

М.Г. Вахрамеева, Т.И. Варлыгина, И.В. Татаренко

ОРХИДНЫЕ РОССИИ

(БИОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ И ОХРАНА)



**М.Г. Вахрамеева, Т.И. Варлыгина,
И.В. Татаренко**

**ОРХИДНЫЕ РОССИИ
(БИОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ И ОХРАНА)**

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2014

УДК 582.594(470+571)

ББК 28.592.7(2)

В 22

Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В. Орхидные России (биология, экология и охрана). — Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2014. 437 с., ил., 48 цв.вкл.

В книге изложены результаты более чем тридцатилетнего изучения дикорастущих орхидных (*Orchidaceae*) в различных регионах России (от Калининградской области до Дальнего Востока, от Кольского п-ова до Кавказа) и за её пределами. Исследованы различные аспекты жизни орхидных — морфология и онтогенез, экология и фитоценология, микоризообразование, сезонный ритм, способы и интенсивность размножения, возрастная структура, устойчивость и динамика популяций, реакция на различные формы антропогенного воздействия, состояние их охраны. Обобщён большой объём отечественной и иностранной литературы.

Полученные результаты легли в основу характеристик свыше 125 видов семейства *Orchidaceae*, отмеченных на территории России. Приведены карты ареалов и цветные изображения каждого вида.

Книга может быть полезна ученым-ботаникам, преподавателям высших учебных заведений и использована при разработке практических мер по сохранению видов этого семейства.

Vakhrameeva M.G., Varlygina T.I., Tatarenko I.V. Orchids of Russia (biology, ecology and protection). — Moscow: KMK Scientific Press. 2014. 437 p., il., 48 color pl.

The book presents the results of long-term (over 30 years) study of the family *Orchidaceae* across Russia: from Kaliningrad Province to the Far East and from the Cola peninsula to the Caucasus, as well as in surrounding countries.

Along with an insight into a history of orchid researches in Russia, the book provides a review of modern knowledge in orchid morphology, habitats, individual and seasonal developments and reproduction strategies, mycorrhiza, pollination and species geographic range and conservation status in Russia. The book includes descriptions of more than 125 orchid species illustrated with colour images and maps.

© Коллектив авторов, текст, иллюстрации, 2014

© Товарищество научных изданий КМК, издание, 2014

ISBN 978-5-87317-997-8

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	4
Глава 1. Основные направления изучения дикорастущих орхидных на территории России.....	6
Глава 2. Распространение.....	11
Глава 3. Экология и фитоценология.....	14
Глава 4. Морфология	24
4.1. Морфология генеративных органов и особенности опыления цветков орхидных	24
4.2. Морфология вегетативных органов.....	31
Ключ для определения родов сем. Orchidaceae на территории России.....	46
Глава 5. Онтогенез	50
Глава 6. Ритм сезонного развития и особенности размножения.....	60
Глава 7. Микориза орхидных	69
Глава 8. Охрана орхидных в России.....	79
Глава 9. Описание отдельных видов	83
Список видов семейства орхидных, произрастающих на территории России.....	352
Список литературы	356
Карты распространения отдельных видов орхидных на территории России.....	406
Изображения видов (цветные фотографии и рисунки)	Вклейка
Указатель латинских названий растений	430
Указатель русских названий растений	435

ПРЕДИСЛОВИЕ

Семейство орхидные (*Orchidaceae* Juss.) — одно из наиболее привлекательных среди растительного мира благодаря необычайной декоративности большинства представителей и удивительному своеобразию их биологии. Многие виды этого семейства относят к редким и исчезающим, требующим срочной охраны, и внесены в Красные книги государственные и региональные. В связи с этим необходимо иметь достаточно полное представление об особенностях биологии орхидных, их устойчивости к различным природным и антропогенным факторам.

Авторы этой книги — выпускники и сотрудники МГУ, более 30 лет изучали жизнь дикорастущих орхидных в различных регионах, как в России, так и за ее пределами. Нам посчастливилось работать на Кольском полуострове, в Прибалтике, в Крыму, на Карпатах, Кавказе, Урале, Копет-Даге, в центральных областях Украины и России, в Сибири и на Дальнем Востоке, включая и тихоокеанские острова. Изучение орхидных осуществляли как при маршрутных исследованиях, так и на постоянных пробных площадях, на территориях охраняемых (заказниках, заповедниках, национальных парках), так и антропогенно трансформированных. Нас интересовали различные аспекты жизни орхидных — морфология и онтогенез, экология и фитоценология, микоризообразование, сезонный ритм, способы и интенсивность размножения, возрастная структура, устойчивость и динамика популяций, реакция на различные формы антропогенного воздействия и т.д. Нами также изучен и обобщен большой объем отечественной и иностранной литературы, включающий как старые классические работы, так и самые последние публикации.

Проведенная работа позволила уточнить распространение ряда видов, определить их экологическую и фитоценологическую приуроченность, способы и интенсивность размножения. Для многих видов установлены периодичность цветения, причины и продолжительность перехода в состояние вторичного покоя, длительность отдельных стадий онтогенеза и жизненного цикла в целом. Выявлена реакция видов орхидных на различные формы антропогенного воздействия и состояние их охраны. Полученные результаты легли в основу более или менее полных характеристик (в зависимости от степени их изученности на данный момент) свыше 125 видов семейства *Orchidaceae*, отмеченных на территории России к январю 2014 г. Приведены карты ареала и цветное изображение каждого вида.

В монографии представлено современное состояние знаний по биологии, распространению и охране видов семейства орхидных на территории России. Материалы, изложенные в книге, могут быть полезны ученым — ботаникам, преподавателям, студентам и аспирантам высших учебных заведений, а также деятелям охраны природы при составлении списков охраняемых видов и написании очерков для Красных книг государственных и региональных. Кроме того, материалы книги могут быть использованы при разработке практических мер по сохранению видов этого семейства на конкретных территориях.

Главы «Основные направления изучения орхидных России» и «Онтогенез» написаны М.Г. Вахрамеевой, главы «Распространение» и «Охрана» — Т.И. Варлыгиной, главы «Морфология», «Ритм сезонного развития и особенности размножения» и «Микориза» — И.В. Татаренко, глава «Экология и фитоценология» — М.Г. Вахрамеевой и Т.И. Варлыгиной.

БЛАГОДАРНОСТИ

В своей работе мы всегда встречали дружескую поддержку наших коллег. Во время наших многочисленных поездок и экспедиций большую помощь нам оказывали: на Дальнем Востоке — В.П. Верхолат, А.Б. Мельникова, М.В. Ракова, И.А. Флягина, А.А. Гончаров, в Прибалтике — В.В. Роост, О.М. Шмейдт, Г.Г. и А.Е. Кученевы, на Кавказе — Г.К. Торосян, С.А. Литвинская, Ф.М. Воробьева, В.П. Черновол, на Карпатах — М.Н. Загульский, в Крыму — И.В. и В.Н. Голубевы, В.М. Косых, Л.Л. Попкова, Е.Н. Кучер, на Урале — О.И. и М.С. Князевы, П.В. Куликов, Е.Г. Филиппов, на Алтае — С.В. Смирнов, в Забайкалье — Д.Г. Чимитов. Всем им мы выражаем самую глубокую благодарность. Огромную благодарность выражаем за неоценимую помощь в переводе некоторых труднодоступных книг Н.А. Асмус. Мы искренне признательны нашим коллегам Л.В. Денисовой, С.В. Никитиной, Н.К. Шведчиковой, В.В. Экзерцевой, Т.П. Переладовой, М.А. Голубевой, А.И. Сорокину, Г.Ю. Клинковой за дружескую помощь и участие в наших многочисленных экспедициях.

Авторы выражают глубокую признательность профессору К. Kondo, К. Karasawa, G. Ishida, H. Shimai, T. Yagame за ценные указания, помощь в проведении полевых исследований на территориях Японии и России, а также предоставленные иллюстрации.

За содействие в получении специальной ботанической литературы и многочисленные консультации мы благодарим наших искренне уважаемых коллег — Е.В. Андронову, И.В. Блинову, Н.Б. Гапоненко, Т.В. Жирнову, П.В. Куликова, О.А. Маракаева, А.Б. Мельникову, Л.Л. Попкову, Л.В. Семеренко, И.А. Тимченко, Т.С. Хмиль, Е.Г. Филиппова.

Сердечно благодарим всех, кто предоставил нам изображения растений для иллюстрации книги (авторы иллюстраций приведены рядом с изображениями). Мы признательны И.О. Зеленцову за техническую помощь при подготовке карт ареалов к печати.

Мы глубоко благодарны члену-корреспонденту РАН профессору В.Н. Павлову и доценту Ю.Е. Алексееву (кафедра геоботаники Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова) за помощь и ценнейшие консультации по самым различным аспектам биологии. За полезные советы и постоянную поддержку искренне благодарны директору Ботанического сада МГУ, профессору В.С. Новикову.

Исследования проведены при финансовой поддержке гранта Президента РФ для государственной поддержки научных исследований, проводимых ведущими научными школами РФ № НШ-4243.208.4 и ФЦП Минобрнауки «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009-2013 годы» (Госконтракты № 14.740.11.0165 и 16.740.111.0177).

Глава 1.

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИЗУЧЕНИЯ ДИКОРАСТУЩИХ ОРХИДНЫХ НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ

Самые ранние из известных работ, посвященных дикорастущим орхидным России, относятся к середине 19-го века. В этих работах орхидные характеризуются в основном как объекты для введения в культуру. В 1855 г. в «Вестнике естественных наук», издававшемся Московским обществом испытателей природы, напечатана небольшая заметка С.Н. Рачинского — «Ятрышники (орхидеи)». В 1856 г. в «Журнале садоводства» опубликована анонимная статья «Русская флора. Русские ятрышники», в которой охарактеризованы 15 видов подмосковных орхидей в связи с возможностью их введения в культуру. Этому же посвящены статьи Н.Д. Никитина (1864) и Э. Регеля (1866) в «Вестнике российского общества садоводов». Э. Регель сообщал об успешном культивировании в Санкт-Петербургском Императорском Ботаническом саду наземных орхидей и писал: «красивые виды *Orchis*, благовонные *Gymnadenia* и *Platanthera*, своеобразные *Ophrys* и *Cypripedium* (займут) достойно почетное место в наших садах...» и дал рекомендации по их выращиванию. О культивировании грунтовых орхидей в саду написана и статья И.И. Трояновского (1912).

В конце 19-го века появляются флористические работы, посвященные *Orchidaceae*. Особенно интересны работы I. Klinge (1898, 1899a,b,c,d) в «Трудах Санкт-Петербургского Ботанического сада», где он дает характеристику подрода *Dactylorhizis* (*Dactylorhiza* (Nevski) Soó), а также приводит список известных ему природных гибридов, внутривидовых и межродовых, в том числе *Ophrys apifera* × *Cephalanthera rubra*, *Aceras anthropophorum* × *Orchis militaris*, *Perularia (Tulotis) fuscescens* × *Orchis (Dactylorhiza) aristata*. Большая часть списка представляет собой гибриды внутри рода *Orchis*, понимаемого в широком смысле (включая род *Dactylorhiza*). В том же номере им опубликована статья об *Dactylorhizis*-Arten. Здесь и далее по тексту в скобках даны названия родов и видов по С.К. Черепанову (1995).

Примерно в это же время появляются статьи Б.А. Федченко (1899, 1900; Fedtschenko, 1899) об орхидных Московской губернии. Несколько позже А.Н. Криштофович (1907) пишет «заметки по русским орхидеям», а затем (1908) об *Orchis comperiana* и отмечает, что этот вид следует относить к роду *Comperia* С. Koch. В 1909 г. А. Finet сообщает о 12 видах орхидных острова Сахалин. В эти же годы печатается серия статей о находках орхидных в других регионах: в Московской области (Петунников, 1912), на Кавказе (Воронов, 1909; Угринский 1912, 1913). F. Kranzlin (1913) опубликовал «*Orchidaceae Sibiricae*», где дан ключ для определения сибирских орхидных. Позже (1931) он публикует работу на эту же тему в «*Repertorium Sp. nov. Fedde. Beih.*» .

В 20-е годы XX века продолжается дальнейшее изучение орхидных в различных регионах Средней России (Гаркави, 1924), Урала (Сюзев, 1926), Сибири (Сергиевская, 1929; Некрасова, 1929). Начиная с 1930-х гг., результатом целенаправленного флористического изучения территории Советского Союза стали публикации фундаментальных «Флор» и «Определителей», где даны полные (на момент издания) списки орхидных как для СССР в целом (Невский, 1935), так и для отдельных республик (государств), в том числе и для России и ее регионов (европейская часть, Кавказ, Сибирь, Дальний Восток).

В течение последних четырех десятилетий работа по изучению орхидных заметно оживилась, чему в значительной мере способствовала необходимость принятия срочных мер по охране этого семейства, поскольку численность и ареал многих видов заметно сократились. Между тем, сведения по биологии, экологии, численности и динамике популяций, устойчивости к антропогенному воздействию и т.д., были недостаточны. Требовались дополнительные исследования. Положительную роль сыграло проведение трех Всесоюзных совещаний «Охрана и культивирование орхидей» (Таллинн, 1980; Киев, 1983; Москва, 1987), Международного симпозиума «Популяции орхидей: изучение и охрана» (Рахов, 1994) и пяти Международных конференций «Охрана и культивирование орхидей» в Краснодаре (1998), Киеве (1999), Харькове (2003), Твери (2007), Санкт-Петербурге (2011), в которых российские орхидологи принимали самое активное участие. В опубликованных материалах этих конференций содержится много ценной информации по различным аспектам изучения орхидных. Эти совещания, с одной стороны, подвели итоги сделанной работе, а с другой, — показали необходимость дальнейшего изучения орхидей в определенных направлениях. Одним из последствий такого внимания к семейству *Orchidaceae* было написание свыше 30 диссертаций (в том числе Аверьянов, 1983; Андропова, 1988; Татаренко, 1991, 2007; Быченко, 1992; Блинова, 1995, 2009; Куликов, 1995, Фардеева, 1997; Филиппов, 1997; Баталов, 1998; Виноградова, 1999; Брагина, 2001; Маракаев, 2002; Плотникова, 2006; Пушай, 2006; Ефимов, 2007; Железная, 2008; Хомутовский, 2012; и др.), посвященных разным аспектам изучения российских дикорастущих орхидных. За этот же период опубликованы некоторые обобщающие работы по орхидным как отдельных регионов России (Мамаев и др., 2004; Иванов, Ковалева, 2005; Марковская и др., 2007; Пушай, Дементьева, 2008; Кириллова, 2010; Ефимов, 2011; Герасимович, 2012; и др.), так и России в целом (Вахрамеева и др., 1991; Татаренко, 1996; Vakhrameeva et al., 2008).

Ценные сведения по биологии и экологии, распространению, культивированию, видов орхидных, встречающихся также и в России, содержится в работах наших коллег из Ближнего Зарубежья. Эти сведения (с указанием авторов публикаций) мы цитируем в нашей книге. Библиографические данные о большей части этих работ приведены в нашем обзоре литературы, опубликованном в Бюллетене Московского общества испытателей природы (2004, т.109, вып.2, с.37–56).

Пути изучения орхидных в России в значительной мере были определены успехами активно развивающихся в последние десятилетия ботанических школ — в области биоморфологии (школа И.Г. и Т.И. Серебряковых), эмбриологии и репродуктивной биологии (школа Т.Б. Батыгиной), популяционной биологии (школы Т.А. Работнова и А.А. Уранова), микоризообразования (школа И.А. Селиванова).

В настоящее время можно выделить несколько главных направлений изучения дикорастущих орхидных в нашей стране. Мы кратко остановимся на некоторых наиболее существенных с нашей точки зрения исследованиях.

1. Важнейшие направления изучения орхидных — систематика и таксономия. Не всегда легко определить систематическую принадлежность изучаемых растений, особенно это касается видов рода *Dactylorhiza* Nevski, которому справедливо уделено много внимания в трудах Л.В. Аверьянова (1982, 1983а, б, 2000, 2006; и др.), а также и других ученых (Филиппов 1989, 1998а, б; Куликов, Филиппов, 1999а, б; и др.). Опубликованы ревизии и других родов орхидных во флоре России *Cypripedium* L. (Аверьянов, 1998б, 1999, 2000), *Spiranthes* Rich. (Аверьянов, 1998а), *Epipactis* Zinn. (Ефимов, 2004; и др.), *Platanthera* Rich. s.l. (Ефимов, 2006, 2007а, б), *Liparis* Rich. (Ефимов, 2011).

В последние годы получило распространение молекулярно-генетическое изучение орхидных, в частности, представителей родов *Cypripedium*, *Dactylorhiza*, *Orchis*, что позволило выявить на территории России наличие гибридогенных комплексов в зонах совместного произрастания видов (Филиппов, 2008; Андропова, 2009; Филиппов, Андропова, 2010, 2011; и др.). Показано, что ареалы некоторых таксонов содержат зоны интрогрессивной гибридизации (Андропова, 2011).

2. Изучением особенностей морфологии орхидных занимались и занимаются многие российские исследователи. Е.С. Смирнова (1983, 1986а, б, 1990; и др.) разработала единую морфологическую классификацию побеговых систем орхидных (включая субтропические и тропические виды). И.В. Татаренко на основе многолетних исследований разработала систему жизненных форм орхидных России, ею также показаны пути эволюционного преобразования побеговых систем орхидных России (1996, 2000, 2007). Ряд интересных морфологических особенностей наземных орхидных, касающихся внутри- и внепочечного развития побегов, интенсивности вегетативного размножения освещены в работах М.Н. Тихоновой (1972, 1981, 1983), И.В. Татаренко (1996, 2003 и др.), И.В. Блиновой (1995а, б, 2000, 2009 и др.), Баталова (1998 и др.). П.В. Куликов (1994) рассмотрел особенности вторично наземных жизненных форм некоторых орхидных.

3. Онтогенез многих наших наземных орхидных до сих пор недостаточно изучен. Однако, в последние годы работа в этом направлении оживилась — охарактеризован с большей или меньшей степенью подробности онтогенез около 30 видов в серии статей по орхидным в «Биологический флоре Московской области» (вып. 1–17, 1975–2014), в «Онтогенетическом атласе лекарственных растений» (вып. 3, 4, 5, 6 за 2002, 2004, 2007, 2011 гг., соответственно), а также в некоторых статьях (Вахрамеева, Денисова, 1980а, б, 1983а, 1988б; Татаренко, 1996, 1998а, 2002; Блинова, 1998б; Tatarenko, Kondo, 2003а, б) и диссертационных работах (Татаренко, 1991; Быченко, 1992; Блинова, 1995; Баталов, 1998; Виноградова, 1999б и др.). Серьезный вклад в изучение начальных этапов онтогенеза орхидных *in vitro* внесли Т.Б. Батыгина, ее сотрудники и ученики (Батыгина и др., 1980, 1998; Андропова, 1988, 1997; Batygina, Bragina, 1997; Брагина, 1999, 2001; Андропова и др., 2000а; Batygina, Andronova, 2000; и др.). Ценные сведения о первых этапах развития орхидей в природе содержатся в работах Т.Н. Виноградовой (Виноградова, Филин, 1993; Виноградова, 1996, 1999г; и др.). Ею же совместно с Е.В. Андроновой опубликована обобщающая работа по начальным этапам онтогенеза орхидных (Vinogradova, Andronova, 2002).

4. Репродуктивной биологии орхидных посвящены работы Т.Б. Батыгиной, ее учеников и сотрудников (Батыгина, Васильева, 1980; Батыгина, 1998; Bragina, 1998; Брагина, 2001; Андропова и др., 2000б; Куликов, Филиппов, 2000; Bragina, Batygina, 2007; и др.). Т.Б. Батыгина, Е.А. Брагина (2011) предложили технологию тиражирования ряда видов

орхидных умеренной зоны с целью сохранения естественного генофонда орхидных.

В последние годы начали активно изучать морфологию семян орхидных и их жизнеспособность (Андропова, 2007; Широков и др., 2007; Ивасенко, Андропова, 2011; Кривошеев, Ишмуратова, 2011; Фардеева, Кириллова, 2011, Коломейцева и др., 2012; и др.).

5. Важную роль в жизни орхидных играют консортивные связи. Их изучение позволяет точнее оценить перспективы выживания популяций орхидных в тех или иных условиях местообитания. Более подробно исследованы взаимоотношения орхидных с микоризообразующими грибами (Крюгер, Шардакова, 1980; Сизова и др., 1983, 1987; Куликов, 1995; Куликов, Филиппов, 2001; Tatarenko, 2002; Varivdina, Tatarenko, 2007; Воронина, 2007). Связь микоризообразования с интенсивностью фотосинтеза показана в работах О.А. Маракаева (Маракаев, 1998; Маракаев, Титова, 2000а, Маракаев и др., 2007, 2011). В последнее время начаты исследования ризосферы орхидных, включающей помимо грибов, микромицеты, бактерии и другие организмы, играющие огромную роль в жизни орхидных (Цавкелова, 2003, Шеховцева, Маракаев, 2011; Минеева, Воронина, 2011).

Изучением консортивных отношений орхидных с насекомыми (часто определяющих возможность выживания орхидных в природе) российские ученые начали более активно заниматься лишь в последнее время (Верецагина, Шибанова, 1995, 1997; Ишмуратова и др., 2002; Блинова, 2008; Кривошеев, 2011, 2012; Хомутовский, 2011, 2012).

6. Географическое распространение многих орхидных на территории России изучено более или менее подробно. Краткие обобщенные сведения представлены в вышеупомянутых «Флорах» и «Определителях» (Флора СССР, Флора европейской части СССР, Флора Сибири, Флора средней полосы европейской части России П.Ф.Маевского, Сосудистые растения Дальнего Востока и др.). Разумеется, в настоящее время по распространению ряда видов внесены существенные уточнения и дополнения (Ракова, 1990; Литвинская, 2006, 2011; Шибнева, 2008, 2011; и др.). Основная часть этих сведений внесена в последние издания государственной и региональных Красных книг. За последние годы выявлено несколько новых для территории России видов — *Comperia comperiana* (Steven) Asch. et Graen. (Макарова, Шулаков, 2011), *Listera convallarioides* (Sw.) Torr. (Мочалова, 2002).

7. Экологические и фитоценологические (нередко включающие и популяционные) исследования орхидных проводятся почти во всех регионах нашей страны — на севере европейской части России (И.В. Блинова, А.Е. Баталов, Н.В. Марковская, Т.Ю. Дьячкова; Л.В. Пучнина), в Средней России (Т.И. Варлыгина, М.Г. Вахрамеева, Л.В. Денисова, С.М. Дементьева, Е.Л. Железная, Е.С. Пушай, М.И. Хомутовский), на Кавказе (С.А. Литвинская, Е.А. Перебора), на Урале (О.И. и М.С. Князевы, Т.В. Жирнова, П.В. Куликов, Е.Г. Филиппов, И.А. Кириллова (Плотникова), Л.В. Пояркова (Бурганова), И.В. Суюндуков, М.Б. Фардеева), в Сибири (Т.М. Быченко, В.П. Амельченко, Е.А. Афанасьева, Н.А. Полицева), на Дальнем Востоке (И.В. Татаренко, А.Б. Мельникова, Д.Л. Врищ, А.А. Таран, В.П. Верхолат, М.В. Ракова). Обобщенные эколого-ценологические характеристики орхидных даны в работе М.Г. Вахрамеевой с соавторами (Вахрамеева и др., 1994; Vakhrameeva, Tatarenko, 2001, Vakhrameeva et al., 2008).

Большую ценность для понимания процессов, происходящих в жизни популяций наших орхидных, а также перспектив их сохранения, имеют многолетние эколого-фи-

тоценотические, популяционные и фенологические наблюдения, проводимые на постоянных пробных площадях в заповедниках и на других особо охраняемых территориях (Мельникова, 1987, Пояркова (Бурганова), 1987, 1992, 1996; Ракова, 1987, 1992; Жирнова, 1998, 2003, 2011; Мельникова и др., 1998, 2000; Пучнина, 1998, 2003, Вахрамеева, 2006, 2007; Железная, 2007, 2009, 2011; Вахрамеева и др., 2011; Кириллова, 2011).

Перспективный подход к оценке популяций орхидных с учетом подземной части (гемипопуляции) осуществил А.Е. Баталов (1998а, 2000, 2007). В этом же направлении работала и Т.Н. Виноградова (1999а, б, г), изучившая подземную часть популяций 5 видов. Безусловно, это возможно только для видов с высокой численностью.

8. В последние десятилетия в связи со все усиливающимся влиянием человека на природу изучают реакцию орхидных (особенно редких видов) на различные формы антропогенного воздействия (Смирнов, 1969; Вахрамеева, Варлыгина, 1996; Вахрамеева и др., 1997). Следует отметить, что представление об устойчивости орхидных претерпело некоторые изменения. Оказалось, что многие виды более устойчивы к некоторым формам антропогенного воздействия, чем полагали прежде (Варлыгина, Вахрамеева, 1998; Быченко, 1998; Пушай, 2007; Чиркова, Егошина, 2011; и др.).

9. Важным аспектом исследований, связанным с проблемой сохранения биоразнообразия дикорастущих орхидных, следует считать их культивирование. Эта работа проводится во многих ботанических садах (Лукс, 1961, 1980, 1987; Андреев, 1983; Князева, 1986; Князев, Князева, 1988; Варлыгина, 1998; Широков и др., 2005; Орленко, Горбунов, 2007; Клюйкова, 2007, 2011; Коновалова, Шевырева, 2007, 2011).

Культивирование природных орхидных представляет значительные трудности, в связи с чем особо ценны работы Т.Б. Батыгиной с сотрудниками по проращиванию семян на среде с последующим перенесением растений в грунт (Андропова, 1986, 1988; Батыгина и др., 1988; Batygina et al., 2000; Батыгина, Брагина, 2011 и др.). Е.В. Андропова с сотрудниками изучает перспективы выживания *Dactylorhiza maculata* s.l. после высадки из культуры в природные условия (Ивасенко, Андропова, 2011; Андропова и др., 2011).

Таким образом, изучение дикорастущих орхидных на территории России охватывает различные стороны жизни этих растений. Несомненно, получено много новых и интересных для науки сведений, касающихся семейства *Orchidaceae*. Необходимо и дальше расширять и углублять исследования во всех вышеназванных аспектах. Однако, на наш взгляд, следует обратить большее внимание на некоторые направления, которым до сих пор (в силу различных причин) уделяли недостаточное внимание — изучению онтогенеза (особенно редких и исчезающих видов), интенсивности и цикличности микоризообразования, особенностей опыления, мониторингу динамики численности и онтогенетической структуры популяций в различных условиях местообитания и при различных формах антропогенного воздействия, а также разработке конкретных мер по сохранению отдельных видов в природе. Все это поможет выполнить одну из важнейших задач, стоящих перед орхидологами — сохранение биологического разнообразия этого уникального семейства.

Изучение географического распространения орхидных позволило уточнить их распределение по территории России и составить карты ареалов (Vakhrameeva et al., 2008). Установлено, что среди российских орхидных 9 видов имеют голарктический ареал: *Calypso bulbosa*, *Coeloglossum viride*, *Corallorhiza trifida*, *Cypripedium guttatum*, *Goodyera repens*, *Hammarbya paludosa*, *Liparis loeselii*, *Listera cordata* и *Malaxis monophyllos*, 25 видов — евразийский, 22 — преимущественно европейский, 5 — средиземноморский, 11 — преимущественно кавказский; 1 — крымско-кавказский — *Ophrys taurica*; 1 — крымско-кавказско-малоазиатский — *Comperia comperiana*; 2 — кавказско-азиатский — *Dactylorhiza salina* и *D. umbrosa*; 44 — азиатский, 6 — восточно-азиатско-североамериканский; 1 — евро-сибирско-североамериканский — *Leucorchis albida*; 1 — евразийско-австралийский *Spiranthes sinensis*.

В числе российских орхидных 2 вида — локальные эндемики, которые встречаются только на территории России: *Neottia ussuriensis* — эндемик южного Приморья и *Liparis sachalinensis* — эндемик о. Сахалин.

Анализ распространения различных таксонов орхидных по обширной территории России позволяет понять географические предпосылки формирования флоры орхидных в том или ином регионе. На территории России проходят северные, восточные и западные границы распространения многих видов орхидных. Большинство из них в России находятся на северной границе ареала, причем у некоторых видов она проходит за Полярным Кругом. Число таких видов на Кольском полуострове наибольшее — достигает 15, что, безусловно, объясняется влиянием теплого течения Гольфстрим. В районе Полярного Урала встречаются 9 видов орхидей, в Сибири — 6 и на Дальнем Востоке всего 3 вида, среди которых *Corallorhiza trifida* распространяется до нижнего течения р. Колымы, *Lysiella oligantha* — до юга Чукотки, а *Coeloglossum viride* — доходит до самого севера Чукотки. Только в северных широтах в европейской части России и на Полярном Урале распространен преимущественно европейско-североамериканский аркто-альпийский вид *Leucorchis albida*. Расселение орхидных в северном направлении непосредственно связано с сукцессионными процессами, начавшимися после отступления ледника.

Среди видов с кавказским ареалом на территории России произрастают 3 вида эндемичных для Кавказа: *Himantoglossum formosum* (в России только в Республике Дагестан), *Ophrys caucasica* (Дагестан и Краснодарский край) и *Orchis viridifusca* (Краснодарский край), а также крымско-кавказский эндемик *Himantoglossum caprinum* (Краснодарский край).

Относительно недавно на Кавказе в районе Хосты найден вид *Comperia comperiana*, который ранее для Кавказа не указывался (Макарова, Шулаков, 2011). Эта находка подтверждает предположение о том, что ранее вид имел более широкое распространение. В настоящее время ареал вида крымско-кавказско-малоазиатский.

Один из видов с кавказско-азиатским ареалом — *Dactylorhiza salina* растет в России на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, с островными местонахождениями в Республике Саха и Амурской области. Другой вид — *D. umbrosa*, в кавказском регионе России вообще не встречается, но довольно широко распространен в Западной и Восточной Сибири. Оба вида в России находятся на северной границе распространения.

Оказалось, что большинство видов, имеющих широкие ареалы: преимущественно европейский (европейско-малоазиатский, европейско-переднеазиатский), а также древне-средиземноморский и другие, в России растет только на территории Кавказа. Видимо, именно здесь нашлись подходящие условия для произрастания этих 16 видов. Общее число видов орхидей, встречающихся в кавказском регионе России, достигает 29.

Другие орхидеи с преимущественно европейским ареалом, отсутствующие на Кавказе, имеют широкий ареал в Европейской России: *Ophrys insectifera*, *Orchis coriophora*, *O. mascula* и *Platanthera chlorantha*, но находятся здесь на восточной границе распространения, доходя до Урала. Виды с европейским ареалом на территории России отмечаются преимущественно в Калининградской области: *Dactylorhiza majalis*, *Orchis morio*, *Epipactis purpurata*, причем последний вид вероятно исчез, а *Gymnadenia odoratissima* — европейский вид с дизъюнктивным ареалом сохранился только в реликтовом местонахождении на Южном Урале (Мамаев и др., 2004). Еще один вид с европейским аркто-альпийским ареалом — *Chamorchis alpina* — указан только в одном местонахождении в Мурманской области (Фл. Мурман. обл., 1954).

Важнейшим центром биоразнообразия орхидных в Северном полушарии считается Юго-Восточная Азия (Тахтаджян, 1978; Chen, 1982), откуда, по-видимому, происходят многие орхидные, встречающиеся на российском Дальнем Востоке, где проходят границы ареалов многих юго-восточноазиатских таксонов. Несколько видов, распространенных только в Японии и на Южных Курильских островах, являются японо-курильскими эндемиками: *Amitostigma kinoshitae*, *Dactylostalyx ringens*, *Cephalanthera erecta* и *Myrmechis japonica*.

Четыре вида орхидных (*Cypripedium yatabeanum*, *Dactylorhiza aristata*, *Platanthera chorisiana*, *P. convallariifolia*), растущие в Японии, на Корейском полуострове и на Дальнем Востоке России распространены также на западе Северной Америки (Вышин, 1996). А еще два вида, *Listera convallarioides* и *Platanthera dilatata*, имеющие преимущественно североамериканский ареал, заходят на территорию России из Северной Америки только на Командорские острова.

Лишь один вид орхидных России имеет ареал, простирающийся в Южное полушарие. *Spiranthes sinensis* растет в Новой Зеландии, Австралии, Океании и на большей части Евразии. В России он распространен от Урала до Дальнего Востока. Вид очень variabelен на протяжении своего обширного ареала (Аверьянов, 1998а).

Гораздо меньше видов распространились на территорию Восточной Сибири и имеют там западные границы ареалов (*Listera pinetorum*, *Platanthera hologlottis*, *P. tipuloides*, *Tulotis fuscescens*). До Урала и далее на территорию восточной Европы проникают *Cypripedium macranthon* и *C. guttatum*. В Сибири происходит смена европейских и дальневосточных викарирующих видов: *Neottia nidus-avis* и *N. papilligera*, *Platanthera chlorantha* и *P. freynii* (*P. densa*). Самые крупные ареалы, охватывающие большую часть Евразии, имеют, например, виды *Cypripedium calceolus*, *Epipogium aphyllum*, *Corallorhiza trifida*, *Coeloglossum viride*, *Neottianthe cucullata*, *Spiranthes sinensis* и др.

На западных склонах Среднего и Южного Урала, в 1000–2000 км к востоку от основного ареала, обнаружены изолированные реликтовые местонахождения таких европейских видов, как *Cephalanthera longifolia*, *C. rubra*, *Orchis mascula*, *Ophrys insectifera*, *Gymnadenia odoratissima* и *Dactylorhiza ochroleuca* (Мамаев и др., 2004).

При продвижении с запада на восток постепенно сокращается число видов рода *Dactylorhiza*: в Европейской России 9 видов, в Сибири — 7 видов, до Восточной Сибири, по мнению ряда исследователей, проникают *D. baltica*, *D. fuchsii* (Аверьянов, 1990), причем *D. incarnata* и *D. cruenta* доходят дальше — до Хабаровского края (Шлотгауэр, 2008), а *D. salina* — до Амурской области (Дарман, 2009). Лишь один вид рода, *D. aristata*, произрастает в Камчатском крае, Сахалинской и Магаданской областях.

Таким образом, расселение орхидных по территории Евразии, по-видимому, происходило в трех основных направлениях: основное — с юга на север, а также с востока на запад и с запада на восток. На Урале и в Сибири сходятся ареалы западных, преимущественно европейских видов, и азиатских, кроме того, здесь сохранились реликтовые участки ареалов некоторых видов, которые не имеют в настоящее время сплошного ареала в Европейской России.

Орхидеи широко распространены по всему земному шару. Они растут и высоко в горах, и на равнинах, в болотах и водоемах, в степях и пустынях. Некоторые виды в горах Колумбии живут в нетающих снегах, в Австралии растут под землей. Большое разнообразие их наблюдается во влажных тропических горных лесах. Большинство орхидных предпочитает высоту от 500 до 1700 м над ур. м. Обычно они не поднимаются выше 2000 м, но некоторые встречаются у верхней границы леса и даже достигают высоты 5000 м над ур. м. Их не встретишь лишь в Антарктике, жарких сухих пустынях, на высочайших вершинах гор — в местах с экстремальными условиями жизни.

На территории России орхидные растут почти повсеместно (за исключением Крайнего Севера) в самых разнообразных экологических условиях. Многие виды имеют обширный ареал и встречаются в разнообразных типах фитоценозов, значительно меньше среди них видов с узкой фитоценотической приуроченностью. Особенности экологии орхидных в большей или меньшей степени освещены во многих статьях и монографических обзорах, посвященных различным аспектам их изучения. В ряде публикаций приведены характеристики местообитаний орхидных (Summerhayes, 1951; Sheviak, 1974; S.Nilsson, 1979; Sarosiek, Szymanska, 1986; Собко, 1989; Schmeidt, 1996; Татаренко, 1996; Мамаев и др., 2004; Vakhrameeva et al., 2008; Перебора, 2011 и др.). Экологические характеристики отдельных видов даны в серии статей «Biological flora of British Isles» в *Journal of Ecology*, а также в издании «Биологическая флора Московской области» (вып. 1–16, 1975–2008 гг.). Ценные сведения содержатся в работах проф. J. Sarosiek и его учеников в издании «Acta Universitatis Wratislaviensis» серии «Prace Botaniczne» (1990–2001 гг.). Большинство авторов подчеркивают экологическую лабильность многих видов, их способность расти при довольно большом диапазоне абиотических факторов (Stuckey, 1967; Sanford, 1974; Загульский, 1990в; и др.). Изучение некоторых видов в удаленных друг от друга частях ареала позволило существенно изменить представление об особенностях их экологии и фитоценологии. Например, оказалось, что экологический ареал *Corallorhiza trifida*, *Cypripedium calceolus*, *C. guttatum*, *Listera cordata*, *Malaxis monophyllos* значительно шире, чем считали ранее. С другой стороны, немало видов (*Epipogium aphyllum*, *Hammarbya paludosa* и др.), также изученных в различных частях их обширного ареала, отличаются очень узкой экологической амплитудой. Отмечают (Hadley, 1970), что микоризообразующие грибы орхидных, способные обеспечить прорастание их семян и нормальное развитие особей, распространены, по-видимому, гораздо шире, чем сами орхидеи. Поэтому редкость ряда видов орхидных можно объяснить их экологическими свойствами.

В целях создания возможно более полной картины отношения орхидных к абиотическим факторам мы проанализировали данные, полученные с 1975 по 2012 г. в разных

регионах России и сопредельных государств в пределах бывшего СССР (от Калининградской области и стран Балтии, Украинских Карпат, Крыма, Кавказа до Урала, Сибири, Дальневосточного Приморья, Сахалина, Курильских островов и стран Центральной Азии). Определение освещенности и влажности проводили в конкретных местообитаниях, кислотность почвы и содержание питательных веществ в почве определяли в лабораторных условиях. Все сведения представлены в виде шкал. Оригинальные материалы, полученные авторами настоящей книги, были дополнены имеющимися литературными сведениями (Summerhayes, 1951; Stuckey, 1967; Landolt, 1977; Procházka, Velisek, 1983; Ellenberg et al., 1991; Быченко, 1992; Вахрамеева и др., 1994; Куликов, 1995; Schmeidt, 1996; Тимченко, 1996а; Филиппов, 1997; и др.).

Практика составления экологических шкал (Раменский, 1938; Ellenberg, 1974; Landolt, 1977; Ellenberg et al., 1991) показала значительное удобство такой формы информации. Поскольку каждый вид способен расти при некотором диапазоне действия того или иного фактора, то отражение этого диапазона в виде формализованных ступеней для анализа многочисленных конкретных обозначений весьма наглядно и удобно. При составлении шкал удачно сочетаются количественные и качественные характеристики отдельных факторов и местообитаний в целом. Для характеристики экологических особенностей отдельных видов мы использовали достаточно четкие описания ступеней экологических факторов, предложенные Е. Landolt (1977). Отношение орхидных к абиотическим факторам, таким как освещенность, увлажнение, кислотность (реакция) и богатство почвы отражено в форме шкал в табл. 3.1. Для многих изученных видов орхидных диапазон абиотических факторов оказался довольно широким, не укладывающимся в пределы одной ступени. В то же время эти значения весьма сходны в разных частях ареала, что позволило поместить в одной таблице результаты исследования по разным регионам. Представленные в таблице сведения отражают современный уровень знаний об экологии абсолютного большинства видов наших орхидных. Неполнота сведений объясняется, по крайней мере, двумя причинами. Первая — систематическое положение некоторых видов не всегда достаточно ясно, поэтому сведения об особенностях их произрастания в природных условиях недостаточны или отсутствуют. Второе — некоторые четко отграниченные в систематическом отношении виды в природных условиях до настоящего времени мало изучены (вследствие крайней редкости или малой доступности их местонахождений).

Таблица 3.1.

Некоторые эколого-фитоценотические характеристики местообитаний орхидных

№	Вид	Экологические факторы				Фитоценозы
		L	F	R	N	
1	2	3	4	5	6	7
1	<i>Amitostigma kinoshitae</i>	5	5	1-2	1-2	Болота, сырые луга
2	<i>Anacamptis pyramidalis</i>	4	2	4	2	Светлые широколиственные леса, опушки, кустарники
3	<i>Calypso bulbosa</i>	2	3	3	2-3	Темнохвойные мшистые леса
4	<i>Cephalanthera damasonium</i>	2-3	3	4	2-3	Светлые широколиственные леса, кустарники

Таблица 3.1. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7
5	<i>Cephalanthera floribunda</i>	4	2	4	2	Светлые широколиственные леса, опушки, кустарники
6	<i>Cephalanthera longibracteata</i>	3	3	2	4	Светлые широколиственные леса, опушки, кустарники, высокоотравье
7	<i>Cephalanthera longifolia</i>	3–4	2	4	2	Светлые широколиственные леса, опушки, кустарники
8.	<i>Cephalanthera rubra</i>	3	2	4	2	Светлые широколиственные леса, опушки, кустарники
9.	<i>Chamorchis alpina</i>	5	2	4	2	Горные луга, тундра
10.	<i>Coeloglossum viride</i>	4	2–3	2–3	2	Тундра, светлые леса, опушки, кустарники, луга, горные луга
11.	<i>Comperia comperiana</i>	4	2	4	2	Светлые леса, опушки, кустарники
12.	<i>Corallorhiza trifida</i>	2–5	2–4	2–3	2	Тундра, светлые леса, опушки, кустарники, болота, заболоченные и сырые луга
13.	<i>Cremastra variabilis</i>	1–2	3	3–4	4	Тенистые лиственные и хвойные леса, высокоотравье
14.	<i>Cypripedium calceolus</i>	3	2–4	3–4	2–4	Светлые лиственные и хвойные леса, опушки, кустарники
15.	<i>Cypripedium guttatum</i>	3	2–4	3–4	3–4	Светлые леса, опушки, кустарники
16.	<i>Cypripedium macranthon</i>	3–4 (5)	2–3 (4)	3	2–4	Светлые лиственные и хвойные леса, опушки, кустарники, горные луга
17.	<i>Cypripedium ventricosum</i>	3	2–3	3–4	2–4	Светлые леса, опушки, кустарники
18.	<i>Dactylorhiza aristata</i>	4	3	3	4	Светлые леса, опушки, кустарники, луга, горные луга, заросли бамбука курильского
19.	<i>D. baltica (D. longifolia)</i>	4–5	4	3–4	3	Светлые леса, опушки, кустарники, болота, сырые луга
20.	<i>D. cordigera</i>	5	4	3	3	Болота, заболоченные и сырые луга, горные луга
21.	<i>D. cruenta</i>	5	5	3	2	Болота, заболоченные и сырые луга
22.	<i>D. euxina</i>	5	2	3–4	2	Горные луга
23.	<i>D. flavescens</i>	4	2–3	2–4	–	Светлые леса, опушки, кустарники, луга
24.	<i>D. fuchsii</i>	3–5	3	3–5	2–3	Светлые леса, опушки, кустарники, луга
25.	<i>D. iberica</i>	5	4	–	–	Заболоченные и сырые луга, горные луга
26.	<i>D. incarnata</i>	4–5	4–5	3–5	2	Болота, заболоченные и сырые луга
27.	<i>D. maculata</i>	4–5	4	2–3	2	Тундра, светлые леса, опушки, кустарники, болота, сырые луга
28.	<i>D. majalis</i>	5	4–5	3–5	2	Болота, заболоченные и сырые луга
29.	<i>D. russowii</i>	5	5	3–4	2	Болота разных типов, заболоченные луга
30.	<i>D. sambucina</i>	5	3	2–4	2–3	Светлые леса, опушки, кустарники, луга
31.	<i>D. traunsteineri</i>	3–4	5	3	2	Тундра, болота разных типов, опушки, кустарники, заболоченные луга,
32.	<i>D. urvilleana</i>	4–5	3	3–4	2	Светлые леса, опушки, кустарники, сырые, заболоченные и горные луга
33.	<i>Dactylostalyx ringens</i>	2	4	1–2	1–2	Тенистые леса
34.	<i>Eleorchis japonica</i>	5	5	1–2	3	Болота разных типов

Таблица 3.1. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7
35.	<i>Ehippianthus sachalinensis</i>	2–3	4	–	2–3	Светлые и тенистые леса, опушки, кустарники
36.	<i>Epipactis atrorubens</i>	3–4	2	4–5	1	Светлые леса, опушки, кустарники, луга, каменистые склоны
37.	<i>E. helleborine</i>	2–3	3	3–4	2	Светлые леса, опушки, кустарники, луга
38.	<i>E. microphylla</i>	1–2	2–3	4	1–2	Тенистые леса
39.	<i>E. palustris</i>	4–5	4–5	4–5	2	Болота разных типов, заболоченные и сырые луга
40.	<i>E. papillosa</i>	3	3	–	4	Тенистые и светлые леса, опушки, кустарники, луга, заросли бамбука
41.	<i>E. thunbergii</i>	4	4	–	5	Болота разных типов и сырые луга
42.	<i>Epipogium aphyllum</i>	1–2	3–4	3–4	2	Тенистые леса
43.	<i>Galearis cyclochila</i>	1–2	4–5	2	3	Сырые тенистые леса
44.	<i>Gastrodia elata</i>	1–2	3–4	–	5	Леса, опушки, кустарники, болота
45.	<i>Goodyera repens</i>	1–2	2–3	3	1	Леса, опушки, кустарники
46.	<i>G. schlechtendaliana</i>	1–3	3–4	–	3–4	Леса, опушки, кустарники
47.	<i>Gymnadenia conopsea</i>	4	3	4	2	Тундра, светлые леса, опушки, кустарники, болота, луга разных типов, включая горные
48.	<i>G. odoratissima</i>	4	3–4	5	2	Болота и луга разных типов
49.	<i>Habenaria linearifolia</i>	3–4	4	–	–	Болота и сырые луга
50.	<i>H. radiata</i>	5	4	2	4	Болота и сырые луга
51.	<i>Hammarbya paludosa</i>	5	5	2–3	1–2	Болота, луга заболоченные и сырые
52.	<i>Herminium monorchis</i>	3–5	2–4	4–5	2	Болота, луга разных типов
53.	<i>Himantoglossum caprinum</i>	4–5	1	4–5	2	Светлые леса, опушки, кустарники
54.	<i>Leucorchis albida</i>	5	3–4	2–4	1–2	Тундра, светлые леса, опушки, кустарники, болота, заболоченные и сырые луга
55.	<i>Limodorum abortivum</i>	3	2	4–5	2	Светлые леса, опушки, кустарники
56.	<i>Liparis japonica</i>	1–2	3	–	4	Тенистые леса
57.	<i>L. krameri</i>	1–3	2–3	–	4	Тенистые леса
58.	<i>L. loeselii</i>	4	4–5	4–5	1	Болота разных типов, сырые луга
59.	<i>L. makinoana</i>	3	2–3	2	4	Светлые леса, опушки, кустарники, болота, сырые и заболоченные луга
60.	<i>Listera cordata</i>	2–4	3–5	1	1–2	Тундра, тенистые леса, болота, разных типов, сырые луга
61.	<i>L. nipponica</i>	2	3–4	1	3	Тенистые леса
62.	<i>L. ovata</i>	3–5	3	3	3	Светлые леса, опушки, кустарники, болота
63.	<i>L. pinetorum</i>	2	3	–	2–3	Тенистые леса
64.	<i>Lysiella oligantha</i>	2–5	3	3	2	Тундра, тенистые и светлые леса, опушки, кустарники, луга, равнинные и горные
65.	<i>Malaxis monophyllos</i>	2–3	3–4	2–4	2–3	Светлые леса, опушки, кустарники, болота, сырые луга, высокогорье
66.	<i>Myrmechis japonica</i>	1	3	–	–	Тенистые леса

Таблица 3.1. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7
67.	<i>Neottia asiatica</i>	1	3	3	4	Леса, опушки, кустарники
68.	<i>N. nidus-avis</i>	2	3	4	3	Тенистые и светлые леса, опушки, кустарники
69.	<i>N. papilligera</i>	1–2	3	3–4	4	Тенистые и светлые леса, опушки, кустарники
70.	<i>Neottianthe cucullata</i>	2–3	3	2–4	2–3	Тенистые и светлые леса, опушки, кустарники, горные луга
71.	<i>Ophrys apifera</i>	4	2	4–5	2	Светлые леса, опушки, кустарники, луга
72.	<i>O. caucasica</i>	4	2	4–5	2	Светлые леса, опушки, кустарники, луга, каменистые склоны
73.	<i>O. insectifera</i>	4–5	3–5	4–5	1	Болота и луга, кустарники, светлые леса, опушки
74.	<i>O. oestriifera</i>	4	2	4–5	2	Светлые леса, опушки, кустарники
75.	<i>O. taurica</i>	4–5	2	4–5	-	Светлые леса, опушки, кустарники, горные луга
76.	<i>O. coriophora</i>	4	3	4	2	Кустарники, сырые и влажные луга, светлые леса, опушки, по западинам в степи
77.	<i>O. mascula</i>	4	3	4	3	Светлые леса, опушки, кустарники
78.	<i>O. militaris</i>	4–5	2–3	4–5	2	Светлые леса, опушки, кустарники
79.	<i>O. morio</i>	4–5	2–3	3–4	2	Луга, кустарники
80.	<i>O. pallens</i>	4	3	4	3	Светлые леса, опушки, кустарники, горные луга
81.	<i>O. palustris</i>	5	4–5	4	2	Болота, заболоченные и сырые луга
82.	<i>O. picta</i>	4	2	4	2	Луга, кустарники
83.	<i>O. provincialis</i>	4	1–2	4	2	Светлые леса, опушки, кустарники, горные луга
84.	<i>O. punctulata</i>	4–5	2	4	2	Светлые леса, опушки, кустарники, луга
85.	<i>O. purpurea</i>	4	2–3	4–5	3	Светлые леса, опушки, кустарники
86.	<i>O. simia</i>	4	2	4	2	Светлые леса, опушки, кустарники, горные луга
87.	<i>O. tridentata</i>	4–5	2–3	4	2	Светлые леса, опушки, кустарники, луга
88.	<i>O. ustulata</i>	4	3	4–5	2	Светлые леса, кустарники, опушки, луга
89.	<i>Oreorchis patens</i>	2–3	3	1–2	4–5	Тенистые леса, высокотравье
90.	<i>Platanthera bifolia</i>	2–4	2–4	3–5	2	Светлые леса, опушки, кустарники, луга
91.	<i>P. camtschatica</i> (<i>Neolindleya camtschatica</i>)	3–5	2–4	3–4	4–5	Светлые леса, опушки, кустарники, болота, сырые луга
92.	<i>P. chlorantha</i>	2–3	2–3	4–5	2	Светлые леса, опушки, кустарники
93.	<i>P. chorisiana</i>	4–5	4–5	4	4	Болота, заболоченные и сырые луга, горные луга
94.	<i>P. convallariifolia</i>	4–5	4	2–4	4	Болота, заболоченные и сырые луга
95.	<i>P. extremiorientalis</i>	3–5	3–4	1–3	3	Светлые леса, опушки, кустарники, луга
96.	<i>P. hologlottis</i>	5	4	1–3	4	Болота, заболоченные и сырые луга и пойменные луга

Таблица 3.1. (окончание)

1	2	3	4	5	6	7
97.	<i>P. maximowicziana</i>	3–4	3–4	1–3	3–4	Светлые леса, опушки, кустарники, болота, заболоченные и сырые луга
98.	<i>P. ophrydioides</i>	3–5	3	2	2	Светлые леса, опушки, кустарники, горные луга
99.	<i>P. sachalinensis</i>	4–5	3	–	–	Светлые леса, опушки, кустарники, луга
100	<i>P. tipuloides</i>	4	4–5	3–4	4	Светлые леса, опушки, кустарники, болота, заболоченные и сырые луга
101	<i>Pogonia japonica</i>	5	5	1	2	Болота разных типов, заболоченные и сырые луга
102	<i>Serapias vomeracea</i>	5	1–2	3–5	2	Светлые леса, опушки, кустарники, луга
103	<i>Spiranthes sinensis</i> (включая <i>S. amoena</i>)	4–5	2–5	2–5	–	Светлые леса, опушки, кустарники, болота, луга разных типов, включая пойменные
104	<i>S. spiralis</i>	3–4	2–3	3–5	1	Светлые леса, опушки, кустарники, луга
105	<i>Steveniella satyrioides</i>	3	2	4–5	2	Светлые леса, опушки, кустарники, горные луга
106	<i>Traunsteinera globosa</i>	5	3	4	3	Луга равнинные и горные
107	<i>T. sphaerica</i>	5	2	4	3	Луга равнинные и горные
108	<i>Tulotus fuscescens</i>	2–4	2–3	2–5	2–4	Тенистые и светлые леса, опушки, кустарники, луга
109	<i>T. ussuriensis</i>	2–4	2–3	2	3–4	Тенистые и светлые леса, опушки, кустарники, луга

Примечание к обозначениям ступеней экологических шкал (Landolt, 1977).

L — шкала освещенности: **1** — полностью теневое растение (часто растущее в условиях менее 3 % от полной освещенности); **2** — главным образом теневое растение (чаще при 10% от полной освещенности); **3** — полутеневое растение (при относительной освещенности более 10%); **4** — полусветовое (часто на полном свету, но иногда при некотором затенении); **5** — полностью световое растение, неспособное выносить затенение.

F — шкала влажности: **1** — на очень сухих почвах, индикатор сухих местообитаний; **2** — на сухих почвах, избегает очень сухие и очень влажные почвы; **3** — на почвах от средней сухости до влажных; **4** — на почвах от влажных до сырых; **5** — на почвах, пропитанных водой, избегает среднеувлажненные местообитания; **5w** — на почвах очень сырых после дождя; **5u** — на затопляемых участках; **5s** — растения с листьями, плавающими в воде; **5i** — растения, живущие в воде, но большая часть их листьев находятся над водой.

R — шкала кислотности почвы: **1** — на очень кислых почвах (рН менее 4,5); **2** — на кислых почвах (рН 3,5–5,6); **3** — на слабокислых почвах (рН 4,5–7,5), никогда на очень кислых, но иногда на нейтральных и слабощелочных почвах; **4** — на щелочных почвах (рН 5,5–8,0); **5** — только на щелочных почвах (рН выше 6,5); **x** — на очень кислых и на щелочных почвах, часто избегает средние условия, так как не выдерживает конкуренции с другими видами.

N — шкала богатства почвы питательными веществами (особенно азотом): **1** — на очень богатых почвах; **2** — на бедных почвах; **3** — на почвах от среднебедных до среднебогатых; **4** — на богатой почве; **5** — на почве богатой (особенно азотом), никогда не встречаются на бедных.

Мы сочли невозможным использовать сведения по экологии орхидных, приведенные в работах некоторых исследователей, заменяющих изучение конкретных условий местообитания того или иного вида расчетами по шкале Д.Н. Цыганова (1983). Эта шкала в значительной мере «умозрительная» и не может достоверно характеризовать природные условия, в которых обитает вид. Использование подобных недостоверных сведений особенно вредно при изучении редких и исчезающих видов и разработке мер по их сохранению.

Как показывают сведения, приведенные в таблице, большинство изученных российских орхидных встречается в условиях хорошей освещенности (баллы 3 и 4, т.е. не менее 10% от полной освещенности, а часто и при полной освещенности) и могут быть отнесены к гелиофитам. Это преимущественно растения открытых, хорошо освещенных местообитаний (*Amitostigma kinochitae*, *Dactylorhiza incarnata*, *D. russowii*, *Eleorchis japonica*, *Epipactis palustris*, *Habenaria radiata*, *Hammarbya paludosa*, *Leucorchis albida*, *Platanthera hologlottis*, *Pogonia japonica*, *Traunsteinera globosa*). Эти виды — обитатели лугов, болот, каменистых склонов. Они никогда не встречаются под пологом леса, в густых зарослях кустарников. К облигатным сциофитам (баллы 1–2) относятся *Epipogium aphyllum*, *E. microphylla*, *Galearis cyclochila*, *Goodyera repens*, *Ephippianthus sachalinensis*, *Myrmechis japonica*, виды рода *Neottia*. Большинство сциофитов встречается в широколиственных и темнохвойных лесах Дальнего Востока.

Орхидеи преимущественно растут в умеренно влажных местах, избегая как избыточно влажные, так и очень сухие почвы. Около 70% российских орхидных относятся к индикаторам средней влажности (баллы 2 и 3). Изредка они встречаются на сухих почвах (балл 1) — *Himantoglossum caprinum*, *Orchis provincialis*, *Serapias vomeracea*. Некоторые виды — *Dactylorhiza flavescens*, *Epipactis microphylla*, *Limodorum abortivum*, растущие в Крыму и на Кавказе, и ряд видов из родов *Ophrys* и *Orchis* приспособились к перенесению довольно длительных (до 1–2 месяцев) периодов засухи как за счет запаса воды в подземных органах, так и снижения активности процессов метаболизма. Активная жизнь таких растений возобновляется после обильного увлажнения почвы. Другие орхидные характеризуются весьма широкой экологической амплитудой по отношению к влажности — *Corallorhiza trifida*, *Cypripedium calceolus*, *C. guttatum*, *Herminium monorchis*, *Ophrys insectifera*, *Spiranthes sinensis*, *Tulotis fuscescens* встречаются как на умеренно увлажненных, так и на избыточно увлажненных почвах. Наиболее значим фактор увлажнения (балл 5) для растений болот — *Amitostigma kinoshitae*, *Dactylorhiza cruenta*, *D. russowii*, *D. traunsteineri*, *Eleorchis japonica*, *Hammarbya paludosa*, которые очень чувствительны даже к незначительным колебаниям уровня грунтовых вод.

На кислотность почвы орхидные реагируют неоднозначно. Многие представители родов *Ophrys*, *Orchis*, *Cephalanthera*, а также *Stenienella satyrioides*, *Limodorum abortivum* встречаются на почвах с pH 5,5–8,0 (4–5 баллов). На кислых и слабо кислых почвах (баллы 2–3) растёт большинство видов из родов *Dactylorhiza* и *Habenaria*, *Galearis cyclochila*. На почвах очень кислых и кислых (баллы 1–2) встречается немного видов — *Amitostigma kinoshitae*, *Dactylostaix ringens*, *Eleorchis japonica*, *Oreorchis patens*. В целом, виды дальневосточные, как правило, растут на более кислых почвах, чем виды в южных регионах европейской части России. Ряд видов может расти в условиях широкого диапазона кислотности почв — *Dactylorhiza fuchsii*, *D. incarnata*, *Leucorchis albida*, *Malaxis monophyllos*, *Spiranthes spiralis*.

Успешно растут орхидеи на хорошо аэрируемых супесчаных и суглинистых относительно богатых почвах. Такие почвы в сочетании с кислой реакцией представляют собой оптимальные условия для развития почвенных грибов (Селиванов, 1981; Мирчинк, 1988). Корни орхидных обычно расположены в пределах подстилки и верхнего горизонта почвы А1. Большинство орхидных (около 70%) вынуждено расти на бедных и среднебогатых почвах (2–3 балла), что объясняется, видимо, их слабой конкурентной способностью.

Широта экологической амплитуды того или иного вида орхидных, как правило, не связана с размером ареала. Например, *Hammarbya paludosa* растет при узком диапазоне абиотических факторов и очень чувствительна к их изменению. Вместе с тем ее голарктический ареал является одним из самых обширных среди орхидных умеренной зоны. Напротив, узкоареальные дальневосточные виды, например, *Tulotis ussuriensis* встречается при самых различных сочетаниях уровня действия экологических факторов. *Gymnadenia conopsea*, *Herminium monorchis*, *Coeloglossum viride* и ряд других видов характеризуются положительной корреляцией между шириной экологической амплитуды и шириной географического распространения. Другие виды, например, *Calypso bulbosa*, *Epipogium aphyllum*, *Neottianthe cucullata*, имеющие огромный ареал, редки на всем его протяжении, и это нельзя объяснить их отношением к абиотическим факторам, которое существенно различается у этих видов.

Наши материалы подтверждают мнение, что орхидные представляют собой семейство очень неоднородное в отношении экологии. На основании приведенных сведений можно выделить следующие группы орхидных:

1) виды с очень узкой экологической приуроченностью (большой частью болотные) — *Amitostigma kinoshitae*, *Eleorchis japonica*, *Dactylorhiza cruenta*, *D. russowii*, *Hammarbya paludosa*, *Pogonia japonica* и отчасти лесные виды — *Gastrodia elata*, *Epipogium aphyllum*, *Dactylostalix ringens*, *Myrmechis japonica*, *Liparis japonica*, *Neottia asiatica*, *N. nidus-avis*;

2) виды, приспособленные к узкому диапазону одного фактора и широким диапазонам других факторов (например, гелиофиты — *Dactylorhiza aristata*, *D. euxina*, *D. majalis*, *Traunsteinera globosa*, *T. sphaerica*; или сциофиты — *Goodyera repens*, *Neottia papilligera*, *Galearis cyclochila*);

3) виды, встречающиеся при большом диапазоне значений нескольких или даже всех факторов (*Corallorhiza trifida*, *Cypripedium calceolus*, *C. guttatum*, *Dactylorhiza fuchsii*, *D. incarnata*, *Epipactis helleborine*, *Listera ovata*, *Neottianthe cucullata*, *Platanthera bifolia*, *P. chlorantha*, *Tulotis fuscescens*, *T. ussuriensis*).

На территории России орхидные встречаются практически во всех природных зонах, от тундры на севере до засушливых степных и полупустынных территорий на юге. В горах они могут произрастать во всех поясах растительности, от подножия до субальпийского пояса. Большинство видов приурочены к зональной растительности, довольно много орхидных встречается в интразональных типах растительности (болота, солонцы и др.), реже в азональных (заливные луга и др.). Сведения о приуроченности видов орхидных к тем или иным фитоценозам приведены в табл. 3.1.

Большая часть видов орхидных (93) произрастают в лесах. Это свидетельствует о том, что именно под пологом леса создаются оптимальные условия для успешного существования и сохранения многих видов орхидей зоны умеренного климата. 78 видов растут в светлых или разреженных хвойных, лиственных или смешанных лесах, а так-

же на полянах и опушках. Это могут быть различные типы леса с однородным составом или смешанные: сосновые, лиственничные, мелколиственные, разреженные темнохвойные, широколиственные и смешанные хвойно-мелколиственные леса. Преобладающие породы деревьев также могут быть различными, в зависимости от региона. Только в лесных сообществах растут 45% видов орхидей (*Calypso bulbosa*, *Gastrodia elata*, почти все виды из родов *Neottia*, *Cephalanthera*, *Cypripedium*, некоторые виды *Epipactis* и др.). В тенистых хвойных лесах могут произрастать 17 видов орхидных, в тенистых широколиственных и смешанных лесах растут 12 видов орхидных. Среди них 2 вида в других лесных сообществах не встречаются (*Cremastra variabilis* и *Epipactis microphylla*).

На лугах в России произрастает 71 вид. Из них на материковых сухоходольных лугах — 31 вид, на горных — 32 вида, на заливных и пойменных лугах: 5 видов на равнине и 3 вида — в горах. Только на лугах растут 25% наших орхидных, в том числе *Dactylorhiza iberica*, *D. incarnata*, *D. majalis*, *D. umbrosa*, *Epipactis thunbergii*, 10 видов *Orchis*.

Много видов (45) орхидных растет на сырых заболоченных лугах и низинных болотах. На верховых болотах — 3 вида, на переходных болотах несколько больше — 8 видов. В общей сложности, на сырых заболоченных открытых участках могут расти 56 видов.

В зоне тундры произрастают 10 представителей этого семейства. Ряд из них имеет достаточно широкое распространение и в лесной зоне (*Dactylorhiza maculata*, *D. traunsteineri*, *Coeloglossum viride*, *Listera cordata*, *Gymnadenia conopsea*, *Corallorhiza trifida*), а некоторые виды встречаются только в зоне тундры, горных тундрах и на горных лугах (*Chamorchis alpina*, *Leucorchis albida*).

Некоторые виды по-разному ведут себя на равнине и в горах. Например, *Neottianthe cucullata*, *Listera cordata*, *Cypripedium macranthon* и некоторые др. виды на большей части ареала встречаются под пологом леса, а в горах выходят на открытые пространства горных лугов.

Среди наших орхидей есть виды, которые встречаются во многих типах фитоценозов, практически во всех зонах, но таких видов сравнительно немного (*Coeloglossum viride*, *Corallorhiza trifida*, *Dactylorhiza maculata*, *D. traunsteineri*, *Gymnadenia conopsea*). Чаще виды приурочены к небольшому набору растительных сообществ (луга и заросли кустарников или тундры и луга и т.д.). К этой группе можно отнести 22 вида.

Узкая фитоценологическая приуроченность наблюдается у бриофилов — видов, которые эволюционно связаны с моховыми субстратами (Мазуренко, Хохряков, 1989). К таким видам можно отнести *Hammarbya paludosa*, *Listera cordata*, *Liparis loeselii*, *Malaxis monophyllos*, *Myrmechis japonica*, *Goodyera repens* и другие.

У некоторых видов в пределах ареала иногда происходит замена сообществ, где они обычно произрастают, на фитоценозы специфические для данного региона. Например, на юге Сахалина и Курильских островах типичные лесные виды *Cremastra variabilis*, *Oreorchis patens* и *Malaxis monophyllos* встречаются не только в лесах, но и в высокотравье — весьма своеобразном фитоценозе, который больше нигде на нашей территории не встречается. Переход лесных видов под полог высокотравья является здесь довольно распространенным явлением. Аналогичную роль в некоторых случаях в этом же регионе выполняют и бамбучники — сообщества, образованные заросля-

ми нескольких видов рода *Sasa*, где могут встречаться *Epipactis papillosa*, *Platanthera extremiorientalis* и некоторые др. виды.

Таким образом, можно констатировать, что среди орхидных умеренного климата преобладают лесные растения. Второе место занимают лугово-болотные виды, значительно меньше растений, обитающих в тундровой зоне, еще меньше — в аридных сообществах. Чаще виды имеют небольшую фитоценотическую амплитуду и встречаются в небольшом наборе растительных сообществ. Только 6 видов распространены практически во всех типах сообществ.

Поскольку для орхидных характерна слабая конкурентная способность по отношению к другим видам растений, их популяции довольно редко достигают высокой численности. По этой же причине их доля в сложении фитоценоза обычно незначительна. Однако в некоторых случаях отдельные виды могут становиться содоминантами в растительных сообществах и крайне редко — доминируют в них (*Cypripedium guttatum*, *Dactylorhiza urvilleana* и другие виды).

4.1. Морфология генеративных органов и особенности опыления цветков орхидных

Семейство *Orchidaceae* характеризуется высокой степенью модификации строения и специализации цветков, благодаря чему оно долгое время считалось одним из самых молодых среди цветковых растений, возникшим около 2 млн. лет назад. Палеонтологические данные, непосредственно указывающие на время происхождения семейства, появились сравнительно недавно. Находки ископаемых остатков цветков орхидных в меловых отложениях в Германии (Delforge, 2006), а также поллиний орхидного растения на пчеле, обнаруженной в образцах доминиканского янтаря, датированного 15–20 млн. лет (Iturralde-Vinent, MacPhee, 1996), стали прямыми доказательствами гораздо более древнего возникновения орхидных. Описанный по поллиниям, ископаемый вид *Meliorchis caribea* подтрибы *Goodyerinae* (Ramirez et al., 2007) был использован для оценки времени возникновения семейства с помощью метода «молекулярных часов». Результаты статистического анализа указали на возникновение семейства в позднем меловом периоде, что свидетельствует в пользу высказанной ранее гипотезы (Chase, 2001). Ожидается, что новые палеонтологические находки помогут более достоверно определить возраст семейства орхидных.

Новые возможности для определения возраста таксонов цветковых растений и особенностей их эволюции открываются при анализе размеров геномов отдельных видов. Геномы внутри семейства *Orchidaceae* различаются по размерам более, чем в 168 раз, что намного превышает показатели в других семействах цветковых растений (Leitch et al., 2009) и предоставляет новый обширный материал для эволюционного анализа. Кариморфологические исследования также способствуют прояснению эволюционных отношений между отдельными видами (D’Emerico et al., 2002).

Первые описания морфологии орхидных были сделаны еще в Древней Греции, когда Диоскорида употребил слово «orchis» для названия растений вследствие сходства их подземных клубней с яичками животных и разделил орхидеи на две группы: со сферическими и вытянутыми клубнями. Многочисленные описания строения отдельных органов орхидных приведены в классических трудах по морфологии растений (Troll, 1928; Velenovski, 1907, etc.), в том числе, в специальных монографиях (Irmisch, 1853; Burgeff, 1932, 1936; Ziegenspeck, 1936). Морфологические характеристики всегда присутствовали в описаниях отдельных таксонов (Fuchs, Ziegenspeck, 1922, 1926a, b; Vermeulen, 1947 и др.), а также орхидных, произрастающих на определенной территории (Summerhayes, 1951; Luer, 1975; Procházka, Velisek, 1983; Вахрамеева и др., 1991, и др.).

Изучение морфологии орхидных в России было не столь популярным, как в странах западной Европы. Краткие сведения по морфологии видов приводились, преимущественно, в рамках создания «Флор» того или иного региона. Морфология вегетативных органов некоторых орхидей была рассмотрена в классической монографии И.Г. Серебрякова (1952). Изучению морфологии орхидей из коллекции Главного Ботанического сада РАН (Москва) были посвящены исследования Е.С. Смирновой (1968, 1986, 1990), а особенности морфогенеза некоторых наземных видов были освещены в работах М.Н. Тихоновой (1972, 1981, 1983). Повышение интереса к морфологии орхидных в нашей стране наблюдается с начала 1990-х гг., когда были опубликованы многочисленные статьи молодых российских ученых по морфологии отдельных видов (Татаренко, 1991, 1994а, б, 1996, 1997а, б, 1998а, б, 2000; Виноградова, Филин, 1993; Блинова, 1995а, б, в, 1996, 2000; Виноградова, 1996, 1999а; Татаренко, Баталов, 1999; Kozhevnikova, Vinogradova, 1999; и др.). Недавно были предприняты попытки системного обобщения морфологических данных для сравнительно больших групп орхидных (Коломейцева, 2003а, б; Татаренко, 2007).

Цветки орхидных чрезвычайно разнообразны по своему строению. Эволюционные причины и механизмы формирования этого многообразия до сих пор до конца не выяснены и широко обсуждаются в многочисленных публикациях по эволюции систем опыления у орхидных (Jersáková et al., 2006; Fay, Chase, 2009; Mondrago'n-Palomino, Theißen, 2009; Xu et al., 2012). Формула строения цветка едина для большинства представителей семейства: три листочка наружного круга околоцветника, три листочка внутреннего круга, единственная тычинка сростается нитью со столбиком и рыльцем пестика, образуя так называемую колонку (рис. 1). У видов рода *Cypripedium*, относящихся к примитивному подсемейству орхидных *Cypripedioideae*, сохраняются 2 тычинки. R. Dressler (1981) указывает следующие особенности строения цветка орхидных, отличающие его от других однодольных растений: тычинки редуцированы до одной, объединенной с пестиком в колонку; средняя часть рыльца пестика образует особую структуру — клювик; принимающая пыльцу поверхность рыльца расположена

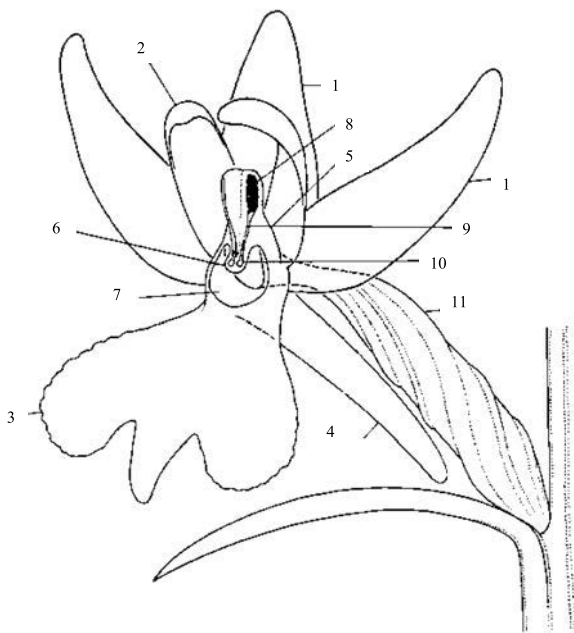


Рис.1. Схематичное изображение цветка орхидного растения (*Dactylorhiza fuchsii*).

1 — наружные листочки околоцветника, 2 — внутренние листочки околоцветника, 3 — губа, 4 — шпорец, 5 — колонка, 6 — ростеллум (клювик), 7 — рыльце, 8 — поллиниум, 9 — ножка поллиния, 10 — прилипальце, 11 — завязь.

у основания колонки; пыльца собрана в компактные поллинии; верхний листочек околоцветника — губа, сильно отличается от других листочков и, вследствие скручивания (ресупинации) завязи на 180 градусов, занимает нижнее положение. У некоторых видов губа располагается в верхнем положении, что объясняется отсутствием скручивания завязи, как, например, у *Epipogium aphyllum*, или скручиванием завязи на 360 градусов, как у *Hammarbya paludosa*.

Многообразие цветков орхидных обусловлено бесчисленными вариациями формы, размеров и окраски отдельных частей цветка. У большинства орхидных России листочки околоцветника свободные, не сросшиеся. Они могут быть расходящиеся, как у *Ehippianthus sachalinensis*, видов родов *Epipactis*, *Neottia*, *Cypripedium*, *Liparis*, *Calypso*. У ряда видов, например, *Corallorhiza trifida* и *Orchis militaris* верхний наружный и два боковых внутренних листочка околоцветника сложены в так называемый шлем. *Spiranthes*, *Cephalanthera*, *Herminium* имеют цветки, в которых все листочки околоцветника вместе с губой сложены колокольчато. Околоцветник *Gastrodia elata* вздутый, со сросшимися листочками (трубчатый), заключающий в себе свободную, лишь у основания приросшую губу. У подавляющего большинства орхидных цветки выражены зигоморфные, листочки внутреннего и наружного кругов околоцветника сильно отличаются друг от друга. Наибольшее разнообразие наблюдается в форме и окраске губы — одного из листочков внутреннего круга околоцветника, выполняющего функцию привлечения опылителей и (или) посадочной площадки для них. Лишь у некоторых орхидных губа мало отличается от других листочков околоцветника. Например, *Ehippianthus sachalinensis* имеет губу, равную по длине и ширине другим листочкам околоцветника, поэтому создается впечатление, что цветок почти актиноморфный. Размеры и форма губы традиционно рассматриваются в качестве важных таксономически значимых признаков.

Широкое распространение в семействе орхидных получила, так называемая, пищевая обманная аттракция — привлечение опылителей путем сходства их безнектарных цветков с нектаросодержащими цветками других растений. Это явление описано более чем у третьей части всех видов орхидных, и во много раз больше, чем в каких-либо других группах цветковых растений (Ackerman, 1986; Nilsson, 1992a, b). У некоторых видов, не имеющих нектара, на губе располагаются бахромчатые выросты, бугорки, сосочки, желтые пятна, имитирующие пыльцевые зерна и служащие для обманной пищевой аттракции насекомых-опылителей. К таким орхидным относятся, например, *Calypso bulbosa* (Mosquin, 1970), *Cephalanthera longifolia* (Dafni, Ivri, 1981) и *Pogonia japonica* (Татаренко, 1996). Цветки *Cephalanthera* и *Epipactis* характеризуются тем, что губа у них состоит из двух частей: передней — эпихилия, служащего посадочной площадкой для насекомого, и задней — гипохилия, внутренняя поверхность которого имитирует пыльцевые зерна и (или) имеет некоторое количество нектара в коротком чашеобразном шпорце. Подвижное сочленение эпихилия и гипохилия имеет важное значение для обеспечения опыления цветка (Summerhayes, 1951; Nilsson, 1978a).

