



УДК 581.48 : 581.145.21 : 582.594.2

**РЕПРОДУКТИВНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ *EPIPACTIS HELLEBORINE* (L.) CRANTZ
(ORCHIDACEAE) В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ ВЕГЕТАЦИИ**

**REPRODUCTIVE POTENTIAL OF *EPIPACTIS HELLEBORINE* (L.) CRANTZ
(ORCHIDACEAE) IN DIFFERENT VEGETATION CONDITIONS**

А.В. Сидоров, Е.Н. Сечин, О.А. Маракаев

A.V. Sidorov, E.N. Sechin, O.A. Marakaev

*Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова, Россия, 150000, Ярославль, ул. Советская, 14
P.G. Demidov Yaroslavl State University, 14 Sovetskaya St, Yaroslavl, 150000, Russia*

E-mail: marakaev@uniyar.ac.ru

Ключевые слова: *Epipactis helleborine*, сезонное развитие, плодообразование, семенная продуктивность, морфометрия семян.

Key words: *Epipactis helleborine*, seasonal development, fruit formation, seed production, morphometry seeds.

Аннотация. Наибольший репродуктивный потенциал *Epipactis helleborine* (Orchidaceae) выявлен при вегетации на фоне повышенных температур воздуха и пониженного количества осадков во второй половине сезонного развития. Это проявляется в формировании наибольшего числа плодов, их крупных размерах и повышенной реальной семенной продуктивности при одновременно высоком качестве семян. Предполагается, что условия вегетации, определяя фенологическое развитие генеративных особей и возможность опыления, влияют на репродуктивные параметры. Полученные данные свидетельствуют о хорошем потенциале ценопопуляции *E. helleborine* к самоподдержанию благодаря семенному размножению, перспективах сохранения ее численности и дальнейшем устойчивом развитии.

Resume. Orchids (Orchidaceae) are considered as a token of the global plant conservation. The study of their reproductive characteristics is relevant in connection with a publication of Red data books, a development of measures and methods for their conservation in the wild and an introduction of *in vitro* culture. The aim of the research was to determine the real seed production and characteristics of seeds of *Epipactis helleborine* (L.) Crantz due to the weather conditions. The first season is characterized by a higher temperature and reduced rainfall as compared with the second season. The study was identified with the phenological phases, the number of flowers and fruits. The number of seeds and their morphometric parameters were determined on the photographs obtained using a digital camera. Statistical processing of data was performed by standard methods.

In the first season, the number of fruits is increased by 30%, their sizes are 13% larger, and the amount of seeds in fruits 15% higher compared with the second season. It is assumed that the growing conditions, determining the phenological development of generative individuals and the possibility of pollination, affect reproductive parameters. The overwhelming number of seeds (97–99%) of *E. helleborine* has germs, and their linear dimensions not significantly differ in different seasons. The lower, larger fruits contain 3–5 times more seeds irrespective of the conditions of the seasons.

It is evident that *E. helleborine* in the study of cenopopulation adequately fulfills its reproductive potential, regardless of weather conditions seasons. This is manifested in the formation of the greatest number of fruits, their large size and high real seed productivity with high quality seeds. The data obtained indicate good potential of cenopopulation *E. helleborine* for self-maintenance via seed propagation, prospects for the conservation of the population and further sustainable development.

Введение

Представителей семейства Orchidaceae рассматривают как символ глобальной охраны растений на международном, государственном и региональном уровнях [Vakhrameeva et al., 2008; Варлыгина, 2011]. На территории России произрастают 136 видов орхидных, все они являются уязвимыми компонентами растительных сообществ, что обусловлено особенностями их онтогенеза и высокой чувствительностью к факторам среды [Vakhrameeva et al., 2008]. Стабильное существование орхидных в естественной среде обитания во многом зависит от реализации ими репродуктивного потенциала, основным показателем которого является количество производимых полноценных жизнеспособных семян. Их число в расчете на цветок или соцветие называют реальной семенной продуктивностью [Злобин, 2009; Шибанова, Долгих, 2013]. Качество формирующихся семян, проявляющееся в их способности прорасти и формировать жизнеспособные всходы, является важнейшим показателем репродуктивной способности цветковых растений. Количественные и качественные параметры семенной продуктивности определяют успешность семенного размножения редких видов, что отражается на характеристиках их популяций – численности особей, возрастной структуре, способности к самовоспро-



изведению и др. [Хомутовский, 2012; Кривошеев и др., 2014]. Снижение репродуктивного потенциала орхидных в природных экосистемах может привести к обеднению их генофонда.

