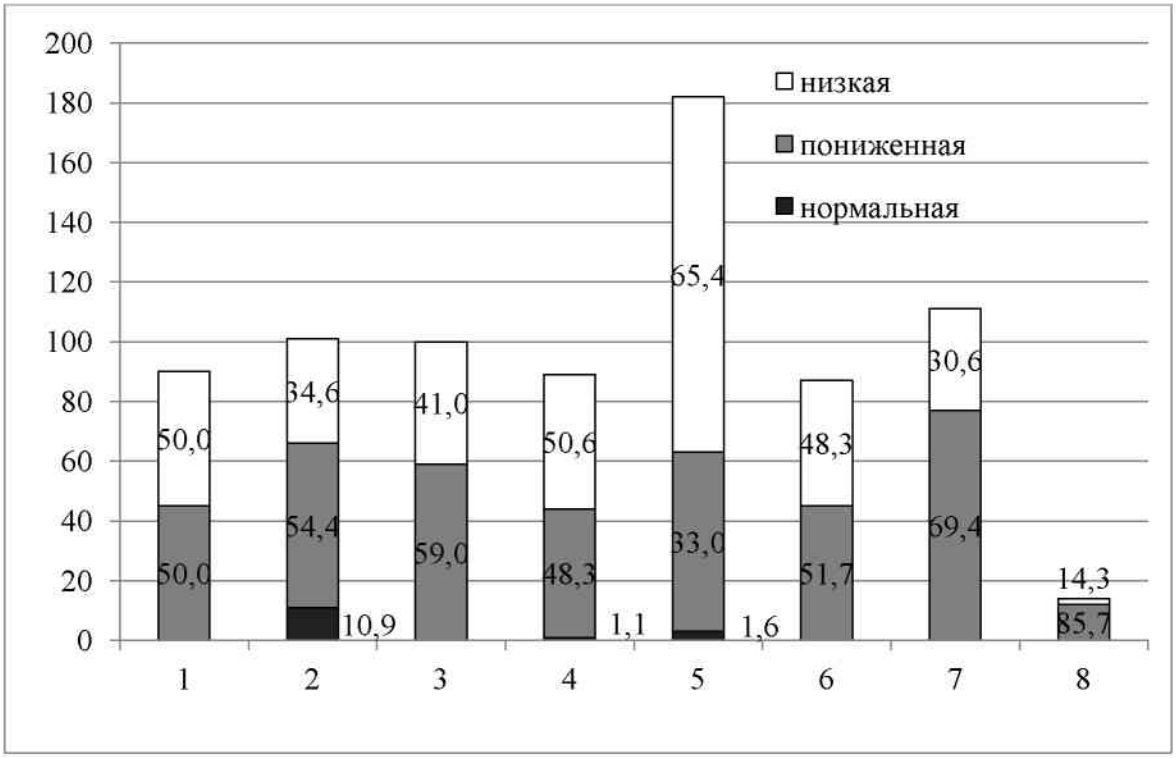

Рисунок 8. Виталитетная структура генеративных особей Herminium monorchis на «Ольшанском солонце», 12.07.2021 г.

3.4. Методические аспекты организации научно-исследовательской деятельности школьников при изучении редких видов семейства Орхидные

Результаты данной работы могут быть использованы при организации научно-исследовательской работы школьников. С одной стороны, уязвимость большинства видов семейства, необходимость охраны в природных сообществах и в культуре делают такие работы чрезвычайно актуальными и практически значимыми. Это создаёт очень благоприятный эмоциональный фон и высокую мотивированность школьника, осознающего, что он вносит свой посильный вклад в дело сохранения редкого вида.

С другой стороны, виды семейства Орхидные являются довольно сложным объектом исследования. Интродукция большинства видов семейства в открытом грунте сопряжена с серьёзными трудностями даже в условиях специализированных организаций – ботанических садов, не говоря уж о пришкольных участках. Бровник одноклубневый не является исключением. Интродукционные испытания его на территории Пензенского ботанического сада, начатые в 2013 г., закончились неудачно – после нескольких лет вид выпал из коллекции. В прошлом году опыт заложили снова, результаты будут через несколько лет, но в любом случае мы не рекомендуем этот вид для выращивания на пришкольном участке, во всяком случае пока не закончены интродукционные испытания на территории Пензенского ботанического сада.

