
БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ

УДК 582.5: 581.52

Н. Ю. Егорова^{1,2}, В. Н. Сулейманова^{1,2}

Распространение и эколого-ценотические особенности *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. в подзоне южной тайги (Кировская область)

¹Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства имени профессора Б.М. Житкова, г. Киров, Россия

²Вятская государственная сельскохозяйственная академия, г. Киров, Россия

Аннотация. Сокращение биоразнообразия считается одной из значимых проблем современности. Одной из причин исчезновения редких видов растений является утрата характерных местообитаний. Поэтому для сохранения таких видов необходимо изучение эколого-ценотических параметров типичных биотопов на всем протяжении ареала и выделение ключевых факторов, лимитирующих их распространение. *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (*Orchidaceae*) – вид с сокращающейся численностью, включен в Красные книги многих субъектов РФ, в том числе и Кировской области. Цель настоящего исследования – выявление

ЕГОРОВА Наталья Юрьевна – к. б. н., доцент кафедры экологии и зоологии Вятской государственной сельскохозяйственной академии, с. н. с. отдела экологии и ресурсоведения растений Всероссийского научно-исследовательского института охотничьего хозяйства и звероводства имени профессора Б.М. Житкова.

E-mail: n_chirkova@mail.ru

EGOROVA Natalia Yurievna – Candidate in Biology, leading researcher of the Department of Ecology and Plant Resource Science of the Russian Scientific Research Institute of Hunting and Fur Breeding named after Professor B.M. Zhitkov; Associate Professor of the Department of Ecology and Zoology of the Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Professional Education «Vyatka State Agricultural Academy».

СУЛЕЙМАНОВА Венера Нурутдиновна – к. б. н., доцент кафедры экологии и зоологии Вятской государственной сельскохозяйственной академии, с. н. с. отдела экологии и ресурсоведения растений Всероссийского научно-исследовательского института охотничьего хозяйства и звероводства имени профессора Б.М. Житкова.

E-mail: venera_su@mail.ru

SULEYMANOVA Venera Nuritdinovna – Candidate in Biology, leading researcher of the Department of Ecology and Plant Resource Science of the Russian Scientific Research Institute of Hunting and Fur Breeding named after Professor B.M. Zhitkov; Associate Professor of the Department of Ecology and Zoology of the Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Professional Education «Vyatka State Agricultural Academy».

фитоценологических параметров и экологических условий местообитаний *G. conopsea* в пределах южно-таежного фрагмента ареала (Кировская область). Сбор материала проведен в течение вегетационных периодов 2007–2019 гг. Описания растительных сообществ с *G. conopsea* осуществлены согласно общепринятым геоботаническим методам. Оценка экологических условий местообитаний проведена по составу видов в сообществах по десяти амплитудным шкалам Д. Н. Цыганова. Гемеробность определена по составу видов в растительных сообществах, в которых каждый вид имеет индивидуальный спектр толерантности к антропогенным факторам. Показано, что в пределах рассматриваемого фрагмента ареала местообитания, *G. conopsea* характеризуются широким спектром типов: ксеро-мезофильные луговые сообщества, опушечные фитоценозы лесо-лугового типа, лесные сообщества из *Pinus sylvestris*. *G. conopsea* относится к мезобионтным видам. Коэффициент экологической валентности в среднем составляет 55%. Вид в изученных фитоценозах реализует от 3,54 до 52,20% своих потенциальных возможностей по изученным факторам. По климатическим факторам вид гемизврибионтен (It–0,66). Максимально реализует свои потенции *G. conopsea* по омброклиматической шкале (15,14%). По всем климатическим шкалам экологические условия изученных местообитаний занимают центральное положение от потенциально возможных. В обобщенном спектре почвенных шкал вид выступает как гемистенобионт (It–0,44). Для *G. conopsea* полученные результаты позволяют расширить на 0,62 ступени влево шкалу кислотности почв и на 1,07 ступени вправо шкалу солевого режима. По остальным шкалам значения экологического пространства *G. conopsea* в изученных биотопах укладываются в диапазоны, приводимые Д. Н. Цыгановым для данного вида. По результатам РСА анализа исследованных ЦП и значений эдафических параметров биотопов установлено, что определяющими параметрами экоареала для *G. conopsea* являются факторы увлажнения и переменной влажности почвы. Растительные сообщества с участием *G. conopsea* представлены преимущественно видами с высокой чувствительностью к антропогенному воздействию. Во всех исследуемых фитоценозах выявлена значительная доля участия б-с-р-гемеробов (34,89%), что свидетельствует об относительной устойчивости вида.

Ключевые слова: *Gymnadenia conopsea*, *Orchidaceae*, экологические шкалы, гемеробность, Д. Н. Цыганов, Кировская область, фитоценологическая характеристика, растительные сообщества, ценопопуляция.

DOI

N. Y. Egorova^{1,2}, *V. N. Suleymanova*^{1,2}

Distribution and ecological and coenotic features of *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. in the subzone of the southern taiga (Kirov region)

¹Zhitkov Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming, Kirov, Russia

²Vyatka State Agricultural Academy, Kirov, Russia

Abstract. The reduction of biodiversity is considered one of the most significant problems of our time. One of the reasons for the disappearance of rare plant species is the loss of characteristic habitats. Therefore, to preserve such species, it is necessary to study the ecological and cenotic parameters of typical biotopes throughout the range and identify key factors that limit their distribution. *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (Orchidaceae) - a species with a declining population, included in the Red books of many subjects of the Russian Federation, including the Kirov region. The purpose of this study is to identify phytocenotic parameters and ecological conditions of *G. conopsea* habitats within the southern taiga fragment of the area (Kirov region). The collection of material is carried out during the vegetation periods of the years 2007–2019. Descriptions of plant communities with *G. conopsea* were carried out according to generally accepted geobotanical methods. Ecological conditions of habitats were assessed by the composition of species in communities using ten amplitude scales of D. N. Tsyganov. Hemerability is

determined by the composition of species in plant communities, in which each species has an individual spectrum of tolerance to anthropogenic factors. It is shown that within the considered fragment of the range, *G. conopsea* habitats are characterized by a wide range of types: xero-mesophilic meadow communities, forest-meadow-type fringe phytocenoses, and forest communities from *Pinus sylvestris*. *G. conopsea* belongs to mesobiont species. The average coefficient of environmental valence is 55%. The species, in the studied phytocenoses, realizes from 3,54 to 52,20% of its potential according to the studied factors. According to climatic factors, the species is hemieuvribionten (It-0,66). *G. conopsea* maximizes its potency on the ombroclimatic scale (15,14%). According to all climate scales, the ecological conditions of the studied habitats occupy a Central position from the potentially possible ones. In the generalized spectrum of soil scales, the species appears as a hemistenobiont (It-0,44). For *G. conopsea* the results obtained allow us to extend the scale of soil acidity by 0,62 steps to the left and the scale of salt regime by 1,07 steps to the right. According to the other scales, the values of the ecological space of *G. conopsea* in the studied biotopes fit into the ranges given by D. N. Tsyganov for this species. Based on the results of PCA analysis of the studied population and values of edaphic parameters of biotopes, it was found that the determining parameters of the ecoareal for *G. conopsea* are factors of moisture and soil moisture variability. Plant communities with the participation of *G. conopsea* is represented mainly by species with high sensitivity to anthropogenic impact. A significant proportion of b-c-p-hemerobes (34,89%) was found in all the studied phytocenoses, which indicates the relative stability of the species.