Одним из корневищных видов орхидных, который размножается преимущественно семенным путем, является дремлик широколистный – *Epipactis helleborine* (L.) Crantz. Этот вид относится к числу наиболее антропоотолерантных, часто произрастающих на урбанизированных территориях [Вахрамеева и др., 1997]. По размеру, цвету и морфологическим особенностям оболочки семени *E. helleborine* принадлежат к *Limodorum*-типу с изодиаметрическими или слегка продолговатыми клетками на всем протяжении [Коломейцева и др., 2012]. Семенная продуктивность и параметры семян этого вида значительно варьируют в разных регионах произрастания и экологических условиях [Широков и др., 2007; Шибанова, Долгих, 2010; Кривошеев и др., 2014]. Данные о семенной продуктивности и качестве семян *E. helleborine* необходимы для оценки репродуктивного потенциала и прогнозирования перспектив существования ценопопуляций вида. Исследование репродуктивных особенностей орхидных актуально в связи с работами по ведению Красных книг, разработкой мероприятий и методов по их сохранению в природе и введению в культуру *in vitro* [Широков и др., 2005; Сидоров и др., 2014].

Цель настоящей работы – оценить реальную семенную продуктивность и параметры семян *Epipactis helleborine* (L.) Crantz с учетом погодных условий сезонов вегетации.

Объект и методы исследования

Объектом исследования являлись генеративные особи дремлика широколистного *Epipactis helleborine* (L.) Crantz – представителя орхидных с короткорневищной жизненной формой. На территории России этот вид регулярно встречается на территории европейской части (кроме юго-востока) и Сибири в виде малочисленных популяций [Вахрамеева и др., 1997; Vakhrameeva et al., 2008]. Он включен в Европейский список краснокнижных сосудистых растений (LC категория), Приложение II к конвенции CITES, а также охраняется на региональном уровне – занесен в Красные книги Архангельской (3-я категория), Белгородской (3-я категория), Тюменской (3-я категория), Ярославской (3-я категория) и других областей [Горохова, Маракаев, 2004; Bilz et al., 2011; Convention ..., 2013].

Исследуемые растения произрастали в зеленой зоне города Ярославля (Фрунзенский район), в сообществе березняка разнотравного. Древостой сформирован насаждениями высотой 25–30 м, диаметр стволов – 15–25 см, сомкнутость крон – 0.7. В подлеске отмечены *Sorbus aucuparia* и *Alnus incana*, единично – *Prunus padus*. Травяной ярус развит неравномерно, явно выраженные доминанты отсутствуют. В нем отмечены *Stellaria holostea*, *S. media*, *Geranium sylvaticum*, *Lysimachia vulgaris*, *Geum rivale*, *Anthriscus sylvestris*, *Urtica dioica*, *Taraxacum officinale* и др. Моховой покров развит слабо. Почва дерново-подзолистая с признаками оглеения, содержание гумуса в корнеобитаемом слое составляет 3.7%, pH – 5.0.

Исследования проводили в течение двух вегетационных сезонов: первого – 2007 г., и второго – 2008 г. Характеристика их погодных условий приведена в таблице 1. Первый сезон характеризуется более высокой температурой воздуха в мае, июне и августе и пониженным количеством осадков в июле-августе по сравнению со вторым. В течение сезонов ежедекадно с июня по август у 60-и генеративных особей *E. helleborine* отмечали фенологические фазы вегетации – бутонизацию, цветение и плодоношение [Шульц, 1966]. Количество цветков в соцветиях определяли в июле, плодов – в августе. По этим данным рассчитывали процент плодообразования. Размеры плодов и количество семян в них определяли с учетом положения в соцветии, выделяя три одинаковые по длине части – верхнюю, среднюю и нижнюю.