В интродукционных испытаниях бровника на территории Пензенского ботанического сада школьники могли бы принять активное участие. В рамках данной работы из «Ольшанского солонца» были привезены 2 куртины размером 10×10 см. В каждой находились более 30 особей разного возрастного состояния. Первая: 26 генеративных, в том числе 6 – высокого уровня жизненности, 9 – среднего уровня жизненности, 11 – низкого уровня жизненности; 3 виргинильных, 4 имматурных; всего 33 особи. Вторая: 31

генеративных, в том числе 3 – высокого уровня жизненности, 10 – среднего уровня жизненности, 28 – низкого уровня жизненности; 3 виргинильных, 3 имматурных; всего 37 особей. Одна из них была размещена в условиях большего затенения, другая – на более освещённом, но и более низком, и более влажном участке. В июле, когда генеративные особи перейдут к цветению, нужно будет определить число особей разных возрастных состояний в каждой куртине, жизненность генеративных особей.

Таким образом, для обучающихся **средних классов** мы предлагаем следующие **темы научно-исследовательских проектов**:

1) Влияние условий освещения и увлажнения на интродукцию бровника одноклубневого.

2) Жизненность генеративных особей бровника одноклубневого в условиях интродукции.

3) Фенологические наблюдения за бровником одноклубневым на территории Пензенского ботанического сада.

4) Влияние интродукции на вегетативное размножение бровника.

5) Влияние интродукции на внутреннее строение вегетативных органов бровника одноклубневого.

Опыты по проращиванию семян, которые обычно предлагают в качестве тем проектов для школьников, мы не можем рекомендовать, так как его семена, как и всех орхидных как облигатных микотрофов прорастают в присутствии грибных симбионтов, и создать необходимые условия для прорастания без специализированного оборудования не получится.

Обучающиеся **старших классов**, наиболее мотивированные и подготовленные, могут принять участие в мониторинговых исследованиях на территории «Ольшанского солонца» при работе над следующими темами:

1) Фитоценотическая приуроченность бровника одноклубневого.

2) Динамика возрастной структуры ольшанской популяции бровника.

3) Динамика виталитетной структуры генеративных особей бровника.

Содержание работы: заложение пробных площадей, выполнение геоботанических описаний, выявление участия бровника в сложении растительного покрова в связи с составом фитоценоза, его структурой и динамикой, сомкнутостью травостоя, подсчёт числа особей разных онтогенетических состояний на площадках, определение возрастной структуры популяции, с помощью классификаций и индексов оценка ее устойчивости, прогноз ее дальнейшего развития при усилении антропогенного пресса; наличием нарушений почвенно-растительного покрова.

Мониторинговые исследования популяций редких видов обладают огромным потенциалом в плане экологического воспитания обучающихся, а методы, которые используются при этом, вполне доступны для освоения школьниками старших классов, о чём свидетельствует продуктивное многолетнее сотрудничество в этом направлении с некоторыми школами г. Пензы.

Кроме того, важным и перспективным направлением могло бы стать изучение возможностей размножения бровника методом культуры клеток.

ВЫВОДЫ

1. По литературным данным **выявлены** особенности биологии и экологии *H. monorchis* как редкого вида стенобионта; **обоснована** важность мониторинговых популяционных исследований как основы его охраны.

2. **Освоены** следующие методы популяционных исследований редких видов семейства *Orchidaceae*.

3. **Установлено**, что ольшанская популяция *H. monorchis* характеризуется очень высокой численностью (не менее 10 000 особей) и плотностью (около 200 особей разных возрастных состояний на 1м^2) без тенденции к снижению за период с 2013 по 2021 гг. Наибольшее обилие вида отмечено в составе галофильных лугов (ОПП 50–70%), где повышение содержания солей в почве повышает его конкурентоспособность по сравнению с другими луговыми травами.

