

УДК 581.9

## РИТМ СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ И ОСОБЕННОСТИ ПЛОДОНОШЕНИЯ *NEOTTIANTHE CUCULLATA* (ORCHIDACEAE) В УСЛОВИЯХ БАШКИРСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (ЮЖНЫЙ УРАЛ)

Т.В. Жирнова<sup>1</sup>

В статье представлены некоторые результаты многолетних стационарных наблюдений за ценопопуляцией *Neottianthe cucullata* – редкого вида из семейства Orchidaceae, включенного в Красные книги Российской Федерации и Республики Башкортостан, в одном из наиболее южных местонахождений его на Урале – Башкирском государственном природном заповеднике (горный массив Южный Крака, предгорья восточного макросклона Южного Урала). Отмечена четкая зависимость сезонного ритма развития растений, интенсивности цветения и плодообразования от погодных условий. По срокам цветения в условиях заповедника *Neottianthe cucullata* относится к позднелетним растениям. Определена средняя продолжительность периода цветения вида в целом, отдельной особи и одного цветка. Установлены число и периодичность цветения конкретных особей. Приведен средний процент плодообразования по годам. В последние годы вид испытывает на территории заповедника негативное антропогенное воздействие: неконтролируемый выпас лошадей в местах произрастания и интенсивное вытаптывание местообитаний сборщиками черники, что отрицательно сказывается на семенном возобновлении популяций.

**Ключевые слова:** *Neottianthe cucullata*, Красная книга, многолетний мониторинг, охрана, редкий вид.

Одна из важнейших задач современной биологии и дела охраны природы – сохранение и изучение биологического разнообразия. Особого внимания заслуживает семейство орхидные (Orchidaceae Juss.), многие представители которого находятся под угрозой уничтожения, не только из-за усиления антропогенных воздействий на природные экосистемы, но и в силу особенностей их биологии и экологии (Вахрамеева и др., 2014).

Около 130 видов орхидей, произрастающих на территории Российской Федерации, нуждаются в охране на разных уровнях: международном, государственном и региональном. Огромная роль в сохранении редких и исчезающих видов растений принадлежит особо охраняемым природным территориям России. Лучше всего на государственном уровне обеспечивается охрана видов в заповедниках (Варлыгина, 2011). Большой объем отечественной и иностранной литературы, посвященной изучению видов семейства Orchidaceae, в том числе и на особо охраняемых природных территориях, обобщен М.Г. Вахрамеевой с соавторами (Вахрамеева и др., 2004; Vakhrameeva et al.,

2008; Вахрамеева и др., 2014) и А.А. Хапугиным (2020).

Многие особенности биологии, а также реакция видов орхидных на различные природные и антропогенные факторы до сих пор недостаточно хорошо изучены. Отчасти это можно объяснить кратковременностью наблюдений за популяциями, что не позволяет в ряде случаев правильно оценить их современное состояние и перспективы сохранения и выживания в будущем. В этом отношении большое значение для понимания процессов, происходящих в жизни популяций орхидных, имеют многолетние популяционные и фенологические наблюдения, проводимые на постоянных пробных площадях в ненарушенных условиях заповедников и других, особо охраняемых природных территорий (Вахрамеева и др., 2011; 2014).

Важную роль в сохранении представителей семейства Orchidaceae Южно-Уральского региона выполняет один из старейших на Урале Башкирский государственный природный заповедник (в сентябре 2020 г. исполнилось 90 лет со време-

<sup>1</sup> Жирнова Татьяна Васильевна, Башкирский заповедник, канд. биол. наук (zhirnova.t@inbox.ru).

ни его организации). В Башкирском заповеднике охраняется 18 видов орхидей из 14 родов, подвергающихся опасности исчезновения в государственном или региональном масштабе: в Красную книгу Российской Федерации (2008) включены 7 видов орхидных, а в Красную книгу Республики Башкортостан (2011) – 14 видов (Жирнова, 2015). Все 18 видов орхидных, произрастающих на территории Башкирского заповедника, рекомендованы к особой охране в Уральском регионе, в том числе и на Южном Урале (Кучеров и др., 1987; Мамаев и др., 2004). Всестороннее изучение популяций большинства видов дикорастущих орхидных, охраняемых в Башкирском заповеднике, началось в 1986 г. и продолжается до настоящего времени.

Цель настоящей работы – многолетние наблюдения за ритмом сезонного развития, интенсивностью цветения и плодообразования *Neottianthe cucullata* в сосняке разнотравно-вейниково-зеленомошном на территории Башкирского заповедника. Поскольку вид размножается преимущественно семенным путем, сведения о процентном завязывании плодов важны для оценки возможности возобновления и распространения вида не только в конкретном растительном сообществе заповедника, но и в других, схожих по эколого-фитоценотическим условиям.

#### Объект и методы исследования

**Характеристика района исследования.** Башкирский заповедник, созданный в 1930 г., занимает площадь 49,6 тыс. га, расположен на юго-востоке Республики Башкортостан в зоне гемибореальных светлохвойно-мелколиственных травяных лесов сибирского типа (Мартыненко и др., 2003). Протяженность Башкирского заповедника с севера на юг (от 53°31' до 53°16' с.ш.) составляет 23 км, протяженность с запада на восток (от 57° 44' до 58°13' в.д.) – 32 км. В его границы входят перидотитовый горный массив Южный Крака и часть западного макросклона водораздельного кварцитово-сланцевого хребта Урал-Тау (предгорья восточного макросклона Южного Урала). Климат Башкирского заповедника относится к континентальному типу умеренных широт (Филонов, 1963). Среднегодовая температура воздуха +0,6 °С. Средняя температура наиболее теплого месяца (июля) и самого холодного (января) составляет соответственно +16,9 и –16,2 °С. Поздние весенние и ранние летние заморозки, повреждающие растения в период вегетации и цветения, для Башкирского заповедника явление обычное. Последние заморозки иногда бывают в конце июня, первые – в начале августа, поэтому средняя продолжительность безмо-

розного периода всего 72 дня (в отдельные годы от 32 до 117 дней). Годовая сумма осадков в среднем равна 565,1 мм, с колебаниями по годам от 365,5 до 901,2 мм.

Объектом исследования служил редкий вид орхидеи сосновых и сосново-лиственничных зеленомошных лесов Башкирского заповедника – *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter (неоттианте клубучковая), занесенный в Красные книги Российской Федерации (2008) и Республики Башкортостан (2011). Ареал вида евразийский, охватывает Среднюю и Восточную Европу и значительную часть Азии. По зональной приуроченности неоттианте клубучковая относится к суббореальным видам, по экологической группе (по приуроченности к местообитаниям с определенным водным режимом) – к мезофитам, по ценоценотической группе – к лесным видам (Вахрамеева и др., 1994; Куликов, 2005; Вахрамеева и др., 2014). По классификации И.В. Татаренко (1996), жизненная форма вида – вегетативный однолетник со сферическим стеблекорневым тубероидом на коротком столоне. По классификации П.В. Куликова (2005), это геофит, клубнеобразующий травянистый поликарпик. Географическое распространение *N. cucullata*, экология и фитоценология, морфология, онтогенез, численность, плотность, возрастная структура и жизненное состояние популяций, способы размножения и распространения, консортивные связи, устойчивость вида к антропогенному воздействию и другие аспекты жизни *N. cucullata* отражены в ряде публикаций (Вахрамеева, Варлыгина, 1996; Вахрамеева, Жирнова, 2003; Мамаев и др., 2004; Вахрамеева, 2007; Кузьмин, Драчѳ, 2007; Вахрамеева и др., 2014; Ковригина и др., 2015 и др.).