Таблица 1
Table 1

Погодные условия вегетации *Epipactis helleborine* (L.) Crantz
Weather conditions of vegetation *Epipactis helleborine* (L.) Crantz

Показатели	Сезоны вегетации	Май	Июнь	Июль	Август
Температура воздуха, °C	первый	14.0	16.0	18.0	20.0
	второй	10.8	14.9	18.7	16.3
Количество осадков, мм	первый	43	36	82	50
	второй	31	36	102	65

Примечание. Данные Ярославского центра по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды. Сезоны вегетации: первый – 2007 г., второй – 2008 г.

Note. These Yaroslavl Center for Hydrometeorology and Environmental Monitoring. Growing season: the first – in 2007, the second – 2008.



Для определения количества семян в каждый сезон у 20 особей отбирали по три плода из верхней, средней и нижней частей соцветия. В работе использовали размеченные на равные квадраты стекла с водой. Над стеклом аккуратно раскрывали плод, препаровальной иглой добивались извлечения всех семян и их однослойного распределения на поверхности воды. После ее испарения стекла с семенами помещали под стереомикроскоп и фотографировали цифровой камерой Altami, количество семян учитывали методом сплошного пересчета на полученных изображениях. Для выявления беззародышевых семян, определения размеров семенных оболочек и зародышей семена помещали под световой микроскоп и при увеличении $\times 90$ фотографировали цифровой камерой. Морфометрические параметры семян измеряли на полученных изображениях с использованием программы Altami Studio 2.0. В каждый сезон из плодов верхней, средней и нижней частей соцветий было исследовано по 300 семян. Общее их количество за два года составило 1800. Процент беззародышевых семян рассчитывали как отношение количества семян без зародыша к числу семян с зародышем, относительный размер зародыша – как отношение длины семени к длине зародыша [Коломейцева и др., 2012].

Статистическую обработку экспериментальных данных проводили по стандартным методикам [Зайцев, 1973] с использованием пакета анализа данных программы Excel 2007. В таблицах представлены средние величины, их стандартные ошибки и коэффициенты вариации. Достоверность различий между вариантами устанавливали с помощью критерия Стьюдента (при уровне значимости $p \leq 0.05$).

Результаты и их обсуждение

Epipactis helleborine (L.) Crantz – один из наиболее поздноцветущих видов орхидных во флоре центрально-европейской части России, отличающийся высокой декоративностью цветков [Вахрамеева и др., 1997; Vakhrameeva et al., 2008]. На территории Ярославской области у генеративных растений *E. helleborine* формирование листьев и цветоносного стебля начинается в июне. Фаза бутонизации происходит в течение июля и к концу этого месяца растения зацветают. Нами установлено, что в первый сезон количество цветущих особей в третью декаду июля было больше на 75%, чем во второй. Цветение продолжалось в первый сезон в течение двух недель (с третьей декады июля до первой декады августа), во второй сезон – в течение трех недель (с третьей декады июля до второй декады августа). Количество цветков в соцветиях *E. helleborine* в разные сезоны составляет около 20 и достоверно не различается.

Начало образования плодов у *E. helleborine* в сезоны проведения исследований нами зафиксировано в первую декаду августа. В первый сезон в этот период их было в два раза больше, чем во второй. Плодоношение у всех особей в первый сезон отмечено во второй декаде августа, во второй сезон – в третьей декаде августа. Процент плодообразования существенно различается в разные сезоны и является относительно высоким, составляя в первый сезон 92%, во второй – 74%, что сопоставимо с данными литературы [Vakhrameeva et al., 2008; Суюндуков, Кривошеев, 2014]. Плоды, формируемые в первый сезон, достоверно крупнее, чем во второй (табл. 2). Эта особенность проявляется как при сравнении их средних размеров – $12.6 \pm 0.75 \times 4.8 \pm 0.25$ мм и $10.9 \pm 0.36 \times 3.9 \pm 0.11$ мм соответственно, так и размеров плодов в разных частях соцветия. При этом нижние плоды крупнее верхних в среднем на 25% независимо от сезона. Изменчивость показателей длины и ширины плодов является незначительной ($C_v = 9-15\%$) [Зайцев, 1973].