4. **Онтогенетический анализ выявил** значительную вариабельность возрастных структур ценопопуляций, что характерно для вегетативных однолетников с активным вегетативным размножением. Участие j-особей в 2013 г. было в среднем ниже (0–0,4%) по сравнению с 2021 г. (0–8,7%), как и доля im-особей (5,5–9,8% в 2013 г. и 9,1–59,5% в 2021 г.). Вклад v-особей в 2013 г. в возрастную структуру популяции был выше (31,4–46,1%) по сравнению с 2021 г. (9,6–28,2%), что отражает волнообразный характер развития популяции. Доля g-особей относительно постоянна (44,1–58,6% и 47,6–70,6%), возрастные спектры *H. monorchis* правосторонние (g) с одним (2013 г.) или двумя (g, im) максимумами. Высокая доля im- при скромной роли j-особей свидетельствует о преимущественно вегетативном способе самоподдержании численности.

5. **Определены особенности виталитетной структуры** g-особей бровника на «Ольшанском солонце» в 2021 г.: высокая доля особей пониженной (33,0–85,7%) и низкой (14,3–65,4%) жизненности в связи с засолением почв. Однако плотность особей бровника и его роль в составе

сообществ при этом возрастает (до 15–20%) из-за уменьшения конкурентоспособности луговых трав – гликофитов.

6. **Установлено**, что индексы возрастности (Δ; в 2013 г. – 0,28–0,33, в 2021 г. – 0,27–0,38), эффективности (ω; 0,65–0,74; 0,60–0,81) и возобновляемости (41,4–53,9%; 29,4 до 52,4%) не претерпели за 8 лет серьёзных изменений, что можно расценивать как стабильное состояние данной популяции, с учётом данных по её численности, плотности и возрастной структуре. При сохранения действующего режима охраны этого памятника природы можно дать оптимистичный прогноз развития ольшанской популяции бровника; мониторинг за её состоянием должен быть продолжен.

7. **Проанализированы** возможности использования бровника одноклубневого как объекта научно-исследовательской работы школьников. Предложены темы для обучающихся средних и старших классов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агафонов В.А., Переведенцева Л.Г. Эндомикориза растений разнотравного луга национального парка Abisko (Швеция) // Вестник Удмуртского университета. 2012. Вып. 3. С. 29–33.

2. Байкач А.С., Колесникова А.Ю. Вегетативное размножение бровника одноклубневого *Herminium monorchis* (L.) R. BR. (Orchidaceae) в условиях солонцеватого луга // Материалы 2-й Всероссийской молодёжной научной конференции «Молодёжь и наука на севере» (в 2-х томах). Биологические науки. (Сыктывкар, 22-26 апреля 2013). Т.1. Сыктывкар: СГУ, 2013. С. 4– 6.

3. Байкач А.С., Колесникова А.Ю., Вяль Ю.А., Мазей Н.Г. Формирование листового аппарата бровника одноклубневого *Herminium monorchis* (L.) R. Br. (Orchidaceae) на засоленных луговых почвах // Актуальные проблемы экологии и физиологии живых организмов: материалы Всерос. (с международным участием) науч. конф., Саранск 15–17 мая 2013 г. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2013. С. 21–24.

4. Баранова О. Г. Особенности распространения представителей семейства орхидные (*Orchidaceae* Juss.) в Удмуртской республике и их охрана // Вестник Удмуртского университета. 2006. № 10. С. 3–10.

5. Барлыбаева М.Ш., Горичев Ю.П., Ишмуратова М.М. О состоянии Орхидных в Южно-Уральском заповеднике // Охрана и культивирование орхидей: материалы XI Междунар. конф. Нижний Новгород, 2018. С. 43–45.

6. Барлыбаева М.Ш. и др. Оценка состояния популяций редких и исчезающих видов растений на территории Южно–Уральского государственного природного заповедника и рекомендации по их сохранению // Вестник Пермского университета. Сер. Биология, 2018. Вып. 1. С. 62–69.

7. Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятов А. Г., Джалилова Х. Х., Ильина Г. М., Чубатова Н. В. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М.: МГУ, 2004. 312 с.

8. Бецыв А.В. Редкие и исчезающие виды растений юга Тенгизкой впадины // Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук. М., 2010. С. 28–30.

9. Благовещенский В.В., Раков Н.С. Конспект флоры высших сосудистых растений Ульяновской области. Ульяновск: УГУ, 1994. 95 с.

