

УДК 58.009

РЕПРОДУКТИВНЫЕ СТРАТЕГИИ ОРХИДНЫХ (ORCHIDACEAE JUSS.) НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

¹Суяндукров И.В., ²Кривошеев М.М.

¹Сибайский институт (филиал) Башкирского государственного университета
Сибай, e-mail: sujundukov11@mail.ru;

²Башкирский государственный университет, Уфа, e-mail: m.m.krivosheev@mail.ru

В статье приводятся сведения о репродуктивных стратегиях видов родов *Orchis*, *Dactylorhiza*, *Cypripedium*, *Epipactis* (Orchidaceae Juss.) на Южном Урале. Различия в репродуктивных стратегиях позволили разделить исследованные виды на 2 группы. Тубероидные орхидеи (виды *Orchis*, *Dactylorhiza*), размножающиеся в основном семенным путём, характеризуются высокими показателями репродуктивного успеха. У них не выявлен дефицит в опылителях, высокий процент полноценных семян и плодоношение, в популяциях высока доля генеративных особей. Корневищные орхидные (виды *Cypripedium*, *Epipactis*), способные размножаться семенами и вегетативно, характеризуются относительно низкими показателями репродуктивного успеха. У них качество семян и семенная продуктивность, численность генеративных особей в популяциях значительно варьируют как во времени, так и в различных экологических условиях. В то же время корневищные виды дифференцируются на 2 группы по способам самоподдержания своих ценопопуляций. Короткорневищные виды родов *Cypripedium* и *Epipactis* вследствие меньшего потенциала вегетативного размножения в большей степени пытаются реализовать семенной способ размножения. Длиннокорневищные виды родов *Cypripedium* и *Epipactis* в большей степени реализуют «малозатратный» вегетативный способ размножения.

Ключевые слова: Orchidaceae, репродуктивная стратегия, семенное размножение, вегетативное размножение, опылители, жизненные формы, репродуктивный успех

REPRODUCTIVE STRATEGIES ORCHIDS (ORCHIDACEAE JUSS.) IN THE SOUTHERN URAL

¹Suyundukov I.V., ²Krivosheev M.M.

¹Sibaysky Institute (branch) of Bashkir State University, Sibai, e-mail: sujundukov11@mail.ru;

²Bashkirsky State University, Ufa, e-mail: m.m.krivosheev@mail.ru

The article gives information on the reproductive strategies of species of the genera *Orchis*, *Dactylorhiza*, *Cypripedium*, *Epipactis* (Orchidaceae Juss.) in the Southern Urals. The different reproductive strategies of the studied species made them possible to divide into 2 groups. Orchids morphotype tuberoid (species *Orchis*, *Dactylorhiza*), which multiply mostly by seeds, are characterized by a high level of reproductive success. They have not revealed a deficit of pollinators and have a high percentage of full seeds and fruiting; the proportion of generative individuals in the populations is high. Rhizomatous orchids (species *Cypripedium*, *Epipactis*), which are able to reproduce by seeds and vegetatively, are characterized by relatively low rates of reproductive success. Their seed quality and production, the number of generative individuals in populations vary considerably, both in time and in different environmental conditions. At the same time, rhizomatous species are differentiated into two groups according to their methods of self-sustaining populations. Short rhizomatous species of the genera *Cypripedium* and *Epipactis*, due to the smaller capacity of vegetative propagation, mostly try to implement a method of seed multiplication. Long rhizomatous species of the genera *Cypripedium* and *Epipactis* increasingly implement a «cost-effective» way of vegetative propagation.

Keywords: Orchidaceae, reproductive strategy, seed reproduction, vegetative reproduction, pollinators, vital forms, reproductive success

Одной из важнейших характеристик видов является их репродуктивная стратегия. О важности этого признака можно судить по тому, что система стратегий растений Маклюода-Пианки основывается только на учете одного фактора – роли репродуктивного усилия в выживании [11].