Таблица 2

Table 2

Параметры плодов *Epipactis helleborine* (L.) Crantz в разные сезоны вегетации
The parameters of the fruits of *Epipactis helleborine* (L.) Crantz in different seasons of vegetation

Сезоны вегетации	Плоды	Длина		Ширина		Количество семян
		мм	C_v , %	мм	C_v , %	
Первый	верхние	10.5±0.42	13	4.1±0.11	14	1340±43
	средние	12.0±0.49	14	4.9±0.16	11	2987±119
	нижние	15.4±0.58	12	5.3±0.22	15	5654±153
Второй	верхние	8.6±0.28	11	3.4±0.10	12	1205±37
	средние	10.5±0.33	11	4.0±0.11	10	2354±94
	нижние	13.6±0.47	9	4.4±0.13	12	4874±132

Реальная семенная продуктивность *E. helleborine* при расчете на один плод была в среднем в первом сезоне 3327 ± 105.0 , во втором – 2811 ± 87.7 семян, при расчете на одну особь – 57557 ± 1217 и 48630 ± 985 семян соответственно. Известно, что количество семян в одном плоде *E. helleborine* в Пермском крае составляет 3108 [Шибанова, Долгих, 2010], в Тверской области –

3840 [Хомутовский, 2012], в Архангельской области – 3024 [Баталов, 1998], в Нижегородской области – 3284 [Широков и др., 2007], а семенная продуктивность одной особи может варьировать от 26604 до 122022 семян [Назаров, 1995; Хомутовский, 2012]. Выявленная нами реальная семенная продуктивность *E. helleborine* в Ярославской области при расчете на один плод сопоставима с указанной для других регионов. Различия в количестве семян при расчете на одну особь могут быть обусловлены неодинаковым числом формирующихся плодов.

Количество семян в верхних, средних и нижних плодах на соцветии *E. helleborine* достоверно различается (см. табл. 2). В нижних, наиболее крупных, число семян в 3–5 раз превышает таковое в средних и верхних. При этом в первый сезон количество семян в плодах на 10–20% выше, чем во второй, что может быть обусловлено их более крупными размерами в данный сезон. В работах других авторов также отмечалось, что количество семян в плодах *E. helleborine* в пределах соцветия различается [Назаров, 1995].

Репродуктивный потенциал *E. helleborine* во многом связан с качественными характеристиками формирующихся семян (рис.). Они содержат зародыш и покрыты семенной оболочкой. Известно, что у некоторых семян зародыш может отсутствовать [Шибанова, Долгих, 2010; Коломейцева и др., 2012]. В первый сезон доля беззародышевых семян у *E. helleborine* составляет 1%, во второй – 3%. Количество таких семян в верхних плодах в 4 раза больше, чем в нижних. По данным литературы, исследуемый вид характеризуется пониженным числом семян без зародыша – 0–2.7% [Шибанова, Долгих, 2010], в то же время у орхидных, размножающихся преимущественно вегетативным путем, их доля может быть очень высокой – до 60–100% [Сюндукон, Кривошеев, 2014].