10. Блинова И.В. Численность популяций орхидных и их динамика на северном пределе распространения в Европе // Бот. журн., 2009. Т. 94, № 2 С. 212–240.

11. Браун Л. Как избежать климатических катастроф. План Б 4.0: спасение цивилизации; пер. с англ. М.: Эксмо, 2010. С. 416.

12. Бухарова Е.В., Ринчинов Д.Н. Результаты мониторинга некоторых видов Orchidaceae Баргузинского заповедника // Вестник Бурятского государственного университета. Биология, география. 2011. № 4а. С. 100–106

13. Варлыгина Т.И. Охрана орхидных России на государственном и региональном уровнях // Охрана и культивирование орхидей: материалы IX Международной научной конференции. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 76–80.

14. Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Серебрякова Т.И., Шорина Н.И. Ботаника: анатомия и морфология растений. М.: Просвещение, 1988. С. 462–466.

15. Васюков В.М. Саксонов С. В. Конспект флоры Пензенской области / Флора Волжского бассейна. Т. IV/ под ред. проф. С. В. Саксонов. Тольятти: Анна, 2020. С. 32–35.

16. Вахромеева М.Г., Денисова Л.В., Никитина С.В., Самсонов С.К. Орхидеи нашей страны. М.: Наука, 1991. С. 92–94.

17. Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В.. Орхидные России (биология, экология и охрана). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 486 с.; С. 211-213.

18. Вяль Ю.А. Новикова Л.А., Карпова Г.А., Лойко С.В. Особенности генезиса гипсоносных луговых почв в условиях Пензенской области // Нива Поволжья. 2013. Вып. № 2 (27) май. С. 21–27.

19. Вяль Ю.А., Мазей Н.Г., Байкач А.С., Колесникова А.Ю. Анатомия подземных органов бровника одноклубневого в связи с микотрофностью в филогенетическом аспекте // Современные научные исследования. Вып.1. – Концепт. – 2013. – ART 53462. – URL: https://e-koncept.ru/2013/53462.htm.

20. Герасимович Л. В. Распространение, эколого-фитоценотические особенности и охрана видов семейства *Orchidaceae* в республике Алтай // Ботанический журнал. 2011. Т. 92. № 4. С. 584–589.

21. Губанов И.А., Киселёва К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 1. М.: КМК, 2002. С. 508.

22. Гладкова В.Н. Семейство Орхидные // Жизнь растений в 6–ти томах. Т. 6. М.: Просвещение, 1982. С. 248–274.

23. Денгубенко А.В., Парфенов В.И. Эколого–биологические особенности и устойчивость популяций редких видов растений Беловежской Пущи // Сохранение биологического разнообразия лесов Беловежской Пущи. Минск, 1996 . С . 113–121.

24. Денисова Л.В., Никитина С.В., Дробинин Д.В. Анализ сведений о редких видах растений Красной книги России // Популяции и сообщества растений: экология, биоразнообразие, мониторинг. Кострома, 1998. Ч. 2. С. 33–34.

25. Дорогов А.И. Почвы Пензенской области. Пенза: Пензенское областное издательство, 1951. 270 с.

26. Егорова (Чиркова) Н.Ю., Сулейманова В.Н., Егошина Т.Л Состояние ценопопуляций *Planthera bifolia* (Orchidaceae) в Кировской области // Растительные ресурсы. 2014. Т. 50. № 3. С. 398–414

27. Ефимов П.Г. Сохранение орхидных как одна из задач охраны биоразнообразия // Биосфера. 2010. Т. 2. № 1. С. 50–58.

28. Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология, 2001. № 1. С. 3–7.

29. Жмылёв П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Балаутин С.А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. М.: МГУ, 2005. 256 с.

30. Жукова Л.А. Биоиндикационные оценки экологического разнообразия растительных сообществ и их компонентов // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. сб. материалов Всерос. науч. конф. Йошкар–Ола, 2004. С.13–15.

31. Заварзин А.А., Мучник Е.Э. Возможности применения глобальных категорий и критериев Красного списка Всемирного союза охраны природы на региональном уровне //Ботанический журнал, 2005. Т. 90. № 1. С. 105–118.