Keywords: *Gymnadenia conopsea*, Orchidaceae, ecological scales, gemerobnost, D. N. Tsyganov, Kirov region, phytocenotic characteristics, plant communities, coenopopulation.

Введение

Сокращение биоразнообразия считается одной из значимых проблем современности. Важность сохранения редких и уязвимых видов сегодня признана как на международном [1–2], так и государственном уровнях. В связи с этим в Российской Федерации действует «Стратегия сохранения редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных, растений и грибов в Российской Федерации на период до 2030 г.» [3]. Как отмечает П. Г. Ефимов [4], одной из причин исчезновения редких видов растений является утрата характерных местообитаний. Поэтому для сохранения таких видов необходимо изучение эколого-ценотических параметров типичных биотопов на всем протяжении ареала и выделение ключевых факторов, лимитирующих их распространение.

Gymnadenia conopsea (L.) R. Br. (*Orchidaceae*) – травянистый с пальчато-раздельным клубнем многолетний поликарпик, неклональный, долгоживущий вид [5–6]. Встречается на высоте от 200 до 4700 м над уровнем моря по всей Северной Европе, включая Англию, Ирландию, Россию, а также в умеренных и субтропических зонах стран Азии, включая Непал, Китай, Японию и Корейский полуостров [7–8].

Во многих частях ареала численность вида заметно сокращается под влиянием различного рода факторов [9–10]. В России *G. conopsea* занесен в Красные книги 40 регионов [9], в том числе и Кировской области [11] с категорией редкости – III (редкий малочисленный вид).

К настоящему времени достаточно подробно освещены результаты изучения химического состава, фармакологических свойств [12], антэкологии и репродуктивной биологии [13–14], молекулярно-генетических [15–17] и анатомо-физиологических особенностей *G. conopsea* [18]. Однако исследования популяционной биологии и экологии вида в пределах ареала фрагментарны [19–20]. Работы, посвященные орхидеям Кировской области, не многочисленны [21–22]. Исследования, касающиеся *G. conopsea*, единичны [23].

Цель настоящей работы состоит в изучении распространения, эколого-ценотических предпочтений и антропоустойчивости *G. conopsea* в южно-таежной подзоне в пределах Кировской области.

Материал и методы исследования

Материал для исследований собран в 2007–2019 гг. в условиях южно-таежной подзоны в пределах Кировской области (Слободской, Зуевский, Фалёнский районы). Всего изучено 8 ценопопуляций (ЦП) в различных биотопах (табл. 1). Описание исследованных растительных сообществ осуществляли в соответствии с общепринятыми геоботаническими методами и подходами [24]. Латинские названия растений приведены согласно базе данных Plants of the World Online [25].

Таблица 1

**Фитоценотическая характеристика изученных ценопопуляций
Gymnadenia conopsea (L.) R.Br. в Кировской области**

№ ЦП	Тип фитоценоза	Таксационные параметры древесного яруса	Подлесок	Травяно-кустарничковый ярус
1	Зрастающие сосной, ивой и разнотравьем отвалы старого отработанного известкового карьера	5С5И; сомкнутость крон древостоя 0,1–0,3; возраст древостоя 25 лет	<i>Salix caprea</i> , <i>Chamaecytisus ruthenicus</i> , <i>Frangula alnus</i> , <i>Sorbus aucuparia</i>	Общее проективное покрытие – 25%: <i>Pyrola rotundifolia</i> , <i>Trifolium repens</i> , <i>Calamagrostis langsdorffii</i> , <i>Orthilia secunda</i> , <i>Pimpinella saxifraga</i> , <i>Platanthera bifolia</i> , <i>Listera ovata</i> , <i>Epipactis atrorubens</i> и др.
2	Опушка сосняка бобово-разнотравного	7С2ЕОс; сомкнутость крон древостоя 0,2; возраст древостоя 35 лет	<i>Chamaecytisus ruthenicus</i> , <i>Rosa acicularis</i> , <i>Sorbus aucuparia</i>	Общее проективное покрытие – 30%: <i>Trifolium hybridum</i> , <i>Lathyrus pratensis</i> , <i>Pyrola rotundifolia</i> , <i>Trifolium repens</i> , <i>Taraxacum officinale</i> , <i>Centaurea phrygia</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>Solidago virgaurea</i> , <i>Rubus saxatilis</i> , <i>Veronica longifolia</i> , <i>Medicago sativa</i> и др.
3	Поляна в сосняке костянично-бобово-травяном	7С2ЕОс; сомкнутость крон древостоя 0–0,1; возраст древостоя 30 лет		Общее проективное покрытие – 35%: <i>Trifolium hybridum</i> , <i>Rubus saxatilis</i> , <i>Centaurea phrygia</i> , <i>Galium mollugo</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>Medicago falcata</i> , <i>Lathyrus pratensis</i> , <i>Leucanthemum vulgare</i> , <i>Ranunculus polyanthemus</i> , <i>Artemisia vulgaris</i> , <i>Chamaenerion angustifolium</i> , <i>Veronica longifolia</i> и др.
4	Сосняк с примесью ели и осины грушанково-разнотравный	7С2ЕОс; сомкнутость крон древостоя 0,5; возраст древостоя 35 лет	<i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Rosa acicularis</i>	Общее проективное покрытие – 25%: <i>Platanthera bifolia</i> , <i>Galium mollugo</i> , <i>Pyrola rotundifolia</i> , <i>Epipactis atrorubens</i> , <i>Medicago sativa</i> , <i>Chamaenerion angustifolium</i> , <i>Trifolium hybridum</i> , <i>Trifolium repens</i> , <i>Centaurea phrygia</i> , <i>Leucanthemum vulgare</i> и др.
5	Разнотравно-бобово-злаковый луг		<i>Rosa majalis</i>	Общее проективное покрытие – 65%: <i>Trifolium pratense</i> , <i>Trifolium medium</i> , <i>Ranunculus acris</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>Medicago sativa</i> , <i>Veronica spicata</i> , <i>Origanum vulgare</i> , <i>Bromopsis inermis</i> , <i>Phleum pratense</i> , <i>Lathyrus pratensis</i> , <i>Poa pratensis</i> , <i>Convolvulus arvensis</i> и др.