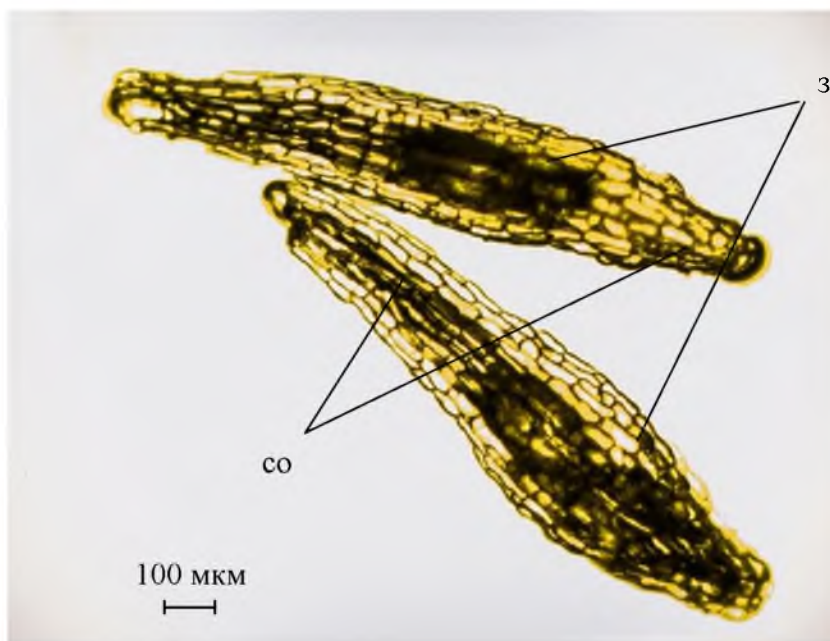


Рис. Семена *Epipactis helleborine* (L.) Crantz: семенная оболочка (co) и зародыш (z)
Fig. Seeds of *Epipactis helleborine* (L.) Crantz: seed coat (co) and the germ (z)

Линейные размеры семян *E. helleborine* в сравниваемых вегетационные сезоны достоверно не различались: в первый сезон они были $1233 \pm 44.0 \times 208 \pm 6.3$ мкм, во второй – $1256 \pm 42.3 \times 206 \pm 6.3$ мкм, такая же картина характерна и для зародышей – $218 \pm 8.7 \times 132 \pm 5.3$ мкм и $203 \pm 7.0 \times 115 \pm 4.7$ мкм соответственно. Однако относительный размер зародыша в первый сезон оказался меньше (5.7) по сравнению со вторым (6.2), что свидетельствует об определенных различиях в соотношениях длины семян и зародыша в разные сезоны. Размеры семенных оболочек и зародышей у семян, которые формируются в плодах, занимающих разное положение в соцветии, в большинстве случаев достоверно не различаются (табл. 3). Значения выявленных морфометрических параметров варьируют от низкого (C_v – 5%) до среднего (C_v – 19%) уровня [Зайцев, 1973]. При этом длина является наиболее изменчивым показателем по сравнению с шириной.



Таблица 3
Table 3

Параметры семян *Epipactis helleborine* (L.) Crantz в разные сезоны вегетации
The parameters of seeds of *Epipactis helleborine* (L.) Crantz in different seasons of vegetation

Сезоны вегетации	Плоды	Семенные оболочки				Зародыши			
		Длина		Ширина		Длина		Ширина	
		мкм	C _v , %	мкм	C _v , %	мкм	C _v , %	мкм	C _v , %
Первый	верхние	1351±51	15	225±7	9	207±8	10	114±5	6
	средние	1125±42	17	202±5	9	219±9	16	138±6	7
	нижние	1223±39	16	198±7	7	229±9	17	145±5	8
Второй	верхние	1275±48	14	193±8	10	192±7	19	101±4	10
	средние	1195±36	15	215±5	6	198±8	19	109±4	7
	нижние	1298±43	19	211±6	9	220±6	16	134±6	5

Заключение

Реальная семенная продуктивность *Epipactis helleborine* (L.) Crantz достоверно различается при вегетации в разных погодных условиях. В первый сезон, характеризующийся более высокими температурами воздуха и пониженным количеством осадков во второй половине сезонного развития, число плодов на растениях больше на 30%, их размеры на 13% крупнее, а содержание семян в плодах на 15% выше по сравнению со вторым сезоном. Преобладающее число семян (97–99%) имеет зародыши, а их линейные размеры при сравнении средних значений достоверно не различаются в разные сезоны. Нижние, более крупные, плоды содержат в 3–5 раз больше семян независимо от условий сезонов.

По-видимому, условия первого сезона способствовали более быстрому наступлению у *E. helleborine* фаз бутонизации, цветения и плодоношения и повышенным темпам их прохождения, что обусловило увеличение реальной семенной продуктивности исследуемого вида как при расчете на один плод, так и на одну особь. Пониженная семенная продуктивность во второй сезон может быть связана с менее оптимальными погодными условиями, что, вероятно, привело к недоопылению отдельных цветков из-за недостаточной активности опылителей, нарушению процессов оплодотворения, эмбриогенеза и др.

Очевидно, что *E. helleborine* в исследуемой ценопопуляции в достаточной мере реализует свой репродуктивный потенциал независимо от погодных условий сезонов. Это проявляется в высокой реальной семенной продуктивности и качестве формирующихся семян. Полученные данные свидетельствуют о хорошем потенциале ценопопуляции *E. helleborine* к самоподдержанию благодаря семенному размножению, перспективах сохранения ее численности и дальнейшем устойчивом развитии.