32. Заугольнова Л.Б., Денисова Л.В., Никитина С.В. Подходы и оценка состояния популяций растений //Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 1993. Т. 98, № 5. С. 100–108.

33. Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г. Параметры мониторинга биоразнообразия лесов России на федеральном и региональном уровнях // Лесоведение, 2004. № 3. С. 3–14.

34. Злобин Ю.А. редкие виды растений: флористический, фитоценотический и популяционный подход // Журнал общей биологии. 2011. Т. 72. № 6. С. 422–435.

35. Игошева Н.И. Мониторинг популяций Орхидных на Среднем Урале // Вестник Оренбургского государственного университета. 2006. № 4 (54). С. 48–51.

36. Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. О некоторых новых подходах, методах и результатах мониторинговых исследованиях объектов охраны растительного мира // Аграрная Россия, 2009. Спец. выпуск. С. 5.

37. Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. Некоторые направления и итоги исследований редких видов флоры Республики Башкортостан // Вестник

Удмуртского университета. Сер. Биология. Науки о Земле, 2009. Вып. 1. С. 59–72.

38. Ишмуратова М.М. и др. Охрана видов сем. Orchidaceae на ООПТ Республики Башкортостан // Ведение региональных Красных книг: достижения, проблемы и перспективы: сб. материалов III Всерос. науч.–практ. конф. Волгоград, 2017. С. 175–178.

39. Ишмуратова М.М., Ишбирдин А.Р. К оценке состояния и природоохранной значимости ценнопопуляций редких видов растений // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы Всерос. науч. конф. Йошкар–Ола, 2004. С. 150–151.

40. Ишмуратова М.М. Мониторинг состояния популяций редких и ресурсных видов на охраняемых территориях Республики Башкортостан // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования: материалы V Всерос. науч.–практ. конф. Нижний Тагил, 2017. С. 159–168.

41. Ишмуратова М.М., Барлыбаева М.Ш., Набиуллин М.И., Ишбирдин 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 университета. Серия: Биология. 2019. № 3. С. 327–344

42. Кильдиярова Г.Н., Ишмуратова М.М. Мониторинг популяций редких видов Орхидных государственного заповедника «Шульган–Таш» (Республика Башкортостан) // Систематические и флористические исследования Северной Евразии. Материалы II международной конференции (к 90–летию со дня рождения профессора А. Г. Еленевского). Под общей редакцией В.П. Викторова. 2018. С. 28–31.

43. Кириллова И.А. Орхидные Печоро-Илычского заповедника (Северный Урал). Сыктывкар, 2010. 144 с.

44. Кобозева Е. А. Биоморфология и популяционная экология луковичных растений в разных природных зонах Приволжской

возвышенности (на примере *Tulipa biebersteniana* Shult. et Shult. fil. и *Lilium martragon* L.). Автореферат на соискание учёной степени кандидата биол. наук. М.: МПГУ, 2010. 22 с.

45. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. С. 352–421.

46. Красная книга Самарской области. Т. I. Редкие виды растений, лишайников и грибов / Под редакцией Г. С. Розенберга, С. В. Саксонова. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2007. С. 194.

47. Красная книга Тверской области / Под редакцией А. С. Сорокина. – Тверь: Вече Твери, АНТЭК, 2002. С. 194.

48. Красная книга Чувашской республики. Т.1. Ч.1. Редкие и исчезающие растения и грибы. Чебоксары: РГУП «Чувашия», 2001. С. 150.

49. Кривошеев М.М., Барлыбаева А.А. Особенности репродукции *Herminium monorchis* (L.) R. Br. *Orchidaceae* Juss на Южном Урале // Вестник ОГУ. 2011. № 12 (131). С. 96–97.

50. Кузнецов В.В., Дмитриева Г.А. Физиология растений. М.: Абрис, 2011. 783 с.

51. Кузнецов К.А. Гальдин Г.Б. Николаева Н.И., Паламожных Э.А. Почвы Пензенской области. Саратов–Пенза: Приволжское книжное издательство, 1966. 126 с.

52. Лебедева С.А., Лебедев Е.А. Представители семейства *Orchidaceae* во флоре заповедника «Хакасский» //Территориальные исследования: цели, результаты и перспективы. Тезисы 6–й региональной школы–семинара молодых учёных, аспирантов и студентов. Биробиджан: ИКАРП ДВО РАН, 2011. С. 72.