В течение ряда лет нами [12, 5, 8, 6, 7] изучаются репродуктивные характеристики орхидных на территории Южного Урала. В данной работе представлены обобщенные сведения о репродуктивных стратегиях видов родов *Orchis*, *Dactylorhiza*, *Cypripedium*, *Epipactis*. Методы исследований описаны нами в предыдущих публикациях [12, 5, 8, 6, 7].

Результаты исследования и их обсуждение

Самоподдержание ценопопуляций исследованных нами орхидей осуществляется либо только за счет семенного размножения, либо может происходить двумя путями – семенами и вегетативно, за счет разрастания и партикуляции корневищ. Между этими двумя группами видов (виды со стеблекорневыми тубероидами, корневищные виды) существуют отличия в системе репродукции.

1. Виды со стеблекорневыми тубероидами. Было показано [3], что для ценопопуляций клубнекорневых орхидей или орхидных со стеблекорневыми тубероидами

характерно преобладание прегенеративных растений, сравнительно небольшая продолжительность жизни, высокая степень динамичности прегенеративной фракции в связи с флюктуациями возобновления, огромное число образующихся семян, но низкая их реализация. В целом такие особенности биологии тубероидных видов орхидей выявлены и на Южном Урале.

Из видов этой группы репродуктивная стратегия наиболее подробно нами изучена у *Orchis militaris* [8, 13] в условиях степного Башкирского Зауралья на пойменных разнотравно-злаковых лугах.

Нами выявлен достаточно широкий спектр консортов *O. militaris*: представители отрядов насекомых (Diptera, Lepidoptera, Coleoptera и Hymenoptera), а также отряда паукообразных (Aranei). Опылителями *O. militaris* являются *Anthophora borealis*, *Andrena cineraria*, представитель сем. Halictidae (Hymenoptera) и *Epicometis hirta* (Coleoptera). Факт опыления этого вида жуками, считающимися примитивными опылителями, выявлен нами впервые.

Важным аспектом в синдроме опыления орхидей является фактор аттракции. Для *O. militaris* характерна аттракция второго порядка – визуальная (в большей степени привлекающая пчёл) и обонятельная (привлекающая менее чувствительных к цветовому спектру жесткокрылых). Скорее всего фактором привлечения жуков к цветкам *O. militaris* является обонятельная аттракция, т.к. у жуков обоняние развито гораздо сильнее зрения. Возможно, движению жуков внутрь цветка способствуют и ряды волосков, расположенные вдоль губы цветка и выполняющие роль тактильных указателей.

Для вида выявлены высокие показатели репродуктивного успеха: плодообразование – 65–98%, выполненность семян – более 90%, реальная семенная продуктивность (число выполненных семян в расчете на одну особь) – более 380 тыс. [8, 6]. Для выявления эффективности семенного размножения в природе в течение ряда лет (2006–2012 гг.) нами [13, 15] исследована динамика общей численности и отдельных онтогенетических групп в ценопопуляциях. Мониторинговые исследования показали, что ценопопуляции *O. militaris* крупные по численности, онтогенетические спектры полночленные, в большинстве случаев левосторонние, с преобладанием ювенильных или имматурных особей. В зависимости от погодных условий периодически происходят всплески численности, или волны возобновления ювенильных особей в ценопопуляциях. Таким образом, высокие репродуктивные показатели *O. militaris* хо-

рошо соотносятся с высокими демографическими характеристиками его ценопопуляций. Очень важно, что одним из основных факторов достижения ценопопуляциями высоких демографических характеристик, а для вида проявления свойств рудеральности, выступали природные (затопление территорий тальми водами) и антропогенные (сенокосение, выпас) нарушения. П.В. Куликов и Е.Г. Филиппов [9] также считают, что для семенного возобновления корнеклубневых геофитов трибы Orchideae благоприятны или даже необходимы нарушенные местообитания, создающие свободное пространство для семенного потомства и ограничивающие конкуренцию со стороны более активных компонентов.