Однако некоторые особенности биологии вида (сезонный ритм, продолжительность фазы цветения отдельной особи, протяженность периода плодоношения, процент завязывания плодов, зависимость интенсивности цветения и плодоношения от эндогенных, экзогенных и антропогенных факторов), которые можно выявить только при многолетних наблюдениях за фиксированными особями на постоянных пробных площадях, изучены недостаточно.

Согласно И.В. Татаренко (1996), по сезонному ритму развития побегов *N. cucullata* относится преимущественно к весенне-летне-осеннезеленым растениям с периодом зимнего покоя, по ритму цветения – к позднелетне-раннеосенним видам. По данным В.Н. Голубева (1996), в Крыму этот вид принадлежит к

группе растений с весенне-летней вегетацией и позднелетне-раннеосенним ритмом цветения. Цветки *N. cucullata* содержат много нектара, что привлекает насекомых-опылителей, в частности представителей Apidae (Ziegenspeck, 1936; Wisniewski, 1976). Подробно процесс опыления у этого вида не изучен. Плоды завязываются интенсивно, в Германии и Польше доля вызревших плодов нередко достигает 80–100% (Ziegenspeck, 1936; Wisniewski, 1976; Füller, 1978).

Многолетний мониторинг ценотической популяции (ЦП) *N. cucullata* проводили в Башкирском заповеднике на постоянной пробной площадке, начиная с 1990 г. Наблюдения осуществляли за конкретными (картированными) особями. При проведении исследований были учтены методические рекомендации по изучению ЦП редких видов орхидных на особо охраняемых природных территориях (Вахрамеева и др., 2011). Динамика численности ЦП *N. cucullata* в Башкирском заповеднике за период 1990–2000 гг., морфометрическая характеристика ее возрастных состояний, фенология и эколого-фитоценотическая приуроченность вида были опубликованы ранее (Вахрамеева, Жирнова, 2003; Жирнова, Гайсина, 2007).

В пределах площади мониторинга (горный массив Южный Крака, квартал 117, выдел 81, нижняя часть пологого склона северной экспозиции, разнотравно-вейниково-зеленомошный сосняк) вид обитает в полутени (5,6 ступени шкалы Элленберга) (Ellenberg, 1974), в умеренно теплом месте (4,9), при средних условиях увлажнения (4,9). Почва горная серая лесная, промежуточная между слабокислой и нейтральной (6-я ступень), с небольшим содержанием минерального азота (3,6 ступени шкалы Элленберга). Сообщество относится к ассоциации *Pleurospermo-Pinetum* (Мартыненко и др., 2003); сомкнутость крон древесного и кустарникового ярусов составляет соответственно 50 и 1%, общее проективное покрытие травяного и мохового ярусов – соответственно 40 и 55%; доминируют *Pinus sylvestris* L., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Rubus saxatilis* L. и *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.

**Методика исследования.** Внутри пробной площадки, в местах наибольшего скопления растений *N. cucullata*, были заложены 15 постоянных учетных площадок (1 м<sup>2</sup>). Все особи вида, растущие на учетных площадках, а также растения (как правило, единичные), отмеченные вне площадок, картировали с учетом их онтогенетических состояний, что позволяло в составе из-

учаемой ЦП следить за жизнью каждого растения *N. cucullata* – от первого надземного появления до полного отмирания. Определение онтогенетических состояний особей проводили согласно методике, разработанной для этого вида по габитуальным признакам растений (Вахрамеева, Жирнова, 2003).

Сезонное развитие вида изучали по традиционной методике И.Н. Бейдемана (1974) с учетом собственных корректировок. Определяли сроки каждой фенологической фазы, длительность периода цветения вида в целом, отдельной особи и одного цветка. Статистическую обработку календарных дат проводили в пакете программ EXCEL и STATISTICA в соответствии с рекомендациями Г.Н. Зайцева (1978), определяли среднее арифметическое значение (М) и стандартную ошибку среднего арифметического (m).

Репродуктивную биологию вида оценивали по числу бутонов, цветков и плодов. Наблюдения за цветением и плодообразованием растений проводили с момента появления цветоноса до окончания диссеминации. При изучении плодоношения вида отмечали генеративные особи только с наличием цветоноса. Доля плодоносящих генеративных особей в ЦП – процентное содержание относительно общего числа генеративных растений как с плодами, так и с остатками цветоноса (в случае повреждения его заморозками, градом, насекомыми и пр.). При подсчете не учитывали временно не цветущие растения и генеративные особи, находящиеся в конкретный вегетационный сезон в состоянии вторичного покоя.

Для оценки воздействия погодных условий на сезонное развитие растений, интенсивность цветения и плодообразования использованы многолетние данные, полученные метеослужбой Гидрометеорологической станции III разряда «Башгосзаповедник», которая расположена на расстоянии около 1,2 км от площади мониторинга.

## Результаты и обсуждение

**Ритм сезонного развития.** Согласно нашим многолетним фенологическим наблюдениям, в условиях Башкирского заповедника по срокам вегетации *N. cucullata* является весенне-летне-осеннезеленым видом с периодом зимнего покоя, а по срокам цветения относится к позднелетним растениям. Сроки наступления и прохождения фенологических фаз у *N. cucullata* на территории заповедника зависят от метеорологических параметров текущего сезона, особенно от средней месячной температуры воздуха.

Вегетация начинается обычно в четвертой – пятой пентадах мая (табл. 1). Самым ранним за все годы наблюдений был вегетационный период 1995 г. (у единичных растений почки появились над поверхностью почвы уже 6 мая); по данным метеостанции «Башгосзаповедник», в весенний сезон 1995 г. среднемесячная сумма атмосферных осадков составила 58% от средней многолетней нормы при среднесуточной температуре воздуха, превышающей многолетнюю на 4 °С. Со значительным отставанием от средней многолетней даты началась вегетация *N. cucullata* в 1992 г. (6 июня) в связи с поздними заморозками в конце мая – первой декаде июня (до –7,7 °С в воздухе и до –7,5 °С на почве). В начале вегетационного периода отдельные растения этого вида могут опережать в сезонном развитии другие особи изучаемой ЦП на 10–14 дней. Листья срединной формации разворачиваются полностью на отросшем побеге в конце первой – второй декадах июня.

Аномально ранний срок появления цветоноса (31 мая) зафиксирован дважды – в жаркую и засушливую весну 1995 г. и в очень теплую весну 2012 г.; в весенний сезон 2012 г. среднемесячная сумма осадков была близка к много-

летней норме (93%), но среднесуточная температура воздуха превысила среднюю многолетнюю на 3,5 °С. В разные годы формирование бутонов происходит во второй – третьей декадах июня. Первые окрашенные бутоны появляются в нижней части соцветия 2–26 июля (в среднем 15.07±1,70).

Цветение наступает позже, чем у большинства орхидей Башкирского заповедника – в конце второй – начале третьей декад июля. От начала вегетации до зацветания у *N. cucullata* проходит 49–66 дней. За весь период наблюдений разница между самой ранней и самой поздней датой наступления фазы цветения составила три недели. Наибольшее отклонение в сроках зацветания от средней многолетней даты отмечено в 2012 г.: теплая погода июня и июля (среднемесячная температура воздуха была соответственно на 3,6 и 2,7 °С выше многолетней) ускорила зацветание вида (6.07) на две недели. Пик цветения приходится на конец июля – первую декаду августа, к середине месяца цветение идет на убыль. Продолжительность времени цветения вида по годам: (19) 24–30 (34), в среднем 26,5±0,8 дней. Она зависит от погодных условий и активности насекомых-опылителей. Минимальная продолжительность фазы цветения

Т а б л и ц а 1

**Сезонное развитие *Neottianthe cucullata* в сосняке разнотравно-вейниково-зеленомошном в Башкирском заповеднике в 1990–2018 гг.**

Фенофазы	Дата наступления фенофаз	
	интервал	М ± m
Начало вегетации*	10.05–6.06	24.05±1,3
Распускание почек	17.05–12.06	30.05±1,3
Отрастание листьев**	22.05–17.06	6.06±1,3
Полное разворачивание листьев	4.06–28.06	17.06±1,5
Появление цветоноса	31.05–22.06	12.06±1,1
Формирование бутонов	7.06–10.07	22.06±1,5
Начало цветения	6.07–28.07	20.07±1,1
Массовое цветение	19.07–11.08	31.07±1,2
Конец цветения	3.08–26.08	16.08±1,1
Начало созревания семян***	11.08–1.09	21.08±1,6
Массовое созревание семян	23.08–14.09	2.09±1,8
Начало высыпания семян	24.08–17.09	10.09±2,1
Массовое высыпание семян	11.09–29.09	23.09±1,5

\*Появление почек на поверхности почвы; \*\*ассимилирующие листья не расправлены, свернуты в трубочку; \*\*\*при зеленых коробочках.