53. Лебедева Н.В., Криволуцкий Д.А., Пузаченко Ю.Г. География и мониторинг биоразнообразия. М.: НУМЦ, 2002. С. 255.

54. Набиуллин М.И. Биология и охрана некоторых корневищных видов семейства *Orchidaceae* на охраняемых (Башгосзаповедник) и сопредельных территориях: автореф. дис. … канд. биол.наук. Пермь, 2008. С. 16.

55. Набиуллин М.И. Мониторинг состояния ценопопуляций *Cypripedium guttatum* на территории Башкирского заповедника и иных территориях // Особенности развития Агропромышленного комплекса на современном этапе: материалы Всерос. науч.-техн. конф. Уфа, 2011. Ч. 1. С. 254–257.

56. Набиуллин М.И., Ишмуратова М.М. Мониторинг состояния ценопопуляций *Cypripedium guttatum* в Башкирском заповеднике // Современное состояние и пути развития популяционной биологии: материалы X Всерос. популяц. семинара. Ижевск, 2008. С. 162–164.

57. Никифоров В. В. Основные принципы организации мониторинговых исследований в Среднем Приднепровье // Вісник Дніпропетровського університету, 2000. Вип. 7. С. 45–48. (Серія «Біологія. Екологія»),

58. Новикова Л.А., Вяль Ю.А., Леонова Н.А., Панькина Д.В. Геоботаническая характеристика Ольшанского солонца в Пензенской области // Нива Поволжья, 2014. Вып. № 1 (30) февраль. С. 49–56.

59. Пашкевич М.А. Шуйский В.Ф. Экологический мониторинг. СПб., 2002. С. 89.

60. Перебора Е.А. Орхидные северо-западного Кавказа. М.: Наука, 2002. 253 с.

61. Перебора Е.А. Динамика численности и возрастной структуры популяций *Orchis purpurea* Huds в условиях Северо-Западного Кавказа // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности. 2007. № 3. С. 49–52.

62. Пучнина Л.В. Состояние популяций *Calypso bulbosa* и *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) в Пинежском заповеднике // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2017. Т. 2. № 1. С. 125–150

63. Пьянков В.И., Мокроносов А.Т. Основные тенденции растительности Земли в связи с глобальным потеплением климата // Физиология растений. 1993. Т. 41. № 4. С. 515–531.

64. Работнов Т. А. Методы определения возраста и длительности жизни у травянистых растений // Полевая геоботаника. М.–Л.: АН СССР, 1960. Т. 2. С. 141–149.

65. Рубцова Т.А., Зайцева Н.В. Мониторинг редких видов сосудистых растений в Еврейской автономной области //Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники начала XXI века (Петрозаводск, 2008). Ч 3. С. 383–385.

66. Рысин Л. П. Мониторинг флоры и растительности в природных резерватах // Тезисы докладов VII делегатского съезда ВБО. Л.: Наука, 1983. С. 303–304.

67. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. // М.: Высшая школа, 1962. 378 с.

68. Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Т. 3. Л.: Наука, 1964. С. 146–205.

69. Серебрякова Т.И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // ВИНИТИ, 1972. Т. 1. С. 84–169.

70. Симагина Н. О., Лысякова Н. Ю., Булавин И. В. Аллопатические аспекты симбиотических взаимоотношений некоторых видов семейства Orchidaceae // Экосистемы, их оптимизация и охрана. 2009. Вып. 20. С. 50–56.

71. Слонов Л.Х. Адаптация экологических групп растений к разным условиям среды обитания. Нальчик: Эльбрус, 1997. 128 с.

72. Смирнова Е.С. Морфология побеговых систем орхидных. М.: Наука, 1990. 208 с.

73. Солянов А.А. Флора Пензенской области. Пенза, 2001. С 114–115.

74. Солянов А.А. Новые сборы растений, редких для Пензенской области // Известия ПГПУ. Сер. Естественные науки. 2007. № 5 (9). С. 27–28.

75. Спрыгин И.И. Из области Пензенской лесостепи. Часть 3. Степи песчаные, каменисто–песчаные, солонцеватые на южных и меловых склонах Пенза, 1998. С. 93–104.