Список литературы
References

1. Баталов А.Е. 1998. Биоморфология, экология популяций и вопросы охраны орхидей Архангельской области. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 15.
2. Batalov A.E. 1998. Biomorfologiya, ekologiya populyatsiy i voprosy okhrany orkhidей Arkhangel'skoy oblasti [Biomorphology, population ecology and protection of orchids in Arkhangelsk Region]. Abstract. dis. ... cand. biol. sciences. Moscow, 15. (in Russian)
3. Варлыгина Т.И. 2011. Охрана орхидных России на государственном и региональном уровнях. В кн.: Охрана и культивирование орхидей. Материалы IX Международной научной конференции (Санкт-Петербург, 26–30 сентября 2011 г.). М., Товарищество научных изданий КМК, 76–80.
4. Varlygina T.I. 2011. Preservation of the orchidaceae in Russia. In: Okhrana i kul'tivirovanie orkhidей. Materialy IX Mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii [Protection and cultivation of orchids. Materials of international scientific conference (Saint-Petersbourg, 26–30 september 2011)]. Moscow, KMK Scientific Press Ltd.: 76–80. (in Russian)
5. Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Баталов А.Е., Тимченко И.А., Богомолова Т.И. 1997. Род Дремлик. В кн.: Биологическая флора Московской области. М., Полиэкс: 62–73.
6. Vakhrameeva M.G., Varlygina T.I., Batalov A.E., Timchenko I.A., Bogomolova T.I. 1997. Genus *Epipactis*. In: Biologicheskaya flora Moskovskoy oblasti [Biological flora of the Moscow Region]. Moscow, Polieks: 62–73. (in Russian)
7. Горохова В.В., Маракаев О.А. 2004. Семейство Orchidaceae. В кн.: Красная книга Ярославской области. Ярославль: 85–108.
8. Gorokhova V.V., Marakaev O.A. Family Orchidaceae. In: Krasnaya kniga Yaroslavskoy oblasti [Red book Yaroslavl region]. Yaroslavl: 85–108. (in Russian)
9. Зайцев Г.Н. 1973. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., Наука, 256.



Zaytsev G.N. 1973. Matematicheskaya statistika v eksperimental'noy botanike [Mathematical Statistics in Experimental Botany]. Moscow, Nauka, 256. (in Russian)

6. Злобин Ю.А. 2009. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Сумы, Университетская книга, 236.

Zlobin Yu.A. 2009. Populyatsionnaya ekologiya rasteniy: sovremennoe sostoyanie, tochki rosta [Population ecology of plants: current status and growth points]. Sumy, Universitetskaya kniga, 236. (in Russian)

7. Коломейцева Г.Л., Антипина В.А., Широков А.И., Хомутовский М.И., Бабоса А.В., Рябченко А.С. 2012. Семена орхидей: развитие, структура, прорастание. М., Геос, 352.

Kolomeytseva G.L., Antipina V.A., Shirokov A.I., Khomutovskiy M.I., Babosha A.V., Ryabchenko A.S. 2012. Semena orkhidey: razvitie, struktura, prorastanie [Orchid seeds: development, structure, germination]. Moscow, Geos, 352. (in Russian)

8. Кривошеев М.М., Ишмуратова М.М., Суюндуков И.В. 2014. Показатели семенной продуктивности некоторых видов орхидей (Orchidaceae Juss.) Южного Урала, рассчитанные с применением программы ImageG. Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского, 3 (3): 49–57.

Krivosheev M.M., Ishmuratova M.M., Suyundukov I.V. 2014. Seed productivity indicators of certain orchid species (Orchidaceae Juss.) in South Urals calculated by using the ImageG program. Vestnik Nizhegorodskogo universiteta im. N.I. Lobachevskogo [Vestnik of Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod], 3 (3): 49–57. (in Russian)

9. Назаров В.В. 1995. Репродуктивная биология орхидных Крыма. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 26.