(19 дней) отмечена в аномально жаркое и засушливое лето 2010 г., максимальное значение этого показателя (34 дня) зафиксировано в теплый и дождливый летний сезон 2006 г.

Восьмилетние наблюдения за фазами цветения маркированных особей *N. cucullata*, которые в период цветения проводили ежедневно (при этом всего в разные годы было обследовано 88 растений), показали, что цветение отдельной особи длится 12–27 (в среднем  $19,3 \pm 0,4$ ) дней, зависит от особенностей погоды текущего вегетационного сезона и опыления. Первыми в соцветии открываются самые нижние цветки, дальнейшее распускание бутонов отдельного соцветия происходит в акропетальной последовательности. В первый день цветения раскрывается обычно 1 цветок в соцветии, реже 2 и очень редко 3 цветка (в среднем  $1,3 \pm 0,1$  цветка), что составляет 5,6–25,0 (40,0)%, в среднем  $15,1 \pm 0,8\%$  от общего числа сформированных бутонов на одном растении. Разница в сроках зацветания отдельных особей в пределах одной и той же ЦП в условиях заповедника может составлять от 1 до 8–9 дней. Раньше других зацветают растения на более освещенных и открытых участках леса (в «окнах», вблизи вывалов деревьев), позже – в затененных и менее прогреваемых местах. Полное раскрытие всех цветков в соцветии наблюдается на (4) 7–13 (17)-й день (в среднем через  $10,2 \pm 0,3$  дня) от начала цветения; за сутки распускается 0–3 (4) цветка (в среднем  $1 \pm 0,0$  цветок). Отцветание отдельного растения происходит акропетально; за сутки увядают 0–4 цветка (в среднем  $1,1 \pm 0,1$  цветок). Продолжительность жизни распутившегося цветка составляет (4–5) 6–13 (14–15) дней, среднее значение для 478 цветков составило  $10,6 \pm 0,1$  дней. У крупных, хорошо развитых экземпляров фаза цветения обычно растянута: одновременно можно наблюдать (снизу вверх) зеленые плоды с незрелыми (белыми), изменившими окраску (бежевыми и светло-коричневыми) семенами, отцветшие, единичные свежие цветки и окрашенные бутоны.

Первые зеленые плоды в нижнем ярусе соцветия могут появиться в конце июля – начале августа. Семена в зеленых коробочках начинают созревать (принимают бежевую, а затем светло-коричневую окраску) в среднем со второй декады августа. Основная масса семян полностью созревает в третьей декаде августа – первой половине сентября; плоды становятся сухими и приобретают бурю окраску. В аномально дождливое лето 1993 г. отмечен самый растянутый период (36 дней) от массового цветения вида до

созревания семян (в другие годы эти фазы длились около 20 дней); в летний сезон 1993 г. (первые за 1932–1993 гг.) выпало необычно большое количество осадков – 122,5 мм (177% от средней многолетней нормы).

В конце первой – начале второй декады сентября в коробочках появляются щели. Продолжительность периода диссеминации зависит от характера погоды осенних месяцев конкретного года. Массовое высыпание зрелых семян происходит обычно в третьей декаде сентября, наиболее интенсивно – при теплой и сухой, солнечной погоде, замедляется в холодные и дождливые периоды. Период от начала созревания семян до массовой диссеминации длится в разные годы 24–44 дня. Диссеминация заканчивается на отмерших генеративных побегах, как правило, в конце сентября – первой пентаде октября (в аномально затяжную, теплую и дождливую осень 2013 г. продлилась до середины ноября – единственный раз за 29 лет наших наблюдений).

В разные годы период от первых изменений (пожелтения) в окраске листьев до отмирания надземной массы растений может длиться с двадцатых чисел августа до конца сентября – первых чисел октября. Длительность вегетационного периода у взрослых вегетативных и генеративных особей составляет 115–140 дней.

По сравнению с Башкирским заповедником, по данным М.Г. Вахрамеевой с соавторами (2014), в условиях центральных областей России у *N. cucullata* установлены более ранние сроки наступления отдельных фенологических фаз.

#### **Интенсивность цветения и плодоношения.**

На основании проведенных нами в сосняке-зеленомошнике многолетних наблюдений за фиксированными особями *N. cucullata* было установлено, что в условиях Башкирского заповедника, в пределах изученной ЦП бутонов в соцветии формируется (3) 4–18 (26) (в среднем за все годы исследований  $9,5 \pm 0,2$ ), раскрывается – от 28,6 до 100% (в среднем  $97,3 \pm 0,3\%$ ); число цветков на одном цветоносе (2–3) 4–18 (24) (в среднем у 710 изученных генеративных особей  $9,3 \pm 0,1$ ), число нормальных вызревших плодов 1–21 ( $7,4 \pm 0,2$ ). Погодичная изменчивость среднего числа сформированных бутонов в соцветии колеблется от  $6,1 \pm 0,8$  до  $11,62 \pm 0,4$ , среднего числа цветков – от  $5,8 \pm 0,3$  (1995 г.) до  $11,56 \pm 0,5$  (1999 г.), среднего числа плодов с нормально вызревшими семенами – от  $3,4 \pm 0,8$  до  $10,3 \pm 0,5$ . Средний процент плодообразования изменяется по годам от  $47,4 \pm 7,5$  до  $91,7 \pm 6,7\%$ .

В разные годы у 12–100% (в среднем у 64%) цветущих растений отмечено, что самый верхний из заложённых бутонов в соцветии (редко 2–3 верхних бутона) бывает недоразвит, рано засыхает и при подсчете не учитывается. При этом доля раскрывшихся цветков от числа всех заложённых бутонов на отдельном цветоносе составляет в среднем  $91,9 \pm 0,4\%$ .

Отдельные особи могут находиться в генеративном состоянии (с перерывами в цветении) до 12–15 лет. Нередко отмечается повторное цветение одной и той же особи. Так, за 15 лет наблюдений (2005–2019 гг.) установлено, что из 124 генеративных растений 34 (27,4%) цвели 2 раза, 23 (18,5%) – 3 раза, 14 (11,3%) – 4 раза, 7 растений (5,6%) – 5 раз; по 4 особи цвели 6 и 7 раз и лишь 2 особи – 8 раз; 36 особей (29%) цвели только один раз. Одно растение цветет в среднем  $2,7 \pm 0,2$  раз. В течение жизни отдельная особь может цвести несколько лет подряд без перерыва: в изученной ЦП одна особь (из 124) цвела без перерыва 7 лет, 5 особей – 6 лет, 2 особи – 5 лет, другие особи цвели 2–4 года подряд. Максимальный срок цветения без перерыва составляет 8 лет (так цвели всего две хорошо развитые крупные особи). Перерывы в цветении одной и той же особи (включая состояние вторичного покоя) длятся обычно 1–2 года (реже 3–4 и крайне редко 5 лет).