76. Суюндуков И.В. Вопросы охраны видов сем. *Orchidaceae* на территории Республики Башкортостан // Проблемы Красных книг регионов России: материалы межрегион. науч.–практ.конф. Пермь, 2006. С. 186–189.

77. Суюндуков И.В. Устойчивость некоторых видов семейства Orchidaceae к антропогенным воздействиям на Южном Урале // Известия Самарского научного центра РАН. 2011. Т. 13, №5 (3). С. 108–112.

78. Татаренко И.В. Микориза орхидных (*Orchidaceae* Juss.) Приморского края // Ботанический журнал. 1995. Т. 80. № 8. С. 64–72.

79. Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Аргус, 1997. С. 136–137.

80. Татаренко И.В. Биоморфология орхидных (*Orchidaceae* Juss.) России и Японии. Автореферат на соискание учёной степени доктора биол. наук. М.: МПГУ, 2007. 49 с.

81. Уранов А.А. Возрастной спектр ценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.

82. Фардеева М.Б. Онтогенез башмачка настоящего, или Венерина башмачка (*C. calceolus* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 2002. С.114–120.

83. Фардеева М.Б., Чижикова Н.А., Красильникова О.В. Многолетняя динамика онтогенетической и пространственной структуры ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. // Ученые записки Казанского университета. Серия: Естественные науки. 2010. Т. 152. № 3. С. 159–173.

84. Фардеева М.Б., Лукоянова С.В. Виталитетная структура и различные подходы к ее изучению на примере *Cypripedium calceolus* L. // Вестник ТГГПУ. Казань. 2011. Т.24. №2.

85. Фардеева М.Б., Шафигуллина Н.Р. Особенности экологии и популяционной структуры *Liparis loeselii* (L.) Rich и *Herminium monorchis* (L.) R. Br. (Orchidaceae) на территории Татарстана // Ученые записки

Казанского университета. Серия: Естественные науки. 2013. Т. 155. № 1. С. 135–147.

86. Хански И. Ускользающий мир. Экологические последствия утраты местообитаний. М.: КМК, 2010. С. 340.

87. Ханина Л.Г. Смирнов В.Э., Бобровский М.В. Развитие концепции эколого-ценотических групп видов растений для классификации, количественного анализа и моделирования динамики биоразнообразия растительного покрова // Актуальные проблемы геоботаники: сб. статей и лекций IV Всероссийской школы-конференции. Уфа: МедиаПринт, 2012. С. 480–487.

88. Хапугин А.А., Семчук А.А., Силаева Т.Б., Чугунов Г.Г. Сравнительная характеристика ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. (Orhidaceae, Monocotyledones) в Республике Мордовия // Поволжский экологический журнал, 2014. №3. С. 403–410.

89. Хапугин А.А., Силаева Т.Б., Варгот Е.В., Чугунов Г.Г., Гришуткина Г.А., Гришуткин О.Г., Письмаркина Е.В., Орлова Ю.С. Оценка таксонов первого тома Красной книги Республики Мордовия (Россия), согласно категориям и критериям Красного списка МСОП // Nature Conservation Research. Заповедная наука, 2017. Т.2(Suppl. 1). С. 164–189.

90. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ермакова И.М., и др. М.: Наука, 1976. 217 с.

91. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья, 1995. 990 с.

92. Чиркова Т.В. Физиологические основы устойчивости растений. СПб.: СПбГУ, 2002. 244 с.

93. Чистякова А.А. Бровник одноклубневой // Красная книга Пензенской области. Грибы и сосудистые растения. Пенза: Пензенская правда, 2002. Т. 1. С. 113.

94. Чистякова А. А. Бровник одноклубневой // Красная книга Пензенской области. Грибы, лишайники, мхи и сосудистые растения. Пенза: ОАО ИПК Пензенская правда, 2013. Т.1. С. 219.

95. Шамсутдинов З.Ш., Савченко И.В., Шамсутдинов Н.З. Галофиты России, их экологическая оценка и использование. М.: РАСХН, 2000. 391 с.