6	Разнотравный луг			Общее проективное покрытие – 75%: <i>Cirsium arvense</i> , <i>Tanacetum vulgare</i> , <i>Equisetum pratense</i> , <i>Taraxacum officinale</i> , <i>Galium mollugo</i> , <i>Achillea millefolium</i> , <i>Phleum pratense</i> , <i>Pimpinella saxifrage</i> , <i>Dactylis glomerata</i> , <i>Geranium pratense</i> , <i>Poa pratensis</i> и др.
7	Опушка сосняка заболоченного	8С2Е+Б, сомкнутость крон древостоя 0,2; возраст древостоя 60 лет	<i>Salix caprea</i>	Общее проективное покрытие – 65%: <i>Filipendula ulmaria</i> , <i>Pyrola rotundifolia</i> , <i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Galium aparine</i> , <i>Cirsium palustre</i> , <i>Equisetum fluviatile</i> , <i>Anthriscus sylvestris</i> и др.
8	Разнотравно-злаковый луг			Общее проективное покрытие – 85%: <i>Festuca pratensis</i> , <i>Dactylis glomerata</i> , <i>Phleum pratense</i> , <i>Trifolium pratense</i> , <i>Hypericum maculatum</i> , <i>Pimpinella saxifraga</i> , <i>Tussilago farfara</i> , <i>Leucanthemum vulgare</i> , <i>Achillea millefolium</i> , <i>Prunella vulgaris</i> и др.

Для выявления экологических предпочтений *G. conopsea* проведена обработка геоботанических описаний по индикационным экологическим шкалам Д. Н. Цыганова [26]: Тm – термоклиматической, Кп – континентальности климата, Ом – омброклиматической аридности-гумидности, Сг – криоклиматической, Нд – увлажнения почвы, Тг – солевого режима почв, Nt – богатства почв азотом, Rc – кислотности почв, fH – переменности увлажнения, Lc – освещенности/затенения с использованием программы EcoScaleWin [27].

Экологическую валентность и толерантность вида определяли в соответствии с методикой, предложенной Л. А. Жуковой и др. [28]. Для оценки приспособленности ценопопуляции (ЦП) вида к изменению одного экологического фактора рассчитывали потенциальную экологическую валентность (PEV) по формуле:

$$PEV = (A_{\max} - A_{\min} + 1) / n, \quad (1)$$

где A_{\max} и A_{\min} – максимальные и минимальные значения ступеней шкалы, занятых видом, n – общее число ступеней в шкале. По результатам PEV определяли 5 фракций валентности (стено-, гемистено-, мезо-, гемизври-, эвривалентная). Реализованную экологическую валентность определяли по формуле:

$$REV = (A_{\max} - A_{\min} + 0.01) / n, \quad (2)$$

где A_{\max} и A_{\min} – максимальные и минимальные значения ступеней шкалы, занятые конкретными ЦП; n – общее число ступеней в шкале. Для выявления степени использования экологических потенциалов вида определяли коэффициент экологической эффективности (К. ес. eff.) как отношение реализованной экологической валентности к потенциальной. Индекс толерантности (It) вида или его меру стено-эврибионтности определяли по формуле:

$$It = \sum PEV / \sum \text{шкал рассматриваемых факторов}. \quad (3)$$



Рис. 1. *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. на зарастающих сосной, елью, осиной и разнотравьем отвалах старого отработанного известкового карьера

Гемеробность *G. conopsea* в растительных сообществах устанавливали по составу видов с использованием 4-балльной шкалы: 1) очень высокая чувствительность (преобладают а-, о-гемеробы); 2) высокая чувствительность (преобладают о, т-гемеробы); 3) средняя чувствительность (преобладают т, в-гемеробы); 4) низкая чувствительность (преобладают в, с, р, т-гемеробы) [29].

Статистический анализ проведен с применением программного обеспечения PAST 3.15 [30] и Microsoft Excel.

Результаты исследования и их обсуждение

Gymnadenia conopsea (рис. 1) – вид с широким фитоценотическим ареалом. Растет на различного типа лугах (суходольных, низинных, пойменных, субальпийских), по окраинам осоково-сфагновых болот, в разреженных лесах, по опушкам и лесным полянам, в зарослях кустарников [7, 9].

В Кировской области *G. conopsea* встречается редко, по влажным полянам и опушкам хвойных и смешанных лесов, заболоченных лугах, зарослях кустарников [31].

Исследованные ЦП *G. conopsea* приурочены к ксеро-мезофильным луговым сообществам (ЦП 5, 6, 8), лесо-луговым экотонным биотопам (ЦП 2, 3, 7), лесным

фитоценозам (ЦП 4), а также техногенным участкам, замещающимся лесными сообществами (ЦП 1).

Покров травяно-кустарничкового яруса (ТКЯ) варьирует в достаточно широких пределах – от 25 до 85%. Всего в изученных местообитаниях *G. conopsea* выявлено 110 видов, в том числе 102 вида в составе ТКЯ. Видовое разнообразие ТКЯ исследуемых ЦП варьирует от 17 до 42 видов сосудистых растений.

Древостой типичных для исследуемого вида фитоценозов сформирован преимущественно *Pinus sylvestris*, в качестве примеси встречаются *Picea abies*, *Betula pendula*, *Populus tremula*. В подлеске отмечаются единичные экземпляры *Sorbus aucuparia*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Rosa acicularis*, *Rosa majalis*, *Salix caprea*, *Frangula alnus*.

В луговых сообществах наиболее представлены такие виды, как *Ranunculus acris*, *Cirsium arvense*, *Trifolium pratense*, *Trifolium medium*, *Taraxacum officinale*, *Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Phleum pratense*, *Lathyrus pratensis*, *Bromopsis inermis*, *Poa pratensis*, *Geranium pratense*, *Achillea millefolium* и др.

В результате фитоиндикации исследуемых местообитаний *G. conopsea* получены экологические характеристики по десяти шкалам Д. Н. Цыганова (табл. 2., рис. 2, 3). *G. conopsea* по отношению к комплексу всех экологических факторов является мезовалентом (МВ) ($I_{\text{общее}} = 0,55$) и имеет средний уровень лабильности по отношению к рассматриваемым факторам среды.

По данным различных авторов [9, 32–34], *G. conopsea* произрастает на хорошо освещенных местах, но иногда выдерживает значительное затенение (до 50% от полного освещения). Предпочитает умеренно увлажненные участки, где бывает обилён, но может расти на сухих и сырых (даже заболоченных) местах.

Таблица 2

Характеристика экологических условий местообитаний *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br.

Экологические шкалы		Экологическая позиция вида по шкале фактора	PEV	Реализованная экологическая позиция изученных ЦП	REV	Kec.eff.%,
Климатические шкалы	Tm	3–12	0,59	7,22–8,14	0,05	9,30
	Kn	3–15	0,87	8,50–8,95	0,03	3,54
	Om	5–11	0,47	7,76–8,81	0,07	15,14
	Cr	2–12	0,73	6,72–7,46	0,05	6,82
Почвенные шкалы	Hd	9–19	0,48	11,36–14,57	0,14	29,27
	Tr	3–7	0,26	5,47–8,07	0,14	52,20
	Nt	1–7	0,64	5,0–5,93	0,09	13,43
	Rc	7–11	0,38	6,38–7,64	0,10	25,40
	Fh	–	–	4,44–6,75	0,21	–
Шкала освещенности-затенения	Lc	1–5	0,56	2,93–3,75	0,09	16,60

Примечание: PEV – потенциальная экологическая валентность; REV – реализованная экологическая валентность; Kec.eff. – коэффициент эффективности, %; «–» – данные отсутствуют.