В других частях ареала повторное цветение отдельной особи *N. cucullata* наблюдается реже: в Польше отмечено у 20% генеративных особей (Wisniewski, 1976). В Средней России вид цветет с перерывами, лишь одна из наблюдавшихся особей цвела в течение 10 лет ежегодно, а другие особи цвели 2–3 года подряд (Вахрамеева, Жирнова, 2003; Вахрамеева и др., 2014).

Почти ежегодно у 28,2–100% (в среднем у 66,5%) плодоносящих особей исследованной нами ЦП преимущественно в верхней части соцветия завязываются от 1 до 14 недоразвитых щуплых плодов без семян (в среднем за весь период наблюдений у 336 особей завязалось  $2,4 \pm 0,1$  плода на одном цветоносе). Доля щуплых плодов от числа раскрывшихся цветков в соцветии может составлять 5,0–100% (в среднем  $27,6 \pm 1,1\%$ ). По годам среднее число щуплых плодов в соцветии колеблется от  $0,6 \pm 0,2$  до  $4,2 \pm 0,4$ , а их доля – от 6,0% (нормальный по метеоусловиям 2008 г.) до 49,2% (аномально сухой 2010 г.), что несколько снижает реальную семенную продуктивность вида. Плод – коробочка, 5–14 мм (в среднем  $8,3 \pm 0,3$  мм) длиной и 1,5–4 мм (в среднем  $2,8 \pm 0,1$  мм) шириной. Наиболее крупные полно-

ценные коробочки с семенами находятся в нижней части соцветия.

Как и у других видов орхидных (Вахрамеева и др., 2011), плодообразование у *N. cucullata*, согласно нашим наблюдениям, в онтогенезе меняется, зависит от возраста и мощности особей. У наиболее развитых средневозрастных генеративных растений в соцветии образуется до 16–19 (21) нормальных плодов. У старых и ослабленных особей вызревших плодов в соцветии независимо от погодных условий образуется меньше (иногда только 1–3), а цветки в верхней части соцветия часто бывают недоразвиты и плоды не завязываются.

За 21 год в ЦП *N. cucullata* из 783 обследованных нами генеративных особей плодоносили только 522, на которых образовалось 4475 плодов (3675 нормальных вызревших и 800 недоразвитых щуплых). В 1991–1993 гг. считали лишь общее число завязавшихся плодов (коробочки выполненные и пустые отдельно не учитывали). С учетом этих трех лет у 614 из 972 генеративных особей (изначально с наличием цветоноса) завязалось 5230 плодов. Таким образом, за 24 года плоды смогли образовать 63% генеративных особей ЦП. Интенсивность завязывания плодов зависит от погодных условий в момент цветения и активности насекомых-опылителей.

В благоприятные годы в составе ЦП может быть до 32,8–34,4% генеративных особей. Полное отсутствие цветущих растений отмечено в 2004 г. после аномально засушливой погоды в августе и сентябре 2003 г., поскольку генеративная сфера нового надземного побега *N. cucullata* закладывается в почке возобновления в год, предшествующий цветению. Согласно метеорологическим данным, сумма осадков в августе 2003 г. составила 30,5% средней многолетней нормы при среднемесячной температуре воздуха на  $3,6$  °С выше многолетней; индекс засушливости по Мартону, согласно Ф. Дрё (1976), равнялся 7,8. В сентябре выпало лишь 15,1 мм осадков (28,1% нормы), при этом среднемесячная температура воздуха была на  $1,1$  °С выше многолетней, индекс засушливости составил 9,1. Следует отметить, что небольшое число генеративных особей в 2003 г. компенсировалось высоким процентом плодообразования (91,7%).

Наиболее интенсивным плодоношение вида за весь период наблюдений было в теплый и умеренно влажный летний сезон 1999 г.: завязалось 654 плода (600 нормальных и 54 щуплых), при этом доля вызревших плодов от числа неповрежденных (к концу цветения) цветков

на отдельном цветоносе составила в среднем  $88,1 \pm 1,5\%$  (табл. 2). Обильное плодоношение наблюдалось также в 1993 и 1998 гг. (548 и 426 плодов соответственно). В местах наибольшего скопления растений *N. cucullata* в эти годы насчитывалось до 17–29 (в среднем 7,3) генеративных особей на  $1 \text{ м}^2$ , а благоприятные погодные условия способствовали успешному опылению растений. По нашим наблюдениям, цветки *N. cucullata* посещают шмели и мелкие муравьи.

Резко сократилось число цветущих растений в аномально сухое и жаркое лето 2010 г. По продолжительности (три месяца) и интенсивности атмосферная засуха 2010 г. была в заповеднике одной из жесточайших за последние 44 года (после засухи 1975 г.). В апреле выпало 11,4 мм осадков (32% нормы), при среднемесячной температуре воздуха на  $0,7 \text{ }^\circ\text{C}$  выше средней многолетней. Сумма осадков в мае составила 22,4 мм (48% от средней многолетней), среднемесячная температура была на  $2,5 \text{ }^\circ\text{C}$  выше многолетней. Индекс засушливости в эти месяцы равнялся соответственно 10,5 и 11,9. За первый месяц лета (июнь) выпало всего 4,7 мм осадков, при среднемесячной температуре воздуха ( $18,2 \text{ }^\circ\text{C}$ ) на  $3,4 \text{ }^\circ\text{C}$  выше средней многолетней; индекс засушливости составил 2,0. Из-за низкой влажности почвы и воздуха в 2010 г. произошло подсыхание мохового покрова, в котором расположены тубероиды и корни *N. cucullata*, что привело к полному засыханию цветоносов в фазе формирования бутонов у 42,3% генеративных особей ЦП и гибели ювенильных особей первого года наземной жизни.

Минимальное число плодов за все годы наблюдений (всего 41) образовалось в 1991 г. (плодоносили лишь 11,5% особей ЦП). Причинами слабого плодоношения были засушливые весна и два летних месяца (июнь и июль), а также необычно сильный град, выпавший 4 июля и повредивший в фазе полной бутонизации 69,2% генеративных особей ЦП. На уцелевших цветоносах образовалось от 3 до 13 (в среднем 6,8) плодов, средний процент плодообразования составил 57,3. Значительно снизил степень плодоношения и июньский (17.06) град 2014 г., который полностью повредил цветоносы в период формирования бутонов у более половины (55,1%) генеративных растений ЦП.

В некоторые годы у 1,2–16,3% (в среднем у 6,1%) генеративных особей ЦП по неизвестным причинам (не связанным с погодными условиями) соцветия засыхают в фазе цветения (реже с бутон-

нами и плодами), крайне редко единичные особи сгнивают.

Плодоношение *N. cucullata* может быть ослаблено из-за повреждения цветоносов животными-фитофагами (в разные годы у 2,9–33,3%, в среднем у 14,6% генеративных особей ЦП). Доля поврежденных гусеницами и другими фитофагами бутонов, цветков и плодов в соцветии может составлять 6,3–71,4% (в среднем  $25,9 \pm 5,5\%$ ). Часть цветоносов (в среднем 12,2% за период наблюдений) скусывается фитофагами полностью. В отдельные сезоны у 3,1–30,8% растений в фазе формирования бутонов внутри соцветий поселяются и окукливаются мелкие гусеницы. Поврежденные ими соцветия приобретают вид плотных скоплений из прицветников и неразвитых бутонов; плоды обычно не завязываются, очень редко образуются 1–3 щуплых плода без семян. Это явление отмечали в течение 14 лет в среднем у 10,4% генеративных особей ЦП.