Средиземноморские виды родов *Anacamptis*, *Dactylorhiza* и *Orchis*, в которых широко распространена пищевая обманная аттракция опылителей за счет сходства окраски околоцветников с цветками нектаросодержащих видов из других семейств, были изучены для выяснения механизма репродуктивной изоляции этих орхидных (Scopese et al., 2007). Оказалось, что виды, произрастающие в одном местообитании и цветущие в одно и то же время, не имеют барьеров, препятствующих свободному межвидовому

и межродовому скрещиванию, и одни и те же виды насекомых опыляют самые разные виды орхидных. Однако, плодообразование у опыленных таким образом растений невелико, а гибридные семена имеют крайне низкую жизнеспособность, что свидетельствует о наличии репродуктивных изоляционных барьеров на стадии «после опыления».

По данным Cozzolino, Widmer (2005), около 400 видов орхидных используют сексуальную обманную аттракцию для привлечения своих опылителей. Такой способ привлечения опылителей известен только у орхидных. Примеры удивительного сходства формы и окраски губы цветка орхидеи с самками насекомых широко известны в европейском роде *Ophrys*, а также в южно-африканском роде *Disa* (Steiner et al., 1994) и нескольких родах австралийских и южно-американских орхидных (Singer et al., 2004). Несмотря на поразительное морфологическое сходство губы орхидных и насекомых, ведущую роль в сексуальной обманной аттракции играют ароматические вещества, имитирующие феромоны, выделяемые самками определенных видов насекомых. У орхидных, привлекающих опылителей путем обманной сексуальной аттракции, механизмы, препятствующие межвидовому скрещиванию, эффективно срабатывают именно на стадии опыления (Mant et al., 2005; Scopese et al., 2007), и видоспецифичность опылителя и опыляемого вида чрезвычайно высока. Если же перекрестное межвидовое опыление было экспериментально проведено вручную, то растения образуют довольно многочисленные плоды и жизнеспособные семена, то есть репродуктивный барьер на стадии «после опыления» занижен или отсутствует.

У видов орхидных, привлекающих опылителей нектаром, цветки имеют разное строение в зависимости от расположения нектароносных тканей. Нектарники в мелких, «открытых» цветках *Hammarbia*, *Malaxis*, *Listera* расположены практически на поверхности, что привлекает множество мелких насекомых (Nilsson, 1979a, 1981), значительная часть которых становится случайными опылителями. У видов родов *Gymnadenia*, *Platanthera*, *Habenaria*, специализированных к определенным группам опылителей, нектар сосредоточен в узком шпорце губы. Длина шпорца и глубина расположения нектара лимитируют возможности насекомых как опылителей того или иного вида орхидных. Так, только бабочки с длинным хоботком способны достать нектар из шпорцев *Platanthera extremiorientalis* и *P. sachalinensis*, имеющих длину 2–3 см, и опылить цветки. Между селективным отбором опылителей для конкретного вида и морфологией его цветка отмечена прямая зависимость (Inoue, 1983). На примере двух видов рода *Gymnadenia*, недавно была доказана важность активных компонентов запаха цветков и для репродуктивной изоляции нектар содержащих видов (Huber et al., 2005). По данным этих авторов, ни один из 37 видов бабочек — опылителей *G. odoratissima* не являлся опылителем *G. conopsea*, произраставшем в том же местообитании. В настоящее время проводится все больше исследований, направленных на выяснение эволюционной роли запахов цветков орхидных в сравнении с ролью формы и окраски цветков в привлечении опылителей.

Форма и размеры колонки тесно связаны с особенностями процесса опыления цветка. Например, у видов рода *Cypripedium* все три рыльца пестика срастаются вместе, образуя широкую поверхность, на которую легко попадают пыльцевые зерна, не соединенные в поллинии. У большинства видов орхидных одно из трех рылец пестика образует специализированную структуру — клювик, который предотвращает случайное

попадание пыльцы на рыльце пестика того же цветка. Форма клювика бывает самой разнообразной. У многих видов клювик подвижно сочленен с колонкой и участвует в регуляции опыления цветка, способствуя перекрестному опылению тем, что позволяет насекомому удалить поллинии только, когда оно покидает данный цветок. Строение колонки относится к важным таксономическим признакам. Так, роды *Cephalanthera* и *Epipactis* различаются, преимущественно, по строению колонки (Dressler, 1981).

Важным приспособлением, способствовавшим специализации опыления цветков орхидных, стала компактная «упаковка» пыльцы в поллинии, сидящие на ножках с особыми прилипальцами (рис. 1). Такая структура называется поллиnaireм. Она обеспечивает прочное прикрепление поллиния к телу насекомого и возможность переноса большого количества пыльцы на значительные расстояния. Расположение поллиnaireв в пределах колонки тесно коррелирует с размерами насекомых-опылителей, а также с формами частей тела опылителя, к которым они прикрепляются. Не только размеры цветков, но и размещение поллиnaireв на разных частях тела опылителей обеспечивает репродуктивную изоляцию видов, использующих одних и тех же опылителей (Pauw, 2006). Например, у *Platanthera chlorantha* расстояние между прилипальцами составляет 3–4 мм, поэтому они прилипают на глаза ночных бабочек, являющихся опылителями данного вида. Поллиnaireи *P. bifolia*, расположенные на расстоянии 1–1,5 мм друг от друга, могут прилипнуть только на хоботок бабочки, питающейся нектаром из шпорца (Фегри, Пейл, 1982). Специализированная база данных по морфологии поллиnaireв и поллиний орхидных была недавно создана как интернет-ресурс (<http://www.r-b-o.eu/POLORCH>), она позволяет определять опылителей орхидных по музейным коллекциям и служит таксономическим целям (Назаров, Телепова-Тексье, 2011).

Литература по опылению европейских орхидей огромна. Начиная с детальнейшего исследования Ч. Дарвина (Darwin, 1862), видовые особенности строения цветков, связанные со специализацией орхидных к определенным опылителям, были рассмотрены в многочисленных работах европейских и американских исследователей (Summerhayes, 1951; Nilsson, 1978a, b, 1979a, b, 1981, 1983a, b; Catling, 1980, 1983, и мн. др.). В последние годы изучение процессов опыления орхидных значительно интенсифицировалось, что особенно касается двух больших групп, привлекающих опылителей путем пищевой или половой обманной аттракции и отличающихся наличием или отсутствием репродуктивных барьеров к межвидовому скрещиванию на стадии опыленного цветка. Обе группы характеризуются низкой семенной продуктивностью, когда лишь 33,5% цветков завязывают плоды (Tremblay et al., 2005). У отдельных видов этот показатель может быть значительно ниже, до 5–6 и даже до 1%, как например, у *Himantoglossum caprinum* (Ivanov et al., 2011). Вследствие того, что опылители быстро распознают тот или иной обман и покидают популяцию орхидных (Peakall, Beattie, 1996; Peakall, Schiestl, 2004), перелетая на значительные расстояния и посещая другие популяции орхидных, повышается шанс перекрестного опыления между растениями из соседних популяций или популяционных локусов, что в свою очередь способствует дрейфу генов и увеличению генетического потенциала вида. На нектароносных цветках орхидных насекомые проводят намного больше времени, чем на цветках с обманной аттракцией. При этом один опылитель часто посещает множество цветков на одном и том же растении, переопыляя цветки в пределах одного соцветия, что фактически приводит к инбридингу (Ayasse et al., 2000). У этой группы орхидных число

цветков, не образовавших плоды, в среднем составляет менее 30% (Tremblay et al., 2005), однако жизнеспособность семян ниже, чем у орхидных с перекрестным опылением между разными особями и особями из разных популяций.

Обманная аттракция, так же как и привлечение опылителей с помощью нектара и пыльцы обеспечивают перекрестное опыление у большинства видов орхидных. Однако в условиях недостаточного числа опылителей в неблагоприятных климатических условиях или местообитаниях преимущества получали растения, способные к самоопылению. Например, способность к автогамии и клейстогамии позволила орхидным родов *Epipactis*, *Epipogium*, *Neottia*, *Limodorum*, заселять сильно затененные леса, где численность насекомых-опылителей сравнительно невелика. Возможность самоопыления цветков оказалась выигрышной и в условиях Крайнего Севера (Блинова, 2008), где значительный дефицит насекомых опылителей мог бы существенно повлиять на распространение орхидных. У ряда видов самоопыление наблюдается лишь у некоторых особей в определенных условиях. Например, на основании полевых исследований в Приморском и Хабаровском краях показано, что у некоторых растений *Cypripedium calceolus* имеет место контактная автогамия (Андропова, Филиппов, 2007). Цветки *Ophrys apifera* могут самоопыляться в сухую и ветреную погоду, когда поллинии повисают на удлинённых ножках (Delforge, 2006). Способность к самоопылению у ряда видов обеспечивается строением цветков, в частности, не собранной в поллинии, рыхлой пылью, широкой принимающей поверхностью рыльца, размером и формой колонки (Pijl, Dodson, 1966).

Изучение опыления орхидных на протяжении более 20 лет активно проводится в Крыму (Назаров, Иванов, 1990; Назаров, Ефетов, 1993; Назаров, 1995; Ivanov et al., 2011). Среди дальневосточных орхидных специализация цветков к их опылителям была изучена для родов *Platanthera* (Inoue, 1983) и *Oreorchis patens* (Татаренко, 1996; Sugiura et al., 1997). В последние годы появляется все больше наблюдений за опылителями и оценки интенсивности плодообразования у орхидных в разных регионах России: на Крайнем Севере (Блинова, 2008), в Тверской области (Хомутовский, 2011), на Урале (Шибанова, 2006; Кривошеев, 2011).

Завязь у орхидей нижняя, часто скрученная, образующая плод коробочку. Размеры и форма коробочек варьируют среди орхидей умеренного климата. У многих видов коробочки эллипсоидальные, от 3–5 мм длиной у *Hammarbya paludosa*, *Malaxis monophyllos*, *Spiranthes sinensis* и *Goodyera repens*, до 2–3 см у *Cypripedium*, *Cephalanthera*, *Epipactis*. Булавовидную форму имеют коробочки видов рода *Liparis*, а булавовидно-веретеновидную — *Dactylostalix ringens*. У некоторых видов, например, *Oreorchis patens*, коробочки при созревании опускаются вниз.

Семена орхидей пылевидные, с редуцированным зародышем и эндоспермом. При этом формы и поверхности семенной оболочки (тесты) значительно различаются у представителей разных групп. Всего в семействе *Orchidaceae* различают от 5 (Clifford, Smith, 1969) до 20 (Barthlott, Zeigler, 1981) разных типов семян. Однако строение семян некоторых орхидей, например, *Hammarbya paludosa*, не укладывается в существующие классификации (Брагина, 2001). Роды орхидных довольно гомогенны по форме и размерам семян и структуре тесты. Признаки строения семян широко используются в таксономии орхидных (Arditti et al., 1979, 1980; Dressler, 1981, 1993; Tohda, 1983, 1985, 1986; Freudenstein, Rasmussen, 1999; и др.) наряду с другими морфологическими показателями.

Цветок является, пожалуй, наиболее изученным органом у видов семейства орхидных, меньшее внимание уделялось изучению соцветий. Их типификация обычно сводится к определению терминального или бокового положения соцветия на побеге. Весьма необычную точку зрения на механизмы образования терминальных и боковых соцветий высказал М. Чейз (Chase, 2001), утверждающий, что все симподиально нарастающие растения, в том числе орхидные, имеют боковые соцветия. «Соцветие описывают как «терминальное», когда оно образуется из пазухи последнего листа на верхушке удлинненного побега, и как «боковое», когда оно формируется от основания прикорневого листа» (Chase, 2001, стр. 3). Мы придерживаемся традиционной точки зрения, о том, что терминальное соцветие образуется за счет деятельности верхушечной меристемы побега, тогда как боковое развивается из пазушной почки. Однако, у целого ряда орхидных ветвление побега происходит таким образом, что определение того, какая почка является верхушечной, а какая боковой, вызывает определенные трудности. Например, у видов трибы *Calypsoeae*, таких как *Cremastra variabilis*, *Dactylostalyx ringens* и *Oreorchis patens*, боковое положение соцветия определяется легко (Татаренко, 1996; Татаренко, Кондо, 2003а; Татаренко и др., 2005). Тогда как соцветие *Calypso bulbosa* одни авторы рассматривают как терминальное (Виноградова, 1996), а другие — как боковое (Татаренко, 1996). Боковое положение соцветия также не явно выражено у *Ehippianthus sachalinensis* (Татаренко, 1996), где наблюдается срастание базальных частей цветоноса и вегетативного побега.

Большинство соцветий орхидных умеренного климата являются простыми и представлены следующими типами: открытая многоцветковая кисть (*Epipactis*, *Listera*, *Neottia*, *Liparis*), открытая малоцветковая брактеозная кисть (*Ehippianthus sachalinensis*), одно-двухцветковая фрондозная кисть (*Cypripedium*), колос (*Spiranthes*, *Goodyera*, *Gymnadenia*, *Dactylorhiza*, *Serapias*, *Ophrys*, *Anacamptis*, *Orchis*, *Herminium*). Число цветков на генеративных побегах особей одного вида очень изменчиво, однако при сравнении средних значений числа цветков между видами выявлена четкая таксономическая специфичность этого показателя (Назаров, 1995). Среди орхидей России по числу цветков и плотности их расположения можно выделить следующие типы соцветий. К многоцветковым относятся соцветия *Hammarbya paludosa*, *Malaxis monophyllos*, *Listera ovata* а также некоторых видов родов *Orchis*, *Dactylorhiza*, *Gymnadenia*, *Platanthera*. В соцветиях особо крупных экземпляров насчитывается до 100 цветков. В среднем этот показатель составляет 25–35 цветков. Рыхлые соцветия с 8–20 цветками имеют многие виды родов *Goodyera*, *Liparis*, *Cephalanthera*, *Epipactis* и *Platanthera*. Малоцветковые соцветия из 2–4(5) цветков характерны для видов рода *Ophrys*, а также *Amitostigma kinoshitae*, *Ponerorchis pauciflora*, *Ehippianthus sachalinensis*. Среди разных триб и подсемейств орхидных встречаются виды с соцветиями, число цветков в которых редуцировано до одного, изредка развивается два-три цветка. Одноцветковость свойственна видам рода *Cypripedium*, а также *Pogonia japonica*, *Eleorchis japonica*, *Calypso bulbosa*, *Galearis cyclochila*, *Dactylostalyx ringens*, *Myrmechis japonica*, *Habenaria radiata*. Размеры одиночных цветков варьируют от 3–6 см в поперечнике у *Cypripedium* до 5 мм — у *Myrmechis japonica*. Число и размеры цветков в соцветиях могут служить показателем расходования ассимилятов на репродуктивное усилие растений. В то же время, размеры прицветных листьев характеризуют вклад соцветий в фотосинтез растения в целом. Эти признаки представляются нам весьма значимыми для описания жизненных форм орхидных (Татаренко, 2007).

4.2. Морфология вегетативных органов и ключ для определения родов орхидных России по вегетативным признакам

Строение вегетативных органов наземных орхидей умеренного климата обусловлено несколькими факторами, важнейшими из которых являются сезонность климата и микориза. Для большинства орхидей России свойственно ежегодное образование симподиальных побегов, подземные части которых приспособлены к перенесению неблагоприятных для вегетации времен года, а надземные части отрастают в вегетационный период и отмирают в его конце. У всех симподиальных орхидей России надземный побег является составной частью годичного побега. Термин «годичный побег» широко используется в российской морфологической литературе (Серебряков, 1952; Серебрякова, 1971; Гатцук, 1974; и др.). Годичным побегом называется дочерний побег, развивающийся из почки после периода покоя и обеспечивающий возобновление роста скелетной оси растения (Жмылев и др., 2005). Образование годичных побегов у большинства орхидных умеренного климата обусловлено сезонными ритмами роста растений.

Согласно нашим наблюдениям, у большинства орхидей России годичный побег развивается из верхней пазушной почки на корневище материнского побега (рис.2). Структура годичного побега у изученных орхидей России довольно жестко детерминирована (Татаренко, 1994а, б, 1996; Блинова, 1996), особенно в подземной сфере. То есть число метамеров побега, степень их утолщенности или удлинненности, локализация пазушных почек и придаточных корней являются специфичными для определенных групп орхидных. Особенности строения годичных побегов были взяты за основу при разработке системы жизненных форм орхидных России (Татаренко, 1996). Наши дальнейшие исследования показали, что моноподиальный (одноосный) побег с расположенными на нем придаточными корнями — побегово-корневой комплекс, является естественной и универсальной конструкционной единицей для представителей семейства орхидных (Татаренко, 2007). Корни орхидных имеют определенную локализацию на годичных побегах, число, размеры и время заложения корневых зачатков также довольно строго детерминировано. Максимальная степень интеграции корня и побега в корне-побеговый комплекс (модуль) проявляется в образовании стеблекорневых тубероидов в подсемействе *Orchidoideae*.

Одним из детерминированных признаков годичного побега у многих видов орхидей является порядок листорасположения и число листьев того или иного типа - листовая серия (Смирнова, 1990; Татаренко, 1994а, б). В пределах годичного побега листья отличаются функционально и морфологически. В проксимальной, подземной части побег несет чешуевидные листья. Выше, в нижней части надземного побега листья образуют влагалище, но листовая пластинка остается неразвитой. Еще выше располагаются зеленые листья с развитыми листовыми пластинками, а в области соцветия присутствуют брактей, защищающие генеративные почки (рис. 2). Орхидные России различаются по мощности надземных побегов и особенностям их облиствления.

Немногочисленную группу составляют такие виды, как *Neolindleya camtschatica*, *Dactylorhiza aristata*, *Epipactis thunbergii*, *Cephalanthera longibracteata*, *Cypripedium macranthon*, которые могут образовывать побеги высотой 50–70 см. Побеги равномерно облиственны на всем протяжении, и размеры листьев последовательно уменьшаются от основания к верхушке побега. Эта закономерность сохраняется и для листовидных брак-

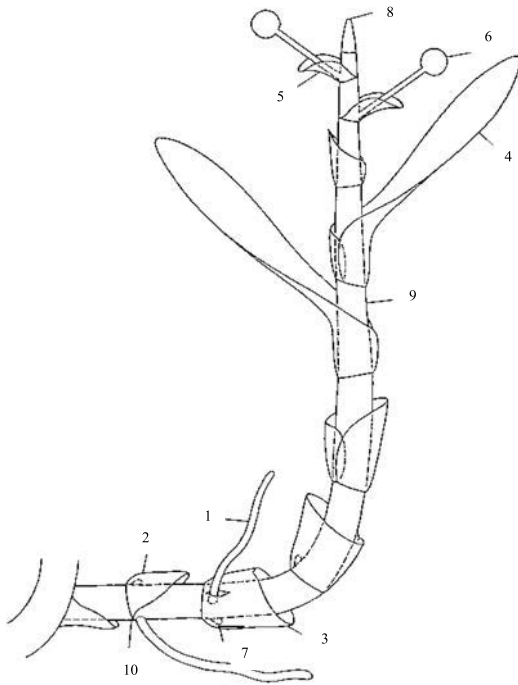


Рис 2. Схема моноциклического годичного побега.

1 — корни, 2 — чешуевидные листья, 3 — влагалищные листья, 4 — зеленые листья, 5 — брактей, 6 — цветки, 7 — пазушные почки, 8 — апекс, 9 — наземный побег, 10 — корневище.

середине стебля, на высоте 10–15 см от земли. Его форма и размеры сильно отличаются от остальных листьев на побеге. Вегетативные особи образуют 1 (1–2 у двулистных видов) прикорневой лист. Виды рода *Listera* характеризуются наличием двух сидячих, почти супротивно расположенных листьев в средней части побега генеративных особей. В отличие от видов предыдущей группы, у нецветущих растений эти два листа оказываются расположенными на верхушке надземного побега высотой 10–15 см.

Виды, характеризующиеся боковым положением цветоноса, всегда образуют лишь прикорневые зеленые листья. Исключение составляет *Ehippianthus sachalinensis*, образующий надземный вегетативный побег (5–10 см высотой), на верхушке которого располагается сидячий зеленый лист (Татаренко, 1996). Боковые цветоносы в нижней части несут влагалищные листья, а в верхней — цветковые брактей. Все виды этой группы имеют зимнезеленые довольно жесткие листья, сохраняющиеся под снегом. Летний перерыв в вегетации совпадает с периодом созревания плодов.

Дифференциация листьев на побеге слабо выражена у моноподиальных вечнозеленых орхидей, таких как *Goodyera* и *Myrmecis*. На молодых побегах, располагающихся в толще субстрата, формируются влагалищные листья без листовой пластинки. Как

тей, в пазухах которых располагаются цветки. Форма листовой пластинки мало отличается в зависимости от положения листа на стебле. Верхние листья оказываются лишь немного мельче, чем ниже расположенные. Молодые вегетативные растения, не образующие соцветия, также имеют довольно высокий и многолистный побег.

У многих российских видов орхидных из родов *Platanthera*, *Tulotis*, *Liparis*, *Malaxis* нецветущие особи формируют над землей лишь 1 или 2(3) прикорневых листа. У генеративных растений крупные фотосинтезирующие листья сосредоточены в нижней части побега, тогда как прицветные брактей существенно отличаются от них по форме и по размерам. Например, *Platanthera bifolia*, *P. chlorantha*, *Tulotis ussuriensis* имеют два овально-яйцевидных крупных листа в основании побега, а в верхней части побег несет мелкие заостренные ланцетные брактей. Изменения размеров брактей в пределах соцветия незначительны. У некоторых видов рода *Platanthera*, например, *P. tipuloides*, *P. ophrydioides*, *P. maximowicziana* один крупный зеленый лист развивается на

только побег оказывается на поверхности почвы, листья развивают листовые пластинки. Зеленые листья группируются в розетку у *Goodyera repens* и *G. schlechtendaliana*, тогда как *G. maximowicziana* и *Myrmecichis japonica* имеют равномерно олиственный на всем протяжении ползучий надземный побег. Терминальный цветонос, образующийся у генеративных растений, значительно отличается от остального побега. Он сильно опушен и несет опушенные брактей. Вегетативные побеги у *Spiranthes sinensis* и *S. spiralis* также могут нарастать моноподиально вплоть до перехода особи в генеративное состояние. Симподиальные побеги образуются после первого цветения, либо раньше. Зеленые листья слабо дифференцированы, собраны в розетку на укороченном корневище, один–два листа изредка находятся в нижней части цветоноса. Брактей собраны на спирально закрученной верхушке цветоноса и качественно отличаются от зеленых листьев, как и у видов *Goodyera*.

Строение вегетативного побега и цветоноса значительно различается и у другой группы моноподиальных орхидных — у микогетеротрофных видов: *Neottia nidus-avis*, *N. asiatica*, *Gastrodia elata*, *Epipogium aphyllum*, *Corallorhiza trifida*. Кожистые чешуевидные листья равномерно располагаются на подземно нарастающем вегетативном побеге. Надземный побег несет влагалищные листья в нижней части и мелкие брактей в верхней, в области соцветия.

Сокращение числа фотосинтезирующих листьев, а также уменьшение их размеров, коррелирующее с уменьшением размеров самих особей (миниатюризация побегов), по всей вероятности, способствовали приспособлению таких видов орхидных к произрастанию в регионах с холодными зимами. Например, *Malaxis monophyllos* — вид с единственным зеленым листом, широко распространен на территории Евразии, тогда как многолистные виды этого рода приурочены исключительно к теплым регионам Юго-Восточной Азии. Второй представитель трибы *Malaxidae* — *Hammarbya paludosa*, является одной из самых маленьких орхидей умеренной зоны, однако циркумбореальный ареал вида относится к числу самых крупных в семействе. Показательно также широкое распространение в Восточной Сибири одной из самых маленьких любок — однолистной *Lysiella oligantha*. Обнаружение атипичных однолистных генеративных особей *Platanthera bifolia* на северном пределе распространения вида было объяснено климатическими воздействиями на ход морфогенеза побегов (Blinova, 2002).

Все орхидные России относятся к многолетним растениям. Однако они сильно различаются по продолжительности жизни подземных частей годичных побегов, входящих в состав корневищ или представленных различными модификациями побега: клубнелуковицами, побеговыми клубнями, стеблекорневыми тубероидами и т.п. Продолжительность существования подземной части годичного побега имеет важное приспособительное значение для жизненной стратегии вида в целом, а также определенным образом отражается в строении вегетативных органов растения.

Структуру и особенности функционирования подземных органов, являющихся приспособлениями для переживания холодного зимнего или засушливого летнего неблагоприятных периодов, необходимо рассматривать в совокупности с придаточной корневой системой, формирующейся на каждом годичном приросте. Корни наземных орхидных в значительной мере принимают на себя функции запаса питательных веществ, поддержания жизнедеятельности организма растения в неблагоприятный для вегетации период и в состоянии вторичного покоя, а также обеспечивают вегетативное возобновление и вегетативное размножение некоторых орхидей. Благодаря симбиозу

с микоризными грибами, некоторые орхидные приспособились к жизни без корней на моховых субстратах (*Ephippianthus sachalinensis*, *Myrmechis japonica*) и под землей (*Gastrodia elata*, *Corallorhiza trifida*, *Epipogium aphyllum*).

Настоящие многолетние корневища и корни, функционирующие более 10 лет, имеют виды родов *Cypripedium*, *Cephalanthera*, *Epipactis*. По данным Т. Кулл (1999), базальные части побегов *C. calceolus* сохраняются в составе корневища более 20 лет. Корневища могут быть с укороченными (*Cephalanthera longifolia*, *Epipactis atrorubens*) или длинными междуузлиями (*Cypripedium guttatum*, *Epipactis palustris*, *E. thunbergii*). Основную запасающую функцию у всех этих растений выполняют длинные (до 40 см) многочисленные корни, биомасса которых во много раз превосходит биомассу корневища. Нами отмечены случаи интенсивного ветвления придаточных корней у видов этой группы орхидей в некоторых местообитаниях. Например, все особи *Epipactis atrorubens* на песчаных дюнах в Калининградской области России имели корни, ветвящиеся до 3–4 порядков. Случаи ветвления корней с последующим утолщением боковых окончаний, а также их роль в микоризообразовании были описаны нами у *Cephalanthera longibracteata*, изученного на территории Приморского края России (Татаренко, 1996).

Следующую группу видов образуют орхидные, у которых продолжительность жизни подземной части годичного прироста побега сокращается до 3–5 лет. При этом отмечено, что основная запасающая функция переходит от корневой системы к побегу, несколько утолщенных междуузлий которого образуют клубнелуковицу (Dressler, 1981; Татаренко, 1996). Среди орхидных России такую жизненную форму имеют три вида: *Calypso bulbosa*, *Oreorchis patens* и *Cremastra variabilis*. Клубнелуковицы соединены в цепочковидное корневище, а корни располагаются на тонких коротких участках корневища между клубнелуковицами.

Другой пример специализации побега орхидных к функции запаса питательных веществ — это образование фотосинтезирующей псевдобульбы. Среди российских орхидей отмечены виды, у которых псевдобульба образована за счет утолщения одного междуузлия в основании цветоноса, тогда как у тропических орхидей псевдобульбы обычно состоят из нескольких утолщенных междуузлий. Данную жизненную форму имеют *Liparis japonica*, *L. makinoana*, *L. kumokiri*, *L. kramerii*, *L. sachalinensis*, *Malaxis monophyllos*, *Hammarbya paludosa*. Все эти виды имеют однотипный план строения вегетативного побега (Татаренко, 1996; Kozhevnikova, Vinogradova, 1999). Псевдобульба находится в основании цветоноса и окружена плотно прилегающими к ней влагалищами зеленых листьев, а также чешуевидными листьями нижней части побега. Продолжительность жизни псевдобульб составляет 2–3 года. Тонкие участки корневища между псевдобульбами несут очень тонкие (около 1 мм в диаметре) корни, густо покрытые длинными (до 6 мм) корневыми волосками. Корни живут 1–2, реже 3 года.

Такие растения, продолжительность жизни побегов которых невелика, а вегетативное размножение очень интенсивно, было предложено называть «вегетативными малолетниками» (Высоцкий, 1915). Морфологические структуры, образующиеся у видов рассматриваемой группы орхидей для целей вегетативного размножения, весьма необычны. Это так называемые «выводковые почки» или «пропагулы», формирование которых на листьях *Hammarbya paludosa* широко известно и достаточно подробно изучено (Taylor, 1967; Batygina, Bragina, 1997). В результате этого способа вегетативного размножения *Hammarbya paludosa* образует от 7 до 35 пропагул на одном

листе (Брагина, 2001). Пропагулы отделяются от материнского растения и начинают развиваться аналогично протокормам семенного происхождения. Другие виды этой жизненной формы не образуют множества пропагул на листьях, но одна пропагула способна развиться из апикальной почки, расположенной на псевдобульбе вегетативной особи. Причем, строение этой пропагулы идентично таковым, развивающимся на листьях *Hammarbya paludosa* (Брагина, 2001). Развитие пропагул из апексов псевдобульб было отмечено у *Malaxis monophyllos* (Ziegenspeck, 1936, Татаренко, неопубл. данные), *Liparis makinoana* (Татаренко, 1996), *Hammarbya paludosa* (Брагина, 2001). Развитие боковых побегов из пазушных почек, расположенных на нитевидном корневище, происходит крайне редко.

К категории вегетативных малолетников можно отнести и некоторые другие орхидеи России. Например, *Pogonia japonica* и *Listera cordata* характеризуются недолгоживущими (2–4 года) вертикальными корневищами и длинными тонкими корнями, несущими придаточные побеги. Растения *Pogonia japonica* образуют придаточные побеги регулярно, во всех изученных популяциях. *Listera cordata* образует такие побеги в большинстве популяций (Виноградова, 1996; Татаренко, 1996), однако в некоторых популяциях вегетативное размножение не отмечено совсем (Ackerman, Mesler, 1979; Татаренко, 1996).

Вегетативными малолетниками также являются редкие дальневосточные орхидные: *Eleorchis japonica*, *Ephippianthus sachalinensis* и *Dactylostalyx ringens*. Подробные характеристики их необычных морфологических особенностей приведены в соответствующих видовых описаниях.

Большинство видов орхидных России, представители трибы *Orchideae*, имеют специализированный зимующий и запасающий орган. Точнее сказать, растение представлено лишь этим органом в неблагоприятный для вегетации период. Самые разные термины были использованы для обозначения этих весьма специфичных органов: «Knollenstiel» (Irmisch, 1853), «Stolonen und Knolle» (Ziegenspeck, 1936), «корневой клубень» (Серебряков, 1952; Лукс, 1970; Тихонова, 1972, 1983; Блинова, 1996; Stern, 1997), «special organs» (Ogura, 1953), «sinker» (Sharman, 1939; Kumazava, 1956, 1958; Inoue, 1983), «dropper» (Bell, 1991), «root-stem tuberoid» (Dressler, 1981, 1993; Татаренко, 1991, 1996). При всем многообразии терминов, использовавшихся для обозначения этого органа, среди авторов никогда не было принципиальных разногласий в понимании его природы и строения.

Эти сложные органы орхидных содержат элементы как побеговой, так и корневой структуры, что было установлено вышеперечисленными авторами в ходе специальных морфолого-анатомических исследований. Исследования морфогенеза этого органа, показали, что к его образованию приводит развитие пазушной почки, в базальной части которой рано развивается запасающий корень (корневой клубень), зимующий вместе с ней. То есть эта структура гомологична зимующей почке возобновления, образующейся у всех симподиальных орхидей умеренного климата к концу сезона вегетации. На русском языке наиболее точно этот зимующий орган можно назвать «клубнепочкой» (Шалыт, 1960).

Принципиально неверна трактовка данного органа как «корневого клубня — утолщенного запасающего корня, несущего корневые почки» («root tubers», «swollen storage roots bearing root buds» — Pridgeon, Chase, 1995, p. 1476). «Корневыми почками» называют придаточные почки, возникающие на корнях растений (Bell, 1991). У растений трибы *Orchideae* придаточный корневой клубень образуется на развивающейся пазушной почке, то есть именно почка образует корневой клубень, а не наоборот.

Орхидные трибы *Orchideae* имеют две значительные особенности в формировании побеговой системы растения. Первая особенность — это кратковременность существования подземной части годичного побега. Описываемые орхидеи можно назвать вегетативными однолетниками (термин Е. Любарского, 1961), т.к. базальная часть годичного прироста существует немногим более одного года, как у родов *Platanthera*, *Dactylorhiza*, *Leucorchis*, либо около полугода, как у *Orchis*, *Ophrys*, *Habenaria*. В конце сезона вегетации годичный побег отмирает целиком, включая подземную часть. Неблагоприятный период особь переживает в виде отдельно существующей почки с клубнем. Корневые клубни покрыты веламеном, который, вероятно, выполняет определенные защитные функции. Веламен обнаружен на всех клубнях орхидных, за исключением *Dactylorhiza fuchsii*, клубни которого покрыты простым эпидермисом (Stern, 1997).

Вторая особенность — высокая степень синхронизации в формировании пазушной почки и придаточного корня, развивающегося сразу в виде клубня. Синхронность их развития настолько высока, что сложно провести как временную, так и пространственную границу между побеговой и корневой частями этого органа. Подобная синхронность в развитии почки и корня всегда наблюдается и у *Dactylostalyx ringens*. Однако, у этого вида базальные части годичных побегов существуют в течение 3–5 лет и образуют типичное корневище.

С нашей точки зрения, для названия данного органа представляется целесообразным использование термина «стеблекорневой тубероид» («root-stem tuberoid»). Стеблекорневой тубероид представляет собой совокупность базальной части бокового побега возобновления и запасающего корня (или нескольких корней). То есть этот орган имеет «побеговую» и «корневую» части. Основные пять типов комбинаций стеблевой и корневой частей в едином органе описаны достаточно подробно (Ogura, 1953; Dressler, 1981; Татаренко, 1991, 1996).

Побеговая часть тубероида образована гипоподием и первым междуузлем побега и прирастающими к ним двумя колпачковидными листьями, прикрывающими апикальную меристему побега. Начиная со второго междуузлия, побег поворачивает к поверхности субстрата и затормаживает свой рост, оставаясь в виде почки в течение нескольких (5–10) месяцев. На втором изогнутом междуузлии одновременно с почкой развивается запасающий корень (или несколько корней), который не имеет остановки в росте и завершает свое развитие до максимальных размеров за 2–4 месяца.

Побеговая часть может представлять собой стolon, живущий около полугода. Длина его составляет 0,5–2 см у видов родов *Orchis*, *Ophrys*, *Steveniella*, *Traunsteinera*, *Neottianthe cucullata*, *Habenaria linearifolia*, *Ponerorchis pauciflora*, *Amitostigma kinoshitae* и 4–10 см у *Herminium monorchis* и *Habenaria radiata*. У всех этих видов запасные питательные вещества сосредоточены в корневой части тубероида, представленной в виде овального или сферического корневого клубня. Стolon, входивший в состав тубероида, отмирает перед началом неблагоприятного для вегетации сезона, который растение переживает в виде почки и округлого корневого клубня. Такая форма клубня позволяет растению наилучшим образом сберегать влагу (А.Е. Баталов, личн. сообщ.), что, возможно, обусловлено эволюцией данной жизненной формы орхидей в регионах с жарким и засушливым летом. Так, в Средиземноморье встречается наибольшее число орхидей с округлыми корневыми клубнями: *Orchis*, *Ophrys*, *Traunsteinera*, *Steveniella*, *Anacamptis*, *Himantoglossum*, *Serapias*.

Орхидеи родов *Platanthera*, *Tulotis*, *Galearis*, *Dactylorhiza*, *Gymnadenia*, *Leucorchis* имеют тубероиды с корневыми частями вытянутой формы. Побеговую часть тубероида у этой группы видов нельзя назвать столоном, хотя ее морфогенез и строение сходно с таковым у вышеописанной группы орхидей. Здесь побеговая часть тубероида не отмирает перед началом неблагоприятного для вегетации сезона, а, наоборот, принимает на себя функцию запаса веществ, иногда наравне с корневой частью тубероида. Растение зимует в виде цельного тубероида. Побеговая часть может быть небольшой длины (0,5–1,5 см) и малозаметна, как у видов родов *Leucorchis*, *Gymnadenia*, *Dactylorhiza* или многих *Platanthera*. Зато у *Galearis cyclochila*, *Tulotis ussuriensis*, *Tulotis fuscescens*, *Platanthera hologlottis* длина побеговой части составляет 5–10 см, а толщина достигает 1 см (у двух последних видов).

Корневая часть тубероида может быть различна по форме и степени утолщенности. Роды *Dactylorhiza*, *Gymnadenia* имеют пальчатораздельные клубни, состоящие из утолщенных сросшихся оснований корней, тогда как их окончания остаются тонкими и могут достигать длины 10–20 см. В состав тубероида у *Leucorchis albida* входят несколько почти не сросшихся утолщенных корней (Татаренко, Баталов, 1999). *Platanthera bifolia* и *P. chlorantha* имеют сильно утолщенный клубень, образованный базальными частями одного или двух сросшихся корней, с тонкими вытянутыми корневыми окончаниями. Корневые клубни у *Neolindleya camischatica*, *Platanthera maximowicziana* и *P. ophrydioides* образованы одним корнем, равномерно утолщенным по всей длине. Корневая часть тубероида у *Platanthera tipuloides*, *P. chorisiana*, *P. dilatata* и *Lysiella oligantha* представлена одним, слабо утолщенным корнем. Корневая часть столоновидных тубероидов у видов *Platanthera hologlottis*, *P. convallariifolia*, *Tulotis fuscescens*, *T. ussuriensis*, *Galearis cyclochila* имеет одинаковую толщину с побеговой частью тубероида. У двух последних видов толщина тубероида на всем его протяжении не отличается от толщины придаточных корней, поэтому тубероид этих орхидей часто ошибочно принимают за корень с почкой.

Несмотря на различия в степени утолщенности корневых частей и продолжительности жизни побеговых частей тубероидов разных типов, запасающие органы орхидей трибы *Orchideae* совершенно гомологичны по происхождению. В качестве общего термина мы вслед за R. Dressler (1981) предлагаем использовать «стеблекорневой тубероид» («root-stem tuberoid»), а термин «корневой клубень», когда речь идет именно о корневом клубне как части тубероида. У всех тубероидных орхидей России кроме корневых клубней имеются неутолщенные придаточные корни. Продолжительность их жизни составляет около полугода у орхидных с округлыми корневыми клубнями, и более одного года у видов с вытянутыми корневыми клубнями.

Виды *Spiranthes sinensis* и *S. spiralis* имеют равномерно утолщенные корневые клубни, располагающиеся на коротких междоузлиях вертикального корневища и образующие кистекорневую систему. Продолжительность жизни приростов корневища, также как и корней колеблется от 1 до 5 лет. Боковые почки, располагающиеся в пазухах розеточных листьев, у молодых вегетативных особей преимущественно остаются спящими, а у взрослых растений их рост ведет к симподиальному ветвлению побега. Корневые клубни *Spiranthes* иногда образуют придаточные почки (Ziegenspeck, 1936; Corell, 1950; Татаренко, неопубл. данные), закладывающиеся вблизи апекса корня. Строение и развитие этих почек более подробно описано в главе видового описания *S. sinensis*.

У вечнозеленых и микотрофных орхидей наблюдается длительный моноподиальный рост побегов. Однако, сезонность климата ведет к определенной ритмике побегообразова-

ния и у этой группы орхидей. На равномерно олистивном, многолетнем моноподиальном побеге довольно сложно выделить его годичные приросты. Четкое отграничение одного годичного прироста от последующего выявлено только у *Gastrodia elata* (Xu, Ran, 1993, Татаренко, 1996). Растения этого вида ежегодно образуют однолетние стеблевые клубни, выстраивающиеся в моноподиальное короткоживущее корневище. Виды рода *Neottia*, а также *Limodorum abortivum* имеют многолетние неутолщенные подземные корневища с множеством сочных придаточных корней. *Epipogium aphyllum* и *Corallorhiza trifida* формируют многолетние кораллоподобные микоризомы. Эволюция вегетативных органов этих орхидей происходила под непосредственным влиянием микоризных грибов.

Как было установлено нами для всех симподиально нарастающих орхидей, изученных на территории России, базальный участок каждого годичного побега имеет строго фиксированное число междоузлий; вариации имеют место лишь в числе метамеров верхней части побега и соцветия (Татаренко, 1994, 1996). Годичные приросты моноподиально нарастающих орхидей могут несколько варьировать в числе междоузлий, но в определенных для того или иного вида границах. В ходе наших исследований было выяснено, что годичные приросты взрослых особей *Gastrodia elata* содержат 11–12 междоузлий, *Limodorum abortivum* и *Neottia nidus-avis* — 6–7, *Goodyera repens* и *G. schlechtendaliana* — 6–8, *Myrmechis japonica* — 4–5 междоузлий. Зная число междоузлий в годичном приросте, можно приблизительно определить возраст моноподиального побега для каждого вида, исходя из общего числа метамеров корневища. Согласно таким расчетам, побег образует терминальный цветонос на 3–5-й год у *Neottia nidus-avis*, на 5–6-й год у *Limodorum abortivum*, на 3–4-й год у *Goodyera repens* и *G. schlechtendaliana*, на 5–10-й год у *Gastrodia elata*. Длительность нарастания моноподиального побега, по-видимому, связана с необходимостью накопления определенного энергетического запаса для репродуктивного усилия. Образование цветоноса *Gastrodia elata*, достигающего высоты 1 м, требует большого расхода питательных веществ, для накопления которых требуется больше времени (до 10–15 лет), однако в условиях культуры мелкие особи зацветают уже на четвертый год (Xu Ran, 1993).

Большинство особей этих моноподиальных орхидей формирует только один монокарпический побег, который полностью отмирает после созревания семян в конце сезона вегетации. Одновременное развитие верхушечной и 1–3 пазушных почек приводит к образованию 2–4 генеративных побегов у одной особи. Такая картина часто наблюдается у растений *Neottia camtschatea* и в южных популяциях *Neottia nidus-avis*. Более 1 цветоноса никогда не образуется у *Gastrodia elata*.

Вечнозеленые орхидеи образуют обширные клоны за счет прорастания боковых побегов после отцветания главного побега. У микотрофных орхидей образование боковых ветвей происходит далеко не всегда. В ходе наших наблюдений было установлено, что на Кавказе *N. nidus-avis* часто оказывается поликарпиком, развивая боковые побеги из пазушных почек и образуя 2–4-летнее симподиальное корневище. В северных популяциях этого вида доминирует монокарпичность особей (Татаренко, 2002). Генеративные особи *Limodorum abortivum* в Крыму регулярно образуют симподиальные корневища. Особи *Neottia* и *Limodorum*, не достигшие генеративного возрастного состояния, никогда не образуют боковых побегов. У *Gastrodia elata*, напротив, боковые побеги часто развиваются у вегетативных особей, однако на приросте, несущем генеративную почку или цветонос, боковые почки остаются недифференцированными, так как вся энергия расходуется на репродукцию.

Мы рассмотрели некоторые морфологические особенности орхидных России. Очевидно, что с морфологией вегетативных органов связано и их функционирование, т.е. жизнь растения. Именно поэтому вегетативная морфология была положена в основу выделения жизненных форм растений в классификации И.Г. Серебрякова (1964) и Т.И. Серебряковой (1972), получившей в странах бывшего Советского Союза очень широкое распространение. В 1996 г. нами была предложена классификация жизненных форм орхидных России (Татаренко, 1996), которая впоследствии была доработана и несколько модифицирована для отражения более широкого спектра жизненных форм, встречающихся не только у орхидных в России, но и за ее пределами (Татаренко, 2007). Последняя классификация жизненных форм орхидных разработана с учетом следующих признаков: цикличность побегов, терминальное или боковое положение соцветий, продолжительность жизни годичного побега или его части, продолжительность жизни листьев на надземном побеге, наличие или отсутствие корней, продолжительность жизни корней, длина метамеров корневища или моноподиального многолетнего побега, степень утолщенности запасующих органов (корней или побегов), участие запасующих органов в фотосинтезе. Признаки имеют по 2–4 градации, отраженные в форме буквенно-цифровых кодов. Это облегчает сортировку и группировку жизненных форм у большого числа рассматриваемых видов. Названия жизненных форм даны по типовым (модельным) видам. Список жизненных форм орхидных России, сделанный в соответствии с последней классификацией (Татаренко, 2007) приведен в табл. 4.1. При использовании несколько другого подхода к выбору классификационных признаков, число жизненных форм орхидных России увеличилось до 24, по сравнению с 20 типами в классификации 1996 г.

Таблица 4.1.

Жизненные формы орхидных России

№	Тип жизненной формы (модельный вид)	Виды	Коды признаков
1	2	3	4
1	<i>Cephalanthera longibracteata</i>	<i>Cephalanthera damasonium</i>	A.I.1.3 ₁ л ₃ к ₁
		<i>Cephalanthera erecta</i>	A.I.1.3 ₁ л ₃ к ₁
		<i>Cephalanthera floribunda</i>	A.I.1.3 ₁ л ₃ к ₁
		<i>Cephalanthera longibracteata</i>	A.I.1.3 ₁ л ₃ к ₁
		<i>Cephalanthera longifolia</i>	A.I.1.3 ₁ л ₃ к ₁
		<i>Cephalanthera rubra</i>	A.I.1.3 ₁ л ₃ к ₁
		<i>Cypripedium calceolus</i>	A.I.1.3 ₁ л ₃ к ₁
		<i>Cypripedium macranthon</i>	A.I.1.3 ₁ л ₃ к ₁
		<i>Cypripedium shanxiense</i>	A.I.1.3 ₁ л ₃ к ₁
		<i>Cypripedium ventricosum</i>	A.I.1.3 ₁ л ₃ к ₁
		<i>Epipactis atrorubens</i>	A.I.1.3 ₁ л ₃ к ₁
		<i>Epipactis helleborine</i>	A.I.1.3 ₁ л ₃ к ₁
		<i>Epipactis microphylla</i>	A.I.1.3 ₁ л ₃ к ₁
		<i>Epipactis papillosa</i>	A.I.1.3 ₁ л ₃ к ₁
		<i>Listera ovata</i>	A.I.1.3 ₁ л ₃ к ₁

Таблица 4.1. (продолжение)

1	2	3	4
2	<i>Cypripedium guttatum</i>	<i>Cypripedium guttatum</i>	A.I.2.3, л ₃ к ₁
		<i>Cypripedium yatabeanum</i>	A.I.2.3, л ₃ к ₁
		<i>Epipactis palustris</i>	A.I.2.3, л ₃ к ₁
		<i>Epipactis thunbergii</i>	A.I.2.3, л ₃ к ₁
3	<i>Ehippianthus sachalinensis</i>	<i>Ehippianthus sachalinensis</i>	C.I.2.3, л ₂ к ₀
4	<i>Dactylostalyx ringens</i>	<i>Dactylostalyx ringens</i>	C.I.2.3, л ₂ к ₂
5	<i>Oreorchis patens</i>	<i>Oreorchis patens</i>	C.I.1.3, л ₂ к ₁
		<i>Cremastra variabilis</i>	C.I.1.3, л ₂ к ₁
6	<i>Calypso bulbosa</i>	<i>Calypso bulbosa</i>	C.I.1.3, л ₂ к ₂
7	<i>Eleorchis japonica</i>	<i>Eleorchis japonica</i>	A.I.1.3, л ₃ к ₂
8	<i>Liparis japonica</i>	<i>Hammarbya paludosa</i>	A.I.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Liparis japonica</i>	A.I.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Liparis krameri</i>	A.I.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Liparis kumokiri</i>	A.I.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Liparis loeselii</i>	A.I.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Liparis makinoana</i>	A.I.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Liparis sachalinensis</i>	A.I.1.3, л ₃ к ₂
<i>Malaxis monophyllos</i>	A.I.1.3, л ₃ к ₂		
9	<i>Spiranthes sinensis</i>	<i>Spiranthes sinensis</i>	B-A.I.1.3, л ₂ к ₂
		<i>Spiranthes spiralis</i>	B-A.I.1.3, л ₂ к ₂
10	<i>Gymnadenia conopsea</i>	<i>Coeloglossum viride</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Dactylorhiza aristata</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Dactylorhiza cruenta</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Dactylorhiza baltica</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Dactylorhiza euxina</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Dactylorhiza flavescens</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Dactylorhiza incarnata</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Dactylorhiza maculata</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Dactylorhiza majalis</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Dactylorhiza russowii</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Dactylorhiza salina</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Dactylorhiza sambucina</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Dactylorhiza traunsteineri</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Dactylorhiza umbrosa</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Dactylorhiza urvilleana</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Gymnadenia conopsea</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Gymnadenia odoratissima</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Platanthera bifolia</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Neolindlea camtschatica</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Platanthera chlorantha</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Platanthera extremiorientalis</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
<i>Platanthera maximowicziana</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂		
<i>Platanthera ophrydioides</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂		
<i>Platanthera sachalinensis</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂		
<i>Leucorchis albida</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂		

Таблица 4.1. (продолжение)

1	2	3	4
11	<i>Dactylorhiza iberica</i>	<i>Dactylorhiza iberica</i>	А.И.1-2.з ₁ л ₃ к ₂
12	<i>Lysiella oligantha</i>	<i>Lysiella oligantha</i>	А.И.1.з ₁ л ₃ к ₂
		<i>Platanthera chorisiana</i>	А.И.1.з ₁ л ₃ к ₂
		<i>Platanthera dilatata</i>	А.И.1.з ₁ л ₃ к ₂
		<i>Platanthera tipuloides</i>	А.И.1.з ₁ л ₃ к ₂
13	<i>Tulotis fuscescens</i>	<i>Platanthera convallariifolia</i>	А.И.2.з ₁ л ₃ к ₂
		<i>Tulotis fuscescens</i>	А.И.2.з ₁ л ₃ к ₂
		<i>Platanthera hologlottis</i>	А.И.2.з ₁ л ₃ к ₂
14	<i>Galearis cyclochila</i>	<i>Galearis cyclochila</i>	А.И.2.з ₁ л ₃ к ₂
		<i>Tulotis ussuriensis</i>	А.И.2.з ₁ л ₃ к ₂
15	<i>Orchis mascula</i>	<i>Amitostigma kinoshitae</i>	А.И.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Anacamptis pyramidalis</i>	А.И.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Chamorchis alpina</i>	А.И.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Comperia comperana</i>	А.И.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Habenaria linearifolia</i>	А.И.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Himantoglossum caprinum</i>	А.И.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Himantoglossum formosum</i>	А.И.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Neottianthe cucullata</i>	А.И.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Ophrys apifera</i>	А.И.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Ophrys caucasica</i>	А.И.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Ophrys insectifera</i>	А.И.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Ophrys oestifera</i>	А.И.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Ophrys taurica</i>	А.И.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Orchis caspia</i>	А.И.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Orchis coriophora</i>	А.И.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Orchis mascula</i>	А.И.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Orchis militaris</i>	А.И.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Orchis morio</i>	А.И.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Orchis pallens</i>	А.И.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Orchis palustis</i>	А.И.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Orchis picta</i>	А.И.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Orchis provincialis</i>	А.И.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Orchis punctulata</i>	А.И.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Orchis purpurea</i>	А.И.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Orchis simia</i>	А.И.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Orchis tridentata</i>	А.И.1.з ₁ л ₃ к ₃
<i>Orchis ustulata</i>	А.И.1.з ₁ л ₃ к ₃		
<i>Ponerorchis pauciflora</i>	А.И.1.з ₁ л ₃ к ₃		
<i>Serapias vomeracea</i>	А.И.1.з ₁ л ₃ к ₃		
<i>Stevieniella satyrioides</i>	А.И.1.з ₁ л ₃ к ₃		
<i>Traunsteinera globosa</i>	А.И.1.з ₁ л ₃ к ₃		
<i>Traunsteinera sphaerica</i>	А.И.1.з ₁ л ₃ к ₃		
16	<i>Herminium monorchis</i>	<i>Herminium monorchis</i>	А.И.2.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Habenaria radiata</i>	А.И.2.з ₁ л ₃ к ₃
17	<i>Listera cordata</i>	<i>Listera cordata</i>	А.И.2.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Listera nipponica</i>	А.И.2.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Listera pinetorum</i>	А.И.2.з ₁ л ₃ к ₃
18	<i>Pogonia japonica</i>	<i>Pogonia japonica</i>	В-А.И.1.з ₁ л ₃ к ₂

Таблица 4.1. (окончание)

1	2	3	4
19	<i>Goodyera repens</i>	<i>Goodyera repens</i>	В.1.2.3 ₁ л ₂ к ₂
		<i>Goodyera maximowicziana</i>	В.1.2.3 ₁ л ₂ к ₂
		<i>Goodyera schlechtendaliana</i>	В.1.2.3 ₁ л ₂ к ₂
20	<i>Myrmechis japonica</i>	<i>Myrmechis japonica</i>	В.1.2.3 ₁ л ₂ к ₀
21	<i>Neottia nidus-avis</i>	<i>Neottia asiatica</i>	В.1.1.3 ₁ л ₃ к ₁
		<i>Neottia nidus-avis</i>	В.1.1.3 ₁ л ₃ к ₁
		<i>Neottia papilligera</i>	В.1.1.3 ₁ л ₃ к ₁
		<i>Neottia ussuriensis</i>	В.1.1.3 ₁ л ₃ к ₁
22	<i>Gastrodia elata</i>	<i>Gastrodia elata</i>	В.1.1.3 ₁ л ₃ к ₀
23	<i>Epipogium aphyllum</i>	<i>Epipogium aphyllum</i>	В.1.1.3 ₁ л ₃ к ₀
		<i>Corallorhiza trifida</i>	В.1.1.3 ₁ л ₃ к ₀
24	<i>Galeola septentrionalis</i>	<i>Neottia camtschatea</i>	В-А.1.1.3 ₁ л ₃ к ₁

Коды признаков жизненных форм:

А–D — типы нарастания систем побегов (рис. 2): А — симподиально нарастающие, с моноциклическими вегетативно-генеративными побегами, В — моноподиально нарастающие, с полициклическими вегетативно-генеративными побегами, С — симподиально нарастающие, с пазушными моноциклическими генеративными побегами, D — моноподиально нарастающие, с пазушными моноциклическими генеративными побегами;

Продолжительность жизни скелетных осей побегов:

I — побеги или их части многолетние, II — побеги однолетние, ежегодно полностью замещаемые;

Длина междоузлий скелетных осей побегов:

1 — короткие (короткокорневищные, с короткими стеблевыми частями стеблекорневых тубероидов, с короткими междоузлиями моноподиально нарастающих побегов);
2 — длинные (длиннокорневищные, с длинными стеблевыми частями стеблекорневых тубероидов, с длинными междоузлиями моноподиально нарастающих побегов).

Наличие специализированных запасующих органов:

з₁ — специализированные запасующие органы отсутствуют,
з₂ — подземные утолщенные запасующие органы: стеблевые клубни, клубнелуковицы, корневые клубни,
з₃ — надземные фотосинтезирующие утолщенные запасующие органы: псевдобульбы, листья, корни;

Продолжительность жизни листьев на надземном побеге:

л₁ — вечнозеленые листья
л₂ — продолжительность жизни листьев на надземном побеге 10–12 мес.
л₃ — продолжительность жизни листьев на надземном побеге 3–5 мес.

Продолжительность жизни корней:

к₁ — продолжительность жизни корней более 3 лет
к₂ — продолжительность жизни корней 1–2 года
к₃ — продолжительность жизни корней 0,5 года
к₀ — корни отсутствуют

С понятием «жизненная форма» тесно переплетаются представления об «архитектурной модели» (Halle, Oldeman, 1970; Halle et al., 1978), как о морфологическом выражении развития генетической программы растения во времени. «Архитектурные модели» было предложено рассматривать в качестве морфологической основы для выделения жизненных форм (Борисова, 1991). Т.И. Серебрякова (1977, 1981) предложила использовать «модели побегообразования» для характеристики структуры побегов травянистых многолетников, аналогично «архитектурным моделям», изначально разработанным для деревьев. Она ограничила число используемых признаков и подчеркнула важность длины метамеров для травянистых растений. Т.И. Серебрякова выделила 4 модели побегообразования. Применение этого подхода к наземным орхидным показало, что большинство из них относится к длиннопобеговой симподиальной модели (роды *Cypripedium*, *Cephalanthera*, *Epipactis*, *Dactylorhiza*, *Orchis*, *Platanthera*, *Liparis* и др.). Строение побеговых систем видов *Spiranthes sinensis*, *Goodyera repens* можно рассматривать как варианты симподиальной полурозеточной модели, а видов *Oreorchis patens*, *Cremastra variabilis*, *Ehippianthus sachalinensis*, *Calypso bulbosa* — как варианты моноподиальной розеточной модели. Большое число вариантов, обнаруживающееся в каждой модели, с нашей точки зрения, затрудняет использование «моделей побегообразования» для разработки единой морфологической системы.

Морфологическая «двумерная» (в виде таблицы) классификация орхидных по вегетативным признакам была разработана Е.С. Смирновой (1990), исходя из двух комплексных признаков: формы роста и типа строения системы побега. Под формой роста Е.С. Смирнова понимает сочетание модификации побегов, образующих осевую основу особи (стебель, корневище, клубень и т.п.) и направления их роста (ортотропное, плагиотропное). Тип строения определяется характером ветвления побега (моноподиальное, симподиальное), числом и длиной метамеров и положением соцветия (терминальное или боковое). Было предложено классифицировать орхидные по 12 формам роста и 20 типам строения.

Однако наземные орхидеи с трудом «укладываются» в рамки данной классификации, разработанной преимущественно на признаках надземной части побега вследствие того, что у наземных орхидей умеренного климата определяющую роль в формировании системы побегов играют подземные органы. Преимущественное использование признаков надземной сферы в классификации Е.С. Смирновой приводит, например, к тому, что принципиально различные по строению побегов микотрофные орхидеи *Limodorum abortivum* и *Epipogium aphyllum* оказываются в одном морфологическом типе безлистных орхидей. И наоборот, совершенно сходные по строению подземных органов *Tulotis fuscescens*, *T. ussuriensis* и *Platanthera hologlottis* относятся к трем разным типам вследствие различия в числе листьев на надземном побеге. Нами была предпринята попытка использования классификации Е.С. Смирновой для анализа побеговых систем орхидных на территории Приморского края России (Татаренко, 1991, 1994а). Однако в своих дальнейших исследованиях (Татаренко, 1996) мы отказались от применения данного подхода к классификации морфологических систем наземных орхидных умеренной зоны.

В 2003 г. была предложена еще одна морфологическая классификация орхидных, также разработанная на примере орхидных из коллекции ГБС РАН (Коломейцева, 2003б). В классификации использованы шесть категорий. Самая крупная из них —

«тип побеговой структуры» отражает тип нарастания и ветвления и направление роста побегов. Следующая категория — «тип модуля» характеризуется однородностью метамеров и «гео- или аэрофитизмом». Еще одна категория — «структура модуля», показывает, состоит ли модуль из одного или двух побегов. Четвертая категория — «элемент модуля» отражает взаимное расположение вегетативных и генеративных побегов. Пятая категория — «сезонный элемент побега», а шестая — «метамер».

Новаторство этой системы, по сравнению с системой Е.С. Смирновой, состоит во введении категории «структура модуля», отражающей наличие у некоторых орхидных «двучленных модулей» с чередующимися стерильными и фертильными побегами (Коломейцева, 2003а, 2005). «Двучленные модули» наблюдаются у *Tainia minor* (Maekawa, 1975; Татаренко, 2007) и у целого ряда видов трибы *Collabieae* (Genera Orchidacearum, 2005), в пределах которой можно проследить переходные стадии от «обычного» бокового соцветия, расположенного на вегетативном побеге или в его базальной части, до цветоносного побега, выделившегося в «самостоятельный член» симподиально нарастающей системы побегов. Таким образом, «двучленный модуль» является одним из вариантов развития бокового генеративного побега, «двупорядковой элементарной единицы побеговой системы», описанной Е.С. Смирновой (1990).

Исследование «вегетативной архитектуры» орхидных, то есть особенностей пространственного размещения их побегов было начато Н. Rasmussen (1986), выделившей четыре «архитектурных» типа корневищ. Автор утверждала, что зигзагообразное корневище образуется вследствие того, что каждый сегмент состоит из нечетного числа междоузлий, а в случае четного числа междоузлий в сегментах образуется изогнутое корневище. Наши наблюдения показали, что число междоузлий в корневищных частях годичных приростов наземных орхидных, встречающихся на территории России, практически неизменно и не может влиять на направление нарастания побегов.

Позднее И.В. Блинова описала новый «архитектурный» признак, назвав его «механизм роста» (Блинова, 1995а, б, 2000), что соответствует нашему термину «направление ветвления корневища» (Татаренко, 1996). Как было замечено И.В. Блиновой, направление (вектор) роста серии годичных побегов различно у разных групп орхидей, и этот признак можно проследить уже на внутривидовой стадии развития побега. «Суммирующий механизм роста» наблюдается, когда годичные побеги нарастают последовательно в одном направлении. «Круговой механизм» наблюдается, если происходит ежегодный поворот дочернего побега относительно материнского на 90°. «Маятниковый механизм роста» приводит к тому, что «внучатый» побег (III порядка) оказывается на месте «бабушкиного» (побега I порядка). Существование «механизмов роста» обусловлено филлотаксисом в «зоне поворота» годичного побега, где локализованы почки возобновления (Баталов, 1998а), а также необходимостью оптимального размещения в почве органов возобновления (Татаренко, 1996). А. Bell и Р. Tomlinson (1980) говорят о «геометрии корневищ», отражающей особенности ветвления и направления нарастания осей побеговой системы, как о приспособительном механизме, возникшем в ходе естественного отбора, подобно формам тела у животных.

Мы изучили особенности последовательного нарастания годичных побегов у орхидей разных жизненных форм (Татаренко, 1996). Нами было установлено, что различия

в направлении роста дочернего побега по отношению к материнскому обусловлены характером расположения листьев и соответствующих им пазушных почек на базальной части годичного побега, а также числом метамеров, несущих развитые пазушные почки. Почкой возобновления у всех изученных видов являлась самая верхняя пазушная почка. При двурядном расположении пазушных почек на двух метамерах нарастание побега последовательное («суммирующий механизм» по: Блинова, 1995), как у большинства корневищных орхидей *Cypripedium*, *Cephalanthera*, *Epipactis*, *Ehippianthus sachalinensis*, *Dactylostalix ringens*. Последовательное нарастание побега наблюдается также и при трехрядном расположении почек на трех метамерах побега (*Leucorchis albida*, *Platanthera hologlottis*, *Lysiella oligantha*, *Tulotis fuscescens*, *Galearis cyclochila*, *Oreorchis patens*, *Cremastra variabilis*, *Spiranthes sinensis*).

Маятниковый рост у видов с пальчатораздельными клубнями (все виды родов *Dactylorhiza*, *Gymnadenia*, *Coeloglossum viride*) обусловлен тем, что листорасположение в нижней части годичного побега у этих видов двурядное, а число метамеров с пазушными почками равно трем. Поскольку почкой возобновления всегда является верхняя из этих трех почек, то образовавшийся из нее побег оказывается на месте «бабушкиного» побега.

Большая группа тубероидных орхидей (*Platanthera bifolia*, *P. chlorantha*, *Orchis mascula*, *O. militaris* и др.) характеризуется «круговым» нарастанием побега. При трехрядном расположении пазушных почек на трех метамерах базальной части годичного побега нарастание дочернего побега должно было бы происходить последовательно. Однако при росте дочернего побега возникает необходимость обогнуть сильно утолщенный клубень материнского тубероида, чтобы глубина расположения дочернего тубероида не изменилась. Вследствие этого осуществляется поворот побеговой части тубероида на 90°. Такой же поворот наблюдается и у ряда видов, имеющих слабо утолщенный клубень (*Platanthera ophrydioides*, *P. sachalinensis*). Это позволяет утверждать, что изменение направления роста побеговой части тубероида закреплено наследственно. Мы проследили особенности направления роста серии годичных побегов на большом числе видов орхидных России и убедились, что этот признак является наследственным и должен быть учтен при описании «архитектурных моделей» и выделении жизненных форм орхидных. Этот признак мы предлагаем называть — направление ветвления корневища.

Изучение морфологии растений всегда лежало в основе филогенетических исследований. Морфологические данные не утратили своего значения и в наши дни, несмотря на широкое использование молекулярных методов исследования в современной систематике растений. Особый интерес для дальнейших морфологических исследований представляет изучение морфогенеза отдельных органов на самых ранних стадиях их заложения и развития, а также морфология и анатомия особей на ранних этапах онтогенеза.

Приводимый ниже Ключ для определения родов орхидных, встречающихся на территории России, разработан, преимущественно, на основе вегетативных признаков; описания строения цветков или соцветий приводятся лишь в тех случаях, когда это имеет решающее диагностическое значение.

Ключ для определения родов сем. Orchidaceae на территории России

1. Растения без зеленых листьев, имеют только чешуевидные и влагалищные листья желтоватого, бурого или розоватого цвета 2.
– Растения с зелеными листьями 6.
2. Растения с корнями 3.
– Растения без корней 4.
3. Корни многочисленные, густо покрывающие поверхность корневища, короткие (2–5 см), диаметром 1,5–3 мм *Neottia* Guett.
– Корни расположены на корневище не очень плотно, толстые (до 0,5–0,7 см в диаметре), длинные (7–25 см) *Limodorum* Boehm.
4. Корневище цепочковидное, состоящее из серии утолщенных однолетних побеговых клубней, быстро отмирающих, так что живым остается 1 (2) клубень последнего прироста *Gastrodia* R. Br.
– Корневище коралловидное 5.
5. Надземный побег у основания немного вздутый, желтоватый, с красными полосками. На корневище образуются длинные, нитевидные столоны *Epipogium* R. Br.
– Надземные побеги тонкие, без вздутий, с перепончатыми влагалищными листьями, на корневище столоны не образуются *Corallorhiza* Chatel.
- 6(1). Растения без корней 7.
– Растения с корнями 8.
7. Вечнозеленые растения, побег ползучий, равномерно облиственный, на узлах имеются трехрядные бородки эпидермальных волосков, корни образуются лишь изредка, длина их не превышает 0,5 см *Myrmechis* Blume
– Зимнезеленое растение. Корневище тонкое, ползучее, зеленый лист одиночный, сидячий, расположен у верхушки надземного побега, цветонос боковой *Ephippianthus* Reichenb.
- 8(6). Корни расположены почти на каждом междоузлии ползучего побега, вечнозеленые растения, зеленые листья собраны в розетку, либо побег равномерно облиственный *Goodyera* R.Br.
– Корни расположены в базальной части косоортотропного или ортотропного побега или на корневище 9.
9. Корни расположены в базальной части побега, в том числе на междоузлиях нижних зеленых листьев 10.
– Корни расположены на типичном корневище, несущем чешуевидные или влагалищные листья. 11.
10. Растения с короткими ортотропными, малолетними корневищами, несущими розеточные листья и пучок утолщенных запасующих корней *Spiranthes* Rich.
- 11(9). Корни многолетние, длинные (15–35 см длиной), с хорошо развитой сосудистой системой 12.
– Корни 1–2(3)-летние, длина не превышает 10 см 19.
12. Корни длинные, тонкие (0,5–1 мм в диаметре), побегообразующие 13.
– Корни 2,5–5 мм в диаметре, не образуют придаточные побеги 14.
13. Побеги на корнях образуются регулярно, лист одиночный, ланцетный, у вегетативных особей прикорневой, у генеративных – стеблевой, плотный *Pogonia* Juss.

- Побеги на корнях образуются факультативно, листьев всегда 2, тонкие, сердцевидной формы, располагаются почти супротивно на середине побега или на его верхушке (у вегетативных особей) *Listera* R. Br. (*L. cordata*, *L. nipponica*, *L. pinetorum*)
- 14(12). Побеги неутолщенные, корневища длинные или короткие 15.
- Имеются утолщения подземных частей побегов в виде клубнелуковиц 18.
- 15. Стеблевые листья в числе 2–4, широко-овально-ланцетные или овальные, крупные, сильно отличающиеся от прицветников 16.
- Побег равномерно олиственный, листьев 3–10, мелких и узких, плоских, постепенно переходящих в прицветники 17.
- 16. Листья пликатные. Цветки в числе 1 (2–3) крупные, губа в форме “башмачка” *Cypripedium* L.
- Листьев всегда 2, сидячие, овальные, плоские, располагаются почти супротивно на середине побега или на его верхушке (у вегетативных особей), цветки многочисленные, мелкие *Listera* R. Br. (*L. ovata*)
- 17. Листья узколанцетные или линейно-ланцетные, основания листьев клиновидные, завязь скрученная, цветки белые (пурпурные — у *C. rubra*) *Cephalanthera* Rich.
- Листья широкоовально-ланцетные, с сердцевидным основанием, завязь не скрученная, на скрученной ножке, цветки зеленовато-пурпурные *Epipactis* Sw.
- 18(14). Клубнелуковицы не несут корней, корни располагаются только на коротких корневищных участках между клубнелуковицами, лист одиночный, узколанцетный, ширина его не превышает 3 см при длине до 30 см. Цветки желтовато-зеленоватые, мелкие *Oreorchis* Lindl.
- Лист широколанцетный, ширина его 6–7 см при длине 30 см. Цветки розовые, крупные, до 3 см длины *Cremastra* Lindl.
- 19(11). Корни 2–3-летние. Растения с корневищами 20.
- Продолжительность жизни корней 0,5–1,5 лет. Растения со стеблекорневыми тубероидами 25
- 20. Побеги не утолщенные, годичный побег несет только один корень. Лист одиночный, прикорневой, цветонос боковой *Dactylostalyx* Reichenb. fil.
- Растения с побегами, утолщенными в виде клубнелуковиц или псевдобульб 21.
- 21. Растения с подземными клубнелуковицами 22.
- Растения с зелеными псевдобульбами 23.
- 22. Клубнелуковица состоит из 2 метамеров побега, боковые побеги образуются в виде столонов, корни многочисленные, тонкие, густо покрытые корневыми волосками. Лист одиночный, узкий, линейно-ланцетный, цветонос терминальный *Eleorchis* F. Maek.
- Клубнелуковица состоит из 3 междоузлий, столоны не образуются, на годичном побеге обычно имеется 1(2) корень. Лист яйцевидный, цветонос боковой *Calypso* Salisb.
- 23(21). Растения с выводковыми почками на листьях, листьев 3–4, мелких, до 0,5–1,5 см длиной, корневище между псевдобульбами длиннometamerное, ортотропное, ежегодный прирост корневища равен приросту сфагновых мхов *Hammarbya* O. Kuntze
- Растения без выводковых почек на листьях, листья крупнее, 3–8 см длиной, корневище между псевдобульбами обычно короткое 24.

24. Зеленых листьев всегда два, равных по размеру и по форме. Соцветие рыхлое, малоцветковое *Liparis* Rich.
 – Зеленый лист обычно один, второй лист развивается редко, отличается от первого меньшими размерами и более вытянутой формой пластинки. Цветки мелкие, соцветие густое, многоцветковое *Malaxis* Soland. ex Sw.
- 25(19). Корневая часть тубероида — округлый клубень, побеговая — тонкий, короткоживущий столон 26.
 – Корневая часть тубероида с вытянутым одним или несколькими окончаниями, утолщенная или не утолщенная в клубень, побеговая часть — столон, сохраняющийся на протяжении всей жизни тубероида (до 1,5 лет) 41.
26. Длина stolона 5–10 см, намного превышает диаметр клубня 27.
 – Длина stolона менее 2 см, меньше или равна диаметру клубня 28.
27. Листьев 2, прикорневых, широко-ланцетных или продолговато-яйцевидных. Соцветие многоцветковое, цветки мелкие, зеленые *Herminium* Hill
 – Листьев 3–5, стеблевых, линейно-ланцетных, слегка килеватых. Цветок 1(3), крупный, белый *Habenaria* Willd. (*H. radiata*).
- 28(26). Хорошо развитый лист один (два), в нижней части стебля 29.
 – Хорошо развитых листьев на побеге не меньше двух 30.
29. Растения крупные, лист ланцетно-яйцевидный, 6–14 см длиной, до 4 см шириной, буро-зеленый *Steveniella* Schlechter
 – Растения мелкие, 10–15(20) см высотой. Листья в числе 1–2, расположены вблизи основания стебля, корневой клубень продолговатый, до 0,8 см в диаметре и 1,5–2 см длиной *Amitostigma* Schlechter
30. Развитых листьев два 31.
 – Развитых листьев больше трех 32.
31. Листья прикорневые, почти супротивные, эллиптически-ланцетные, коротко-заостренные *Neottianthe* (Reichenb.) Schlechter
 – Листья расположены в средней части стебля, продолговато-ланцетные *Ponerorchis* Reichenb. fil.
- 32(30). Листья узкие 3–5(7) мм шириной, линейные, заостренные 33.
 – Листья более широкие, 1,5–2,5 см шириной, другой формы 38.
33. Листья многочисленные (в числе 6–10), скученные у основания стебля. Цветки мелкие *Chamorchis* Rich.
 – Листья в числе 3–8, расположены на стебле 34.
34. Стебель более менее равномерно олиственный на всем протяжении 35.
 – Листья расположены в нижней половине стебля 37.
35. Листья сильно килеватые, ширина листьев не превышает 8 мм. Цветки беловато-зеленые, губа зеленая крестовидно-трехлопастная, шпорец до 4 см длиной *Habenaria* (*H. linearifolia*, *H. yezoensis*).
 – Листья более менее плоские, ширина листьев 5–10(17) мм. Цветки пурпурные, лиловые, губа другой формы 36.
36. Прицветники прямо торчащие, крупные, 4–6 см длиной, пурпурные с более темными многочисленными жилками *Serapias* L.
 – Прицветники мелкие, равны или чуть длинее завязи, зеленые *Traunsteinera* Reichenb

- 37 (34). Соцветие пирамидальное, цветки мелкие, 6–7 мм длиной *Anacamptis* Rich.
 – Соцветие другой формы, цветки более крупные
 *Orchis* L. (*O. morio*, *O. coriophora*, *O. pseudolaxiflora*).
- 38(32). Губа линейная, 4–8 см длины, повислая 39.
 – Губа другой формы, равна или немного длинее других листочков околоцветника 40.
39. Губа трехлопастная, средняя лопасть лентообразная, 3,5–6,5 см длиной и 2 мм шириной *Himantoglossum* Koch.
 – Средняя лопасть разделена на длинные нитевидные доли *Comperia* C. Koch
- 40(38). Листочки околоцветника тупые, расходящиеся, губа б.м. выпуклая, бархатистая, цельная или трехлопастная, сильно отличающаяся от других листочков околоцветника по опушению и окраске *Ophrys* L.
 – Листочки околоцветника заостренные, губа отличается от других листочков околоцветника по форме и иногда по окраске *Orchis*
- 41(25). Корневая часть тубероида представлена утолщенными корнями, не сросшимися или сросшимися на 2–3 мм своими основаниями *Leucorchis* E. Mey.
 – Корневая часть тубероида представлена одним корнем, утолщенным или не утолщенным в клубень 42.
42. Клубень пальчатораздельный 43.
 – Клубень веретеновидный или корневая часть тубероида не утолщена 45.
43. Листья зеленые, линейные, стебель равномерно олиственный *Gymnadenia* R. Br.
 – Листья часто с антоциановыми пятнами, собраны в нижней части стебля 44.
44. Листья эллиптически-яйцевидные, зеленые, цветки желтовато-зеленые
 *Coeloglossum* C. Hartm.
 – Листья другой формы, часто с антоциановыми пятнами, цветки розовато-лиловые с рисунком на губе, либо желтые *Dactylorhiza* Nevski .
- 45(42). Клубни веретеновидные, побеговая часть тубероида значительно тоньше и короче его корневой части 46.
 – Корневая часть тубероида слабо или не утолщена, побеговая часть по длине и толщине равна корневой части (столоновидный тубероид) 47.
46. Клубень почти не утолщенный, лист одиночный, прикорневой *Lysiella* Rydb.
 – Клубень веретеновидный или утолщенный в базальной части, листья прикорневые, в числе 2, либо 1 лист, располагающийся в середине стебля, либо стебель равномерно олиственный доверху *Platanthera* Rich. (кроме *P. hologlottis*, *P. convallarifolia*, *P. dilatata*)
- 47(45). Лист один, прикорневой *Galearis* Rafin.
 – Листьев 2 и более 48.
48. Листьев 2–3, прикорневые, широкоовальные *Tulotis* Rafin.
 – Листья многочисленные, линейно-ланцетные, поднимающиеся высоко по стеблю ..
 *Platanthera* (*P. hologlottis*, *P. convallarifolia*, *P. dilatata*)

Орхидные — высокоспециализированная группа растений, отличающаяся рядом уникальных черт своей биологии, в том числе и онтогенеза. Однако изучение онтогенеза наземных орхидных в природных условиях представляет собой значительные трудности. Это объясняется по меньшей мере двумя причинами: 1) прорастание семян происходит подземно при участии грибов и первое время (у некоторых видов до 5–11 лет) растение развивается подземно; 2) определить календарный возраст у корневищных видов трудно, а у клубневых видов — невозможно. В связи с этим данные об онтогенезе многих видов наземных орхидных неполны или отсутствуют.