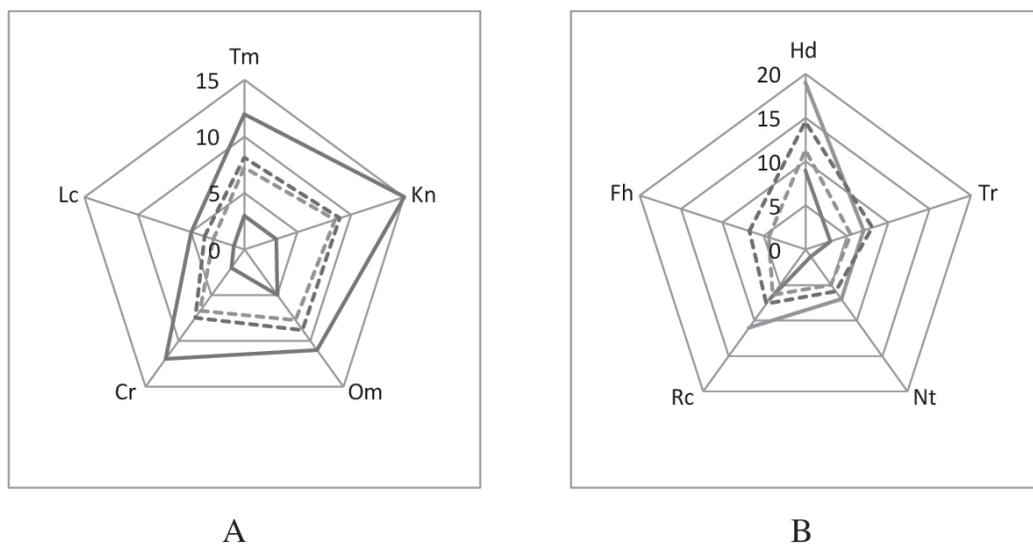


Рис. 2. Фрагмент экологической ниши *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. в Кировской области по шкалам Д.Н. Цыганова (1983)

А – климатические шкалы и шкала освещенности-затенения; В – почвенные шкалы.
 ----- – экологическая позиция вида в изученных фитоценозах по шкалам;
 ————— – экологическая позиция вида по шкалам

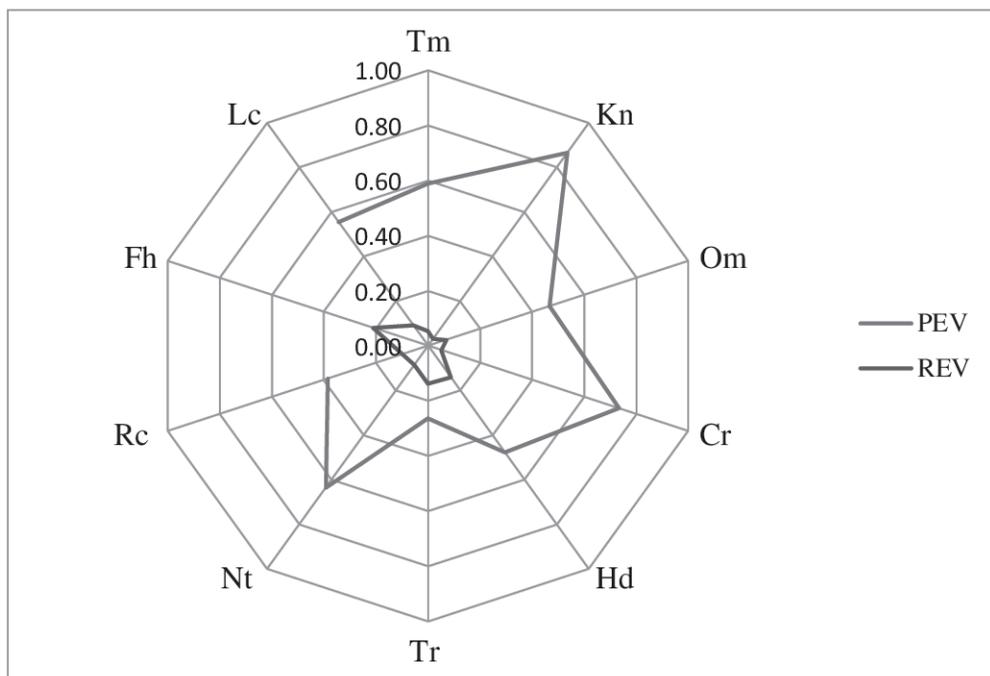


Рис. 3. Потенциальная и реализованная экологические валентности изученных ценопопуляций *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br.

К богатству почв *G. conopsea* не требователен, может расти на довольно бедных (особенно минеральным азотом), чаще нейтральных и щелочных почвах (никогда на сильно кислых). Встречается на разных типах почв: дерновых, дерново-подзолистых, торфянисто-болотных, горно-луговых, на мелах и известняках. Избегает песчаные почвы, обычно растет на плохо аэрируемых почвах. Не боится низких температур, может расти в районах с суровым климатом.

По совокупности климатических факторов *G. conopsea* является гемизвравалентом (ГЭВ). Коэффициент экологической эффективности (Кес. eff) колеблется незначительно – от 3,54 до 15,14%.

По термоклиматическому фактору (Тм), показывающему распределение тепла, *G. conopsea* обитает в условиях суббореального типа режима (7,22–8,14 балла).

По шкале континентальности климата (Кн) потенциальные диапазоны *G. conopsea* колеблются от 3 до 15 баллов и характеризуются эвравалентной позицией. Изученные ЦП отличаются очень узким реальным диапазоном (REV=0,03) и относятся к зоне умеренно-континентального климата (субматериковый, материковый вид) с диапазоном 8,50–8,95 балла.

По омброклиматической шкале, показывающей соотношение осадков и испарения, полученные экологические амплитуды *G. conopsea* соответствуют потенциальным диапазонам Д. Н. Цыганова. Вид в пределах исследуемой территории обитает в условиях от субаридного (Om=7,76 балла) до субгумидного (Om=8,81 балла) климата.

По криоклиматической шкале (Сг), отражающей наличие и продолжительность морозных дней с низкими температурами, *G. conopsea* встречается в условиях довольно суровых зим / умеренных зим (Сг=6,72–7,46 баллов).

По климатическим факторам отмечены низкие значения показателей реализованной экологической валентности (REV=0,03-0,07) и коэффициента экологической эффективности (Кэс.эф.=3,54–15,14%). Это указывает на то, что изученные ЦП *G. conopsea* используют очень незначительную часть потенциальной экологической амплитуды климатических шкал при достаточно широкой их потенциальной амплитуде (PEV=0,47–0,87). В целом по данным факторам исследованные ЦП занимают центральную часть шкалы и находятся в пределах потенциальных диапазонов, указанных Д. Н. Цыгановым (рис. 2 А).