Другие орхидеи со стеблекорневыми тубероидами: 4 вида рода *Dactylorhiza*, *Gymnadenia conopsea*, размножающиеся только семенами, в условиях Южного Урала также характеризуются высокими показателями репродуктивного успеха. Так, плодообразование у *D. russowii* в разные годы варьировало от 42 до 94%, у *D. incarnata* – 59–79%, *Gymnadenia conopsea* – 83–89%. Реальная семенная продуктивность этих видов высокая, даже минимальное значение этого показателя среди исследованных видов, выявленное у *Dactylorhiza incarnata*, составляет более 66 тыс. семян на особь.

По данным [9], у большинства орхидных семенная продуктивность из года в год поддерживается на высоком уровне.

Несомненно, для самоподдержания ценопопуляций орхидей со стеблекорневыми тубероидами важную роль играет урожай семян (число семян, образующихся на единицу площади), который зависит также от количества цветущих и плодоносящих растений. Наши исследования показали [13, 15], что в ценопопуляциях большинства тубероидных орхидей высока доля генеративных особей.

2. Корневищные виды. По данным [9], урожай семян в популяциях корневищных геофитов, зависящий главным образом от численности и активности опылителей, может быть как стабильно низким (*Cypripedium guttatum*), так и высоким (*C. macranthon*, виды *Epipactis*). В любом случае, их семенное возобновление имеет низкую эффективность, что компенсируется большой продолжительностью жизни клонов (у *Cypripedium calceolus* – до 200 лет) и их способностью к значительному разрастанию [9]. По данным этих авторов, основной причиной низкой эффективности семенной репродукции является затрудненное прорастание семян, обусловленное главным образом наличием структурных адаптаций.

В условиях Южного Урала нами [12, 5] исследована фенология, синдромы опыления, видовой состав посетителей и опылителей, плодоношение *Cypripedium calceolus* и *C. guttatum*.

Ранее для видов рода *Cypripedium* были описаны [14] следующие способы опыления: *C. calceolus* – неспециализированная энтомофилия (опыление разными группами насекомых в разной степени), *C. guttatum* – слабоспециализированная энтомофилия (опыление наряду с преобладающими осуществляют и некоторые другие группы насекомых). Однако сравнительный анализ морфологических признаков цветков *C. calceolus* и *C. guttatum*, литературных данных и собственных полевых исследований выявили [5], что наличие аттрактивных синдромов цветков позволяет характеризовать способы опыления этих видов как широко специализированную (*C. calceolus*) и специализированную (*C. guttatum*) энтомофилию. *Cypripedium calceolus* имеет широкий круг опылителей-насекомых, которые по способу питания по Г.М. Длусскому с соавт. [1] были объединены в 3 субкомплекса: мийофильный (опыление мухами), сирфидофильный (опыление мухами из сем. Syrphidae, или журчалками), микромелиттофильный (опыление мелкими одиночными пчелами). *Cypripedium guttatum* является представителем лишь мийофильного субкомплекса. В качестве консортов, влияющих на вероятность опыления *C. calceolus*, нами установлены некоторые виды класса паукообразных (Aranei). Пауки используют цветок в качестве субстрата для устройства паутиной ловчей сети или используют губу как своеобразную ловушку, располагаясь внутри нее [12, 5].

Cypripedium calceolus и *C. macranthon* характеризуются схожей системой аттракции, но *опыляются разными группами насекомых*: *C. calceolus* в большей степени двукрылыми, а *C. macranthon* жесткокрылыми. При этом для *C. macranthon* характерна широкоспециализированная энтомофилия [7].