Впервые подземное прорастание семян *Orchis morio* было описано в 1804 г. R.A. Salisbury (цит. по: Burgeff, 1936). Подробные сведения об онтогенезе, включая подземные стадии, приведено в известной работе Th. Irmisch (1853), где даны изображения этапов онтогенеза многих европейских видов — *Cypripedium calceolus*, *O. militaris*, *Epipogium aphyllum*, *L. ovata*, *E. microphylla*. В дальнейшем в этом направлении проводили исследования N. Stojanoff (1917), A. Fuchs и H. Ziegenspeck (1922, 1924, 1926a, b, 1927 и др.). Наиболее подробные и достоверные сведения об онтогенезе многих европейских видов даны в монографии Ziegenspeck (1936). Многие исследователи при описании онтогенеза европейских орхидных ссылаются на эту работу. Сведения о ранних этапах онтогенеза наземных орхидных обобщены в фундаментальной монографии H. Rasmussen (1995).

Таблица 5.1.

Размеры семян некоторых видов европейских орхидных (по Arditti, Ghani, 2000)

Вид	Длина (мм)	Ширина (мм)
<i>Calypso bulbosa</i>	0,8±0,03	0,14±0,01
<i>Cypripedium calceolus</i>	0,94±0,29	0,2±0,03
<i>Cephalanthera damasonium</i>	0,94±0,2	0,23±0,04
<i>Epipactis atrorubens</i>	0,9±0,06	0,23±0,04
<i>Epipactis palustris</i>	1,38±0,42	0,26±0,8
<i>Goodyera repens</i>	0,73±0,23	0,14±0,03
<i>Limodorum abortivum</i>	0,78±0,63	0,29±0,23
<i>Listera cordata</i>	0,69±0,17	0,19±0,07
<i>Neottia nidus-avis</i>	0,90±0,15	0,27±0,09
<i>Orchis coriophora</i>	0,46±0,06	0,18±0,05
<i>Orchis mascula</i>	0,39±0,13	0,18±0,03
<i>Orchis morio</i>	0,56±0,16	0,18±0,05
<i>Orchis purpurea</i>	0,38±0,04	0,15±0,08
<i>Orchis simia</i>	0,38±0,09	0,15±0,08

Семена орхидных очень мелкие и легкие, отличаются слабо дифференцированным зародышем и недоразвитием (редукцией) эндосперма (Поддубная-Арнольди, 1964). Они образуются в огромных количествах, большинство из них имеет длину от 0,05 до 6 мм, ширину от 0,01 до 0,9 мм, вес от 0,31 до 24 мг, число семян в плоде от 20–50 до 4 000 000 (Arditti, Ghani, 2000).

В последние годы начата работа по изучению семян ряда видов российских орхидных (Широков и др., 2007; Виноградова, Пегова, 2007; Кириллова, 2011; Кривошеев, Ишмуратова, 2011; Семенов и др., 2011).

Различные аспекты эмбриологии орхидных были изучены в России В.А. Поддубной-Арнольди (1964), Г.Л. Савиной (1965, 1972, 1979), Т.Б. Батыгиной (1993, 1998 и др.), Э.С. Терехиным (1977, 1991), Е.В. Андроновой (1988, 1997) и другими. В мелких семенах орхидных зародыш слабо дифференцирован, что связано, по мнению В.А. Поддубной-Арнольди (1964), с отсутствием или недоразвитием эндосперма. Может иметь место как структурная, так и физиологическая редукция эндосперма (Савина, 1972). Однако, Э.С. Терехин и О.П. Камелина (1969) полагают, что у орхидей имеет место только структурная редукция эндосперма. Свои трофические функции он активно выполняет, но только очень ограниченное время в ходе развития молодого спорофита. Нет единой точки зрения и относительно присутствия семядолей. У некоторых (немногих) видов отмечено в апикальной части зародыша «зачатки семядолей» (Bernard, 1909; Veyret, 1965, 1974; Tohda, 1968; Nishimura, 1991; Терехин, 1977, 1991; и др.). Однако, по мнению Т.Б. Батыгиной и Е.В. Андроновой (1988), перечисленные авторы за семядоли принимают разные образования и поэтому целесообразно использовать термин «семядоля» у орхидных. Анализ собственных материалов и также большого объема литературы позволил Y. Veyret (1965, 1974) прийти к выводу, что ранние этапы развития зародыша орхидных протекают так же, как и у других однодольных.

Семена орхидных обладают более или менее выраженным периодом покоя и могут оставаться в почве в течение различного времени. Например, *D. maculata* — 3,5 мес., *E. helleborine* — 8 мес., *Spiranthes spiralis* var. *amoena* — 8 недель (van Kinderen, 1995a, b), американские наземные орхидеи *Goodyera pubescens*, *Corallorhiza odorata* — 24–30 недель (Rasmussen, Whigham, 1993). Проростки (протокормы) могут появляться в разное время года. У некоторых видов *Dactylorhiza* только осенью (Vermeulen, 1947), *Epipactis helleborine* и *Listera ovata* — весной (van Waes, 1984, цит. по: Rasmussen, 1995), *Platanthera bifolia* и *P. chlorantha* весной (Fuchs, Ziegenspeck, 1927), *D. fuchsii* — в октябре (Leeson et al., 1991).

Многочисленные исследования по проращиванию семян *in vitro* показывают, что нередко лучше прорастают незрелые семена. Так максимальную всхожесть (около 100%) семян *D. baltica*, *D. maculata*, *D. flavescens* отмечают на стадии 40–45 дней после начала цветения, а процент прорастания семян из зрелых плодов (вскрывшихся) *D. baltica* и *D. fuchsii* оказался очень низок (Андропова и др., 2000). Оптимальные сроки посева семян *in vitro* для *Calypso bulbosa* — 35–40 дней после опыления, *L. loeselii* — 45–50, *C. calceolus* — 30–35, *O. militaris* — 20–25, *L. ovata* — до 20 дней (Куликов, Филиппов, 1998), *Comperia comperiana*, *Ophrys taurica*, *O. oestrifera* — 45–50 дней, *Himantoglossum caprinum* — 50–55, *Anacamptis pyramidalis*, *Platanthera chlorantha* — 40–45 дней (Попкова, 1999). Это свидетельствует о видоспецифическом характере зависимости прорастания от стадии развития зародыша, что особенно важно учитывать

при симбиотической культуре трудно прорастающих семян (Куликов, 1991, 1995; Куликов, Филиппов, 1991, 1998).

Орхидные показывают наилучшие результаты *in vitro* при посеве незрелых семян в период приобретения зародышем относительной автономности (около 25 дней после опыления) и до формирования состояния покоя — 40–45 дней после опыления (Батыгина, Васильева, 1983; Куликов, 1995; Филиппов, 1997; Tatarenko, Kondo, 2002a; Куликов, Филиппов, 2003; и др.). Семена видов, принадлежащих к разным систематическим группам, характеризуются разной длительностью состояния покоя. Это связано прежде всего со степенью развития внутреннего слоя семенной кожуры. Глубокий покой был отмечен у представителей *Cypripedioideae*, *Neottieae*, *Orchidinae*, а также у *Epipogium aphyllum*, *Corallorhiza trifida* (Куликов, 1995; Филиппов, 1997).

В природе прорастание семян и последующее развитие орхидеи обычно происходит в контакте с микоризным грибом, снабжающим орхидею необходимыми для дальнейшего развития веществами (см. главу микориза). Прорастание семян в культуре может проходить и без заражения грибом, но дальнейшее развитие орхидеи возможно лишь после попадания в клетки протокорма грибного симбионта (Андропова, Батыгина и др., 2000). При проращивании *in vitro* степень специфичности микоризного гриба колеблется в очень широких пределах (Curtis, 1939; Harvais, Hadley, 1967; Harley, 1969; и др.). Высокая специфичность обнаружена у *Goodyera repens*, *Platanthera bifolia*, *Coeloglossum viridis*, а наименьшая — у *Dactylorhiza maculata* (Андропова и др., 2000). *D. maculata* может прорасти с грибами, выделенными из 10 видов орхидных (Куликов, 1995).

Особенности развития орхидных на ранних этапах частично могут быть изучены и в условиях стерильной или симбиотической культуры. Однако, исследования, проведенные в лабораторных условиях, не могут полностью заменить исследования в природных условиях, поскольку ход развития нередко сильно отличается от наблюдаемых в природе.

В природных условиях семена прорастают на некоторой глубине: 3–5 см — *Orchis morio*, 5–10 см — *O. ustulata* (Stojanov, 1916, цит. по: Rasmussen, 1995), 2–4 см — *Gymnadenia conopsea* (Баталов, 1998a). В условиях Средней России мы находили протокоормы, как правило, на границе подстилки и гумусового горизонта (A 1) — *Dactylorhiza fuchsii* на глубине 2–3 см, *Platanthera bifolia* — 1–3 см, *Cypripedium calceolus* — 2–4 см. Чем засушливее условия, тем глубже располагаются протокоормы — иначе они могут погибнуть в результате летней засухи. На заболоченных участках, наоборот, протокоормы обычно располагаются близко к поверхности субстрата.

Существуют две различные стратегии прорастания семян, которые изучал W. Stoutamire (1974). Болотные виды характеризуются синхронным и быстрым прорастанием семян с образованием проростков, которые быстро зеленеют. Прорастание семян обычно поверхностное на участках, где риск пересыхания мал. Другая группа включает виды, семена которых прорастают через большой период времени. Эти растения приспособлены к разнообразным и непредсказуемым условиям, когда наиболее подходящая стратегия прорастания семян заключается в изменчивости реакций на условия увлажнения (что обусловлено полиморфизмом семян). W. Stoutamire отмечает, что в начале онтогенеза орхидные проходят два критических периода, сопровождающихся гибелью значительного числа особей: 1) сразу после прорастания семени, когда

происходит дифференциация точки роста побега; 2) в момент формирования побега и первого корня.

В результате прорастания семени формируется структура, которую большинство исследователей называют протокорнем (от греческого «protos» — первый, первичный и «cormos» — побег, ствол, клубенек). Кроме того, в отдельных работах встречаются и другие названия — проросток, проэмбрио, и др. Впервые термин «протокорень» был предложен Treub (1879) для структуры, формирующейся у плаунов. В 1905 г. Baltour (цит. по: Андропова, Батыгина и др., 2000) предложил использовать его для орхидных. Протокорень выполняет функцию запасаания питательных веществ, которые необходимы для заложения и дальнейшего развития апекса побега, а в некоторых случаях и фотосинтетическую (в этом смысле он может сравниваться с эндоспермом и семядолей однодольных).

Протокорень растет моноподиально и превращается в короткий или длинный микоризом. Существуют значительные различия между видами с точки зрения развития микоризома — длина микоризома, ориентация, его функция в отношении микотрофности и запасаания питательных веществ, и времени, когда первичная ось заменяется новым побегом (Rasmussen, 1995). Дальнейшие различия связаны с развитием запасающих корней и стеблекорневых клубней (тубероидов).

Термин «протокорень» и «микоризом» нередко используют как синонимы, однако, мы согласны с точкой зрения А.Е. Баталова (1998), который полагает, что протокорнем следует называть только начальные этапы послесеменного развития спорофита орхидных — до формирования им почки и лишь после образования первого чешуевидного листа и формирования первичного побега — называть микоризомом. Проросток — совокупность протокорня и микоризома. При переходе к автотрофному способу питания (появлению первого зеленого листа) растение переходит в ювенильное состояние.

Многолетнее изучение орхидных на севере Европейской части России позволило Т.Н. Виноградовой (1999а) выявить, что протокорни разных видов заметно отличаются по форме, длине и характеру волосков, морфологии верхушечной почки. Еще более резко отличаются ювенильные растения. Она составила ключ для определения протокорней и ювенильных растений 7 видов — *Calypso bulbosa*, *Corallorhiza trifida*, *Dactylorhiza maculata*, *Goodyera repens*, *Hammarbya paludosa*, *Listera cordata*, *Platanthera bifolia*.

В природных условиях онтогенез растений изучают, используя методы, предложенные профессором Т.А. Работновым (1950а, б, 1969) и профессором А.А. Урановым (1967, 1975) и их учениками Ценопопуляции растений (1976, 1978; Gatzuk et al., 1980; и др.). Онтогенез — генетически обусловленная последовательность этапов развития особи от ее зарождения до отмирания (Жмылев и др., 2005). Во многих случаях у орхидных (как и у многих других групп растений) невозможно определить абсолютный возраст особи, поэтому А.А. Уранов (1967, 1975) предложил использовать понятие «возрастное состояние». Возрастное состояние отражает стадию онтогенеза в момент наблюдения, которая определяется в соответствии с морфологическими признаками, зависящими от возрастных (онтогенетических), физиологических и биохимических изменений. В нашей работе мы использовали классификацию Т.А. Работнова (табл. 5.2).

Таблица 5.2.

Классификация онтогенетических (возрастных) состояний особей
(Т.А. Работнов. 1950)

Период (фаза) онтогенеза	Возрастное состояние
I латентный	Покоящиеся семена — s
II виргинильный	Проросток (всход) seedling (plantlet, germ) — p ювенильное juvenile — j имматурное immature — im взрослое виргинильное adult virginile — v
III генеративный	Генеративное generative — g
IV сенильный	Сенильное senescent — s

Иногда выделяют подгруппы генеративных растений — молодые (g 1), средневозрастные (g 2) и старые (g 3), и две подгруппы сенильных — субсенильные (ss) и сенильные (s).

Орхидные представляют собой группу растений с оригинальной биологией, в связи с чем эта классификация применительно к орхидным нуждается в некотором уточнении. К группе проростков мы относим и микоризомы и протокормы (p). Эту группу особей невозможно исследовать без существенного нарушения природной популяции. Поэтому изучают подземную часть популяций, как правило, лишь у широко распространенных неохраняемых видов, образующих многочисленные популяции (Баталов, 1998а, 2000; Виноградова, 1999а, б). Кроме того, приходится объединять взрослые виргинильные и временно не цветущие генеративные особи в одну группу взрослых вегетативных (vv), т.к. во многих случаях невозможно определить цвело ли это растение прежде. Сенильные (s) растения находят очень редко, т.к. многие особи отмирают сразу после последнего цветения.

Возрастные группы различают, используя преимущественно морфологические признаки (размер и число листьев, число жилок, размер клубня, число корней, число цветков и пр.). В последнее время в природных условиях проводят работы по изучению и других важных параметров — анатомических (Фардеева, 1997), физиологических и биохимических особенностей, интенсивности микоризообразования (Татаренко, 1995, 1996; Маракаев, Титова, 2000а, б; Маракаев, 2002; и др.).

Возрастной состав популяций большинства наших орхидей можно определить лишь на основе состояния надземных частей растений, т.к. коэффициент корреляции между состоянием надземных и подземных органов обычно довольно высок $r = 0,7$ (Вахрамеева, Денисова, 1980а). Онтогенез наземных орхидных до сих пор изучен недостаточно полно. Однако в последнее время работы в этом направлении ведутся все более активно (Вахрамеева, Денисова, 1980б, 1988; Собко, 1989; Ракова, 1992; Блинова, 1995а; Татаренко, 1996, 2000 и др., Баталов, 1998а, 2000; Вахрамеева, 2000; и др.). Современные сведения об онтогенезе отдельных видов орхидей приведены далее в описаниях.

Чтобы выяснить соотношение между онтогенетическим состоянием и абсолютным возрастом, а также определить длительность отдельных возрастных (онтогенетических) состояний и всего жизненного цикла некоторых наземных орхидных, мы на территории Московской области закладывали постоянные пробные площади в типичных для каждого вида условиях местообитания. На этих площадях проводили многолетние (20 и более лет) наблюдения за конкретными (маркированными и картированными) особями (Вахрамеева,

Денисова, 1988; Вахрамеева, 2000, 2006, 2007; и др.). Два вида — *Dactylorhiza fuchsii* и *D. incarnata* — приведены в качестве примера таких исследований (табл. 5.3). Изображения возрастных групп этих видов даны на рис. 3 (*D. fuchsii*) и рис. 4 (*D. incarnata*).

Таблица 5.3.

Морфологическая характеристика онтогенетических состояний
Dactylorhiza fuchsii и *Dactylorhiza incarnata*

Параметры	Онтогенетическое состояние			
	Ювенильное	Имматурное	Взрослое виргинильное	Генеративное
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>				
Число листьев	1	1–2	2–3	4–6(7)
Длина листа, см*	6,80±0,6	9,00±0,4	10,2±0,19	11,0±1,87
Ширина листа, см	1,06±0,09	1,2±0,18	1,8±0,7	2,0±0,09
Число жилок нижнего листа**	2–4	6–8	10	10–14
Длина клубня, см***	0,70±0,12	0,9±0,18	1,0±0,13	1,2±0,05
Ширина клубня, см	0,30±0,08	0,7±0,08	1,0±0,14	2,5±0,21
Отношение длины к ширине клубняг	1:0,5	1:0,8	1:1,4	1:2
Число корней	1	2	3–4	5–6(8)
Длина корней, см	1,0–2,5	3–5	5–7(10)	9–14(15)
<i>Dactylorhiza incarnata</i>				
Число листьев	1–2	3	4	(4)5–6
Длина листа, см*	9–11	10–15	14–18	14–17
Ширина листа, см	0,2–0,5	0,8–1,4	1,6–1,9	2,0–2,4
Число жилок нижнего листа**	2–4	6–8	10	12
Длина клубня, см***	0,3–0,4	0,5–0,7	0,7–0,9	1,0–1,2
Ширина клубня, см	0,3–0,4	0,6–0,9	1,1–1,8	1,4–2,2
Число корней	1	2	3–4	4–6(8)
Длина корней, см	1,0–2,3	2,5–4,5	5,7–7,5	7,0–9,8

* нижний лист; ** без средней жилки, *** неразделенная часть клубня, ±, стандартная ошибка среднего.

Наблюдая за жизненным циклом отдельных растений, мы выявили длительность различных онтогенетических состояний. Продолжительность всех онтогенетических состояний, кроме генеративного, у обоих видов сходная (табл. 5.4). Ювенильное длится около 2 лет, имматурное и взрослое виргинильное по 2 года каждое, генеративное состояние у *D. fuchsii* длится 9 лет и более, у *D. incarnata* меньше — 6–7 лет. Сенильное состояние наблюдается редко, длительность его не более 1–2 лет. Стадия протокорма согласно данным Ziegenspeck (1936) и Summerhayes (1951) в природных условиях продолжается 2 года. Оба рассматриваемых вида имеют 3 типа жизненного цикла (Вахрамеева, Денисова, 1987) — ускоренный, средний и замедленный. Особи

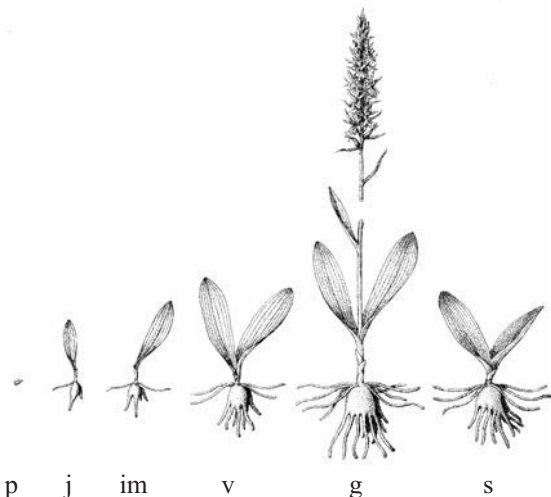


Рис. 3 (Г.А. Бойко). Онтогенетические состояния *Dactylorhiza fuchsii*:

р — проросток, j — ювенильное, im — имматурное, v — взрослое виргинильное, g — генеративное, s — сенильное.

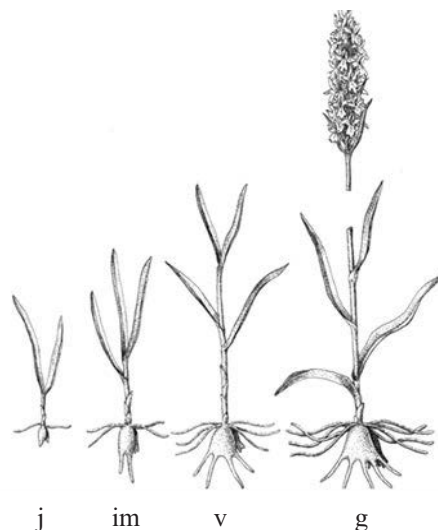


Рис. 4 (Г.А. Бойко). Онтогенетические состояния *Dactylorhiza incarnata*:

j — ювенильное, im — имматурное, v — взрослое виргинильное, g — генеративное.

D. fuchsii при ускоренном развитии зацветают на 4-й год, при среднем — на 8-й, при замедленном — на 13–14-й (год после первого появления над землей, а *D. incarnata* соответственно на 4-й, 7-й и 11-й год. Длительность жизненного цикла *D. fuchsii* равна 25–30(40) годам, *D. incarnata* — 20–25 годам (Вахрамеева, 2006, 2007).

Таблица 5.4.

Длительность (годы) онтогенетических состояний
Dactylorhiza fuchsii и *Dactylorhiza incarnata*

Онтогенетическое состояние	M	m	n	δ	CV	max	Min
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>							
Ювенильное	2,6	0,14	95	1,39	53,5	6	1
Имматурное	1,97	0,13	92	1,29	65,4	5	1
Взрослое виргинильное	2,05	0,12	85	1,08	52,7	4	1
Генеративное	9,2	0,54	213	7,92	52,3	21	1
<i>Dactylorhiza incarnata</i>							
Ювенильное	1,8	0,17	27	0,74	41,1	5	1
Имматурное	1,76	0,12	44	0,76	43,2	5	1
Взрослое виргинильное	2,11	0,2	44	1,22	57,8	6	1
Генеративное	6,9	0,19	61	1,51	21,9	9	1

Не выявлено четкой корреляции между продолжительностью и регулярностью цветения. Большинство генеративных растений цветет 1–3 раза в течение своей жизни, а некоторые 5–7 и более раз. Одно растение *D. fuchsii* цвело 11 раз (максимум, который нам пришлось наблюдать). После цветения большинство растений обычно в течение нескольких лет вегетирует (Вахрамеева, 2006).

Изучение онтогенеза корневищных растений представляет собой значительную трудность, что объясняет необходимость оценивать возрастную структуру популяций по побегам (условным особям), как это предлагают авторы монографии «Ценопопуляции растений» (1976). В природе очень редко можно найти у корневищных видов молодые особи семенного происхождения (генеты) с достаточной достоверностью, поэтому в литературе описания онтогенеза корневищных орхидных практически нет.

Огромную роль в жизни, как отдельных особей, так и целых популяций играет способность орхидных переходить в состояние вторичного покоя (табл. 5.5). Растения переходят во вторичный покой по разным причинам (неблагоприятные погодные условия, весенняя или летняя засуха, нападение листогрызущих насекомых, ослабление после первого цветения и т.д.). Иногда растения после вторичного покоя могут появиться над поверхностью почвы уже в следующем онтогенетическом состоянии. Например, ювенильные растения становятся иматурными, а изредка даже взрослыми виргинильными. До 20–30% вообще не имеют вторичного покоя (Вахрамеева, 2006, 2007; Vakhrameeva et al., 2008). Обычно вторичный покой продолжается 1–2 года, реже 3–4 года. Очень редко растение дважды в течение жизни находится в состоянии вторичного покоя. В отдельные особо благоприятные годы ни одно растение в ценопопуляции не переходит в состояние вторичного покоя. Иногда после благоприятных для плодоношения и прорастания семян погодных условий появляется необычно много ювенильных растений, т.е. отмечается «волна возобновления» по А.А. Уранову (Ценопопуляции растений, 1976). Обычно через 2–3 года после этого число ювенильных растений уменьшается, приближаясь к средним многолетним показателям.

Таблица 5.5.

Длительность и средний % особей, находящихся во вторичном покое в различных онтогенетических состояниях за 20 лет наблюдений

Онтогенетическое состояние	Длительность пребывания во вторичном покое (годы)			средний % особей, переходящих во вторичный покой (%)
	M±m	Max	Min	
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>				
Ювенильное	1,50±,07	4	1	29
Иматурное	1,70±,09	3	1	21
Взрослые вегетативное	1,8±0,16	3	1	33
Генеративное	1,3±0,12	3	1	32
<i>Dactylorhiza incarnata</i>				
Ювенильное	1,7±0,35	4	1	21
Иматурное	1,70±,28	5	1	24
Взрослое вегетативное	1,2±0,12	2	1	28
Генеративное	1,7±0,21	3	1	27

У орхидных (пальчатокоренники, любки, мякотница и др.) выявлены два критических периода в наземной жизни: 1) переход от ювенильного состояния к имматурному (средняя смертность около 30%) и 2) переход из взрослого виргинильного состояния в генеративное (средняя смертность около 40%). (Вахрамеева, 2006, 2007, и др.). При многолетнем мониторинге одних и тех же ценопопуляций установлено, что из числа ювенильных доживают до генеративного состояния у *Dactylorhiza fuchsii* — 27%, *D. incarnata* — 9%, *Platanthera bifolia* — 14%, *P. chlorantha* — 9%, *Malaxis monophyllos* — 14%.

Соотношение численности возрастных групп в процентах представляет собой возрастной (онтогенетический) спектр ценопопуляции (популяции). Статистически обработанные данные спектров 10 ценопопуляций и более — базовый спектр популяций вида (Ценопопуляции..., 1976). Наши наблюдения показали, что базовый спектр в значительной мере определяется морфологическими и биологическими особенностями видов — длительностью онтогенеза и его стадий, интенсивностью вегетативного и генеративного размножения, структурой побеговых систем и некоторыми другими чертами (Ценопопуляции..., 1976). С другой стороны, все эти признаки определяют жизненную форму растения, т.е. базовый спектр зависит от жизненной формы растения (Vakhrameeva, Tatarenko, 1998a, b; Татаренко, Вахрамеева, 1998, 1999). Мы исследовали возрастную структуру более, чем 50 видов орхидных в различных условиях местообитания (табл. 5.6).

Таблица 5.6.

Базовые спектры некоторых видов орхидных

Вид	Относительная численность особей разных возрастных состояний (в %)			
	Ювенильное	Имматурное	Взрослое вегетативное	Генеративное
<i>Anacamptis pyramidalis</i>	17	19	30	34
<i>Cephalanthera longibracteata</i>	2	3	12	83
<i>Cephalanthera longifolia</i>	4	6	37	53
<i>Cypripedium calceolus</i>	7	16	40	37
<i>Dactylorhiza baltica</i>	22	15	33	30
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	17	22	41	20
<i>Dactylorhiza incarnata</i>	12	22	39	27
<i>Epipactis helleborine</i>	5	11	39	45
<i>Epipactis palustris</i>	15	12	49	24
<i>Goodyera repens</i>	15	38	35	12
<i>Habenaria linearifolia</i>	29	28	24	19
<i>Liparis japonica</i>	31	21	18	30
<i>Listera cordata</i>	28	25	40	7
<i>Listera ovata</i>	7	12	30	51
<i>Malaxis monophyllos</i>	35	17	23	25
<i>Neottianthe cucullata</i>	15	23	35	27
<i>Oreorchis patens</i>	6	30	46	18
<i>Orchis mascula</i>	29	16	32	23
<i>Orchis purpurea</i>	38	22	23	17
<i>Orchis simia</i>	34	18	33	15
<i>Platanthera bifolia</i>	23	24	32	21
<i>Platanthera chlorantha</i>	20	15	39	26
<i>Platanthera hologlottis</i>	12	25	45	18
<i>Spiranthes sinensis</i>	13	22	21	44

В базовом спектре отражаются такие биологические черты: 1) преобладание и успех семенного размножения так же, как и вегетативного размножения с глубоким омоложением ведет к значительному участию молодых возрастных групп в популяциях; 2) преобладание вегетативного размножения с низким омоложением приводит к увеличению численности взрослой вегетативной группы в спектре; 3) относительно длинный генеративный период приводит к максимуму генеративной возрастной стадии; 4) большинство орхидных с длительным жизненным циклом имеют более устойчивые популяции.

Значительное отклонение от базового спектра может указывать на критический период в жизни популяции, вызванный экологическими или антропогенными нарушениями (табл. 5.7). Так, например, молодые группы особей *Platanthera hohlottis* исчезают в результате возникновения вирусного заболевания. В ценопопуляции *Habenaria linearifolia* после усиления конкуренции со стороны других видов растений сохранились только взрослые особи. Если влияние человека (рубка, выпас, рекреация и пр.) интенсивно, численность ценопопуляции снижается особенно быстро. Первыми исчезают ювенильные и иммагурные, а затем и взрослые растения, а через 3–5 лет ценопопуляция может полностью исчезнуть. В условиях постепенного естественного изменения экологических и фитоценологических условий (например, естественной сукцессии фитоценоза) этот процесс может длиться 10–15 и даже более лет.

Таблица 5.7.

Возрастные спектры популяций при различных формах воздействий

Вид	Тип нарушения	Относительная численность особей разных возрастных состояний (в %)			
		j	im	V	g
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	рекреация	2	14	27	57
<i>Neottianthe cucullata</i>	рекреация	0	21	47	37
<i>Habenaria linearifolia</i>	влияние конкуренции с другими видами растений	0	0	50	50
<i>Platanthera bifolia</i>	выпас	3	12	61	24
<i>Platanthera hohlottis</i>	вирусное заболевание	0	0	67	33

Изучение возрастного спектра популяций орхидных (особенно редких и исчезающих видов) и его многолетней динамики способствует выявлению главных факторов, влияющих на присутствие вида в тех или иных местонахождениях. Это представляет большой научный и практический интерес, поскольку позволяет сделать прогноз состояния популяций и своевременно выявить опасность исчезновения вида на определенной территории и принять необходимые меры по его охране.

РИТМ СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ И ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ

Ростовые процессы у орхидных в значительной степени связаны с сезонностью климата. Традиционная фенология рассматривает четыре основных периода в развитии надземного побега: вегетация, цветение, образование плодов и созревание семян. Начало и окончание каждого из периодов различно как у разных видов орхидных, так и в разных частях их ареалов (Ziegenspeck, 1936; Summerhayes, 1951; Голубев, 1984, 1996; Willems, 1989; Rasmussen, 1995). Фенология орхидных России в период вегетационного сезона изучена достаточно подробно для большинства видов: на Северном Кавказе (Литвинская, 1993), в Архангельской (Захарченко, 1992; Баталов, 1998), Мурманской (Похилько, 1993; Блинова, 1995) и Московской (Вахрамеева, 2000) областях.

На большей части территории России, в условиях сезонного климата наиболее многочисленными являются летнезеленые орхидеи, начинающие вегетацию вскоре после схода снега — в мае или июне и заканчивающие ее в августе-сентябре с наступлением заморозков. Зимнезеленые орхидеи, наоборот, образуют надземные побеги в начале осени или зимы, остаются зелеными в течение зимы и отмирают в начале лета, сразу после окончания цветения и плодоношения. На Кавказе такой ритм развития многих орхидей из трибы *Orchideae* обусловлен засушливым и жарким летом, обычным для средиземноморского климата, однако, он может изменяться у тех же видов, произрастающих в других климатических условиях. Так, на северной границе ареала, в условиях морозной и снежной зимы в Архангельской области *Orchis militaris* является летнезеленым растением (Баталов, 1998). *O. mascula* имеет популяции, состоящие из летнезеленых особей в Дании и зимнезеленых — в Швеции (Rasmussen, 1995). Подобные популяции описаны у *O. purpurea* и *O. ustulata* (Rose, 1948; Fast, 1985; Möller, 1990a, цит. по: Rasmussen, 1995).

Интересно сравнить ритмы сезонного развития *Spiranthes spiralis* и *S. sinensis*. Известно, что *S. spiralis* летом переходит в состояние покоя (Ziegenspeck, 1936; Wells, 1981; Willems, 1989). На самом деле, надземная розетка листьев отмирает в начале лета, однако генеративная почка под землей продолжает развиваться одновременно с ростом вегетативной почки следующего годичного побега. *S. spiralis* цветет в конце августа – сентябре, к тому времени над землей появляется розетка листьев следующего годичного побега. Растение выглядит как «целый» побег с цветоносом и розеткой листьев, однако фактически они принадлежат к разным годичным побегам. *Spiranthes sinensis* в Приморском крае не имеет летнего перерыва в вегетации. Генеративная почка формируется в течение лета на побеге, сохраняющем зеленые листья. Эти листья остаются зелеными до конца лета, когда в августе начинается цветение побега. Цветонос и листья принадлежат к одному годичному побегу и отмирают почти одновременно. Розетка листьев следующего годичного побега появляется над землей поздней осенью

и зимует под снегом. Однако в условиях необычно сухого и жаркого лета ритм развития *S. sinensis* может несколько изменяться, розетка листьев отмирает в июле, а новый годичный побег появляется на поверхности почвы в октябре, на стадии плодоношения предыдущего побега (Татаренко, 1996).

Вторую группу орхидей, характеризующихся зимнезеленым ритмом вегетации, составляют немногочисленные среди российских орхидей представители тропических подсемейств *Vandoideae* и *Epidendroideae*. Зимнезеленый ритм развития у этих видов закреплен генетически и не изменяется в зависимости от географического положения популяций. Так, у *Calypso bulbosa* зимнезеленый ритм развития сохраняется в разных климатических условиях, значительно меняющихся в разных частях обширного ареала (Пучнина, Захарченко, 1994; Татаренко, 1996; Баталов, 1998, 2000; Kozhevnikova, Vinogradova, 1999). У *Cremastra variabilis* и *Oreorchis patens* летний перерыв в вегетации составляет около 2–2,5 месяцев, у *Dactylostalyx ringens* и *Ephippianthus sachalinensis* он длится меньше месяца или совсем отсутствует, и момент отмирания старого надземного побега совпадает с появлением над землей нового, то есть эти виды близки к вечнозеленым орхидеям.

Виды рода *Goodyera* и *Myrmechis japonica* имеют вечнозеленые побеги, нарастающие моноподиально, с постепенным отмиранием зеленых листьев в базальной части побега, и образованием новых листьев на его апексе вплоть до момента заложения соцветия в верхушечной почке, что затрудняет выявление годичного прироста побега. Еще труднее определить ритм сезонного развития у микотрофных видов орхидных, длительно вегетирующих под землей и образующих надземный цветонос. Наши исследования годичных приростов у орхидных обеих групп показали наличие сезонности в росте их моноподиальных побегов. В течение теплого времени года происходит нарастание побега, а в осенне-зимний период апикальная почка находится в покоящемся состоянии.

Начало цветения видов может изменяться в соответствии с погодными условиями вегетационного сезона, запаздывая как при необычно холодной, так и слишком жаркой и сухой погоде. В северных частях ареала, или высоко в горах цветение видов начинается, в среднем, на 2–4 недели позже, чем в более южных регионах и на равнине. Так, *Neottia nidus-avis* на Кавказе зацветает в начале мая, а в Подмоскowie — в начале июня, *Orchis militaris* на Кавказе цветет в начале мая, а в Архангельской области — в июне, *Platanthera bifolia* в начале мая цветет на Кавказе, в июне — в Средней полосе России, в июле — в Архангельской и Мурманской областях. Многочисленны наблюдения за различиями в сроках цветения видов родов *Orchis*, *Platanthera*, *Dactylorhiza* при продвижении с юга на север Европы, а также от равнинных к горным местонахождениям видов (Genera Orchidacearum, 2001).

На Кавказе многие виды родов *Orchis*, *Ophrys*, *Dactylorhiza* цветут весной, в апреле–мае. Раннелетний ритм цветения (конец мая – начало июня) имеют виды рода *Cypripedium*, многие виды рода *Cephalanthera*, зимнезеленые орхидеи: *Calypso bulbosa*, *Dactylostalyx ringens*, *Oreorchis patens*, *Cremastra variabilis* и некоторые микотрофные виды: *Limodorum abortivum*, *Corallorhiza trifida*, *Neottia nidus-avis*, *N. papilligera*. Позднелетний ритм цветения в августе–сентябре свойствен вечнозеленым орхидеям, а также видам рода *Spiranthes* и *Hammarbya paludosa*, *Tulotis ussuriensis*, *Epipogium aphyllum*. Большинство летнезеленых видов цветет в середине лета, с конца июня до начала августа. Продолжительность цветения различна в раз-

ных таксономических группах орхидных и во многом зависит от скорости и успешности процесса опыления цветков, что в свою очередь обусловлено климатическими и погодными условиями. При высокой активности опылителей цветение орхидных завершается в течение двух недель, что было отмечено нами в японских популяциях *Spiranthes sinensis* и английской популяции *Gymnadenia odoratissima*. Неопыленные цветки, наоборот, остаются открытыми длительное время, и срок цветения существенно увеличивается как, например, у *Hammarbya paludosa* (8 недель) в Мурманской области (Блинова, 2009).

Период созревания плодов варьирует от 3–4 недель у *Spiranthes sinensis* и *Goodyera repens* до 8–12 недель у *Cypripedium* и *Cephalanthera*. Рекордная для орхидей умеренного климата продолжительность созревания плодов — около 20 недель, была зафиксирована нами в японских популяциях *Pogonia japonica*, в то время, как в континентальных популяциях вида она сокращается в два раза. У большинства орхидных на территории России плоды созревают в течение 6–7 недель. Высыпание семян из созревших плодов может происходить в течение нескольких месяцев.

Продолжительность вегетационного периода несколько различается у особей разного возраста. По нашим наблюдениям, ювенильные, а также сенильные растения позже начинают и раньше заканчивают вегетировать, по сравнению со взрослыми, генеративными особями. Отставание в 1–1,5 месяца появления надземных побегов ювенильных и имматурных растений было зафиксировано и для некоторых орхидных Крыма (Попкова, 1999). Плодоносящие генеративные растения остаются зелеными намного дольше, чем особи, не завязавшие плодов. В условиях короткого северного лета далеко не все орхидеи успевают завершить период плодоношения до окончания общего вегетационного сезона в регионе (Блинова, 2009).

Периодом покоя принято считать подземное существование особей, обычно приуроченное к неблагоприятному для надземной вегетации времени года. Однако, у многих видов орхидных, имеющих летний перерыв в вегетации, в период их подземного существования происходит активный рост нового годичного побега. Это наблюдается у таких зимнезеленых орхидей как *Calypso bulbosa*, *Oreorchis patens*, *Cremastra variabilis*, *Dactylostalyx ringens*, *Ephippianthus sachalinensis*, а также у *Spiranthes sinensis* и *S. spiralis*. У зимнезеленых орхидей *Comperia comperana*, *Ophrys taurica*, *O. oestriifera* в самый засушливый период действительно происходит торможение всех процессов роста на 2,5–3 месяца (Попкова, 1999). У других орхидей этой же сезонной группы период покоя может отсутствовать, как у *Himantoglossum caprinum*, у которого рост почки на молодом тубероиде и придаточных корней в ее основании начинается в августе, одновременно с десиминойцией у побега, вегетировавшего летом (Попкова, 1999). У *Orchis tridentata* и *O. picta* период торможения морфогенетических процессов очень непродолжителен, и под землей наблюдается развитие почки и рост придаточных корней (Дударь, 1967). По нашим наблюдениям, настоящий период покоя у всех видов орхидных сезонного климата, в том числе зимнезеленых и вечнозеленых, наблюдается зимой, когда не происходит видимых морфогенетических преобразований побега, и прекращается рост корней.

Сезонность роста растений прослеживается не только на стадии надземного побега, но также и в период внутривиточного развития (Серебряков, 1947), который является наиболее продолжительным и важным у травянистых многолетников. Такая «подземная фенология» изучает сезонность морфогенетических процессов в почке

с момента заложения ее апекса до развертывания из нее надземного побега. Корни орхидных также имеют сезонность роста, коррелирующую с сезонностью внутри- и внепочечного морфогенеза побега (Wells, Cox, 1989; Stoutamire, 1991; Rasmussen, 1995; Татаренко, 1996).

Фенологические ритмы внутрипочечного развития были изучены у *Orchis tridentata* (Дударь, 1967), *Platanthera bifolia* (Тихонова, 1983), *Epipactis atrorubens* (Похилько, 1993; Вахрамеева, Варлыгина и др., 1997; Баталов, 1998), *E. helleborine* (Вахрамеева, Варлыгина и др., 1997; Баталов, 1998), *Cypripedium calceolus* (Полынцева, Утемова, 1982; Баталов, 1998), *Pogonia japonica* и *Spiranthes sinensis* (Татаренко, Аверкова, 1998). Однако, сравнение имеющихся в этих работах данных вызывает определенные затруднения в связи с тем, что за момент начала развития побега авторы принимали структуры, находившиеся на разных стадиях формирования. И.В. Блинова (1995б) в своих исследованиях орхидных Мурманской области (*Dactylorhiza maculata*, *Gymnadenia conopsea*, *Coeloglossum viride*) приняла за точку отсчета момент закладки апекса побега в пазухе соответствующего листа. Этот апекс представляет собой слабо дифференцированный меристематический бугорок, но у некоторых видов он очень быстро образует 1–2 колпачковидных листа. Время заложения этого апекса можно установить при изучении структуры почек побегов II и III порядков, развивающихся на вегетирующем материнском побеге I порядка. Методика изучения внутрипочечного сезонного развития побега сводится к исследованию строения побегов разных порядков у растений, собранных в разные фенофазы их надземных побегов (Татаренко, 2007).

Продолжительность внутрипочечного развития побега варьирует среди наземных орхидных умеренной зоны в соответствии с их таксономическим положением и типом жизненной формы (Татаренко, Kondo, 2003). Так, все виды родов *Epipactis*, *Cephalanthera* и *Cypripedium* в разных частях их ареалов характеризуются внутрипочечным развитием побега в течение трех лет. У *Epipactis* и *Cephalanthera* соцветия развиваются внутри почек в течение 13–14 месяцев. Молодые корни появляются на новом годичном приросте корневища в июле–августе.

Calypso bulbosa, *Oreorchis patens*, *Cremastra variabilis*, *Ephippianthus sachalinensis* и *Dactyloctenium aegyptium* характеризуются двулетним внутрипочечным развитием побегов. Полностью сформированное соцветие остается в почке с августа до начала июня следующего года. Корневая система у молодого побега начинает рост во время его подземного развития, когда надземные органы растения отсутствуют.

Liparis japonica, *L. makinoana*, *L. krameri*, *L. kumokiri*, *Malaxis monophyllos* and *Hammarbya paludosa* имеют сходный ритм сезонного развития. Апекс нового годичного побега закладывается весной, но остается слабо дифференцированным в течение года. Следующей весной он начинает расти очень быстро и образует новый побег и соцветие внутри почки уже к началу июля. Эта почка сформирует надземный побег следующей весной. Одновременно с ростом надземных органов на побеге появляются молодые корни.

Два вида *Spiranthes* — *S. sinensis* и *S. spiralis*, очень сходные по своей вегетативной морфологии, различаются по срокам заложения апексов новых побегов: у *S. spiralis* это происходит в середине лета, а у *S. sinensis* — осенью. У обоих видов апексы остаются слабо дифференцированными до весны–лета следующего года, когда они быстро формируют под землей вегетативные почки, разворачивающие листья в августе–октябре. Молодые корни начинают расти, когда розетка листьев уже появилась

над землей. Соцветие в верхушечной почке данного побега будет сформировано в течение следующего лета.

Виды трибы *Orchideae* делятся на две группы: виды с вытянутыми (веретеновидными, пальчато-раздельными, столоновидными) тубероидами и виды со сферическими тубероидами. Представители этих двух групп значительно различаются по ритмике внутрипочечного развития и подземного роста тубероидов. Например, у *Platanthera hologlottis*, имеющего столоновидные тубероиды, апекс нового побега закладывается ранней весной и медленно развивается в течение первого вегетационного периода. Развитие побега существенно ускоряется весной следующего года, когда два первых междоузлия быстро вытягиваются, формируя столоновидную часть тубероида, а апекс остается слабо дифференцированным. В начале лета закладываются первые листовые примордии, и начинается рост корневой части тубероида, которая продолжает удлиняться до конца лета. Почка оказывается расположенной как бы по середине тубероида, в июле в ее основании закладываются придаточные корни, растущие до конца вегетационного сезона, вся структура зимует. На следующий год из почки разворачивается надземный побег, а придаточные корни образуют еще один прирост.

Другие орхидеи с вытянутыми тубероидами, например, виды родов *Dactylorhiza*, *Coeloglossum*, *Leucorchis*, *Galearis* и *Tulotis* также характеризуются трехлетним внутрипочечным развитием побегов в разных частях ареалов. Соцветие формируется в начале лета и остается внутри почки более одного года. Более раннее заложение апекса побега, остающегося недифференцированным на протяжении двух вегетационных сезонов, было замечено у особей *Platanthera bifolia* в северных регионах России (Баталов, 1998), что увеличило оценку общей продолжительности внутрипочечного развития побега до четырех лет. В более южных районах (Московская область, Северный Кавказ) вид сохраняет типичный трехлетний цикл внутрипочечного развития побега (Tatarenko, Kondo, 2003).

Развитие сферического тубероида мы рассмотрим на примере *Habenaria radiata*. Апекс побега закладывается поздним летом и остается недифференцированным до весны следующего года. Ростовые процессы начинаются с вытягивания побеговой части тубероида — столона, в августе на его верхушке уже сформирована зимующая почка и сферический корневой клубень. Столон отмирает в конце осени вместе с материнским побегом. Придаточные корни в основании почки, так же как и соцветие внутри нее формируются только следующей весной. *Neottianthe cucullata* и *Habenaria linearifolia* также характеризуются сравнительно небольшой продолжительностью жизни придаточных корней (около 6 месяцев) и быстрым внутрипочечным развитием соцветия (около трех месяцев). У видов родов *Orchis* и *Ophrys*, произрастающих в районах со средиземноморским климатом, продолжительность жизни корней может достигать 10 месяцев, так как они формируются в осенне-зимний период.

Изучение орхидных разных таксонов в разных частях их ареалов позволило выявить несколько более раннее заложение апексов побегов возобновления в северных регионах по сравнению с южными. Внутрипочечное развитие побегов, включая формирование соцветия, также оказывается несколько более продолжительным в северных частях ареалов видов, в то время как продолжительность роста надземных побегов, наоборот, укорачивается.

Размножение орхидных

Орхидные образуют огромное число мельчайших семян, что является одним из отличительных признаков семейства *Orchidaceae* (Burgeff, 1936; Дарвин, 1950; Dressler, 1981, 1993). Семенная продуктивность изучена у многих видов орхидных умеренного климата (Ziegenspeck, 1936; Summerhayes, 1951; Назаров, 1986, 1988, 1995; Загумльский, 1989; Татаренко, 1991; Блинова, 1995; Брагина, 2001; Кучер, 2002; и мн.др.). Число семян в коробочке зависит и от ее размера, и от размеров самих семян. У мелких орхидей семенная продуктивность особи варьирует от нескольких сотен (*Hammarbya paludosa*) до двух тысяч (*Habenaria radiata*) (Татаренко, 1996). Этот показатель значительно выше и достигает 20–100 тысяч семян у видов с более крупными и многоцветковыми побегами.

Семенная продуктивность особей отдельных видов может сильно варьировать по годам (Neiland, Wilcock, 1995; Carey, 1998; Jersáková, Kindlmann, 2004) в зависимости от погодных условий, успешности опыления, и других абиотических и биотических факторов. Так, реальная семенная продуктивность в одной из изученных нами популяций *Habenaria radiata* была на 20% ниже потенциальной продуктивности вследствие недостаточности опыления, и еще на 33% ниже вследствие повреждения плодов насекомыми, в другой популяции того же вида все плоды были съедены личинками насекомых. Широко распространенным, но недостаточно изученным фактором, существенно снижающим успешность семенного размножения, является образование слабожизнеспособных гибридных семян (Андропова, 2011).

Даже в популяциях с успешным семенным размножением число протокормов и молодых растений сравнительно невелико. Т. Kull (1998) выявила отсутствие корреляции между плодообразованием и числом проростков в популяциях *Cypripedium calceolus*. Поэтому вегетативное размножение приобретает особую роль в репродуктивной стратегии орхидных. Генеративное и вегетативное размножение весьма успешно дополняют друг друга у многих видов орхидных России (Татаренко, Vakhrameeva, 2001).

Все виды сем. *Orchidaceae* имеют способность к вегетативному размножению, хотя реализуется она не всегда. По данным Ziegenspeck (1936), Батыгиной и Васильевой (1983), Андроновой (1988), у многих групп орхидных способность к вегетативному размножению проявляется уже на стадии протокорма, что особенно выражено в условиях культуры на питательных средах (Андропова и др., 2000; Широков и др., 2005, 2011). Протокормы могут иметь по нескольку центров меристематической активности, способных образовать побеги. Однако, в природных условиях на протокорме развивается только один побег.

Ювенильные и имматурные растения у большинства орхидных России вегетативно не размножаются (Татаренко, 1996). Изредка вегетативное размножение наблюдается у молодых особей *Listera cordata*, *Pogonia japonica*, *Goodyera repens*, *Gastrodia elata* (Татаренко, 1996). Большинство из изученных нами наземных орхидных начинает размножаться вегетативным путем лишь во взрослом состоянии. Старческая партикуляция отмечена у многолетних короткокорневищных видов, например, *Cypripedium calceolus*, *Cephalanthera longibracteata*.

Вегетативное размножение орхидных может сопровождаться омоложением вегетативного потомства, когда дочерние особи относятся к более молодым возрастным группам, по сравнению с материнскими растениями. У орхидных можно выделить

несколько степеней омоложения вегетативного потомства: 1 — омоложения не происходит, дочерние растения имеют то же возрастное состояние, что и материнские, 2 — омоложение происходит на 1 возрастное состояние, 3 — глубокое омоложение до ювенильной либо до протокормо-подобной стадии (Татаренко, Вахрамеева, 1998). Среди изученных нами видов, у *Ehippianthus sachalinensis*, *Eleorchis japonica*, *Liparis japonica*, *Listera cordata*, *Pogonia japonica*, *Goodyera repens*, *Gastrodia elata*, часто наблюдается омоложение рамет до ювенильного возрастного состояния.

Под интенсивностью вегетативного размножения мы понимаем число вегетативно размножающихся особей относительно общей численности популяции (Татаренко, Вахрамеева, 1998). Интенсивность и способ вегетативного размножения, степень омоложения и продолжительность жизни побегов вегетативного происхождения играют существенную роль в репродуктивной стратегии у целого ряда видов. Оценка вклада семенного и вегетативного размножения в эффективность размножения того или иного вида позволила нам разработать классификацию репродуктивных стратегий орхидных России (Tatarenko, Vakhrameeva, 2001; табл. 6.1).

Таблица 6.1.

Типы репродуктивных стратегий (РС) орхидных

Тип РС	Характеристика репродуктивной стратегии
G	Стойкое преобладание семенного размножения, вегетативное размножение наблюдается менее чем у 5% особей в популяциях
G1	Семена быстро и легко прорастают после очень короткого периода покоя
G2	Семена прорастают после выраженного периода покоя, процент прорастающих семян невелик
V	Стойкое преобладание вегетативного размножения, семенное размножение наблюдается редко.
V1	Растения с глубоким омоложением вегетативного потомства, до протокормо-подобной стадии
V2	Омоложение вегетативного потомства до ювенильного или имматурного возрастного состояния.
V3	Вегетативное потомство принадлежит к тому же возрастному состоянию, что и материнское растение (побег), обычно взрослые растения.
G-V	Равный баланс семенного и вегетативного размножения в репродуктивной стратегии вида.

Большинство орхидных трибы *Orchideae*: роды *Dactylorhiza*, *Gymnadenia*, *Coeloglossum*, *Leucorchis*, большинство видов рода *Platanthera*, *Orchis*, *Ophrys*, *Neottianthe*, *Himantoglossum*, *Serapias* и *Stevensiella* имеют G1-тип репродуктивной стратегии. Популяции этих видов характеризуются дисперсной пространственной структурой и невысокой плотностью (Vakhrameeva, Tatarenko, 1998; Татаренко и др., 1999). Довольно плотные скопления могут возникать в результате вегетативного размножения некоторых особей, однако наиболее частой причиной их образования является большая вероятность прорастания семян вблизи материнских растений, благодаря локальной повышенной численности и активности микоризных грибов (Татаренко, 1996; Баталов, 1998). Репродуктивная тактика орхидей со стеблекорневыми тубероидами характеризуется большим вкладом фитомассы в репродуктивные органы и высокой потенциальной семенной продуктивностью (Кучер, 2002).

Виды рода *Liparis* и *Malaxis monophyllos* имеют G1-тип репродуктивной стратегии. Многочисленные семена быстро прорастают, зачастую на поверхности отмирающих органов материнских растений (Ракова, 1992; Jones, 1998). Вегетативное размножение

у этих орхидных наблюдается лишь изредка, как результат образования пропагулы из апикальной меристемы вегетативной особи (Ziegenspeck, 1936; Татаренко, 1996).

Тип репродуктивной стратегии G2 наиболее часто встречается у орхидных с короткими многолетними корневищами, например, у видов *Cephalanthera* и *Epipactis*. Семенная продуктивность этих орхидей весьма высока. Например, особи *Epipactis helleborine* образуют около 26 тысяч семян (Вахрамеева и др., 1997), однако семена имеют выраженный латентный период (Van der Kinderen, 1995b) и редко образуют протокормы. Таким образом, репродуктивный успех у орхидных этой группы сравнительно невысок (Ракова, 1992; Похилько, 1993; Татаренко, 1996). Вегетативное размножение посредством бокового ветвления корневища наблюдается сравнительно редко. Е.Н. Кучер (2002) показала, что орхидеи этой группы характеризуются небольшим вкладом фитомассы в репродуктивные органы, значительным числом семезачатков, формирующихся на единицу фитомассы особи, но невысокой интенсивностью семенной продуктивности.

Репродуктивная стратегия V-типа выражена у целого ряда орхидей умеренного климата. Так, V1-тип отмечен у *Hammarbya paludosa*, вида, обладающего уникальной способностью к образованию многочисленных пропагул из ткани листа (Taylor, 1967; Vatygina, Vragina, 1997). Структура пропагул сходна с таковой у протокормов данного вида (Брагина, 2001). Данный тип репродуктивной стратегии весьма близок к G1-типу, так как пропагулы способны быстро развиваться в ювенильные растения.

Ehippianthus sachalinensis и *Goodyera repens* характеризуются V2-типом репродуктивной стратегии. Боковые побеги у этих видов развиваются с омоложением до ювенильного возрастного состояния. Ювенильные и иматурные побеги доминируют в возрастных спектрах изученных нами популяций. Популяции этих орхидных способны длительно существовать при отсутствии семенного размножения.

V3-тип репродуктивной стратегии свойственен длиннокорневищным орхидным, например, *Cypripedium guttatum*, *Epipactis thunbergii* и *E. palustris*. Лишь немногие особи семенного происхождения присутствуют в популяциях этих видов. Вегетативное размножение наблюдается у взрослых особей и происходит без существенного омоложения потомства.

Такие тубероидные орхидные, как *Habenaria radiata*, *Herminium monorchis*, *Galearis cyclochila*, *Platanthera hologlottis* и *Tulotis fuscescens*, *T. ussuriensis* демонстрируют равноценное участие как генеративного, так и вегетативного размножения в репродуктивной стратегии видов (G1-V3-тип). Эти виды производят большое число семян, не имеющих глубокого периода покоя и быстро прорастающих с образованием значительного числа протокормов в изученных популяциях. Все взрослые особи в популяциях регулярно размножаются вегетативно, омоложение потомства незначительно. В стрессовых условиях популяции этих видов могут существовать при помощи исключительно вегетативного размножения (Татаренко, 1991).

Большинство наземных орхидных сохраняет определенный тип репродуктивной стратегии на всем протяжении ареала, однако у видов с V-типом интенсивность вегетативного размножения существенно возрастает в более южных частях ареалов (Tatarenko et al., 2004). Изменение репродуктивной стратегии было отмечено у *Spiranthes sinensis*, популяции которого на территории Приморского края имеют выраженный G1-тип, а популяции на Курильских островах и в Японии демонстрируют G1-V3-тип (Татаренко, 1996). Некоторые популяции *Listera cordata* имеют V2-V3-тип репродуктивной страте-

гии: растения в этих популяциях образуют придаточные побеги на верхушках корней (Виноградова, 1996; Татаренко, 1996). Однако, другие популяции того же вида демонстрируют G2-тип репродуктивной стратегии и не формируют клонов (Ackerman, Mesler, 1979; Татаренко, 1996).

Интенсивность вегетативного размножения у орхидных, вероятно, контролируется генетически. Некоторые виды имеют высокоспециализированные пропагулы для вегетативного размножения, формирующиеся, например, на листьях, как у *Hammarbya paludosa*. Специализированное вегетативное размножение путем придаточных корней у *Pogonia japonica* и боковых побегов у *Ephippianthus sachalinensis* практически полностью заменяют семенное размножение. Регулярное ветвление взрослых побегов у целого ряда орхидей ведет к регулярному вегетативному размножению. Отмечено, что у видов с преобладающим семенным размножением к вегетативному размножению переходят лишь отдельные особи в популяции, причем они же продолжают размножаться вегетативно на протяжении всего большого жизненного цикла, что с нашей точки зрения, может быть обусловлено генетически. Проверка этой гипотезы требует проведения молекулярно-генетических исследований.

Все наземные орхидные имеют связи с почвенными грибами, которые необходимы растению уже на стадии прорастания мельчайших семян, не содержащих собственных питательных веществ. Питание растущих зародышей и формирование протокормов фактически осуществляется за счет паразитизма орхидеи на грибе (Терехин, Никитичева, 1968; Селиванов, 1981; Taylor et al., 2002; Leake, 2004). Целый ряд орхидных, утративших собственную способность к фотосинтезу, сохраняет этот тип питания на протяжении всего онтогенеза особей. У автотрофных орхидей гриб обеспечивает растущий зародыш питательными веществами до момента перехода особи к образованию надземных фотосинтезирующих органов. Этот период может занимать от нескольких месяцев до нескольких лет (Summerhayes, 1951, Rasmussen, 1995). Связи с симбионтами сохраняются у большинства видов орхидных на протяжении всего жизненного цикла.

Вероятность встречи гриба и семени орхидеи в природе чрезвычайно низка, что значительно ограничивает не только число прорастающих семян, но также и расселение орхидных в новые местообитания. Кроме того, факт прорастания семян на не заселенных орхидными участках не гарантирует успешного развития проростков во взрослые растения (Tesitelova et al., 2012). Далеко не всегда гриб, выделенный из определенного растения орхидеи, стимулирует прорастание семян этого же вида (Rasmussen, 1995). Замена одних микосимбионтов на другие в ходе онтогенеза особей была отмечена у некоторых орхидных трибы *Orchideae* (Куликов, Филиппов, 1996). Эти и другие особенности микоризы ведут к тому, что виды семейства орхидных являются очень редкими в природе, а также с трудом культивируются.

В начале 20-го века были проведены первые специальные работы по изучению микоризообразующих грибов орхидных (Bernard, 1905, 1909; Burgeff, 1936 и др.). За прошедшие 100 лет были исследованы различные стороны взаимодействия симбионтов в физиологическом, экологическом и таксономическом аспектах, на клеточном, организменном и популяционном уровнях, однако, многие вопросы остаются недостаточно изученными (Arditti et al., 1990; Rasmussen, 1995).

На протяжении многих лет одной из наиболее трудно решаемых проблем изучения микоризы орхидных оставалось выяснение степени специфичности связей между определенными видами грибов и высших растений. Результаты некоторых исследований (Clements, 1988) подтверждали гипотезу Bernard (1909) о наличии высокой видоспецифичности микориз, другие данные указывали на то, что большинство орхидей могут образовывать микоризу с несколькими видами грибов (Curtis, 1937; Hadley, 1970; Tokunaga, Nakagawa, 1974; Tsutsui, Tomita, 1988; Tomita, Konno, 1998; Currah et al., 1987; Smreciu, Currah, 1989; Rasmussen, 1995). Определение видовой принадлежности гри-

бов-симбионтов по морфологическим признакам чрезвычайно затруднено вследствие того, что грибы практически никогда не образуют плодовых тел. Определение грибов проводилось после выделения их в культуру на питательные среды, что само по себе является весьма не простой задачей, и многие микоризные грибы совсем не растут вне клеток растения хозяина. Кроме того, поведение гриба и его способность проникать в корни орхидных растений оказываются весьма изменчивыми на питательных средах.

Революционный прорыв в исследованиях таксономии микоризных симбионтов орхидных произошел в начале 21-го века, когда благодаря разработке методов молекулярно-генетического анализа появилась возможность анализировать образцы грибов, взятые непосредственно из корней орхидных. В результате ряда исследований было установлено, что высокая избирательность орхидных по отношению к грибам-симбионтам достаточно широко распространена у представителей разных подсемейств, однако специфичность грибов по отношению к орхидным растениям практически не выражена. Наиболее специализированными к определенному виду микоризных симбионтов оказываются нефотосинтезирующие орхидеи. У многих фотосинтезирующих орхидных один вид орхидеи может образовывать микоризу с девятью разными видами грибов, причем в корнях некоторых растений может находиться до трех и более видов микоризных грибов одновременно (Куликов, Филиппов, 1996; Jacquemyn et al., 2010).

Некоторая специфичность симбионтов выражается в приуроченности орхидных к определенным типам местообитаний, что также отражает экологию микоризных грибов, слабо изученную вне связи с распространением орхидей (Curtis, 1939; Rasmussen, 1995). Предположение, что грибы распространены значительно шире, чем орхидные (Downie, 1943a,b) получило дополнительные обоснования (Brundrett et al., 2003; Feuerherdt et al., 2005). Существовавшие до 21-го века методики изучения грибов, живущих в почве, были чрезвычайно трудоемки (Frankland, 1990), и широкомасштабное исследование распространения грибов было практически неосуществимо. Активно развивающиеся в настоящее время молекулярные методы исследований позволяют «сканировать» огромное число образцов и описывать связи между растениями и грибами на экосистемном уровне (Toju et al., 2013), что позволит найти ответы на многие сложные вопросы о коэволюции организмов и системах консортивных связей видов.

Результаты молекулярных исследований подтверждают ранее высказанные предположения, что прорастание семян эвритоных орхидей в самых разнообразных местообитаниях может свидетельствовать как о широкой экологической приуроченности грибных симбионтов, так и об отсутствии видовой специфичности между грибом и растением, что оказывает значительное влияние на особенности экологии и распространения отдельных видов (Rasmussen, Whigham, 1998). Исследования *Spiranthes sinensis*, одного из самых распространенных видов в Японии, показали, что во всех его местообитаниях: на сырых лугах, обочинах дорог, песчаных дюнах и в лесах симбионтами являются *Rhizoctonia repens* и *R. solani* (Terashita, 1982). В данном случае, широкое распространение микоризных грибов обеспечивает прорастание семян *S. sinensis* в самых разнообразных типах местообитаний. Вид имеет сходную экологию и на Дальнем Востоке России. Недавние исследования микоризы ряда орхидных с широкими географическими ареалами показали достаточно узкую специфичность по отношению к их грибным симбионтам (Shefferson et al., 2005; McCormick et al., 2006; Bonnardeaux et al., 2007).

Несмотря на то, что все наземные орхидные имеют микоризу, особенности ее развития неодинаковы у разных видов орхидей. Во-первых, симбиотические отношения высшего растения и гриба значительно меняются в ходе онтогенеза. Прорастание семян орхидей, не имеющих эндосперма, и питание протокормов обеспечиваются микоризными грибами. У взрослых особей автотрофных орхидей питание происходит, в основном, за счет фотосинтеза. С увеличением площади листовой поверхности, мощности корневой системы и проводящей системы растений обычно уменьшается степень их ми-

котрофности, и взрослые особи вполне могут обходиться без гриба (Burgeff, 1936). С этим правилом согласуется уменьшение интенсивности микоризной инфекции от ювенильных к генеративным особям у тубероидных орхидей (Сизова, Вахрамеева, 1984).

Нефотосинтезирующие («бесхлорофилльные») орхидные постоянно существуют за счет микоризы. Целый ряд орхидных сохраняет этот тип питания, называемый холомикотрофией (Крюгер, Шардакова, 1980) или микогетеротрофией (Leake, 1994), на протяжении всего онтогенеза особей. Термин «микогетеротрофия» весьма прочно укрепился в литературе, описывающей микоризу таких орхидей (Bruns, Read, 2000; McKendrick et al., 2000a, b; McKendrick et al., 2002; Bidartondo, Bruns, 2002; Taylor et al., 2002; Bidartondo et al., 2004; Leake et al., 2004). Предполагается, что микогетеротрофные виды, утратившие способность к фотосинтезу, независимо возникали в ходе эволюции в разных подсемействах орхидных не менее двадцати раз (Molvray et al., 2000).

Многие автотрофные орхидные также имеют микоризу в течение всей жизни, но инфицированы грибом в разной степени. Среди автотрофных орхидей выделяют 4 группы по постоянству и регулярности образования микоризы (Harvais, 1974; Salmia et al., 1989): 1) постоянно и регулярно инфицирующиеся; 2) более-менее регулярно инфицирующиеся; 3) слабо инфицирующиеся; 4) очень редко инфицируются или микориза отсутствует. Существование таких групп орхидных, различающихся по интенсивности микоризной инфекции, было подтверждено в ходе наших исследований с использованием статистических методов учета микоризы (Селиванов, 1981). Определенные зависимости были установлены между типом жизненной формы орхидеи и количеством микоризного гриба, присутствующего в корнях (Татаренко, 1995, 1996).

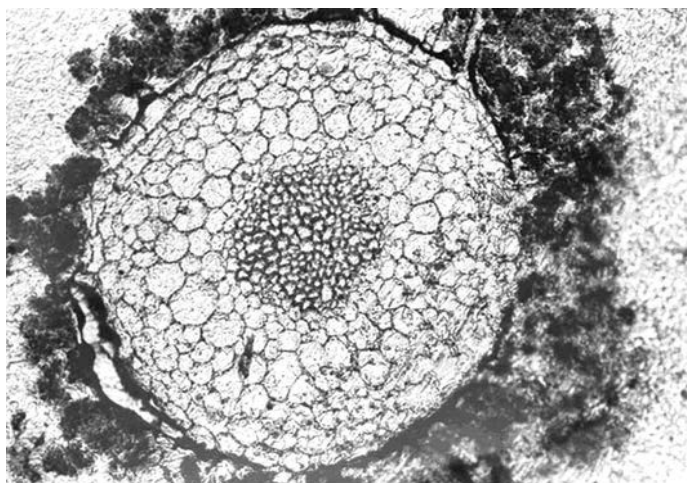


Рис. 5. Поперечный срез корня *Liparis kumokiri*, не содержащего микоризы, но окруженного плотным почвенным чехлом, пронизанным многочисленными корневыми волосками (x 500).

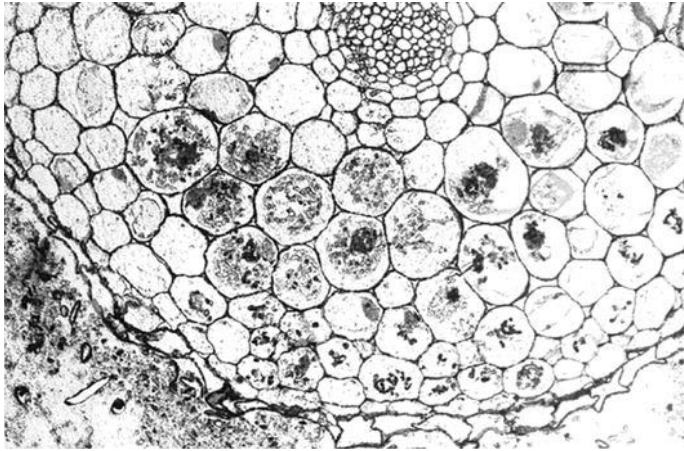


Рис. 6. Поперечный срез корня *Pogonia japonica*, содержащего небольшое количество микоризного гриба (x 500).

Тип питания, при котором большая часть питательных веществ поступает в результате собственного фотосинтеза орхидных, и лишь часть — от микоризного симбионта, было предложено называть миксотрофией (Selosse et al., 2005). При переваривании пелотонов грибов орхидеи получают менее 30% от необходимого им количества углеводов (Gebauer, Meyer, 2003). Эксперименты показали, что сильно затененные особи *Dactylorhiza fuchsii*, лишенные возможности фотосинтезировать, оказываются не

в состоянии заложить полноценные органы возобновления, несмотря на сохраняющуюся микоризу, функционирующую в нормальном режиме (Татаренко, Варывдина, 2006). Эксперименты с частичной и полной дефолиацией некоторых орхидей показали значительное угнетение особей с редуцированной листовой поверхностью у *Tipularia discolor* (Whigham, 1990) и *Listera ovata* (Williams, личн. сообщ.), что также доказывает первостепенное значение фотосинтеза для питания этих орхидей.

Микоризные грибы, особенно виды, формирующие эктомикоризу с деревьями, в значительной степени обеспечивают орхидные минеральными веществами и углеродом (Selosse et al., 2005). Перемещение питательных веществ между грибами, орхидными растениями и деревьями может быть и двусторонним как, например, это было показано в экспериментах с обменом меченым углеродом между взрослыми растениями *Goodyera repens* и грибами-симбионтами (Cameron et al., 2006). Сравнение содержания углерода и азота у орхидных, формирующих микоризу с ризоктониеподобными грибами, и немикоризных растений показало, что: *Listera ovata*, *Dactylorhiza sambucina* и *Platanthera bifolia* содержали низкие количества данных веществ, сходные с немикоризными растениями, *Ophrys insectifera* занял промежуточное положение, а *Orchis ustulata* и *O. mascula* содержали значительно больше азота, чем немикоризные растения (Gebauer, Meyer, 2003). Многообразие вариантов и степени участия грибов в питании орхидных растений, по-видимому, весьма значительно и нуждается в дополнительных исследованиях.

Некоторую помощь в интерпретации данных о симбиотических отношениях орхидей и грибов может оказать изучение особенностей локализации микоризы в органах растений (Татаренко, 1995, 2007). У большинства орхидных грибок содержится в клетках коровой паренхимы в корнях, а также в тонких корневых окончаниях стеблекорневых тубероидов. В корневищах орхидей, так же как и в побеговых частях тубероидов микоризные грибы отсутствуют. Микориза формируется в корневищах у микотрофных бесхлорофилльных орхидей, а также у автотрофных видов, лишенных корней, таких как *Ephippianthus sachalinensis* и *Myrmechis japonica*. Отмечены случаи заражения осевой

части побега у *Goodyera repens* (Татаренко, 1995). Крайне малоизученным аспектом функционирования микоризы остаются способы контроля распространения грибов-симбионтов в микоризных органах орхидных. Согласно нашим наблюдениям, грибы никогда не проникают в зоны с повышенной меристематической активностью, а также в клетки, заполненные крахмалом или друзами оксалата кальция. Ограничение распространения грибов за пределы коровой паренхимы может быть связано с накоплением фенольных соединений (Beyrle et al., 1995), а также с выработкой специальных фунгицидных веществ (Shimura et al., 2007). Согласно нашим наблюдениям, наличие большого числа свежих гиф грибов в отмирающих корнях тубероидных орхидных в самом конце вегетации растений в октябре-ноябре (Татаренко, 1996) свидетельствует об участии грибов в «поедании» клеток корней, утративших активный защитный механизм.

На протяжении более 20 лет приоритетным направлением в России было количественное изучение микоризы растений различных систематических групп (Селиванов, 1981). Более 80 видов орхидных были исследованы по данной методике в различных регионах (Крюгер, Шардакова, 1980; Байкалова, Онопченко, 1988; Татаренко, 1991, 1995, 1996; Быченко, 1992; Маракаев, 1998; Перебора, 1998б). Основным показателем микосимбиотрофизма растений — интенсивность микоризной инфекции (С)¹ — был оценен для разных видов, жизненных форм и онтогенетических групп в разных местообитаниях и частях ареалов.

Корневищные автотрофные орхидеи в целом являются слабыми микотрофами. У изученных нами короткокорневищных орхидных: *Cypripedium macranthon*, *Epipactis papillosa*, *Cephalanthera longibracteata*, *Oreorchis patens* и некоторых других, микориза формируется медленно, выражена слабо или совсем отсутствует на автотрофной стадии. В молодых слабо инфицированных корнях гриб находится в форме гиф, которые проходят через клетки, не образуя пелотонов или формируя рыхлые клубки. В темноокрашенных участках старых корней, где микориза развита лучше всего, преобладают переваренные остатки гиф, что наблюдалось и другими исследователями (Nieuwdorp, 1972; Stoutamire, 1991). Грибы проникают в многолетние корни на 2–3-й год жизни корней и продолжают медленно распространяться по ним в течение нескольких лет. Этим объясняется отсутствие грибов в корнях молодых растений и увеличение инфицированности взрослых особей.

У корневищных орхидных микориза может быть сосредоточена в боковых ответвлениях корней, которые иногда утолщаются в булавовидные окончания. Такие видоизменения корней мы наблюдали у *Cephalanthera longibracteata* (рис. 7), *C. longifolia*, *Epipactis atrorubens*. У некоторых особей на длинных тонких старых корнях, интенсивность микоризной инфекции (С) в которых обычно невелика (С=7–12%), образу-

¹ Интенсивность микоризной инфекции определялась по формуле (Селиванов, 1981):

$$C = \frac{\sum_{i=1}^5 n_i \times i}{N \times K} \times 100\%$$

где N — общее число просмотренных полей зрения; K = 5 — высший балл шкалы учета; n_i — число полей зрения с баллом i; i — балл шкалы учета;

0 — гриб отсутствует; 1 — гриб присутствует в 1–2 клетках; 2 — гриб присутствует в ¼ всех клеток поля зрения; 3 — гриб присутствует в половине всех клеток поля зрения; 4 — грибы занимают более ¾ всех клеток; 5 — грибы присутствуют во всех клетках поля зрения.