За весь срок наблюдений на постоянных учетных площадках нами не выявлено случаев вегетативного размножения у фиксированных особей *N. cucullata*. Однако неоднократно отмечалось произрастание разновозрастных особей этого вида, выросших из семян, плотными группами (до 4–10 экз.). По мнению М.Г. Вахрамеевой с соавторами (2014), наиболее частой причиной образования довольно плотных скоплений у орхидей со стеблекорневыми тубероидами является не вегетативное размножение некоторых особей, а большая вероятность прорастания семян вблизи материнских растений, благодаря активности микоризных грибов.

**Охрана вида.** *N. cucullata* – редкий вид на всем протяжении своего огромного евразийского ареала. Включен в Приложение II Конвенции о международной торговле СИТЕС (1995). Вид занесен в Красные книги Российской Федерации (2008, категория 3б – редкий вид) и 48 субъектов федерации. Охраняется в 25 государственных природных заповедниках и в 7 национальных и природных парках России (Вахрамеева и др., 2014). На территории Республики Башкортостан *N. cucullata* по статусу редкости присвоена 3-я категория – редкий вид, который на сегодня известен только в восьми административных районах республики (Красная книга..., 2011). В Башкирском заповеднике *N. cucullata* встречается довольно редко и лишь на горном массиве Южный Крака, где широко распространены бореальные зеленомошные типы леса. В ходе многолетних флористических исследований и геоботанического обследования лесов

Таблица 2

**Интенсивность цветения и плодообразования *Neottianthe cucullata* в разнотравно-вейниково-зеленомошном сосняке в Башкирском заповеднике**

Год	Число обследованных генеративных особей в ЦП	Доля генеративных особей в ЦП с плодами (нормальными вырезными и шуплыми), %	Доля раскрывшихся цветков от числа сформированных бутонов в соцветии, %	Число всех раскрывшихся цветков в соцветии (нормально развитых и повреждённых насекомыми)	Число плодов в соцветии (нормальных вырезных и недоразвитых шуплых)	Число нормальных вырезных плодов в соцветии	Доля вырезных плодов от числа нормально развитых неповреждённых (к концу цветения) цветков в соцветии, %
1997	60	65,0	$\frac{100,0}{100 \pm 0,00}$	$\frac{4-20}{8,34 \pm 0,51}$	$\frac{1-19}{7,56 \pm 0,56}$	$\frac{1-19}{7,18 \pm 0,57}$	$\frac{25,0-100,0}{87,64 \pm 2,76}$
1998	69	66,7	$\frac{85,7-100,0}{99,42 \pm 0,35}$	$\frac{4-24}{10,88 \pm 0,56}$	$\frac{4-23}{10,17 \pm 0,64}$	$\frac{0-20}{5,73 \pm 0,67}$	$\frac{0,0-88,89}{50,09 \pm 4,22}$
1999	71	81,7	$\frac{75,0-100,0}{99,32 \pm 0,48}$	$\frac{5-21}{11,56 \pm 0,46}$	$\frac{5-21}{11,28 \pm 0,53}$	$\frac{4-21}{10,34 \pm 0,54}$	$\frac{62,5-100,0}{88,13 \pm 1,49}$
2000	64	62,5	$\frac{100,0}{100 \pm 0,00}$	$\frac{5-17}{9,44 \pm 0,70}$	$\frac{5-17}{9,29 \pm 0,67}$	$\frac{3-16}{8,24 \pm 0,64}$	$\frac{57,1-100,0}{87,11 \pm 2,14}$
2003	12	83,3	$\frac{100,0}{100 \pm 0,00}$	$\frac{4-10}{6,11 \pm 0,75}$	$\frac{2-10}{5,67 \pm 0,87}$	$\frac{2-10}{5,67 \pm 0,87}$	$\frac{40,0-100,0}{91,75 \pm 6,66}$
2004	Цветущие особи в ценопопуляции отсутствовали						
2005	29	79,3	$\frac{75,0-100,0}{97,75 \pm 1,31}$	$\frac{3-18}{7,74 \pm 0,77}$	$\frac{3-18}{7,41 \pm 0,86}$	$\frac{1-15}{6,41 \pm 0,87}$	$\frac{16,7-100,0}{77,87 \pm 5,44}$
2006	17	88,2	$\frac{100,0}{100 \pm 0,00}$	$\frac{7-14}{9,27 \pm 0,51}$	$\frac{7-12}{9,07 \pm 0,45}$	$\frac{5-10}{7,20 \pm 0,42}$	$\frac{45,5-100,0}{79,37 \pm 4,39}$
2007	35	94,3	$\frac{100,0}{100 \pm 0,00}$	$\frac{5-22}{10,27 \pm 0,58}$	$\frac{4-19}{9,76 \pm 0,53}$	$\frac{2-16}{8,39 \pm 0,53}$	$\frac{22,2-100,0}{81,66 \pm 2,65}$
2008	29	75,9	$\frac{100,0}{100 \pm 0,00}$	$\frac{7-18}{11,36 \pm 0,66}$	$\frac{3-16}{9,81 \pm 0,77}$	$\frac{3-15}{9,19 \pm 0,80}$	$\frac{44,4-100,0}{86,56 \pm 3,49}$
2009	50	78,0	$\frac{28,6-100,0}{94,62 \pm 2,00}$	$\frac{2-16}{7,40 \pm 0,46}$	$\frac{1-16}{6,85 \pm 0,52}$	$\frac{0-10}{4,08 \pm 0,43}$	$\frac{0,0-100,0}{51,54 \pm 4,30}$
2010	26	53,8	$\frac{62,5-100,0}{96,32 \pm 2,37}$	$\frac{4-13}{6,59 \pm 0,64}$	$\frac{4-12}{6,50 \pm 0,75}$	$\frac{0-11}{3,43 \pm 0,78}$	$\frac{0,0-84,6}{47,41 \pm 7,49}$
2011	28	85,7	$\frac{100,0}{100 \pm 0,00}$	$\frac{5-17}{10,04 \pm 0,68}$	$\frac{2-17}{9,63 \pm 0,75}$	$\frac{2-16}{7,75 \pm 0,79}$	$\frac{33,3-100,0}{77,65 \pm 3,43}$
2012	43	65,1	$\frac{66,7-100,0}{96,60 \pm 1,58}$	$\frac{4-18}{10,03 \pm 0,71}$	$\frac{1-17}{8,71 \pm 0,84}$	$\frac{0-17}{7,37 \pm 0,82}$	$\frac{0,0-100,0}{72,60 \pm 4,52}$