Виды рода *Cypripedium* характеризуются наибольшей вариабельностью по доле плодоносящих особей среди всех изученных орхидей. Процент плодообразования может колебаться от 0 до 100, причем его уровень явно зависит от местообитания популяции (то есть от доступности орхидей для опылителей). Плодоношение *C. calceolus* в сильно сомкнутом смешанном лесу к северо-западу от оз. Чебаркуль (Челябинская область) в 2009 г. отсутствовало. Также не образовали плодов особи этого вида в густом березняке лесостепного Башкирского Зауралья. Наоборот, на известняковых склонах надпоймен-

ной террасы р. Нугуш, в условиях редколесья, плодообразование *C. calceolus* из года в год оставалось на высоком уровне, часто достигая 100%, у *C. guttatum* – до 92%.

Различия в плодообразовании проявляются также между видами: если в Башгосзаповеднике у *C. guttatum* оно стабильно низкое и составляет в различных ценопопуляциях от 5 до 9%, то у *C. calceolus* варьирует в широких пределах, от 0 до 88%.

По данным С.А. Мамаева с соавт. [10], в боровых местообитаниях Среднего Урала *C. guttatum* плодоносит слабо (не более 1%), в высокогорьях выше границы леса завязываемость плодов достигает 10–20%. У *C. calceolus* в борах плодоношение не более 1–2%, на известняковых склонах и низинных болотах Предуралья вид плодоносит намного обильнее, 30–63% цветков образуют плоды. Причину слабого плодоношения видов рода *Cypripedium* [10] связывают с недостатком опылителей.

На наш взгляд, низкий процент плодоношения *C. guttatum* связан с его специализированной энтомофилией, зависимостью только от одной группы насекомых. Наоборот, относительно высокий уровень плодоношения *C. calceolus* связан с широким спектром его опылителей.

Реальная семенная продуктивность (в расчете на особь) и выполненность семян у этих видов на Южном Урале высокая; у *C. calceolus* составляет, соответственно, более 4 тыс. и 83%, у *C. guttatum* – более 5 тыс. и 68% [6].

На Южном Урале в базовом спектре ценопопуляций *C. guttatum* ювенильные особи составляют всего 5%, генеративные – 15%, что свидетельствует о практическом отсутствии семенного размножения растений. В Приморье [14] эти показатели составили соответственно 10 и 12%. Таким образом, у этого вида вклад в половые репродуктивные процессы минимален: очень низкий процент цветущих особей, низкий процент плодоношения, выполненность семян не максимальная. Однако у длиннокорневищного *C. guttatum* в природе реализуется вегетативный способ размножения, с омоложением потомства до иммагурного возрастного состояния. В растительных сообществах ценопопуляции *C. guttatum* нередко образуют компактные клоны с высокой численностью и плотностью особей, где практически отсутствуют другие виды растений. На таких участках, хотя и очень ограниченных, вид выступает доминантом.

По сравнению с длиннокорневищным *C. guttatum*, короткокорневищный *C. calceolus* больше «тратится» на половую репродукцию. Об этом в частности можно

судить по базовому спектру его ценопопуляций (5:12:44:39), который отличается от *C. guttatum* более чем в 2 раза большей долей генеративных и молодых особей (j и im) семенного происхождения. Также у *C. calceolus* в целом выше процент плодоношения, больше доля качественных семян (83,3% против 68,0%). Связано это с тем, что по сравнению с *C. guttatum* интенсивность вегетативного размножения *C. calceolus* ниже, завоевание пространства медленнее.

Таким образом, в связи с реализацией вегетативного способа размножения в природе *C. guttatum* меньше зависим от полового размножения, которое, по-видимому, осуществляется очень редко при удачном сочетании целого ряда обстоятельств. Считается [4], что благодаря своему модулярному строению многие растения могут сделать ставку на вегетативный тип размножения и расселения, исключив при этом наиболее чувствительные ранние фазы жизненного цикла. Наоборот, для устойчивого существования популяций *C. calceolus* в природе необходимо их периодическое семенное возобновление.