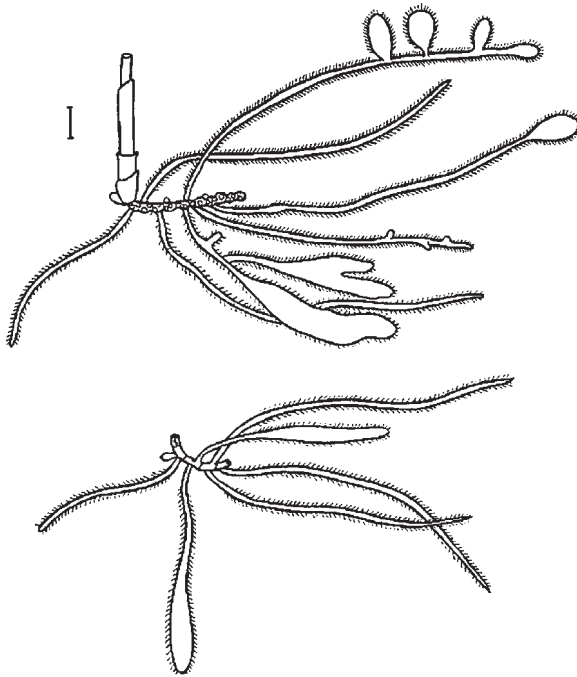


Рис. 7. *Cephalanthera longibracteata* : подземная часть генеративного растения с утолщенными, ветвящимися корнями (1); покоящаяся особь (2).

Корневищные растения с одним утолщенным междоузлем на каждом побеге, такие как *Malaxis monophyllos*, *Hammarbya paludosa* и виды рода *Liparis* имеют корни, живущие 1–3 года. Молодые корни, густо покрытые длинными корневыми волосками, часто остаются незараженными (рис. 5). В корнях 2-го и третьего года жизни у *Liparis japonica* и *L. makinoana* интенсивность микоризной инфекции достигает 25–55%. Практически свободными от гриба остаются на автотрофной стадии особи *Malaxis monophyllos*. Слабая инфекция ($C=12\%$) наблюдалась и у *Hammarbya paludosa* (Татаренко, 1995), хотя в литературе встречаются предположения о полной зависимости этой болотной орхидеи от грибов в ходе всего онтогенеза (Summerhayes, 1951; S. Nilsson, 1979). Для этой группы орхидных характерна локализация грибов в корневых волосках, а также в отмирающих сочных чешуевидных листьях, одевающих псевдобульбы (Татаренко, 2007).

Виды с ползучими вечнозелеными побегами: *Goodyera repens*, *G. maximowicziana*, *G. schlechtendaliana* и *Myrmechis japonica* относятся к сильным микотрофам ($C=60\%$). Микоризные грибы были обнаружены не только в корнях, но и в побегах *G. repens*. *M. japonica* не имеет корней совсем или их длина составляет всего 2–4 мм. Микориза формируется в узлах ползучего побега, а также в бородавках эпидермальных волосков, расположенных на узлах. Микоризу *Goodyera repens* характеризуют строгая видоспецифичность гриба и растения (Alexander, Hadley, 1983), а также постоянная реинфекция корней в течение всего года (Alexander, Alexander, 1984).

ются ответвления, где $C=35\%$, а в утолщенных окончаниях — до 95%. Поскольку грибы-симбионты большинства корневищных орхидных одновременно участвуют в эктомикоризном симбиозе с деревьями, то сравнительно небольшое присутствие живых гиф в небольших участках корней орхидных растений оказывается достаточно для проведения значительного количества питательных веществ от деревьев к орхидеям (Selosse et al., 2005).

Длиннокорневищные орхидные: *Cypripedium guttatum*, *Epipactis thumbergii* заражаются грибом в несколько большей степени, чем короткорневищные виды. Интенсивность инфекции увеличивается с возрастом особи. Корни как бы «накапливают» гриб в течение 5–6 лет, и в старых корнях взрослых растений $C=40\text{--}50\%$. Грибы проникают в корень лишь при достижении им определенной длины. Так, в молодых корнях *C. guttatum* длиной менее 4 см — $C=0\%$, а в корне длиной 7 см — $C=5\%$.

Микориза микогетеротрофных орхидей имеет ряд особенностей. Паразитический характер взаимодействия с грибом сохраняется у этих орхидных в течение всей жизни. Гриб всегда находится в активной форме, массового переваривания пелотонов не наблюдается. У видов рода *Neottia* гриб образует плотные клубки гиф, переваривание содержимого гиф в виде особых телец — птиосом происходит во внутренних слоях коры корня, как у *Neottia papilligera*. Однако пронаблюдать образование птиосом удастся далеко не всегда, и вопрос об их существовании многие исследователи считают дискуссионным. По-видимому, наиболее распространен обмен питательными веществами посредством диффузии через клеточные стенки грибов. Интенсивность и однородность микоризной инфекции очень высока ($C=70-90\%$). Заражение грибом корней происходит при длине корня 0,5 см. Грибы, по-видимому, стимулируют образование придаточных почек на корнях *Neottia nidus-avis* (Prillieux, 1856; Татаренко, 2002). В корневищах *Neottia* также развивается микориза, однако, гриб никогда не проникает по побегу выше зоны роста корней.

Наши наблюдения за *Limodorum abortivum* в Крыму показали, что этот вид также образует микоризу, как в корнях, так и в корневище. Однако в отличие от микоризы *Neottia*, *Limodorum* не содержит грибов в молодых корнях, клетки которых заняты крахмалом. В старых корнях птиосомы не обнаружены, микориза развивается по типу толипофагии. Переваривание пелотонов происходит во внутренних клетках паренхимы корня, тогда как два слоя клеток, располагающихся непосредственно под эпидермисом, всегда заняты свежими пелотонами и гифами. Интенсивность инфекции в таких корнях составляет 85%. В совсем старых корнях остается только один тонкий слой клеток, содержащих полностью переваренные пелотоны. Корневище инфицировано незначительно.

Микотрофные орхидеи: *Gastrodia elata*, *Corallorhiza trifida*, *Epipogium aphyllum*, не имеют корней и содержат микоризные грибы непосредственно в корневищах. Распространение гриба в микоризомах этих орхидей имеет ограничения. Грибы не проникают в новые междоузлия побега, пока не закончена деятельность апикальных меристем по формированию годичного прироста. Интенсивность инфекции очень высока ($C=80-90\%$).

Виды с вертикальным корневищем и длинными побегообразующими корнями: *Pogonia japonica*, *Listera cordata*, *L. nipponica* являются слабо микотрофными растениями (рис. 6). Интенсивность инфекции в молодых корнях составляет 12–25%. По-видимому, регулярное образование придаточных почек на корнях ограничивает распространение в них микоризного гриба. В тонком корневище этих орхидей гриб отсутствует.

Орхидеи со стеблекорневыми тубероидами, а также запасующими корнями как у *Spiranthes sinensis* характеризуются высокой интенсивностью и однородностью образования микоризы на протяжении всего жизненного цикла. Виды родов *Gymnadenia*, *Platanthera*, *Tulotis*, *Galearis*, *Habenaria*, *Herminium* и *Spiranthes* имеют сочные корни, несколько утолщенные, с многослойной коровой паренхимой и слабо развитой проводящей системой. Грибы проникают в корни этих орхидных уже при длине 1,5–2 см, и инфекция развивается быстро и равномерно. Корни существуют 0,5–1,5 года, у *Spiranthes sinensis* до 3 лет. Гифы образуют в них плотные пелотоны. В отличие от большинства корневищных орхидей, у тубероидных видов наблюдается тенденция сокращения микоризной инфекции от ювенильных к генеративным растениям. Вместе с тем, у ювенильных растений корни иногда остаются совсем не инфицированными

в связи с малой их длиной. Например, в корне ювенильной особи *S. sinensis* длиной 2,5 см — $C=74,5\%$, а в корне, длиной менее 1 см — $C=0\%$.

Интересно было проследить интенсивность развития грибной инфекции у орхидных разных видов и разных жизненных форм, произрастающих совместно в одном ценозе и одинаковых экотопических условиях. Такие наблюдения были проведены на юге Приморского края (Татаренко, 1995). Интенсивность микоризной инфекции изучали в корнях генеративных растений, собранных в одно и то же время. Величина интенсивности микоризной инфекции менялась среди пяти видов орхидных в зависимости от их жизненной формы: длиннокорневищный *Cypripedium guttatum* — $C=0-16\%$; *Liparis makinoana* с недолго живущим корневищем и одним утолщенным междоузлием на каждом побеге — $C=34\%$; *Spiranthes sinensis* с коротким вертикальным корневищем и запасающими утолщенными корнями — $C=55\%$; *Herminium monorchis* со сферическими тубероидами на длинных столонах — $C=76\%$; *Tulotis ussuriensis* со столоновидными тубероидами — $C=65\%$. Так, в одном местообитании на ограниченной территории, где можно предположить одинаковый видовой состав и активность почвенных грибов, уровень микотрофности оказался значительно выше у видов со стеблекорневыми тубероидами и запасающими корнями, чем у корневищных растений.

Подобные закономерности были выявлены и для орхидных, произраставших на болоте: тубероидные виды *Habenaria linearifolia* и *H. radiata* отличались сильной микотрофностью ($C=50-95\%$) по сравнению с корневищными орхидеями *Pogonia japonica* и *Hammarbya paludosa* ($C=7-12\%$). Третьим экспериментальным участком был кедрово-широколиственный лес, где растения *Tulotis fuscescens* со столоновидными тубероидами ($C=67\%$) были инфицированы гораздо сильнее, чем корневищные виды *Oreorchis patens* ($C=0-7\%$) и *Liparis japonica* ($C=2-25\%$).

Интенсивность микоризной инфекции изначально была принята нами в качестве основной меры питания орхидей посредством микоризных грибов. Однако недавние исследования с мечеными изотопами показали отсутствие линейной зависимости между интенсивностью микоризной инфекции и реальным количеством питательных веществ, поступающих в растения посредством микоризных грибов. Более полное понимание процессов обмена питательными веществами между симбиотическими организмами будет достигнуто в ходе дальнейших исследований с мечеными изотопами, а также при экспериментальном изучении особенностей фотосинтеза орхидных.

Степень развития микоризы в растении не является неизменной величиной. Отношения симбионтов меняются по сезонам года, в ходе онтогенеза особи, в зависимости от экологических и климатических условий и т.д. Микоризные грибы активно функционируют в корнях орхидей весьма непродолжительное время. Вскоре после формирования пелотонов начинается их переваривание, что считается защитным механизмом растения от чрезмерной инвазии грибов (Burgeff, 1936; Hadley, Williamson, 1971; etc.). Грибы постоянно присутствуют в корнях орхидных, однако интенсивность микоризной инфекции и активность грибов-симбионтов меняются в зависимости от времени года (Alexander, Alexander, 1984; Masuhara et al., 1988; Masuhara, Katsuya, 1992; Tatarenko, 2002). Наши наблюдения за *Spiranthes sinensis*, *Pogonia japonica*, *Epipactis thunbergii*, *Habenaria radiata* также показали наличие грибов в корнях орхидей на протяжении всего календарного года. *Habenaria radiata* имеет сферические тубероиды в качестве зимующих органов, но корни, а соответственно и микориза, в зимний период отсутствуют.

В ходе специальных физиологических исследований (Маракаев, Титова, 2000а) была установлена высокая степень корреляции сезонного увеличения интенсивности микоризной инфекции с возрастанием активности ферментов каталазы и полифенолоксидазы в придаточных корнях и корневых окончаниях тубероидов у особей всех возрастных состояний *Dactylorhiza maculata*. В регионах с умеренным климатом в зимнее время грибы находятся в неактивном состоянии. В ходе наших наблюдений не было обнаружено проникновение мицелия и образование свежих пелотонов как в корнях у *Spiranthes sinensis*, зимующего с зелеными листьями, так и у *Epipactis thunbergii*, не имеющего зимой надземных органов. Новая инфекция корней у всех видов происходит весной. В течение вегетационного периода между перевариванием и новообразованием пелотонов наблюдается определенный баланс. Корневищные орхидные, такие как *Cephalanthera*, *Epipactis*, *Cypripedium* быстро переваривают новые гифы (Stoutamire, 1991), и их остатки долго сохраняются в клетках корней.

Постепенное переваривание гиф в корнях тубероидных орхидных происходит в течение всего теплого времени года наряду с формированием новых пелотонов. Однако у всех изученных видов наблюдался четко выраженный осенний пик переваривания грибов. После этого момента клетки корневой паренхимы заполняются крахмалом в качестве запасного питательного вещества. Согласно нашим наблюдениям, грибы никогда не проникают в клетки, занятые крахмалом. Некоторое количество живых пелотонов содержится в небольших зонах корня, лишенных крахмала, на протяжении всей зимы. Виды орхидных со сферическими тубероидами, такие как *Habenaria radiata*, *H. linearifolia*, *Herminium monorchis* не имеют корней в осенне-зимний период. Поэтому клетки коревой паренхимы к осени не накапливают крахмал, и большое количество свежих пелотонов наблюдается даже в отмирающих корнях в октябре-ноябре (Татаренко, 1996).

Исследования некоторых видов орхидных в разных регионах позволили сравнить особенности их микоризы в различных климатических условиях. Виды, имеющие обширный ареал, характеризуются сходными показателями интенсивности микоризной инфекции в разных его частях. Так, *Cypripedium calceolus* на северной границе распространения (Архангельская и Мурманская области) образует микоризу столь же слабо, как и в восточной части ареала (Приморский край) ($C=0,5\%$). *Gymnadenia conopsea* образует микоризу с интенсивностью 50–70% и в тундре на Кольском полуострове, и на гипсовых карстовых оползнях в Архангельской области, и на разнотравных лугах в Калининградской и Московской областях, и в Приморском крае, и в альпийских лишайниковых пустошах на Северном Кавказе (Татаренко, 1996). На протяжении всего своего гюларктического ареала высокую интенсивность микоризной инфекции ($C=60\text{--}70\%$) имеет *Goodyera repens*.

Интенсивность образования микоризы в значительной степени зависит от богатства и увлажненности субстрата в местообитаниях орхидных (Curtis, 1939; Vj et al., 1985; Татаренко, 1995; Перебора, 1998). На богатых и влажных субстратах сырых лугов, пойменных болот и лесов, интенсивность инфекции у всех видов орхидных гораздо выше, чем на эродированных песчаных почвах и на нарушенных участках. Исследования по определению интенсивности микоризной инфекции в различных типах местообитаний были проведены нами на Дальнем Востоке России. Так, растения *Tulotis ussuriensis*, в пойменном лесу были инфицированы гораздо сильнее, чем особи того же возрастного состояния, произраставшие на супесчаных почвах ($C=80\%$ и $C=41\%$ соответственно). Корни генеративных особей *Cypripedium guttatum* на сухих песчаных почвах не содер-

жали грибов, в широколиственном лесу $C=10\%$. Интенсивность микоризной инфекции *Spiranthes sinensis* на сыром лугу составила 95%, а на сухом эродированном склоне только 25%. Таким образом, экологические характеристики местообитаний, особенно, увлажнение и богатство почвы влияют на интенсивность развития инфекции в корнях орхидных. Вместе с тем, специальными исследованиями (Маракаев, 1998) было показано, что такие характеристики почвы как механический состав, рН почвенного раствора, содержание гумуса влияют на развитие микоризной инфекции опосредованно. Для более полной характеристики микоризной инфекции необходимо учитывать физиологическое состояние и видовую принадлежность грибов-симбионтов орхидных.

Микориза имеет еще один важный аспект в биологии орхидных. С наличием микоризы принято связывать возможность существования орхидей в состоянии вторичного покоя (Summerhayes, 1951; Вахрамеева, Денисова, 1988). В ходе полевых исследований популяций орхидных нами были обнаружены покоящиеся особи нескольких видов: *Oreorchis patens*, *Platanthera ophrydioides*, *Pogonia japonica*, *Cephalanthera longibracteata* (рис. 7). В корнях этих особей интенсивность микоризной инфекции не превышала 30%. Все пелотоны были полностью переварены, то есть грибы находились в неактивной форме и были не способны поставлять питательные вещества покоящемуся растению. Признаков проникновения свежих гиф не обнаружено. Таким образом, не были получены подтверждения в пользу гипотезы о существовании орхидей в состоянии вторичного покоя за счет питания посредством микоризного гриба. Состояние вторичного покоя орхидных остается одним из наименее изученных вопросов их биологии и требует проведения дальнейших исследований.

Как мы могли убедиться, микориза орхидных играет в их жизни чрезвычайно важную роль. Именно исследование функциональных связей гриба и орхидеи позволит решить проблему сохранения многих редких видов этого уникального семейства как в культуре, так и в природных условиях. Необычайный полиморфизм самих грибных симбионтов, а также избирательное поведение орхидей по отношению к ним значительно осложняют как изучение микоризы, так и использование культуры грибов для размножения орхидных. В условиях умеренного климата особый интерес представляет исследование развития микоризы по сезонам, различным географическим зонам, а также возможность смены симбионта в ходе жизни особей. Исследования микоризы орхидных в начале 21-го века переживают настоящий бум. Быстрое накопление данных по видовой принадлежности симбионтов, способам их питания и обмена питательными веществами с другими организмами позволяет делать предварительные выводы об эволюции консортивных связей орхидных в целом. По-видимому, существует определенный баланс между возможностями получения питательных веществ посредством микоризы и затратами на репродукцию (привлечение насекомых-опылителей). Согласно гипотезе Waterman, Bidartondo (2008), большинство орхидных, образующих микоризу с широким спектром грибов, образуют нектароносные цветки, опыляемые разнообразными видами насекомых. Слабомикотрофные виды «экономят» на образовании нектара и привлекают опылителей методами обманной аттракции. Холомикотрофные виды демонстрируют выраженную тенденцию к самоопылению. Несомненно, что постоянно пополняющаяся база данных по микоризе и опылению орхидных позволит смоделировать наиболее вероятные консортивные отношения орхидных.

ОХРАНА ОРХИДНЫХ В РОССИИ

Одна из важнейших задач современной биологии — сохранение биоразнообразия органического мира. Особого внимания заслуживает семейство *Orchidaceae*, многие представители которого находятся под угрозой исчезновения, не только благодаря усилению антропогенных воздействий, но и в силу особенностей их биологии и экологии. В настоящее время на территории России произрастает около 130 видов орхидей из 42 родов. Они, безусловно, нуждаются в охране на разных уровнях: международном, государственном и региональном. Не случайно все представители семейства включены в Приложение II Конвенции о международной торговле CITES (2009).

В Европе виды, требующие специальных мер охраны, включены в Приложения к Бернской конвенции (Bern Convention), в том числе в Приложение I (Bern-I) вошли виды растений, требующие строгих мер охраны. Среди них 9 видов орхидных, произрастающих в Европейской России и на Кавказе: *Cephalanthera floribunda*, *Cypripedium calceolus*, *Himantoglossum caprinum*, *Liparis löeselii*, *Ophrys oestriфера*, *O. taurica*, *Orchis provincialis*, *O. punctulata* и *Steveniella satyrioides*. Два из этих видов включены также в Директивы по охране природных местообитаний и дикой фауны и флоры *Cypripedium calceolus* и *Liparis löeselii* (Варлыгина, 2008).

В 1997 г. в международный список МСОП (IUCN Red List) было включено только 5 видов орхидных из нашей флоры (*Cypripedium yatabeanum*, *Neottia ussuriensis*, *Himantoglossum formosum*, *Ophrys caucasica* и *Ophrys oestriфера*). После введения новых категорий и критериев IUCN для оценки видов, из российских видов в список включены только несколько видов древесных растений. К сожалению, мы пока не можем провести оценку видов орхидных по предложенным критериям, вследствие отсутствия данных о числе местонахождений, численности, площади популяций и т.д. Для сбора этих данных нужны специальные исследования. Относительно быстро это можно сделать только для эндемичных видов и видов, имеющих точечный ареал на территории России.

На территории России орхидные растут почти повсеместно — за исключением пустынь и Крайнего Севера. В Красную книгу Российской Федерации (2008) включены 66 видов орхидей. По сравнению с КК РСФСР (1988) в нее добавилось 22 вида, в том числе, 2 эндемика и 7 видов, которые встречаются в России и одной из сопредельных стран. Вновь включены *Traunsteinera sphaerica*, *Gymnadenia odoratissima* и *Cypripedium ventricosum*. Кроме того, добавлены виды, найденные на территории России относительно недавно — *Cephalanthera erecta* и *C. floribunda*, или произрастание которых подтверждено после длительного периода их отсутствия (*Neottia ussuriensis*).

Всего в Красную книгу РФ включено 25 дальневосточных видов, 22 вида с кавказским ареалом; только 3 вида с европейским ареалом и 16 - растущих в Европе и Азии, 8 из которых с широким ареалом.

В ККРФ есть еще Приложение, в которое помещен список видов, для которых требуется уточнение их систематического положения, распространения, численности и др., чтобы решить вопрос о включении в Красную книгу. Например, для включения в ККРФ *Chamorchis alpina*, необходимо подтвердить его произрастание на нашей территории, поскольку находки вида очень старые. В такой список «кандидатов в Красную книгу» вошли 13 видов орхидных, в том числе: *Cypripedium shanxiense*, *Dactylorhiza iberica*, *D. flavescens*, *Epipactis thunbergii*, *Goodyera maximowicziana* и *G. schlechtendaliana*, *Lysiella oligantha*, *Ophrys taurica*, *Orchis spitzelii*, *Platanthera sachalinensis* и *P. dilatata*.

К настоящему времени на территории России найдены ещё несколько видов, которые также заслуживают охраны и включения в Красную книгу РФ. Например, *Listera convallarioides* (Sw.) Torr. на Командорских островах и *Comperia comperiana* (Steven) Asch. & Graebn. на Кавказе.

В видовые очерки ККРФ (2008) включены новые разделы, которые помогут в дальнейшем полнее и объективнее оценить современное состояние вида. В разделе «численность» приводятся сведения о числе местонахождений, размерах и плотности популяций, примерной общей численности особей вида, а в разделе «состояние популяций» дается качественная и количественная оценка популяций, соотношение вегетирующих и плодоносящих особей в них, наличие возобновления, оценка эффективности плодоношения и другие показатели, необходимые для оценки состояния популяций.

В отсутствии закона об охране растительного мира для того, чтобы осуществлялась охрана видов, занесенных в Красную книгу, необходима реализация конкретных мероприятий, способствующих этому. Это разработка нормативных правовых актов, устанавливающих ответственность за действия, приводящие к гибели видов, занесенных в Красную книгу, к сокращению их численности или нарушению среды обитания, в том числе разработка и утверждение такс для исчисления нанесенного ущерба. В настоящее время произошла лишь небольшая корректировка старых такс.

В России существует развитая сеть особо охраняемых природных территорий (ООПТ), действующая как на государственном, так и на региональном уровнях. Она включает самые различные формы ООПТ: заповедники, национальные и природные парки, памятники природы, заказники и др. На многих из них произрастают редкие и исчезающие виды растений, встречаются редкие растительные сообщества или природные комплексы.

Как показывает опыт, лучше всего на государственном уровне обеспечивается охрана видов в заповедниках, однако орхидные представлены на их территории недостаточно. Анализ сводки видов, растущих в заповедниках (Современное состояние..., 2003) и сведений, приведенных в региональных красных книгах, показал, что более 100 видов орхидных произрастают в заповедниках и Национальных парках. Не отмечены на территории заповедников 24 вида, в том числе 11 видов, занесенных в Красную книгу РФ: *Cephalanthera erecta*, *C. floribunda*, *Dactylorhiza sambucina* (L.) Soó, *Gymnadenia odoratissima*, *Habenaria yezoensis* Hara, *Himantoglossum caprinum*, *H. formosum* (Stev.) C. Koch, *Liparis sachalinensis* Nakai, *Ophrys insectifera* L., *Orchis morio* L. и *Orchis punctulata* Stev. et. Lindl. Вызывает тревогу то, что не охраняются в заповедниках 1 российский эндемик (*Liparis sachalinensis*) и 5 субэндемиков. В охране на ООПТ нуждаются и другие виды, имеющие очень ограниченное распространение в России: *Cypripedium shanxiense* S.C. Chen, *Chamorchis alpina*, *Dactylorhiza euxina* (Nevski) Czer., *D. iberica* (Bieb. ex Willd.) Soó, *D. russowii* (Klinge) Holub, *D. salina* (Turcz. ex Lindl.) Soó,

D. sudetica (Poch ex Reichenb. fil.) Aver., *D. umbrosa* (Kar. et Kir.) Nevski, *E. microphylla* (Ehrh.) Sw., *Goodyera maximowicziana* Makino и *G. schlechtendaliana* Reichenb. fil. Для всех перечисленных видов необходимо подбирать подходящие участки для организации заповедников (там, где это возможно) или федеральных и региональных заказников и памятников природы.

Многие орхидные встречаются только в одном (26 видов) или немногих заповедниках (24 вида). Виды с широким ареалом (9) произрастают в большом числе заповедников, например, *Cypripedium calceolus* L. и *Corallorhiza trifida* Chatel. — в 49, а *Cypripedium macranthon* Sw. и *Epipogium aphyllum* Sw. — в 34.

Анализ состояния охраны орхидных в регионах России сделан на основе красных книг регионов и сводки (Бюллетень Красной книги..., 2004(2005)). В красные книги регионального уровня занесены почти все виды орхидных, за исключением 7-ми. Из их числа наибольшие опасения вызывают виды с ограниченным распространением в России, которое нуждается в уточнении, и не встречаются в заповедниках и других ООПТ. Таких видов 5: *Datylorhiza euxina*, *D. iberica*, *D. sudetica*, *D. umbrosa*, *Epipactis microphylla*. Два других вида — *Listera nipponica* Makino и *Platanthera hologlottis* Maxim. имеют более широкий ареал и встречаются на территории заповедников. Из этого можно заключить, что в занесении их в региональные красные книги пока нет необходимости.

Следует обратить внимание, что 23 вида орхидных произрастают на территории только одного субъекта федерации и соответственно включены в одну красную книгу. Такими видами особенно богаты Сахалинская область — 8 и Краснодарский край — 6; в Республике Дагестан, в Приморском и Камчатском краях — по 2 вида, в Мурманской области, Красноярском и Ставропольском краях — по одному. Видов, занесенных в 1–2 региональные книги оказалось 47. В тоже время виды с широкими ареалами включены в большое число красных книг. В число наиболее представленных в них видов (более, чем в 20 красных книгах) попали 30 видов.

В некоторых региональных книгах рядом с цифровым обозначением статуса ставят индексы категорий МСОП, причем часто устаревшие, которые уже не применяются (например, R). Новые категории МСОП могут быть использованы авторами красных книг, но только после оценки вида по критериям МСОП. Рядом с буквенным обозначением категории в этом случае следует указать, по каким критериям вид попадает в эту категорию.

При отборе видов для красных книг следует обязательно учитывать не только редкость вида в регионе, но и наличие угрозы его существованию (в виде каких-либо факторов отрицательного действия), оценив реальность и степень этой угрозы. На практике при занесении вида в список, часто основываются только на его распространении, что не верно.

Сведения, которые приводятся в Красной книге, должны служить основой для дальнейшей оценки состояния вида в регионе. Желательно, чтобы они содержали информацию о числе местонахождений вида на его территории или в отдельных районах. Сведения о численности особей в отдельных популяциях указываются по литературным источникам или собственным наблюдениям. Все эти данные должны служить начальной информацией (точкой отсчета) для проведения дальнейших наблюдений за популяциями редких видов, как на региональном, так и на государственном уровнях.

На примере центрального региона европейской части России рассмотрим, как можно оценить состояние отдельных видов, используя информацию из региональных книг. На территории Средней России, куда входят 26 субъектов Федерации, антропогенная нагрузка на природные комплексы возрастает с каждым годом. Редкие растения не

всегда способны выжить здесь в изменившихся условиях. На основе анализа состояния 41 вида орхидных, отмеченных в Средней России можно сделать заключение о значительном ухудшении положения некоторых из них и сокращении их ареала. По сведениям, приведенным в региональных красных книгах, 15 видов считаются исчезнувшими в 1–3 регионах Средней России, еще 8 видов в 1–6 регионах отнесены к «по-видимому, исчезнувшим видам» (категория «0»). Таким образом, у 23 видов из 41 произошло сокращение ареала.

У 7 видов орхидей это особенно показательно. Хуже всего обстоит дело с двумя видами башмачков, которые находятся здесь на западной границе ареала. *Cypripedium macranthon* ранее был отмечен в 7 регионах, в 4 из них к настоящему времени исчез, *Cypripedium guttatum* Sw. исчез в 8 регионах из 14. *Calypso bulbosa* — 4 из 7, *Herminium monorchis* — 4 из 18, *Neottianthe cucullata* — 4 из 22, *Orchis militaris* — в 3 из 24. *Liparis loeselii* исчез в 6-ти регионах из 20, но в двух из них (в Курской и Липецкой областях) в 2008 и 2009 гг. были сделаны новые находки этого вида. Это пример того, что включение вида в красную книгу часто становится стимулом для проведения работ по проверке сохранности старых и поиску новых его местонахождений.

Во многих странах помимо охраны используют и различные способы сохранения редких видов орхидных. В ботанических садах России выращиваются более 60 видов орхидных природной флоры (Генофонд....2011; и др.). Попытки размножения орхидей в культуре ведутся давно. Например, В.Г. Собко на базе ЦР Ботанического Сада НАН Украины (1980) был разработан способ стимуляции вегетативного размножения у клубневых видов орхидных. Перед началом цветения у взрослых особей отделяли молодые клубни, а у основания старого клубня делали 2–3 поверхностных надреза. На 5–7-й день после их высадки, на месте среза у основания старого клубня появлялись 1–2 новых (вторичных) клубня. Процесс восстановления утраченного образования в том же виде, в каком оно было до «отнятия» предложено называть реституцией (Кренке, 1928; 1950), отсюда метод В.Г. Собко, получил название «ризореституционное размножение». Через 15–20 дней можно отделять следующую (третью) регенерацию клубней. У некоторых видов за один вегетационный период можно получить до 10 (*Dactylorhiza majalis*) — 15 (*D. incarnata*) клубней. Но у большинства видов — значительно меньше. Например, у *Anacamptis pyramidalis* и *Platanthera bifolia* — 2–3 клубня, *Gymnadenia conopsea* и *Steveniella satyrioides* — 3–4 клубня. Этим методом успешно размножены *Himantoglossum caprinum* и *Comperia comperana* (Собко, Гапоненко, 1996).

В нашей стране создаются и развиваются центры (в Санкт–Петербурге, Екатеринбурге, Москве, Нижнем Новгороде и др.), где орхидные выращиваются на питательных средах, как при проращивания семян, так и в виде культуры тканей. Перерыв способ более предпочтителен, т.к. материал получается генетически разнородным, тогда как во втором случае — получают растения с одинаковым генотипом. Пересадка клонированных растений в природу не желательна, т.к. при этом происходит не только обеднение генетического разнообразия вида, но и снижение устойчивости созданных популяций. Любые работы с редкими видами орхидей должны проводиться очень ответственно, чтобы они не привели к снижению их численности в природе. Для работ, связанных с изъятием из природы видов, занесенных в Красные книги РФ и регионов, следует заранее получить разрешение в Росприроднадзоре или местных органах экологического надзора

Глава 9.

ОПИСАНИЕ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ ОРХИДНЫХ

В описаниях приведены сведения, полученные как на основе оригинальных исследований, так и литературных источников, составленные по единой схеме. Для каждого вида представлены карты ареалов и цветные изображения. При составлении карт использованы материалы по флорам отдельных регионов, красных книг и Флоры СССР (Невский, 1935), а также основных гербариев страны. Сведения, приведенные в описаниях, соответствуют современному уровню знаний по каждому виду. В конце этой главы дана таблица названий видов с синонимами, приведенными в работах различных исследователей, для уточнения объема и систематического положения каждого вида.

Род Венерин башмачок — *Cypripedium* L.

В род включают около 50 видов, распространенных в Северном полушарии, только один вид обитает в Юж. Америке. На изучаемой территории 6 видов. Отмечают сложную генетическую структуру рода *Cypripedium* в России (Филиппов, Андропова, 2011). В основном они растут в лесах, но также могут встречаться на заболоченных территориях.

Венерин башмачок настоящий — *Cypripedium calceolus* L.

Изменчивость и таксономический статус

В Северной Америке есть близкородственный вид, *Cypripedium parviflorum* Salisb. (Cribb, 1997). Некоторыми авторами он рассматривается как подвид *C. calceolus* subsp. *parviflorum* (Hulten, 1968). Различают многочисленные формы по окраске цветков. Например, *C. calceolus* var. *cordigera* Lindl., у которого цветки с белой губой и палево-зелеными чашелистиками и лепестками (Лукс, 1977). В Приморском и Хабаровском краях выявлена форма, имеющая цветки с коричневой губой. Аллозимный и морфометрический анализ не выявили значительных различий у этих цветковых форм. Доля таких растений составляет до 30–50% от общего числа популяции (Андропова, 2008; Андропова и др., 2007, 2009).

Нередко гибридизирует с *C. macranthon*, образуя *C. × ventricosum* (Okuyama et al., 1995; Cribb, 1997; Аверьянов, 1998а, б; Кнысев et al., 2000). На Дальнем Востоке гибридизирует также с *C. shanxiense* (Филиппов, Андропова, 2011). *C. calceolus* не имеет механизма репродуктивной изоляции от близкого вида *C. shanxiense*, гибриды с которым могут давать жизнеспособные семена (Филиппов, Андропова, 2011). Эти исследователи полагают, что на юге Хабаровского и Приморского краев *C. calceolus* в чистом

виде встречается реже, чем *C. shanxiense*. Сравнительный анализ аллельной структуры особей *C. calceolus* в западной и восточной частях ареала (Андропова и др., 2009) показал, что на востоке аллельная структура гораздо шире, чем на западе, что свидетельствует об обеднении генетического фонда популяции на западе и о наличии в восточной части ареала интрогрессивной гибридизации *C. calceolus* × *C. shanxiense*. Вероятно, на юге Приморского и Хабаровского краев популяция представляет собой гибридогенный комплекс, что отмечал Л.В. Аверьянов (1999). Проведенный Е.В. Андроновой с соавторами (2009) молекулярно-генетический анализ позволил им высказать гипотезу, что все особи башмачка, изученные в Приморском и Хабаровском краях (даже типичные по внешнему облику), есть продукт интрогрессивной гибридизации с *C. shanxiense*.

Распространение

Ареал евразийский. Он охватывает всю Европу (кроме крайнего юга и севера), включая Крым и Средиземноморье, а также значительную часть Азии — растет в Малой Азии, в Сибири, на Дальнем Востоке. Кроме того, он встречается в сев.-вост. Казахстане, в Монголии, сев.-вост. Китае, на Корейском п-ове и в сев. Японии (Невский, 1935; Смольянинова, 1976; Иванова, 1987; Вышин, 1996; Аверьянов, 1999; и др.). Для территории Кавказа одними авторами этот вид приводится (Торосян, 1987; Байрамов, Гасымов, 1999), другие исключают его из флоры Кавказа (Аверьянов, 1994, 1999), относя к культивируемым растениям. А.А. Гроссгейм (1940) также указывает башмачок для российской территории Кавказа (Хоби-Шауданские высоты в Чечне).

В России встречается по всей лесной зоне европейской части (кроме Крайнего Севера), на Урале, на юге Сибири и Дальнего Востока (Хабаровский и Приморский края, Юж. Сахалин). Карта 1.

Экология и фитоценология

Для вида характерна широкая экологическая амплитуда. Растения хорошо растут под пологом леса, при освещенности 5–7% от полного, но могут расти и на открытых местах (Денисова, Вахрамеева, 1978а). Встречается при сомкнутости крон 0,6–0,8 (Мельникова, Вахрамеева, 1998). При сильном затенении растения перестают цвести. *C. calceolus* растет на хорошо увлажненных, богатых гумусом почвах. Предпочитает почвы богатые кальцием, от нейтральных до щелочных, иногда растет на слабокислых (Ellenberg, 1974; Landolt, 1977). Он может служить индикатором пород, содержащих известь, встречается по известковым, мергелевым, гипсовым обнажениям, осыпям красных глин (Смольянинова, 1976). В северных частях ареала растет в местах с интенсивно развитым карстовым рельефом: по склонам карстовых долин рек и ручьев, по карстовым логовам (Пучнина, 1998б). В средней полосе часто растет на дерново-подзолистой или торфянисто-болотистой почве (Моисеева, 1970).

C. calceolus растет в разреженных сосновых, еловых, широколиственных, мелколиственных и смешанных лесах, реже встречается на открытых участках — на лесных полянах и опушках, среди кустарников, на лесных и горных лугах, а также на облесенных разнотравно-зеленомошных, пушицевых и сфагновых болотах. Чаще встречается единичными особями или небольшими группами, местами на Урале и в Сибири — массово. Иногда растет в остепненных лесах (Крылов, 1929; Füller, 1970), изредка — на лугово-степных участках (Загульский, 1990а). В горах поднимается до 1600–1900 м над ур. м. (Füller, 1970; Eberle, 1972).

Обзор популяций вида в разных частях ареала показал, что чаще популяции малочисленны, особи растут рассеянно или маленькими группами. Наши наблюдения за

популяциями *C. calceolus* в Московской обл. свидетельствуют о том, что их численность может колебаться от единичных особей до значительной (более 1 500 особей). В популяциях обычно преобладают взрослые вегетативные растения (53–74%), число цветущих растений зависит от возраста популяции и условий освещенности участка (4–37%), число молодых растений невелико, либо они отсутствуют. Исключение составляют, по нашим наблюдениям, участки с выходами карбонатных пород, где численность вида может быть значительной и велико участие молодых растений. В Пермской обл. в ельнике с липой ценопопуляция состояла из 326 особей (побегов), плотность ее составляла 30 побегов на 1 кв.м, генеративные побеги составляли 48% от общей численности ценопопуляции (Шибанова, Хворостяная, 2003).

Морфология

Растение с укороченным толстым корневищем и многочисленными длинными корнями. Основания побегов с 3–4(5) буроватыми пленчатыми влагалищами. Стебель 20–70 см высотой, прямой, опушенный короткими желтоватыми волосками. Листья очередные, в числе 3–5 эллиптические или широко-эллиптические, заостренные до 20 см длиной и 10 см шириной, с обеих сторон и по краю с редкими короткими волосками, простыми и железистыми. Цветок 1 (реже 2–3), со слабым приятным сладковатым запахом. Прицветники крупные листовидные ланцетные до яйцевидных, 1–6 (до 12) см длиной и 1,2–4 (до 8) см шириной, железисто опушенные, на верхушке заостренные. Цветоножка слегка согнутая, железисто опушенная 2–3,5 см длиной. Наружные доли околоцветника красновато-коричневые, иногда с зеленоватым оттенком, верхний листочек наружного круга околоцветника до 5 см длиной, и 2,5 см шириной, эллиптически-ланцетный, реже яйцевидный, нависающий над губой, нижний — до 4,5 см длиной и 1,5 см шириной, образован двумя сросшимися боковыми листочками и раздвоен на конце. Боковые листочки внутреннего круга околоцветника до 6 см длиной и 0,8 см шириной, линейно-ланцетные, заостренные, горизонтально отклоненные, на конце слегка скрученные, с внутренней стороны в основании опушенные. Губа 3–3,5 (до 4,5) см длиной и 2–2,5(3) см шириной желтая, снаружи гладкая, внутри волосистая с красноватыми крапинками, обратнойцевидная или эллиптическая. Колонка и тычинки бледно-желтые; стаминодий желтовато-белый, нередко с красноватыми крапинами на верхней поверхности, расположен на короткой ножке, снизу килеватый. Рыльце неясно 3-лопастное. Колонка очень короткая, прямая, с выемчатым носиком; поллинии 2-раздельные, мягкие. Они не имеют каудикеры, но могут быть снабжены прилипальцами. Завязь веретенообразная или почти шаровидная, нескрученная, опушенная. Плод — овальная коробочка зеленого цвета, до 4,5 см длиной и 0,9 см шириной, удлинненно-продолговатая, с носиком до 0,4 см длиной. По сравнению с другими северными орхидеями (Eberle, 1972), *Cypripedium calceolus* имеет самые крупные семена 1–1,3 мм в длину.

$2n = 20, 22.$

Онтогенез

Зрелые семена имеют период покоя эндогенного типа, могут прорасти через год и более после созревания (Золотухина, 2000). Период покоя может быть прерван воздействием холода (Whitlow, 1983). По данным С.А. Мамаева с соавторами (2004) при посеве в природные условия через 11 месяцев прорастает лишь около 1% семян. Семена этого растения прорастают в условиях хорошего увлажнения и присутствии симбиотического гриба. Гриб необходим не только для прорастания семян, но и для подзем-

ного развития растений в первые годы жизни (Ziegenspeck, 1936; Summerhayes, 1951). В течение первого года жизни проросток имеет округлую форму, затем формируется микоризом, состоящий из двух междоузлий, несущих по одному чешуевидному листу и одному придаточному корню. На второй год вырастает третий корень. Первый зеленый лист появляется весной четвертого года (Ziegenspeck, 1936; Summerhayes, 1951), иногда это может происходить раньше (Irmisch, 1853). Корневище переходит к симподиальному нарастанию после появления первого листа. На 5-й год появляется два или более больших зеленых листа. Корневище становится толще. Корни растут много лет и углубляются в нижние горизонты почвы. Растение начинает цвести на 11–15-й (Summerhayes, 1951) или 15–17-й год жизни (Ziegenspeck, 1936).

Корневище ювенильных растений развивается ортотропно. Переход к плагиотропному росту происходит в имматурном состоянии (Татаренко, 1996). Взрослые растения имеют плагиотропное корневище. Глубина его расположения, по нашим наблюдениям, от поверхности почвы не более 10 см (реже глубже). Корневище нарастает зигзагообразно, что обусловлено двурядным листорасположением чешуевидных листьев, в пазухах которых закладываются почки возобновления. По числу изгибов корневища можно определить его возраст. Прорастание двух почек приводит к ветвлению корневища и образованию куртины, возраст которой может достигать 20 лет. Годовой прирост корневища — 0,5–1,1 см (у молодых растений меньше). На годовом приросте корневища образуется в среднем 5 корней (1,5–2 мм диаметром). Они не ветвятся и растут несколько лет. Рост новых корней начинается после цветения. Двулетний корень может иметь длину от нескольких до 50 см. Диаметр двулетнего корневища — около 6 мм (Кулль, 1987). По нашим наблюдениям и сведениям других авторов (Железная, 2009б) при наступлении неблагоприятных условий, особенно засухи весной и в начале лета, наблюдается переход растений в состояние вторичного покоя.

В условиях культуры башмачок развивается быстрее. В Ботаническом саду МГУ в течение 15 лет наблюдений кратковременный (1–2 года) вторичный покой у генеративных особей отмечали дважды (Варлыгина, 1998). Перерывы в цветении наблюдаются раз в 4–6 лет.

Ритм сезонного развития и размножение

Летнезеленое растение. Весеннее отрастание побегов в средней полосе наблюдается обычно в середине мая, а цветение — с конца мая по июль, в горах и северных районах — в июле. Цветение продолжается 3 недели, иногда и более. Неопыленный цветок сохраняет свежесть до 3 недель. В северных частях ареала продолжительность цветения меньше — около 10 дней (Блинова, Похилько, 2001).

Фертильность пыльцы 62% (Куликов, 1998б). Оплодотворение происходит через 5 недель после опыления. Созревание семян и начало высыпания их из плода происходит через 2,5 месяца. Плоды созревают в августе–сентябре, но иногда семена сохраняются в плодах до весны.

В ходе наблюдений за популяциями *Cypripedium calceolus* в Эстонии (Kull, 1998) было выявлено, что из 10 000 семян, в среднем, образуется 6 ювенильных особей, в некоторых популяциях — до 24, но есть популяции, в которых ювенильные особи не появлялись в течение 10 и более лет.

Плоды образуются нерегулярно. В Мурманской обл. образование плодов отмечалось у 3,6% цветущих особей (Воробьева, Москвичева, 1987). Процент плодообразования во всех изученных популяциях в Московской обл. был невелик (4–14%), во Владимир-

ской обл. в разные годы показатель варьировал от 0 до 54% (Герасимова, Ляшенко, 2007), на Урале от 1 до 63% (Куликов, 1995). Опыт по проведению искусственного опыления цветков привел к 100% завязыванию плодов (Варлыгина, Маценко, 1987). Из этого можно заключить, что малое количество плодов, образующихся в популяциях, вызвано недостаточным числом опылителей. Число семян в одном плоде в условиях Владимирской обл. составляло от 2 500 до 30 тысяч (Герасимова, Ляшенко, 2007). Среднее число аномальных семян без зародыша в разных частях ареала составляет 6,1–6,7% (Виноградова, Пегова, 2007).

После плодоношения растения продолжают вегетацию почти до заморозков, накапливая в корневище вещества необходимые для развития в следующем году (Смирнов, 1969). К октябрю в почках полностью сформированы побеги будущего года (Eberle, 1972).

Для условий Архангельской обл. внутривершинное развитие побегов подробно описано А.Е. Баталовым (1998а). Почка закладывается в фазе созревания семени. За второй год развития размеры почки достигают 4 мм и содержат 5–7 листовых примордиев. Зачатки цветка появляются в течение 3-го года развития почки. Формирование почки возобновления заканчивается к началу сентября. Размеры ее достигают 36–40 мм в длину и 10–15 мм в диаметре к концу 3-го года. На 4-й год эта почка образует воздушный побег (Баталов, 1998а; Блинова, 1998а). Однако, скорость внутривершинного развития монокарпического побега оценивается разными авторами по-разному (Полынцева, Утемова, 1982; Амельченко и др., 1986а).

В природе растения могут размножаться вегетативным путем за счет прорастания боковых спящих почек на корневище (Summerhayes, 1951; Лукс, 1970; Врищ, 1987; Куль, 1987). Вегетативное потомство относится либо к тому же возрастному состоянию, что и материнские растения, либо происходит неглубокое омоложение. Ювенильные и имматурные растения вегетативно не размножаются (Татаренко, 1996). В литературе есть сведения, что у *C. calceolus* var. *pubescens* на 2–3-летних корнях могут образовываться почки для вегетативного размножения (Curtis, 1943).

Установлено, что семена могут прорасти на асимбиотических питательных средах (Smreciu, Currah, 1989). Для проращивания семян *in vitro* важно установить стадию зрелости, которая наиболее благоприятна для их проращивания (Андропова и др., 1999). Способность к прорастанию семени *C. calceolus* приобретают на стадии 8-клеточного зародыша. Продолжительность стадии около 6 дней. При выращивании на питательных средах у протокорма образуется множество корней, а в природных условиях обычно 1–2 (Золотухина, 2000). В Ботаническом институте РАН проведены первые опыты по реинтродукции растений, выращенных из таких сеянцев, установлено ускоренное развитие их до генеративной стадии (Zakharova, Batygina, 1996). Лучшим материалом для микроклонального размножения являются развивающиеся завязи. Они образуют массы почкующихся эмбриоидов из семязачатков, плацент и стенок завязи. Способность эксплантантов к регенерации у *C. calceolus* средняя (Куликов, 1998б).

Консортивные связи

Цветки имеют приятный запах, но нектар отсутствует. Строение цветка хорошо приспособлено к опылению. С двух сторон губы имеются закрытые «окна», с помощью которых насекомое-опылитель надеется выйти наружу. Опылитель замечает узкий выход под тычинками. При попытке насекомого выйти из цветка ему на спину высыпается пыльца (Nilsson, 1979б). Опыление осуществляется также земляными пчелами

из рода *Andrena*, мелкими жуками, которых привлекает запах цветков (Summerhayes, 1951; Faegri, Pijl, 1971). Среди насекомых, найденных на губе, можно отметить облигатных опылителей (короткохоботные пчелы), факультативных опылителей (трипсы, мелкие жуки), а также встречаются крупные жуки и шмели, гусеницы бабочек (Мазинг, 1980). На Урале в числе опылителей отмечены *Musca corvina*, *Chrysotoxum festivum*, *Andrena cineraria*, *A. albicans*, *Syrphus ribesii*, *Colletes* sp. (Ишмуратова и др., 2002). Во Владимирской области на цветках башмачка обнаружены: из отряда Hymenoptera — *Andrena fulvago*, *A. haemorrhoea*, *Osmia* sp., *Nomada* sp., *Apis mellifera*, из отряда Diptera — *Eristalis anthophorimus*, *Myiatropa florum*, *Xylota florum*, *Volucella pellucens*, *Pegomyia bicolor*, *Paregle cinerella*, *Aedes communis*, *A. cantans*, *Chelifera* sp. (Герасимова, Ляшенко, 2007). В республике Коми посещают цветки башмачка преимущественно мухи-журчалки: *Cheilosia longula*, *Baccha elongata*, *Dasysyrphus lunulatus*, *D. venustus*, *Epistrophe nitidicollis*, *Metasyrphus lapponicus*, *M. corollae*, *M. nitens*, причем многие из перечисленных видов ранее не указывались в качестве посетителей цветков башмачка (Пестов, Тетерюк, 2007). Замечено, что пауки из семейств Thomisidae (пауки-бокоходы), Theridiidae (тенетники) и Araneidae (кругопряды) питаются опылителями *C. calceolus* (Ишмуратова и др., 2002). По наблюдениям И.В. Блиновой (2008), пауки *Misumena vatia* (Thomisidae) охотятся на насекомых-опылителей у боковых выходов из цветка, мешая опылению.

У *C. calceolus* нередко наблюдается самоопыление (Ziegenspeck, 1936; Füller, 1970). Е.В. Андропова и Е.Г. Филиппов (2007) во всех пяти популяциях этого вида, изученных в Приморском и Хабаровском краях, нашли особи, у которых обнаружили контактную автогамию.

Грибы-симбионты *C. calceolus* относятся к Tulasnellaceae (Shefferson et al., 2005). В микоризе башмачка найден гриб *Armillaria mellea* (Summerhayes, 1951) и грибы из рода *Rhizoctonia* (Eberle, 1972). Интенсивность микоризной инфекции слабая — до 0,5%. Количество гриба в корнях не зависит от типа субстрата и возраста корней (Татаренко, 1996). Взрослые растения часто полностью свободны от грибов (Ziegenspeck, 1936; Burgeff, 1936). Однако при неблагоприятных условиях растение может в течение нескольких лет оставаться под землей, вероятно, возвращаясь к микотрофии (Summerhayes, 1951).

По нашим наблюдениям цветки и листья растений поедаются жуками-листоедами, слизнями и другими моллюсками, а также гусеницами бабочек. На завядшем цветке башмачка в Московской обл. была обнаружена гусеница бабочки пяденицы (сем. Geometridae), возможно поедавшая его. По наблюдениям И.В. Блиновой (2008), большой вред башмачкам наносят наземные моллюски, поедая части цветка.

Охрана вида

Sucripedium calceolus устойчив к нерегулярному сенокосению, слабой рекреации и беглым пожарам (Вахрамеева, Варлыгина, 1996; Вахрамеева и др., 1997). Действие этих факторов понижает конкуренцию окружающих видов, что способствует лучшему развитию орхидеи. Вид плохо переносит затенение подростом деревьев и кустарниками, а также вытаптывание и сбор в букеты, что мы наблюдали в Клинском р-не Московской обл. вблизи нового дачного поселка. В таких условиях растения перестают цвести, резко уменьшаются их размеры, наблюдается массовый переход особей во вторичный покой. Если действие факторов продолжается, то процесс становится необратимым. Вид отрицательно реагирует на сплошные рубки леса. Так, на вырубках

в сосновых лесах он выпадает уже через 3 года. Если за 10 лет лес на вырубке не восстанавливается, то растения исчезают совсем (Смирнов, 1969). В Московской обл. при частичном осветлении участка в результате проведения просеки отмечено появление ювенильных особей башмачка (Полякова, Швецов, 2004).

C. calceolus имеет большой ареал, но на всем его протяжении встречается довольно редко и в небольшом числе. Кроме того, он очень чувствителен к антропогенным воздействиям, поэтому в первую очередь исчезает на хорошо освоенных территориях, вблизи больших городов и крупных населенных пунктов. Численность его сократилась во многих регионах Европейской России. Вид исчез в Калининградской обл. (КК Калининградской обл.), давно не отмечался в Воронежской, Липецкой и Тамбовской обл. (КК Воронежской обл. и др). Растение занесено в Красные книги Российской Федерации и 59 регионов. Вид встречается на территории 46 заповедников и 14 национальных и природных парков.

Cypripedium calceolus культивируется в 24 ботанических садах России и за рубежом, хотя в культуре не очень устойчив (Генофонд..., 2012). По нашим наблюдениям и литературным данным (Arnold, 1927; Собко, 1989), в культуре хорошо размножается вегетативно. При длительном культивировании иногда наблюдается самосев под материнскими растениями.

Венерин башмачок крапчатый — *Cypripedium guttatum* Sw.

Изменчивость и таксономический статус

В популяциях *C. guttatum* наряду с растениями, имеющими типичную окраску, изредка встречаются формы с чисто белыми цветками, которые относят к *C. guttatum* Sw. форма *albiflorum* Aver. Они отмечены для Тюменской и Пермской обл. (Аверьянов, 1999). В местах совместного произрастания *C. guttatum* Sw. и *C. yatabeanum* Makino образуют естественные гибриды, которые называют башмачком аляским (*Cypripedium* × *alaskanum* P.M. Br.). Гибридные растения характеризуются промежуточными морфологическими признаками родительских видов, переходной окраской цветка, сходными экологическими требованиями и временем цветения. Встречаются такие гибриды на Камчатке и Курильских о-вах, а так же на Алеутских о-вах и юго-западе Аляски (Hulten, 1968; Аверьянов, 1999).

Распространение

Голарктический вид. Ареал охватывает Вост. Европу, Азию и Сев. Америку. В России встречается в европейской части (центральные, восточные и северо-восточные районы) и в азиатской части (Урал, Сибирь, Дальний Восток, Сахалин, п-ов Камчатка). Вид также произрастает в Казахстане (северо-восточная часть), Монголии, Китае, в юго-восточной части Гималаев, в Корее, Японии, на Алеутский о-вах и крайнем востоке Сев. Америки (Невский, 1935; Смольянинова, 1976; Иванова, 1987, Вышин, 1996, Аверьянов, 1999; и др.). Есть также сведения о произрастании вида в Белоруссии и на Украине, однако Л.В. Аверьянов (1999) считает это сомнительным. В Европейской России ареал вида в последние десятилетия значительно сократился. Карта 2.

Экология и фитоценология

Растет в условиях умеренного освещения. По нашим наблюдениям, при сильном затенении подростом и кустарниками перестает цвести и постепенно перебирается (при

помощи нарастания корневища) в более освещенное место. Экологическая амплитуда довольно широкая: предпочитает влажную дерновую или сырую болотистую почву, но хорошо растет на скальном грунте и на песчаной почве; встречается как на слабо кислых, так и нейтральных почвах (Vakhrameeva, Tatarenko, 2001).

Растет в негустых широколиственных, смешанных и хвойных лесах, среди кустарников, на прогалинах и опушках леса, по оврагам, на залесенных склонах; на лесных и горных лугах; встречается в заболоченных лесах, на переходных болотах, на облесенных известняковых склонах, на песчаных осыпях (Денисова, Вахрамеева, 1978; Вышин, 1996; Аверьянов, 1999). В европейской части ареала редок, в азиатской части — довольно обычный вид, местами образует крупные популяции, становясь субдоминантом в растительном покрове. В Пермской обл. наблюдали ценопопуляцию вида в сосново-березовом лесу с елью на дерново-подзолистой почве. Она состояла из 446 растений (побегов), плотность ценопопуляции колебалась от 7 до 55 побегов на кв.м, в ее составе преобладали иммагурные (38%) и взрослые вегетативные побеги (39%), (Шибанова, Хворостяная, 2003). В Сибири встречается в большом количестве в листовенничных лесах и в сосняках бруснично-разнотравных, тяготеет к склонам широких речных долин (Смирнов, 1969).

В окрестностях Владивостока вид наблюдали в дубняке на склоне хр. Берегового. Скопление насчитывает 250 побегов на 10 кв.м, причем отмечено только вегетативное размножение (Верхолат, 1998). В Башкирском заповеднике растет в зеленомошных и разнотравно-вейниковых сосновых и смешанных лесах, отмечены скопления различной численности и площади, преобладают (до 83%) взрослые вегетативные растения (Жирнова, 1999а). Изредка в Сибири в популяции доминируют генеративные особи, молодые везде отмечены спорадически (Амельченко и др., 1986б).

Морфология

Растение длиннокорневищное. Стебель до 30 см высотой, прямой, в основании с 2 безлистными влагалищами, в нижней части покрыт длинными многоклеточными, в верхней — более короткими железистыми волосками. Несет 2 сближенных зеленых листа, овальных или эллиптических, до 15 см длиной и 7 см шириной, снизу по жилкам и по краям с короткими и редкими волосками. Листья располагаются в средней части генеративного побега, у вегетативного побега — на верхушке, при сушке чернеют. Прицветник листовидный, яйцевидно-ланцетный, короче цветка. Цветок 1 (редко 2). Верхний листочек наружного круга околоцветника широкояйцевидный, слегка заостренный, до 3 см длиной и 2 см шириной, снаружи кремово-белый, внутри с фиолетово-розовыми пятнами, длиннее губы; нижний листочек до 1,7 см длиной, зеленоватый, опушенный, образован двумя сросшимися боковыми листочками и раздвоен на верхушке. Боковые листочки внутреннего круга околоцветника до 1,7 см длиной, тупые, снаружи кремово-белые, внутри с фиолетово-розовыми пятнами. Губа до 2,5 см длиной. Завязь удлинённая, веретенообразная, мелко и густо железисто-опушенная. Коробочка до 2,5 см длиной и 1,3 см шириной, с коротким железистым опушением.

$2n = 20$.

Онтогенез

Семена имеют глубокий покой и редко прорастают в природе. Ювенильное растение до 3 см высотой с двумя маленькими листьями, 3,6 см длиной и 1,9 см шириной. Междоузлие его корневища около 2 см длиной, несет 2–3 корня до 3 см длиной. Иммагурное растение до 6 см высотой, лист до 5,1 см длиной и 2,4 см шириной. Междоуз-

лия его корневища до 2,5 см длиной, несут 3–4 корня около 4,5 см длиной. Взрослые вегетативные растения имеют прямой стебель до 10 см высотой. Длина междоузлий корневища до 5 см, они несут более 5 корней длиной свыше 8 см (Татаренко, 1996). Длительность жизненного цикла трудно определить вследствие интенсивного вегетативного размножения. Предположительно — несколько десятилетий.

Ритм сезонного развития и размножение

Летнезеленое растение. В природных условиях для вида характерно позднее начало и раннее завершение вегетации. Отрастание новых побегов начинается во второй половине мая, а севернее — в начале июня, после прогревания подстилки и верхнего слоя почвы до +7–9 °С. Зацветает через 10–14 дней после начала вегетации (Амельченко и др., 1986б), в средней полосе в конце мая – июне, севернее — с июня до сентября, в зависимости от места произрастания. Каждая особь цветет в среднем 10 дней. В Средней России плоды созревают в августе–сентябре, на Дальнем Востоке (Харкевич, Качура, 1981) — в сентябре–октябре. Период вегетации составляет 80 дней. От момента заложения зачатка почки возобновления до образования из нее надземного побега проходит 2 года (Амельченко и др., 1986б).

C. guttatum семенами размножается плохо. Плодообразование 1–5% (Елагин, 1980); в Приморье — до 26% (Татаренко, 1996); в Башкирском заповеднике — 5,9–23%, но плоды завязываются у растений редко (2–3 раза за 10 лет) из-за отсутствия опылителей (Жирнова, 1999а). Семена распространяются ветром, имеют очень низкую всхожесть. При попадании на мощную, часто пересыхающую подстилку, они не прорастают. На 1 кв.м вырубке было обнаружено не более 2 всходов (Смирнов, 1969).

Выращивание *C. guttatum* из семян затруднено, так как его зрелые семена находятся в глубоком покое. При выращивании *in vitro* лучшим материалом для микроклонального размножения являются развивающиеся завязи. Они образуют массы почкующихся эмбрионидов из семязачатков, плацент и стенок завязи. Способность эксплантантов к регенерации у данного вида хуже, чем у *C. × ventricosum*, *C. calceolus* и *C. macranthon* (Куликов, 1998).

Растения чаще размножаются вегетативно, с помощью корневищ (Крюгер, Шардакова, 1980; Татаренко, 1996). Ползучее корневище дает 1–2 подземных побега (Никитин, 1864). Спящие почки образуют побеги у 85% взрослых особей в популяции. Ветвление корневища, значительная длина его междоузлий и быстрое (через 2–4 года) отделение дочерних побегов ведут к интенсивному вегетативному разрастанию клона. При этом происходит частичное омоложение потомства до имматурного и взросло-го вегетативного возрастных состояний. Вегетативное размножение характерно для взрослых вегетативных и генеративных растений (Татаренко, 1996).

Консортивные связи

Цветки опыляются пчелами, шмелями, мелкими осами (Ветлина, 1981), мухами, например, *Musca corvina* (Суюндуков, 2002), а также посещаются мелкими жуками. 10 видов пчел сем. Halictidae были пойманы на их цветках, описано поведение опылителей и процесс опыления цветков (Banzinger et al., 2005).

C. guttatum — слабый микотроф. Интенсивность микоризной инфекции увеличивается с возрастом, достигая в старых корнях взрослых растений 25–40%; у молодых растений — 0–5%. Гриб существует в этих корнях в форме полностью и полупереваренных пелотонов. Гифы на поверхности корней немногочисленны и играют незначительную роль в удержании воды и питательных веществ у поверхности корня (Татаренко, 1996).

Листья *C. guttatum* поедаются пятнистыми оленями, другие животные его не едят (Рябова, Саверкин, 1937; Ларин, 1950). Цветки активно обрываются глухарями (до 45%) (Жирнова, 1999а).

Охрана вида

Растение устойчиво к морозу, хорошо переносит беглые низовые пожары, слабую рекреацию. Плохо переносит засуху, обрыв надземной части (при сборе в букеты), сплошные рубки леса (Смирнов, 1969; Вахрамеева, Варлыгина, 1996). Вид неустойчив к выпасу (Рябова, Саверкин, 1937), однако в сев.-зап. Китае в провинции Юннань популяция *C. guttatum* была обнаружена на высоте 3 500 м на пастбище яков (Banzinger et al., 2005).

Численность и ареал вида в последние несколько десятилетий, особенно в европейской части России, резко сократились из-за уничтожения мест обитания вида при различных формах освоения территории, самым главным из которых является строительство. Вид исчез в Тульской, Тамбовской, Тверской и Ярославской обл., давно не отмечался в Смоленской и Московской обл.

Он занесен в Красные книги 43 регионов. Встречается на территории 34 заповедников и 14 национальных и природных парков.

Растение выращивается в нескольких ботанических садах России, хотя в культуре вид не устойчив.

Венерин башмачок крупноцветковый — *Cypripedium macranthum* Sw.

Изменчивость и таксономический статус

Полиморфный вид, представленный на территории России четырьмя разновидностями, ключ для определения которых приводится по работе Л.В. Аверьянова (1999): *Cypripedium macranthum* Sw. var. *macranthum* с розовыми или розово-малиновыми цветками, большей частью лесные и опушечные растения; var. *atropurpureum* Aver. с темно лилово-пурпурными или пурпурно-фиолетовыми цветками, большей частью растения лесных и горных лугов; var. *album* Mandl с чисто белыми цветками; var. *flavum* Mandl с бледно-желтыми или зеленовато-желтыми цветками.

Распространение

Ареал евразийский. В России он охватывает восточные районы европейской (Верхнеднепровский и Волжско-Камский р-ны) и большую часть азиатской части (Урал, юг Сибири и Дальнего Востока, п-ов Камчатка, Сахалин и Курильские о-ва). Кроме того, он встречается в сев.-вост. Казахстане, Монголии, сев. и сев.-вост. Китае, на Тайване, на п-ове Корея и в Японии (Невский, 1935; Смольянинова, 1976; Иванова, 1987; Вышин, 1996; Аверьянов, 1999; и др.). Л.В. Аверьянов высказывает сомнения о произрастании данного вида в Европейской России, однако, вид занесен в региональные Красные книги Брянской, Нижегородской обл. и Республики Чувашии, где сохранились популяции этого вида. Кроме того, недавно он обнаружен в гербарных сборах с территории Вологодской обл. К настоящему времени вид исчез в Белгородской и Орловской обл., давно не отмечался в Ульяновской обл. и в Республике Татарстан, в Удмуртии сохранилось 1 местонахождение вида (Баранова, 2000). Западная граница сплошного распространения *C. macranthum* проходит вдоль западных предгорий Уральского хр. с анклавом на территории Башкирии. Единичные сохранившиеся местонахождения в европейской части носят реликтовый характер.

Встречается изредка в северной, западной и центральной частях Республики Алтай. Обнаружен в Кош-Агачском районе в долине р. Чуя в окр. с. Курай. Ближайшие местонахождения — в Тыве, Монголии, Казахстане, Алтайском крае и Хакасии. Карта 3.

Экология и фитоценология

Предпочитает условия полутени, но может расти и на открытых местах. Встречается на хорошо увлажненных и сырых, богатых гумусом почвах, с реакцией почвы от кислой до щелочной. Вид растет как на выходах известняков, так и на торфяниках (Вахрамеева и др., 1994; Vakhrameeva, Tatarenko, 2001).

Растет в светлых лиственных, хвойных и смешанных лесах, на полянах, опушках, в зарослях кустарников, на горных лугах, часто крупными группами (Вышин, 1996; Аверьянов, 1999). В горы поднимается до 1 500 м (Васильченко, 1994). По нашим наблюдениям, на о-вах Сахалин и Монерон растет также на разнотравных склонах сопок и приморских террас, по сырым лугам в долинах рек и ручьев. На юге Красноярского края встречается в лесной и лесостепной области, а также по перелескам может заходить в степные районы. Иногда растет по окраинам низинных моховых болот. Вид еще относительно недавно занимал большие пространства и играл заметную роль в сложении фитоценозов, но в последние десятилетия его численность резко сокращается в связи с активным хозяйственным освоением новых территорий (Полынцева и др., 1986).

В Олекминском заповеднике (Якутия) встречается в сосняках разнотравных и толокнячковых по южным сухим склонам на карбонатных породах, где плотность его популяций составляет 1,4 особи на 1 кв.м (Голяков, 1994). На юго-западе Якутии изучали *C. macranthon* в кустарничково-разнотравно-моховом лиственничнике, в разреженном смешанном лесу и в разнотравно-осиновом сосняке (Афанасьева, 2007), плотность ценопопуляций в изученных фитоценозах от 9 до 1,7 побегов на 1 кв.м, преобладали взрослые вегетативные или имматурные побеги. Генеративные побеги составляли от 25 до 34% от общей численности популяции. В Башкирском заповеднике растет в разнотравных березовых, сосновых и смешанных лесах одиночными экземплярами или небольшими группами по 2–4, реже до 10 особей (Жирнова, 1994). В Приморском крае максимальная численность популяции растений с белыми цветками была на склоне сопки, покрытой лесом из дуба монгольского (Врищ, 1987). Согласно данным различных авторов вид может расти одиночными экземплярами и небольшими группами, но иногда образует крупные скопления до нескольких сотен особей (Берзан, 1994; Жирнова, 1994; Верхолат, 1998). В Сихоте-Алинском заповеднике (Приморский край) популяции полночленные, численностью 60–100 и более особей, плотностью 10–25 особей на 1 кв.м. В составе популяции число генеративных особей колеблется от 10 до 50% (Татаренко, 1996).

Морфология

Растение с укороченным корневищем, ветвистым, толстым, 0,4–0,5 см в диаметре, с многочисленными жесткими корнями, толщиной 0,1–0,2 см. Основания побегов с буроватыми влагалищами. Стебель до 45 см высотой, прямой, железисто-опушенный, с 3–5 очередными листьями. Листья овальные или широкоэллиптические, заостренные, до 18 см длиной и 11 см шириной, по жилкам и краю с редкими простыми и железистыми волосками. Цветок 1(2), пурпурный, розовый, реже беловатый с листовидным эллиптическим прицветником до 10 см длиной. Верхний листочек наружного круга околоцветника 4–6 см длиной и около 3 см шириной, широкоовальный или широкояйцевидный, заостренный, значительно нависающий над губой; нижний листочек 4–6

см длиной и 1,5–2 см шириной, образован двумя сросшимися боковыми листочками и раздвоен на конце. Боковые листочки внутреннего круга околоцветника до 6 см длиной и 2 см шириной, яйцевидно-ланцетные, равны или немного короче губы. Губа до 7 см длиной, сильно вздутая, почти сферическая, внешняя поверхность ее слегка морщинистая. Завязь почти сидячая, голая или слегка опушенная. Коробочка до 4,5 см длины и 1 см ширины, голая, изредка с короткими волосками по жилкам. Семена вытянутой неправильной формы, желтовато-коричневые, размером 0,3–0,7 мм.

$2n = 20$.

Онтогенез

Развитие *C. macranthon* сходно с таковым у *C. calceolus*. Корневище ювенильного растения развивается ортотропно. Переход к плагиотропному росту происходит в иммаатурной стадии (Татаренко, 1996). Зацветают растения на 15–18-й год после прораствания семени. Морфологическое описание отдельных онтогенетических состояний представлено в работе Т.М. Быченко (2003), но длительность отдельных стадий онтогенеза, как и всего большого жизненного цикла требует дополнительного исследования.

Размножение и ритм сезонного развития

Летнезеленое растение. Вегетация начинается поздно, в конце мая. Надземные побеги в начале своего развития растут быстро и за 4–6 дней достигают 8–10 см высоты. Рост побегов продолжается до конца июня. Цветение начинается с середины июня и продолжается около 3 недель. Плоды созревают в конце августа – сентябре. Семена рассеиваются после засыхания надземных побегов (в октябре–ноябре). Вегетация продолжается около 3,5 месяцев. В конце августа листья желтеют, а к середине сентября побеги полностью засыхают (Полынцева и др., 1986). В условиях культуры фазы вегетации смещаются на более поздние сроки (Марина, 1980) или на более ранние (по нашим наблюдениям). Это зависит от климатических условий места выращивания.

Внутрипочечное развитие имеет много общего с *C. calceolus*. На корневище, как правило, находится одна, редко две полностью сформированные почки. Почки закрытого типа, несут кожистые чешуи, зачатки ассимилирующих листьев и цветков. Почки закладываются за три года до образования из них надземных побегов (Блинова, 2003б). В первый год зачатки почек развиваются медленно, затем рост их активизируется, и побеги, включая все части цветка, бывают полностью сформированы в почках за год до цветения. Нижняя дочерняя почка в своем развитии отстает, превращаясь в спящую. Со временем она либо отмирает, либо участвует в ветвлении корневища.

Семенная продуктивность ослаблена. Семенное возобновление в природе отмечается нерегулярно. В Башкирском заповеднике плоды завязываются с интервалом в 1–2 года (Жирнова, 1994). В Приморье образование плодов зафиксировано у 40% особей (Врищ, 1987), в Якутии — около 50% побегов цветут и плодоносят (Голяков, 1994). Выращивание *C. macranthon* из семян затруднено, так как зрелые семена находятся в глубоком покое. При выращивании *in vitro* лучшим материалом для микроклонального размножения являются развивающиеся завязи. Они образуют массы почкующихся эмбриоидов из семезачатков, плацент и стенок завязи. Способность эксплантантов к регенерации у данного вида хуже, чем у *C. calceolus* и *C. ventricosum* (Куликов, 1998б).

Вегетативно размножается медленно (Крюгер, Шардакова, 1980). Размножение, происходящее в результате распада корневища на отдельные участки, наблюдается не так часто и не приводит к быстрому расселению вида на территории (Полынцева и др., 1986). Вегетативное потомство относится либо к тому же возрастному состоянию, что

и материнские растения, либо происходит неглубокое омолаживание. Ювенильные и имматурные растения вегетативно не размножаются (Татаренко, 1996).

Консортивные связи

C. macranthon опыляется мелкими пчелами, включая *Andrena ruficrus rabicrus*. Цветки *Cypripedium* посещают 7 видов мух журчалок (Syrphidae), муха-толкунчик (Empididae), несколько видов цветочных мух (Anthomyiidae) и бабочки толстоголовки *Thoressa varia* (Hesperiidae) (Sugiura, et al., 2002b).

Вид образует с почвенными грибами эумицетную толипофаговую эндомикоризу (Harley, 1969). Гриб, имеющий тонкие специализированные гифы, располагается по всей мощной коре корня, захватывает все слои клеток паренхимы. Однако мицелий эндوفита не проникает в эндодерму и центральный цилиндр (Полынцева и др., 1986). Интенсивность микоризной инфекции слабая — до 0,5%. Количество гриба в корнях не зависит от типа субстрата и возраста корней (Татаренко, 1996).

Охрана вида

C. macranthon устойчив к нерегулярному сенокосению, слабой рекреации и беглым пожарам (Вахрамеева и др., 1997). Растения отрицательно реагируют на сплошные рубки леса, вытаптывание, сбор в букеты.

В последние годы происходит резкое сокращение численности и ареала вида. Основными причинами этого являются: нарушение местообитаний, слабая конкурентная способность и декоративность растения. В европейской части его местонахождения были немногочисленны. К настоящему времени он исчез в Белгородской обл., давно не отмечался в Орловской и Ульяновской обл. и Республике Татарстан.

Вид занесен в Красные книги Российской Федерации и 35 регионов.

Встречается на территории 33 заповедников и 6 национальных и природных парков.

Растение широко представлено в ботанических садах России (в 18) и за рубежом, хотя в культуре вид не очень устойчив (Генофонд..., 2012), может размножаться вегетативно.

Венерин башмачок вздутоцветковый — *Cypripedium* × *ventricosum* Sw.

Изменчивость и таксономический статус

Образование многочисленных межвидовых гибридов в смешанных популяциях *C. calceolus* и *C. macranthon* в Сибири и на Дальнем Востоке было отмечено давно. В разное время эти растения описывались то в ранге вида (*C. ventricosum* Sw.), то под-вида (*C. macranthon* subsp. *ventricosum* (Sw.) Соб). В настоящее время гибридное происхождение *Cypripedium* × *ventricosum* Sw. принимается большинством систематиков (Okuyama, Averyanov, 1995; Cribb, 1997; Аверьянов, 1998б; Knyasev et al., 2000). В последней работе приводятся сведения по изучению ферментного состава у трех видов *Cypripedium*. *C. calceolus* и *C. macranthon* имеют полностью различные аллели 7–8 энзимных локусов, и все особи *C. × ventricosum* были гетерозиготны по этим локусам. Данные по аллостерическому ферменту полностью подтверждают гибридное происхождение вида (Knyasev et al., 2000).

C. × ventricosum, который обладает нормальной фертильностью, способен к возвратным скрещиваниям. В результате этого родительские виды в смешанных популяциях бывают часто связаны непрерывным рядом переходных форм. Окраска и форма листочков околоцветника может быть очень разнообразной. Особенно интересны расте-

ния, у которых отмечается контрастное сочетание цветов в элементах околоцветника. Такие гибриды Л.В. Аверьянов (1999) относит к новой форме: *C. × ventricosum* forma *bicolor* Aver.

Исследования Е.Г. Филиппова и Е.В. Андроновой (2011) показали, что *C. × ventricosum* на юге Приморского края формируется в результате гибридизации между *C. macranthon* с особями *C. calceolus × C. shanxiense*, а в Сибири и на Урале — между особями *C. macranthon* и *C. calceolus*. Е.В. Андронova и Е.Г. Филиппов (2007) отмечают, что у *C. ventricosum*, представляющего собой эволюционно «стабилизированный» гибрид *C. calceolus* и *C. macranthon*, растения могут вести себя как чисто женские особи, формирующие семена только при возвратных скрещиваниях с родительскими видами. Вероятность прямого скрещивания крайне мала из-за низкой фертильности пыльцы и низкой жизнеспособности семенного потомства.