Окончание табл. 2

Год	Число обследованных генеративных особей в ЦП	Доля генеративных особей в ЦП с плодами (нормальными вызревшими и шушлыми), %	Доля раскрывшихся цветков от числа сформированных бутонов в соцветии, %	Число всех раскрывшихся цветков в соцветии (нормально развитых и повреждённых насекомыми)	Число плодов в соцветии (нормальных вызревших и недоразвитых шушлых)	Число нормальных вызревших плодов в соцветии	Доля вызревших плодов от числа нормально развитых неповреждённых (к концу цветения) цветков в соцветии, %
2013	41	56,1	$\frac{80,0-100,0}{99,13 \pm 0,87}$	$\frac{4-20}{10,17 \pm 0,89}$	$\frac{4-20}{10,13 \pm 0,88}$	$\frac{3-19}{9,13 \pm 0,87}$	$\frac{57,1-100,0}{89,61 \pm 2,35}$
2014	49	38,8	$\frac{50,0-100,0}{93,43 \pm 2,38}$	$\frac{1-20}{9,17 \pm 0,90}$	$\frac{3-20}{8,47 \pm 0,99}$	$\frac{0-16}{5,84 \pm 0,96}$	$\frac{0,0-81,8}{51,99 \pm 6,71}$
2015	31	71,0	$\frac{44,4-100,0}{89,91 \pm 3,10}$	$\frac{4-21}{9,24 \pm 1,02}$	$\frac{1-21}{8,45 \pm 1,07}$	$\frac{0-18}{7,32 \pm 1,03}$	$\frac{0,0-100,0}{79,52 \pm 5,25}$
2016	51	64,7	$\frac{50,0-100,0}{90,07 \pm 3,17}$	$\frac{4-18}{8,24 \pm 0,74}$	$\frac{1-15}{6,96 \pm 0,64}$	$\frac{1-14}{6,04 \pm 0,63}$	$\frac{40,0-100,0}{75,89 \pm 3,50}$
2017	18	77,8	$\frac{75,0-100,0}{96,35 \pm 2,13}$	$\frac{3-14}{8,77 \pm 0,94}$	$\frac{3-13}{8,21 \pm 0,91}$	$\frac{2-12}{7,50 \pm 0,86}$	$\frac{66,7-100,0}{89,27 \pm 3,31}$
2018	37	21,6	$\frac{78,6-100,0}{96,77 \pm 2,20}$	$\frac{4-19}{9,92 \pm 1,11}$	$\frac{2-13}{8,00 \pm 1,49}$	$\frac{0-11}{6,63 \pm 1,46}$	$\frac{0,0-91,7}{69,06 \pm 11,02}$
2019	23	34,8	$\frac{71,4-100,0}{95,29 \pm 3,59}$	$\frac{4-10}{7,63 \pm 0,94}$	$\frac{4-10}{6,38 \pm 0,98}$	$\frac{2-9}{5,25 \pm 0,92}$	$\frac{40,0-100,0}{69,11 \pm 8,38}$

Примечание. Над чертой указаны минимальное и максимальное значения признака, под чертой – среднее арифметическое значение (M) и его ошибка (m).

заповедника растение обнаружено лишь в 20 (из 130) кварталах, где выявлено 51 местонахождение этого вида (Мартыненко и др., 2003; Жирнова, Гайсина, 2007). В пределах массива вид представлен в освоенных им фитоценозах преимущественно малочисленными ЦП.

В конкурентном отношении *N. cucullata* – слабый вид с узкой эколого-ценотической амплитудой, предпочитает места с небольшим затенением и умеренным увлажнением, с разреженным травяным и хорошо выраженным моховым покровом (Вахрамеева и др., 1994; Вахрамеева, Жирнова, 2003). Как растение-бриофил (в понимании Мазуренко и Хохрякова, 1989) *N. cucullata* мало устойчива к антропогенному воздействию, отрицательно реагирует на выпас и интенсивное вытаптывание. При нарушении мохового покрова, в который неглу-

боко погружены ее клубни и частично корни и который необходим для выживания, прежде всего наиболее уязвимых (как показали наши наблюдения) ювенильных особей, она быстро сокращает численность и исчезает.

С возрастанием антропогенной нагрузки на природные комплексы Средней России происходит сокращение ареала *N. cucullata*: ранее вид был отмечен в 22 регионах, в 4 из них к настоящему времени исчез (Варлыгина, 2011). Охрана редких видов растений обеспечивается, прежде всего, сохранением присущих им биотопов, для чего в заповедниках необходимо строгое соблюдение заповедного режима (Нухимовская, 1994).

В последние годы заповедный режим в Башкирском заповеднике не соблюдается, постоянные пробные площади (квартал 117, выде-

лы 81, 82, 87; квартал 124, выделы 1, 4, 10) по многолетнему мониторингу ЦП редких видов орхидных, в том числе и *N. cucullata*, подвержены антропогенному воздействию. Основной лимитирующий фактор – неконтролируемый выпас лошадей (более 40 голов, принадлежащих подсобному хозяйству заповедника и жителям пос. Саргая), приводящий, в частности, к прямым потерям как репродуктивных растений, так и молодых особей. Так, в 2018 и 2019 гг. в исследованной ЦП лошадьми было раздавлено соответственно 67,6 и 65,2% генеративных особей *N. cucullata* (соцветия засохли, и плоды не образовались). Поскольку семена *N. cucullata* осыпаются и прорастают вблизи материнского растения, одновременно с генеративными особями пострадали ювенильные и иматурные.

В 2018 г. по всей территории заповедника (включая даже участки с абсолютно заповедным режимом, на которых исключается всякое вмешательство человека в природные процессы) местным населением и сторонними гражданами осуществлялся варварский бесконтрольный сбор черники в лесах зеленомошной группы; ягоды собирали десятками ведер не только для личного потребления, но и на продажу. Происходило нарушение мохового покрова и лесной подстилки, уплотнение почвы и вытаптывание мест обитания редких видов растений. В частности, у *N. cucullata* наблюдалось массовое обламывание соцветий, что в будущем может отрицательно сказаться на семенном возобновлении популяций и стать причиной снижения численности вида.

Следует отметить, что наибольшую природоохранную ценность как места произрастания редких видов растений (в том числе и *N. cucullata*) имеют в Башкирском заповеднике именно сообщества сосновых и сосново-лиственничных зеленомошных лесов союза *Dicrano-Pinion sylvestris* порядка *Piceetalia excelsae* класса *Vaccinio-Piceetea*. Кроме того, светлохвойные зеленомошники Башкирского заповедника представляют реликтовую растительность ледникового периода и, вероятно, самый южный форпост таежных лесов на Южном Урале (Мартыненко и др., 2003). Сохранение этих лесов – одна из основных задач Башкирского заповедника, которая, к сожалению, в настоящее время не выполняется.

Чтобы исключить антропогенное воздействие на уникальные сообщества с наибольшим видовым разнообразием редких орхидных Башкирского заповедника, о которых мы сообщали ра-

нее (Жирнова, 2006), необходимо, прежде всего, строгое соблюдение заповедного режима. Кроме того, в квартале 117 заповедника (выделы 81 и 82) предлагается выделить участок совместного произрастания десяти редких видов орхидей (в том числе *N. cucullata*) в качестве особо охраняемой территории и в целях сохранения растений огородить его (хотя бы жердями) от выпаса домашних животных.

### Закключение

Анализ данных многолетних стационарных фенологических наблюдений показал, что в разные годы даты наступления отдельных фенологических фаз и их продолжительность существенно различаются в зависимости от погодных условий. В жаркие и засушливые вегетационные сезоны фазы в развитии неоттианте клубучковой проходили с опережением многолетних сроков на 10–15 (17) дней. Дождливая и прохладная погода задерживает наступление фенологических фаз по сравнению со средними многолетними датами на (6) 10–13 (18) дней.

При изучении генеративной сферы растений отмечено, что в разные годы процент раскрывшихся бутонов высокий: по средним данным за 13 лет на отдельном цветоносе раскрывалось от 89,9 до 99,4% сформированных бутонов, а в течение 7 лет – 100% бутонов. Наши наблюдения на постоянных учетных площадках за конкретными (маркированными) особями *N. cucullata* позволили установить, что повторное цветение отмечено у 71% ( $n = 124$ ) генеративных особей ЦП, а в течение жизни отдельная особь может цвести без перерыва от 2 до 8 лет. Как и в других частях ареала, образование плодов у *N. cucullata* происходит интенсивно. Так, в среднем за 10 лет доля вызревших коробочек на отдельном цветоносе достигала 79–92% от общего числа нормально развитых цветков, а в среднем за 20 лет 75% цветков в соцветии смогли завязать нормально вызревшие плоды. Выяснили, что периодичность и интенсивность цветения и плодообразования вида в наибольшей степени зависят от характера погоды конкретного вегетационного сезона, меньше – от предыдущего. Интенсивное плодоношение наблюдается в теплые и умеренно влажные сезоны. На семенную продуктивность неоттианте клубучковой в отдельные годы отрицательно влияют (особенно в период формирования бутонов и цветения) заморозки, засухи, град. В незначительной степени плодоношение может быть ослаблено из-за повреждения цветоносов

насекомыми-фитофагами. Число цветков в соцветии и процент плодообразования зависят также от возраста генеративных особей, они, как правило, выше у средневозрастных растений.