Короткокорневищный *C. macranthon* по некоторым репродуктивным характеристикам ближе к *C. calceolus*, чем к *C. guttatum*. Для *Cypripedium macranthon* в некоторых ценопопуляциях на Южном Урале характерен относительно высокий процент плодообразования (83–100%), выполненность семян – 100%, реальная семенная продуктивность чуть менее 10 тыс. на особь [6]. В то же время в других ценопопуляциях не очень высок репродуктивный успех у *C. macranthon*. Так, в популяции, расположенной на известковом болоте, в 2010 г. все генеративные особи завязали плоды, однако семена в них по каким-то причинам, не вызрели. В предыдущий год плодов эта популяция не образовала. В 2011 г. доля плодоносящих особей составила 7,2% (2 особи из 28), причем лишь в этот год плоды содержали полноценные семена.

В целом семенное воспроизводство этого вида подавлено, известны единичные ценопопуляции на Южном Урале, которые в большинстве случаев критично малочисленные. Это можно объяснить большим влиянием климата краевого ареала на *C. macranthon*, чем на остальные виды рода.

Виды рода *Epipactis* также дифференцируются по способам самоподдержания своих ценопопуляций. В целом в онтогенетических спектрах всех трех видов низкая доля особей молодых возрастных состояний, что свидетельствует о низкой реализации их семян в природе. В то же время доля генеративных особей выше в цено-

популяциях короткокорневищных видов: у *E. atrorubens* она колеблется от 20 до 52%, у *E. helleborine* – от 50 до 81%. Отмечалось, что в Башгосзаповеднике у *E. helleborine* плодообразование колеблется от 44 до 100% [2], в условиях урбанизированной территории г. Уфа – 100% [6].

В ценопопуляциях длиннокорневищного *E. palustris* доля генеративных особей составляет от 2 до 30%. При этом его плодообразование на низинном болоте, по данным [6], из года в год колеблется от 45 до 54%, лишь в благоприятный год достигло 98%. Выполненность семян *E. helleborine* и *E. palustris* высокая и составляет соответственно 97 и 99%.

Необходимо отметить, что генеративные особи видов рода *Epipactis* практически ежегодно образуют завязи и в целом уровень женского репродуктивного успеха у них высок. Однако часть завязей на той или иной стадии развития сбрасывается растением, что в некоторых популяциях приводит к значительному снижению плодообразования.

Таким образом, вследствие меньшего потенциала вегетативного размножения короткокорневищные *E. atrorubens* и *E. helleborine* в большей степени пытаются реализовать семенной способ размножения. Это также подтверждается обитанием этих видов в условиях антропогенных нарушений (*E. helleborine*, *E. atrorubens*) или скальных обнажений (*E. atrorubens*), больше благоприятствующих семенному размножению.

У длиннокорневищного *E. palustris* больше возможностей в выборе способов размножения в зависимости от условий обитания. В условиях фитоценоотического стресса на низинном болоте этот вид полностью переходит к вегетативному способу размножения. Как и другие виды этого рода *E. palustris* может обитать в условиях нарушений, где реализуется семенной способ его размножения.

Результатом реализации различных способов самоподдержания ценопопуляций является ее важнейшая характеристика – численность. У короткокорневищных *E. helleborine*, *E. atrorubens* она низкая (десятки особей), у длиннокорневищного *E. palustris* – высокая (сотни и тысячи особей).

Заключение

Для размножающихся только семенами орхидей со стеблекорневыми тубероидами характерны высокие показатели репродуктивного успеха и в целом высокая доля генеративных особей в ценопопуляциях. У корневищных видов сравнительно ниже показатели репродуктивного успеха, которые подвержены значительным флуктуациям как в пространстве, так и во времени.

В то же время корневищные виды дифференцируются на 2 группы по способам самоподдержания своих ценопопуляций. Короткорневищные виды родов *Cypripedium* и *Epipactis* вследствие меньшего потенциала вегетативного размножения в большей степени, по сравнению с длиннокорневищными видами, пытаются реализовать семенной способ размножения. Длиннокорневищные виды родов *Cypripedium* и *Epipactis* в большей степени реализуют «малозатратный» вегетативный способ размножения.