По отношению к комплексу почвенных факторов *G. conopsea* является гемистеновалентом (ГСВ) (It = 0,44) (табл. 2). Коэффициент экологической эффективности (Кес. eff) по данным шкалам очень сильно варьирует от 13,43 до 52,20%. По большинству почвенных шкал диапазон изученных местообитаний не выходит за потенциально возможные границы (рис. 2 В), за исключением фактора солевого режима почв.

По шкале увлажнения почвы (Нд) *G. conopsea* является мезовалентным видом. Потенциальные диапазоны исследуемого вида по этой шкале составляют от 9 до 19 баллов. Показатели реализованной экологической позиции находятся в пределах от сухолесолугового до влажно-лесолугового типов режима (11,36–14,57 балла).

По шкале солевого режима почв (Тг) *G. conopsea* является стеновалентом, что свидетельствует об ограниченном спектре возможных местообитаний по данному фактору. Потенциальные диапазоны *G. conopsea* варьируют от 3 до 7 баллов; на исследуемой территории вид встречается в диапазоне значений от 5,47 до 8,07 баллов (небогатых почв и довольно богатых почв / богатых почв). Диапазон эдафических условий по данному фактору смещен в сторону более богатых почв – на 1,07 ступени вправо. По данной шкале выявлено максимальное значение показателя коэффициента экологической эффективности (Кес.эф.=52,20%).

Геометрический образ фундаментальной и реализованной экологических ниш представлен на рис. 3.

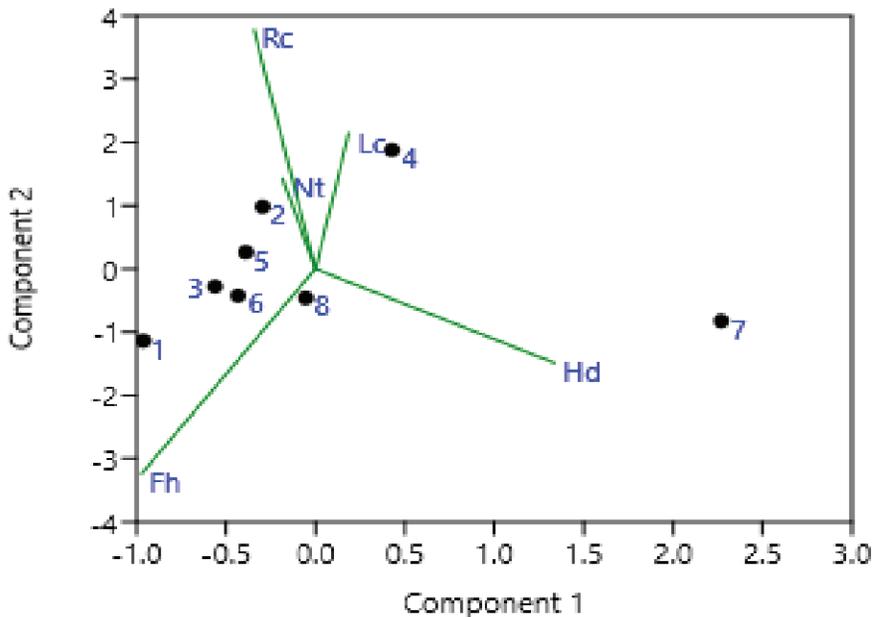


Рис. 4. Положение исследованных ценопопуляций *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. в системе первых двух главных компонент (PCA – Principal Components Analysis)
Примечание: цифры соответствуют порядковым номерам ценопопуляций в табл. 1.

По шкале богатства почв азотом (Nt) *G. conopsea* характеризуется как гемизэввалентный вид (PEV=0,64). Реализованный диапазон составляет от 5,0 до 5,93 баллов (бедные азотом почвы). По данной шкале зарегистрировано минимальное значение коэффициента экологической эффективности (Кес.эфф=13,43%).

По шкале кислотности почв (Rc) изучаемый вид относится к гемистеновалентам. Потенциальный диапазон варьирует от 7 до 11 баллов. Реализованный диапазон колеблется от кислых (6,38 балла) до слабокислых почв (7,64 балла). Полученные значения кислотности почв смещены на 0,62 балла влево, что соответствует более кислым почвам.

Данные по шкале переменности увлажнения почвы для *G. conopsea* отсутствуют. На исследуемой территории реализованная экологическая позиция находится в пределах от 4,44 до 6,75 баллов, что соответствует режимам от относительно устойчивого до слабо переменного увлажнения. По шкале переменности увлажнения почвы выявлено максимальное значение показателей реализованной экологической валентности (REV=0,21).

По шкале освещенности/затенения (Lc) значение потенциальной экологической валентности составляет 0,56 – вид мезовалентен. Реализованный диапазон занимает от 2,93 до 3,75 баллов: условия от открытых до полуоткрытых пространств. Коэффициент экологической эффективности низкий (Кес.эфф=16,60%).

Результаты PCA анализа исследованных ЦП *G. conopsea* и значений эдафических параметров биотопов представлены на рис. 4. Выявлены две главные компоненты, которые берут на себя соответственно 83,72 и 7,28% общей дисперсии и определяют 91,0% дисперсии. Первая главная компонента объясняет как можно больше общей дисперсии и интерпретирована как комплексный градиент влажности (Hd). Максимально положительная факторная нагрузка на увлажнение выявлена в ЦП 7 (опушка сосняка

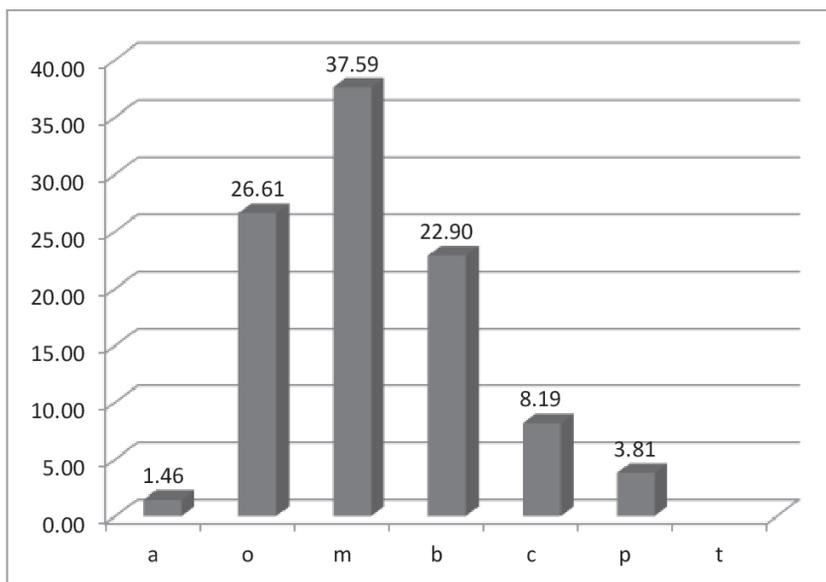


Рис. 5. Спектр гемеробии сообществ с *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. в Кировской области

Примечание: по оси абсцисс – уровни гемеробии (a – агемеробные виды; o – олигогемеробные виды; m – мезогемеробные виды; b – эугемеробные виды; c – эугемеробные виды; p – полигемеробные виды; t – метагемеробные виды); по оси ординат доля a-o-m-b-c-p-t – гемеробии, %.