Приуроченность *N. cucullata* на территории Башкирского заповедника к определенным типам биотопов, низкая конкурентная способность вида в растительных сообществах, а также наличие у растений только семенного и отсутствие вегетативного размножения являются основными естественными причинами редкости *N. cucullata* в Башкирском заповеднике. Уязвимость вида на изученной территории усиливает внутренний антропогенный фактор (выпас скота

и сбор ягод в сосняках-зеленомошниках), приводящий к нарушению мест обитания вида, в результате чего в последние годы происходит сокращение числа цветущих и плодоносящих растений и наиболее уязвимых молодых особей семенного происхождения. Поэтому в ряде кварталов Башкирского заповедника для сохранения вида требуется организация специальных мер охраны и постоянный мониторинг за состоянием его популяций.

За помощь в проведении полевых работ в отдельные годы автор статьи выражает большую благодарность научному сотруднику Башкирского заповедника Р.К. Гляубаевой.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

#### [REFERENCES]

- Бейдеман И.Н.* Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск, 1974. 156 с. [*Beideman I.N.* Metodika izucheniya fenologii rastenii i rastitel'nykh soobshchestv. Novosibirsk, 1974. 156 s.].
- Варлыгина Т.И.* Охрана орхидных России на государственном и региональном уровнях // Охрана и культивирование орхидей. Мат-лы IX Междунар. науч. конф. (СПб., 26–30 сент. 2011 г.). М., 2011. С. 76–80 [*Varlygina T.I.* Okhrana orkhidnykh Rossii na gosudarstvennom i regional'nom urovnyakh // Okhrana i kul'tivirovanie orkhidei. Mat-ly IX Mezhdunar. nauch. konf. M., 2011. S. 76–80].
- Вахрамеева М.Г.* Жизнь популяций евразийских наземных орхидных // Вестн. Тверск. ун-та. Сер. Биол. и экол. 2007. Вып. 3. № 7(35). С. 75–81 [*Vakhrameeva M.G.* Zhizn' populyatsii evraziatskikh nazemnykh orkhidnykh // Vestn. Tversk. un-ta. Ser. Biol. i ekol. 2007. Vyp. 3. № 7 (35). S. 75–81].
- Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И.* Вопросы устойчивости и охраны популяций орхидных на территории Московской области // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биол. 1996. № 3. С. 30–35 [*Vakhrameeva M.G., Varlygina T.I.* Voprosy ustoichivosti i okhrany populyatsii orkhidnykh na territorii Moskovskoi oblasti // Vestn. Mosk. un-ta. Ser. 16. Biol. 1996. № 3. S. 30–35].
- Вахрамеева М.Г., Жирнова Т.В.* Неоттиантеклобучковая // Биологическая флора Московской области. Вып. 15. М., 2003. С. 50–61 [*Vakhrameeva M.G., Zhirnova T.V.* Neottianteklobuchkovaya // Biologicheskaya flora Moskovskoi oblasti. Vyp. 15. M., 2003. S. 50–61].
- Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В.* Орхидные России (биология, экология и охрана). М., 2014. 437 с. [*Vakhrameeva M.G., Varlygina T.I., Tatarenko I.V.* Orkhidnye Rossii (biologiya, ekologiya i okhrana). M., 2014. 437 s.].
- Вахрамеева М.Г., Жирнова Т.В., Мельникова А.Б.* К вопросу о необходимости многолетнего мониторинга популяций редких видов орхидных на особо охраняемых территориях // Охрана и культивирование орхидей. Мат-лы IX Междунар. науч. конф. (СПб., 26–30 сент. 2011 г.). М., 2011. С. 96–100 [*Vakhrameeva M.G., Zhirnova T.V., Mel'nikova A.B.* K voprosu o neobkhodimosti mnogoletnego monitoringa populyatsii redkikh vidov orkhidnykh na osobo okhranyaemykh territoriyakh // Okhrana i kul'tivirovanie orkhidei: Mat-ly IX Mezhdunar. nauch. konf. (SPb., 26–30 sent. 2011). M., 2011. S. 96–100].
- Вахрамеева М.Г., Татаренко И.В., Быченко Т.М.* Экологические характеристики некоторых видов евразийских орхидных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 4. С. 75–82 [*Vakhrameeva M.G., Tatarenko I.V., Bychenko T.M.* Ekologicheskie kharakteristiki nekotorykh vidov evraziatskikh orkhidnykh // Byul. MOIP. Otd. biol. 1994. T. 99. Vyp. 4. S. 75–82].
- Вахрамеева М.Г., Татаренко И.В., Варлыгина Т.И.* Основные направления изучения дикорастущих орхидных (Orchidaceae Juss.) на территории России и сопредельных государств // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2004. Т. 109. Вып. 2. С. 37–56 [*Vakhrameeva M.G., Tatarenko I.V., Varlygina T.I.* Osnovnye napravleniya izucheniya dikorastushchikh orkhidnykh (Orchidaceae Juss.) na territorii Rossii i sopredel'nykh gosudarstv // Byul. MOIP. Otd. biol. 2004. T. 109. Vyp. 2. S. 37–56].
- Голубев В.Н.* Биологическая флора Крыма. Ялта, 1996. 87 с. [*Golubev V.N.* Biologicheskaya flora Kryma. Yalta, 1996. 87 s.].
- Дрѐ Ф.* Экология. Пер. с фр. М., 1976. 168 с. [*Dre F.* Ekologiya. Per. s fr. M., 1976. 168 s.].
- Жирнова Т.В.* Редкие и особо охраняемые виды сосудистых растений на территории Башкирского заповедника // Изучение заповедной природы Южного Урала: Сб. науч. тр. Вып. 2. Уфа, 2006. С. 70–82 [*Zhirnova T.V.* Redkie i osobo okhranyaemye vidy sosudistykh rastenii na territorii Bashkirsk-