Сохранение или создание благоприятных экологических условий для реализации потенциально заложенной стратегии размножения видов является необходимым условием их сохранения в природе.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ, проект № 14-04-31697\14.

Список литературы

1. Длусский Г.М., Лаврова Н.В., Глазунова К.П. Структура коадаптивного комплекса лесных энтомофильных растений с широким кругом опылителей // Журн. общ. биол. – 2002. – Т. 63. № 2. – С. 122–136.
2. Жирнова Т.В. Орхидные Башкирского заповедника (Южный Урал) // Изучение природы в заповедниках Башкортостана: сб. науч. тр. Вып. I. Миасс. – 1999. – С. 141–160.
3. Заугольнова Л.Б., Никитина С.В., Денисова Л.В. Типы функционирования популяций редких видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1992. – Т. 97. Вып. 3. – С. 80–91.
4. Зитте П., Вайлер Э.В., Кадерайт Й.В., Брезински А., Кернер К. – Ботаника. Т. 4. Экология. (на основе учебника Э. Страсбургера, 35 изд.). – М., 2007. – 249 с.
5. Ишмуратова М.М., Жирнова Т.В., Ишбирдин А.Р., Суяндукоев И.В., Магафуров А.М. Антэкология, фенология и консорты *Cypripedium calceolus* L. и *Cypripedium guttatum* Sw. на Южном Урале // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2005. – Т. 110. Вып. 6. – С. 40–46.
6. Кривошеев М.М. Экология репродукции некоторых видов орхидных (Orchidaceae Juss.) Южного Урала: Автореф. дис. канд. биол. наук. – Уфа, 2012. – 16 с.
7. Кривошеев М.М., Ишмуратова М.М. Структура и дифференциация состава опылителей растений видов рода *Cypripedium* (Orchidaceae Juss.) на Южном Урале // Известия Самарского научного центра РАН. – 2012 – Т. 14. № 1 (7). – С. 1767–1770.
8. Кривошеев М.М., Суяндукоев И.В., Шамигулова А.С. Некоторые особенности репродуктивной биологии *Orchis militaris* L. на Южном Урале // Вестник Оренбургского государственного университета – 2009. – № 6 (100). – С. 168–171.
9. Куликов П.В., Филиппов Е.Г. Репродуктивная стратегия орхидных умеренной зоны // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. – Т. 3. Системы репродукции. – СПб. – 2000. – С. 510–513.
10. Мамаев С.А., Князев М.С., Куликов П.В., Филиппов Е.Г. Орхидные Урала: систематика, биология, охрана. – Екатеринбург: УрО РАН, 2004. – 124 с.
11. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). – Уфа: Гилем, 1998. – 413 с.
12. Суяндукоев И.В. Особенности биологии, состояние ценопопуляций некоторых видов семейства Orchidaceae на Южном Урале (Башкортостан): автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Пермь, 2002. – 19 с.
13. Суяндукоев И.В., Шамигулова А.С., Ишмуратова М.М., Ишбирдин А.Р. Эколого-фитоценологические и демографические

характеристики ценопопуляций *Orchis militaris* L. на Южном Урале // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2009. – Т. 114, Вып. 5. – С. 30–35.

14. Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. – М.: Аргус, 1996. – 207 с.

15. Шамигулова А.С., Суяндукоев И.В. Динамика ценопопуляций *Orchis militaris* L. в степном Зауралье Республики Башкортостан // Вестник Оренбургского государственного университета – 2009. – № 6 (100). – С. 421–424.