заболоченного) – 2,27; максимально отрицательная – ЦП 1 (отвал старого отработанного известкового карьера) – 0,97. Вторая компонента интерпретирована как переменность увлажнения почвы (Fh). Максимально положительная нагрузка данного фактора установлена в ЦП 2, изученной на опушке сосняка бобово-разнотравного (1,90). Максимально отрицательная факторная нагрузка выявлена в ЦП 8 – 1,22, описанной в условиях разнотравно-злакового лугового фитоценоза.

Проведенный анализ экологических параметров исследуемых местообитаний показал, что в условиях рассматриваемого экоареала вида наиболее важную роль для *G. conopsea* играют факторы увлажнения и переменности увлажнения почвы.

Для оценки антропоустойчивости *G. conopsea* использовали показатель гемеробии (рис. 5). Растительные сообщества с участием *G. conopsea* представлены преимущественно мезогемеробными видами – 37,59%, т. е. видами полуестественных сообществ, устойчивых к экстенсивным влияниям. Достаточно высокий процент занимают эугемеробные виды – 22,90%. Это, преимущественно виды далеких от естественных сообществ, устойчивых к интенсивному использованию. Около 27% составляют олигогемеробы – виды сообществ, близких к естественным и полуестественным: *Campanula patula*, *Senecio jacobaea*, *Hypericum maculatum*, *Coronaria flos-cuculi*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Luzula pilosa*, *Rubus saxatilis*.

На долю участия сорных видов природных и антропогенных сообществ, переносящих регулярные сильные нарушения, приходится 8,19% (с – эугемеробные виды); доля специализированных сорных видов интенсивных культур составляет 3,81% (p – полигемеробные виды). Наименьший процент приходится на агемеробы – виды естественных сообществ, не выносящих антропогенного влияния (1,46%). Во всех изученных фитоценозах метагемеробные виды (виды полностью нарушенных экосистем) не выявлены.

В спектре гемеробии сообществ с *G. conopsea* доминируют антропофобные виды (m-гемеробы): от 34,43 до 41,86%. Доля антропотолерантных видов достаточно высокая и варьирует от 24,59 до 44,62%, в среднем составляя 34,89%. Широкий диапазон антропотолерантности *G. conopsea* отмечает и И. В. Суюндуков [35], относя вид к относительно устойчивым.

Заключение

В условиях таёжной зоны в пределах Кировской области местообитания *G. conopsea* характеризуются широким спектром типов: ксеро-мезофильные луговые сообщества, опушечные фитоценозы лесо-лугового типа, лесные сообщества из *Pinus sylvestris*. По отношению к комплексу всех экологических шкал Д. Н. Цыганова *G. conopsea* относится к мезобионтным видам (It=0,55) и имеет средний уровень лабильности по отношению к рассматриваемым факторам среды. По криоклиматической шкале, по шкале континентальности вид эвривалентен; по термоклиматическому фактору и шкале богатства почв азотом *G. conopsea* характеризуется как гемизэвривалент; по омброклиматической шкале и по шкале освещенности/затенения – мезовалент; по шкале кислотности почв изучаемый вид является гемистеновалентом. Только по шкале солевого режима почв *G. conopsea* относится к стеновалентам, что свидетельствует о весьма ограниченном диапазоне возможных местообитаний по данному фактору. Для *G. conopsea* полученные результаты позволяют расширить на 0,62 ступени влево шкалу кислотности почв и на 1,07 ступени вправо шкалу солевого режима. По остальным шкалам значения экологического пространства изученных ЦП укладываются в диапазоны, приводимые Д. Н. Цыгановым для данного вида. В пределах рассматриваемого фрагмента распространения эдафические условия *G. conopsea* по шкале увлажнения почв соответствуют режимам от сухолесолугового до влажно-лесолугового; по фактору солевого режима почв – от небогатых до богатых почв; кислотности почв – от кислых до слабокислых почв; богатства почв азотом – бедным азотом почвам; переменности увлажнения – почвам с относительно устойчивым и слабо переменным увлажнением. Определяющими параметрами экоареала для *G. conopsea* являются факторы увлажнения и переменности увлажнения почвы. Растительные сообщества с участием *G. conopsea* представлены преимущественно видами с высокой чувствительностью к антропогенному воздействию. Доля антропотолерантных видов достаточно высокая – 34,89%, что свидетельствует об относительной устойчивости вида.

Л и т е р а т у р а

1. Конвенция о биологическом разнообразии. ЮНЕП. – № 92-7809. Рио-де Жанейро. – 1992. – С. 31.
2. A sustainable Future for Europe; the European Strategy for Plant Conservation 2008–2014. – Planta Europa. – 2008. – 64 p.
3. Распоряжение Правительства РФ от 17 февраля 2014 г. N 212-р «О Стратегии сохранения редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных, растений и грибов в Российской Федерации на период до 2030 г.» – URL: consultant.ru (дата обращения 21.01.2021).
4. Ефимов П. Г. Сохранение Орхидных (Orchidaceae Juss.) как одна из задач охраны биоразнообразия // Междисциплинарный научный и прикладной журнал «Биосфера». Естественные науки. – Изд-во Фонд научных исследований «XXI век» (Санкт-Петербург). – 2010. – Т. 2. – № 1. – С. 50–58.
5. Вахрамеева М. Г., Виноградова И. О, Татаренко И. В., Цепляева О. В. Кокушник комарниковый. Биологическая флора Московской области. – М.: Изд-во МГУ, 1993. – № 9. – С. 51–64.
6. Øien D-I, Moen A. Flowering and survival of *Dactylorhiza lapponica* and *Gymnadenia conopsea* in the Sølendet Nature Reserve, Central Norway. In: Kindlmann P, Willems JH, Whigham DF, eds. Trends and fluctuations and underlying mechanisms in terrestrial orchid populations. – Leiden, the Netherlands: Backhuys Publishers. – 2002. – P. 3–22.
7. Смольянинова Л. А. *Orchidaceae* // Флора европейской части. – Л.: Наука, 1976. – Т. 2. – С. 10–59.