Распространение

Ареал преимущественно азиатский (с несколькими местонахождениями на крайнем востоке европейской части России и Среднем Урале), охватывает юг Сибири и Дальнего Востока. Кроме того, встречается в Монголии, сев.-вост. Китае и на п-ове Корея (Невский, 1935; Смольянинова, 1976; Иванова, 1987, Вышин, 1996, Аверьянов, 1999; и др.). Л.В. Аверьянов (1998б) так же, как и для *C. macranthon*, считает сомнительными указания о произрастании данного вида в западных областях России. Он отмечает, что хотя территория совместного произрастания родительских видов очень велика, многочисленные популяции гибридов обитают далеко не повсеместно, а преимущественно по Иртышу и в Приморье. Карта 4.

Экология и фитоценология

Экологические характеристики гибридных растений во многом сходны с родительскими формами. Растения предпочитают умеренное затенение, богатые гумусом хорошо увлажненные и сырые почвы с широким диапазоном ее кислотности. Растет в светлых широколиственных и смешанных разнотравных лесах и по их опушкам, в зарослях кустарников, на лесных лугах (Аверьянов, 1999). В Приморском крае наиболее хорошо развитые популяции отмечались в средней части склона сопки покрытой лесом из *Quercus mongolica* (Врищ, 1987). В охранной зоне Большехецирского заповедника единичные особи *C. × ventricosum* обнаружены на сфагновом болоте (Мельникова, 1987), а также в лесу из дуба монгольского (Мельникова, Вахрамеева, 1998). Корневища, разрастаясь, образуют клоны или куртины, развитие которых идет от центра к периферии. В Приморском крае куртина достигала размера 2 кв.м и состояла из 26 вегетативных и 21 генеративного побегов. За один вегетационный сезон она осваивала от 0,1 до 0,2 кв.м (Врищ, 1987).

Численность *C. × ventricosum* в смешанных популяциях обычно ниже, чем у родительских видов (Кнуyasev et al., 2000). По сведениям П.В. Куликова (цит. по: Андронova, Евдокимова, 1999), в Зап. Сибири популяции данного вида могут превосходить по численности соседствующие популяции *C. calceolus* и *C. macranthon*.

Морфология

Корневище укороченное, ветвящееся, с многочисленными жесткими корнями. Стебли 20–45(60) см высотой, по всей длине опушенные простыми и железистыми волосками, при основании с 3–4 пленчатыми желтовато-бурыми влагалищами до 10 см длиной. В средней части стебля спирально расположены 3–4 листа. Листья эллиптические, заостренные на верхушке, длиной 10–20 см и шириной 4–8 см. Они почти голые или

опушенные по жилкам. Цветков 1 или 2. Прицветники крупные листовидные 3–8 см длиной и 2,5–5 см шириной, голые или опушенные по жилкам. Завязь сидячая или на небольшой цветоножке, более или менее густо опушенная простыми и железистыми волосками, 3–3,5 см длиной и 0,3–0,4 см толщиной. Листочки околоцветника (кроме губы) окрашены в коричнево-бордовые или буровато-розовые тона, часто с темными продольными жилками. Верхний листочек наружного круга обычно яйцевидный, прямостоячий, 3,5–5 см длиной и 1,5–3 см шириной, по краю иногда волнистый; нижний листочек узкояйцевидный 3,5–4,5 см длиной и 1–1,5 см шириной, на верхушке — двузубчатый, реже цельный. Боковые листочки внутреннего круга узколанцетные, согнутые вперед или в стороны, прямые или слегка скрученные, немного длиннее губы: 3,5 см длиной и 0,6–1,2 см шириной. С внутренней стороны они в основании опушены длинными волосками. Губа вытянутая, обратнойцевидная или продолговато-эллиптическая, 3–5 см длиной и 2–3 см шириной. Окраска чаще коричнево-бордовая или буровато-розовая с более светло окрашенным окаймлением. Колонка и тычинки бледно-желтые. Стаминодий желтовато-белый, с розовыми или лилово-пурпурными штрихами и крапинами, почти сидячий или на короткой ножке. Рыльце широко-продолговатое, неясно 3-лопастное. Коробочка 3–3,5 см длиной и 0,8–1 см толщиной.

$2n = 20$.

Онтогенез

Выращивание *C. × ventricosum* из семян затруднено, так как зрелые семена *Cypripedium* находятся в глубоком покое. При выращивании *in vitro* лучшим материалом для микрореклонального размножения являются развивающиеся завязи. Они образуют массы почкующихся эмбриоидов из семязачатков, плацент и стенок завязи. Способность эксплантантов к регенерации у данного вида лучше, чем у *C. calceolus*, *C. macranthon* и *C. guttatum* (Куликов, 1998б). Этот метод позволяет получить массовый генетически однородный материал. Это особенно важно для *C. × ventricosum*, который в природе отличается большим разнообразием декоративных форм.

В условиях культуры развитие проходит быстрее. В Ботаническом саду МГУ нами были обнаружены растения, выросшие самосевом под материнскими особями, которые могли образоваться не ранее, чем из семян 1988 г., а в 1996 г. одно из них зацвело, т.е. на восьмой год или раньше. За время наблюдения в культуре (27 лет) у генеративных особей по 1–2 раза наблюдался кратковременный (на 1–2 года) переход в состояние вторичного покоя. Перерыв в цветении наблюдали 1 раз (Варлыгина, 1998).

Ритм сезонного развития и размножение

Ритм цветения поздневесенний–раннелетний. Цветет с конца мая по июль в разных частях ареала.

C. × ventricosum лучше, чем родительские виды, размножается семенами. Фертильность при самоопылении колеблется от 0 до 100% (Аверьянов, 1998б). На Урале жизнеспособность пыльцы *C. × ventricosum* в среднем составляет 13%, тогда как у родительских видов — 62–67%. Опыление их пыльцой приводит к лучшему завязыванию плодов (Куликов, 1998б).

В культуре опыление гибридных растений пыльцой одного из родительских видов приводит к образованию плодов, в то же время опыление внутри клона гибридных растений не дает результата (Андропова, Евдокимова, 1999).

Хорошо размножается этот вид и вегетативно. Интенсивность вегетативного размножения выше, чем у родительских видов (Knyasev et al., 2000).

Консортивные связи

В 2010 г. в Ботаническом саду МГУ мы наблюдали опыление цветков этого вида одиночной пчелой *Osmia rufa* из сем. Megachilidae. Видовая принадлежность ее установлена энтомологом, к.б.н. Т.В. Левченко, за что мы выражаем ему благодарность. Растение слабо микотрофное (Татаренко, 1996).

Охрана вида

Вид занесен в Красные книги Российской Федерации (2008) и нескольких регионов — Алтайского, Приморского, Пермского и Хабаровского краев, Амурской, Курганской, Свердловской и Тюменской обл.

Охраняется на территории 7 заповедников: Алтайского, Большехецирского, «Кедровая падь», Ильменского, Лазовского, Сихотэ-Алинского, Хинганского и нескольких национальных парков.

Растение культивируется в 6 ботанических садах России (Владивосток, Санкт-Петербург, Екатеринбург, Москва, Нижний Новгород, Челябинск) (Генофонд..., 2012). В культуре известны многочисленные декоративные формы этого вида. Хорошо размножается вегетативно, иногда наблюдается самосев под материнскими растениями.

Венерин башмачок шансийский — *Cypripedium shanxiense* S.C. Chen
(*C. microsaccos* auct. non Kraenzl.)

Изменчивость и таксономический статус

Способность вида к самоопылению частично предотвращает его полное поглощение более распространенным у нас видом *C. calceolus* (Аверьянов, 1999). В местах контакта виды легко скрещиваются с образованием фертильных гибридов, способных к возвратным скрещиваниям. Такие гибридные экземпляры описаны под названием *C. × microsaccos* Kraenzl. (Kraenzlin, 1913). У них отмечается в различной степени доминирование признаков *C. calceolus*. На Дальнем Востоке они, по-видимому, встречаются чаще, чем подлинный *Cypripedium shanxiense*.

Однако, Е.Г. Филиппов и Е.В. Андропова (2011) на основании своих исследований утверждают, что на юге Приморского и Хабаровского краев *C. calceolus* в чистом виде встречается реже, чем *C. shanxiense*. Эти исследователи также не согласны с утверждением, что причина малочисленности *C. shanxiense* связана с поглощением его другими видами в результате интрогрессивной гибридизации. Они выявили существование механизмов, обеспечивающих виду облигатную автогамию контактного типа и способствующих репродуктивной изоляции от других видов, что приводит тем самым к сохранению вида. Е.Г. Филиппов (2008) показывает признаки, присущие этому виду и отличающие его от *C. calceolus* — значительно меньшие размеры губы, более короткие листочки околоцветника, меньшее число «витков» у боковых листочков околоцветника, более равномерная зеленовато-коричневая окраска цветка и наличие облигатного самоопыления. По мнению исследователя, схожесть аллельной структуры этих двух видов четко свидетельствует о происхождении *C. shanxiense* от таксономической группы *C. calceolus* в результате перехода одной из форм к облигатному самоопылению.

Распространение

Ареал восточно-азиатский. В России охватывает юго-восток Читинской (Забайкальский край) и юго-западную часть Амурской обл., юг и восток Хабаровского и Приморского краев, юж. Сахалин. На территории России этот вид впервые отмечен

относительно недавно (Perner, Averyanov, 1995). Кроме того, встречается в сев.-вост. и центр. Китае, на севере Корейского п-ова и в Японии (о. Хоккайдо) (Аверьянов, 1999). Карта 5.

Фитоценология и экология

Тенистые широколиственные и смешанные разнотравные леса и их опушки (Аверьянов, 1999). На Сахалине растет на крутых склонах и у подножия скал и, видимо, приурочен к выходам определенных пород (КК Сахалинской обл., 2005).

Морфология

Растение с коротким ветвящимся корневищем, с многочисленными жесткими корнями. Стебли 30–55(65) см высотой, по всей длине рассеянно железисто опушенные, при основании с 3–5 пленчатыми желтовато-бурыми влагалищами 2–6 см длиной, в средней части с 3–4(5) очередными, спирально расположенными листьями. Длина листьев 7–15(18) см, ширина 4–8(10) см. Они широкоэллиптические, по жилкам рассеянно опушенные простыми и железистыми волосками, на верхушке заостренные. Соцветие с 1–2, реже с 3 цветками. Прицветники крупные, листовидные, яйцевидные, 5–8(10) см длиной, 1–3(4) см шириной, рассеяно железисто опушенные, на верхушке заостренные. Завязь слегка согнутая, сидячая или на короткой цветоножке, железисто опушенная, 1,5–2,5 см длиной, 0,2–0,3 см толщиной. Все листочки околоцветника (кроме губы) зеленовато-бурые, бурые, буровато-коричневые, коричневые или пурпурно-коричневые. Верхний листочек околоцветника более или менее горизонтально направлен вперед, широко-ланцетный или узко-яйцевидный, 2,5–3,5 см длиной, около 0,8–1 см шириной, прямой, на верхушке оттянуто заостренный, нижний листочек яйцевидный, 2,5–3 см длиной, 0,5–1 см шириной, на верхушке глубоко (иногда почти до основания) 2-раздельный, редко почти цельный. Боковые листочки вниз и в стороны направленные, узколанцетные, 2,5–3 см длиной, 0,3–0,4 см шириной, от основания постепенно сужающиеся к заостренной верхушке, слегка опушенные. Губа желтовато-бурая, зеленовато-бурая, желтовато-коричневая или коричневая, маленькая, обратнойцевидная или почти сферическая, 1,5–2 см длиной, около 0,8–1 см шириной. Колонка и тычинки желтовато-белые. Стаминодий желтовато-белый, с зеленовато-бурыми, бурыми или красновато-коричневыми штрихами и крапинами на верхней поверхности, продольно глубоко выемчатый, продолговато-овальный, около 0,6–0,8 см шириной, с неясно сердцевидным основанием, расположенный на короткой ножке. Рыльце неясно 3-лопастное. Коробочка 1,5–3 см длиной, около 0,6 см в диаметре (Аверьянов, 1999).

$2n = 20$.

Онтогенез

Нет сведений.

Ритм сезонного развития и размножение

Цветет в мае–июне. Плодоносит в августе–сентябре. Размножается семенами и вегетативно.

Консортивные связи и охрана вида

Мелкие невзрачные цветки *C. shanxiense* не могут привлечь большого числа насекомых-опылителей. Однако после открывания цветка тычиночные нити его постепенно изгибаются, прижимая пыльники в поздней фазе цветения к бокам рыльца. При этом вязкая, но текучая аморфная пыльцевая масса перетекает на воспринимающую поверхность рыльца, осуществляя тем самым самоопыление, которое компенсирует редкость перекрестного опыления. Благодаря этому у *C. shanxiense* плодов завязывает-

ся больше, чем у других видов, для которых самоопыление не характерно (Аверьянов, 1999; Андропова, Филиппов, 2007).

Охрана вида

Хотя у *C. shanxiense* образуется большое количество семян, встречается он довольно редко. В природе он плохо заметен и может пропускаться коллекторами. Следует обратить внимание на его распространение в местах произрастания. После изучения биологических и экологических особенностей вида можно будет сделать заключение о необходимости его охраны на государственном уровне.

Вид занесен в Красные книги Сахалинской обл. и Забайкальского края (Постановление 2010 г.), а также в список видов для мониторинга Красной книги Российской Федерации. В Сахалинской обл. произрастает на территории природного парка «Популяция скальной флоры».

Вид культивируется в ботанических садах Санкт-Петербурга (БИН РАН) и Южно-Сахалинска (Ботанический сад ДВНЦ РАН), в культуре размножается вегетативно (Андропова, Евдокимова, 1999).

Венерин башмачок Ятабе — *Cypripedium yatabeanum* Makino

[*C. guttatum* Sw. subsp. *yatabeanum* (Makino) Hulten comb. superfl.]

Изменчивость и таксономический статус

В популяциях *C. yatabeanum* наряду с растениями, имеющими типичную окраску, очень редко встречаются формы с чисто белыми цветками, которые были отмечены, в частности, на Камчатке (Ворошилов, 1982).

В областях совместного произрастания *C. guttatum* Sw. × *C. yatabeanum* Makino образуют естественные гибриды, которые называют башмачком аляским (*Cypripedium* × *alaskanum* Р.М. Вг.). Гибридные растения характеризуются промежуточными морфологическими признаками родительских видов, переходной окраской цветка, сходными экологическими требованиями и временем цветения. Встречаются такие гибриды на Камчатке и Курильских о-вах, а также на Алеутских о-вах и юго-западе Аляски (Аверьянов, 1999).

Распространение

Ареал восточноазиатско-североамериканский, охватывает в России п-ов Камчатку, Командорские и Курильские о-ва (Вышин, 1996). На Курилах растет на о-вах Кунашир, Итуруп, Симушир, Кетой, Ушишир, Расшуа, Онекотан, Парамушир, Шумшу (КК Сахалинской обл., 2005), на Командорах — на о-вах Беринга и Медном (КК Камчатки, 2007). Некоторыми авторами указан также о. Сахалин, хотя подтверждений этому не найдено (Аверьянов, 1999). Кроме того, вид произрастает в Японии, на Алеутских о-вах и юго-западной части Аляски (Невский, 1935; Вышин, 1996; Аверьянов, 1999). Карта 1.

Экология и фитоценология

Экологические условия мест произрастания *C. yatabeanum* сходны с *C. guttatum*. Он предпочитает небольшое затенение, но может расти и на открытых участках. Встречается на влажных, богатых гумусом почвах.

Растет в каменноберезняках, в светлых лесах, зарослях кустарников, на лесных и горных лугах, на открытых травянистых приморских склонах, местами в массе (Вышин, 1996; Аверьянов, 1999).

В Кроноцком заповеднике жизнеспособность вида высокая. Популяции полночленные, иногда может заселять и нарушенные человеком местообитания (Рассохина, 1998).

Морфология

Растение до 40 см высотой. Корневища тонкие, длинные, слабо ветвящиеся, ползучие, с относительно небольшим количеством корней. Стебель прямой, в основании с двумя бурыми безлистными влагалищами, ниже листьев опушенный длинными оттопыренными волосками, выше — с коротким железистым опушением. Листьев 2, реже 3, до 17 см длиной и 4–8 см шириной, сближенные, яйцевидные или эллиптически-яйцевидные, заостренные. Сверху они голые, снизу по жилкам и краю с редким волосистым опушением. При сушке листья чернеют. Прицветник до 3 см длиной и 1,2 см шириной, яйцевидный или яйцевидно-ланцетный, опушенный, короче цветка. Цветок один. Верхний лепесток наружного круга околоцветника широкоовальный, 2–2,5 см длиной и 1,4–1,7 см шириной, нижний — желтовато-зеленоватый, слегка опушенный, до 1,8 см длиной и 0,9 см шириной, раздвоенный на конце. Боковые лепестки внутреннего круга околоцветника до 2 см длиной и 0,7 см шириной, при основании желтовато-зеленые (реже беловатые), с грязно-пурпурными пятнами. Губа 3 см длиной, буровато- или зеленовато-желтая, нередко у основания грязно-пурпурная и неясно пятнистая. Колонка и тычинки желтовато-белые. Стаминодий оранжево-желтый, короткий и широкий. Рыльце широкояйцевидное, неясно трехлопастное. Завязь густо железисто опушенная, сидячая или на короткой ножке. Коробочка до 2,5 см длиной и 0,8 см толщиной, с сохраняющимся железистым опушением.

$2n = 20$.

Онтогенез

По нашим наблюдениям, при выращивании в культуре развитие этого вида сходно с таковым у *C. guttatum* Sw. Способность к вторичному покою выражена слабо.

Размножение и ритм сезонного развития

По ритму цветения растение относится к весенне-раннелетним (Татаренко, 1996). Сроки цветения заметно отличаются в зависимости от места произрастания — с июня до сентября (Вышин, 1996; Аверьянов, 1999). По росту и развитию вид близок к *C. guttatum*. При культивировании на широте Москвы зацветает в июне. Каждый цветок сохраняется 2–3 недели в зависимости от погодных условий и опыления. Плоды созревают в августе. В конце августа – сентябре отмирают надземные части растения. За 15 лет наблюдений, только дважды отмечались перерывы в цветении.

Семенами размножается слабо, лучше — вегетативно.

Консортивные связи

Растение слабо микотрофное (Татаренко, 1996). По нашим наблюдениям, опыляется мелкими осами и другими двукрылыми насекомыми.

Охрана вида

Растения устойчивы к беглым низовым пожарам, выносят слабую рекреацию, отрицательно реагируют на обрыв надземной части при сборе букетов.

На Камчатке в последние десятилетия отмечается сокращение его численности, особенно вблизи населенных пунктов.

Вид занесен в Красные книги Российской Федерации, Камчатки и Сахалинской обл. Охраняется на территориях заповедников Командорский, Кроноцкий и Курильский.

Растение культивируется в нескольких ботанических садах России (Санкт-Петербург, Владивосток, Екатеринбург, Москва, Кировск, Нижний Новгород) (Генофонд..., 2012).

Род Пыльцеголовник — *Cephalanthera* Rich.

Род насчитывает 14 видов, которые распространены в умеренной зоне Евразии. Один вид встречается на северо-западе Сев. Америки. На территории России — 6 видов. Растения разреженных лесов, многолетники.

Пыльцеголовник крупноцветковый — *Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce
(*Cephalanthera grandiflora* S.F. Gray, *Serapias damasonium* Mill.)

Изменчивость и таксономический статус

Вид отличается изменчивостью размеров цветков и листьев Известны формы — f. *adenophora*, f. *gracilis*, f. *pienina*, f. *collina*, f. *spicata*, f. *uniflora* (Procházka F., Velíšek V., 1983). Вид образует гибриды с *Cephalanthera longifolia* и *C. rubra* (Füller, 1986).

Распространение

Ареал европейско-переднеазиатский, охватывающий почти всю Европу от Британских островов и Юж. Скандинавии до Средиземноморья, Крым, часть Азии (Малую Азию и Кавказ), а также Сев. Африку. Один из самых широко распространенных видов *Cephalanthera*, встречающийся в большинстве районов Кавказа (Гроссгейм, 1949; Торосян, 1987). В России вид произрастает на Сев., Зап. и Центр. Кавказе, в Зап. Закавказье, в Предкавказье: в республиках: Адыгея, Дагестан, Ингушетия, Кабардино-Балкарской, Сев. Осетия – Алания, в Карачаево-Черкесии и Чеченской, Краснодарском и Ставропольском краях и в Ростовской обл. О.Н. Демина (2007) отмечает 2 местонахождения в Ростовской обл. (Верхнедонской и Шолоховский районы), но всего 11 особей. Карта 2.

Экология и фитоценология

Теневыносливый вид, чаще встречается в полутени, очень редко при полном освещении. Растет обычно на среднесухих почвах, богатых известью, нередко каменистых, но с мощной подстилкой или развитым моховым покровом. Встречается на почвах с рН 6,3–8,5 (Procházka F., Velíšek V., 1983). Длинные, проникающие в глубь почвы корни позволяют выдерживать значительную сухость (Summerhayes, 1951). *C. damasonium* растет в различных по составу лесах — широколиственных и сосновых, а также в зарослях кустарников. Фитоценологический оптимум вида, по Tlustak, Jongipierova-Nobilova (1990), в буковых и грабовых лесах. На Кавказе встречается также в дубовых (часто с примесью ясеня), буковых и можжевельниковых лесах. Сомкнутость крон здесь довольно высокая — 0,7–0,9, травяной покров развит слабо, проективное покрытие его составляет 10–20 (редко 40) %. Ценопопуляции могут насчитывать 60 и более особей, однако плотность ценопопуляций невысока — от 1 до 6 особей на 1 кв.м (очень редко выше). Вместе с *C. damasonium* могут встречаться *Orchis mascula*, *O. purpurea*, *O. punctulata*. На Кавказе вид растет обычно в среднем и верхнем поясе (Торосян, 1987). Вид может расти во вторичных сообществах. Например, встречается в посадках *Pinus sylvestris* L. во Львовской обл. (Украина), а также по обочинам автомобильной дороги в Краснодарском крае (где было обнаружено несколько десятков особей, преимущественно генеративных).

Морфология

Растение с коротким горизонтальным корневищем и многочисленными корнями. Стебель 20–60 см высотой, голый, равномерно олистственный. Листья эллиптические,

4–7 см длиной и 1,8–3,3 см шириной. Соцветие редкоцветковое, несет 3–8(16) цветков. Прицветники длинные, листообразные. Цветки белые, вверх торчащие, довольно крупные, до 2 см длиной. Завязь голая, 1,1–1,3 см длиной. Наружные листочки околоцветника 1,7–2 см длиной, продолговато-ланцетные тупые, внутренние — обратно-овально-продолговатые. Губа белая, внутри желтоватая. Эпихилий почкообразный, 0,6 см длиной, со слабо-волнистым краем, желтыми полосами и полулунным желтым пятном при основании. Гипохилий 3,5–5 мм длиной с тупыми овально-треугольными лопастями. Колонка 0,9–1,1 см длиной.

$2n = 32, 36, 54$.

Онтогенез

Вид отличается длительным подземным развитием — первый надземный побег появляется через 8 лет после прорастания семян, а через 2–3 года (т.е. в 10–11 лет) после этого растение зацветает (Summerhayes, 1951; Lang, 1980).

Ритм сезонного развития и размножение

По наблюдениям В.Н. Голубева (1996), в Крыму *C. damasonium* — эфемероид, отрастающий весной и цветущий в мае–июне, плодоносит в июле–августе.

Вид размножается семенами. Число цветков, образующих плоды в популяциях вида, на Карпатах достигает 72,8–88% (Загультский, 1994), в Крыму и на Кавказе, по нашим данным, 60–90%. Потенциальная продуктивность одного побега в Крыму составляет 58 509 семян, однако реальная семенная продуктивность несколько ниже — 44 676 семян, число семян в одной коробочке, в среднем 6 980,6 (Назаров, 1995). Для вида отмечено вегетативное размножение с помощью побегов, возникающих иногда на корнях в условиях плохого освещения (Summerhayes, 1951).

Консортивные связи

Пыльник раскрывается в бутоне, нектар отсутствует. Возможно самоопыление в закрытом цветке (Заверуха и др., 1983). Вид относится к аллогамно-автогамным (Назаров, 1995). Опылителями являются пчелы и шмели. D. Дукулова (2003) указывает в качестве опылителей представителей родов *Andrena* и *Halictus*. Опылителей привлекают желтые полосы на эпихилии, что было замечено еще Ч. Дарвиным (Lang, 1980).

Микоризная инфекция у вида присутствует, особенно в первые годы жизни. Согласно наблюдениям Fuchs и Ziegenspeck (1926a), протокормы сильно инфицированы микоризными грибами, но когда появляется шестой корень на подземном микоризоме, интенсивность микоризной инфекции уменьшается. Взрослые растения могут быть полностью свободны от гриба. Грибы, образующие микоризу относятся к базидиомицетам — к родам *Cortinarius*, *Hymenogastes*, *Ynocybe*, *Thelephora* (Bidartondo et al., 2004).

Охрана вида

Вид занесен в Красные книги Российской Федерации, а также Краснодарского и Ставропольского краев, Республик Адыгея, Дагестан, Ингушетия, Кабардино-Балкарской, Чеченской, Сев. Осетия – Алания, Ростовской обл. и г. Сочи.

Охраняется на территории Кавказского биосферного заповедника, Кабардино-Балкарского и Северо-Осетинского заповедников, а также Сочинского национального парка.

В России успешно культивируется в южной части ареала — в ботанических садах г. Пятигорска и г. Махачкалы (Генофонд...., 2012).

Пыльцеголовник прямой — *Cephalanthera erecta* (Thunb.) Blume
 [(*Serapias erecta* Thunb., *Epipactis erecta* (Thunb.) Wettst.)]

Изменчивость и таксономический статус

В Японии описаны две разновидности: var. *subaphylla* (Miyabe & Kudo) Ohwi (*C. subaphylla* Miyabe & Kudo) с маленькими стеблевыми листьями, но хорошо развитыми брактями и var. *shizuoi* (F. Maekawa) Ohwi (*C. shizuoi* F. Maekawa) (Ohwi, 1965).

Распространение

Ареал восточно-азиатский, узкий островной. Основная часть ареала занимает Японские острова: Хоккайдо, Хонсю, Сикоку и Кюсю (Ohwi, 1965). Ранее вид был известен только из Японии, сравнительно недавно (1988 г.) был обнаружен в России — на Юж. Курилах (о. Итуруп, окрестности г. Курильска) (Вышин, 1996). Здесь проходит северная граница его ареала. Карта 6.

Экология и фитоценология

Cephalanthera erecta — лесной мезофит. Произрастает в разреженных широколиственных и мелколиственных лесах, редколесьях и на открытых травянистых склонах сопок.

В окр. г. Курильска найден в дубовом лесу в довольно большом числе. Встречается он здесь вместе с *Epipactis papillosa*, и из-за их внешнего сходства в фазе вегетации может быть пропущен коллекторами (Вышин, 1996).

Морфология

Многолетнее растение с коротким корневищем. Стебель прямой, тонкий, голый 20–40 см высотой, с несколькими чешуевидными листьями в нижней его части. Побег несет 3–6 очередных листьев с хорошо выраженным жилкованием. Они коротко заостренные 3–8,5 см длиной и 1–2,5 см шириной, сужаются к стеблеобъемлющему основанию. Соцветие 4–8 см длиной. Ось соцветия почти гладкая. Прицветники от узкодельтовидных до широколанцетных, до 3 мм длиной, 1–2 нижних иногда до 40 мм длиной. Цветков до 10, белого цвета. Листочки наружного круга околоцветника до 9 мм длиной, суженные к верхушке, тупые; внутренние — широколанцетные, тупые. Губа до 6 мм длиной, гипохилий с 2 острыми лопастями у основания, эпихилий с поперечно-эллиптической, коротко заостренной конечной лопастью. Колонка до 6 мм длиной. Плод — узкоцилиндрическая, голая коробочка до 2,5 см длиной.

$2n = 34$.

Онтогенез

Нет сведений.

Размножение и ритм сезонного развития

Летнезеленый вид. Цветет с июня до августа. Плодоносит в сентябре–октябре. Размножается, по-видимому, преимущественно семенами.

Консортивные связи

Растение относится к группе слабо инфицированных микоризными грибами (Татаренко, 1996).

Охрана вида

Вид устойчив к слабой рекреации. Растение редкое, общий ареал его невелик, популяция расположена близко к населенному пункту, поэтому нуждается в охране. Вид включен в Красные книги Российской Федерации и Сахалинской обл. На особо охраняемых природных территориях не отмечен.

В Российских ботанических садах вид не культивируется. Необходима разработка методики выращивания и размножения вида в культуре.

Пыльцеголовник пышноцветущий — *Cephalanthera floribunda* Woronow
[*C. cucullata* Boiss. & Heldr. subsp. *floribunda* (Woronow) H. Sundermann,
C. kurdica Bornm. ex Kraenzl. subsp. *floribunda* (Woronow) Soó, *C. epipactoides* auct.]

Изменчивость и систематический статус

Относится к монофилетической группе, имеющей губу со шпорцем и включающей виды *Cephalanthera kurdica*, *C. epipactoides*, *C. cucullata* (Delforge, 1995). Систематическое положение этих видов разными авторами понимается неодинаково. Мы поддерживаем точку зрения С.К. Черепанова (1995), признающего видовую самостоятельность *C. floribunda*.

Распространение

Ареал кавказско-переднеазиатский, распространен в восточном Средиземноморье. По Delforge (1995) вид распространен от Греции на западе до азиатской части Турции (Анталия) на востоке. Кроме того, он отмечен в Азербайджане (Байрамов, Гасымов, 1999). В России вид встречается в Краснодарском крае, спорадически по черноморскому побережью на территории от Анапы до пос. Джубга.

Первый сбор, сделанный В.И. Липским, относится к 1892 г. (гербарий LW)), сбор в 1989 г. сделан Н.К. Шведчиковой (гербарий MW). Мы встречали этот вид и позже в этом же районе (1996, 1998 гг.). На указанной территории отмечены находки вида в разные годы различными исследователями: О. Дубовик, С.А. Литвинская, Е.Г. Сулова, А.П. Серегин. Карта 3.

Экология и фитоценология

Полутеневое растение, растущее на щелочных почвах, сухих и свежих (Delforge, 1995). В описываемом районе встречается в можжевельново-дубовых лесах преимущественно из *Quercus robur*, *Q. petraea*, *Q. pubescens*, *Juniperus excelsa*, *J. foetidissima*, чаще в редколесьях, на лесных полянах и опушках, реже в зарослях кустарников, а также в сосняках, зарослях грабинника и в грабовых лесах. Вид приурочен к нижнему горному поясу. Ценопопуляции обычно насчитывают несколько десятков особей, плотность их невелика 1–3(5) особей на 1 кв.м. В их составе преобладают генеративные и взрослые вегетативные растения. Примерная общая численность вида на территории России не превышает 500 особей (КК Краснодарского края, 2007).

Морфология

Многолетнее растение с коротким горизонтальным или восходящим корневищем и многочисленными длинными корнями. Стебель до 70 см высотой. Листья в числе 2–4, сизовато-зеленые, яйцевидно-ланцетные, мелкие. Ось соцветия покрыта мельчайшими сосочковидными волосками. Цветки в числе (3)10–30(50) крупные полуоткрытые, белые или кремовые. Наружные листочки узколанцетные, до 2,5–3,6 см длиной, 0,4–0,7 см шириной; внутренние листочки — ланцетные, 1,8–2,5 см длиной, желтоватые или беловатые, с бледно желтыми жилками. Гипохилий вогнутый, 2 боковые доли прямые, закругленные, при основании со шпорцем 3 мм длиной. Эпихилий более узкий, с более заостренным кончиком, несущий 6–9 кремово-белых или коричневатожелтых гребней. Завязь сидячая, слегка скрученная.

Кариологические исследования не проводились.

Онтогенез

Нет сведений.

Ритм сезонного развития и размножение

Цветет в мае–июне. Размножается семенами, но процент завязывания семян низкий, изредка возможно вегетативное размножение (КК Краснодарского края, 2007).

Консортивные связи

Нет сведений.

Охрана вида

Вид особенно чувствителен к вырубкам, пожарам и рекреации. *C. floribunda* — очень редкое растение, находящееся в России на границе ареала. Здесь известно всего 10 местонахождений с небольшой численностью особей. Произрастает в местах интенсивного курортного строительства и рекреационного использования. Вид занесен в Красные книги Российской Федерации и Краснодарского края. Охраняется в заповеднике «Утриш».

В Российских ботанических садах вид не культивируется. Необходима разработка методики выращивания и размножения вида в культуре.

Пыльцеголовник длинноприцветниковый — *Cephalanthera longibracteata* Blume
[*Epipactis longibracteata* (Bl.) Wettst.]

Изменчивость и таксономический статус

Нет сведений.

Распространение

Ареал восточно-азиатский. В России вид произрастает в центральной и южной частях Приморского края, а также в Сахалинской области на о. Кунашир, ранее отмечался для юга о. Сахалин и о. Монерон. Вне нашей страны распространен в Японии, на Корейском полуострове и в Сев.-Вост. Китае (Невский, 1935; Ohwi, 1965; Ворошилов, 1982; Вышин, 1996). Карта 6.

Экология и фитоценология

Узкая экологическая амплитуда вида приводит к тому, что он встречается довольно редко на всем протяжении ареала. Предпочитает рассеянное освещение, не встречаясь как на открытых, так и на сильно затененных участках, преимущественно произрастает на кислых, достаточно увлажненных, хорошо гумусированных, супесчаных и каменистых почвах. Вид растет в широколиственных и хвойно-широколиственных, а также разреженных лиственных лесах, например, дубняках.

Травяной покров в местообитаниях *C. longibracteata* разреженный. Почва обычно бывает покрыта толстым слоем слабо разложившегося опада. В Приморском крае *C. longibracteata* иногда поселяется под пологом высоких кустарников, например, *Corylus heterophylla* и бамбучников. На о. Кунашир встречается также в высокотравье и на сырых лугах (КК Сахалинской обл., 2005).

Длительное существование популяций *C. longibracteata* в пределах одного фитоценоза обеспечивается, в основном, значительной продолжительностью генеративного периода и способностью особей переходить в состояние вторичного покоя. Популяции вида бывают очень малочисленные (5–30 особей), молодых особей всегда крайне мало (Ракова, 1992; Татаренко, 1996). Еще чаще встречаются единичные растения.

Морфология

Растения с подземным плагиотропным, многолетним (сохраняющимся 10–25 лет), коротким корневищем и длинными (до 20–30 см) корнями. На годичном приросте корневища находится от 2 до 5 корней.

Стебель до 50 см высотой, покрытый по ребрам мелкими белыми сосочками. По стеблю расположены от 6 до 8 продолговато-ланцетных листьев до 15 см длиной и 3 см шириной, иногда длинно заостренные, коротко-влагалищные в основании. Соцветие до 13 см длиной, малоцветковое (2–6, реже до 9 цветков). Цветки белые, 1–1,3 см длиной. Прицветники линейные или широколинейные, нижние листообразные — до 10 см длиной и 1,5 см шириной; верхние — линейно-шиловидные, равны завязи или короче ее. Листочки наружного круга околоцветника до 1,2 см длиной, ланцетные, острые с тупым кончиком. Листочки внутреннего круга околоцветника немного короче и шире наружных. Губа до 0,8 см длины, гипохилий с 2 заостренными лопастями, при основании с короткой чашевидной шпорой. Эпихилий с несколькими гребешковидными полосками и опушением на конце, с 2 боковыми тупыми лопастями. Плод коробочка до 2,5 см длиной.

$2n = 32, 30-32, 36.$

Онтогенез

Протокормы *C. longibracteata* обнаружены не были. Ювенильные растения встречаются крайне редко. Частично это может быть связано с трудностью их обнаружения в толще слаборазложившегося опада. В основном, популяции вида представлены взрослыми вегетативными и генеративными растениями и насчитывают 5–65 экземпляров (КК Приморского края, 2008). Самый протяженный период онтогенеза (10–20 лет) — генеративный. Молодые генеративные растения достоверно отличаются от средневозрастных генеративных по числу листьев, длине и ширине листовых пластинок. Сенильные особи в популяциях не обнаружены. Среди возрастных групп в популяции преобладают генеративные растения (Ракова, 1992; Татаренко, 1996). Пространственная структура популяций *C. longibracteata* характеризуется практически полным отсутствием скоплений особей, что связано, в первую очередь, с крайне слабым вегетативным размножением.

Ритм сезонного развития и размножение

Вегетационный период *C. longibracteata* длится 160–170 дней с мая по сентябрь (Ракова, 1992). Внутривиточное развитие годичного побега с момента заложения его апекса до начала образования надземного цветоноса занимает три года. Сформированное соцветие находится внутри почки более 10 месяцев (Tatarenko, Kondo, 2003). Цветение начинается в июне, высypание семян происходит в октябре, после отмирания зеленых листьев. Среднее число семян в 1 коробочке, по нашим данным, составляет $4\ 700 \pm 800$ (Татаренко, 1996).

Семенной способ размножения преобладает, однако эффективность его очень низка. Вегетативное размножение у *C. longibracteata* также крайне слабое. Менее 2% особей в популяции размножаются вегетативно при прорастании спящих почек на корневище (Татаренко, Вахрамеева, 1998; Tatarenko, Vakhrameeva, 2001).

Консортивные связи

Опыление цветков *C. longibracteata* происходит достаточно успешно, о чем свидетельствует высокий процент плодообразования (80,5%). Строение цветка не препятствует самоопылению. Случайными опылителями цветков могут быть насекомые, привлекаемые желтоватыми бугорками на губе, имитирующими пыльцевые зерна. Белые цветки *C.*

longibracteata хорошо гармонируют с белым аспектом, создаваемым *Metaplexis japonica* (Thunb.) Makino, массово произрастающим во многих местообитаниях *C. longibracteata* и, возможно, опыляются посетителями данного вида (Татаренко 1996).

Особенности развития микоризы у *C. longibracteata* характерны и для других орхидей с многолетними тонкими корнями, имеющими хорошо развитую сосудистую систему. В молодых слабо инфицированных корнях гриб находится в форме гиф, которые проходят через клетки, не образуя пелотонов или формируя рыхлые клубки. В темно окрашенных участках старых корней микориза развита лучше. Гриб может длительно находиться в корне в виде переваренных остатков гиф.

Изменчивость корней *C. longibracteata*, наблюдающаяся у отдельных растений в Приморском крае и на о. Кунашир, по-видимому, связана с воздействием микоризных грибов. В нормальных тонких корнях интенсивность микоризной инфекции невелика ($C=7-12\%$), тогда как в ответвлениях корня, особенно в булабовидно утолщенных, $C=95\%$. Гриб находится там в виде полупереваренных пелотонов, которые заполняют все клетки коровой паренхимы (Татаренко, 1995).

Утолщения корневых окончаний с повышенным содержанием гриба отмечено нами и у покоящейся особи *C. longibracteata*, обнаруженной в хвойно-широколиственном лесу на о. Кунашир (Сахалинская обл.). В отличие от особей с зелеными листьями, в корнях покоящегося растения гриб находился в форме полностью переваренных пелотонов. Живые гифы, способные поставлять питательные вещества не были отмечены. Степень микоризной инфекции сравнительно невелика (в утолщениях корней $C=45\%$). Видимо, при переходе особей орхидных в состояние вторичного покоя наблюдается массовое переваривание всех пелотонов, в результате чего формируется повышенный запас питательных веществ, который впоследствии используется для развития почки и молодых корней (Татаренко, 1996).

Охрана вида

Узкая экологическая амплитуда обуславливает слабую устойчивость вида к каким-либо антропогенным вмешательствам, особенно вырубкам и пожарам.

C. longibracteata является весьма редким растением, находящимся в России на границе ареала. Вид занесен в Красные книги Российской Федерации, Приморского края и Сахалинской обл. Произрастает на территории 6 дальневосточных заповедников: Сихотэ-Алинского (где он чрезвычайно редок), Лазовского, Уссурийского, «Кедровой Пади», Дальневосточного морского и Курильского.

В Российских ботанических садах вид не культивируется. Необходима разработка методики выращивания и размножения вида в культуре.

Пыльцеголовник длиннолистный — *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch (*Cephalanthera ensifolia* L.C. Rich.)

Изменчивость и таксономический статус

В зависимости от высоты стеблей, длины листьев и прицветников, опушения завязей, размеров и окраски цветков выделяют несколько форм: *f. longifolia*, *f. pilosa*, *f. pumila*, *f. nivea* (Ruppert, 1918–1919; Procházka, Velisek, 1983; Füller, 1986). Нередко образует гибриды с другими видами — *C. rubra*, *C. damasonium* в пределах общего с ними ареала. Указывают также на наличие гибридов с видами рода *Epipactis* (S. Nilsson, 1979; Hamel, Walter, 1986; Füller, 1986).

Распространение

Ареал евразийский. Вид растет почти по всей Европе (за исключением самых северных районов) от Британских о-вов и Скандинавии (где достигает 63° с.ш.) до Средиземноморья, Крыма, Сев. Кавказа. Встречается также в Сев. Африке (Алжир, Марокко) и на значительной части Азии — в Малой, Передней, Средней Азии, в Гималаях (Невский, 1935; Meusel et al., 1965; Смольянинова, 1976). В Вост. Европе за пределами России встречается в странах Балтии, в Белоруссии, Украине и Молдавии, а также в Закавказье.

Современное распространение вида позволяет предположить, что он был широко представлен в неморальных сообществах Евразии. Четвертичное оледенение вызвало исчезновение вида на значительной части Русской равнины и обособление нескольких островных участков. В России ареал вида представлен тремя фрагментами: основная часть в Центр. России (черноземные и нечерноземные области) и два островных участка — первый на Сев. Кавказе и второй в Среднем и Юж. Предуралье, где вид является реликтом плейстоценового времени (Клер, 1873; Сюзев, 1912; Невский, 1935; Meusel et al., 1965; Определитель сосудистых растений Среднего Урала, 1994). Карта 6.

Экология и фитоценология

Вид характеризуется довольно широкой экологической амплитудой (Вахрамеева и др., 1994). Обычно встречается в полутени под пологом леса, при освещенности около 10%, реже при полном освещении. В.Г. Собко (1989) отмечает, что на открытых местах высота растений в 2–3 раза ниже, чем в оптимальных условиях освещения, в соцветии 2–4 цветка, плодов не более 2, а при сильном затенении высота растений может достигать 50 см, но цветение ослаблено, плоды не завязываются совсем. Таким образом, как при полном освещении, так и при сильном затенении *C. longifolia* проявляет признаки угнетения.

Вид избегает как очень сухие, так и избыточно увлажненные почвы. Обычно растет на известковых, изредка на глинистых или торфянистых почвах с pH от 6,5 до 8,6 (Procházka, Velíšek, 1983), но может переносить и слабо кислую реакцию (Marczonek et al., 1989). Чаще встречается на мелкопесчаных почвах, довольно бедных питательными веществами. Подробное изучение корнеобитаемого слоя почвы в 20 местонахождениях *C. longifolia* в Польше (Marczonek, 1990) выявило следующие характеристики почвы: pH водное — 3,71–7,68, азот (общий) — 3,18–7,43, фосфор — 0,37–2,66, кальций — 32,09–39,72, магний — 7,29–133,66 мг на 100 г почвы.

Типичный геофит, почка его зимует в почве и не страдает от заморозков. Растет как на равнине, так и в горах, предпочитая высоты 400–600 м, но может подниматься и значительно выше — до 1 100–2 000 м над ур. моря (Ziegenspeck 1936; Procházka, Velíšek, 1983; Hamel, Walter, 1986; Собко, 1989).

Лесной вид, встречается преимущественно в широколиственных, реже — смешанных, мелколиственных и хвойных лесах, а также в зарослях кустарников и по опушкам (Невский, 1935; Summerhayes, 1951; Собко, 1989; Marczonek, 1990; Kolon et al., 1993). Фитоценологический оптимум этого вида в Зап. Европе — буковые леса (Ziegenspeck, 1936; Füller, 1986), а в Вост. Европе он чаще растет в дубовых или смешанных лесах со значительным участием широколиственных пород. В лесах Зап. и Центр. Европы этот вид указывается для сообществ союзов *Cephalanthero-Fagion* Tx. 1955 и *Erico-Pinion* Br.-Bl., 1939 порядка *Quercetalia pubescentis* Br.-Bl. 1931 (Rothmalrer, 1982; Hamel, Walter, 1986; Füller, 1986).

В Крыму и на Кавказе чаще растет в дубовых лесах из *Quercus petraea* и *Q. pubescens*, реже в буковых, на Урале и в Московской обл. — в лесах смешанного состава (хвойно-мелколиственных), березовых, широколиственных, реже в крупнотравных липняках. Иногда этот вид мы находили в сосновых лесах, например, в Эстонии в сосняке с можжевельником злаково-разнотравном, а на Сев.-Зап. Кавказе (Туапсинский р-н Краснодарского края) — в посадках *Pinus pallasiana*. Несмотря на различие во флористическом составе, для всех фитоценозов были характерны некоторые общие черты: низкая степень сомкнутости крон в момент цветения орхидных (позднее она может увеличиваться до 0,8–0,9), слабое развитие травяного покрова, общее проективное покрытие которого составляет 5–15%, редко до 30%. Везде пыльцеголовник растет одиночными экземплярами или небольшими группами, плотных скоплений не образует. В благоприятных условиях максимальная плотность популяций 8–12 особей на 1 кв.м, средняя плотность колеблется от 0,5 до 6,1 особей на 1 кв.м.

C. longifolia может расти на участках с умеренным антропогенным воздействием — по краям пастбищ, на восстановленных лугах (Nilsson S., 1979). В Краснодарском крае на обочине автомобильной дороги мы наблюдали популяцию из нескольких десятков генеративных и вегетативных особей этого вида.

В окр. г. Калуга найдена популяция на отвалах известняковых карьеров, насчитывающая около 100 особей, а поблизости в березняках с лещиной вид встречается в большом числе, местами плотность популяции достигает 44 побегов на 1 кв.м, а в среднем 8 побегов на 1 кв.м. (Решетникова, Крылов, 2007).

Морфология

Растение с глубоко залегающим плагиотропным укороченным корневищем, от которого отходят два типа корней: довольно многочисленные тонкие, длиной до 40–50 см, всасывающие, и отходящие от них, короткие (до 5 см), заметно утолщенные корни, с ограниченным ростом, выполняющие запасную функцию. Надземный стебель (реже 2–3) 15–45(57) см высотой, прямой или немного извилистый, голый. Стеблевых листьев 5–9(11), обычно вверх торчащих, ярко-зеленых длиннозаостренных, линейно-ланцетных, 7–16 см длиной и 0,9–3 см шириной. Нечёткое различие между брактями и срединными листьями, по мнению Е.С. Смирновой (1990), является примитивным признаком. Иногда нижний цветок развивается в пазухе верхнего нормального листа.

Соцветие прямое, негустое, из 3–10 (до 20) направленных вверх белых цветков, напоминающих птицу. Не случайно немцы это растение называют «Weiss Vogel» — белая птица. Прицветники (кроме нижнего) маленькие, чешуевидные, 1–2 мм длиной. Три наружные листочка околоцветника ланцетные, заостренные, с 3–5 жилками, 1,2–2,6 см длиной, два внутренние листочка — обратнойцевидные, продолговатые, тупые, с 5 жилками. Губа разделена на две части: переднюю плоскую (эпихилий) — почковидную, тупую, до 0,5 см длиной и 0,8 см шириной, с 5–7 гребневидно выдающимися полосками, на конце золотисто-желтую, с мельчайшими папиллами, и заднюю (гипохилий) — вогнутую, до 0,4 см длиной и 0,9 см шириной (в расправленном виде), при основании с боковыми лопастями. Завязь около 1 см длиной, голая, скрученная, сидячая. Плод — веретеновидная коробочка до 1,7 см длиной.

2n = 32, 34.

Онтогенез

Зрелые семена находятся в состоянии глубокого покоя и обычно не прорастают *in vitro* (Fast, 1978, 1982). П.В. Куликов изучал прорастание *in vitro* семян *C. longifolia*,

собранных на Урале. Они не прорастали даже при использовании разных способов стимуляции. Одной из основных причин глубокого покоя является то, что зародыш окружен хорошо различимой темно окрашенной плотно прилегающей внутренней оболочкой, наиболее толстой на халазальном конце (Вахрамеева и др., 1996).

Ритм сезонного развития и размножение

В Средней России *C. longifolia* обычно зацветает в конце первой декады июня и цветет до начала третьей декады июня. Длительность цветения одного растения — 2–3 недели, одного цветка — 7–10 дней. Плоды созревают в августе, надземные органы отмирают в сентябре (Вахрамеева и др., 1996). В Крыму и на Сев. Кавказе цветение происходит значительно раньше — в конце апреля – начале мая. В Крыму оплодотворение отмечено через 2–2,5 месяца после опыления (Лагутова, 1995). Изучение этого вида в Израиле (Dafni, Ivri, 1981) показало, что одно растение цветет от 18,1±2,7 до 22,4±3,4 дней, а один цветок от 8,2±1,4 до 9,8±1,4 дня в тени и от 5,1±1,2 до 6,6±1,2 дня на свету.

Размножается как семенами, так вегетативно. В основной части ареала вид плодоносит регулярно и обильно, особенно в Средиземноморье (Dafni, Ivri, 1981). Хорошее плодоношение вида отмечено в Германии (Füller, 1986). В северных и восточных районах ареала плодоношение растений ослаблено. Например, в Белоруссии за три года наблюдений плодоношение отмечено лишь один раз (Юркевич и др., 1983). В Западной Украине (Загульский, 1989б, 1994) число вызревших плодов составляет в среднем 14,4–30,4% от числа цветков. По нашим наблюдениям (Вахрамеева и др., 1996) в разных частях ареала число цветков в соцветии колеблется: 5,4±1,4 на Сев. Кавказе, 6,1±1,8 в Крыму, 9,8±2,5 в Украинских Карпатах. Максимальное число цветков в соцветии 20–21 отмечено в сосняке с можжевельником разнотравно-злаковым (Эстония). Плодообразование колеблется в зависимости от условий освещения и погоды в момент цветения от 0 до 82%, в среднем 26±3,7. В условиях Крыма средняя реальная семенная продуктивность одного плода — 5993, одного генеративного побега 6592, потенциальная семенная продуктивность побега 74 964 семян, т.е. коэффициент продуктивности составляет всего лишь 0,088 (Назаров, 1995). На Урале число цветков в соцветии от 4,3 до 13,3, а доля вызревших коробочек 1,89 до 37,4% (Вахрамеева и др., 1996). Заметно ослаблено семенное размножение в сильно затененных местообитаниях, например, в липовых и темнохвойных лесах.

Вегетативное размножение осуществляется двумя путями — делением корневища и образованием растений из придаточных почек на корнях — корневыми отпрысками (Irmisch, 1853). При этом придаточные почки возникают эндогенно по всей длине тонких корней и по характеру онтогенеза сходны с протокорнями, образующимися при прорастании семян. Развитие придаточного побега из почки может происходить даже на корнях, утративших связь с материнским растением. Следует подчеркнуть, что наличие этого способа размножения не было отмечено другими исследователями вида. В Белоруссии у этого вида отмечен преимущественно вегетативный способ размножения (Парфенов, 1987).

Консортивные связи

C. longifolia — насекомопыляемое растение. Самоопыление отсутствует, что связано со структурой гиностемия. Однако опыты, проведенные П.В. Куликовым с уральскими растениями, показали, что вид обладает самосовместимостью и при искусственном опылении своей пылью образует плоды с нормальными семенами (Вахрамеева и др., 1996). Цветки не содержат нектара и доступной для насекомых пыльцы. У этого

вида отмечают обманную аттракцию, обусловленную ароматом цветков и их сходством с цветками, одновременно с ним цветущего в Израиле, *Cistus salvifolius* (Dafni, Ivri, 1981). Верхняя сторона губы *C. longifolia* имеет желто-оранжевое пятно с сосочками, имитирующими пыльцу, которую и пытаются собирать насекомые-опылители. Опылители — медоносная и дикая пчела, мелкие пчелы из рода *Halictus* и *Andrena* и другие представители Hymenoptera (Summerhayes, 1951; Dafni, Ivri, 1981).

Облигатный микотроф, связь с грибом сохраняется в течение всей жизни. И.В. Татаренко установила, что симбиотический грибок находится в коре большинства длинных тонких корней, но отсутствует в утолщенных боковых корнях, интенсивность микоризной инфекции невысока ($C=14\%$). Изредка встречаются незеленые особи, существующие только за счет микотрофии (Fuchs, Ziegenspeck, 1926a). Сравнительное изучение микотрофии зеленых и альбиносных особей этого вида (Abadie et al., 2006) показало, что эктомикоризные базидиомицеты из *Thelephoraceae* являются симбионтами обеих групп, но содержание их было в два раза выше у растений с редуцированным содержанием хлорофилла. Альбиносные растения полностью зависели от углерода, поступающего из грибов, в то время как зеленые растения получали таким способом только 33% углерода. На корнях растений обеих групп были обнаружены многие другие таксоны грибов, роль которых в питании орхидей осталась неясна (Abadie et al., 2006).

Околоцветники и развивающиеся завязи изредка повреждаются насекомыми. В популяции на Юж. Урале такие повреждения отмечали у 1,7–5,4% плодов, а однажды было отмечено поедание верхушки растения тлями (Вахрамеева и др., 1996).

Охрана вида

Численность вида резко сокращается в результате вырубki лесов, осушения земель, рекреации, выпаса скота и пр. Например, в Московской обл. сохранилась с настоящее время всего одна популяция, насчитывающая около 20 особей. Вид, по-видимому, исчез в Орловской, Тверской и Тульской обл.

Вид занесен в Красные книги РФ и 18 регионов. Охраняется на территории Кавказского биосферного, Тебердинского и Северо-Осетинского заповедников, а также национальных парков «Угра», Сочинский и «Таганай».

В России культивируется в южной части ареала — в ботанических садах городов Махачкала (ГБС ДНЦ РАН) (с 2008 г.) и Майкоп (с 2005 г.) (БС Адыгейского ГУ) (Генофонд..., 2012). Испытан в культуре в ряде ботанических садов (Лукс, 1977), но удовлетворительных результатов пока нет. Культивировался в Ботаническом саду Екатеринбурга в течение 2–5 лет, но затем выпал (Мамаев и др., 2004). По данным В.Г. Собко (1989) в первичной культуре возможно размножение делением корневища, но коэффициент размножения невысок — из одной особи за вегетационный сезон можно получить 2 дочерние особи. Иногда дает положительные результаты подсев семян к взрослым растениям (Procházka, Velíšek, 1983).

Пыльцеголовник красный — *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. (*Serapias rubra* L.)

Изменчивость и таксономический статус

Вариабельность вида мала (Procházka, Velíšek, 1983), изменчивы в основном размеры цветков (от 1 до 3 см), в связи с чем выделяют формы: *f. rubra*, *f. latior*, *f. tenzynensis*, *f. parviflora*. Изредка встречается белоцветковая форма (Füller, 1986).

Распространение

Ареал евразийский. Вид широко распространен в Европе, где встречается в южных районах Норвегии, Швеции и Финляндии, на юге Англии, в Средней и Атлантической Европе, а также в Средиземноморье, на Балканах, в Крыму, в Малой Азии, Иране, Туркменистане и на Кавказе.

В России ареал вида разделен на два фрагмента. Первый охватывает большинство областей Центра европейской части, отдельные районы в Поволжье и на Урале. Изолированные местонахождения указаны для Ленинградской и Псковской обл.; в Калининградской, Калужской, Тамбовской и Тверской обл. видимо исчез. Ранее, скорее всего, ошибочно указывался для Московской, Вологодской, Курской и Ярославской обл. Второй фрагмент расположен в горах и предгорьях Сев. Кавказа: в республиках Адыгея, Дагестан, Кабардино-Балкарская, Сев. Осетия – Алания, Карачаево-Черкесия, Чеченская, Ингушетия; в Ставропольском и Краснодарском краях (Невский, 1935; Гроссгейм, 1940; Смольянинова, 1976; Маевский, 2006; Чап, 1999; Жирнова, 2003; Мамаев и др., 2004; Флора и растительность Калининградской обл., 1987). Карта 8.

Экология и фитоценология

C. rubra довольно теневынослив, встречается при умеренном затенении, изредка на полном свету. При сильном затенении нередко переходит в состояние вторичного покоя (иногда на 20 и более лет), а при увеличении освещенности может снова сразу зацвести (Summerhayes, 1951). Вид может произрастать на разнообразных почвах — глинистых, карбонатных и песчаных, от слабо кислых до щелочных. pH почв в местах произрастания вида в Чехословакии от 5,9 до 8,5 (Procházka, Velíšek, 1983), в Украине 5,1–6,5 (Собко, 1989). Вид может расти в горах, поднимаясь до 1 500–1 900 м над ур. моря (Тебердинский заповедник).

Преимущественно лесной вид. Может расти как в широколиственных, так и в сосновых и смешанных березово-сосновых лесах, а также среди кустарников. Наиболее обычными местообитаниями вида в Крыму и на Кавказе являются дубовые, преимущественно из *Quercus pubescens*, буковые, дубово-грабовые, ясеневые и сосновые леса. Сомкнутость крон в таких лесах варьирует от 0,4 до 0,9, травяной покров слабо развит, его проективное покрытие 10–30%. *C. rubra*, как правило, не образует крупных скоплений, ценопопуляции редко превышают 50 особей, плотность их также невелика — 1–2 (до 6) особей на 1 кв.м. На Сев. Кавказе в благоприятных условиях освещения генеративные особи составляют 30–50% от численности ценопопуляции. Отмечают резкие колебания численности по годам. Так, в Жигулевском заповеднике (Самарская обл.) в 1991 г. ценопопуляция состояла из 130 особей, в 1994 г. — менее 10, в 1997 г. — более 60 особей (Чап, 1999). В том же районе отмечали произрастание вида на сильно нарушенных местообитаниях — по просекам линии электропередач, обочинам шоссе и пр., где вид образовывал скопления до 100 особей (Чап, 1999).

Численность особей в популяции зависит от суммы осадков за весенне-летний период — крайне влажные или крайне сухие условия неблагоприятны и приводят к снижению численности вида. В Башкирии максимальная численность этого вида отмечена во влажные и теплые вегетационные сезоны (Жирнова, 2003).

Морфология

Растения короткокорневищные с многочисленными длинными корнями. Корни двух типов: тонкие ветвящиеся, на которых образуются почки; и более толстые неветвящиеся

ся (вероятно, запасующие). Стебель высотой 25–60 см, сверху мелко опушенный, с 5–8 продолговато-ланцетными листьями, 5–12 см длиной и 1–3 см шириной. Соцветие из 4–8(12) цветков, рыхлое, с густо опушенной осью. Прицветники линейно-ланцетные или ланцетные, равны или короче завязи. Цветки крупные, лиловато-розовые, с белой губой. Наружные листочки околоцветника ланцетные, снаружи мельчайше опушенные, 1,7–2,2 см длиной. Листочки внутреннего круга околоцветника 1,5–1,8 см длиной, яйцевидно-ланцетные. Губа длиной около 2 см, белая, с красновато-окаймленным гипохилием с тупыми лопастями, эпихилий оттянуто-заостренный, выше середины 0,4–0,6 см шириной, сверху с желтоватыми, несколько выдающимися полосками. Завязь опушенная.

$2n = 36, 48.$

Онтогенез

Прорастание семян подземное. Через 3–4 года появляется первый надземный побег с зеленым листом (Summerhayes, 1951). Зацветает через 15 лет после прорастания семени. Одна особь может цвести по 2–5 лет подряд или с перерывами в 1–4 года (Ишбирдин и др., 2005).

Ритм сезонного развития и размножение

Вид цветет в июне–июле. Плодоносит в августе. Один генеративный побег в условиях Крыма в среднем производит 41 692 семяпочки, из которых зрелые семена образуют 9 028, число семян в одной коробочке составляет 3 224 (Назаров, 1995). В тени семенное размножение ослаблено, плодообразование около 10–30%, при благоприятном освещении значительно выше — 50–75%. В условиях сильного затенения вегетативное размножение оказывается более надежным, чем семенное (Summerhayes, 1951). На тонких ветвящихся корнях образуются довольно многочисленные почки, из которых может сформироваться надземный побег с 2–3 узкими листьями; такой побег может через 3 года образовать соцветие (Lang, 1980). Побеги, развившиеся из таких почек на корнях, могут через несколько лет отделиться от материнского растения и жить самостоятельно (Lang, 1980).

Консортивные связи

Вид относится к аллогамным (Назаров, 1995). Опыляется многими пчелами и шмелями (Summerhayes, 1951), цветки посещают также мелкие журчалки (Lang, 1980). L. Nilsson (1983b) выявил, что цветки *C. rubra* подражают видам *Campanula* — *C. persicifolia* и имеют сходное с ними спектральное отражение света в видимом для пчел диапазоне. Опыление производят *Chelostoma fuliginosum* и *C. campanularum*. В Крыму пыльцеголовник красный также опыляется *C. distinctum* (Назаров, Иванов, 1990).

Сильномикотрофное растение, образует микоризу с грибами *Leptodetidium*, *Phialophora*, *Tomentella* (Bidartondo et al., 2004).

Охрана вида

Вид занесен в Красные книги РФ и 37 субъектов федерации, т.е. охраняется практически во всех регионах, где он произрастает. Встречается на территории 15 заповедников, 5 национальных парков, а также в ряде региональных ООПТ.

В России 2 вегетирующих особи культивируются в Ботаническом саду Пермского университета с 2007 г. (Генофонд..., 2012). Опыт выращивания вида в г. Екатеринбург (Ботанический сад УрО РАН) показал, что в культуре он сохраняется не более одного сезона (Мамаев и др., 2004).

Род Дремлик — *Epipactis* Zinn

В роде *Epipactis* насчитывается около 25–30 видов, распространенных в умеренном поясе Европы и Азии, в Сев. Африке и Сев. Америке. На территории России 7 видов, растущих в лесах, на заболоченных лугах и болотах.

П.Г. Ефимов (2008) впервые указывает для территории России (Краснодарский край) близкий *E. helleborine* вид — *E. condensata* (*E. helleborine* subsp. *condensata* (Voiss. ex D.P. Young) Sunderm. и дает его краткое морфологическое описание. В данной работе мы не приводим этот вид, ввиду отсутствия данных о его распространении и биологии. Также нами не приводится *Epipactis purpurata* Smith, который ранее указывался для Калининградской области России, но к настоящему времени, по-видимому, исчез в этом регионе.

Дремлик темно-красный — *Epipactis atrorubens* (Hoffm. ex Bernh.) Bess.
(*Serapias atrorubens* Hoffm. ex Bernh., *Epipactis rubiginosa* Crantz)

Изменчивость и таксономический статус

Вид довольно изменчив. Помимо типового, описан подвид subsp. *borbasii* (Soó) Soó, эндемичный для венгерских песчаных степей. F. Procházka и V. Velisek (1983) выделяют разновидности — var. *atrorubens* (типичная форма высотой более 15 см, шириной листьев более 1,5 см и многоцветковым соцветием) и var. *radnensis* (высокогорная форма менее 15 см высотой, с узкими листьями и малоцветковым соцветием). В свою очередь, var. *atrorubens* представлен рядом форм (иногда им придают более высокий таксономический ранг), различающихся размерами листьев и прицветников, окраской околоцветника, особенностями строения губы (f. *angustifolia*, f. *atrorubens*, f. *latifolia*, f. *longibracteata*, f. *majoriflora*, f. *laeviconica*, f. *orbicularis*, f. *suboppositifolia*, f. *stenopetala*). Ряд авторов (Бордзіловський, 1950; Procházka, Velisek, 1983; Füller, 1986; Собко, 1989) отмечают, что помимо растений с типичными темно-красными цветками, встречаются формы с другой окраской околоцветника: f. *viridiflora* Sanio — с желтовато-зеленой, f. *pallens* Beckhaus — зеленовато-белой, f. *lutescens* Coss. et Germ. — светло-желтой. Последняя форма отмечена в Эстонии (Schmeidt, 1996). J. Gelbrecht и G. Hamel (1987) в окр. Бранденбурга (Германия) в сухих сосновых лесах обнаружили триплоидную форму дремлика темно-красного, отличающуюся большими размерами, окраской листьев и фенологией, она зацветает на несколько недель позже основной формы.

Вид способен образовать межвидовые гибриды чаще всего с *Epipactis helleborine*, реже с *E. microphylla*, *E. palustris*, а также и межродовой гибрид с *Cephalanthera damasonium* (Бордзіловський, 1950; Senghas, 1970; Procházka, Velisek, 1983; Füller, 1986; Potůček, 1990).

Распространение

Ареал евразийский. Вид в Европе распространен широко — от Британских о-вов и Скандинавии до Испании, Италии, Балканского п-ова и Крыма. На севере достигает 71° с.ш., встречаясь вдоль побережья океана, где особенно ощутимо смягчающее влияние Гольфстрима (Alm, 1992). Ареал его охватывает и значительную часть Азии — Малую Азию, север Ирана, Кавказ (Грузия), Казахстан, Центр. Азию, Сибирь (Meusel et al., 1965; Смольянинова, 1976; Flora Europaea, 1980; Собко, 1989).

В Вост. Европе встречается в Белоруссии, странах Балтии, Молдавии, России, Украине. В России распространен в европейской части, а также на Урале (Башкортостан, Свердловская и Челябинская обл.), на Кавказе (Ставропольский край, Ингушетия) и в Сибири (Курганская и Тюменская обл., Пермский край). Карта 7.

Экология и фитоценология

E. atrorubens предпочитает сухие и светлые местообитания (Собко, 1989; Ellenberg et al., 1991; Вахрамеева и др., 1997). Обычно встречается под пологом леса или по опушкам, в «окнах» древесной растительности, в полутени, при освещенности более 10%, нередко при полном освещении (Summerhayes, 1951), но изредка может расти и при сильном затенении. В последнем случае проявляются признаки угнетения — снижается степень образования плодов и семенная продуктивность, плотность популяций. В.Н. Голубев (1996) относит его к гелиосциофитам. При резком изменении условий освещения может перейти в состояние вторичного покоя (Summerhayes, 1951). Предпочитает нейтральные или щелочные, сухие или среднесухие обычно хорошо аэрируемые почвы, грубые по механическому составу. Кальцефил, часто произрастает на выходах гипсов, известняков или доломитов (Summerhayes, 1951; Bringer, 1961), у подножья скал, на песчаных осыпях (Ziegenspeck, 1936; Смольянинова, 1976). По данным F.Procházka, V.Velisek (1983), встречается в диапазоне pH от 7,5 до 9,0. Почвы, на которых произрастает дремлик темно-красный, обычно бедны питательными веществами.

Растет как на равнинах, так и в горах, где достигает субальпийского пояса, поднимаясь до 2000 м (Ziegenspeck, 1936; Procházka, Velisek, 1983).

Лесной вид, встречается в лиственных, хвойных и смешанных лесах, по их опушкам, в зарослях кустарников. На севере Германии, в странах Прибалтики, Калининградской обл. России дремлик темно-красный нередко встречается на дюнах у Балтийского моря, где часто представлен очень крупными (до 1 м высотой) экземплярами (Ziegenspeck, 1936; Füller, 1986; Schmeidt, 1996). В Жигулевском заповеднике (Самарская обл.) встречается в сосняках с березой и кленом, остепненных борах, реже в нагорных дубравах и дубово-липово-кленовых лесах, но нигде не образует больших скоплений (Саксонов, Терентьева, 1992). На Юж. Урале отмечен в хвойных и смешанных лесах, на сырых лугах (Кучеров, Мулдашев и др., 1987). В Башкирском заповеднике встречена популяция численностью 4 270 особей с плотностью 23 особи на 1 кв.м (Жирнова, 1999). На севере ареала иногда произрастает в сырых смешанных и хвойных лесах. В Мурманской обл. встречается на каменистых россыпях в субальпийских березняках Хибин (Мишкин, 1953).

В Архангельской обл. (бассейны рек Пинеги и Сотки), на гипсовых и известняковых обнажениях, дремлик темно-красный встречен в составе реликтовых комплексов, совместно с аркто-альпийскими видами (Юдин, 1963). На Сев. Кавказе растет в широколиственных лесах и зарослях кустарников (Зернов, 2002).

Морфология

Растение короткокорневищное. Корневая система образована придаточными корнями, число которых у мощных экземпляров может превышать 40–50 (по Н. Ziegenspeck, 1936 — до 100). У растений на песчаных дюнах корни интенсивно ветвятся до 3–4 порядков, что крайне не свойственно наземным орхидным. Стебель 25–60(100) см высотой, в верхней части коротко и густо опушенный, обычно окрашенный в красно-фиолетовый цвет. Листья в числе 7–9(12), жесткие и слегка шероховатые, овальные, заостренные, длиннее междуузлий, 4–8 см длиной и 1,5–4 см шириной. Соцветие —

прямая однобокая кисть 7–20 см длиной и более, с густо опушенной осью. Цветки в числе 5–23(30) на скрученных цветоножках, темно-пурпурные или красновато-пурпурные, с запахом ванили. Прицветники ланцетные, нижние немного длиннее цветков. Наружные листочки околоцветника яйцевидные, заостренные, с тремя жилками, снаружи рассеянно мелкоопушенные, 0,6–0,7 см длиной, 0,3 см шириной. Листочки внутреннего круга немного короче, эллиптические. Губа без шпорца, 0,5–0,7 см длиной. Гипохилий чашевидно-вогнутый, 0,2–0,3 см длиной и примерно такой же шириной, с широким передним входом. Эпихилий сердцевидно-почковидный, 0,3–0,4 см длиной, 0,4–0,5 см шириной, с коротеньким остроконечием и мелко тупо-зубренными краями; при основании с двумя морщинисто-зубчатыми буграми. Завязь и цветоножка густо опушенные. Плоды — коробочки, по форме от почти шарообразных до грушевидных, слегка повисающие и повернутые в одну сторону.

$2n = 40$, отмечены хромосомные расы с $2n = 60$, а также анеуплоиды: $2n = 40 + 0 - 7B$, $2n = 40 + (0 - 12B)$, $60 + 2B$.

Онтогенез

По Н. Ziegenspeck (1936), семена дремлика темно-красного прорастают весной после перезимовки, к осени образуется протокорм с точкой роста на одном из полюсов. В течение второго года развиваются 2 междуузлия микоризома с двумя чешуевидными листьями и 1–2 придаточных корня, а к осени закладывается почка, содержащая зачаток будущего надземного побега. Первый зеленый лист появляется на третий год жизни. Моноподиальный способ нарастания сменяется симподиальным. По данным А.А. Похилько (1993) и И.В. Блиновой (1995) подземное развитие в условиях Мурманской области может длиться дольше — до 5 лет. На 4-й год растение образует два, на 5-й — три зеленых листа. По наблюдениям А.Е. Баталова (1998б), в Архангельской обл. общая длительность виргинильного периода составляет 8–16 лет, из них в состоянии протокорма растение пребывает 3–5 лет, в ювенильном — 1–3 года, иматурном — 2–3 года, во взрослом виргинильном состоянии от 2 до 5 лет. Растение переходит к цветению в возрасте около 10–12 лет. Длительность генеративного состояния окончательно выяснить не удалось. По-видимому, она составляет 10 и более лет. Растение может цвести несколько лет подряд и с перерывами, которые длятся не более 2–3 лет. Продолжительность большого жизненного цикла — 25–30 лет (Вахрамеева и др., 1997).

Ритм сезонного развития и размножение

Сроки наступления отдельных фаз различаются в разных частях ареала. По многолетним наблюдениям в Самарской обл. (Жигулевский заповедник), начало вегетации отмечается в среднем 13 мая, начало цветения 6–24 июня, массовое цветение с 20 июня по 3 июля, созревание семян с 4 июля по 22 августа, отмирание надземных побегов с 7 сентября по 27 октября (Саксонов, Терентьева, 1992). В Мурманской обл. вегетация начинается в конце мая – начале июня, цветение наступает во 2–3-й декаде июня, созревание семян — в конце августа, отмирание надземных побегов происходит не позднее 20 сентября (Похилько, 1993). В.Н. Голубев (1996) в условиях Крыма относит этот вид к эфемероидам, отрастающим весной. Внутрпочечное развитие побега длится около 3 лет, на 4-й год побег появляется над землей (Баталов, 1998а).

E. atrorubens размножается как семенным, так и вегетативным путем. Плодоношение происходит регулярно во всех частях ареала, в том числе на севере (Мурманская и Архангельская обл.). Процент образования плодов довольно высок — от 36,3 до 77%. Число плодов на побеге 4,4–9,8, число семян в одном плоде 4 783–1 1765 (Вахрамеева

и др., 1997). По А.А. Похилько (1993), средняя семенная продуктивность в Мурманской обл. 3 500–4 000 семян на один плод.

Вегетативное размножение играет небольшую роль. Ветвление корневища начинается при переходе растения в генеративное состояние (иногда и раньше — в виргинильном периоде), при этом происходит партикуляция и образование клонов. У средневозрастных генеративных растений происходит партикуляция. V. Summerhayes (1951) отмечает возможность вегетативного размножения с помощью почек, образующихся на корнях. Это же явление наблюдала в Мурманской обл. А.А. Похилько (1993). Побеги, образованные из этих почек, зацветали на третий год. Возникшие таким способом растения могут оказаться на некотором расстоянии от материнского. При изучении вида в разных частях ареала нам не удалось обнаружить ни одного случая формирования корневых отпрысков. Образование почек на корнях дремлика темно-красного, видимо, носит факультативный характер.

Консортивные связи

E. atrorubens — энтомофил, цветки его содержат нектар и пахнут ванилью (Nilsson, 1979; Schmeidt, 1996). F. Füller (1986) отмечает, что у этого вида имеются довольно значительные различия в величине и форме цветков, причем околоцветник может быть более или менее открытым или же колокольчато сходящимся. Открытые цветки предпочитают пчелы, а колокольчатые — шмели. Для вида характерна аллоавтогамия (Cingel, 1995).

На ранних этапах развития дремлик темно-красный — облигатный микосимбиотроф, во взрослом состоянии интенсивность микоризной инфекции — от слабой до средней (Татаренко, 1996). Растения, особенно во взрослом состоянии, мало зависят от грибов (Summerhayes, 1951; Nilsson, 1979). H. Ziegenspeck (1936) отмечает четкую сезонность инфицирования и переваривания мицелия грибов в корнях дремлика темно-красного. Изредка встречаются незеленые особи, существующие исключительно за счет микосимбиотрофии (Procházka, Velíšek, 1983; Schmeidt, 1996).

Охрана вида

Численность вида сокращается, главным образом, в результате вырубki лесов и рекреации. Вид занесен в Красные книги 35 регионов России. Охраняется в 10 заповедниках России: Башкирском, Жигулёвском, Ильменском, Печоро-Ильчском, Пинежском, Кандалакшском, «Кивач», Южно-Уральском, «Шульган-Таш», «Утриш», а также на территориях национальных парков: «Куршская коса», «Самарская Лука», «Валаамский архипелаг», «Припышминские боры» и природных парков: Нижнехопёрский, «Оленьи ручьи» и «Река Чусовая», и памятника природы «Орхидная горка».

Высокодекоративен, но широкого распространения в культуре не получил. По данным В.Г. Собко (1989), в первичной культуре вид хорошо размножается вегетативно и дает самосев. В Ботаническом саду Санкт-Петербурга вид успешно цветет и плодоносит.

Дремлик широколистный — *Epipactis helleborine* (L.) Crantz
(*Epipactis latifolia* (L.) All.)