96. Щербакова О.Ф. Мониторинг популяций раритетного пограничноареального вида *Fritillaria ruthenica* Wikslr. в Кадымо-Еланецком Побужье (Украина) [Электронный ресурс]. 2012. Режим доступа: http://0973.ru/archives/546.

97. Якушкина Н.И., Бахтенко Е.Ю. Физиология растений. М.: Владос, 2004. 464 с.

98. Bateman R.M., Morphometric comparison of Orchis simia Lam. (Orchidaceae) from Oxfordshire and Kent // Botanical Journal of the Linnean Society, 1989. Vol. 100. P. 205–218.

99. Darwin C.R. The various contrivances by which orchids are fertilised by insects. – New York: Academic Press, 1877. 300 p.

100. Campbell S.P. Clark J.A., Crampton L.H. An assessment of monitoring effort inendangered species recovetyplants // Ecol. Applic. 2002. Vbl. 12, no. 3 . P. 674–681.

101. Eizinga C.L. Salzer D.W., Gibbset J.P. Monitoring plant and animal population. A handbook for field biologists. Maiden: Blackwell Sci., 2001. P. 360.

102. Efimov P. Notes on Epipactis condensata, E. rechingeri and E. purpurata (Orchidaceae) in the Caucasus and Crimea // Willdenowia, 2008. Bd. 38. P.71–80.

103. Fay M.F., Krauss S.L. Orchid conservation genetics in the molecular age // Dixon K.W. et al. (eds.). Orchid conservation. Kota Kinabalu: Natural History Publications, 2003. P. 91–112.

104. IUCN Red List categories and criteria: Version 3.1. – Gland & Cambridge: IUCN, 2001. 30 p.

105. Nichols J.D., Williams B.K. Monitoring for conservation // Trends Ecol. Evol. 2006. Vbl. 21, no. 12. P. 668–673.

106. Perner H., Averyanov L. Cypripedium shanxiense Chen im Fernen Osten Russlands //Orchidee, 1995. Bd. 46. H. 5. P. 196–197.

107. Pillon Y., Fay M.F., Shipunov A.B., Chase M.W. Species diversity versus phylogenetic diversity: A practical study in the taxonomically difficult genus Dactylorhiza (Orchidaceae) // Biological Conservation, 2006. Vol. 129. P. 4–13.

108. Ramirez S.R., Gravendeel B., Singer R.B. et al. Dating the origin of the Orchidaceae from a fossil orchid with its pollinator // Nature, 2007. Vol. 448. P. 1042–1045.

109. Sakai A.K., Allendorf F.W., Holt J.S. The population biology of invasive species // Ann. Rev. Ecol. and Syst. 2001. Vbl. 32. P. 305–322.

110. Speilerbergl. F. Monitoring ecological change. Cambridge, 2005. P.399.

111. Vakhrameeva M.G., Tatarenko I.V., Varlygina T.I., Torosyan G.K., Zagulski M.N. Orchids of Russia and Adjacent Countries (within the borders of the former USSR). Koenigstein: Koeltz Scientific Books, 2008. 690 p.

112. Whigham D.F., Willems J.H. Demographic studies and life–history strategies of temperate terrestrial orchids as a basis for conservation // Dixon K.W. et al. (eds.). Orchid conservation. Kota Kinabalu: Natural History Publications, 2003. P. 137–158.

113. Yoccoz N.G., Nichols J.D., Boulinier T. Monitoring of biological iversity in space and time // Trends Ecol. Evol. 2001. Vbl. 16, no. 8. P. 446–453.

114. Zettler L.W., Sharma J., Rasmussen F.N. Mycorrhizal diversity // Dixon K.W. et al. (eds.). Orchid conservation. – Kota Kinabalu: Natural History Publications, 2003. P. 205–226.

115. Ziegenspeck H. Orchidaceae // Kirchner O., Loew E., Schroter C. (eds.). Lebensgeschichte Blutenpflanzen Mitteleuropas. Stuttgart: E. Ulmer, 1936. P. 1–740.

116. *Google Earth* [Электронный ресурс]. *https://earth.google.com/web/@53.09666554,45.01394699,162.12974038a,4412.18757051d,35y,0h,0t,0r)* http://www.theplantlist.org/tpl1.1/search?q=tulipa. (Дата обращения 25.05.2022).