8. Hulten E., Fries M. Atlas of north European vascular plants (North of the Tropic of Cancer). – Vols. I-III. – Königstein, Germany: Koeltz Scientific Books. – 1986.
9. Вахрамеева М. Г., Варлыгина Т. И., Татаренко И. В. Орхидные России (биология, экология и охрана). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. – 437 с.
10. Kettunen T., Uotila P. Morphological variation and a new variety of *Gymnadenia conopsea* (Orchidaceae) in Finland // Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica 95. – 2019. – P. 89–99.
11. Красная книга Кировской области: Животные, растения, грибы. – Киров: ООО Кировская областная типография, 2014. – 336 с.
12. Shang X., Guo X., Liu Y., Pan H., Miao X. and Zhang J. *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br.: A Systemic Review of the Ethnobotany, Phytochemistry, and Pharmacology of an Important Asian Folk Medicine. Front. Pharmacol. – 2017. – Vol. 8. – № 24. – P. 1–17. doi: 10.3389/fphar.2017.00024
13. Кириллова И. А., Кириллов Д. В. Особенности репродуктивной биологии *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (Orchidaceae) на северной границе ареала // Сибирский экологический журнал. – 2015. – № 4. – С. 617–629. DOI: 10.15372/SEJ20150413
14. Chapurlat E., Agren J., Anderson J., Friberg M., Sletvold N. Conflicting selection on floral scent emission in the orchid *Gymnadenia conopsea* // New Phytologist. – 2019. – № 222. – P. 2009–2022. doi: 10.1111/nph.15747
15. Marhold K., Jongepierova I., Krahulcova A. & Kučera J. Morphological and karyological differentiation of *Gymnadenia densiflora* and *G. conopsea* in the Czech Republic and Slovakia. – Preslia, Praha, 77. – 2005. – P. 159–176.
16. Ефимов П. Г. Криптические виды кокушников (*Gymnadenia*: Orchidaceae, Magnoliophyta) России // Генетика. – 2013. – Т. 49. – № 3. – С. 343–354. DOI: 10.7868/S0016675813020045
17. Тетерюк Л. В., Пылина Я. И., Шадрин Д. М., Чадин И. Ф., Валуевских О. Е. Генетическая дифференциация *Gymnadenia conopsea* (Orchidaceae) на известняках Европейского Северо-Востока России // Охрана и культивирование орхидей: материалы X Международной научно-практической конференции (1-5 июня 2015 г. Минск, Беларусь). – Минск: А. Н. Варакин, 2015. – С. 240–243.
18. Лушникова Т. А. Некоторые анатомические и физиологические особенности клубневых орхидей *Gymnadenia conopsea* и *Platanthera bifolia* в условиях Южного Зауралья // Вестник КГУ. Серия «Естественные науки». – 2015. – № 4. – Вып. 8. – С. 28–31.
19. Вахрушева Л. П., Патлис М. В. Характеристика современного состояния ценопопуляции *Gymnadenia conopsea* на Долгоруковской Яйле (Крым) // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2012. – Вып. 7. – С. 217–222.
20. Барлыбаева М. Ш., Ишмуратова М. М. Особенности биологии, мониторинг состояния ценопопуляций *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (Orchidaceae) в Южно-Уральском заповеднике // Труды Южно-Уральского государственного природного заповедника. – 2014. – Вып. 2. – С. 16–27.
21. Чупракова Е. И., Савиных Н. П. Структура особей *Calypso bulbosa* (L.) Oakes и *Epipactis palustris* (L.) Crantz с позиции модульной организации // Ярославский педагогический вестник. Естественные науки. – 2012. – № 4. – Т. 3. – С. 97–102.
22. Егорова Н. Ю., Сулейманова В. Н. Оценка состояния ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. на выходах известняковых пород по склонам долины реки Вятка // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2019. – № 47. – С. 40–58. Doi: 10.17223/19988591/47/3.
23. Егорова Н. Ю., Сулейманова В. Н., Егошина Т. Л. *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. на выходах известняковых пород по склонам долины р. Вятки. Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии». – 2019. – № 18. – С. 485–488. Doi: 10.14258/pbssm.2019101
24. Методы изучения лесных сообществ. – СПб.: НИИХимии СПбГУ, 2002. – 240 с.
25. Plantarium. Open on-line atlas and key to plants and lichens of Russia and neighbouring countries. 2020. <https://www.plantarium.ru/page/view/item/12398.html>
26. Цыганов Д. Н. Фитоиндикация режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. – М.: Наука. – 1983. – 198 с.
27. Компьютерная обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам с помощью программы EcoScaleWin. – Йошкар-Ола: Мар. Гос. ун-т, Пушкинский гос. ун-т. – 2008. – 96 с.

28. Жукова Л. А., Дорогова Ю. А., Турмухаметова Н. В., Гаврилова М. Н., Полянская Т. А. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2010. – 368 с.
29. Frank D., Klotz S. Biologisch-okologisch Daten zur Flora der DDR. – Halle (Saale), 1990. – 167 p.
30. Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. – 2001. – Vol. 4. – № 1. – 9 p.
31. Тарасова Е. М. «Флора Вятского края. Часть 1. Сосудистые растения». – Киров: ОАО Кировская областная типография, 2007. – 440 с.
32. Landolt E. Okologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veroff. Geob. Inst. ETH. – 1977. – H.64. – 211 p.
33. Раменский Л. Г. Цаценкин И. А., Чижииков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. – М.: Сельхозгиз, 1956. – 472 с.
34. Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. Göttingen. – 1974. – 97 p.
35. Суюндуков И. В. Устойчивость некоторых видов семейства *Orchidaceae* к антропогенным воздействиям на Южном Урале // *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*. – 2011. – Т. 13. – № 5 (3). – С. 108-112.

References

1. Konvencija o biologičeskom raznoobrazii. YUNEP. – № 92-7809. Rio-de Zhaneiro. – 1992. – S. 31.
2. A sustainable Future for Europe; the European Strategy for Plant Conservation 2008–2014. – *Planta Europa*. – 2008. – 64 p.
3. Rasporyazhenie Pravitel'stva RF ot 17 fevralya 2014 g. N 212-r «O Strategii sohraneniya redkih i nahodyashchihysya pod ugrozoy ischeznoveniya vidov zhivotnyh, rastenij i gribov v Rossijskoj Federacii na period do 2030 g.» – URL: consultant.ru (data obrashcheniya 21.01.2021).
4. Efimov P. G. Sohranenie Orhidnyh (Orchidaceae Juss.) kak odna iz zadach ohrany bioraznoobraziya // *Mezhdisciplinarnyj nauchnyj i prikladnoj zhurnal «Biosfera». Estestvennye nauki*. – Izd-vo Fond nauchnyh issledovanij «XXI vek» (Sankt-Peterburg). – 2010. – Т. 2. – № 1. – S. 50–58.
5. Vahrameeva M. G., Vinogradova I. O., Tatarenko I. V., Ceplyaeva O. V. Kokushnik komarnikovyy. *Biologicheskaya flora Moskovskoj oblasti*. – М.: Izd-vo MGU, 1993. – № 9. – S. 51–64.
6. Øien D-I, Moen A. Flowering and survival of *Dactylorhiza lapponica* and *Gymnadenia conopsea* in the Sølendet Nature Reserve, Central Norway. In: Kindlmann P, Willems JH, Whigham DF, eds. *Trends and fluctuations and underlying mechanisms in terrestrial orchid populations*. – Leiden, the Netherlands: Backhuys Publishers. – 2002. – P. 3–22.
7. Smol'yaninova L. A. *Orchidaceae // Flora evropejskoj chasti*. – L.: Nauka, 1976. – Т. 2. – S. 10–59.
8. Hulten E., Fries M. *Atlas of north European vascular plants (North of the Tropic of Cancer)*. – Vols. I-III. – Königstein, Germany: Koeltz Scientific Books. – 1986.
9. Vahrameeva M. G., Varlygina T. I., Tatarenko I. V. *Orhidnye Rossii (biologiya, ekologiya i ohrana)*. – М.: Tovarišchestvo nauchnyh izdanij KMK, 2014. – 437 s.
10. Kettunen T., Uotila P. Morphological variation and a new variety of *Gymnadenia conopsea* (Orchidaceae) in Finland // *Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica* 95. – 2019. – P. 89–99.
11. *Krasnaya kniga Kirovskoj oblasti: Zhivotnye, rasteniya, griby*. – Киров: ООО Кировская областная типография, 2014. – 336 s.
12. Shang X., Guo X., Liu Y., Pan H., Miao X. and Zhang J. *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br.: A Systemic Review of the Ethnobotany, Phytochemistry, and Pharmacology of an Important Asian Folk Medicine. *Front. Pharmacol.* – 2017. – Vol. 8. – № 24. – P. 1–17. doi: 10.3389/fphar.2017.00024
13. Kirillova I. A., Kirillov D. V. Osobennosti reproduktivnoj biologii *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (Orchidaceae) na severnoj granice areala // *Sibirskij ekologičeskij zhurnal*. – 2015. – № 4. – S. 617–629. DOI: 10.15372/SEJ20150413
14. Chapurlat E., Agren J., Anderson J., Friberg M., Sletvold N. Conflicting selection on floral scent emission in the orchid *Gymnadenia conopsea* // *New Phytologist*. – 2019. – № 222. – P. 2009–2022. doi: 10.1111/nph.15747