- ogo zapovednika // *Izuchenie zapovednoi prirody Yuzhnogo Urala*: Sb. nauch. tr. Vyp. 2. Ufa, 2006. S. 70–82].
- Жирнова Т.В. Состояние изученности орхидных в Башкирском заповеднике (Южный Урал) // Охрана и культивирование орхидей. Мат-лы X Междунар. науч.-практ. конф. (1–5 июня 2015 г., г. Минск, Беларусь). Минск, 2015. С. 74–78 [Zhirnova T.V. Sostoyaniye izuchennosti orkhidnykh v Bashkirskom zapovednike (Yuzhnyi Ural) // Okhrana i kul'tivirovaniye orkhidei: Mat-ly X Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. (1–5 iyunya 2015 g., g.Minsk, Belarus'). Minsk, 2015. S. 74–78].
- Жирнова Т.В., Гайсина Р.К. Особенности биологии *Neottianthe cucullata* (Orchidaceae) в Башкирском заповеднике // Вестн. Тверск. ун-та. Сер. Биол. и экол. 2007. Вып. 3. № 7 (35). С. 162–166 [Zhirnova T.V., Gaisina R.K. Osobennosti biologii *Neottianthe cucullata* (Orchidaceae) v Bashkirskom zapovednike // Vestn. Tversk. un-ta. Ser. Biol. i ekol. 2007. Vyp. 3. № 7 (35). S. 162–166].
- Зайцев Г.Н. Фенология травянистых многолетников. М., 1978. 150 с. [Zaitsev G.N. Fenologiya travyanistykh mnogoletnikov. M., 1978. 150 s.].
- Ковригина Л.Н., Романова Н.Г., Филиппова А.В., Тарасова И.В. Возрастная структура и состояние ценопопуляции *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter // Вестн. Кемеровск. ун-та. 2015. Т. 5. № 2 (62). С. 16–18 [Kovrigina L.N., Romanova N.G., Filippova A.V., Tarasova I.V. Vozrastnaya struktura i sostoyaniye tsenopopulyatsii *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter // Vestn. Kemerovsk. un-ta. 2015. T. 5. № 2 (62). S. 16–18].
- Конвенция о международной торговле видами дикой фауны и флоры, находящимися под угрозой исчезновения (подписана 3 марта 1973 г. в г. Вашингтон) // СИТЕС в России. Нижний Новгород, 1995. С. 6–52 [Konventsiya o mezhdunarodnoi torgovle vidami dikoi fauny i flory, nakhodyashchimisya pod ugrozoi ischeznoventiya (podpisana 3 marta 1973 g. v g. Vashingtone) // SITES v Rossii. Nizhnii Novgorod, 1995. S. 6–52].
- Красная книга Республики Башкортостан. Т. 1: Растения и грибы / Под ред. Б.М. Миркина. Уфа, 2011. 384 с. [Krasnaya kniga Respubliki Bashkortostan. T. 1: Rasteniya i griby / Pod red. B.M. Mirkina. Ufa, 2011. 384 s.].
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / Р.В. Камелин и др. (ред.). М., 2008. 855 с. [Krasnaya kniga Rossiiskoi Federatsii (rasteniya i griby) / R.V. Kamelin i dr. (red.). M., 2008. 855 s.].
- Кузьмин И.В., Драчёв Н.С. Распространение и размер популяций *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter (Orchidaceae) в Тюменской области // Вестн. Тверск. ун-та. Сер. Биол. и экол. 2007. Вып. 3. № 7 (35). С. 209–212 [Kuz'min I.V., Drachev N.S. Rasprostraneniye i razmer populyatsii *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter (Orchidaceae) v Tyumenskoï oblasti // Vestn. Tversk. un-ta. Ser. Biol. i ekol. 2007. Vyp. 3. № 7 (35). S. 209–212].
- Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург-Миасс, 2005. 537 с. [Kulikov P.V. Konspekt flory Chelyabinskoi oblasti (sosudistye rasteniya). Ekaterinburg-Miass, 2005. 537 s.].
- Кучеров Е.В., Мулдашев А.А., Галеева А.Х. Охрана редких видов растений на Южном Урале. М., 1987. 205 с. [Kuchеров E.V., Muldashev A.A., Galeeva A.Kh. Okhrana redkikh vidov rastenii na Yuzhnom Urale. M., 1987. 205 s.].
- Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Бриофилы – своеобразная экологическая группа растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. Вып. 4. С. 64–73 [Mazurenko M.T., Khokhryakov A.P. Briofily – svoeobraznaya ekologicheskaya gruppy rastenii // Byul. MOIP. Otd. biol. 1989. T. 94. Vyp. 4. S. 64–73].
- Мамаев С.А., Князев М.С., Куликов П.В., Филиппов Е.Г. Орхидные Урала: систематика, биология, охрана. Екатеринбург, 2004. 124 с. [Mamaev S.A., Knyazev M.S., Kulikov P.V., Filippov E.G. Orkhidnye Urala: sistematika, biologiya, okhrana. Ekaterinburg, 2004. 124 s.].
- Мартыненко В.Б., Соломещ А.И., Жирнова Т.В. Леса Башкирского государственного природного заповедника: синтаксономия и природоохранная значимость. Уфа, 2003. 203 с. [Martynenko V.B., Solomeshch A.I., Zhirnova T.V. Lesa Bashkirskogo gosudarstvennogo prirodno go zapovednika: sintaksonomiya i prirodookhrannaya znachimost'. Ufa, 2003. 203 s.].
- Нухимовская Ю.Д. Сосудистые, моховидные, грибы, лишайники Красных книг СССР и РСФСР в заповедниках России: состояние изученности и охраны // Растения Красных книг в заповедниках России. Сб. науч. тр. ЦНИЛ Минсельхоза РФ. М., 1994. С. 5–22, 191–298 [Nukhimovskaya Yu.D. Sosudistye, mokhovidnye, griby, lishainiki Krasnykh knig SSSR i RSFSR v zapovednikakh Rossii: sostoyaniye izuchennosti i okhrany // Rasteniya Krasnykh knig v zapovednikakh Rossii. Sb. nauch. tr. TsNIL Minsel'khoza RF. M., 1994. S. 5–22, 191–298].
- Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М., 1996. 207 с. [Tatarenko I.V. Orkhidnye Rossii: zhiznennyye formy, biologiya, voprosy okhrany. M., 1996. 207 s.].
- Филонов К.П. Очерк сезонного развития природы Башкирского заповедника // Тр. Башкирского гос. заповедника. Вып. 2. М., 1963. С. 13–43 [Filonov K.P. Oчерк sezonnogo razvitiya prirody Bashkirskogo zapovednika // Tr. Bashkirskogo gos. zapovednika. Vyp. 2. M., 1963. S. 13–43].
- Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas // Scripta Geobotanica. 1974. Bd 9. S. 1–97.
- Füller F. *Platanthera, Gymnadenia, Leucorchis, Neottianthe*. Die Orchideen Deutschlands // Die Neue Brehm-Bücherei. Nr. 8 (205). Wittenberg Lutherstadt. 1978. 64 S.
- Khapugin A.A. A global systematic review on orchid data in Protected Areas // Nature Conservation Research.

2020. Vol. 5. (Suppl. 1). P. 19–33. <https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2020.019>.
- Vakhrameeva M.G., Tatarenko I.V., Varlygina T.I., Torosyan G.K., Zagulskii M.N. Orchids of Russia and adjacent countries (within the borders of the former USSR). Ruggell, 2008. 690 p.
- Wisniewski N. Zum Verhalten von *Neottianthe cucullata* (L.) Schlecht. und der Westgrenze ihrer Verbreitung in Europa // Feddes Rep. 1976. Bd 87. H. 9–10. S. 587–609.
- Ziegenspeck H. *Orchidaceae* // O. Kirchner, E. Loew, C. Schroeter (eds.) Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Stuttgart, 1936. Bd 1. Lfg. 4. S. 1–740.

Поступила в редакцию / Received 02.06.2020  
Принята к публикации / Accepted 18.10.2020

**THE RHYTHM OF SEASONAL DEVELOPMENT AND FEATURES  
FRUITING *NEOTTIANTHE CUCULLATA* (ORCHIDACEAE)  
IN THE CONDITIONS OF THE BASHKIR NATURE RESERVE  
(SOUTHERN URALS)**

*T.V. Zhirnova*<sup>1</sup>

The article presents some results of long-term stationary observations of population of *Neottianthe cucullata* rare species from the family Orchidaceae included in the Red books of Russian Federation and the Republic of Bashkortostan, in one of its most southern locations in the Urals – in the Bashkir state nature reserve (the southern Kraka mountain range, the foothills of the Eastern macro slope of the southern Urals). A clear dependence of the seasonal rhythm of plant development, the intensity of flowering and fruit formation on weather conditions was noted. According to the timing of flowering in the conditions of the reserve *Neottianthe cucullata* refers to late summer plants. The average duration of flowering of the species as a whole, an individual, and one flower was determined. The number and frequency of flowering of specific individuals were established. The average percentage of fruit formation by year is given. In recent years, the species has experienced a negative anthropogenic impact on the reserve: uncontrolled grazing of horses in growing areas and intensive trampling of habitats by blueberry pickers, which negatively affects the seed renewal of populations.

**Key words:** *Neottianthe cucullata*, multiyear monitoring, protection, rare species, Red Book, specific individual.

<sup>1</sup> Zhirnova\_Tatyana Vasilevna, Bashkir Nature Reserve (zhirnova.t@inbox.ru).