Изменчивость и таксономический статус

Наиболее полиморфный вид рода *Epipactis*, внутри которого выделено множество подвидов, разновидностей, отличающихся по размерам и форме листовой пластинки,

форме и окраске цветков. Некоторых из них иногда возводят в ранг вида (Richards, Porter, 1982; Tuteca, Dufrem, 1994). Указывают около 40 форм, но многие из них не имеют таксономического значения и их, вероятно, следует считать экологическими формами. Для территории Украины Е.И. Бордзіловський (1950) отмечает 6 разновидностей, находящихся в основном в западных областях. С.В. Голицын (1964) для средней полосы европейской части СССР указывал две разновидности: var. *platyphylla* (высокий толстый стебель, часто с фиолетовым оттенком, листья почти равны междуузлиям, кисть всегда удлиненная, густая, основание эпихилия с треугольным бугорком) и var. *viridiflora* (стебель короче и тоньше, листья значительно длиннее междуузлий, продолговато-яйцевидные, кисть более редкая и короткая, с менее опушенной осью, бугорок у основания эпихилия малозаметен, листочки околоцветника зеленые, иногда с розовым оттенком). Эти же разновидности приведены для Средней России Л.В. Аверьяновым (2000).

Epipactis helleborine образует внутриродовые гибриды с *Epipactis atrorubens*, *E. leptochila*, *E. microphylla*, *E. purpurea*, а также межродовой гибриды с *Cephalanthera damasonium* (Senghas, Sundermann, 1970; Füller, 1986; Potůček, 1990).

Распространение

Ареал евразийский. Вид встречается в Европе (от Скандинавии и Британских о-вов до Средиземноморья и Урала), в значительной части Азии: Малая Азия, Иран, Афганистан, Пакистан, Казахстан, Центр. Азия (Киргизия, Таджикистан), Сибирь, Монголия, Гималаи, а также в Сев. Африке (Невский, 1935; Ziegenspeck, 1936; Summerhayes, 1951; Смольянинова, 1976; Флора Еуропаеа, 1980; Иванова, 1987). Растет в Крыму и на Кавказе (в Азербайджане, Грузии). В Вост. Европе отмечен в Белоруссии, странах Балтии, Молдавии, России, Украине. *E. helleborine* — один из немногих видов орхидных Старого Света, натурализовавшихся в Сев. Америке — США и Канаде (Catling, 1983; Brunton, 1986; Squirrel et al., 2001; и др.).

В России широко распространен в европейской части, на Кавказе встречается во всех регионах, а также на Среднем и Юж. Урале, по югу Сибири доходит до Байкала и Забайкалья. Карта 9.

Экология и фитоценология

Среди видов *Epipactis*, произрастающих в России, *E. helleborine* отличается наибольшей экологической амплитудой (Вахрамеева и др., 1994, Тимченко, 1996). Теневынослив, чаще растет в полутени, хотя может встречаться и на открытых местах, например, на лесных полянах, вырубках, по обочинам дорог. Обычно растет на участках с увлажнением от свежего до влажного, иногда встречается на сухих склонах благодаря глубокому проникновению корней в почву (Summerhayes, 1951). В условиях Крыма — ксеромезофит (Голубев, 1996).

Растет преимущественно на нейтральных и щелочных почвах, иногда на слабо кислых. В Средней России обычно встречается на средне увлажненных дерново-подзолистых почвах с pH 4,8–6,7. В Польше отмечен на почвах с pH 5,4 (Krukowski et al., 1993), в Чехословакии — на почвах с pH 6,3–8,0 (Procházka, Velíšek, 1983). Предпочитает почвы богатые гумусом. Чаще растет на тонкоструктурных почвах, но отмечен также и на каменистых и песчаных почвах (Summerhayes, 1951). Поднимается в горы до 1300 м над ур. моря (Procházka, Velíšek, 1983).

E. helleborine встречается в широколиственных лесах (буковых, дубовых, грабовых), мелколиственных (березовых, реже осиновых), смешанных, изредка в хвойных (ело-

вых, пихтовых, сосновых), а также в зарослях кустарников, на лугах (Невский, 1935; Summerhayes, 1951; Смольянинова, 1976; Füller, 1986). В Крыму растет преимущественно в лесах из дуба пушистого, на Карпатах — в буковых лесах (Собко, 1989). В Эстонии дремлик широколистный встречен нами в березняках с можжевельником, в Калининградской обл. в сосновых и смешанных лесах, в Вологодской обл. в березняках, осинниках, ольшаниках, в заболоченных сосняках с березой, на опушках и обочинах лесных дорог, на Кавказе (Тебердинский заповедник) — в буковых, сосновых и пихтовых лесах. На Сев. Кавказе растет в широколиственных лесах и зарослях кустарников (Зернов, 2002). Чаще растет небольшими группами или одиночными растениями, но иногда может образовать и значительные скопления — до нескольких сотен особей (Вахрамеева и др., 1997).

E. helleborine относится к числу орхидных, которые не только хорошо приживаются во вторичных местообитаниях — в посадках деревьев, на вырубках, обочинах шоссе-сейных и железных дорог (Вахрамеева и др., 1997), но и натурализуются за пределами естественного ареала в США и Канаде (Catling, 1983; Brunton, 1986), образуя там довольно значительные популяции.

В 1979 г. нами была обнаружена крупная популяция *E. helleborine* в Москве на Воробьевых горах. В 1996 г. в этой же части Москвы были найдены еще две популяции этого вида. Все они возникли на месте бывших пахотных земель, где при строительстве зданий в 1950-х гг. был полностью нарушен почвенный покров и примерно тогда же были пересажены из леса липы (*Tilia cordata*). Самая крупная из этих популяций насчитывает свыше двух тысяч особей. В составе популяций преобладают генеративные особи (Варлыгина, Вахрамеева, 1998; Вахрамеева, Варлыгина и др., 1997). Средняя плотность ценопопуляций от 0,5 до 5,4 особей на 1 кв.м. За прошедшие годы популяция на Воробьевых горах заметно расширила занятую территорию, переселившись через проезжую часть улицы на склоны Воробьевых гор. Поддержание этой популяции и расширение территории здесь происходит в основном семенным путем.

По нашим наблюдениям в Московской обл. часто встречается в сосновых посадках в лесостепном Серебряно-Прудском р-не.

Морфология

Растение с укороченным плагиотропным корневищем. На каждом годичном приросте корневища взрослого растения имеется от 2 до 6 корней. Корни растут несколько лет, достигая минерального горизонта почвы (длина корней в среднем 15–17, иногда до 60 см). Одновременно у взрослых особей функционируют около 20–25 корней. От корневища обычно отходит 1 побег (реже 2), но иногда до 5–6 побегов. Стебель прямой, крепкий, 25–80(100) см высотой, внизу голый,верху рассеянно опушенный, иногда пурпуровый в нижней части. Зеленые листья в числе 4–10(12) спирально расположенные, эллиптически-ланцетные, 5–10(12) см длиной, 3–5,5(8) см шириной. Нижние листья широкоовальные, переходящие во влагалище, верхние — яйцевидно-ланцетные, не образующие влагалища.

Соцветие 10–40 см длиной, состоящее из 6–25(50), иногда до 100 (Summerhayes, 1951) цветков. Прицветники ланцетные, зеленые, нижние превышающие цветок. Цветки варьируют по окраске от бледных желтовато-зеленых до зеленовато-вишневых. Листочки околоцветника распростерты, овальные, зеленоватые, 1–1,3 см длиной, внутренние немного короче, эллиптически-овальные, бледно-зеленые, в нижней половине чаще окрашены в розовато-фиолетовый цвет. Губа 0,9–1,1 см длиной. Гипо-

хилий 0,5–0,6 см длиной и шириной, округлый, чашевидно-вогнутый, красновато-темнобурый, снаружи зеленоватый, по краям зеленовато-беловатый. Эпихилий 0,5–0,6 см длиной и шириной, зеленовато-бледнофиолетовый, при основании с двумя гладкими или почти гладкими бугорками. Завязь голая или слабо опушенная, вместе с цветоножкой 0,7–0,9 см длиной, постепенно сужена к основанию. Плод — коробочка, повислая, овальная, нередко 6-гранная. Семена мелкие бледно-желтые, 1,2–1,4 мм длиной.

$2n = 36, 38, 40, 44.$

Онтогенез

Эксперименты по проращиванию семян *E. helleborine*, *E. purpurata* и *E. atrorubens* показали высокую способность их к прорастанию в самых различных условиях местообитания, часто не соответствующих экологическому диапазону взрослых особей (Tesitelova et al., 2012). Протококорм сильно инфицируется грибом, каждый год образуя новые междоузлия, несущие корни и чешуевидные листья, в пазухах которых заложены спящие почки. Отмечено, что протококорм до 7 лет растет моноподиально, а позже — симподиально. На 9-й год после прорастания семени развивается первый надземный олиственный побег. Корневище начинает расти более интенсивно в горизонтальном направлении. В 10–11 лет растение зацветает (Ziegenspeck, 1936). К этому моменту отмирают корни, образовавшиеся первыми (в неблагоприятных условиях это происходит через 3 года). Растение может цвести ежегодно на протяжении многих лет. Мы наблюдали в Подмоскovie экземпляр *E. helleborine*, который цвел каждый год в течение 24 лет, однако, число цветков в его соцветии за это время сократилось с 28 до 7. Можно предположить, что жизненный цикл особей может длиться не менее 30–35 лет. Растения нередко переходят в состояние вторичного покоя, находясь 2–7 (иногда более) лет под землей (Light, MacConaill, 1991, 1994; Вахрамеева и др., 1997).

Ритм сезонного развития и размножение

E. helleborine — летнезеленое растение, один из самых поздноцветущих видов наших орхидных. В Средней России он начинает вегетировать лишь в начале июня, зацветает во второй половине – конце июля, иногда даже в начале августа, цветение продолжается 2–3 (иногда 4) недели. В зависимости от погодных условий разница в сроках созревания плодов может доходить до 1 месяца. Заканчивается вегетация этого вида в Московской обл. в конце сентября.

К концу вегетации побег будущего года в почке полностью сформирован. И.В. Татаренко, рассматривая в октябре 1996 г. почки генеративных особей *E. helleborine*, обнаружила, что в почке сформированы зеленые листья, прицветники и цветки, а также заложены почки, из которых разовьются побеги в 1998 и 1999 гг., то есть внутрипочечное развитие побега происходит в течение трех лет.

E. helleborine размножается преимущественно семенным путем. Процент плодoобразования в различных частях ареала вида колеблется в значительных пределах: в Московской обл. — 20–65%, в Ставропольском крае (Тебердинский заповедник) — 0–100%, в Украине 2–91%. Однако, ювенильные растения встречаются крайне редко, в большинстве местонахождений даже в благоприятных условиях они составляют не более 14% от численности популяции (Тимченко, 1992). В.В. Назаров (1995), изучая *E. helleborine* в Крыму, выявил, что реальная семенная продуктивность цветка этого вида — 3 284 (потенциальная 3 518), реальная семенная продуктивность особи — 26 604 (потенциальная 60 792). По данным А.Е. Баталова (1995) для Архангельской обл., среднее число семян в одном плоде у растений этого вида составило $3\ 024 \pm 1\ 755,5$, причем

в пределах соцветия этот показатель резко различается: в верхней части $1\ 155,8 \pm 170,1$, в средней $2\ 764,2 \pm 665,1$, в нижней $5\ 152 \pm 688,9$ семян в одном плоде.

В Средней России молодые семенные растения встречаются крайне редко, но длительное пребывание во взрослом (особенно генеративном) состоянии обеспечивает устойчивое существование популяции на занятой территории (Вахрамеева, Варлыгина и др., 1997).

Вегетативное размножение растений этого вида может происходить в результате деления корневища, наблюдающегося через несколько лет после его ветвления. Поскольку междоузлия корневища очень короткие, то возникающие в результате вегетативного размножения особи оказываются расположенными близко друг от друга. По нашим наблюдениям, число особей, имеющих более одного побега, в разных частях ареала невысоко (не более 5%), а расстояние между побегами от 0,5 до 1,2 см (Вахрамеева, Варлыгина и др., 1997). В.Г. Собко (1990) отмечал возможность вегетативного размножения этого вида в культуре делением корневища на 2–3 части.

Консортивные связи

Энтомофил, привлекает насекомых нектаром (Ziegenspeck, 1936). Опыляется преимущественно осами. Основную роль в переносе поллиний этого вида (Дарвин, 1928; Judd, 1972; Jakubská-Busse, 2011) играют рабочие особи общественных ос подсемейства Vespinae (Hymenoptera, Vespidae). Цветки посещают также шмели и мухи-журчалки, но последние вряд ли осуществляют опыление. Однако S. Nilsson (1979) считает, что не только осы, но шмели и пчелы успешно участвуют в опылении этого вида, причем нектар цветка может оказывать на насекомое наркотический эффект. В нектаре этого вида обнаружено несколько десятков метаболитов, часть из которых (этанол, оксикодон и др.) оказывают наркотическое действие на насекомых (Jakubská-Busse, 2011). Считают, что одурманенные осы являются более эффективными опылителями орхидных, т.к. у них нарушена координация движений, и они не способны избавиться от поллиний. Часть этих наркотических веществ образуется в нектаре благодаря деятельностью дрожжевых грибов, которых заносит в гипохилий цветка сами опылители (Ehlers, Olesen, 1997). Кроме того, привлекательность цветков *E. helleborine* для рабочих ос обеспечивается сходством выделяемого ими запаха со спектром летучих веществ, выделяемых листьями растений при повреждении их листогрызущими насекомыми, на которых охотятся эти осы (Brodmann et al., 2008, цит. по: Фатерыга, Иванов, 2012).

Натурализовавшиеся в Канаде растения *E. helleborine* нашли там подходящего опылителя — осу *Vespula vulgaris* (Judd, 1972; Dowden, 1975; Light, Mac Conail, 1998). Хотя вид преимущественно аллогамный (Назаров, 1995), ряд исследователей указывает на наличие у него и автогамии (Ziegenspeck, 1936; Künkele, 1969, 1970; Nieschalk, Nieschalk, 1970; Light, MacConail, 1998). Описан вредитель листьев (минирует листья) — *Parallelomma vittatum* в Европе (Ellis, 2007; Pitkin et al., 2011).

Интенсивность микоризообразования весьма изменчива в зависимости от возрастного состояния особи и качества субстрата, на котором растет растение (Ziegenspeck, 1936; Summerhayes, 1951). Более микотрофны молодые особи. Во всех возрастных состояниях микоризообразование в сырых местообитаниях более интенсивно. В хвойных лесах на умеренно увлажненных, глинистых почвах корни располагаются поверхностно на границе с подстилкой и практически лишены микоризы (Ziegenspeck, 1936). Взрослые растения с хорошо развитыми листовой и корневой системами, как правило, автотрофны. Однако, И.В. Татаренко, просмотрев корни особей дремлика, собранного на территории Москвы в октябре, обнаружила наличие микоризы в корнях всех воз-

растных групп, причем у генеративных растений интенсивность микоризообразования оказалась самой высокой. В корнях взрослых растений были отмечены участки, заново инфицированные грибом.

Иногда в природе встречаются особи с белыми цветками и совершенно белыми листьями, которые, видимо, не содержат хлорофилла. Такие особи встречаются единично и крайне редко, однократно цветут, плодоносят и исчезают, т.е. ведут себя как монокарпики. Мы наблюдали такие растения дважды в Московской обл. на Звенигородской биологической станции МГУ, и один раз — в дендрарии Ботанического сада МГУ, где этот вид самостоятельно широко распространился, попав сюда из посадок липы в зонах на территории МГУ.

Вероятно, такие растения развиваются за счет микоризы, как это было показано в исследованиях альбиносных особей *Epipactis microphylla* и видов рода *Cephalanthera* (Selosse et al., 2004, 2005). Для уточнения особенностей развития таких растений *E. helleborine* требуются дополнительные исследования.

Охрана вида

Вид занесен в Красные книги 30 регионов России и еще в 2 регионах — в список видов для мониторинга.

Охраняется на территориях 32 заповедников, а также национальных парков: «Лосинный остров», «Оз. Плещеево», Самарская Лука, «Припышминские боры» и природных парков: Нижнехопёрский, Щербаковский, «Оленьи ручьи» и «Река Чусовая».

E. helleborine успешно приживается в культуре (Собко, 1989), образуя через 2–3 года куртину из 5–7 особей (побегов). А.А. Алехин (1990), занимаясь интродукцией этого вида в Ботаническом саду Харьковского университета, оценил его, как перспективный для интродукции. В Ботаническом саду МГУ взрослые особи этого вида выпадали через 1–4 года после посадки. Однако под пологом деревьев в дендрарии образовался самосев этого вида, из которого сформировалась устойчивая популяция.

Дремлик мелколистный — *Epipactis microphylla* (Ehrh.) Sw.

Изменчивость и таксономический статус

Отмечают неопушенные формы, а также растения с более крупными листьями (Собко, 1989). Известны внутривидовые гибриды с *E. atrorubens* и *E. helleborine* (Füller, 1986).

Распространение

Ареал европейско-малоазиатский, дизъюнктивный. Встречается в Скандинавии, Средней и Атлантической Европе, Средиземноморье, Малой Азии (Невский, 1935; Delforge, 1995; Aveyanov, Nersesyan, 2001). В Вост. Европе растет в Карпатах и Горном Крыму. Вид указан и для Закавказья (Азербайджан) (Байрамов, Гасымов, 1999).

В России встречается на Сев. Кавказе — в Краснодарском крае между Анапой и Джубгой (Гроссгейм, 1940; Зернов, 2002; Аверьянов, 2006). Указывался для Дагестана (Гроссгейм, 1940). Карта 11.

Экология и фитоценология

Теневыносливое растение, устойчиво к летне-осенней засухе, растет на сухих, бедных азотом, хорошо гумусированных почвах с реакцией от нейтральной до щелочной. Лесной вид произрастает в горных тенистых лесах, дубовых (*Quercus pubescens*), ясенево-дубовых (*Fraxinus sylvatica*), грабовых (*Carpinus betulus*) с присутствием *Juniperus excelsa*,

Carpinus orientalis, *Cornus mas*. В Крыму нередок в ассоциациях *Fagetum lithospermum* (Кучер, 2002). Участки леса, где встречается *E. microphylla*, отличаются высокой сомкнутостью крон (около 0,9) и слабым развитием травяного покрова (общее проективное покрытие до 10%). Иногда травяной покров совсем отсутствует. Крупных скоплений *E. microphylla* не образует, растет одиночно или небольшими группами. Самая крупная ценопопуляция из 96 особей была нами встречена в ясеневом лесу (Крым, Карадагский заповедник), где генеративные особи составляли около 90%. Средняя плотность ценопопуляции 2,7, а максимальная 8 особей на 1 кв.м. На Сев. Кавказе (окрестности Архипо-Осиповки) мы находили лишь малочисленные ценопопуляции (не более 20 особей).

Морфология

Растение с коротким корневищем и длинными многолетними корнями, которые могут жить 8–9 лет (Fuchs, Ziegenspeck, 1925). Стебель 17–40 см высотой, вверху мелко опушенный, олиственный. Листья мелкие, 1,5–2,5 см длиной и до 0,9 см шириной, ланцетные, по краю мельчайше опушенные. Соцветие однобокое, из 3–15 цветков, рыхлое, с густо опушенной осью. Цветки зеленоватые, со слабым запахом гвоздики. Листочки наружного круга околоцветника 0,7 см длиной, эллиптически-овальные, снаружи мелко опушенные, светло-зеленые с красноватым оттенком. Внутренние листочки околоцветника 0,5–0,6 см длиной, беловато-зеленоватые, заостренные. Губа с зеленовато-коричневым гипохилием около 0,3 см в диаметре и бело-розоватым эпихилием 0,4 см в диаметре. Завязи и цветоножки густо опушенные.

2n = 40.

Онтогенез

Первичный протокорм сохраняется у некоторых цветущих растений до достижения ими 6–7 лет. Первый надземный побег у этого вида может уже нести соцветие (Fuchs, Ziegenspeck, 1924, 1926a).

Ритм сезонного развития и размножение

Летнезеленое растение, цветет в июне–июле (Голубев, 1996), плодоносит в июле–августе (Собко, 1989).

Растения этого вида размножаются семенами, вегетативное размножение не наблюдали. Число семян, закладываемых в завязях одного соцветия, лишь незначительно превышает число зрелых семян: 9 229 и 9 088 соответственно, число семян в одной коробочке в среднем составляет 1 594,4 (Назаров, 1995).

Консортивные связи

E. microphylla — перекрестноопыляемое растение (Füller, 1974), однако нередко наблюдается автогамия (Назаров, 1995). Цветки с заметным запахом гвоздики. Благодаря автогамии уровень опыления близок к 100%. Роль муравьев в жизни этого вида двойственная; они заносят на соцветия тлей, но одновременно защищают растения от листогрызущих насекомых (Фатерыга, Иванов, 2012).

Вид относится к сильным микотрофам. Отмечен интенсивный симбиоз с эктомикоризным грибом *Tuber excavatum* (Selosse et al., 2003).

Охрана вида

На территории России ареал вида небольшой, популяции малочисленные. Вид нуждается в государственной охране, которая пока отсутствует.

Попытка культивировать *E. microphylla* в Киевском ботаническом саду (Украина) оказалась неудачной (Собко, 1989).

Дремлик болотный — *Epipactis palustris* (L.) Crantz

Изменчивость и таксономический статус

Вид относительно мало изменчив. Известны его формы: *f. ochroleuca* Barla (с желто-зелеными листочками околоцветника), *f. ericetorum* (низкорослые растения до 10 см высотой с немногими цветками), *f. silvatica* (высокое растение с широкими листьями и удлинённым рыхлым соцветием), кроме того, выделяют *f. palustris*, *f. ampla*, *f. parviflora*, *f. longibracteata*, *f. submerse* (Hegi, 1909; Procházka, Velisek, 1983; Füller, 1986). Этим формам обычно не придают высокого таксономического ранга, некоторые из них рассматриваются как экологические формы. Известен лишь единственный (крайне редко встречающийся) гибрид этого вида с *E. atrorubens* (Füller, 1986). Он, в частности, указан для Винницкой обл. Украины (Смольянинова, 1976). Недавно этот гибрид был найден в Тверской обл. России (Нотов и др., 2003).

Распространение

Ареал евразийский. Вид распространен на большей части Европы от Британских о-вов и Скандинавии (отсутствует на Крайнем Севере) до Испании, Средиземноморья (кроме островов), Балканского п-ова и Крыма. Встречается в Сев. Африке. В Азии его ареал охватывает Малую Азию, Кавказ, Казахстан, Центр. Азию, Сибирь, Внешнюю Монголию, Гималаи (Невский, 1935; Ziegenspeck, 1936; Summerhayes, 1951; Смольянинова, 1976; Flora Europaea, 1980; Füller, 1986; Аверьянов, 2000).

В России распространен в европейской части от Калининградской обл. до Урала, а также на Кавказе (Краснодарский и Ставропольский края, Дагестан, Чечня, Ингушетия, Сев. Осетия – Алания, Кабардино-Балкария) (Гроссгейм, 1940; Аверьянов, 2006). В азиатской части — на территории Зап., Средней и Вост. Сибири ареал расположен между 50° и 60° с.ш., доходя почти до сев.-зап. побережья оз. Байкал. Карта 10.

Экология и фитоценология

Epipactis palustris имеет относительно узкую экологическую амплитуду (Ellenberg, 1991; Вахрамеева и др., 1994). Он светолюбив, лишь изредка встречается при небольшом затенении, гелиосциофит по В.Н. Голубеву (1996). В тенистых местообитаниях имеет тонкий стебель, тонкие широкие листья, зеленоватые цветки. Гигрофит, встречается, главным образом, на сырых почвах (выдерживает периодическое затопление), избегает сухие почвы. В условиях Крыма ведет себя как мезофит (Голубев, 1996). К богатству почв (особенно азотом), к содержанию гумуса довольно безразличен. На богатых почвах отмечено более интенсивное ветвление корневищ (Summerhayes, 1951) и быстрое расширение занятой территории. Растет в основном на нейтральных и щелочных почвах, избегает очень кислые почвы. В Польше встречается на почвах с pH 6,5–7,4 (Sarosiek et al., 1990b; Kaminska, Sarosiek, 1990), в Чехословакии на почвах от кислых до нейтральных, преимущественно с pH 6,5–8,0 (Procházka, Velisek, 1983). Обычно встречается на тонкоструктурных (глинистых, торфянистых) почвах. Распространен как на равнинах, так и в горах, поднимаясь до 1 500 м над ур. моря (Summerhayes, 1951).

E. palustris растет преимущественно на известковых низинных осоковых болотах, на ключевых болотах, реже в заболоченных лесах, зарослях кустарников, на заболоченных лугах (Невский, 1935; Ziegenspeck, 1936; Смольянинова, 1976; Flora Europaea, 1980; Иванова, 1987; и др.). Сфагновые болота, где повышена кислотность субстрата, он обычно избегает (Ziegenspeck, 1936). На Украине (Тимченко, 1996б) вид растет пре-

имущественно на мезотрофных лесных и безлесных болотах, а также на торфянистых лугах, а В.Г. Собко (1989) отмечает его привязанность к гипновым и осоково-сфагновым группировкам. В России фитоценотический ареал вида обширен. В Тверской обл. (Дементьева, 1990), где наблюдается высокое видовое богатство орхидных, *E. palustris* встречается (помимо заболоченных лугов) в необычных для него фитоценозах — по опушкам сосново-березовых перелесков, на сухих лугах с доминированием клевера горного, в зарослях ольхи и ив, в весьма широком диапазоне влажности почв. Здесь вид образует крупные ценопопуляции с высокой плотностью — 27–70 особей на 1 кв.м (в том числе до 40 генеративных растений). На Сев. Кавказе встречается редко, по сырым местам (Зернов, 2002).

E. palustris может встречаться во вторичных местообитаниях, осваивая новые территории (Procházka, Velíšek, 1983; Вахрамеева, Варлыгина, 1996; Вахрамеева и др., 1997). Например, в Московской обл. массово встречается на территории заброшенных известковых карьеров в Талдомском и Раменском р-нах, в Тверской обл. — в сырых кюветах вдоль дороги. Занятую территорию вид удерживает стойко, поэтому иногда может расти в необычных условиях, например, на местах бывших болот (Summerhayes, 1951). При незначительном антропогенном воздействии (сенокосение, слабая рекреация) нередко образует крупные популяции (тысячи особей) со значительным участием молодых особей. Однако, при осушении и загрязнении территории может полностью исчезнуть (Тимченко, 1994).

Морфология

Длиннокорневищное растение. Корневище имеет длинные междоузлия и чешуевидные листья, в пазухах которых находятся почки. От каждого узла отходят по 2–4 придаточных корня. На приподнимающейся части корневища (в основании орторопных побегов) развиваются 1–3 низовых влагалищных листа (Смирнова, 1990). Стебель 20–50 см высотой, несущий 3–5(6) зеленых листьев, в нижней части голый, в верхней немного опушенный. Листья очередные, продолговатые, заостренные, голые; нижние — 8–15(30) см длиной, 1,5–2,5(4) см шириной, длиннее междоузлий; верхние — более мелкие, ланцетные, самый верхний лист еще меньше, с коротким влагалищем, Е.С. Смирнова (1990) называет его листовидной брактеей.

Соцветие — кисть, 6–15(20) см длиной, из 6–15(24) поникающих цветков. Прицветники ланцетные, короче цветков. Листочки наружного круга околоцветника ланцетные, 0,8–1,2 см длиной, буровато-зеленоватые, с неясными фиолетовыми полосками с внутренней стороны, заостренные, с тремя жилками, снаружи мелко-рассеянно-опушенные. Листочки внутреннего круга немного короче наружных, ланцетные, с тремя жилками, беловатые. Губа 1,0–1,2 см длиной, равна или длиннее наружных листочков, разделена глубокой вырезкой на гипохилий и эпихилий. Гипохилий слегка вогнутый, выделяющий нектар, треугольный, с двумя короткими, тупыми, вперед обращенными лопастями, 0,4–0,5 см длиной; снаружи розовато-белый, внутри с розовато-фиолетовыми жилками и оранжевыми бородавочками. Эпихилий плоский, широкоовальный, белый с розовыми жилками, 0,5–0,7 см длиной, 0,5–0,6 см шириной, тупой, по краю волнисто-городчатый, при основании с двумя выдающимися гребешками. Завязь прямая, опушенная. Плод — поникающая коробочка.

$2n = 40, 24.$

Онтогенез

В природных условиях более 40% семян прорастают через 11 месяцев после высыпания из плода (Мамаев и др., 2004). Семена начинают прорастать в первую

же осень при участии грибов, и к весне образуются протокормы (Ziegenbeck, 1936), на которых еще через 1–2 года образуются придаточные мясистые корни, а затем и первый надземный побег, несущий зеленые листья (Summerhayes, 1951). Общая продолжительность жизни в условиях питомника не менее 20 лет (Работнов, 1947).

В природных условиях найти особи семенного происхождения можно крайне редко, обычно встречаются растения вегетативного происхождения. В.Г. Собко и О.Н. Нефедова (1983) проследили онтогенез таких особей в природе и культуре. В природных условиях однолетние особи вегетативного происхождения имеют 1–2 влагалищных (низовых) листа и 1–2 зеленых (срединных) ланцетно-заостренных листа, у двулетних особей — 3–4 зеленых листа. Виргинильный период длится 5–6 лет, на 6–7-й год особь переходит в генеративное состояние. После первого цветения особь, как правило, образует вегетативные побеги в течение нескольких лет, проходящих до второго цветения. В условиях культуры развитие *E. palustris* происходит значительно быстрее — дочерние особи вегетативного происхождения зацветают уже на второй год, при этом цветут и плодоносят ежегодно, а размеры их значительно крупнее, чем в природе (Собко, Нефедова, 1983).

Сезонное развитие и размножение

В.Н. Голубев (1984) относит этот вид к типичным летнезеленым растениям. В Московской области он зацветает в конце июня, цветение длится до конца июля — начала августа, плодоносит в августе–сентябре. Сроки цветения и плодоношения в зависимости от погодных условий могут сдвигаться на 2–3 недели. На Украине среднее число цветков на генеративном побеге 9,4–11,6, среднее число плодов 6,4–9,9, в типичных условиях произрастания процент плодообразования 68–87%, но в нарушенных фитоценозах эти показатели заметно снижаются (Тимченко, 1996а). В Московской обл. в ненарушенных местообитаниях, по нашим данным, среднее число цветков в соцветии около 10, максимальное 41, плодообразование 85% (Вахрамеева и др., 1997).

По данным О. Wildhaber (1970), в условиях Германии у всех видов *Epipactis* в каждом плоде содержится около 4 500 семян, из которых 80% жизнеспособны. *E. palustris* размножается как семенным, так и вегетативным путем, причем вегетативное размножение сопровождается глубоким омоложением (Тимченко, 1996а,б).

Консортивные связи

Энтомофил, привлекающий насекомых нектаром. Строение цветка высоко специализировано и приспособлено к перекрестному опылению. Цветки до раскрытия и после оплодотворения повисают, а к моменту опыления занимают вертикальное положение так, что губа представляет собой удобную посадочную площадку для насекомых (Summerhayes, 1951). Процесс опыления этого вида подробно описан (Faegri, Pijl, 1971; Füller, 1986). Дремлик болотный посещается многими насекомыми (пчелами, мухами, бабочками, муравьями, осами), а также пауками, но о главных опылителях мнения различных авторов расходятся. Вероятнее всего, основными опылителями являются самцы одиночных ос, поскольку особенности строения их тела более, чем у других соответствуют строению цветка *E. palustris* (Nilsson, 1978а). Насекомые, посещающие цветки этого вида в Крыму, перечислены в работе А.А. Фатерыги и С.П. Иванова (2012).

Многие исследователи считают, что значение самоопыления в жизни дремлика болотного велико (Summerhayes, 1951; Wiefelspitz, 1970; Füller, 1986; и др.). Воз-

возможность самоопыления определяется положением пыльника и слабостью поллиниев. Когда основная часть поллиния уносится опылителем, в пыльнике обычно остаются единичные тетрады пыльцы, которые затем дуновением ветра или в результате сотрясения цветка падающими дождевыми каплями попадают на рыльце (Füller, 1986).

В отличие от других видов рода, у дремлика болотного грибная инфекция корней очень слабая, но на бедных почвах и при низкой освещенности степень микотрофности возрастает. Интенсивное микоризообразование наблюдается также на очень сырых почвах с низким содержанием гумуса (Ziegenspeck, 1936; Summerhayes, 1951).

Охрана вида

Вид с сокращающейся численностью, что связано главным образом с антропогенным воздействием, особенно загрязнением и осушением (Тимченко, 1994).

E. palustris занесен в Красные книги 49 регионов России. Растет на территории 14 заповедников и 9 национальных и природных парков.

В роде *Eripactis* этот вид наиболее декоративен и легко поддается культивированию (Собко, Нефедова, 1983; Собко, 1989; Алехин, 1990; Мамаев и др., 2004). Выращивается в ботанических садах России (Москва, Санкт-Петербург, Тверь и др.). А.А. Алехин (1992) относит его к категории видов очень перспективных для интродукции.

Дремлик сосочковый — *Eripactis papillosa* Franch. et Savat.

Изменчивость и таксономический статус

Нет сведений.

Распространение

Ареал восточно-азиатский. Вид в России встречается в Хабаровском крае (Амгунский и Буреинский р-ны), в Еврейской АО (в долинах рек Амур, Дичун, Сутара, на хр. Сутарский и окр. с. Радде), в Приморском крае, на Камчатке, в Сахалинской обл. (на о. Сахалин и Юж. Курилах). За пределами России распространен в Японии и Китае (Невский, 1935; Вышин, 1996). Карта 10.

Экология и фитоценология

Предпочитает затененные условия, но может расти и на открытых местах. По нашим наблюдениям, встречается на хорошо дренированных склонах в условиях высокой влажности воздуха, например, на приморских террасах.

Eripactis papillosa растет в тенистых темнохвойных лесах, в широколиственных и смешанных лесах с разреженным травяным покровом (Невский, 1935, Вышин, 1996). Обычно растет небольшими группами или одиночными экземплярами, но иногда образует и более крупные скопления. В Большехехцирском заповеднике встречается на водоразделах рек, склонах сопок, в дубняках и широколиственных лесах, например, отмечен в дубяке осоково-разнотравном с примесью клена и амурского бархата, сомкнутость крон 0,7–0,8; общее проективное покрытие травостоя — 25–50% (Мельникова, Вахрамеева, 1998). В Сихотэ-Алинском заповеднике *Eripactis papillosa* был встречен в сухом дубяке с подлеском из лещины. Популяция насчитывала не более 35 особей и являлась стареющей. Наблюдалось почти полное отсутствие возобновления (0–2%) и преобладание генеративных особей (до 95%) (Дорофеева и др., 1987). В окрестностях Владивостока вид был отмечен только в 6 точках, в общем числе — 19 особей (Верхо-

лат, 1998). По нашим наблюдениям, на о-вах Сахалин и Монерон вид часто встречается по опушкам каменноберезняков, в бамбучниках группами до 50 особей. Иногда образует более крупные скопления. Популяции чаще всего неполночленные, преобладают генеративные особи, молодые растения встречаются редко. На Камчатке чаще встречается в березняках вокруг выходов горячих источников, отмечается и под пологом ивы сахалинской (КК Камчатки).

Морфология

Растение до 70 см высотой, с коротким корневищем. Стебель прямой, с многочисленными зелеными листьями и несколькими влагалищными листьями при основании. Листья до 14 см длиной и 6 см шириной, нижние яйцевидные, верхние - ланцетные, заостренные, с обеих сторон шероховатые от беловатых сосочков. Соцветие рыхлое, до 20 см длиной, многоцветковое. Цветки зеленовато-розовые. Прицветники линейно-ланцетные, шероховатые до 1,5 см длиной, нижние — длиннее цветков. Листочки наружного круга околоцветника до 1,4 см длиной и 0,5 см шириной, овально-ланцетные, острые; внутренние — до 1,2 см длиной и 0,6 см шириной, овальные, острые. Губа до 1,2 см длиной, гипохилий округлый, чашевидно вогнутый, эпихилий узко-сердцевидный. Завязь на ножке, покрыта мелкими сосочками. Плод — округло-эллипсоидальная коробочка до 1,2 см длиной.

$2n = 38-40$.

Онтогенез

Строение и развитие проростков сходно с другими видами *Epipactis*. Корневище ювенильного растения развивается ортотропно. Переход к плагиотропному росту происходит на имматурной стадии (Татаренко, 1996).

Ритм сезонного развития и размножение

Растения летнезеленые с зимним периодом покоя. Цветет с июля до начала сентября, на юге Сахалина — в августе. Плодоносит в августе–сентябре (Мельникова, 1987). Плодообразование на Курильских о-вах и в Приморье достигает 60–65% (Никитина и др., 1987; Татаренко, 1996). Вегетативное размножение практически отсутствует. Внутривидовое развитие побега длится 3 года, на 4-й год появляется надземный побег (Tatarenko, Kondo, 2003).

Консортивные связи

Характерна неспецифическая энтомофилия (Татаренко, 1996). Растение слабомикотрофное ($S=15\%$), лишь в отдельных старых отмирающих корнях интенсивность микоризной инфекции могла достигать 80%, но гифы были полностью переварены (Татаренко, 1995, 1996). Вид образует микоризу с грибами родов *Wilcoxia*, *Tuber*, *Hydnotrya* (Ogura-Tsujita, Yukawa, 2008).

Соцветия и листья *E. papillosa* часто повреждаются листогрызущими насекомыми.

Охрана вида

Растение устойчиво к слабой рекреации, но плохо переносит вырубку леса и пожары, обрывание побегов (Вахрамеева и др., 1997а). Вид занесен в красные книги Еврейской АО и Камчатки. Охраняется на территории 7 заповедников России: Большехецирского, Ботчинского, Комсомольского, Курильского, Лазовского, Сихотэ-Алинского, Уссурийского, а также двух природных парков в Камчатской обл.

Культивируется в Ботаническом саду Санкт-Петербурга. По нашим наблюдениям в культуре вид неустойчив, выпадает через несколько лет.

Дремлик Гунберга — *Eripectis thunbergii* A. Gray

Изменчивость и таксономический статус.

Нет сведений.

Распространение

Ареал восточно-азиатский. Вид произрастает в России на самом юге Приморского края, в Еврейской АО (в долинах рек Амур, Унгун, в междуречье Амур – Самара, в окр. сёл Ленинское и Нижнеспасское) и Амурской обл. (Благовещенский и Тамбовский р-ны), а за пределами России — в Японии, Китае и на Корейском п-ове (Невский, 1935; Вышин, 1996; Ohwi, 1965, Lee, 1996). Карта 9.

Экология и фитоценология

Eripectis thunbergii имеет узкую экологическую нишу, светолюбив и влаголюбив, предпочитает богатые хорошо гумусированные почвы, но растет также на песчаных, оглееных и сфагновых субстратах, где имеет меньшие размеры и большую скорость онтогенеза. Вид произрастает только на сырых осоково-разнотравных и вейниково-разнотравных лугах, низинных болотцах, часто вдоль маленьких ручьев. Взрослые растения образуют крупные клоны, фитоценологическая роль которых может быть велика. При плотности размещения 300 побегов *E. thunbergii* на 1 кв.м. другие растения исчезают с участка, занимаемого клоном. Вид успешно выдерживает конкуренцию с другими растениями в условиях сомкнутого травостоя.

Популяции *E. thunbergii* насчитывают от нескольких десятков до нескольких сотен побегов. Местами встречаются небольшие изолированные клоны из 3–7 побегов. В популяциях преобладают взрослые вегетативные растения. Пространственная структура популяций обычно представлена скоплениями с плотностью 10–300 побегов на 1 кв.м. Степень отдаленности скоплений друг от друга зависит от особенностей рельефа. На выположенных выровненных сырых лугах скопления расположены на расстоянии 1–2 м друг от друга. На сфагновых болотах скопления приурочены к кочкам (Татаренко, 1991).

В Еврейской АО растет на влажных и сырых осоково-разнотравных и вейниково-разнотравных лугах, отдельными экземплярами или небольшими группами.

Морфология

Растения *E. thunbergii* имеют длинные многолетние корневища и корни. Стебель достигает 45–90 см высоты и несет 4–7 широко-ланцетных, заостренных зеленых листьев 6–12 см длиной и 3–5 см шириной. Соцветие рыхлое, состоит из 4–12 цветков. Цветки до 1–1,5 см в диаметре. Наружные листочки околоцветника снаружи буровато-зеленые, внутренние листочки желтовато-кремовые, иногда с пурпурной средней жилкой. Губа от желтоватой до бледно-лиловой с фиолетовыми жилками и желтыми крапинками на задней вогнутой части. Передняя доля губы (эпихилий) фиолетовая, треугольная, отделена перетяжкой.

$2n = 40$.

Онтогенез

Период покоя семян достаточно глубокий. В природных условиях, так же как и в асимбиотической культуре на питательных средах семена остаются жизнеспособными, но не прорастают более двух лет и начинают интенсивно прорастать на третий год (Tatarenko et al., 2002). Продолжительность развития протокормов не изучена. Микоризом имеет 5–7 междоузлий. После перехода особи к автотрофному росту связь с прото-

кормом быстро утрачивается. Ювенильное и иматурное возрастные состояния длятся 1–2 года каждое. Взрослые вегетативные и особенно генеративные побеги начинают ветвиться в подземной части, что приводит к образованию клонов, существующих, по-видимому, в течение несколько десятилетий (Татаренко, 1996).

Ритм сезонного развития и размножение

Молодой годичный побег начинает расти в начале лета, когда быстро удлиняется корневищный участок, и на нем образуются корни. Дочерняя почка выносятся на расстояние 5–10 см от материнского побега. Соцветие в почке полностью сформировано уже к концу лета. В мае появляется надземный побег, разворачиваются листья. Цветет *E. thunbergii* в июне–июле, семена созревают в сентябре. Семенная продуктивность *E. thunbergii* достаточно высока. В каждом плоде завязывается 2–2,5 тысячи семян, и потенциальная семенная продуктивность особи составляет в среднем 12–15 тысяч семян (Татаренко, 1996). Однако, реальная численность зрелых семян, попадающих в почву, намного ниже и составляет около 30% от потенциальной, вследствие массового повреждения зеленых плодов личинками насекомых и слизнями. В Японии средний процент плодообразования 54,7% (от 5,3 до 100%) (Sugiura, 1996b).

E. thunbergii успешно размножается вегетативно. Около 35% особей в популяциях данного вида в Приморском крае ежегодно образуют не один, а два побега возобновления (Татаренко, 1996). Связь между корневищами утрачивается в течение 3–5 лет, после чего особи вегетативного происхождения существуют отдельно. Вегетативное размножение наблюдается только у взрослых вегетативных или генеративных растений.

Консортивные связи

Цветки опыляют 4 вида мух-сирфид, среди них *Sphaerophoria macrogaster* — наиболее эффективный опылитель цветков этого вида в Японии (Sugiura, 1996b). В Японии цветки также опыляют муравьи, успешность этого способа опыления была подтверждена экспериментально (Sugiura et al., 2006).

Микориза хорошо развита в протокорме и первичном микоризоме *E. thunbergii*. Ее интенсивность составляет 80%. В корнях растений, образующих надземные побеги, микориза формируется нерегулярно. Молодые особи полностью свободны от гриба. Однако в корнях взрослых растений обнаруживаются обширные участки, клетки коры которых содержат полу- и полностью переваренные пелотоны. Интенсивность микоризной инфекции в них достигает 50% (Татаренко, 1996).

Охрана вида

Редкий вид. На юге Приморского края встречается на сырых лугах, где биотопы вида интенсивно осваиваются в хозяйственных целях.

Вид занесен в красные книги Еврейской АО и Амурской обл. Растет на территории заповедников: Дальневосточного морского, Комсомольского и Ботчинского, а также Муравьевского парка устойчивого природопользования в Амурской обл.

Проводится первичная интродукция в Амурском филиале Ботанического сада-института ДВО РАН (Благовещенск).

Род Лимодорум — *Limodorum* Boehm.

Монотипный род, распространенный в Юж. Европе, Сев. Африке (Buttler, 1986). Встречается также в Крыму и на Кавказе. Растет в открытых лесах и кустарниках.

Лимодорум недоразвитый — *Limodorum abortivum* (L.) Sw.

Изменчивость и таксономический статус

Вид отличается изменчивостью размеров и окраски как вегетативных, так и генеративных органов. Известны формы: *f. abortivum*, *f. viridi-lutescens*, *f. brevicornu*, *f. sphaerolobium* (Procházka, Velíšek, 1983), *f. rubrum* (Delforge, 1995). Иногда выделяют подвиды — *subsp. gracilis* и *subsp. occidentalis*, последний распространен в западной части ареала, и его нередко признают за самостоятельный вид — *Limodorum trabutianum* Barrandier (Delforge, 1995). В Крыму И. Ваньков обнаружил форму с розовыми цветками (Вульф, 1930).

Распространение

Ареал европейско-переднеазиатский. Вид распространен в Сев. Африке, Средней и Юж. Европе, в Средиземноморье, Малой Азии, Анатолии, сев.-зап. Иране, в Крыму, на Кавказе; на север доходит до Бельгии (Невский, 1935; Красная книга РСФСР, 1988; Delforge, 1995). В России встречается на Сев. Кавказе от Черноморского побережья на западе до Каспийского на востоке, на территории Краснодарского и Ставропольского краев, республик Адыгея, Дагестан, Карачаево-Черкесия, Сев. Осетия – Алания, Чеченская (Аверьянов, 2006). Карта 20.

Экология и фитоценология

Предпочитает условия полутени, очень редко — на открытых местах. Обычно растет на сухих карбонатных почвах, богатых гумусом, но иногда и на каменистых. В Чехословакии встречается на почвах с pH 7,6–9,2 (Procházka, Velíšek, 1983). Растет в разреженных широколиственных лесах с невысокой сомкнутостью крон, а также в сосновых лесах, на опушках и полянах, среди кустарников, на травянистых склонах в нижнем и среднем горных поясах. В Крыму встречается в лесах дубовых (из *Quercus pubescens*), ясеневых (*Fraxinus excelsior*), можжевельниковых (*Juniperus excelsa*). Эти леса характеризуются невысокой сомкнутостью крон — 0,3–0,5 (редко 0,7 и более), слабо развитым травяным покровом (проективное покрытие 10–30%). На Кавказе встречается в сходных условиях. Растет в нижнем и среднем горных поясах в лиственных (дубово-грабинниковых, грабинниковых, дубово-грабовых, грабовых, дубовых лесах из дуба скального и пушистого, в субтропических смешанных лесах) и хвойных (сосновых из сосны пицундской и сосны крымской, можжевельниковых), смешанных тиссо-самшитовых лесах, в кустарниках. Встречается в нарушенных лесных сообществах на вырубках и гарях (КК Краснодарского края, 2007). В Дагестане изредка отмечается на низменности, обычно произрастает в нижнем горном поясе в светлых лесах и по опушкам (ККР Дагестан, 2009).

По нашим данным, вид растет небольшими группами, плотность ценопопуляций 0,1–0,2 особи на 1 кв.м., лишь изредка достигает 10–12 экз. на 1 кв.м. Часто растет по соседству с другими орхидными — *Cephalanthera rubra*, *Orchis punctulata*, *O. mascula*.

Морфология

Растение с горизонтальным толстым корневищем и длинными толстыми корнями. Стебель 40–80 см высотой, прямостоячий, до 1,5 см толщины в основании, покрыт многочисленными чешуевидными листьями. Окраска надземной части светло-фиолетовая, что связано с присутствием антоциана в эпидермисе. В надземной части присутствует значительное число хлоропластов, но неизвестно, имеет ли место фотосинтез (Blumenfeld, 1935, цит. по: Rasmussen, 1995). Соцветие рыхлое, 15–30 см длиной, из

(4)5–20 (25)-цветков. Прицветники до 5 см длиной, овально-ланцетные, заостренные, в верхней части фиолетовые, превышающие завязь. Листочки околоцветника до 0,3 см длиной, ланцетные, острые, средний вогнутый, боковые серповидные, фиолетовые. Губа 1,6–1,7 см длиной, треугольная, светло-фиолетовая. Гипохилий короткий, сравнительно узкий, эпихилий широкий, овальный, тупой, с волнистым краем. Шпорец до 1,5 см длиной. Завязь нескрученная, голая, до 2,5 см длиной, на короткой ножке, после цветения значительно утолщающейся.

$2n = 56, 64.$

Онтогенез

Первые этапы онтогенеза описаны Ziegenspeck (1936). Протокорм нарастает моноподиально, образуя подземный микоризом, на котором сразу же формируются несколько утолщенных придаточных корней. Мы наблюдали онтогенез подземных побегов *Limodorum abortivum* в Крыму. Ювенильные растения имели 2 коротких придаточных корня у основания апикальной почки, длина первичного микоризома составляла около 1 см. Имматурные растения имели 6 корней, причем длина корней на базальной части корневища была в два раза больше, чем в апикальной и достигала 5–6 см. У взрослых вегетативных особей число корней возрастало до 8–12, а длина их до 10–15 см. У всех вегетативных растений корневища были моноподиальные. Генеративные особи имели симподиальные корневища и корни до 20–25 см длиной. Сохраняющиеся основания отмерших цветоносов позволили сделать вывод, что одна особь может цвести 4–5 лет подряд. Были обнаружены генеративные особи, находившиеся в состоянии вторичного покоя. В популяциях *Limodorum abortivum* довольно многочисленна группа сенильных растений, которые представлены небольшими участками отмирающих корневищ, несущими 1–4 старых корня. На таких сенильных особях из спящих почек иногда развиваются маленькие, слабые побеги. Подземное развитие длится 8–10 лет (Зденек, 2006).

Ритм сезонного развития и размножение

Растение появляется над землей только в период цветения, что происходит в конце мая – июне. Плодоносит в июле–августе (КК Краснодарского края, 2007).

Размножение преимущественно семенное. Семенная продуктивность вида в Крыму составила 36 440 зрелых семян на одно растение и 6 068,1 — на одну коробочку (Назаров, 1995). Репродуктивное усилие особей, оцененное как соотношение фитомассы репродуктивных и вегетативных органов, у данного вида весьма высокое (Кучер, 2002). В сухие годы цветение и созревание плодов могут происходить под землей (Зденек, 2006). Вегетативное размножение возможно при прорастании спящих почек на корневище, однако наблюдается оно весьма редко.

Консортивные связи

Вид имеет нектар в своих цветках, что привлекает опылителей, однако наиболее часто происходит самоопыление цветков. Лимодорум относится к типу аллогамно-автогамных растений (Назаров, 1995). Опыление, по-видимому, может происходить даже в том случае, когда растение образует подземное клейстогамное соцветие (Fuchs, Ziegenspeck, 1926a).

Интенсивность микоризной инфекции была изучена нами на гербарном материале (Татаренко, 1996). В молодых корнях, расположенных у основания цветоноса, гриба отсутствует ($C=0\%$). В старых корнях выражены два слоя клеток паренхимы: наружный содержит рыхлые формирующиеся пелотоны, а внутренний — полупереваренные и переваренные клубки ($C=85\%$). В совсем старых корнях имеется всего один узкий слой

паренхимы, содержащей только полностью переваренные пелотоны (С=70%). На поверхности корней находится большое количество эктогиф, которые распространяются и на чешуевидные листья в основании цветоноса. Образует эктомикоризу с видами рода *Russula* (Giranda et al., 2006). Высказано предположение, что *L. abortivum* может выступать в роли паразита, так как было обнаружено, что его корни были соединены с корнями дуба, бука и других деревьев посредством эктомикоризных грибов (Delforge, 1995).

Охрана вида

Вид занесен в Красные книги РФ, Краснодарского и Ставропольского краев, республик Адыгея, Дагестан, Карачаево-Черкесия, Сев. Осетия – Алания, Чеченская и г. Сочи. Растет на территории Кавказского биосферного государственного заповедника, а также Сочинского национального парка.

Выращивается в Ботаническом саду Института ботаники АН Азербайджана (Баку) (Каталог..., 1997).

Род Тайник — *Listera* R. Br.

В роде около 30 видов, распространенных в Европе, Азии и Сев. Америке в бореальной и умеренной зонах. На территории России произрастают 5 видов, среди которых *L. ovata* с широким географическим и экологическим ареалом, а остальные приурочены к хвойным лесам и заболоченным участкам.

Тайник ландышевообразный — *Listera convallarioides* (Sw.) Nutt.

[*Epipactis convallarioides* Swartz, *Bifolium convallarioides* (Swartz) Nieuwland, *Diphryllum convallarioides* (Swartz) Kuntze, *Listera eschscholziana* Chamisso, *Ophrys convallarioides* (Swartz) W. Wight ex House].

Изменчивость и таксономический статус

Нет сведений.

Распространение

Ареал североамериканский. В России встречается только в Камчатском крае на Командорских о-вах (о-ва Беринга и Медный). Вид ранее указывался в литературе для о. Беринга (E. Hulten, 1968), но российскими ботаниками впервые был найден здесь в июле 2000 г. (Мочалова, 2000, 2001). Чаще встречается на восточном побережье о. Беринга в долинах рек Половина, Командор, Передовая, Перегребная, изредка — в центральной и южной его частях, редко — на западном побережье по рекам Бобровая и Лисинская. На о. Медный отмечен в бухтах Гладковская и Корабельная (Мочалова, 2002; Мочалова, Якубов, 2004). В России вид находится на западной границе ареала.

Основной ареал занимает значительную часть Сев. Америки, включая п-ов Аляску и Алеутские о-ва (Hulten, 1968). Карта 13.

Фитоценология и экология

На о. Беринга растет под пологом высокотравных долинных ивняков, в зарослях кустарников на сильно затененных участках. На о. Медный растет также по влажным осоково-кустарничково-моховым тундрам на открытых местах (Мочалова, Якубов, 2004).

Растет на влажных, богатых гумусом почвах, обычно близких к нейтральной реак-

ции, но может расти при рН 4,5–7,5. Предпочитает холодные почвы, поэтому больше распространен в северных широтах, встречаясь на юге Сев. Америки только высоко в горах, растет на высоте 100–2 600 м. Выдерживает морозы до -38°F ($-38,9^{\circ}\text{C}$) (Flora of North America, 2003).

Морфология

Растение с тонким ползучим корневищем. Стебель 5–20(37) см высотой, тонкий, прямой, голый, около середины с двумя супротивными листьями. Листья сидячие, светло-зеленые, овальные или широкоовальные, тупые, 2,5–5 см длиной и 2–3 см шириной, обычно равны или длиннее соцветия.

Соцветие рыхлое кистевидное, 2–7,5(12) см длиной, из 5–10(20) желтовато-зеленых цветков, иногда со слабым пурпурным оттенком. Прицветники мелкие, овально-ланцетные, железистые 3–5 мм длиной и 1–2,5 мм шириной. Цветоножки 3–5 мм длиной. Листочки околоцветника до 0,5 см длиной и 0,8–1 см шириной. Губа до 0,9–1,0 см длиной, зеленоватая, полупрозрачная, обычно горизонтальная, реснитчатая по краю, на конце около 0,5 см шириной, с двумя тупыми лопастями и неглубокой выемкой между ними, к основанию суженная. При основании губы очень мелкие зубчики с каждой стороны. Колонка 3–3,5 мм длиной и около 1 мм шириной, железистоопушенная. Коробочка эллипсоидальной формы, 8 мм длиной и 5 мм шириной, обычно голая (Flora of North America, 2003; Мочалова, 2002).

$2n = 36$.

Онтогенез

Нет сведений.

Ритм сезонного развития, размножение

Цветет с июля по август. В северных широтах растение имеет короткий вегетационный период (Мочалова, Якубов, 2004).

Размножается семенами и вегетативно с помощью корневых отпрысков. Семенная продуктивность низкая, вегетативное размножение слабое.

Консортивные связи

Сведений нет.

Охрана вида

Вид чувствителен к пожарам, нарушению почвенного покрова и осушению. Он охраняется на территории Командорского государственного природного биосферного заповедника, занесен в Красную книгу Камчатки.

Тайник сердцелистный — *Listera cordata* (L.) R. Br.

Изменчивость и таксономический статус

Нет сведений.

Распространение

Ареал голарктический, циркумбореальный. Вид распространен преимущественно в лесной зоне, северная граница доходит до Полярного круга.

Ареал включает всю Европу, значительную часть Азии (Малую Азию, Зап. и Вост. Сибирь, Дальний Восток, Японию), а также Сев. Америку (Невский, 1935; Смольянинова, 1976; Иванова, 1987; Вышин, 1996). В России широко распространен в европейской части в лесной и тундровой зоне, на Кавказе, Урале, в Сибири и на Дальнем Востоке до Сахалина, Камчатки и Командорских о-вов. Карта 12.

Экология и фитоценология

L. cordata предпочитает сырые почвы, обычно встречается на кислых (рН 3–4,5) и бедных почвах, никогда не растет на нейтральных или щелочных. В Чехословакии отмечен на почвах с рН 4,0–6,1 (Procházka, Velíšek, 1983).

Растение не выносит сильных морозов и поздних заморозков. На территориях с континентальным климатом встречается только в благоприятных условиях местообитания (Ellenberg, 1974; Landolt, 1977).

Listera cordata чаще растет в тенистых заболоченных или сырых хвойных и смешанных лесах с хорошо развитым моховым покровом. Встречается он и на открытых участках: на низинных и переходных, реже на верховых болотах; в Западной Европе — в заболоченных вересковых зарослях (Summerhayes, 1951). В охранной зоне Курильского заповедника встречается часто, обычно в зарослях ольховника, каменноберезняках, ельниках зеленомошных, на осоково-моховых болотах.

Это одна из немногих орхидей, растущих в тундровой зоне, преимущественно в ерниковой тундре (Мартыненко, 1976; Иванова, 1987). В горах встречается в лесном поясе на высоте 600–1 500 м (Ефремов, Антосяк, 1990). Лесные растения более крупные и мощные, чем болотные, возможно, они представляют разные экологические расы.

В Дании вид может встречаться в старых лесных посадках, а также нередко в сырых зарослях кустарников, чаще *Salix* spp. и *Betula* spp. (Pedersen, 1994).

Обычно *L. cordata* растет небольшими группами от немногих особей до нескольких десятков, но иногда образует большие скопления по численности и занимаемой площади (Ефремов, Антосяк, 1990; Загульский, 1994). Средообразующая роль вида и в таких случаях все же невелика, растения миниатюрные, часто скрыты опадом и поэтому могут просматриваться.

Морфология

Растение с тонким вертикальным корневищем. Немногочисленные придаточные корни расположены близко к поверхности почвы. Стебель высотой от 6 до 22 см, тонкий, слабый, при основании с двумя буроватыми чешуевидными листьями. Ближе к середине стебля расположены 2 супротивных сидячих листа. Они имеют сердцевидную или почти треугольную форму с сердцевидным основанием, на концах коротко заострены. Листья тонкие, снизу более бледные, от 1 до 3 см длиной и шириной. Выше листьев стебель слегка железисто опушен. Соцветие — редкая рыхлая малоцветковая кисть, 2–5 см длиной, из 4–12 цветков. У мощных особей этого вида на многоцветковых соцветиях имеются 2 срединные брактей, у малоцветковых — их нет. Все листочки околоцветника продолговато-эллиптические, тупые, до 0,25 см длиной; губа 0,25–0,35 см длиной, глубоко рассеченная на 2 узколанцетные лопасти, изредка с зубчиком между ними, а также с 2 ланцетными зубчиками при основании (по одному с каждой стороны). Наружные листочки околоцветника зеленые, внутренние и губа — грязновато-пурпурного цвета. Завязь веретенообразная, голая. Плод — продолговато-овальная коробочка грязно-зеленого цвета.

$2n = 39-42, 44.$

Онтогенез

Протокорм представляет собой вытянутое слегка изогнутое веретеновидное тело, длиной около 2 мм и шириной 0,8 мм с 2 небольшими бугорками на расширенной верхушке — апексами побега и корня. Его поверхность покрыта многочисленными длинными всасывающими волосками длиной более 3 мм, содержащими микоризные

грибы (Виноградова, 1996). Первый колпачковидный лист проростка состоит из 3–4 слоев клеток, содержащих крахмал. В пазухе первого зародышевого листа заметен меристематический бугорок, представляющий собой точку роста пазушного побега. Позже возникает зачаток второго корня, начинается удлинение корней, а затем и побега. У наиболее развитых проростков корни первого яруса достигают в длину 3–4 мм, а побег — 5 мм, реже 10–11 мм. На втором году жизни формируется второй ярус корней, которые имеют ту же длину. Корни первого яруса так же, как и базальная часть протокорма к этому времени становятся желтоватыми, иногда повреждены (Виноградова, 1996).

Первый зеленый лист появляется над землей на 4-й год, зацветает растение на 13–15-й год (Summerhayes, 1951). По мнению И.В. Татаренко (1996), жизненный цикл растения составляет 8–13 лет.

Ритм сезонного развития и размножение

В Средней России цветет с конца мая до начала июля. Плоды созревают в августе-сентябре. Лепестки долго сохраняют свежесть, поэтому растения с почти зрелыми плодами выглядят как цветущие.

L. cordata размножается семенным и вегетативным путем. Интенсивность плодообразования довольно высока — в условиях Средней России 61–80% (Вахрамеева и др., 1991), а семенная продуктивность одной особи по данным Stoutamire (1964) достигает 2 860 семян. Для вида также характерно вегетативное размножение побегами, образующимися из почек на придаточных корнях. Чаще это явление наблюдается у совсем молодых особей, иногда на стадии протокорма. Растения, возникшие таким путем, зацветают на 3-й год. Размножение корневыми почками позволяет в благоприятных условиях за короткое время образовать большое количество особей (Ziegenspeck, 1936; S. Nilsson, 1979; Rasmussen, 1986; Татаренко, 1996; Виноградова, 1996). По Т.Н. Виноградовой (1996), корневые отпрыски возникают только на корнях предыдущего года, чаще у поврежденных материнских растений, но могут возникать и на корнях у отпрысков прошлых лет.

Интенсивность семенного и вегетативного размножения сильно варьирует по годам и регионам. Вегетативное размножение встречается у *L. cordata* факультативно, когда в некоторых популяциях вида происходит интенсивное образование корневых отпрысков (Татаренко, 1996; Виноградова, 1996), хотя в других популяциях это никогда не наблюдается (Ackerman, Mesler, 1979; Татаренко, 1996).

Консортивные связи

Энтомофил, но изредка наблюдается самоопыление. Цветки опыляются мелкими насекомыми (двукрылыми Diptera и перепончатокрылыми Hymenoptera), которых привлекает неприятный запах и нектар (Ziegenspeck, 1936), а также опыляются *Tipula subnodicornis*, *Microgaster* sp., *Dykygaster* sp. (Дукујова, 2003). Имеются сведения о том, что цветки этого вида, содержащие микроскопические капли нектара, посещаются Мусцетопhagidae обоих полов (Ackerman, Mesler, 1979).

У растений в корнях имеется эумицетная толипофаговая эндомикориза. Корни к началу инфицирования достигают в длину 5–10 см. Грибная инфекция распространена по корню очень неравномерно и ее интенсивность невелика (7–45%) (Татаренко, 1991, 1995).

Охрана вида

Растение устойчиво к сенокосению, слабому выпасу, слабой рекреации и беглым пожарам, вид чувствителен к изменениям гидрологического режима (осушению, под-

топлению и др.) (Татаренко, 1991; Вахрамеева, Варлыгина, 1996; Вахрамеева и др., 1997а)

Вид занесен в Красные книги 33 регионов России. По-видимому, исчез в Тульской обл. Растет в 30 заповедниках и 4 национальных парках России: «Куршская коса», «Русский Север», «Зюраткуль» и «Таганай».

Культивируется в Ботаническом саду Санкт-Петербурга (Каталог ..., 1997). Разведение в культуре данного вида затрудняется сложностью создания условий для его выращивания.

Тайник nipпонский — *Listera nipponica* Makino

[*L. brevidens* Nevski, *L. cordata* (L.) R. Br. var. *nipponica* (Makino) Hiroe]

Изменчивость и таксономический статус

Нет сведений.

Распространение

Ареал восточно-азиатский, охватывает в России Хабаровский и Приморский края, юг Сахалина и Юж. Курилы (Невский, 1935; Воробьев и др., 1974; Ворошилов, 1982; Вышин, 1996). Кроме того, встречается в Японии. Карта 13.

Экология и фитоценология

Для вида характерна узкая экологическая амплитуда. Растения предпочитают тенистые влажные и сырые леса, на открытых местах никогда не встречаются. Вид растет на очень кислых, сильно увлажненных почвах, мало требователен к их богатству.

Listera nipponica встречается в темнохвойных еловых и пихтовых лесах.

Морфология

Растение с коротким вертикальным корневищем и длинными тонкими корнями, несущими корневые отпрыски. Стебель 10–20 (до 30) см высотой, прямой, в верхней части слегка железисто опушенный, с двумя листьями около середины. Листья супротивные, сердцевидно-почковидные или яйцевидно-дельтовидные, с остроконечием, блестящие, довольно плотные, усеченно-сердцевидные или усеченно-округлые, до 2,8 см длиной и 3,6 см шириной. Соцветие рыхлое кистевидное, до 8 см длиной, из 5–12 цветков. Цветки зеленовато-коричневые, с отогнутыми назад и прижатыми к завязи наружными листочками околоцветника. Прицветники до 0,3 см длиной, ланцетные. Цветоножки до 0,8 см длины, голые. Листочки околоцветника до 4 см длиной, узколанцетные, тупые. Губа до 0,7 см длиной, широко клиновидно-овальная, раздвоенная, с маленьким зубчиком между тупыми овальными лопастями, при основании с ушками до 0,15 см длиной.

$2n = 38$.

Онтогенез

Нет сведений.

Ритм сезонного развития, размножение

Цветет с июля по август. Цветение одной особи продолжается более месяца. Иногда может цвести в сентябре. *L. nipponica* размножается семенами и вегетативным путем.

Консортивные связи

Микотрофность у этого вида средняя, интенсивность инфекции 15–30% (Татаренко, 1996).

Охрана вида

Вид очень чувствителен к вырубке леса, пожарам, осушению и нарушению почвенного покрова (Вахрамеева и др., 1997а). Он не занесен в красные книги, охраняется на территории заповедников Буреинский, Ботчинский и Курильский.

Тайник яйцевидный — *Listera ovata* (L.) R. Br**Изменчивость и таксономический статус**

Вид характеризуется изменчивостью вегетативных и генеративных органов. Различают формы: *f. ovata*, *f. brachyglossa*, *f. platyglossa*, *f. multinervia*, *f. elliptica*, *f. longifolia*, *f. minima*, *f. densiflora* (Procházka, Velíšek, 1983).

Распространение

Ареал евразийский, охватывает всю Европу, Кавказ, Крым, Средиземноморье, Малую Азию, Среднюю Азию (Тянь-Шань, Джунгарию, Тарбагатай), Зап. Сибирь и юго-западную часть Вост. Сибири (Невский, 1935; Смольянинова, 1976; Иванова, 1987; и др.). В России широко распространен в европейской части, северная граница ареала проходит немного южнее Полярного круга; южная — совпадает с границей лесной зоны, в Сибири доходит почти до оз. Байкал. На Кавказе растет в горных лесах. Карта 13.

Экология и фитоценология.

Для вида характерна широкая экологическая амплитуда. Растения хорошо чувствуют себя в условиях полутени, но иногда встречаются на открытых местах. Мезофит, растет на почвах от средне-сухих до влажных. К богатству почвы нетребователен, растет как на средне-богатых, так и на бедных почвах. Обычно растет на слабо-кислых почвах, но может расти и на нейтральных и слабо-щелочных, но на очень кислых никогда не встречается (Ellenberg, 1974; Landolt, 1977). В горы поднимается до 2 000 м (Ziegenspeck, 1936; Ефремов, Антосяк, 1990).

Listera ovata растет в хвойных, широколиственных, мелколиственных и смешанных лесах, реже — на травяных полянах, по лесным опушкам, на сырых разнотравных лугах и ключевых болотах, на Украине — на лугово-степных участках (Загультский, 1990в). В северных областях он растет на осоковых, сфагновых, пушицевых, гипновых болотах, на заболоченных лугах и в лесах. В горах может подниматься до субальпийского пояса, где встречается по берегам рек и ручьев. Иногда растет в молодых посадках лиственных и хвойных пород (Summerhayes, 1951). Может встречаться в нарушенных местообитаниях, по обочинам шоссе и железных дорог (Вахрамеева и др., 1991), в заброшенных известняковых карьерах, где плотность популяции может достигать 30 экз. на 1 кв.м. Вид натурализовался в Сев. Америке. Нахождение его в нарушенных и искусственных фитоценозах свидетельствует о слабой конкурентной способности вида. Обычно *L. ovata* больших скоплений не образует. Число особей на 1 кв.м в природе варьирует от 1 до 14 (Perttula, 1941). В Московской обл. мы наблюдали в елово-широколиственном лесу популяцию с плотностью особей 1,6 на 1 кв.м и общей численностью более 100 экземпляров. Среди них было всего 2,5% генеративных растений, около 20% молодых и 77% взрослых вегетативных особей (Варлыгина, 1995). Небольшая популяция этого вида была обнаружена нами на территории Москвы в посадках липы на Ленинских горах.

Морфология

Травянистый многолетник с коротким толстоватым корневищем. Многочисленные придаточные корни длинные, шнуровидные. Стебель высотой от 20 до 70 см, с дву-

мя зелеными листьями, расположенными по середине. Ниже листьев стебель голый и более толстый, с буроватыми влагалищными листьями, выше — коротко железисто опушенный, с 1–3 срединными брактееми. Листья широкояйцевидные, суженные к основанию, сидячие со стеблеобъемлющим основанием, на верхушке тупые или с коротким заострением 4–15 см длиной и 3–5 см шириной. Листьев обычно два, иногда 3–4, они сближенные, почти супротивные, у вегетативных особей располагаются на верхушке надземного побега. Соцветие — узкая многоцветковая кисть 10–25 см длиной. Число цветков в соцветии до 40 и более (иногда до 100). У мощных особей этого вида на многоцветковых соцветиях имеются 2 срединные брактееи, у малоцветковых — их нет. Цветки зеленые, губа желтовато-зеленая, в 2–3 раза длиннее листочков околоцветника — 0,7–1,1 см, обратно-клиновидная, почти до середины разрезанная на две лопасти. Завязь веретенообразная или почти шаровидная, нескрученная, опушенная. Плод — овальная коробочка зеленого цвета, раскрывающаяся шестью щелями. Семена очень мелкие, светло-коричневые (Собко, 1989).

$2n = 32, 34–36$.

Онтогенез

Проращение семян этого вида в культуре изучали многие ученые (Downie, 1941, 1949; Stoutamire, 1964; Hadley, 1983; Lucke, 1984; Rasmussen et al., 1991; Золотухина, 2000). Установлено, что *in vitro* семена не прорастают сразу после посева, эндогенный период покоя длится около года (Золотухина, 2000). Крайне медленно семена прорастают в асимбиотической среде (Lucke, 1984), однако в симбиотической среде при добавлении органического азота получены благоприятные результаты (Rasmussen et al., 1991).

Ювенильные особи имеют 2 зеленых листа на побеге высотой 2–3 см. Зацветает растение на 13–15-й год (Summerhayes, 1951), или на 20-й и живет до 40 (Rasmussen, 1995) и даже до 70 лет (Inghe, Tamm, 1988). В условиях культуры развитие проходит быстрее. В Ботаническом саду МГУ нами были обнаружены растения с двумя маленькими листочками (до 15 мм в диаметре), которые могли образоваться самосевом не ранее 1988 г., а в 1996 г. одно из них зацвело. За время наблюдения в культуре у генеративных особей периодически (с интервалом в 4–5 лет) наблюдался кратковременный (на 1–2 года) переход в состояние вторичного покоя. Перерывы в цветении наблюдались редко.

Ритм сезонного развития и размножение

Зацветает в июле. Цветение одной особи продолжается более месяца. Иногда может цвести в сентябре (Summerhayes, 1951). Созревают плоды в августе-сентябре. Семена созревают быстро — в течение 18–19 дней (Золотухина, 2000) или примерно через 28 дней после опыления.

L. ovata размножается семенами. Семенная продуктивность сильно зависит от погодных условий: в дождливую погоду снижается до 10%, а в теплую и сухую возрастает до 100% (Собко, 1989). По сведениям разных авторов, плодов завязывается от 37 до 100% (Perttula, 1941; Загульский, 1989; Вахрамеева и др., 1991). Урожай семян может составлять от 310 до 1 620 семян на одну коробочку и около 20 тыс. семян на один генеративный побег (Загульский, 1989; Назаров, 1995). В природных условиях число всходов на 1 кв. м составляло от 1 до 14 (Perttula, 1941).

Консортивные связи

Типичный энтомофил, спектр опылителей очень широк — около 100 видов. Основными из них являются Hymenoptera Parasitica, Ichneumonidae, Symphyta, Coleoptera.

Наиболее приспособлены цветки к опылителям средней длины (8–12 мм), с маленькой ротовой частью (Nilsson, 1981). Porsch (1958) отмечает, что благодаря присутствию открытого нектара на губе, вид может опыляться примитивными опылителями, такими как *Chloroperla torrentium* и Ichnemonidae.

Присутствие гриба необходимо не только для прорастания семян, но и для развития растений в первые годы жизни. Однако во взрослом состоянии корни этого вида могут быть полностью свободны от грибов (Summerhayes, 1951).

У этого вида отмечена эумицетная толипофаговая эндомикориза с двумя видами грибов из рода *Rhizoctonia* (Downie, 1949). В настоящее время проводятся детальные исследования симбионтов вида на разных стадиях онтогенеза.

Охрана вида

Вид устойчив к сенокосению, слабому выпасу, слабой рекреации и беглым пожарам (Вахрамеева, Варлыгина, 1996; Вахрамеева и др., 1997а).

Вид занесен в Красные книги 34 регионов. Охраняется на территории 33 заповедников и 8 национальных парков.

По нашим наблюдениям и литературным данным (Arnold, 1927; Собко, 1989), в культуре хорошо размножается как семенами, так и вегетативно, отмечается самосев. Вид культивируют в ботсадах Москвы, Санкт-Петербурга, Екатеринбургa, и др.

Тайник сосновый (Саватье) — *Listera pinetorum* Lindl.

(*L. yatabei* Makino, *L. major* Nakai, *L. savatieri* Maxim ex Kom.)

Изменчивость и таксономический статус

Нет сведений.

Распространение

Ареал восточно-азиатский. В России охватывает Вост. Сибирь: Республику Саха (Якутия) — долина р. Учур, басс. р. Алдан; Забайкальский край (Читинская обл.) — только близ пос. Нерчинский Завод, Амгунск, а также Амурскую обл. (в окр. Токура и на крайнем юго-востоке Архаринского р-на), Еврейскую АО (в среднем течении р. Биджан, в верхнем течении рек Бира и Большая Каменушка), Хабаровский и Приморский края, Юж. Курилы (о-ва Кунашир и Шикотан), указан для юга Сахалина (Невский, 1935; Воробьев, Ворошилов и др., 1975; Ворошилов, 1982; Вышин, 1996; Иванова, 1987; Аверкова, 2009). Кроме того, встречается в Китае, Японии и на Корейском п-ове. Карта 7.

Фитоценология и экология

Для вида характерна узкая экологическая амплитуда. Растения предпочитают тенистые влажные леса, на открытых местах никогда не встречаются. Мезофит, растет на почвах от средне сухих до влажных, к богатству почвы не требователен, растет как на средне богатых, так и на бедных почвах, обычно со слабокислой и кислой реакцией. Предпочитает хорошо дренированные почвы. *Listera pinetorum* растет в тенистых темнохвойных еловых и пихтовых лесах, в хвойно-широколиственных лесах, а также в ольховниках, и лесах из березы даурской, обычно на участках с разреженным травяным и развитым моховым покровом (Иванова, 1987; Вышин, 1996). В Якутии растет во влажных лесах с участием ели аянской. Встречается небольшими несомкнутыми группами (по 10–18 особей). Плотность ценопопуляций 0,5–0,2 особи

на 1 кв.м. Около 50% популяции составляют генеративные растения (Никитина и др., 1987; Аверкова, 2009).