15. Marhold K., Jongepierova I., Krahulcova A. & Kučera J. Morphological and karyological differentiation of *Gymnadenia densiflora* and *G. conopsea* in the Czech Republic and Slovakia. – *Preslia*, Praha, 77. – 2005. – P. 159–176.
16. Efimov P. G. Kripticheskie vidy kokushnikov (*Gymnadenia*: Orchidaceae, Magnoliophyta) Rossii // *Genetika*. – 2013. – Т. 49. – № 3. – S. 343–354. DOI: 10.7868/S0016675813020045
17. Teteryuk L. V., Pylina Ya. I., Shadrin D. M., Chadin I. F., Valujskih O. E. Geneticheskaya differenciaciya *Gymnadenia conopsea* (Orchidaceae) na izvestnyakah Evropejskogo Severo-Vostoka Rossii // *Ohrana i kul'tivirovanie orhidej: materialy H Mezhdunarodnoj nauchno-prakticheskoy konferencii (1-5 iyunya 2015 g. Minsk, Belarus')*. – Minsk: A. N. Varaksin, 2015. – S. 240–243.
18. Lushnikova T. A. Nekotorye anatomicheskie i fiziologicheskie osobennosti klubnykh orhidej *Gymnadenia conopsea* i *Platanthera bifolia* v usloviyah Yuzhnogo Zaural'ya // *Vestnik KGU. Seriya «Estestvennye nauki»*. – 2015. – № 4. – Vyp. 8. – S. 28–31.
19. Vahrusheva L. P., Patlis M. V. Harakteristika sovremennogo sostoyaniya cenopopulyacii *Gymnadenia conopsea* na Dolgorukovskoj Yajle (Krym) // *Ekosistemy, ih optimizaciya i ohrana*. – 2012. – Vyp. 7. – S. 217–222.
20. Barlybaeva M. Sh., Ishmuratova M. M. Osobennosti biologii, monitoring sostoyaniya cenopopulyacij *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (Orchidaceae) v Yuzhno-Ural'skom zapovednike // *Trudy Yuzhno-Ural'skogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika*. – 2014. – Vyp. 2. – S. 16–27.
21. Chuprakova E. I., Savinyh N. P. Struktura osobej *Calypso bulbosa* (L.) Oakes i *Epipactis palustris* (L.) Crantz s pozicii modul'noj organizacii // *Yaroslavskij pedagogicheskij vestnik. Estestvennye nauki*. – 2012. – № 4. – Т. 3. – S. 97–102.
22. Egorova N. Yu., Sulejmanova V. N. Ocenka sostoyaniya cenopopulyacij *Cypripedium calceolus* L. na vyhodah izvestnyakovykh porod po sklonam doliny reki Vyatka // *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*. – 2019. – № 47. – S. 40–58. Doi: 10.17223/19988591/47/3.
23. Egorova N. Yu., Sulejmanova V. N., Egoshina T. L. *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. na vyhodah izvestnyakovykh porod po sklonam doliny r. Vyatki. *Problemy botaniki Yuzhnoj Sibiri i Mongolii*. – 2019. – № 18. – S. 485–488. Doi: 10.14258/pbssm.2019101
24. *Metody izucheniya lesnykh soobshchestv*. – SPb.: NIIHimii SPbGU, 2002. – 240 s.
25. Plantarium. Open on-line atlas and key to plants and lichens of Russia and neighbouring countries. 2020. <https://www.plantarium.ru/page/view/item/12398.html>
26. Cyganov D. N. Fitoindikaciya rezhimov v podzone hvojno-shirokolistvennykh lesov. – M.: Nauka. – 1983. – 198 s.
27. Komp'yuternaya obrabotka geobotanicheskikh opisaniy po ekologicheskim shkalam s pomoshch'yu programmy EcoScaleWin. – Joshkar-Ola: Mar. Gos. un-t, Pushchinskij gos. un-t. – 2008. – 96 s.
28. Zhukova L. A., Dorogova Yu. A., Turmuhametova N. V., Gavrilova M. N., Polyanskaya T. A. *Ekologicheskie shkaly i metody analiza ekologicheskogo raznoobraziya rastenij*. – Joshkar-Ola: MarGU, 2010. – 368 s.
29. Frank D., Klotz S. *Biologisch-okologisch Daten zur Flora der DDR*. – Halle (Saale), 1990. – 167 p.
30. Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. – 2001. – Vol. 4. – № 1. – 9 p.
31. Tarasova E. M. «Flora Vyatskogo kraja. Chast' 1. Sosudistye rasteniya». – Kirov: OAO Kirovskaya oblastnaya tipografiya, 2007. – 440 s.
32. Landolt E. *Okologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora*. Veroff. Geob. Inst. ETH. – 1977. – H.64. – 211 p.
33. Ramenskij L. G. Cacenkin I. A., Chizhikov O. N., Antipin N. A. *Ekologicheskaya ocenka kormovykh udodij po rastitel'nomu pokrovu*. – M.: Sel'hozgiz, 1956. – 472 s.
34. Ellenberg H. *Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas*. Gottingen. – 1974. – 97 p.
35. Suyundukov I. V. Ustojchivost' nekotorykh vidov semejstva Orchidaceae k antropogennym vozdeystviyam na Yuzhnom Urale // *Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra Rossijskoj akademii nauk*. – 2011. – Т. 13. – № 5 (3). – S. 108–112.