Nazarov V.V. 1995. Reproductivnaya biologiya orkhidnykh Kryma [Reproductive biology of the orchid in Crimea]. Abstract. dis. ... cand. biol. sciences. Saint-Petersburg, 26. (in Russian)

10. Сидоров А.В., Сечин Е.Н., Маракеев О.А. 2014. Влияние света на рост и развитие сеянцев *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó (Orchidaceae) в культуре *in vitro*. Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского, 3 (3): 108–113.

Sidorov A.V., Sechin E.N., Marakaev O.A. 2014. The influence of light on *Dactylorhiza incarnata* (L.) soó (Orchidaceae) seedlings growth and development *in vitro*. Vestnik Nizhegorodskogo universiteta im. N.I. Lobachevskogo [Vestnik of Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod], 3 (3): 108–113. (in Russian)

11. Суюндуков И.В., Кривошеев М.М. 2014. Репродуктивные стратегии орхидных (Orchidaceae Juss.) на Южном Урале. Фундаментальные исследования, 5 (1): 79–83.

Suyundukov I.V., Krivosheev M.M. 2014. Reproductive strategies orchids (Orchidaceae Juss.) in the Southern Ural. Fundamental'nye issledovaniya [Fundamental research], 5 (1): 79–83. (in Russian)

12. Хомутовский М.И. 2012. Антэкология, семенная продуктивность и оценка состояния ценопопуляций некоторых видов орхидных (Orchidaceae Juss.) Валдайской возвышенности. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 23.

Khomutovskiy M.I. 2012. Antekologiya, semennaya produktivnost' i otsenka sostoyaniya tsenopopulyatsiy nekotorykh vidov orkhidnykh (Orchidaceae Juss.) Valdayskoy vozvyshennosti [Anthecology, seed production and the estimation of population performance of some orchid species (Orchidaceae Juss.) in the Valdai Hills]. Abstract. dis. ... cand. biol. sciences. M., 23. (in Russian)

13. Шибанова Н.Л., Долгих Я.В. 2010. Морфометрическая характеристика семян и реальная семенная продуктивность редких видов орхидных Предуралья. Вестник Пермского университета. Серия: Биология, 2: 4–6.

Shibanova N.L., Dolgikh Ya.V. 2010. The morfometric characteristic of seeds and real seed production of rare species Orchidaceae of Preduralie. Vestnik Permskogo universiteta. Seriya biologiya [Bulletin of Perm University. Biology], 2: 4–6. (in Russian)

14. Широков А.И., Коломейцева Г.Л., Буров А.В., Каменева Е.В. 2005. Культивирование орхидей Европейской России. Нижний Новгород, 64.

Shirokov A.I., Kolomeytseva G.L., Burov A.V., Kameneva E.V. 2005. Kul'tivirovanie orkhidey Evropeyskoy Rossii [Cultivation of orchids of European Russia]. Nizhny Novgorod, 64. (in Russian)

15. Широков А.И., Крюков Л.А., Коломейцева Г.Л. 2007. Морфометрический анализ семян некоторых видов орхидных Нижегородской области. Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология, 4 (8): 205–208.

Shirokov A.I., Kryukov L.A., Kolomeytseva G.L. 2007. Morphometric analysis of the variability of seeds of some species of orchids of Nizhny Novgorod Region. Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya biologiya i ekologiya, 4 (8): 205–208. (in Russian)

16. Шульц Г.Э. 1966. Методы фенологических наблюдений при ботанических исследованиях. М., Наука, 101.

Shul'ts G.E. 1966. Metody fenologicheskikh nablyudeny pri botanicheskikh issledovaniyakh [Methods of phenological observations in botanical studies]. Moscow, Nauka, 101. (in Russian)

17. Bilz M., Kell S.P., Maxted N., Lansdown R.V. 2011. European Red List of Vascular Plants. Luxembourg, Publications Office of the European Union, 130.

18. Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora. Appendices I, II and III valid from 12 June 2013. International Environment House. Switzerland, Geneva, 45.

19. Vakhrameeva M.G., Tatarenko I.V., Varlygina T.I., Torosyan G.K., Zagulskii M.N. 2008. Orchids of Russia and Adjacent Countries (within the Borders of the Former USSR). Konigstein, A.R.G. Gantner Verlag K.G., 690.