References

1. Dlusskij G.M., Lavrova N.V., Glazunova K.P. Struktura koadaptivnogo kompleksa lesnyh jentomofil'nyh rastenij s širokim krugom opylitelej // Zhurn. obshh. biol. 2002. T. 63. no. 2. S. 122–136.
2. Zhirnova T.V. Orhidnye Bashkirskogo zapovednika (Juzhnyj Ural) // Izuchenie prirody v zapovednikah Bashkortostana: Sb. nauch. tr. Vyp. I. Miass. 1999. pp. 141–160.
3. Zaugol'nova L.B., Nikitina S.V., Denisova L.V. Tipy funkcionirovaniya populjacij redkih vidov rastenij // Bjul. MOIP. Otd. biol. 1992. T. 97. Vyp. 3. pp. 80–91.
4. Zitte P., Vajler Je.V., Kaderajt J.V., Brezinski A., Kerner K. Botanika. T. 4. Jekologija. (na osnove uchebnika Je. Strasburgera, 35 izdanie). M., 2007. 249 p.
5. Ishmuratova M.M., Zhirnova T.V., Ishbirdin A.R., Sujundukov I.V., Magafurov A.M. Antjekologija, fenologija i konsorty *Cypripedium calceolus* L. i *Cypripedium guttatum* Sw. na Juzhnom Urale // Bjull. MOIP. Otd. biol. 2005. T. 110. Vyp. 6. pp. 40–46.
6. Krivosheev M.M. Jekologija reprodukcii nekotoryh vidov orhidnyh (Orchidaceae Juss.) Juzhnogo Urala: Avtoref. dis. kand. biol. nauk. Ufa, 2012. 16 p.
7. Krivosheev M.M., Ishmuratova M.M. Struktura i differenciacija sostava opylitelej rastenij vidov roda *Cypripedium* (Orchidaceae Juss.) na Juzhnom Urale // Izvestija Samarskogo nauchnogo centra RAN. 2012 T. 14. no. 1 (7). pp. 1767–1770.
8. Krivosheev M.M., Sujundukov I.V., Shamigulova A.S. Nekotorye osobennosti reproduktivnoj biologii *Orchis militaris* L. na Juzhnom Urale // Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta 2009. no. 6 (100). pp. 168–171.
9. Kulikov P.V., Filippov E.G. Reproduktivnaja strategija orhidnyh umerennoj zony // Jembriologija cvetkovykh rastenij. Terminologija i koncepcii. T. 3. Sistemy reprodukcii. SPb. 2000. pp. 510–513.
10. Mamaev S.A., Knjazev M.S., Kulikov P.V., Filippov E.G. Orhidnye Urala: sistematika, biologija, ohrana. Ekaterinburg UrO RAN, 2004. 124 p.
11. Mirkin B.M., Naumova L.G. Nauka o rastitel'nosti (istorija i sovremennoe sostojanie osnovnyh koncepcij). Ufa, Gilem, 1998. 413 p.
12. Sujundukov I.V. Osobennosti biologii, sostojanie cenopopuljacij nekotoryh vidov semejstva Orchidaceae na Juzhnom Urale (Bashkortostan): Avtoref. dis. kand. biol. nauk. Perm', 2002. 19 p.
13. Sujundukov I.V., Shamigulova A.S., Ishmuratova M.M., Ishbirdin A.R. Jekologo-fitocenoicheskie i demograficheskie karakteristiki cenopopuljacij *Orchis militaris* L. na Juzhnom Urale // Bjull. MOIP. Otd. biol. 2009. T. 114, vyp. 5. pp. 30–35.
14. Tatarenko I.V. Orhidnye Rossii: zhiznennye formy, biologija, voprosy ohrany. M.: Argus, 1996. 207 p.
15. Shamigulova A.S., Sujundukov I.V. Dinamika cenopopuljacij *Orchis militaris* L. v stepnom Zaural'e Respubliki Bashkortostan // Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta 2009. no. 6 (100). pp. 421–424.

Рецензенты:

Шкундина Ф.Б., д.б.н., профессор кафедры ботаники, ФГБОУ ВПО «Башкирский государственный университет», г. Уфа;
Янтурин С.И., д.б.н., профессор, зав. кафедрой экологии Сибайский институт (филиал) Башкирского государственного университета, г. Сибай.

Работа поступила в редакцию 26.02.2014.