Морфология

Растение с коротким вертикальным корневищем и длинными корнями, несущими корневые отпрыски. Стебель до 22 см высотой, прямой. Развитых листьев два, они сближенные, сидячие, тонкие, почковидные или сердцевидные, тупо заостренные или тупые, тускло-зеленые, до 3 см длиной и 3,2 см шириной. Выше листьев стебель слегка железисто опушенный, с 1–2 маленькими редуцированными листочками. Ниже листьев стебель голый с одним светло-бурым влагалищем. У вегетативных растений два сближенных листа расположены на верхушке надземного побега 3–10 см высотой.

Соцветие рыхлое кистевидное, до 7,5 см длиной, из 4–10 зеленоватых цветков. Прицветники до 0,3 см длиной, заостренные, ланцетные. Цветоножки до 0,7 см длиной, железисто-опушенные. Листочки околоцветника до 0,3 см длиной, заостренные, ланцетные. Губа до 0,7–1,0 см длиной, продолговато-обратносердцевидная, с двумя тупыми лопастями и неглубокой выемкой между ними, к основанию суженная, на конце наиболее широкая, до 0,3–0,45 см.

$2n = 20$.

Онтогенез

Нет сведений.

Ритм сезонного развития, размножение

Цветет с июля по август. Плодоношение — август–сентябрь. Цветение одной особи продолжается несколько недель. *Listera pinetorum* размножается семенами и вегетативно с помощью корневых отпрысков. Процент завязывания плодов невысок, а иногда плоды не завязываются совсем (Никитина и др., 1987). Размножение преимущественно вегетативное.

Консортивные связи

Микотрофность слабая, интенсивность микоризной инфекции у взрослых растений до 15%, заражение корней нерегулярное (Татаренко, 1996).

Охрана вида

Растение очень чувствительно к вырубке леса, пожарам, нарушению почвенного покрова и осушению (Вахрамеева и др., 1997а).

Вид занесен в Красные книги Амурской обл., Еврейской АО, Республики Саха (Якутия), Забайкальского края. Он охраняется в 7 заповедниках России: Курильском, Лазовском, Хинганском (только одна небольшая группа особей) (КК Амурской обл., 2009), Сихотэ-Алинском, Буреинском, Ботчинском, «Бастак».

Культивирование вида не изучено. Известно, что он произрастает в заповедной части Ботанического сада-института ДВО РАН (Владивосток) (Сосудистые..., 2001).

Род Гнездовка — *Neottia* Guett.

Включает около 10 видов, широко распространенных в Европе и Азии. Растения тенистых лесов. На изучаемой территории 5 видов. Растения гнездовки обыкновенной содержат небольшое количество хлорофилла *a* в неактивной форме, фотосинтез не наблюдается (Montfort, Kusters, 1940).

Гнездовка азиатская — *Neottia asiatica* Ohwi

Изменчивость и таксономический статус

Нет сведений.

Распространение

Ареал восточно-азиатский, охватывающий дальневосточные регионы России — Хабаровский и Приморский края, Еврейскую АО, Сахалинскую обл. (юг Сахалина и Юж. Курилы — о-ва Кунашир, Итуруп, Шикотан), а также Камчатку (известно 14 местонахождений, преимущественно в южной части), где вид находится на северном пределе распространения. За пределами России встречается в Японии и Китае (Ворошилов, 1985; Вышин, 1996). Карта 8.

Экология и фитоценология

Для вида характерна узкая экологическая амплитуда. Растения предпочитают условия сильного затенения, и требовательны к наличию мощного гумусового горизонта и слоя подстилки из опавших листьев, хвои, веток и других растительных остатков. *Neottia asiatica* растет на слабокислых и кислых почвах от средне-сухих до влажных.

Растет в тенистых хвойных и смешанных лесах с разреженным травяным покровом. Никогда не образует крупных скоплений (Вахрамеева и др., 1991). В Большехецирском заповеднике растет на склонах хребта, на замшелых камнях в пихтово-еловых лесах (Мельникова, 1987). На Камчатке встречается в поймах рек под пологом высокоотравья, в каменноберезовых лесах до 780 м над ур. моря. Популяции малочисленные (КК Камчатки, 2007). В Еврейской АО встречается единично или небольшими группами только в заповеднике «Бастак». Растет на плодородных почвах в тенистых лиственных и смешанных лесах (КК Еврейской АО, 2006).

Морфология.

«Бесхлорофилльное» растение с коротким горизонтальным корневищем, усаженным короткими толстыми корнями. Стебель до 35 см высотой, желтовато-бурый, тонкий, голый, с 2–5 влагалищными листьями. Соцветие — кисть до 9 см длиной и 1,8 см в диаметре, довольно густая, голая с 12–25 буроватыми цветками. Прицветники до 0,2 см длиной, яйцевидные, слегка заостренные, несколько короче буроватых цветков. Наружные листочки околоцветника до 0,45 см длиной и 0,1 см шириной, очень острые, ланцетные. Внутренние листочки околоцветника до 0,3 см длиной, острые. Губа до 0,3 см длиной и 0,12 см шириной, яйцевидная, острая, цельная. Коробочка до 0,65 см длиной.

2n = 18, 20 и 36.

Онтогенез.

Нет сведений.

Размножение и ритм сезонного развития

Цветет с конца мая до августа, сроки различны в разных частях ареала. Плодоношение — с августа. Размножается семенами.

Консортивные связи

Растение микотрофное на протяжении всего онтогенеза. Инфицированность корней 70–98% (Татаренко, 1996).

Охрана вида

Плохо переносит вырубку леса, пожары и нарушение почвенного покрова.

Вид занесен в Красные книги Еврейской АО и Камчатки. Охраняется в 6 заповедниках дальневосточного региона России: «Бастак», Большехехцирском, «Кедровая падь», Лазовском, Сихотэ-Алинском, Уссурийском, а также в Налычевском природном парке на Камчатке.

Сведений о культивировании нет.

Гнездовка камчатская — *Neottia camtschatea* (L.) Reichenb. fil.

Изменчивость и таксономический статус

Neottia camtschatea значительно отличается от других представителей рода, встречающихся на территории России, по строению соцветий и цветков наиболее близок к видам рода *Listera* (Невский, 1935).

Распространение

Ареал азиатский. В России вид встречается в Западной (Алтай), Средней (Республика Тыва) и Вост. Сибири — в Республиках Саха (Якутия) и Бурятия, в Иркутской обл., на Дальнем Востоке — в Хабаровском крае (только в долине р. Мая, восточный предел распространения). За пределами России он распространен в Центр. Азии: Казахстан, Киргизия, Таджикистан, Джунгария и Сев. Монголия (Невский, 1935; Кузнецов, Павлов, 1958; Никитина, 1951; Григорьев, Овчинников, 1963; Иванова, 1987; Вышин, 1996). Карта 8.

Экология и фитоценология

Для вида характерна широкая экологическая амплитуда. Чаще растет в затененных условиях, но может встречаться и на открытых каменистых склонах. Обычно вид растет на почвах хорошо дренированных, от среднеувлажненных до влажных, на мощной подстилке из опавших листьев, хвои и других растительных остатков.

Растет в тенистых лиственных, сосновых и еловых лесах, реже в лиственных лесах, в пойменных лесах, по берегам горных рек, на каменистых склонах. В лесах по берегам рек поднимается до высоты 3 100 м над ур. моря (Григорьев, Овчинников, 1963). Может встречаться в пойменных тугайных лесах в Казахстане (Кузнецов, Павлов, 1958). Численность популяций в Хабаровском крае очень низкая.

Морфология

Растение с коротким корневищем, негусто усаженным длинными (до 10–20 см) корнями. Стебли одиночные или в числе 2–3, до 30 см высотой, желтоватые или зеленые, тонкие, 0,15–0,3 см толщиной, в верхней части железисто-волосистые, с 3 зеленоватыми влагалищными листьями. Соцветие — рыхловатая кисть 5–15 см длиной, с железисто опушенной осью, цветками и завязью. Цветков 10–20, околоцветник бледно-зеленый, губа темно-зеленая. Прицветники до 0,6 см длиной, яйцевидные, от коротко заостренных, до туповатых. Наружные листочки околоцветника до 0,4 см длиной и 0,15 см шириной, продолговато-яйцевидные, туповатые. Внутренние листочки околоцветника до 0,4 см длины и 0,05 см шириной, линейные, туповатые. Губа до 0,9 см длиной и 0,3 см шириной, обратноклиновидная, до 1/3 надрезанная на 2 туповатые прямые лопасти. Она обычно вдоль сложенная, с завернутыми книзу краями, которые густо усажены беловатыми мелкими сосочками. Завязи зеленые, до 0,6 см длиной.

$2n = 40$.

Онтогенез

Онтогенез вида впервые был изучен в популяции, обнаруженной в Горном Алтае (Татаренко и др., 2007). Ювенильные растения представлены подземным побегом, с

единственной растущей апикальной почкой, имеют до 10 корней. У имматурных растений начинается ветвление главного побега при развитии на нем 1–2 пазушных почек наряду с апикальной. Растение начинает формировать разветвленное корневище. Взрослая вегетативная особь имеет 3 порядка ветвления. Когда одновременно в нескольких (2–8) почках закладываются цветоносы, растение переходит в генеративное возрастное состояние. По нашим данным, развитие особи от стадии протокорма до первого цветения происходит за 3–5 лет. Особи цветут ежегодно в течение 3 лет, о чем можно было судить по сохраняющимся остаткам старых цветоносов. Возможно, особи способны цвести и в течение более длительного срока. Лишь около 25% генеративных растений цветут с перерывом в один год.

Размножение и ритм сезонного развития

Цветет в июле, плодоносит в августе-сентябре. Размножается преимущественно семенами. Вегетативное размножение осуществляется регулярно корневыми отпрысками и ветвлением корневищ (Татаренко и др., 2007). Корневища *N. camtschatea* интенсивно ветвятся, одновременно на одном корневище может развиваться до 10 почек, 8 из которых могут быть генеративными. Большинство гербарных образцов *N. camtschatea*, собранных в разных частях ареала вида, имеют от 2 до 5 генеративных побегов на одном растении, что свидетельствует о широком распространении этого явления.

Относительная численность корней, несущих придаточные побеги, колеблется от 1,8 до 21,6% у генеративных и взрослых вегетативных особей. Придаточные побеги отсутствовали на корнях ювенильных растений. Морфогенез корневых отпрысков *N. camtschatea* подробно описан (Татаренко и др., 2007), и выявлено его значительное сходство с морфогенезом корневых отпрысков у *Listera cordata* (Виноградова, 1996).

Консортивные связи

Растение микогетеротрофное — питание за счет гриба происходит на протяжении всего онтогенеза. Инфицированность корней 70–98% (Татаренко и др., 2007).

Охрана вида

Плохо переносит вырубку леса, пожары и нарушение почвенного покрова (Вахрамеева и др., 1997а). В Хабаровском крае наблюдается снижение численности вида в последние годы из-за катастрофических пожаров. Вид занесен в Красные книги Республики Бурятия, Иркутской обл., Республики Саха (Якутия), Хабаровского края. Охраняется в 4 заповедниках Юж. Сибири: Алтайском, Байкало-Ленском, Джергинском, Олекминском, а также в национальных парках Тункинский и «Ленские столбы»..

Гнездовка настоящая — *Neottia nidus-avis* (L.) Rich.

Изменчивость и таксономический статус

Помимо типичной разновидности выделяют var. *glandulosa* Beck. (Невский, 1935) с железистым опушением на оси соцветия, завязях и цветоножках, а также несколько форм — f. *nidus-avis*, f. *dilatata*, f. *brachystellis* (Procházka, Velíšek, 1983).

Распространение

Ареал евразийский. Вид широко распространен в Европе от Скандинавии до Средиземноморья, Крыма и Малой Азии (Flora Europaea, 1980), а также на значительной части Азии — Кавказ и Зап. Сибирь (Невский, 1935). В Вост. Сибири и на Дальнем Востоке ее замещает викарирующий вид *N. papilligera* Schlechter (Вышин, 1996). На

территории России вид растет в лесной зоне европейской части, от Карелии, Архангельской и Вологодской обл. на севере, до Ростовской и Волгоградской на юге, на Кавказе и Урале — в горных лесах, по югу Сибири доходит до Алтая, Хакасии и Красноярского края (Иванова, 1987). Карта 14.

Экология и фитоценология

Вид теневынослив, успешно существует под густым пологом деревьев и кустарников среди слабо развитого травяного покрова. К почве требователен, предпочитает почвы богатые, с рыхлой хорошо гумусированной подстилкой, с pH от нейтрального до щелочного. В Московской обл. растет на бурой лесной оподзоленной почве с pH около 5,8 (Вахрамеева, Богомолова, 2001). В Чехословакии отмечена на почвах с pH 6,1–8,5 (Procházka, Velíšek, 1983).

Обычно вид растет в лесах, чаще широколиственных, но также встречается в мелколиственных, смешанных, изредка и в хвойных. В Крыму мы встречали вид в горных сосновых лесах, на Кавказе — в горных буковых и долинных широколиственных, в Средней России — преимущественно в широколиственных и хвойно-широколиственных, реже мелколиственных лесах, но везде на участках с несомкнутым травяным покровом.

Вид может встречаться одиночными экземплярами и небольшими группами, очень редко скоплениями до 50 и более особей. Наблюдения, проведенные в Московской обл. в смешанных хвойно-широколиственных лесах, показали колебания численности популяции вида от 69 до 88 растений в течение ряда лет, но после сильной летней засухи численность снизилась сначала до 44, а затем и до 18 особей (Вахрамеева и др., 2008).

В Башкирии отмечена наибольшая численность во влажные годы, максимальная плотность 4–6 особей на 1 кв.м. Установлено, что в аномально сырые годы до 10% генеративных особей сгнивает (Жирнова, Гайсина, 2005).

Морфология

«Бесхлорофилльное» растение с коротким корневищем, несущим многочисленные, густо расположенные толстые корни 3–7 см длиной. Растение высотой 25–45 см. Соцветие 10–20 см длиной, многоцветковое, плотное, внизу более рыхлое. Прицветники линейно-ланцетные, 0,4–0,8 см длиной. Цветки желтовато-буроватые с медовым запахом. Листочки наружного круга околоцветника обратнойцевидные, тупые, 0,4–0,6 см длиной. Листочки внутреннего круга чуть короче. Губа более темная, чем остальные листочки околоцветника, на конце разделенная на две серповидно-кверху изогнутые лопасти, на концах закругленные.

$2n = 36$.

Онтогенез

Развитие растения из семян происходит достаточно медленно. Лишь на 9–10-й год формируется надземный цветонос (Ziegenspeck, 1936). По нашим данным, развитие особи от стадии протокорма до генеративного возрастного состояния происходит в течение 6–9 лет на Кавказе и в Крыму, а в Подмосковье этот процесс может занимать 3–5 лет (Татаренко, 2002). Но по мнению других авторов этот вопрос заслуживает серьезного дополнительного изучения (Вахрамеева и др., 2008).

Протокормы *N. nidus-avis*, как и у всех орхидных, представляют собой слабо дифференцированные образования (Irmisch, 1853). После того, как на протокорме начинает рост верхушечная почка, можно говорить об образовании ювенильного побега, на первых междоузлиях которого сразу появляются корни. Ювенильная особь представлена

корневищем 0,3–1 см длиной, на котором располагается 3–15 корней длиной 0,2–0,9 см. Переход особи в имматурное возрастное состояние характеризуется не только заметным увеличением размеров корневища (длина до 2 см) и числа корней (20–50 шт.), но и началом процессов дифференциации в пазушных почках на корневище. Взрослая виргинильная особь представляет собой корневище около 3 см длиной, число корней достигает 80–120, а их длина 1,5–3 см. Генеративный период жизни особи обычно длится не более 1 года, и лишь в случае развития боковых побегов — 2–4 года.

Генеративные особи иногда отмирают на стадии образования цветоноса внутри почки.

Ритм сезонного развития и размножение

Рост корневища вегетативных особей *N. nidus-avis* происходит в течение сезона вегетации, характерного для данной географической точки. Например, на Кавказе это апрель–июнь, после чего наступает засушливый жаркий период, неблагоприятный для роста. В Подмосковье это май–август. За этот период особь образует годичный прирост, состоящий из 6–7 метамеров моноподиального корневища. В неблагоприятный для вегетации сезон нарастания корневища не происходит, и апикальная почка находится в покоящемся состоянии. Соцветие формируется в верхушечной почке подземного побега за год до образования надземного цветоноса. Цветение происходит в мае в южных частях ареала вида, и в июне в центре европейской части России. Цветонос остается живым до момента созревания плодов в августе–сентябре, после чего он засыхает, а подземная часть несущего его побега чаще полностью отмирает. В кавказских и крымских популяциях отмечены многочисленные случаи, когда отмирает только надземный цветонос, а корневище продолжает функционировать еще в течение 2–4 лет.

В популяциях *N. nidus-avis* в Подмосковье основным способом размножения является семенное. Процент цветков, образующих плоды, довольно высок (75–85%). Семена высыпаются из зрелых плодов в течение осени и следующей весны. Вегетативное размножение *N. nidus-avis* может осуществляться двумя способами: за счет разрастания самого корневища и за счет образования придаточных почек на корнях. В первом случае пазушные почки, располагающиеся в базальной части корневища, образуют ювенильные и имматурные побеги, а почки, размещающиеся ближе к основанию цветоноса, сразу формируют генеративные боковые побеги. Развитие спящих пазушных почек может наблюдаться уже у имматурных особей, однако наиболее часто оно встречается у взрослых растений. Интенсивность этого способа вегетативного размножения невелика. Так, в популяции *N. nidus-avis* в Краснодарском крае, насчитывавшей более 50 генеративных и около 80 вегетативных особей, вегетативное размножение было отмечено у 1% растений (Татаренко, 2002).

Второй способ вегетативного размножения гнездовки обыкновенной — образование вегетативных зачатков на апексах корней. Корни *N. nidus-avis* способны образовывать придаточные побеги, что было замечено еще в середине XIX века (Prillieux, 1856). По некоторым данным (Князев, Князева, 1988; Rasmussen, 1995), образование почек происходит на корнях *N. nidus-avis*, самостоятельно существующих в почве после отмирания материнского побега. Мы также наблюдали корни с почками, автономно существующие в почве некоторое время. Однако само заложение почек на корнях происходило, пока корни были соединены с живым побегом. Корни, не имевшие почек, всегда отмирали целиком, вместе с побегом. Корни с почками, существующие в почве автономно, отмирают постепенно. Иногда живой остается только апикальная часть корня, несущая

почку. К самостоятельному существованию и дальнейшему росту способны почки, в основании которых заложены собственные корневые зачатки.

При этом способе размножения наблюдается глубокое омоложение вегетативного потомства, до стадий, соответствующих протокормам и ювенильным растениям семенного происхождения. Корни с почками отмечены нами у имматурных, виргинильных и генеративных особей. У вегетативных особей почки образуются на единичных, а у генеративных — на 30–60 и более корнях. Интенсивность такого размножения может быть весьма высока. В условиях Уральского региона вегетативное размножение посредством образования почек на корнях наблюдалось у 25–30% особей (Князев, Князева, 1988). По нашим данным, для Кавказа, Крыма и Подмосковья, этот показатель не превышает 3% (Татаренко, 2002).

Консортивные связи

Опыление цветков *N. nidus-avis* подробно изучено в Европе (Дарвин, 1950; Summerhayes, 1951), и выявлена их способность к самоопылению. Дукујова (2003) отмечает, что цветки гнездовки могут опылять мухи. Растения иногда цветут и плодоносят подземно (Delforge, 1995). Симбиотические взаимодействия *N. nidus-avis* с микоризообразующими грибами уже более 100 лет являются объектом исследования (Bernard, 1909; Burgeff, 1932, 1936, 1959; Dorr, Kollmann, 1969). Гнездовка питается исключительно за счет микоризного гриба на протяжении всего онтогенеза, поэтому тип питания этой орхидеи предложено называть холомикотрофией (Крюгер, Шардакова, 1980). Микориза в корнях *N. nidus-avis* была описана как эумицетная птиофаговая (Селиванов, 1981). В наружном слое коры корней гриб находится в форме плотных клубков гиф (пелотонов), а во внутренних слоях происходит переваривание птиосом — специальных телец, образующихся при излиянии грибной плазмы в полость клетки хозяина. В качестве симбионтов описаны виды рода *Sebacina* (Selosse et al., 2002).

У *N. nidus-avis*, как и у некоторых других микотрофных орхидей (*Corallorhiza*, *Limodorum*, *Gastrodia*), гриб присутствует в корневище. Однако переваривание его происходит здесь по типу толипофаговых микориз, то есть пелотоны постепенно перевариваются в тех же клетках, в которых они образовались. Корневища особей всех возрастных состояний заняты грибом вплоть до апикальной почки. В осевых частях пазушных почек гриб появляется после начала образования на них придаточных корней.

Интенсивность микоризной инфекции в корнях и корневище *N. nidus-avis* составила 80–90%. Инфицирование корней происходит уже при длине 0,3–0,5 см. *N. nidus-avis* является сильно микотрофным растением во всех частях ареала. Интенсивность микоризной инфекции в корневище увеличивается с возрастом побега. Так, у ювенильного побега $S=20\%$, гриб представлен слабо закрученными гифами; у взрослого виргинильного и генеративного побегов $S=75–85\%$, гриб существует в форме плотных пелотонов (Татаренко, 1996).

Подземные органы гнездовки содержат большое количество крахмала в качестве основного запасного питательного вещества (Растительные..., 1994). Именно поэтому в корневище гнездовки очень часто обнаруживаются почвенные беспозвоночные: личинки насекомых и нематоды. Нередки случаи повреждения и полного уничтожения соцветий на стадии внутрипочечного развития в результате деятельности грызущих насекомых.

Охрана вида

Вид занесен в Красные книги 32 регионов. Растет на территории 23 заповедников России, а также в 12 национальных и природных парках.

Растение культивируется в Ботаническом саду Баку (Азербайджан) (Каталог..., 1997).

Гнездовка сосочконосная — *Neottia papilligera* Schlechter

Изменчивость и таксономический статус

Нет сведений.

Распространение

Ареал восточно-азиатский. Вид викарирующий, замещает *N.nidus-avis* в Сибири и на Дальнем Востоке (Вышин, 1996). В России *N. papilligera* встречается в Хабаровском (Буреинский р-н) и Приморском (Уссурийский район) краях, в Сахалинской обл. — на Юж. Курилах (Вышин, 1996), о. Монерон (найден нами в 1993 г.), указан для Сахалина (Ворошилов, 1985), отмечен на Горном Алтае (Герасимович, 2012). Растения, найденные в окр. Красноярска, сначала были отнесены к *Neottia papilligera* (Иванова, 1987), затем описаны как новый вид — *Neottia krasnojara* Antipova (Антипова, 2007), но потом опять отнесены к синонимам *Neottia papilligera* (Н.К. Ковтонюк в сводке Конспект флоры Азиатской России, 2012, с. 452). Растения из этих локальных местонахождений нуждаются в дальнейшем изучении, т.к. расположены далеко от основного ареала *Neottia papilligera*. Следует отметить, что эти местонахождения находятся на границе ареала другого близкого викарирующего вида — *N. nidus-avis*.

За пределами России вид распространен в Китае, Японии и на Корейском п-ове. Карта 14.

Экология и фитоценология

Для вида характерна узкая экологическая амплитуда. Растения предпочитают условия сильного затенения и хорошо увлажненные почвы без застоя влаги. Они требовательны к присутствию хорошего мощного гумусового горизонта и слоя подстилки из опавших листьев, хвои и других растительных остатков.

Растет в тенистых густых хвойных и хвойно-широколиственных лесах (Вышин, 1996; Мельникова, Вахрамеева, 1998). По нашим наблюдениям, встречается также в лесах из ольхи, каменной березы и бархата сахалинского с густым подлеском. В окрестностях Владивостока растет изредка по бассейнам почти всех рек в мало нарушенных лесах (Верхолат, 1998). В Большехецирском заповеднике местонахождение расположено на склоне хребта в разреженном смешанном лиственном лесу (Никитина и др., 1987), а также в дубняке осоково-разнотравном с сомкнутостью крон 0,7–0,8 и общим проективным покрытием травостоя 25–50% (Мельникова, Вахрамеева, 1998). Чаше встречается отдельными особями, иногда небольшими группами.

Морфология

«Бесхлорофилльное» растение с коротким корневищем, которое густо покрыто многочисленными толстыми цилиндрическими корнями. Стебель 20–30 см высотой, толстый, желтовато-буроватый, с 4–5 буроватыми чешуевидными влагалищами, безлиственный. Соцветие — кисть 10–13 см длиной и 2,5–3 см в диаметре, многоцветковая, в верхней части густая, в нижней — разреженная. Ось соцветия, цветоножки и завязи

густо покрыты рыжевато-бурыми железистыми волосками, реже голые или почти голые. Прицветники до 0,7 см длиной, линейно-ланцетные, пленчатые, короче или почти равны завязи с цветоножкой. Цветки мелкие, цветоножки тонкие. Наружные листочки околоцветника до 0,5 см длиной и 0,22 см шириной, продолговатые, тупые, с наружной стороны с мельчайшими сосочками. Внутренние листочки околоцветника немного короче, с одной жилкой. Длина губы до места разделения на 2 лопасти 0,3–0,4 см. Ее лопасти до 0,6 см длиной, серповидно согнутые, часто на конце и по краю волнистые и иногда выемчатые. Коробочка до 1,0 см длиной.

$2n = 36$.

Онтогенез

Нет сведений.

Размножение и ритм сезонного развития

Цветет с конца мая по июль, плодоносит в сентябре (Мельникова, 1987).

Размножается семенами, однако величина семенной продукции не определена. Вегетативное размножение имеет место у наиболее жизнеспособных особей в результате образования боковых побегов на корневище (Татаренко, 1996, 2002).

Консортивные связи

Растение холомикотрофное — питание за счет гриба происходит на протяжении всего онтогенеза. Инфицированность корней 70–90% (Татаренко, 1996). Микориза была обнаружена как в корнях, так и в корневище. Особенности микоризы сходны с *N. nidus-avis* (Татаренко, 1996).

Охрана вида

Плохо переносит вырубку леса, пожары, вытаптывание и нарушение почвенного покрова (Вахрамеева и др., 1997а).

Вид занесен в Красные книги Амурской обл., Еврейской АО и Хабаровского края. Растет на территории 8 заповедников России: Алтайского, «Бастак», Большехецирского, «Кедровая Падь», Лазовского, Сихотэ-Алинского, Хинганского, Уссурийского.

Введение в культуру затруднено из-за особенностей биологии вида (преимущественно подземный образ жизни). Вид произрастает в заповедной части Ботанического сада-института ДВО РАН (Владивосток) (Сосудистые..., 2001).

Гнездовка уссурийская — *Neottia ussuriensis* (Kom. et Nevski) Soó
(*Holopogon ussuriensis* Kom. & Nevski)

Изменчивость и таксономический статус

Нет сведений.

Распространение

Ареал восточно-азиатский, эндемик Юж. Приморья. Встречается только на юге Приморского края. Известен из двух местонахождений: в заповеднике «Кедровая падь» и в Лазовском р-не, где очень редок (Ворошилов, 1982; Вышин, 1996). Впервые вид был обнаружен В.Л. Комаровым в 1935 г. в заповеднике «Кедровая падь» (Хасанский р-н) и повторных находок в течение длительного времени не было зарегистрировано (Ракова, 1987). В 1984 г. А.В. Таран нашел этот вид в Лазовском р-не на Лазовском хр., в среднем течении ключа Елоховского у подножья г. Лысая Беневская в долинном лесу (Вышин, 1996). А в 2003 г. В.Э. Скворцов повторно нашел гнездовку уссурийскую в запо-

веднике «Кедровая падь» на крутом склоне Сухореченского хр., в 300 м на юго-восток от места впадения второго Золотого ручья в р. Кедровку (Скворцов, 2004). Карта 12.

Фитоценология и экология

Вид характеризуется узкой экологической амплитудой. *N. ussuriensis* растет в тени, на хорошо увлажненных почвах, требователен к наличию мощного слоя гумуса и подстилки из опавших листьев, хвои, веток и других растительных остатков. Растет в смешанных хвойно-широколиственных лесах по долинам рек.

Единственный экземпляр, найденный в 2003 г, рос в кедрово-широколиственном лесу с *Betula costata*, *B. schmidtii* (Скворцов, 2004).

Морфология

«Бесхлорофилльное» растение с коротким корневищем и многочисленными тонкими, радиально расходящимися корнями. Стебель 15–20 см высотой, относительно тонкий, с 3–4 чешуевидными влагалищами. Соцветие до 9 см длиной, рыхловатое. Ось соцветия и завязи покрыты рыжими волосками. Прицветники до 0,6 см длиной, ланцетные, опушенные. Цветки белые. Наружные листочки околоцветника до 0,4 см длиной и 0,15 см шириной, продолговато-ланцетные, туповато заостренные. Внутренние листочки околоцветника более тупые. Губа до 0,4 см длиной и 0,15 см шириной, цельная, тупая, обращена вниз.

Онтогенез

Нет сведений.

Ритм сезонного развития и размножение

Цветет в августе–сентябре, размножается семенами.

Консортивные связи

Нет сведений.

Охрана вида

Плохо переносит вырубку леса, пожары и нарушение почвенного покрова, хотя последняя находка вида в 2003 г. сделана на месте, где были видны следы низового пожара.

Вид был занесен в Красную книгу СССР (1978, 1984), не включен в Красную книгу РФ (1988) из-за сомнений в реальности его существования. После новых находок, вид занесен в Красные книги Российской Федерации и Приморского края. Охраняется на территории заповедника «Кедровая падь».

Род Амитостигма — *Amitostigma* Schlechter

Около 30 видов, распространенных в Юго-Восточной Азии — Корее, Китае, Японии. Мелкие наземные травы, часто обитающие в горах на моховых болотах и сырых лугах.

Амитостигма Киноситы — *Amitostigma kinoshitae* (Makino) Schlechter (*A. hisamatsui* Miyabe & Tatew., *Gymnadenia kinoshitae* Makino)

Внутривидовая систематика

Нет сведений.

Распространение

Ареал восточно-азиатский. На территории России *Amitostigma kinoshitae* произрастает на о. Кунашир (Невский, 1935; Вышин, 1996), в Алахинском лесничестве (Баркалов, Еременко, 2003). В Японии вид отмечен для о-вов Хоккайдо и Хонсю. Курило-японский эндемик (Ohwi, 1965). Карта 15.

Экология и фитоценология

A. kinoshitae приурочен к местообитаниям с достаточным освещением и увлажнением и невысокой конкуренцией со стороны травянистых растений. Вид обитает на осоково-моховых и сфагновых болотах, на сплавинах озер, а также на сырых разнотравно-осоковых лугах. В Японии вид изредка встречается на влажных скалах, вдоль водотоков в горах, где поселяется на моховых субстратах или участках, богатых перегноем. В одном из местонахождений на о. Кунашир, *A. kinoshitae* был обнаружен на сфагновом субстрате в основании кочек *Eriophorum* sp. Сопутствующими видами являются *Rynchospora alba*, *Lobelia sessilifolia*, *Sanguisorba parviflora*, *Calamagrostis* sp., *Iris* sp. В другом местонахождении *A. kinoshitae* произрастал на кочках сфагновых мхов среди *Drosera rotundifolia*, *Eriophorum* sp., *Ledum palustre*. Популяции могут быть многочисленными — до нескольких сотен особей, с плотностью до 57 особей на 1 кв.м.

Морфология

Растение с продолговатым корневым клубнем до 0,8 см в диаметре и 1,5–2 см длиной. Стебель, прямой, тонкий, 10–15(20) см высотой, с 1(2) листом, расположенным несколько ниже середины стебля. Лист сидячий, линейный, до 5–8 см длиной и 0,5–0,8 см шириной. Соцветие однобокое, малоцветковое (2–5 цветков), цветки от белых до бледно-розовых. Прицветники широколанцетные, до 0,8 см длиной, заостренные. Наружные листочки околоцветника до 0,45 см длиной, тупые, с 3 жилками. Внутренние листочки околоцветника подобны наружным, с 2 жилками. Губа до 0,8–1,0 см длиной, трехлопастная, срединная лопасть с небольшой выемкой на конце, боковые лопасти ланцетные. Шпорец до 0,15 см длиной, тупая. Коробочка на короткой ножке.

$2n = 42$.

Онтогенез

Протокормы *A. kinoshitae* нами не были обнаружены в ходе полевых исследований на о. Кунашир. Ювенильные растения имеют один прикорневой лист, длиной около 4 см, шириной 0,1–0,15 см. Диаметр корневого клубня составляет около 0,2–0,3 см. Растение образует два тонких придаточных корня длиной 0,5–0,8 см. При переходе растений во взрослое состояние увеличиваются размеры всех органов: длина листа — до 5 см, ширина — до 6 мм. Корневой клубень достигает 1,2 см длины и 0,6 см толщины. Длина корней возрастает до 4–5 см, но их число остается неизменным. В обследованных популяциях преобладают генеративные особи, что свидетельствует о продолжительном генеративном периоде у этого вида (Татаренко, 1996).

Ритм сезонного развития и размножение

A. kinoshitae — летнезеленая орхидея, цветет в августе, плоды созревают в сентябре. Плодообразование вида составляет около 80%. Нами было выявлено, что около 25% генеративных особей в популяциях *A. kinoshitae* имеют по два дочерних тубероида, что ведет к вегетативному размножению. Растения часто вместо цветков образуют 2–4 пропагулы, имеющие форму корнестеблевого тубероида (Маекава, 1975). Молодые растения вегетативно не размножаются (Татаренко, 1996).

Консортивные связи

Микориза хорошо развита в корнях взрослых растений ($C=75\%$), обильно покрытых корневыми волосками и эктогифами, прочно сцепляющими корни орхидеи с субстратом произрастания — сфагновыми мхами. Корни молодых растений, вследствие их малой длины, часто остаются свободны от гриба, либо микориза сформирована только у

их основания. Корневой клубень также плотно оплетен эктогифами различных грибов, однако их проникновение внутрь клубня не наблюдалось (Татаренко, 1996).

Охрана вида

Редко встречающееся растение. Вид очень чувствителен к осушению местообитаний, вытаптыванию и выпасу.

Занесен в Красные книги Российской Федерации и Сахалинской обл. Охраняется в Курильском заповеднике.

Вид хорошо растет при посеве на питательные среды.

Род Анакамптис — *Anacamptis* Rich.

Род состоит из 10 видов, распространенных в Европе и Средиземноморье. Отличаются широкой экологической нишей. На изучаемой территории 1 вид. До недавнего времени род считался монотипным, однако в последнее время на основе кариологических и цитогенетических исследований в род *Anacamptis* предложено включить несколько видов рода *Orchis* с $2n=32, 36$ — *Orchis coriophora*, *O. laxiflora*, *O. morio*, *O. papilionacea* комплекс (Bateman et al., 1997; Pridgeon et al., 2001).

Анакамптис пирамидальный — *Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich.

Изменчивость и таксономический статус

Вид характеризуется значительной вариабельностью как вегетативных (размер растения, форма листьев), так и генеративных органов (размеры соцветия, окраска цветков). В связи с этим выделяют ряд разновидностей и форм: var. *pyramidalis* (f. *pyramidalis*, f. *obovata*, f. *platyphylla*, f. *angustiloba*, f. *platycheila*, f. *subintegra*), var. *tanayensis*, var. *urvilleana*, var. *brachystachys* (Procházka, Velisek, 1983), var. *nivea* (Delforge, 2006). Отмечены межродовые гибриды с *Gymnadenia conopsea*, *Dactylorhiza* (*D. incarnata*, *D. fuchsii*, *D. maculata*), *Orchis* (*O. fragrans*, *O. morio*, *O. palustris*, *O. papilionacea* и др.), *Platanthera bifolia*, *Serapias lingua* (Procházka, Velisek, 1983; Delforge, 2006).

Распространение

Ареал европейско-древне-средиземноморский, охватывает территорию от Великобритании и островов Балтийского моря до Атлантической и Средней Европы, Средиземноморья, Малой Азии, Ирана, Крыма, Кавказа и Закавказья (Армения, Азербайджан, Грузия), в Туркменистане (единственное местонахождение — юго-зап. Копет-Даг), в Вост. Европе — на Украине и в Эстонии. В России встречается в Краснодарском и Ставропольском краях, в республиках Адыгея, Дагестан, Кабардино-Балкарской, Северной Осетии – Алания и Чеченской (Невский, 1935; Смольянинова, 1976; Попов, Нешатаева, 1982). Карта 1.

Экология и фитоценология

Экологическая амплитуда вида весьма широка. В Крыму и на Кавказе вид произрастает на открытых участках, например, на лесных луговинах, полянах, склонах гор, а также в зарослях кустарников (Голубев, 1996; Попкова, 1999). Часто места произрастания вида приурочены к известняковым субстратам (Summerhayes, 1951). Однако вид может встречаться и на других почвах, глинистых и песчаных. Вид достаточно теневынослив и может расти в высокотравных луговых сообществах (Lang, 1980) и зарослях кустарников. Я.П. Дидух (1980) считает этот вид одним из наиболее «активных» среди

орхидных Крыма, так как он обитает в самых разных типах лесных и луговых фитоценозов.

В Крыму на территории Карадагского заповедника он был отмечен нами на склоне южной экспозиции в сообществе с преобладанием степных растений (*Stipa pulcherrima*, *S. ucrainica*, *Festuca sulcata*, *Amygdalus nana*). На площади 10 × 10 м росло 40 особей, в том числе 4 ювенильных, 5 имматурных, 11 взрослых вегетативных, 20 генеративных. Чаще в Крыму этот вид растет на полянах и опушках широколиственных лесов из *Quercus petraea*, *Q. pubescens*, *Fraxinus excelsior* с примесью *Juniperus oxycedrus*, *Carpinus orientalis*, *Cornus mas*, иногда встречается в зарослях *Paliurus spina-christi*. На Сев.-Зап. Кавказе встречается, как правило, в сообществах сходного состава (чаще на полянах и опушках) вместе с другими орхидными — *Platanthera chlorantha*, *Cephalanthera damasonium*, *Orchis militaris*, *O. tridentata*, *Steveniella satyrioides*. По нашим наблюдениям, ценопопуляции имеют невысокую плотность — 1–11 особей на 1 кв.м.

Морфология

Растение с яйцевидным клубнем на коротком столоне. Стебель 25–65 см высотой, в его нижней части собраны 4–8(10) листьев, линейных, заостренных, 10–25 см длиной и 0,7–1,4 см шириной. Соцветие густое, яйцевидно-пирамидальное, из (9)19–35(42) цветков. Прицветники длинно-заостренные, в основании овально-ланцетные, короче цветков. Цветки пурпурно-красные, редко розовые или белые. Листочки околоцветника 0,4–0,6 см длиной, средний наружный и два внутренних листочка образуют шлем. Губа 0,6–0,8 см длиной и 0,7–1,0 см шириной, при основании с двумя продольными гребешками, средняя ее лопасть около 4 мм длиной и 2 мм шириной. Шпорец нитевидный, 1,0–1,6 см длиной.

2n = 20, 36, 40, 54, 63, 72.

Онтогенез

При посеве семян на питательные среды оптимальным сроком их прорастания был период 40–45 дней после опыления (Попкова, 1999). В природе семена начинают прорастать уже осенью, а в марте можно обнаружить протокормы (Rasmussen, 1995). Протокормы развиваются довольно медленно, около 3 лет (Ziegenspeck, 1936). Первый зеленый лист появляется в 4–5 лет, зацветает растение в 7 лет (Ziegenspeck, 1936; Summerhayes, 1951; Собко, 1989). Онтогенез вида в условиях культуры изучал А.А. Алехин (1993).

Ритм сезонного развития и размножение

В Крыму этот вид — эфемероид, отрастающий зимой (Голубев, 1996), в Европе надземная розетка нового годичного побега появляется осенью (Summerhayes, 1951). Время цветения вида варьирует в разных условиях произрастания с мая по июль.

Вид размножается семенами, хотя интенсивность плодообразования не очень высока — 33,5% (Neiland, Wilcock, 1998). Согласно Salisbury (1942), число семян в коробочке около 2 000, а на одном растении может образоваться до 35 000 семян. По данным В.В. Назарова (1995), в Крыму число зрелых семян в коробочке составляло 3 035,8, а на одном генеративном побеге из 232 127 закладывающихся семязачек только около половины (108 985) образовали зрелые семена. Вегетативное размножение в природе не описано, но наблюдали в условиях культуры (Собко, 1989).

Консортивные связи

Опыление вида насекомыми было исследовано еще Ч. Дарвиным (Darwin, 1862). Назаров и Ефетов (1993) подтвердили его наблюдения, что наиболее важными опы-

лителями вида являются Zygaenidae (Lepidoptera), привлекаемые на безнектарные цветки *Anacamptis pyramidalis* за счет их внешнего сходства с нектароносными цветками других видов (*Allium rotundum*, *Dianthus capitatus*, *Knautia arvensis*, *Carduus uncinatus* и др.). В Швеции переносчиками пыльцы этого вида служат представители Lepidoptera — *Zygaena minos* и *Aporia crataegi*, которые переносят пыльцу на сравнительно небольшие расстояния. Соотношение числа поллиналиев, остающихся в той же популяции орхидей, к числу перенесенных в другие популяции составляет 1 к 41 (Lildl et al., 2008).

Первичные микоризомы и первые корни сильно микотрофны (Fuchs, Ziegenspeck, 1925). Из микоризы вида было изолировано 6 видов грибов (Clements et al., 1986). По нашим данным (Татаренко, 1996), вид является сильным микотрофом, и интенсивность микоризной инфекции у взрослых растений составляет 40–70%.

Охрана вида

Несмотря на некоторую устойчивость к антропогенному воздействию, проявляющуюся в том, что вид может заселять заброшенные поля и пастбища, отвалы известняка (Summerhayes, 1951; Lang, 1980), численность вида сокращается. Вид занесен в Красные книги Российской Федерации, Краснодарского и Ставропольского краев, республик Адыгея, Дагестан, Кабардино-Балкарской, Сев. Осетия – Алания и г. Сочи. Охраняется в заповедниках: Утриш, Кавказский и Северо-Осетинский.

Выращивается на Гунибской экспериментальной базе Горного Ботанического сада (Дагестан) (КК Респ. Дагестан), а также в ботанических садах Махачкалы, Москвы (ВИЛАР) и Ярославля (Генофонд..., 2012).

Род Ятрышничек — Род *Chamorchis* Rich.

Монотипный род. Распространен на Крайнем Севере России и в альпийской Европе. Маленькое наземное травянистое растение, растущее на открытых участках в горах.

Ятрышничек альпийский — *Chamorchis alpina* (L.) Rich.

Изменчивость и таксономический статус

Нет сведений.

Распространение

Ареал европейский, аркто-альпийский. Вид произрастает в странах Скандинавии (горы) и в Средней Европе (Альпы, Карпаты), а также в горах Зап. Средиземноморья и Балканско-Малоазиатского региона (Невский, 1935; Flora Europaea, 1980; Delforge, 1995). В России *Ch. alpina* отмечен по гербарным сборам на самом севере Мурманской обл., вблизи границы с Норвегией — на п-ове Рыбачий (Раменская, Андреева, 1982; КК Мурманской обл., 2003), а также в окр. Печенги (Blinoiva, Uotila, 2011). Карта 14.

Экология и фитоценология

Chamorchis alpina очень светолюбив, может переносить лишь небольшое затенение. Растет на сухих почвах с pH 5,9–7,3 (Procházka, Velíšek, 1983). Морозостоек, в горы поднимается до 3 000 м над ур. моря (в Альпах), в Скандинавии распространен на небольшой высоте (Pridgeon et al., 2001). Обычно встречается на голых каменистых склонах в вересковых пустошах с *Dryas octopetala*, *Leontodon alpina*, небольшими группами, лишь изредка образует скопления до сотни особей (S. Nilsson, 1979). Отмечен

также на альпийских лугах, на травянистых скальных террасах выше границы леса, в горных тундрах.

Морфология

Одна из самых мелких орхидей в Европе. Растение 4–10 см высотой. Клубень овальный, около 0,8 см в диаметре, длиной 0,5–1 см. Листья в числе 6–10, скученные у основания, узко линейные, заостренные, 4–10 см длиной, равны соцветию или превышают его. Соцветие из 6–14 цветков, густое, до 3 см длиной. Цветки слегка поникающие, желтовато-зеленые, иногда частично буро-фиолетовые. Наружные листочки околоцветника 0,3 см длиной, два внутренних листочка более узкие, но почти такой же длины, как и наружные. Губа зеленовато-желтая, 0,4 см длиной и 0,2 см шириной, тупая, без шпорца. Завязь сидячая, скрученная.

$2n = 42$.

Онтогенез

Не изучен.

Ритм сезонного развития и размножение

Не изучены. Летнезеленая орхидея. Цветет в июле–августе.

Консортивные связи

Цветки не имеют запаха, но посещаются мелкими насекомыми (S. Nilsson, 1979). Опыляется мелкими мухами, жуками, осами. Возможно также самоопыление (КК Мурманской обл.).

Охрана вида

Вид последние 180 лет на территории России не находили (Blinova, Uotila, 2011). Он занесен в Красную книгу Мурманской обл. Однако, для подтверждения его произрастания в России необходимы тщательные поиски в период цветения растения в местах бывших находок и схожих местообитаниях.

Род Пололепестник — Род *Coeloglossum* C. Hartm.

Монотипичный род, широко распространенный в Европе, Азии и Сев. Америке. Отличается широкой экологической амплитудой. Согласно современным кариологическим и цитогенетическим исследованиям (Bateman et al., 1997; Pridgeon et al., 2001) род объединяют с родом *Dactylorhiza*. Однако большинство современных орхидологов не видят для этого достаточных оснований.

Пололепестник зеленый — *Coeloglossum viride* (L.) C. Hartm.

[*C. bracteatum* (Willd.) Schlechter]

Изменчивость и таксономический статус

Вид полиморфен, ряд исследователей (Schulze, 1894; Hegi, 1936; Peitz, 1962 и др.) выделяют три разновидности: var. *bracteatum* (с длинными прицветниками), var. *islandicum* (мелкие растения, не превышающие 10 см в высоту, с двумя зелеными листьями), var. *vaillantii* (с золотисто-желтой губой и красными или зеленоватыми зубчиками). Для Северной Америки называют также var. *virescens* (S. Nilsson, 1979). Иногда им придают статус подвидов, а также выделяют еще subsp. *kaschmirum*. В.Г. Собко (1989) для Украины отмечает две разновидности var. *viride* и var. *vailantii*. В зависимости от величины и окраски цветков, степени рассеченности губы, длины прицветников

выделяют около 10 форм *C. viridis* (Füller, 1972b; Procházka, Velisek, 1983; Собко, 1989). Согласно молекулярным исследованиям, вид был включен в род пальчатокоренник как *Dactylorhiza viride* (Bateman et al., 1997; Pridgeon et al., 2001).

Вид нередко образует межродовые гибриды с представителями родов *Dactylorhiza* (*D. fuchsii*, *D. incarnata*, *D. maculata*, *D. majalis*, *D. sambucina*, *D. purpurella*, *D. umbrosa*), а также с видами родов *Gymnadenia*, *Nigritella*, *Orchis*, *Platanthera* (Schulze, 1894; Hegi, 1936; Soó, Borsos, 1966; Füller, 1972b; Schmid et al., 1974; Dressler, 1981; Procházka, Velisek, 1983).

Распространение

Ареал евразийско-североамериканский (преимущественно голарктический). Вид распространен практически по всей Европе — от юга Исландии, Британских о-вов и Скандинавии до юга Италии, Греции, Юж. Балкан и Крыма. Встречается в Горном Крыму, на Кавказе, на значительной части Азии — от Малой Азии до Монголии, Китая, Японии. В Сев. Америке распространен от западной части Аляски до Ньюфаундленда (Невский, 1936; Clapham et al., 1957; Luer, 1975; Смольянинова, 1976; Flora Europaea, 1980; Аверьянов, 2000). В северной части ареала это преимущественно равнинный, в южной части — горный вид.

В России вид широко распространен в европейской и азиатской частях, заходя далеко на север в тундровую зону. На Кавказе, где он встречается практически во всех регионах (Краснодарский и Ставропольский края, республики Адыгея, Дагестан, Карачаево-Черкесия, Кабардино-Балкарская, Сев. Осетия – Алания и др.), поднимается в горы. Карта 16.

Экология и фитоценология

Вид с довольно широкой экологической амплитудой (Summerhayes, 1951; Ellenberg, 1991; Вахрамеева и др., 1994). Растет преимущественно в условиях полного освещения, но может встречаться и при незначительном затенении на лесных полянах и по опушкам леса, сциогелиофит (Голубев, 1996). Может расти в тенистых лесах, но на более или менее осветленных участках. Оказываясь в условиях сильного затенения, в густом лесу переходит ко вторичному покою (Ziegenspeck, 1936). Мезофит, предпочитает условия от средне-сухих до влажных, избегая как сухие, так и заболоченные участки. Может расти на почвах богатых известью (Summerhayes, 1951; Sundermann, 1975; S. Nilsson, 1979), на севере больше привязан к таким почвам, на юге — меньше (Ziegenspeck, 1936). Чаще растет на слабокислых почвах.

Поллопестник встречается на равнине, но чаще в горах, поднимаясь до 3 000 и даже 4 000 м над ур. моря (S. Nilsson, 1979).

C. viride не отличается привязанностью к какому-либо типу фитоценозов. На севере ареала он растет в тундрах (Толмачев, 1963), южнее — в лесах разнообразного состава хвойных (сосновых, еловых, лиственничных), смешанных хвойно-лиственных, мелколиственных (березовых, осиновых, ивовых), широколиственных (буковых, липовых), часто встречается и на лугах пойменных, материковых (суходольных и низинных), а также на горных субальпийских и альпийских лугах.

Слабый конкурент, предпочитает фитоценозы с негустым травяным покровом, часто встречается вдоль дорог, на пастбищах, гарях, вырубках (Ziegenspeck, 1936; S. Nilsson, 1979). *C. viride* обычно образует некрупные популяции от 10 до сотни особей. Изученные нами популяции в разных областях России (Вологодской, Московской, Мурманской и др.) показали, что в ненарушенных и малонарушенных условиях этот вид

образует устойчивые ценопопуляции с невысокой плотностью (1–6 особей на 1 кв.м) с преобладанием взрослых особей.

Морфология

Растение с продолговатым пальчато-рассеченным клубнем. Стебель 6–35(40) см высотой, одет при основании влагалищными листьями. Зеленые листья цельнокрайные с хорошо выраженным влагалищем, в числе 3–5, эллиптически яйцевидные, 3–8 (11) см длиной, 3–5 см шириной. Соцветие 2–10(15) см длиной, колосовидное, негустое, из 3(5)–25(31) цветков. Прицветники линейно-ланцетные, у типичной формы до 2,5–4 см длиной, верхние — короче цветков. Цветки желтовато- или буровато-зеленые со слабым медовым запахом. Все листочки околоцветника (кроме губы) обращены кверху и собраны в шлем. Листочки наружного круга околоцветника яйцевидные 0,45–0,7 см длиной и 0,25–0,4 см шириной. Два боковых листочка внутреннего круга линейные, с одной жилкой, почти такой же длины, как наружные. Губа со шпорцем, обращена вниз, плоская, обратно-клиновидная, 0,6–0,9 см длиной, неглубоко-трехлопастная, боковые лопасти ее обычно намного длиннее, чем средняя. Шпорец короткий (до 0,2 см длиной), мешковидный, тупой, зеленовато-беловатый. Завязь скрученная. Плод — коробочка, раскрывающаяся 6 продольными щелями.

$2n = 40, 41, 42, 80.$

Онтогенез

При посеве в природные условия семена прорастали в течение 1–2 месяцев и образовывали протокормы. В покое семена пребывают не более года (Tatarenko et al., 2002). В лабораторных условиях в зависимости от состава питательной среды и вида внесенного в нее гриба семена прорастали в течение 2–27 недель (Smreciu, Currah, 1988). Эти исследователи установили, что грибы *Rhizoctonia anaticola*, *Ceratobasidium obscurum*, *C. cereale*, *Rhizoctonia solani*, обнаруженные в корнях *C. viride*, подавляют прорастание семян. Оптимальная температура прорастания семян 20–25 °С. Освещение подавляет прорастание семян этого вида (Arditti et al., 1981). Отмечают возможность прорастания семян в асимбиотических питательных средах (Veuret, 1969; Linden, 1980).

О длительности подземного роста этого вида нет единого мнения. По мнению И.В. Блиновой (1998б), надземный побег может образоваться уже на второй год. По мнению других исследователей (Ziegenspeck, 1936; Summerhayes, 1951) подземное развитие длится 3 года и лишь на 4-й год формируется первый надземный лист и в конце вегетации того же года — первый клубень. J. Willems и Melsner (1998) полагают, что, период подземного развития еще дольше, так как они наблюдали растения, которые зацветали уже при первом появлении над землей. Авторы считают, что благодаря симбиотрофии растение смогло к этому моменту накопить достаточную биомассу, позволившую им приступить к первому цветению. Длительность жизни особей этого вида неизвестна. Willems и Melsner (1998) на основе изучения многолетней динамики популяции этого вида относят его к короткоживущим видам. Известен случай, когда одна особь пололепестника цвела в течение 8 лет (Dickson, Parks, 1994), следовательно, такое растение должно было жить от момента прорастания семени не менее 10–12 лет.

Ритм сезонного развития и размножение

Начало вегетации в Средней России — конец апреля – май, цветение — конец мая – конец июня. В мягком климате Нидерландов цветет раньше — в марте (Willems et al.,

1998). В горах процесс цветения растянут с мая по август (Ziegenspeck, 1936). Цветение одной особи может длиться от 14 дней до одного месяца (Филиппова, Вылегжанин, 1980). В условиях Крыма отрастает весной, в связи с чем В.Н. Голубев (1996) относит его к эфемероидам.

Размножается преимущественно семенным путем. В Вологодской обл. *C. viride* образует от $8,04 \pm 0,1$ до $12,03 \pm 1,3$ плодов на соцветие. В неблагоприятные годы плоды не завязываются совсем. Число семян в одной коробочке колеблется от 300 близ северной границы ареала в Мурманской обл. (Вахрамеева и др., 2003) до 2 300 в Нидерландах (Willems et al., 1998). Повторное цветение одной и той же особи наблюдается не часто. Многолетние наблюдения в Шотландии показали, что из 184 растений лишь 40 цвели два раза, а 8 растений — 3 раза (Dickson, Parks, 1994).

Вегетативное размножение наблюдается крайне редко, однако, И.В. Блинова на севере России в Мурманской обл. неоднократно отмечала вегетативное размножение (Вахрамеева и др., 2003).

Консортивные связи

Coeloglossum viride — энтомофил, опыление чаще осуществляют мелкие двукрылые насекомые, а также жуки-наездники, которых привлекает медовый запах цветков (Ziegenspeck, 1936; Füller, 19726). В Нидерландах на цветках отмечали также мелких насекомых, а иногда наблюдали автогамию (Willems, Melsner, 1998).

В жизни *C. viride* существенную роль играет микориза. И.В. Татаренко (1995) относит его к сильно микотрофным видам (интенсивность микоризной инфекции у него 40–90%). Н. Burgeff (1936) изолировал из корней этого вида *Rhizoctonia anomala*, впоследствии его определили как *Moniliopsis anomala*, кроме того из корней выделили также *Leptodontidium orchidicola*, *Eulorhiza anaticula*, *Ceratorhiza goodyerae-repentis* (Currah et al., 1990).

В Башкирском заповеднике отмечали повреждения клубней *C. viride* мышевидными грызунами (Жирнова, 19996).

Охрана вида

Несмотря на большой ареал, вид встречается нечасто, популяции его малочисленные. Он занесен в красные книги 35 субъектов Федерации, а в Европейской России в Калининградской и Тульской обл. к настоящему времени исчез, в Ивановской и Курской обл. — его давно не находили.

Вид занесен в Красные книги 36 регионов. Охраняется на территориях 38 заповедников и 6 национальных и природных парков.

Вид успешно культивируют в некоторых ботанических садах России, Украины и Азербайджана (Князева, 1986, Собко, 1989; Каталог..., 1997).

Род Комперия — Род *Comperia* С. Koch

Монотипный род, получивший название в честь ботаника-любителя Компера, жившего в начале 19-го века в Крыму и собиравшего материал для известных ботаников Стевена и Декандоля (Вульф, 1930; Невский, 1935). Иногда этот род включают в состав рода *Himantoglossum* (Delforge, 1999; Bateman et al., 2003).

Комперия Компера — *Comperia comperiana* (Stev.) Aschers. et Graebn.
(*C. taurica* C. Koch, *C. karduchorum* Bornm. et Kraenz., *Orchis comperiana* Stev.)

Изменчивость и таксономический статус

Внутривидовая изменчивость мало изучена, иногда отмечают форму с зелеными цветками и беловатой губой без пятен.

Распространение

Ареал крымско-малоазиатский, дизъюнктивный. Встречается в Крыму, Турции, Ираке, Иране (Невский, 1935; Renz, 1978; Собко, 1989), Сирии, Ливане, на Эгейских о-вах (Delforge, 1995). Е.В. Вульф (1930) полагает, что вид ранее был распространен значительно шире. На территории России растет на Кавказе, где впервые был обнаружен в первые годы нового тысячелетия в Хостинском р-не Краснодарского края. Определено растение было только после повторной находки там же в 2009 г. (Макарова, Шулаков, 2011), причем пока найдена только форма с беловатой губой, отличающаяся от типичной окраски для этого вида. Карта 4.

Экология и фитоценология

Светолюбивое растение, обычно растет при полной освещенности, лишь изредка при слабом затенении. Засухоустойчив, хорошо переносит период летней засухи (Попкова, 2001). Предпочитает лесные почвы с рН 5,5–8,2, может расти на известковых и каменистых субстратах, бедных питательными веществами. В Крыму вид встречается в светлых лиственных (*Quercus pubescens*, *Q. petraea*, *Carpinus betulus*), можжевеловых (*Juniperus oxycedrus*), смешанных дубово-можжевеловых лесах, где обычно присутствуют *Cistus tauricus*, *Jasminium fruticans*, *Cornus mas*, *Carpinus orientalis*, *Paliurus-spina-cristi*. В травяном ярусе преобладают *Festuca rupicola*, *Elytrigia nodosa*, *Thymus callieri*. Обычно *C. comperiana* растет на лесных полянах, опушках, открытых сухих склонах, избегает участки с густым травяным покровом (Косых, Голубев, 1983; Собко, 1989; Шведчикова, 1990; Попкова, 1999). Вместе с этим видом растут другие орхидные — *Anacamptis pyramidalis*, *Cephalanthera damasonium*, *C. longifolia*, *Orchis purpurea*, *O. simia*.

Большие скопления *C. comperiana* не образует. Численность ценопопуляций обычно колеблется около 20 (редко до 100 особей), преобладают взрослые и генеративные особи, а ювенильные составляют не более 10% (Попкова, 2001).

В Краснодарском крае вид произрастает в буковом лесу с подростом из бука и разреженным травостоем, расположенном на склоне западной экспозиции на высоте 184 м над ур. м. Сначала было найдено 5–6 генеративных экземпляров, а в 2009 г. — одна генеративная и одна вегетативная особь, расположенные на расстоянии 1,5 м друг от друга (Макарова, Шулаков, 2011).

Морфология

Растение 15–60 см высотой с корневым клубнем, яйцевидным или эллипсоидальным. Придаточные корни тонкие, многочисленные, до 5–7 см длиной. В нижней части стебля располагаются 2–3(4) продолговато-ланцетных листа, 6–13 см длиной. Выше по стеблю находятся влагалищные листья с редуцированными листовыми пластинками. Соцветие — рыхлая малоцветковая (3–10(25) цветков) кисть 7–18 см длиной. Прицветники линейно-ланцетные, заостренные. Цветки крупные. Шлем коричневато-пурпурный, до 2 см длиной, при основании зеленоватый. Губа трехлопастная, беловато-розовая, сверху при основании и в средней части покрытая мельчайшими сосочками.

Треугольные лопасти губы переходят в нитевидные окончания, 5–7 см длиной, беловато-зеленые или зеленовато-пурпурные; средняя лопасть имеет два таких нитевидных окончания. Шпора беловатая, 1,4–1,8 см длиной. Завязь сидячая веретенообразная. Плод коробочка.

Онтогенез

Семена *Comperia* наиболее успешно прорастают на питательных средах при посеве через 45–50 суток после опыления соответствующего цветка. Всхожесть семян *in vitro* составила 50–75%, тогда как в природных условиях лишь 5% (Попкова, 1999).

В природных популяциях растения последовательно увеличивают свои размеры в ходе онтогенеза. Ювенильные особи имеют один лист длиной 7–8 см, шириной около 7 мм, с 5–13 жилками. Имматурные растения также имеют один лист, но более крупный, 8–9 см длиной, до 13 мм шириной, с 15–31 жилками. Взрослые особи образуют 2–3 листа до 10 см длиной и 16 мм шириной, число жилок достигает 11–37 (Вахрушева, 2002).

Ритм сезонного развития и размножение

Характеризуется средиземноморским ритмом сезонного развития (Голубев, 1996), с выраженным периодом летнего покоя в течение 2,5–3 месяцев. Отрастание всасывающих корней начинается в середине сентября, прикорневая розетка листьев формируется в октябре. В.Н. Голубев (1996) относит *C. comperiana* к эфемероидам, отрастающим в позднелетне-осенний период. Цветет в Крыму в конце апреля – мае, в конце мая формируются плоды. Созревают плоды в первой половине июня, диссеминация происходит в конце июня (Попкова, 2001). Надземная часть растений отмирает в конце мая – начале июня и растение переходит в состояние покоя до сентября. Delforge (1995) отмечает, что в разных частях ареала (в зависимости от высоты над уровнем моря) цветение *C. comperiana* может происходить с мая по июль.

Вид размножается преимущественно семенами. Потенциальная семенная продуктивность одного цветка в среднем составляет 9 230,9 шт. (Назаров, 1995). В Киевском ботаническом саду *C. comperiana* размножали вегетативно ризореституционный способом (Собко, 1989).

Консортивные связи

Цветки *Comperia* не содержат нектара, но структура соцветия сходна с соцветиями нектарсодержащих растений некоторых других семейств, в результате чего опылители, «ошибаясь», посещают и цветки орхидеи. Система скрещивания у данного вида была определена как аллогамная (Назаров, 1995).

Охрана вида

Вид страдает от сбора на букеты и нарушении местообитаний при строительных работах (Собко, 1989; Попкова, 2001). На Кавказе популяция вида очень малочисленная. Нуждается в мониторинге и организации территориальной охраны, Вид необходимо включить в Красную книгу РФ. Интродуцирован в Киевском и Никитском ботанических садах (Лукс, 1980; Собко, 1989).

Род Пальчатокоренник — *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski

Род насчитывает 50–70 видов, встречающихся в странах с умеренным и бореальным климатом, преимущественно во внетропической Евразии (включая Крайний Север), несколько видов растут горах Сев. Африки и на западном побережье Аляски. Виды

рода характеризуются большой морфологической изменчивостью и склонностью к гибридизации, что затрудняет их определение. С.А. Невский (1935) выделил этот род из рода *Orchis*, от которого виды *Dactylorhiza* отличаются пальчато-раздельными клубнями, зелеными прицветниками, числом хромосом.

Первичный ареал рода предположительно охватывал горные системы Евразии и Северной Америки (Аверьянов, 1983а). Климатические изменения вызвали миграцию видов рода и заселение ими равнинных территорий. Аридизация климата, особенно территории Центральной Азии привела к вымиранию здесь некоторых влаголюбивых видов и к дизъюнкции ареала рода. В результате чего на Дальнем Востоке обособился единственный вид секции *Aristata* (*Dactylorhiza aristata*). Область наибольшего видового богатства рода находится на западе Европы, и по мере продвижения на восток число видов сокращается.

На изучаемой территории, встречаются 16 видов рода *Dactylorhiza*.

Пальчатокоренник остистый — *Dactylorhiza aristata* (Fisch. ex Lindl) Soó

Изменчивость и таксономический статус

Вид отличается большим многообразием окраски цветков: от темно-пурпурной до чисто-белой, со всевозможными переходами и оттенками. Особенно декоративны формы с сочетанием контрастных оттенков цвета. Японские исследователи выделили var. *immaculata* (Sinto, Shoji, 1962). Выделена также форма f. *albomaculata* P.M. Brown с бело-розовой пятнистой губой (Brown, 2005).

Распространение

Ареал восточноазиатско-североамериканский. В России он охватывает южную половину о. Сахалин, Курильские о-ва, о. Монерон, Камчатку и Командоры (Невский, 1935; Вышин, 1996), а также есть несколько местонахождений в Магаданской обл.: на побережье Охотского моря (Ворошилов, 1982) и в бассейне р. Колымы, значительно севернее остального ареала. За пределами России встречается на Корейском п-ове, в сев. Японии и Сев. Америке (Аляска, Алеутские о-ва). Карта 17.

Экология и фитоценология

Вид характеризуется широкой экологической амплитудой. Предпочитает открытые пространства, но может выдерживать слабое затенение. Обычно растет на хорошо дренированных и сухих склонах, но встречается и на влажных болотистых, богатых гумусом почвах. Кислотность почвы — от слабо кислой до нейтральной.

Растет в разнообразных фитоценозах — в разреженных смешанных и хвойных лесах, в березовых из каменной березы (*Betula ermanii*), на вейниково-разнотравных лугах, в бамбучниках (*Sasa* sp.), на приморских террасах, по лесным дорогам и вырубкам. В Магаданской области растет на лугах, на галечниках у ручьев, на сфагновых болотах. В горах поднимается до предгольцового пояса. Местами массовый вид. Выступает в роли субдоминанта (Вышин, 1996; Татаренко, 1996). Крупное скопление вида было найдено на Сахалине: 232 особи на площади 33 кв.м, плотность популяции 7 особей на 1 кв.м (Никитина и др, 1987). Наши наблюдения на Юж. Сахалине показали, что здесь вид широко распространен на прибрежных террасах и по речным долинам. В популяции доминируют генеративные особи (50–65%), число молодых растений относительно мало (5–10%) (Татаренко, 1996). На о. Кунашир растет на приморских лугах.

Морфология

Растение с 2–5-лопастным клубнем, концы лопастей корневидно-утонченные. Стебель полый, до 40–60 см высотой. Листья в числе 3–4 (редко до 7) пятнистые, но могут быть и без пятен, 12–19 см длиной, 3,5–5,5 см шириной. Нижние листья обратнойцевидные, тупые, верхние — ланцетные, заостренные. Соцветие — густой цилиндрический колос, 10–17 см длиной, 4–4,5 см шириной. Прицветники широко-ланцетные, заостренные, нижние — немного длиннее цветков. 3–5 см длиной и 0,7 см шириной, верхние — короче. Цветки пурпурные, розовые, реже белые. Наружные листочки околоцветника ланцетные или узколанцетные, длинно-заостренные, до 1,5 см длиной. Листочки внутреннего круга околоцветника короче, яйцевидно-ланцетные. Губа до 1 см длиной и 1,1 см шириной, сверху густо покрыта мельчайшими сосочками, округло-обратнойцевидная, почти цельная, с неравномерно городчатыми краями или на конце коротко-трехлопастная, с зубчиковидной заостренной средней лопастью. Шпорец до 1,6 см длиной и 0,25 см толщиной, горизонтальный или слегка загнутый. Завязь сидячая скрученная. Коробочка овально эллиптическая, до 2 см длиной и 0,6 см шириной.

$2n = 40, 40, 42$, var. *immaculata* — $2n = 38$.

Онтогенез

Протокоорм развивается в течение 2–3 лет. Возрастные состояния хорошо различаются по количественным морфометрическим характеристикам, но длительность возрастных стадий не определена (Татаренко, 1996).

Ритм сезонного развития и размножение

Цветет в мае–июне, в более северных районах — до сентября. Продолжительность цветения одного экземпляра — около месяца. Плодоношение растянуто с августа по октябрь. Размножается семенами. Плодообразование на Камчатке составляло 10%, на Сахалине около 40% (Никитина и др., 1987). Вегетативное размножение наблюдается крайне редко.

Консортивные связи.

D. aristata опыляется шмелями *Bombus pseudobaicalensis* и *B. diversus tersatus* (Sugiura et al., 2002).

Растение средне- или сильномикотрофное. Гриб почти всегда присутствует в корнях растений. Инфицированность от 30 до 90% (Татаренко, 1996).

Охрана вида.

Вид страдает от сбора на букеты, слабо устойчив к рекреации и выпасу, иногда встречается на нарушенных территориях (Вахрамеева и др., 1997а). В местах произрастания — массовый вид, поэтому не нуждается в специальной охране. Занесен в Красную книгу Магаданской области, где находится на северной границе ареала. Вид встречается в 5 заповедниках: Командорском, Кроноцком, Курильском, Магаданском, Поронайском. Культивируется во многих ботанических садах России. В культуре относительно устойчив.

Пальчатокоренник балтийский — *Dactylorhiza baltica* (Klinge) Orlova
[*Dactylorhiza longifolia* (L. Neum.) Aver., *Orchis latifolia* L. subsp. *baltica* Klinge]

Изменчивость и таксономический статус

В работе, посвященной орхидным Средней России, Л.В. Аверьянов (2000) вернулся к названию *Dactylorhiza baltica* (Klinge) Orlova и отмечает, что этот вид близок к *D. majalis* (Reichenb. fil.) P.F. Hunt et Summerhayes, так как представляет его викарную восточную расу. Считают, что этот вид имеет гибридное происхождение.

Н.Н. Цвелев (2000) полагает, что *D. baltica* в изучаемом им регионе северо-востока европейской части России, вероятно, происходит от гибридизации *D. incarnata* и *D. majalis*.

П.Г. Ефимов (2012) на основе изучения генетического полиморфизма подтвердил гибридогенное происхождение *D. baltica* (*D. fuchsii* × *D. incarnata*), однако ни одного маркера, представленного только у *D. baltica* не было выявлено. Автор отметил уверенную дифференциацию по морфологическим признакам между этими тремя видами. Подтверждено недавнее происхождение *D. baltica* в ходе гибридизации, которая однако при этом является стабилизированным гибридогенным видом. А.Б. Шипунов с соавторами (Shipunov et al., 2005) на основе комбинированного молекулярного и морфологического анализа предполагают, что *D. baltica* является результатом нескольких независимых и недавних скрещиваний между *D. incarnata* и *D. fuchsii*. Отмечена относительная молодость вида, что подтверждается и анализом его географического распространения и специфичностью экологии (Ефимов, 2011). П.Г. Ефимов считает уместным предположение о возникновении *D. baltica* как аллотетраплоида, отвечающего климатическим условиям и уровню антропогенного воздействия с середины 20-го века, что подтверждается резким увеличением численности вида в конце 20-го века, особенно во вторичных местообитаниях.

Распространение

Ареал евразийский, охватывает территорию Скандинавии, Средней и Вост. Европы, Зап. и Вост. Сибирь, Зап. Монголию, Сев.-зап. Китай (Смольянинова, 1976; Иванова, 1987; Pedersen, Faurholdt, 1997). И.А. Губанов (1996) отмечает, что нет точных указаний о его местонахождениях в Зап. Монголии. М. Ryla (2001) считает этот вид самым обычным в Калининградской обл. В России он распространен на западе и в центре европейской части, в республике Башкортостан, а также на Алтае, в Оренбургской, Кемеровской, Новосибирской, Омской и Тюменской обл., в Красноярском крае, республиках Тыва и Хакасия. П.В. Куликов и Е.Г. Филиппов (1999а), изучая этот вид по гербарным материалам и в природе, установили, что, по крайней мере, для Урала и Зап. Сибири этот вид указан ошибочно. А.В. Шипунов с соавторами (Shipunov et al., 2005) также полагают, что ареал вида следует ограничить европейской частью России. Таким образом, восточная часть ареала нуждается в проверке. Карта 5.

Экология и фитоценология

D. baltica обычно растет в условиях полного освещения, на сырых или заболоченных щелочных почвах. Встречается на влажных болотистых лугах, по берегам рек, ручьев, озер, на приморских лугах, ключевых низинных болотах (Кууск, 1983; Bernacki, 1990; Цвелев, 2000).

Мы изучали *D. baltica* в Калининградской обл. на сыром лугу, где доминировали виды: *Deschampsia cespitosa*, *Festuca pratensis*, *Arrhenatherum elatior*. Общее проективное покрытие травяного покрова изменялось от 40 до 90%, плотность популяции от 1 до 4 особей на 1 кв.м., ювенильные особи составляли 10–25%, генеративные около 30% от состава популяции. В Смоленской обл. этот вид встречается не очень редко в различающихся условиях местообитания. На сыром лугу на берегу озера доминировали *Deschampsia cespitosa*, *Calamagrostis canescens*, общее проективное покрытие травяного покрова около 70%, плотность популяции *D. baltica* 3–5(8) особей на 1 кв.м, преобладали взрослые вегетативные (42%) и генеративные (31%) особи, ювенильные и имматурные растения в сумме составляли 27%. Поблизости на сухом лугу, где доми-

нировали *Festuca pratensis*, *Briza media*, также была встречена полночленная ценопопуляция *D. baltica*, плотность ценопопуляции была ниже — 1–3 особи на 1 кв.м, присутствовали все возрастные группы. Н.А. Виляева (2007) отмечает присутствие этого вида на ключевом низинном болоте и на старых залежах. В Московской и Тверской обл. растение неоднократно отмечалось нами по кюветам и сырым луговинам вдоль шоссежных дорог, часто вместе с *D. incarnata*.

Сенокосение положительно влияет на популяции *D. baltica*, полное прекращение сенокосения приводит к постепенному исчезновению этого вида из фитоценоза.

Морфология

Растение с 3–5-лопастным клубнем, концы лопастей коротко корневидно утонченные. Стебель полый, толстый, прямой, 20–60(75) см высотой, при основании до 1 см толщиной. Листьев 4–6, они продолговато-ланцетные, туповато-заостренные, к основанию немного суженные, пятнистые, снизу серебристые. О. Шмейдт (личн. сообщ.) характерными для вида особенностями листьев считает следующие: серо-серебристый оттенок нижней стороны, пятна вытянуты в поперечном направлении, концы листьев прямые, а края параллельны. Нижние два листа 9–20 см длиной, 2–3,8 см шириной. Самые верхние листья обычно достигают основания колоса, узкие, мелкие, заостренные. Соцветие из 20–50, иногда до 105 (Шмейдт, 1980) цветков, густое, цилиндрическое, до 20 см длиной и до 3,5 см в диаметре. Прицветники узколанцетные, туповато-заостренные, нижние длиннее цветков. Цветки без запаха, фиолетово-пурпурные или розовато-фиолетовые, губа с темно-фиолетовыми пятнышками. Наружные листочки околоцветника яйцевидно-ланцетные, туповатые, средний — вогнутый, до 0,9 см длиной, боковые — неравнобокие, обычно покрытые более темными пятнышками. Два листочка внутреннего круга околоцветника тупые, почти яйцевидные, неравнобокие. Губа в очертании округло-ромбическая, трехлопастная, сверху покрытая мельчайшими сосочками; длина ее до 0,9 см и ширина до 1,2 см, средняя ее лопасть яйцевидно-треугольная, тупая, до 0,4 см длиной. Шпорец цилиндрическо-конический, тупой, вниз обращенный до 0,9 см длиной и до 0,3 см в диаметре.

$2n = 80$.

Онтогенез

Нет сведений.

Ритм сезонного развития и размножение

Цветет с середины июня по середину июля. Плодоносит в августе–сентябре. Размножается семенами. По нашим наблюдениям, процент плодообразования у растений достаточно высокий: 50–60% — в Калининградской обл., 50–90% — в Смоленской обл. Е.В. Андропова (2007) отмечает низкий процент аномальных семян, высокий процент проросших семян, а также высокую скорость развития сеянцев и приживаемость растений после высадки их из культуры *in vitro* в природные условия.

Консортивные связи

А.В. Горнов (2008), изучая этот вид в Неруссо-Деснянском Полесье, показал, что важную роль в поддержании ценопопуляций играют кабаны, разрыхляя почву, что способствует прорастанию семян и выживанию проростков. В. Кууск (1994) отмечала, что *D. baltica* вблизи водоемов заметно страдает от водяных крыс, поедающих клубни.

Охрана

Это растение в последние десятилетия стало встречаться значительно чаще, особенно в Европейской России (возможно в результате большей приспособленности к изме-

нению условий среды, в первую очередь, увлажнения почвы, а также к антропогенным воздействиям).

Вид занесен в Красные книги РФ и 33 регионов. Охраняется в 8 заповедниках и 4 национальных парках: «Лосиный остров», «Орловское Полесье», «Угра», Июсский (Хакасия).

Вид успешно культивируется в 11 ботанических садах России (Генофонд..., 2012).

Пальчатокоренник кровавый — *Dactylorhiza cruenta* (O.F. Muell) Soó
[*Orchis cruenta* O.F. Muell., *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó var. *cruenta* O.F. Muell]

Изменчивость и таксономический статус

Самостоятельность этого вида признают не все авторы, в том числе Н.Н. Цвелев (2000), который его считает подвидом *Dactylorhiza incarnata* subsp. *cruenta*. Delforge (1995) полагает, что вид иногда трудно отделить по вегетативным органам от *D. incarnata*, особенно var. *hyphaematodes* и var. *drudei*. Е.Г. Филиппов (1998а) установил, что на Урале те растения, которые ранее принимали за *D. cruenta*, на самом деле следует относить к *D. incarnata* f. *haematodes* (Rchb.) Soó. Известны гибриды *D. cruenta* с *D. maculata*, *D. majalis*, *D. traunsteineri*.

Распространение

Ареал евразийский, охватывает Скандинавию, Среднюю Европу, Средиземноморье, Вост. Европу, Зап. и Вост. Сибирь, Дальний Восток (Хабаровский край), Монголию (Невский, 1935; Смольянинова, 1976; Иванова, 1987; Вышин, 1996; Губанов, 1996). В России произрастает в большинстве северных и центральных областей европейской части, на Урале, в Зап. Сибири, доходит до Алтая, Красноярского края, республик Хакасия и Тыва. В Вост. Сибири ареал становится островным в Республике Бурятия и точечным — в Якутии и Хабаровском крае, где расположены местонахождения вида, далеко отстоящие от его основного ареала. Распространение вида нуждается в дальнейшем уточнении в связи с трудностью систематики вида и определения его гербарных образцов. Карта 18.

Экология и фитоценология

D. cruenta растет в условиях полного освещения, на сырых или заболоченных почвах, плохо аэрируемых бедных почвах. Delforge (1995) отмечает широкий диапазон кислотности почв, в пределах которого встречается *D. cruenta* — от сильно кислых (Скандинавия) до щелочных (Альпы). Болотно-луговой вид, встречается на сырых и заболоченных лугах, в зарослях кустарников, на низинных и переходных болотах, в местах выхода грунтовых вод. Мы наблюдали *D. cruenta* в Вологодской обл. на низинном болоте, где доминировали *Blysmus compressus*, *Carex flava*, *C. rostrata*, *Eriophorum polystachion*. Ценопопуляция состояла из 45 особей, из которых около 50% генеративные и около 25% ювенильные растения. Плотность ценопопуляции была 5–7 особей на 1 кв.м. На засыпанной песком и камнем части песчаного карьера Е.Л. Железная (2002) наблюдала молодую ценопопуляцию этого вида. Возраст ценопопуляции около 10 лет. Численность ценопопуляции за два года увеличилась с 59 до 69 особей за счет ювенильных растений. Средняя плотность ценопопуляции 0,75 особи на 1 кв.м, онтогенетическая структура: ювенильные особи 48%, иматурные 30%, взрослые вегетативные 3%, генеративные 19%.

Морфология

Растения со сжатыми 2–4-лопастными клубнями. Стебель 11–35(50) см высотой, полый, выше основания 0,4–0,6 см в диаметре. Листья в числе 3–4(5), вверх направленные, широко-ланцетные, с максимальной шириной близ основания, нижние и средние листья 6–11(14) см длиной и 1,5–2,6 см шириной, самые верхние листья узкие и более мелкие, превышают основание соцветия. С верхней и нижней поверхности листья густо пятнистые. Пятна буровато-лиловые, к верхушке листа часто сливаются между собой. Соцветие — густой колос, многоцветковый (из 17–35(50) цветков), коротко-цилиндрический, 3–10 см длиной. Прицветники ланцетные заостренные, фиолетовые или пятнистые, нижние длиннее цветков. Цветки мелкие лилово-пурпурные, или лилово-розовые, губа с более темным рисунком. Наружные листочки околоцветника продолговато-яйцевидные тупые, до 0,6–0,7 см длиной; два листочки внутреннего круга неравнобокие яйцевидно-ланцетные, тупые до 0,6 см длиной. Губа сверху покрыта мельчайшими сосочками, ромбически-широкоовальная, цельная, тупая, с немного выдающимся тупым кончиком, по краю чуть городчатая, до 0,6 см длиной, до 0,5–0,6 см шириной. Шпорец конический туповатый, чуть согнут.

Пятна при сушке пропадают, и определение гербарных экземпляров представляет большие трудности (Невский, 1935; Аверьянов, 2000).

$2n = 40$.

Онтогенез

Нет сведений.

Ритм сезонного развития и размножение

Цветет в июне–июле, плодоносит в августе. В Московской обл. в Талдомском р-не в ценопопуляции, появившейся на месте засыпанного песчаного карьера, среднее число цветков на особь составляло 30,9, плодов — 15,8, интенсивность плодообразования 20% (Железная, 2002).

Консортивные связи

Нет сведений.

Охрана

Численность большинства популяций вида мала, при осуществлении мелиоративных работ он исчезает, в связи с чем, заслуживает охраны на большинстве занимаемых территорий.

Вид занесен в Красные книги 27 регионов. Охраняется в России в 15 заповедниках и 5 национальных парках: «Лосиный остров», Кенозёрский (Архангельская обл.), «Озеро Плещеево», «Русский Север», «Нижняя Кама» (Татарстан).

Культивируется в нескольких ботанических садах России. В культуре неустойчив.

Пальчатокоренник черноморский — *Dactylorhiza euxina* (Nevski) Czer.

[*Orchis euxina* Nevski, *Orchis caucasica* (Klinge) Lipsky 1899, non Regel, 1869;

D. marckowitschii (Soó) Aver.]

Изменчивость и таксономический статус

Вид понимают неоднозначно. В частности, это касается *D. marckowitschii*, которому одни исследователи (Аверьянов, 1983в, 1990; Черепанов, 1995) придают статус самостоятельного вида, другие (Невский, 1935; Торосян, 1987; Аверьянов, 1994; Delforge, 2006) включают в состав *D. euxina*. Мы придерживаемся последней точки зрения.

Распространение

Ареал кавказско-малоазиатский, охватывает сев.-вост. Турцию, сев.-зап. Иран, Кавказ (Азербайджан, Армения, Грузия, Россия).

В России произрастает на Кавказе на территории Краснодарского края, республик Адыгея, Дагестан, Карачаево-Черкесия, Кабардино-Балкарской, указывается для Сев. Осетии – Алания (Невский 1935; Гроссгейм, 1940; Торосян, 1987; Аверьянов, 1994, 2006; Зернов, 2010). Карта 18.

Экология и фитоценология

Светолюбивое растение, обычно растет на открытых местах, но может выдержать и некоторое затенение, предпочитает умеренно влажные и сыроватые почвы, от щелочных до слабо кислых. В горы поднимается до 2 800 м. Встречается на альпийских и субальпийских лугах, иногда на болотистых участках в понижениях рельефа, реже в лесах буковых и дубовых (Невский, 1935). На Сев.-Зап. Кавказе (Перебора, 1998б) растет обычно в луговых фитоценозах, где образует полночленные популяции с явным преобладанием генеративных особей (30–65%), остальные возрастные группы встречаются в меньшем числе (ювенильные 7–10%, иматурные 15–35%, взрослые вегетативные 15–35%). Отмечают заметные колебания численности, особенно после засухи, когда до 25% особей переходит на 1–3 года в состояние вторичного покоя.

Морфология

Клубень сжатый, с 2–5 корневидно утонченными лопастями. Стебель 10–30(45) см высотой. Листья 3(4–5), пятнистые, нижние эллиптически-ланцетные или продолговато-эллиптические, тупые, к основанию немного суженные, отклоненные, 2–7 см длиной, 1–3 см шириной. Верхние листья туповато-заостренные и более узкие. Соцветие коротко-цилиндрическое или почти яйцевидное, густое, из 7–11(15) цветков. Прицветники зеленые или окрашенные в фиолетовый цвет, ланцетные, нижние — длиннее цветков, верхние — равны им или короче. Цветки темно-фиолетово-пурпурные, губа еще с более темным, нередко выделяющимся на основном фоне рисунком из более или менее слившихся в продольные закругленные линии пятнышек. Наружные листочки околоцветника узкояйцевидно-ланцетные, туповатые; средний 0,8–0,9 см длиной и 0,3–0,4 см шириной, боковые неравнобокие, 0,9–1,0 см длиной и 0,3–0,4 см шириной. Два внутренних листочка околоцветника неравнобоко-ланцетные, вместе со средним наружным листочком образуют шлем. Губа цельная, по краю городчато-зубчатая, округло-широкояйцевидная, наиболее широкая при основании, 0,7–1,0 см длиной и 1,0–1,4 см шириной. Шпорец мешковидно-цилиндрический, толстый, короче завязи, 0,6–0,8 см длиной. Завязь сидячая скрученная.

$2n = 80, 40.$

Онтогенез

Нет сведений.

Ритм сезонного развития и размножение

Летнезеленое растение. Цветет в июне–июле (Невский, 1935). Плодоносит в августе–сентябре. Размножается преимущественно семенами. В Северо-Кавказских популяциях число семян в одном плоде составляло, в среднем, $1\,950,0 \pm 62,77$, на генеративный побег — $14\,317,5 \pm 1\,680,3$; процент плодообразования колебался от 7 до 100, среднее значение — 56% (Перебора, 1998б).

Вегетативное размножение не отмечено.

Консортивные связи

Интенсивность микоризной инфекции вида меняется в зависимости от типа местообитания. Так у растений, произрастающих во вторичных фитоценозах, интенсивность микоризной инфекции составляет 14%, на сухих и бедных почвах — 41%, на влажных и богатых гумусом почвах — 80% (Перебора, 1998б).

Охрана

Вид устойчив к переувлажнению и слабому вытаптыванию (выпасу скота).

Охраняется в 3 заповедниках России: Кабардино-Балкарском, Кавказском, Тебердинском.

Пальчатокоренник желтеющий — *Dactylorhiza flavescens* (C. Koch) Holub
[*D. romana* (Seb.) Soó subsp. *georgica* (Klinge) Soó), *D. ruprechtii* Aver.,
Orchis georgica (Klinge) Lipsky]

Изменчивость и таксономический статус

В 1983 г. Л.В. Аверьянов описал новый вид — *D. ruprechtii* по сборам Рупрехта, определенный самим коллектором как *D. flavescens*, и выделил новый таксон вместе с *D. flavescens* как вид-агрегат. Из описания, сделанного Л.В. Аверьяновым (1983), следует, что различие между видами состоит в несколько меньших линейных размерах всех частей растения *D. ruprechtii* по сравнению с *D. flavescens*. Однако по наблюдениям Г.К. Торосьяна (личн. сообщ.), морфометрические данные, указанные в описании, часто смыкаются или накладываются. Из особей одной и той же популяции может быть выстроен ряд от «типичной» *D. flavescens* до «типичной» *D. ruprechtii*, что Г.К. Торосьян неоднократно наблюдал во время полевых исследований на Кавказе (1987). Типичные местообитания, указанные для *D. ruprechtii*: поляны и луга у верхней границы леса, характеризуются меньшим и нерегулярным увлажнением, большей инсоляцией, что ведет к некоторому уменьшению размеров особей. По-видимому, *D. ruprechtii* следует рассматривать лишь как экологическую расу *D. flavescens*.

Распространение

Ареал древнесредиземноморский, охватывает восточную часть Малой Азии, Иран, Кавказ, Закавказье, Среднюю Азию (Копетдаг).

В России встречается только на Кавказе, на территории Краснодарского и Ставропольского краев, в республиках Адыгея и Карачаево-Черкесия (Невский, 1935; Гросстейм, 1940; Торосьян, 1987; Аверьянов, 2006). Карта 17.

Экология и фитоценология

Обычно растет на открытых участках, но может выдержать и некоторое затенение. Произрастает на почвах от сухих до влажных, кислых или щелочных, иногда на почвах богатых кальцием.

Лугово-лесной вид, встречается на альпийских и субальпийских лугах, в зарослях кустарников, в криволесьях, по опушкам и лужайкам, в широколиственных лесах. В Тебердинском заповеднике (Кабардино-Балкария) на высоте 2000–2200 м над ур. моря у верхней границы леса на субальпийских лугах, где мы наблюдали полночленные, но немногочисленные популяции этого вида, ювенильные особи составляли 8–10%, имматурные 15–20%, взрослые вегетативные около 10%, генеративные — более 50%. Плотность ценопопуляций 6–16 особей на 1 кв.м. Присутствуют растения и с желтовато-белыми и темно-малиновыми цветками. В Туапсинском районе Краснодарского

края *D. flavescens* встречается в широколиственных лесах из *Quercus petraea*, *Fagus orientalis*, в подлеске часто присутствует *Rhododendron luteum*. Сомкнутость крон в таких лесах 0,5-0,7, общее проективное покрытие травяного покрова 5–30%. Ценопопуляции *D. flavescens* крупные (до нескольких сотен особей), полночленные, плотность 9–14 особей на кв. м. Особенно крупную, насчитывавшую многие сотни особей и процветающую популяцию этого вида мы наблюдали в окрестностях Туапсе в посадках *Pinus pallasiana* на мысе Кадош. Плотные группы растений были приурочены к участкам с разреженным травяным покровом. Здесь на 1 кв. м можно было встретить до 80 особей *D. flavescens*.

Морфология

Клубень 2–4-лопастной. Стебель высотой 10–35(45) см. Листьев 5–10(12), собранных в нижней части, они линейные, реже, продолговато-ланцетные, 8–12 см длиной и 0,5–1,5 см шириной, тупые. Соцветие из 5(7)–15 цветков, до 10 см длиной и 3,5 см шириной, густое. Прицветники узколанцетные, нижние длиннее цветков, верхние равны им, туповато-заостренные, самые нижние 0,4 см длиной и до 0,7 см шириной. Цветки светло-желтые или фиолетово-пурпурные, редко беловатые; средний наружный листочек околоцветника эллиптический, вогнутый, тупой, 0,6–0,7 см длиной и 0,3–0,5 см шириной; боковые отогнутые, эллиптически-яйцевидные, слегка неравнобокие, тупые, несколько крупнее среднего. Два внутренних листочка околоцветника яйцевидные, неравнобокие, тупые, 0,5–0,7 см длиной и 0,4 см шириной. Губа округло-широкоовальная, на конце коротко трехлопастная, боковые лопасти закругленные, по краю слегка городчатые, средняя лопасть квадратная, с намечающейся или ясно заметной выемкой на конце; длина губы 0,6–0,7 см, ширина 0,7–0,9 см. Шпорец горизонтальный или слегка кверху загнутый, тупой или цилиндрический, в 1,5 раза длиннее губы. Завязь почти цилиндрическая, до 1,5 см длиной, слегка скрученная, голая.

2n = 42.

Онтогенез

Нет сведений.

Ритм сезонного развития и размножение

Цветет с апреля по июнь. Размножение преимущественно семенное. Плодообразование от 20 до 80 (в среднем 51) %.

Консортивные связи

Нет сведений.

Охрана

Вид занесен в Красные книги Краснодарского и Ставропольского краев. Охраняется в Кавказском государственном биосферном и Тебердинском заповедниках, а также в Сочином национальном парке. Выращивается в Ботаническом саду Санкт-Петербурга.

Пальчатокоренник Фукса — *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó
 [*Orchis fuchsii* Druce, *Dactylorchis fuchsii* (Druce) Vermeulen, *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó
 subsp. *fuchsii* (Druce) Hyl. nom. invalid.]

Изменчивость и таксономический статус

Вид отличается высокой степенью изменчивости окраски цветков, высоты стебля, окраски и размеров листьев (Vermeulen, 1947; Borsos, Soó, 1959; Soó, 1960, 1969; Филиппов, 1997 и др.). Л.В. Аверьянов (1989, 1990) считает его видом-агрегатом, объеди-

няющим множеством рас: *Dactylorhiza fuchsii* aggr. Например, включает в качестве подвидов subsp. *psychrophila* (Schlechter) Holub и subsp. *hebridensis* (Wilmott) N. Harrison fil. V. Summerhayes (1951) полагает, что вид находится в процессе эволюции (как и *D. maculata*), отмечая образование многочисленных локальных рас, категорий внутривидового ранга, некоторые из них иногда переводят в категорию самостоятельных видов (Аверьянов, 1990 и др.).

Вид склонен к гибридизации не только межвидовой, но и межродовой. Известны внутриродовые гибриды с *Dactylorhiza cruenta*, *D. incarnata*, *D. maculata*, *D. majalis*, *D. sambucina*, *D. traunsteineri*, а также межродовые с *Anacamptis pyramidalis* *Coeloglossum viride*, *Gymnadenia conopsea*, *Leucorchis albida* (Heslop-Harrison, 1954/55; Hunt, Summerhayes, 1965; Soó, Borsos, 1966; Füller, 1972 a; Ericsson, 1980; Flora Europaea, 1980; Procházka, Velíšek, 1983; Schmeidt, 1996). На территории Польши обнаружен гибрид с *Platanthera bifolia* (Bernacki, 1990). Особи, имеющие промежуточные признаки между *D. fuchsii* и *D. maculata*, описаны как «северные тетраплоиды» (Shipunov et al., 2005).

Распространение

Евро-сибирский вид, распространенный на большей части Европы (Скандинавия, Атлантическая, Средняя и Вост. Европа) и значительной части Азии (Сибирь, Монголия) (Невский, 1935; Summerhayes, 1951; Смольянинова, 1976; Flora Europaea, 1980; Губанов, 1996). В Европе он более характерен для северных районов и отсутствует на юго-востоке. В России произрастает в большинстве северных и центральных областей европейской части, на Урале, во многих регионах Зап. Сибири, на Алтае, в Республике Тыва, доходит до Байкала в Иркутской обл. и Бурятии. Карта 11.

Экология и фитоценология

Вид с широкой экологической амплитудой (Ellenberg et al., 1991; Вахрамеева и др., 1994). Может встречаться как на полном свете, так и в полутени. Растет как на среднесухих, так и довольно влажных почвах, индикатор среднего увлажнения. При избыточном увлажнении, особенно заболачивании, постепенно исчезает. Обычно растет на щелочных почвах, богатых основаниями, иногда на слабо кислой, но никогда — на очень кислой. В Московской обл. встречается на почвах с pH от 4,5 до 6,9 (Вахрамеева, 2000). В Англии его отмечали на почвах с pH от 5,0 до 8,0 (Heslop-Harrison, 1951), в Чехословакии — как на богатых известью, так и кислых почвах (Procházka, Velíšek, 1983). В Польше этот вид растет как на супесчаных, так и суглинистых почвах с pH 4,5-4,9 (Kaminska et al., 1990). Пальчатокоренник Фукса обычно растет на среднебогатых питательными веществами (особенно азотом) почвах, чаще тонкоструктурных, нередко глинистых и торфянистых.

Лугово-лесной вид. Встречается в лесах разного состава: широколиственных (дубовых, буковых), хвойных (еловых, сосновых), мелколиственных (осиновых, березовых, ивово-ольховых), предпочитая участки с разреженным древостоем и негустым травяным покровом, а также в зарослях кустарников, на лугах низкотравных и высокотравных (Невский, 1935; Summerhayes, 1951; Смольянинова, 1976; Иванова, 1987). Встречается также на горных лугах, в степных и лесостепных сообществах (Sundermann, 1961, 1962; Протопопова, 1987 и др.).

Обычно растет на сухих и незаболоченных участках, но изредка встречается и по краю болот. Заболачивание лугов и лесов приводит к постепенному исчезновению вида из этих фитоценозов. На севере ареала, как правило, приурочен к неморальным

группировкам, особенно в местах выхода известняков (Аверьянов, 1988). На Урале пальчатокоренник Фукса (Филиппов, 1997) связан с широколиственными и южными горными темнохвойными лесами, где встречается как в лесных, так луговых и болотных фитоценозах. Базовый (наиболее типичный) возрастной спектр популяций: 15% ювенильные, 19% имматурные, 38% взрослые вегетативные, 28% генеративные особи. В различных частях ареала на территории России возрастные спектры ценопопуляций этого вида, по нашим наблюдениям, довольно сходны. Однако, сведения, приведенные в работе польских исследователей (Kaminska et al., 1990), показывают более низкий процент участия ювенильных и имматурных растений: ювенильные — 0–3,15, имматурные — 2,2–19,8, взрослые вегетативные 1,7–14,3, генеративные 68–96,1%.

Морфология

Многолетнее травянистое растение с пальчато-лопастным клубнем длиной 1,1–1,4 см, шириной 2–2,5 см, с 2–4(6) вытянутыми корневидными окончаниями (лопастями) до 12(15) см длиной. Придаточные корни в числе 5–7(10), длиной до 6–10(15) см. Стебель 20–65(80) см высотой, при основании до 0,8 см толщиной, плотный, не полый или почти полый. Развитых (средних) листьев 4–6(8). Сверху они темно-зеленые с фиолетово-коричневыми пятнами, снизу — одноцветные сизовато-зеленые, отклоненные, плоские, на верхушке туповатые или закругленные, без килля (или с мало заметным килем), нижний лист от широколанцетного до обратнойяцевидного, с максимальной шириной выше середины листа, 14–20 см длиной и 2–4(5) см шириной; два следующие листа продолговато-ланцетные, реже продолговато-обратнойяцевидные, туповато заостренные, достигающие основания соцветия. Пятна на листьях продолговатые, вытянутые поперек листа.

Соцветие - колос из (7)10–30(65) цветков, удлиненное, коническое, густое, 6–10 см длиной, 2,2–3 см шириной. Прицветники линейно-ланцетные, заостренные, короче цветков, 0,6–1,2 см длиной, лишь самые нижние могут превышать длину цветка. Цветки лилово-розовые, наружные листочки околоцветника ланцетные или широколанцетные, туповатые, боковые 0,7–0,9 см длиной и до 0,3 см шириной, средний листочек наружного круга чуть длиннее двух внутренних, 0,6–0,8 см длиной; средний листочек внутреннего круга - губа, бледно окрашенная, с более или менее резко обозначенным фиолетовым рисунком из пятнышек (обычно сливающихся в толстоватые продольные прерывистые линии), в очертании округло-ромбическая, 0,7–0,9 см длиной и 0,9–1,0(1,2) см шириной, глубоко надрезанная на три лопасти; средняя лопасть сильно выдается вперед, туповато заостренная, 0,3–0,4(0,5) см длиной и при основании 0,15–0,25 см шириной, боковые лопасти губы ромбические, по наружному краю городчато-тупозубчатые; шпорец цилиндрический, прямой, 0,6–0,8 см длиной и 0,1–0,15 см толщиной, немного короче завязи. Плод — вытянутая коробочка с многочисленными желтовато-светлокоричневыми семенами.

$2n = 40$.

Онтогенез

Семена мелкие: длина их 0,84–0,95 мм, среднее число клеток в оболочке семени по длине 9–9,4, по ширине 1,24–1,27 (Tohda, 1983). Они практически лишены питательных веществ и в природе могут прорасти только с помощью грибов. Семена через 60 дней после опыления цветка способны к прорастанию (Procházka, Velíšek, 1983), высеванные позже этого срока — прорастают плохо. Известны попытки проращивать семена *Dactylorhiza fuchsii* *in vitro* (Pritchard, Prendergast, 1990). Наилучшие результаты

получены при содержании семян первые три месяца в темноте, тогда их всхожесть $67 \pm 4\%$, а при содержании на свету при прочих равных условиях — всего $19 \pm 1,1\%$. Более высокие результаты получаются, если в среду для проращивания культуру грибов поместить на 5 дней позже, чем внесены семена. Несколько иные данные получены при проращивании семян в присутствии гриба *Rhizoctonia stahlii* (Beyrle et al., 1987), выделенного из корней дикорастущих видов орхидей. Семена на агар-агаре в присутствии этого гриба прорастали через 12–13 дней, затем их 12 недель держали при пониженной температуре в условиях «покоя» и высаживали в грунт. Эти растения зацветали на 3–4-й год.

При прорастании семян орхидных образуются округлые бесцветные протокормы 2–5 мм длиной. Протокорм ведет подземный образ жизни в течение 2–3 лет (Ziegenspeck, 1936). Численность протокормов *D. fuchsii*, по нашим подсчетам, в Московской обл. в 1,5–2 раза выше численности ювенильных растений на той же площади (Вахрамеева, 2006). На 3–4-й год, по мере накопления питательных веществ в протокорме, растение образует первый зеленый лист и маленький клубень, и переходит в ювенильное состояние. В ювенильном состоянии (Вахрамеева, 2006) растение имеет один небольшой узколанцетный лист, у которого сначала есть лишь одна срединная жилка, а в последующие годы появляются еще 2–4 боковые, небольшой продолговато-веретеновидный клубень и один придаточный корень. Ювенильное состояние длится в благоприятных условиях 1–3 года, но может и до 5–6 лет. Иматурные растения имеют также один (реже два) более крупный ланцетный лист с 6–8 развитыми боковыми жилками, подземная часть представлена продолговато-веретеновидным (иногда двулопастным) вытянутым клубнем. Иматурное состояние продолжается обычно 1–3 года. Взрослое виргинильное растение имеет 2–3 крупных продолговато-ланцетных листа и клубень с 3–4 лопастями. В этом состоянии растение находится 1–2 года, редко более.

Молодые генеративные особи имеют 3–4 хорошо развитых листа с 10–12 жилками, в соцветии 7–14(16) цветков. Часто после первого цветения растение переходит на 1 год (реже 2) в состояние вторичного покоя. Средневозрастное генеративное состояние характеризуется наличием 5–7 листьев с 10–12 жилками, в соцветии 20–40(65) цветков. Клубни мощные 5–6(7)-лопастные. В этом состоянии часто сохраняются остатки клубней прошлых лет (2–3, иногда более). Старое генеративное состояние отличается меньшими размерами листьев (но с тем же числом жилок), в соцветии меньше цветков (10–20), часть из них нередко недоразвита. В неблагоприятных условиях у таких особей нормально развиваются и образуют плоды лишь 2–3(6) нижних цветка. В генеративном состоянии (с более или менее длительными перерывами в цветении) растение может пребывать, судя по нашим наблюдениям за конкретными особями, до 20 (изредка более) лет. Максимальный наблюдавшийся нами срок — 23 года, в течение которых растение цвело 11 раз (Вахрамеева, 2000, 2006).

Многие растения после последнего цветения отмирают, поэтому сенильные растения в природных условиях встречаются нечасто. Внешне они напоминают иматурные растения, имеют 3 (реже 2) не очень крупных листа, но со многими жилками (не менее 12). Клубни мельче, чем у взрослых виргинильных и генеративных собой. Сенильное состояние длится 1, реже 2–3 года.

Продолжительность жизненного цикла пальчатокоренника Фукса в благоприятных условиях — 35 (возможно, более 40 лет). Обычно хорошо выделяются три типа жизненного цикла (Вахрамеева, Денисова, 1980б): замедленный, средний и ускоренный

(растения зацветают после прорастания семени соответственно на 13–15-й, 9–10-й и 6–7-й годы).

Изучение выживаемости особей на постоянных пробных площадях в типичных для вида условиях показало, что за 6 лет наблюдений погибло 63% ювенильных, 30% имматурных, 20% взрослых вегетативных и 50% генеративных особей (от числа на момент начала наблюдения), т.е. в среднем в год отмирает 10,5% ювенильных, 5% имматурных, 3,3% взрослых вегетативных и 8,3% генеративных особей. Надо заметить, что исчезновение особи не всегда свидетельствует о ее гибели, так как растение могло перейти в состояние вторичного покоя и существовать подземно. Ежегодно остаются под землей от 3 до 20% особей, как правило, переживая неблагоприятные условия. Чаще это происходит с ювенильными особями (40% от всех находящихся в покое), имматурные, взрослые вегетативные и генеративные растения составляют соответственно — 30, 18 и 12%. Ювенильные особи могут находиться в состоянии вторичного покоя 1–4 года, имматурные 1–3, взрослые вегетативные и генеративные, как правило, не более года. Наблюдаются также случаи перехода в следующую возрастную группу во время пребывания во вторичном покое (чаще это происходит с имматурными, реже с ювенильными). Если растение не появляется более четырех лет, то его выживание мало вероятно. В отдельные годы (как правило, очень благоприятные для орхидных) отмечено полное отсутствие особей в состоянии вторичного покоя. Некоторые наиболее мощные растения никогда не переходят в состояние вторичного покоя (Вахрамеева, 2000, 2006).

Ритм сезонной вегетации и размножение

В Средней России весной в конце марта – начале апреля в небольших лунках среди подтаявшего снега можно обнаружить довольно крупные (до 2–3 см) почки пальчатокоренника Фукса, покрытые фиолетово-бурыми чешуями (окрашенными антоцианом). К середине апреля они уже на 3–7 см приподнимаются над поверхностью почвы. В последних числах апреля – начале мая (25.IV–5.V) начинает разворачиваться первый лист и становится заметной цветочная стрелка. Нормальных размеров листья достигают к концу мая. Зацветает растение в середине июня, отцветает в начале – середине июля. Цветение отдельного растения длится примерно 3–4 недели. Плоды желтеют в первой половине августа, тогда же (а иногда и до пожелтения) начинают высыпаться семена. В это же время формируется почка возобновления, из которой разовьется побег в будущем году — ее размер 2,5–3,5 см. В засушливые годы пожелтение листьев и высыпание семян может произойти на 2–3 недели раньше (Вахрамеева, 2000).

Длительность вегетационного периода у ювенильных и сенильных растений растений примерно на 1 месяц (в засушливые годы на 1,5 месяца) короче, чем у взрослых вегетативных и генеративных растений.

Внутрипочечное развитие по данным разных авторов у наземных клубнеобразующих орхидных происходит в течение 2–4 лет (Тихонова, 1983; Собко, 1983; Блинова, 1995б). Все, однако, сходятся во мнении, что осенью последнего года развития почки, в ней полностью сформированы как вегетативные, так и генеративные органы. I. Tatarenko и K. Kondo (2003) считают, что побег развивается внутри почки в течение 3 лет, появляясь надземно на 4-й год, а соцветие формируется в почке более чем за год до цветения.

Пальчатокоренник Фукса в природных условиях размножается практически исключительно семенами. Он отличается высокой семенной продуктивностью — от 20 до

56 тысяч семян на одну особь. У этого вида отмечают высокую долю (до 88%) беззародышевых семян (Андропова, 2003; Виноградова, Пегова, 2007). Высокий процент нежизнеспособных семян у этого вида Е.В. Андропова (2011а) объясняет летальными аномалиями строения и развития зародыша. Число цветков зависит от возрастного состояния: в молодом $17,2 \pm 2,1$, средневозрастном $29,1 \pm 0,5$, в старом генеративном состоянии $15,3 \pm 3,2$ (Вахрамеева, Денисова, 1987). Процент плодообразования изменяется в значительных пределах — от 12 до 80 (в среднем 47,6)%, причем, как правило, он выше у средневозрастных особей. В одной и той же популяции в разные годы этот показатель также заметно изменяется. Например, в Одинцовском р-не Московской обл. на васильково-манжетково-разнотравном лугу в 1988, 1989 и 1990 гг. средний процент (у 50 модельных особей) составлял соответственно 63, 48,5 и 40,5 (Вахрамеева, 2000).

В природных условиях вегетативное размножение отмечают крайне редко. За время 28-летних наблюдений в Московской обл. на постоянных площадях за маркированными особями нами выявлено лишь 7 достоверных случаев вегетативного размножения (1 имматурная и 6 взрослых особей), при этом возникшая вегетативно особь была в том же возрастном состоянии, что и материнская (Вахрамеева, 2006). Однако образование нескольких протокормов из одного семени при проращивании их в культуре (Батыгина, Васильева, 1983), а также способность к ризореституцинному размножению (Собко, 1989) позволяет предположить потенциальную возможность более интенсивного вегетативного размножения этого вида.

Консортивные связи

Пальчатокоренник Фукса — перекрестноопыляемое растение, опыляется одиночными и медоносными пчелами, шмелями, сирфидами и некоторыми другими мухами (Summerhayes, 1951; Hazeldon et al., 1991). Иногда наблюдается самоопыление (Waite et al., 1991).

Микосимбиотроф, микориза развивается в придаточных корнях и в неутолщенных лопастях клубня. Гифы локализованы в коровой паренхиме. Вид образует микоризу с относительно небольшим числом грибов из семейства *Tulasnellaceae* (Bailarote et al., 2012). Т.П. Сизова и соавторы (1987) выявили в условиях Московской обл. два периода заражения корней пальчатокоренника Фукса — весной (апрель) и ранней осенью (август). Прослеживается зависимость интенсивности микоризной инфекции от возрастного состояния особи орхидеи (Сизова, Вахрамеева, 1984; Татаренко, 1996): максимальная интенсивность у ювенильных растений (до 95%), а у взрослых — 30–50%.

По нашим наблюдениям, клубни пальчатокоренника Фукса (как и других пальчатокоренников) в отдельные зимы поедаются мышевидными грызунами — в среднем около 5% (Вахрамеева, 2006).

В малоснежные зимы клубнями пальчатокоренника питаются кабаны, нередко при этом уничтожая значительную часть популяции (Вахрамеева, 2000).

Охрана вида

Пальчатокоренник Фукса относительно устойчив к антропогенному воздействию (Вахрамеева, Варлыгина, 1996; Вахрамеева и др., 1997; Филиппов, 1997), выдерживает слабые рекреационные нагрузки, на сенокосных угодьях образует нормальные полноценные популяции (Собко, 1989), а при прекращении сенокосения может исчезнуть. Растет по обочинам шоссе и вдоль железнодорожного полотна (S.Nilsson, 1979), что соответствует и нашим наблюдениям. Т.М. Быченко (1992) описала крупную полноценную популяцию этого вида по краям отстойников шлам-лигнина в окрестностях

Байкальского целлюлозно-бумажного комбината. По нашим наблюдениям в Московской обл., может встречаться на залежах, образуя разреженные популяции. Вид отрицательно реагирует на интенсивное вытаптывание при выпасе и на рекреацию, сопровождающуюся сбором букетов (Собко, 1989; Вахрамеева, Варлыгина, 1996).

В связи с сокращением численности в 25 регионах России вид занесен в Красные книги. Охраняется на территории 29 заповедников и 9 национальных и природных парков.

Вид успешно культивируется в ботанических садах Москвы, Санкт-Петербурга, Екатеринбурга и др. По нашим наблюдениям в Ботаническом саду МГУ, может давать самосев, в газоне выдерживает скашивание (Варлыгина, Вахрамеева, 1996).

Может выращиваться в садах, расселяясь самосевом (Кукк, 1980).

Пальчатокоренник иберийский — *D. iberica* (Bieb. ex Willd.) Soó
(*Orchis angustifolia* Bieb. ex Willd.)

Изменчивость и таксономический статус

Вид впервые найден в Грузии и описан в 18-м веке известным ботаником М. Биберштейном. Название вида происходит от старинного названия Грузии — Иберия. Очень обособленный вид, отличающийся мелкими цветками и наличием шлема, образованного листочками наружного круга околоцветника (Delforge, 1995). Интенсивность окраски цветка, размеры и окраска губы сильно варьируют. Вид весьма отличается от остальных представителей рода не только по строению генеративных органов, но и по наличию подземных плагиотропных побегов, в связи с чем выделен в монотипную секцию *Iberanthes* (Schlechter) Smoljan. (Невский, 1935; Аверьянов, 1990). Известны гибриды с *D. nieschalkiorum*, *D. saccifera*, *D. urvilleana* (Renz, 1978; Baumann at Künkele, 1982).

Распространение

Ареал средиземноморско-переднеазиатский. Вид распространен в Вост. Греции, Сирии, Сев. и Зап. Иране, в Крыму и на Кавказе (Предкавказье, Вост. и Юж. Закавказье), на территории Грузии, Армении и Азербайджана (Невский, 1935; Аверьянов, 1994; Гроссгейм, 1940). В России вид указан для Зап. Предкавказья (в Зап. Ставрополье, без точного указания места) (Танфильев, Кононов, 1987; Аверьянов, 1994, 2006). Карта 21.

Экология и фитоценология

Светолюбивое и влаголюбивое растение. Обычно растет на полностью открытых местах, реже в полутени, на сырых щелочных почвах. *D. iberica* встречается спорадически на заболоченных лугах, по берегам горных ручьев и рек, иногда образуя довольно крупные скопления. В Крыму этот вид характерен для луговых сообществ, в пределах пояса горных лесов (Собко, 1989; Попкова, 2001). Растения открытых пространств. Предпочитают влажные луга и заболоченные долины рек в среднем и верхнем горных поясах. Вид поднимается в горы до 2 200 м над ур. моря. Популяции вида, изученные в Горном Крыму (Татаренко и др., 2006), представлены разновозрастными раметами, протокормы и ювенильные растения составляют менее 1% популяции, самая большая часть популяции — иматурные особи, образующиеся на верхушках столонов (до 56%), взрослые вегетативные составляют около 39%, генеративные около 4% от общей численности популяции. Возрастная и пространственная структура попу-

ляций типичны для растений с интенсивным вегетативным размножением. Довольно большая длина столонов, служащих для вегетативного разрастания особей, определяет отсутствие плотных скоплений побегов. Но в целом плотность популяций значительна и достигает 45 побегов на 1 кв.м.

Морфология

Растения с цилиндрически-веретеновидными клубнями, иногда разделенными на 2(3) окончания. Вид отличается от других представителей рода *Dactylorhiza* по ряду признаков. Важной его особенностью является формирование подземных плагиотропных побегов, которые могут быть отнесены к столонам (Жмылев и др., 2005; Татаренко и др., 2006). Подробная характеристика побеговой и корневой систем вида дана в работе И.В. Татаренко с соавторами (2006). Стебель 20–40(60) см высотой. В нижней части стебля 2–3 ланцетно-линейных, туповатых, прямо торчащих листа, выше расположены 1–2 линейных, заостренных небольших листа. Соцветие узкоцилиндрическое, часто рыхлое, 8–20 см длиной. Прицветники узколанцетные, заостренные, нижние почти равны цветкам, верхние — короче. Цветки от бледно- до темно- пурпуровых, губа с более темными пурпурно-розовыми пятнышками. Наружные листочки околоцветника 0,5–0,9 см длиной, 0,2–0,3 см шириной, узко-яйцевидные, заостренные, с тремя жилками, средний листочек вогнутый, чуть короче. Два внутренних листочка околоцветника узколинейно-ланцетные, заостренные, с двумя жилками. Губа обратнойяйцевидная, 0,8–1,1 см длиной, с мельчайшими сосочками сверху, к основанию суженная, на конце коротко 3-дольная (реже цельная), ее боковые доли тупые, широкие, по краю гребенчатые, средняя в виде маленького заостренного зубчика. Шпорец цилиндрический, тупой, согнутый, короче завязи. Завязь цилиндрическая, слегка согнутая, перекрученная, голая.

Онтогенез

Протокорм образует первый надземный лист через год после прорастания семени. Найденные в природе протокормы достигали 5–7 мм в диаметре. Ювенильная и имматурная стадии онтогенеза длятся около 0,5–1 год каждая (Татаренко и др., 2006).

Ритм сезонного развития и размножение

В Крыму вид ведет себя как эфемероид, отрастающий зимой (Голубев, 1996). Цветет в мае-июле. Размножается семенами и вегетативно. Семенное размножение вида не изучено. Образование плагиотропных побегов (столонов) наблюдается у многих особей, оно обеспечивает вегетативное размножение и вегетативную подвижность особей, в результате чего формируются довольно крупные популяции этого вида. Ортротропные побеги выполняют функцию ежегодного возобновления особей, поэтому их можно называть побегами возобновления (Татаренко и др., 2006).

Консортивные связи

Микориза в протокорме *D. iberica* локализована в его базальной части. Ювенильные растения слабо микотрофны — интенсивность микоризной инфекции в их подземных органах составляет 0–4,5%. Интенсивность микоризы в корнях взрослых особей 57–83%, в тонких окончаниях корневых клубней микориза менее интенсивна 33–51%. Уменьшение интенсивности микоризы отмечено в конце августа (Татаренко и др., 2006). Интенсивность микоризы в корнях, расположенных на столонах, сильно варьирует — от 0 до 51%. Придаточные корни столонов выполняют функции запасующих органов, к началу периода покоя накапливают крахмал, что, вероятно, приводит к угнетению микоризы (Татаренко и др., 2006).

Охрана вида

На территории России распространение вида нуждается в уточнении. Необходима организация охраны в местах нахождения вида на Кавказе, а также включение его в Красную книгу РФ и Ставропольского края.

Культивируется в ботаническом саду Санкт-Петербурга.

Пальчатокоренник мясокрасный — *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó (*Orchis incarnata* L., *O. latifolia* s.l. Nevski, p.p.)

Изменчивость и таксономический статус

Высокую степень изменчивости вида отмечают многие исследователи (Сырейщиков, 1906; Soó, 1960; Procházka, Velisek, 1983; Филиппов, 1997; Ryla, 2001; Juskiewicz-Swaczyna et al., 2006 и многие другие). Варьируют высота растений, форма, размеры и окраска листьев и прицветников; окраска цветков. Ряд исследователей полагают, что этот вид включает 4 подвида и 11 разновидностей (Soó, 1960; Füller, 1972a и др.). Некоторые из этих внутривидовых таксонов нередко рассматриваются в качестве самостоятельных видов.

Во многих работах (Невский, 1935; Ziegenspeck, 1936; Summerhayes, 1951; S. Nilsson, 1979; Bateman, Denholm, 1983; Schmeidt, 1996; Gudzinskas, Ryla, 1997; Ryla, 2001 и др.) отмечены формы этого вида со светло окрашенными цветками, обычно растущими на избыточно увлажненных, богатых кальцием почвах. Л.В. Аверьянов (1988) считает необходимым отличать форму со светложелтыми (кремовыми) цветками, которая, по его мнению и мнению ряда других исследователей, должна быть отделена в качестве самостоятельного вида *Dactylorhiza ochroleuca* (Wustn. ex Boll.) Holub от альбиносной формы с чисто белыми цветками, считающейся разновидностью — *D. incarnata* (*Orchis incarnata* L. var. *albiflora* Godfery, или *Dactylorhiza incarnata* (L.) Vermeulen var. *leucantha* Vermeulen). Подробная характеристика *D. ochroleuca* с описанием распространения вида в России, его условий местообитания и доказательства его генетической обособленности от *D. incarnata* даны в работе Е.Г. Филиппова (2007). В Эстонии помимо белоцветковой формы отмечена форма со светлорозовыми цветками (Шмейдт, Ягомяэ, 1987).

Изучение популяций *D. incarnata* в Западной Эстонии (Vallius et al., 2008) показало, что при опылении гораздо чаще переносятся поллинии между особями двух разных разновидностей (темноокрашенной var. *incarnata* и светлоокрашенной var. *ochroleuca*), чем между цветками одной разновидности. Эксперименты показали, что «пыльцевой ресурс» (самоопыление внутри и между разновидностями) не влияет на семенную продукцию или возможность грибной инфекции прорастающих семян. Таким образом, эти две разновидности не имеют репродуктивных барьеров ни до, ни после процесса опыления.

На о. Большая Муксалма Соловецкого архипелага в Архангельской обл. нами отмечена островная форма *D. incarnata*, отличающаяся от типичной помимо небольшой высоты, формой листьев и их размерами. Растения имели листья широкие при основании и резко сужающиеся к окончанию, а их длина не превышала 5–7 см. Соцветия также были малоцветковыми, цветки бледно-розовые. При выращивании в Ботаническом саду МГУ на участке, имитирующем условия болота, форма этих растений сохранилась.

D. incarnata нередко образует внутривидовые гибриды с *D. cruenta*, *D. maculata*, *D. majalis*, *D. russowii*, *D. traunsteineri*, но чаще всего с *D. fuchsii* (Pettersson, 1947; Flora Europaea, 1980; Procházka, Velisek, 1983; Jagiello, 1990; Potucek, 1990).

Распространение

Ареал евразийский (палеарктический). Вид распространен по всей Европе (на юге — только в горах) от Великобритании и Скандинавии, до Средней и Вост. Европы, Средиземноморья (где редок) и Урала; в Азии его ареал охватывает территорию, включающую Малую Азию, Иран, Горный Крым, Сев. Кавказ, Центр. Азию, Сибирь, Монголию, Сев.-Зап. Китай; отмечен также в Сев. Африке (Невский, 1935; Ziegenspeck, 1936; Summerhayes, 1951; Смольянинова, 1976; Flora Europaea, 1980; Маевский, 2006).

В России произрастает почти во всех регионах европейской части, на Кавказе (Ингушетия, Кабардино-Балкария, Ставропольский край, указан для Дагестана) (Гроссгейм, 1940), на Юж. Урале (в Башкортостане, Челябинской и Оренбургской областях), на юге Зап. и Вост. Сибири, доходит до оз. Байкал. Несколько местонахождений, отмеченных в Якутии и на севере Хабаровского края, расположены далеко от основного ареала вида (Иванова, 1987, КК Республики Саха и Хабаровского края). Карта 19.

Экология и фитоценология

Вид характеризуется экологической амплитудой несколько более узкой, чем пальчатокоренник Фукса (Landoldt, 1977; Ellenberg et al., 1991; Вахрамеева и др., 1994). Он более требователен к увлажнению и освещенности. Сциогелиофит по В.Н. Голубеву (1996), предпочитает полностью открытые места, но может расти и при небольшом затенении. Большинство исследователей относит этот вид к гигрофитам (Ziegenspeck, 1936; Голубев, 1996; Собко, 1989), а некоторые даже к облигатным гигрофитам (Procházka, Velisek, 1983). Пальчатокоренник мясокрасный встречается в большинстве случаев на влажных и сырых, не просыхающих почвах, очень редко на умеренно влажных почвах, избегает сухие местообитания. Наиболее благоприятны для него условия увлажнения на заливных лугах. Растения на лугах значительно крупнее, чем на болотах (Филиппов, 1997).

Предпочитает почвы, богатые гумусом, избегает минеральные почвы. Встречается на слабо кислых (никогда на очень кислых), но чаще на нейтральных почвах. На Украине и в Чехословакии отмечен на почвах с pH 6,0–8,0 (Procházka, Velisek, 1983; Собко, 1989), в Германии на почвах 4,5–7,5 (Ziegenspeck, 1936). В Московской обл. чаще растет на почвах с pH 4,7–6,8 (Вахрамеева, 2000).

Лугово-болотный вид, встречается преимущественно на сырых участках низинных и пойменных лугов, по берегам водоемов, на низинных и переходных болотах (Невский, 1935; Ziegenspeck, 1936; Смольянинова, 1976; Иванова, 1987; Schmeidt, 1996). Может заходить в лесостепные районы (Протопопова, 1987а), расти на горных лугах, приморских дюнах, иногда даже на засоленных почвах (Собко, 1989). Белоцветковую форму находят только на известковых почвах, сырых или заболоченных, обычно вместе с такими видами, как *Punguicula vulgaris*, *Scutellaria galericata*, *Cladium mariscus* (Füller, 1972a; Schmeidt, 1996). В Фурмановском р-не Ивановской обл. растение с белыми цветками отмечено нами на участке с выходами ключей Уткинского болотного массива.

D. incarnata иногда может образовать скопления до нескольких сотен особей, чаще — несколько десятков с относительно небольшой плотностью — 1–5 особей на кв.м. Популяции, как правило, очень динамичны. Так, многолетние исследования С. Тамм (1972)

показали, что многочисленная популяция этого вида, существовавшая на лугу, через 10 лет после начала наблюдения практически исчезла без видимых причин, а затем через 9 лет произошло новое заселение луга, но через несколько лет численность популяции вновь резко сократилась. Ведущую роль в такой волнообразной динамике играли конкурентные отношения с другими растениями, а также консортивные связи с грибами (Tamm, 1972).

Наши наблюдения в Московской обл. выявили сходную динамику популяций этого вида. Так, в Одинцовском р-не на калганово-осоково-разнотравном лугу популяция, насчитывавшая в 1974 г. 115 особей, к 1982 г. сократилась до 27, а в 1988 г. исчезла полностью. В данном случае главной причиной исчезновения вида послужило естественное заболачивание луга и превращение его в низинное болото, где стали доминировать *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, крупные осоки (*Carex acuta* и др.). На расстоянии около 100 м на незаболоченной части этого же луга сохранилась группа генеративных особей *D. incarnata*, которая могла бы способствовать заселению ранее занимаемой видом территории.

Возрастная структура ценопопуляций пальчатокоренника мясокрасного в разных частях ареала оказалась довольно сходной — с достаточно представительной молодой частью популяции и относительно высоким процентом генеративных особей. Максимальная плотность ценопопуляций этого вида наблюдалась нами в Эстонии (сеслериевый луг) — 20 генеративных особей на кв.м.

D. incarnata часто встречается на лугах вместе с другими видами орхидных — *Dactylorhiza fuchsii*, *D. cruenta*, *Gymnadenia conopsea*, *Listera ovata* и др. Слабое антропогенное воздействие на состояние популяций пальчатокоренника мясокрасного сказывается скорее положительно, но сильное воздействие (выпас, интенсивная рекреация, осушение, приводит к менее или более быстрому исчезновению вида (Вахрамеева и др., 1997а).

Изредка может встречаться на техногенных ландшафтах. Например, популяция этого редкого для Кемеровской области вида была отмечена на отвалах золотодобычи (Ветлужских, Лацинский, 2007). Она располагалась в понижениях между гребнями 18-летних отвалов драги в ивняке (*Salix alba* L., *S. viminalis* L.) разнотравном (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Lathyrus pratensis* L., *Alopecurus pratensis* L.).

Морфология

Многолетнее травянистое растение с клубнем, рассеченным на 2–5(6) лопастей. Стебель 25–55(70) см высотой, полый, до 1,0 см толщиной у основания, кверху немного утончающийся, слегка бороздчатый, доверху облиственный. Листья в числе 4–6(7), вверх направленные, прижатые к стеблю, узколанцетные, неясно килеватые, постепенно суженные, туповато-заостренные, кончающиеся башлыкообразно стянутой верхушкой, лишенные пятен, нижние и средние 11(18)–20 см длиной, 1,4–2,8 см шириной (отношение длины к ширине от 1:4,2 до 1:8,3), самые верхние — более мелкие и узкие (брактей), превышают основание соцветия.

Соцветие — густой и многоцветковый (из 17–74 цветков) колос, 4–12 см длиной и 2,5–3 см в диаметре (вместе с отклоненными прицветниками); прицветники длинные, ланцетные, заостренные, превышающие цветок примерно в 2 раза, часто по краю лилово-окрашенные, самые верхние образуют хохолок над нераскрывшимися цветками. Цветки мелкие, красновато-лиловые; наружные листочки околоцветника продолговато-яйцевидные, тупые с тремя жилками; средний из них вогнутый, 0,5–0,55 см длиной, боковые неравнобокие, 0,5–0,7 см длиной, 0,27–0,3 см шириной, обычно с немногочис-

ленными более темными пятнышками; два листочка внутреннего круга неравнобокие, яйцевидно-ланцетные, тупые, 0,47–0,53 см длиной; губа сверху с пурпурово-фиолетовым рисунком из точек и штрихов, при основании с мельчайшими сосочками, широко-ромбическая, цельная, или неясно-трехлопастная, тупая, по краю чуть городчатая, боковые края чуть назад отогнутые, длина губы 0,4–0,55(0,8) см, ширина 0,5–0,7 см, шпорец более бледный, чем листочки околоцветника, немного согнутый, 0,5–0,6 см длиной и около 0,15–0,2 см толщиной, несколько длиннее пластинки губы. Плод — коробочка с многочисленными семенами,

$2n = 40, 60.$

Онтогенез

Семена мелкие, 0,63–0,8 мм длиной (Ziegenspeck, 1936), оболочка состоит из 12–13 клеток по длине семени и 10–11 клеток по ширине (Tohda, 1983). Первые этапы онтогенеза пальчатокоренника мясокрасного изучала в лабораторных условиях Е.В. Андропова (1988), показавшая, что протокорм этого вида имеет обычно меристематическую апикальную и состоящую из крупных паренхимных клеток базальную части. Меристематическими остаются участки протокорма между собственно телом протокорма и первыми листьями, а также в узлах по мере развития побега. Заложение корней происходит именно в этих местах. Первые листовые органы северных орхидей на протокорме, находящемся под землей, выполняют при прорастании, по мнению Е.В. Андроновой (1988), в основном защитную роль.

Первые годы жизни после прорастания семени сходны с видами рода, описанными выше. Первый чешуевидный лист появляется на второй год, а первый клубень на четвертый год после прорастания семени (Ziegenspeck, 1936; Summerhayes, 1951). В генеративной стадии эти растения находятся 12 лет, а максимальный их возраст — 25 лет (Tamm, 1972).

Наши наблюдения за онтогенезом конкретных особей на постоянных площадях (Вахрамеева, Денисова, 1987; Вахрамеева, 2000) показали много сходных черт с онтогенезом пальчатокоренника Фукса, но некоторые онтогенетические стадии и соответственно весь жизненный цикл у пальчатокоренника мясокрасного более растянут. Ювенильное состояние наступает через 2–3 года после прорастания семени и длится обычно 2–4 года, имматурное состояние 3–4 года, взрослое виргинильное 2–3 года, генеративное 8–14 (возможно, более лет). После первого цветения особи нередко на год переходят в состояние вторичного покоя. В генеративном состоянии у растений обычно наблюдаются перерывы в цветении от одного до нескольких лет. Генеративные растения можно разделить на три группы — молодые, средневозрастные и старые, различающиеся по числу цветков в соцветии (см. раздел «Размножение»). Кроме того, старые генеративные особи раньше заканчивают вегетацию, нередко бывают повреждены насекомыми, часть цветков в их соцветиях бывает недоразвита. Но выделить эти три группы генеративных особей с должной надежностью можно лишь при наблюдении за конкретными особями на постоянных площадях, при маршрутном обследовании это сделать крайне сложно. В сенильное состояние растения переходят не всегда, часто они отмирают после последнего цветения.

Можно различить три типа жизненного цикла (Вахрамеева и др., 1987; Вахрамеева, 2000): при замедленном — растения зацветают на 15–18-й, при среднем — на 10–13-й год, при ускоренном — на 6–8-й год (после прорастания семени). Средняя длительность жизненного цикла пальчатокоренника мясокрасного около 30 лет.

Ритм сезонного развития и размножение

В условиях средней полосы России пальчатокоренник мясокрасный — типичное летнезеленое растение, однако в Крыму он ведет себя иначе — В.Н. Голубев (1996) относит его к эфемероидам, отрастающим зимой. В Подмоскowie этот вид зацветает обычно в первой декаде июня. Цветение одного растения длится около трех недель. В зависимости от погодных условий оно может задержаться на 2–3 недели. В Германии отмечали задержку цветения на 20 дней (Ziegenspeck, 1936). В южных частях ареала цветение происходит в мае, в северных в конце июня – начале июля, на Соловецких о-вах со второй половины июля по август. В Германии (Füller, 1972 а) отмечают две фенологические формы этого вида, цветение которых раздвинуто на две недели. Подобное явление со сдвигом начала цветения на 2–2,5 недели в пределах одной популяции пальчатокоренника мясокрасного мы наблюдали и в Московской обл. Созревают плоды дружно, практически одновременно — в конце июля – начале августа, причем в разные годы разница во времени созревания достигает 3–4 недель. Желтеют листья обычно в конце августа – начале сентября и затем в течение нескольких дней отмирают.

Размножается преимущественно семенами. Оптимальный срок посева семян на питательные среды — 30–35 дней после опыления (Куликов, Филиппов, 1991; Филиппов, 1995). Интенсивность цветения и плодоношения зависит в значительной степени (при прочих равных условиях) от возраста особи: у молодых генеративных в соцветии $13 \pm 3,2$ цветка, средневозрастных $26 \pm 6,4$, стареющих $15 \pm 2,1$ цветков. Максимальное число цветков в Московской обл., наблюдаемое нами — 74, средний процент плодообразования $57 \pm 11,2$ (Вахрамеева, 2000). Для Германии (Ziegenspeck, 1936) указаны близкие цифры — 67,6%. По нашим наблюдениям в Калининградской обл. — 51%. В Вологодской области в 1996 г. среднее число цветков в соцветии $17,3 \pm 2,7$, максимальное — 37, плодообразование (в среднем) 80,1%. В Московской обл. $7\ 822 \pm 752$ семян в одном плоде (Железная, 2008). В Крыму потенциальная семенная продуктивность одного плода 7 755 (от 1 600 до 9 010), реальная — 7 269,7 семян, особи соответственно – 291 622 и 238 446 семян (Назаров, 1987, 1995).

Отдельная особь может находиться в генеративном состоянии до 10 (возможно более) лет, но цветет, как правило, с перерывами в 1–2 (реже 3–4) года, изредка цветет несколько (до 5) лет подряд.

Вегетативное размножение возможно, о чем свидетельствует опыт В.Г. Собко (1980, 1989) по ризореституционному размножению. Одна особь может образовать несколько разновеликих клубней за вегетационный сезон. Однако, в природе вегетативное размножение этого вида наблюдается крайне редко и происходит обычно вследствие механического повреждения клубня. С. Тамм (1972) за 30-летний срок наблюдения на постоянной площади отметил лишь три случая вегетативного размножения. Известно, что наибольшая вероятность успешного прорастания семян отмечена вблизи материнского растения, где имеются необходимые для прорастания грибы. Поэтому вокруг сильных экземпляров можно найти такие плотные группы (как правило, разновозрастные), выросшие из семян.

Отмечено благоприятное действие роющей деятельности кабанов на возможность приживания молодых растений *D. incarnata* (Железная, 2009а).

В Финляндии были изучены 16 популяций этого вида с целью выяснения влияния размера популяций на репродуктивный успех растений (Vallius et al., 2008а,б). Выяс-

нено, что в более крупных популяциях процент удаления поллиниев выше, по сравнению с малочисленными популяциями, однако на процент завязывания это влияния не оказывает. Поскольку в местообитаниях *D. incarnata* число нектароносных видов сравнительно невелико, успех опыления безнектарных цветков орхидеи часто зависит от случайных посещений цветков, особенно в небольших популяциях, а также в популяциях с незначительным полиморфизмом окраски цветков (Vallius et al., 2008 а,б).

Консортивные связи

Энтомофил, опыляется шмелями, пчелами (Summerhayes, 1951; Lammi, Kuitunen, 1995). Облигатный микосимбиотроф. Интенсивность микоризной инфекции в Московской области в момент цветения растений — 59%.

Охрана вида

Вид занесен в Красные книги 30 регионов. Охраняется на территории 36 заповедников и 8 национальных и природных парков.

Культивируется в ботанических садах в Москве, Санкт-Петербурге, Екатеринбурге. А.А. Алехин (1992) относит *D. incarnata* к видам растений, перспективным для интродукции. Однако, Е.Г. Филиппов (1997) отмечает, что при переносе пальчатокоренника мясокрасного из природных популяций в Ботанический сад УрО РАН (Екатеринбург) выжило лишь 60% растений, цвели только единичные экземпляры и в последующем многие растения погибли. Наиболее перспективным способом массового размножения пальчатокоренников Е.Г. Филиппов считает семенное размножение *in vitro*.

Пальчатокоренник пятнистый — *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó [*Orchis maculata* L., *Dactylorchis maculata* (L.) Vermeulen]

Изменчивость и таксономический статус

Вид очень изменчив в отношении размеров и формы листьев, прицветников, цветков, окраски листьев и цветков и пр. (Heslop-Harrison, 1951; Borsos, 1959; Soó, 1960; 1969; Ravník, 1972; Flora Europaea, 1980; Procházka, Velíšek, 1983; Мамаев, Филиппов, 1993; Филиппов, 1997). Белоцветковая форма этого вида отмечена в России и Эстонии (Сырейщиков, 1906; Шмейдт, 1996). Описаны многочисленные внутривидовые таксоны *D. maculata*, причем некоторые настолько обособлены, что выделены рядом исследователей в самостоятельные виды (Аверьянов, 1983в, 1988, 1989 и др.). Нередко *Dactylorhiza maculata* рассматривают как вид-агрегат (Flora Europaea, 1980; Аверьянов, 1982 и др.). В ряде работ, посвященных изучению различных аспектов биологии и фитоценологии орхидных, *Dactylorhiza maculata* и *D. fuchsii* объединены в один вид, что затрудняет использование этих литературных источников.

D. maculata образует многочисленные гибриды, как внутривидовые — с *Dactylorhiza fuchsii*, *D. incarnata*, *D. traunsteineri*, *D. majalis* (найден даже тройной гибрид — *D. maculata* × *D. majalis* × *D. fuchsii*), так и межродовые — с *Gymnadenia conopsea*, *Coeloglossum viride*, *Platanthera bifolia* (Potůček, 1978; Wennerberg, 1978; Flora Europaea, 1980; Procházka, Velíšek, 1983; Vernacki, 1990; Jagiello, 1990; Schmeidt, 1996; и др.).

Распространение

Ареал евро-сибирский. Вид, встречается по всей территории Европы от Скандинавии и Атлантической Европы до Урала (на севере — чаще, на юге — реже), а также в Азии — до Средней Сибири (Невский, 1935; Смольянинова, 1976; S. Nilsson, 1979; Flora Europaea, 1980; Procházka, Velíšek, 1983).

В России встречается в лесной зоне от Кольского п-ова до Среднего Поволжья, на Урале, в Зап. и Средней Сибири (включая Красноярский край). На север европейской части пальчатокоренник пятнистый заходит далее других видов рода - до побережья Белого моря и островов у Кольского и Рыбачьего п-овов (Блинова, 1995а). На востоке граница ареала пальчатокоренника пятнистого проходит западнее, чем пальчатокоренника Фукса. В северной половине лесной зоны европейской части России *D. maculata* довольно обычен, южнее встречается значительно реже, чем *D. fuchsii*. Более тщательные исследования показали, что *D. maculata* во многих районах вообще встречается значительно реже, чем считали ранее (Невский, 1935; Смольянинова, 1976; Раменская, 1983; Иванова, 1987). Карта 20.

Экология и фитоценология

Вид с более узкой экологической амплитудой, чем пальчатокоренник Фукса (Ellenberg et al., 1991; Вахрамеева и др., 1994, Вахрамеева, 2000). Светолюбив, чаще растет на полном свете, но может выдержать и некоторое затенение. К увлажнению требователен, растет на почвах от сырых до очень влажных, сухие участки избегает, преимущественно на кислых, реже слабо щелочных. В Чехословакии встречается на почвах с рН 4,9–7,5 (Procházka, Velíšek, 1983). Чаще встречается на бедных минеральным азотом, тонкоструктурных, плохо аэрируемых, богатых гумусом почвах.

Растет преимущественно на равнинах, но может подниматься и в горы до 2200 м (Eichner, 1979).

Вид распространен преимущественно на сырых и заболоченных лугах, переходных и низинных болотах, по окраинам сфагновых болот, в заболоченных хвойных и лиственных лесах, зарослях кустарников, иногда по берегам водоемов, вдоль ручьев, по долинам рек (Невский, 1935; Раменская, 1983; Протопопова, 1987а,б). Предпочитает участки с хорошо развитым моховым покровом. Нередко, особенно на севере ареала, тесно связан со сфагнумом, что позволило И.В. Блиновой (1995) назвать пальчатокоренник пятнистый «сфагнофилом».

В Вологодской обл. пальчатокоренник пятнистый нами встречен в разреженных заболоченных лесах с общим проективным покрытием травяного покрова от 30 до 60%, хорошо развитым моховым покровом из сфагнома. На Среднем Урале и в Зауралье его находят в однотипных местообитаниях — на кустарничково-сфагновых торфяных болотах и в заболоченных сосняках (Филиппов, 1996). В Московской обл. встречается преимущественно в заболоченных разреженных лесах, на заболоченных лугах, по окраинам болот. Образует, как правило, немногочисленные (до 40–60 особей), но полноценные ценопопуляции (Вахрамеева, 2000).

Изученные нами (Экзерцева и др., 1987) ценопопуляции пальчатокоренника пятнистого близ северной границы его ареала (Мурманская обл.) отличались высокой численностью (до 600 особей) и плотностью (максимальная — 33, средняя — 17 особей на 1 кв.м). Возрастной спектр изученных популяций в большинстве случаев был левосторонним с максимумом на ювенильных растениях, что, возможно, связано с более медленным их развитием на ранних стадиях онтогенеза в этих условиях.

Морфология

Многолетнее травянистое растение с пальчато-лопастным клубнем, с 2–5(6) длинными утонченными корневидными лопастями и 5–7(8) длинными придаточными корнями. Стебель плотный 25–50(60) см высотой, при основании 0,35–0,8 см толщиной. Листья в числе 5–6(8), пятнистые, отклоненные, почти плоские или слегка вдоль сло-

женные, туповато-заостренные; нижний лист 5–10 см длиной и 0,8–3 см шириной, от линейного до широко-ланцетного, с максимальной шириной близ середины или немного ниже середины листа, пятна на листьях округлые; два следующих листа сильно килеватые, продолговато-ланцетные, заостренные, 6–15 см длиной и 1–2 см шириной, самые верхние листья (брактей) линейные или шиловидно-линейные, часто слегка извилистые, заостренные, 2–9 см длиной, 2–5 см шириной, не достигающие основания соцветия.

Соцветие - колос, яйцевидно-цилиндрический, густой, многоцветковый, 3–9 см длиной, около 3 см в диаметре; прицветники узколанцетные, заостренные, короче цветков (только самые нижние иногда немного длиннее цветков), 2–2,5 см длиной; верхние же обычно 0,4–0,7 см длиной. Цветки зигоморфные, розовато-лиловые, наружные листочки околоцветника ланцетные, туповатые, боковые 0,7–0,9 см длиной и 0,25–0,3 см шириной, неравнобокие и часто покрытые кольчатыми пятнышками; средний — 0,65–0,8 см длиной, на верхушке башлычковидный; два листочка внутреннего круга околоцветника ланцетные, неравнобокие, с рисунком из concentрических темных полос и штрихов на светлом фоне; губа обратно-почковидная, 0,7–1,0 см длиной и 1,0–1,2(1,4) см шириной, с мелкими фиолетовыми пятнышками и полосками, на конце короткотрехлопастная; средняя лопасть губы значительно короче и уже боковых, треугольная, туповатая, 0,2–0,3 см длиной и при основании 0,25–0,3 см шириной; боковые лопасти губы по наружному краю закругленные, слегка городчато-зубчатые; шпорец цилиндрический прямой, тупой, немного короче завязи, 6–8(9,5) мм длиной и 0,1–0,18 см толщиной. Плод — коробочка с многочисленными мелкими семенами (Невский, 1935; Смольянинова, 1976; Флора Еуропаеа, 1980).

2n = 40, 60, 78, 80.

Онтогенез

Изучение первых этапов жизни пальчатокоренника пятнистого проведено Е.В. Андроновой (1988). Максимальная интенсивность прорастания семян наблюдается на 40–45-й день после начала цветения (до созревания и высыпания семян), семена из уже вскрывшегося плода обладают минимальной всхожестью. Покой семян неглубокий (Куликов, 1995). Семена мелкие около 0,96 μ длиной и 0,25 μ шириной, их оболочка состоит из 9–10 клеток в длину и 7–8 клеток в ширину (Tohda, 1983). У *D. maculata* более 50% семян прорастает в природных условиях через 11 месяцев после посева (Мамаев и др., 2004).

Онтогенез пальчатокоренника пятнистого в общих чертах сходен с онтогенезом пальчатокоренника Фукса (Вахрамеева, Денисова, 1983). Основные признаки, характеризующие онтогенетические стадии, совпадают. Первый зеленый лист появляется на 3–4-й год после прорастания семени. Зацветает растение не ранее, чем на 6-й год после прорастания семени, чаще — на 9–11-й. Общая продолжительность большого жизненного цикла в благоприятных условиях 20–25, возможно и более лет (Вахрамеева, 2000).

Сезонный ритм развития и размножение

В Средней России вид зацветает в середине июня, цветение длится до середины июля, плодоношение — в конце августа – начале сентября, отмирание надземной части в сентябре.

И.В. Блинова (1995а), исследуя развитие побега пальчатокоренника пятнистого в Мурманской области, показала, что жизненный цикл побега от момента заложения

почки протекает в течение 4 лет, из которых 3 года — внутрипочечное развитие и 1 год — внепочечное. Зачатки генеративной сферы закладываются за год до цветения (летом в период цветения), а формирование отдельных частей цветка происходит несколько позже (во второй половине августа — начале сентября в период плодоношения). Клубень начинает формироваться за 2 года до выполнения своего предназначения (летом в период цветения). В.Г. Собко (1983) показал, что в условиях Украины этот процесс у пальчатокоренника пятнистого протекает быстрее — от начала заложения почки возобновления и до отмирания органов, развившихся из нее, проходит 3 календарных года. Существенной разницы в этом процессе у растений в природных условиях и культуре В.Г. Собко не выявил. М.И. Хомутовский (2012) отмечает в условиях Тверской обл. длительность цветения в пределах соцветия может быть растянута до 40 дней.

Размножается преимущественно семенами. Цветение пальчатокоренника происходит более или менее регулярно, отдельные особи могут находиться в генеративном состоянии до 10 (возможно и более) лет, но цветут с перерывами в 1–3(4) года. Процент плодообразования колеблется — от 10 до 95%. В Московской обл. средний процент плодообразования 50%. Семенная продукция велика. Первым подсчитал семенную продукцию этого вида Ч. Дарвин — 62 тысячи в плоде и 186 тысяч у особи, меньшее число приводит П. Мюллер-Шнейдер (Muller-Schneider, 1977) — 100 тысяч семян у одной особи. Одна особь за всю жизнь может произвести около 1 млн. семян (Salisbury, 1942). Однако отмечают, что близ северной границы ареала семена не всегда вызревают (Филиппова, Вылегжанин, 1980).

Вегетативное размножение в природных условиях наблюдается крайне редко, но на севере ареала (Мурманская обл.) это происходит значительно чаще (Блинова, 1995а). В Швеции также были описаны случаи вегетативного размножения *Dactylorhiza maculata* (Suneson, 1951), при этом отмечены факты одновременного формирования трех генеративных побегов у одной особи. И.В. Блинова (1995а), изучая случаи вегетативного размножения, показывает, что на годичном приросте, состоящем из трех метамеров (в каждом из которых закладываются почки возобновления), побегообразование иногда осуществляется не только из верхней по положению почки (как обычно), но и из нижележащей (средней по положению). Причем из верхней почки формируется побег с чертами возрастного состояния материнского растения, а из нижней — более молодого возрастного состояния.

Потенциальная возможность вегетативного размножения проявляется при прорастивании семян в лабораторных условиях, так как при этом зародыш может сформировать несколько протокоормов (Батыгина, Васильева, 1980, 1983). В.Г. Собко (1980) отмечает способность этого вида к ризореституционному размножению.

Консортивные связи

Энтомофил, опыляется пчелами, шмелями, бабочками, мухами (Фридолин, 1936; Nilsson, 1979). К. Фегри и Л. Пейл (1982) описали механизм опыления пальчатокоренника пятнистого.

Огромную роль в жизни пальчатокоренника пятнистого играют грибы-микоризообразователи. Они обычно относятся к формальному роду *Rhizoctonia*, который является анаморфами базидиомицетов из сем. *Tulasnellaceae*, *Ceratobasidiaceae*, *Tremellaceae* (Warcup, 1975, цит. по: Куликов, 1995). П.В.Куликов (1995), занимаясь симбиотичес-

ким культивированием ряда видов наземных орхидных, установил, что из *Dactylorhiza maculata* выделяются различные по морфологическим признакам и активности грибы, одним из которых оказался *Rhizoctonia goodyera repentis*. П.В. Куликов также обнаружил, что *D. maculata* отличается в этом отношении наименьшей специфичностью. Семена этого вида прорастают с грибами, выделенными из 10 разных видов наземных орхидных. Ювенильные растения более микотрофны, чем взрослые, интенсивность микоризной инфекции варьирует по сезонам (Маракаев, 2002).

Охрана вида

Вид занесен в Красные книги 25 регионов России. Охраняется на территории 26 заповедников и национальных парков: «Лосиный остров», «Озеро Плещеево», «Угра», «Припышминские боры» и др.

Вид культивируется в ботанических садах Москвы, Санкт-Петербурга, Омска, Улан-Удэ, в Полярно-альпийском ботаническом саду (Филиппова, Вылегжанин, 1980; Собко, 1989). Пальчатокоренник пятнистый хорошо перенес пересадку из природных условий в Ботанический сад УрО РАН в Екатеринбурге — прижилось более 90% растений (Филиппов, 1997).

Опыты по пересадке растений *D. maculata* из культуры в природные условия показали, что лучше приживаются и быстрее растут особи, показавшие в культуре большую жизнеспособность (Андропова, Ивасенко, 2007).

Пальчатокоренник майский — *D. majalis* (Reichenb.)

P.F. Hunt et Summerhayes

[*Orchis majalis* Reichenb., *Orchis latifolia* sensu Nevski р.р., *Dactylorhiza fistulosa* (Moench.) Baumann et Künkele, *D. latifolia* (L.) Soó]

Изменчивость и таксономический статус

Отличается значительной изменчивостью (преимущественно вегетативных органов), что часто затрудняет определение вида. Выделяют несколько подвидов (subsp. *majalis*, subsp. *alpestris*, subsp. *brevifolia*, subsp. *turfosa*) и около 15 форм и разновидностей (Procházka, Velíšek, 1983). На изучаемой территории, по-видимому, произрастает только типичный подвид subsp. *majalis*. На северо-востоке ареала он замещается близким видом — *D. baltica*.

D. majalis образует многочисленные гибриды, как внутривидовые — с *D. cruenta*, *D. incarnata*, *D. traunsteineri*, так и межродовые — с *Coeloglossum viride*, *Orchis morio*, *O. palustris*, *O. purpurea* (Averyanov, 1990). Мы встречали гибридные растения *Dactylorhiza incarnata* × *D. majalis* (*Dactylorhiza* × *ascherzoniana*) в окрестностях г. Львова, а также в других районах запада Украины.

Распространение

Ареал европейский, охватывает территорию от Британских о-вов и юга Скандинавии, Среднюю и Атлантическую Европу, Средиземноморье, Крым до западных регионов Вост. Европы. Смольянинова (1976) во «Флоре Европейской части СССР» и авторы «Определителя сосудистых растений центра...» (1995) отмечают его присутствие в Северо-Западном и Волжско-Камском районах европейской части России. Н.Н. Цвелев (2000) указывает этот вид для Ленинградской обл. Его отмечают также для Калужской и Кировской обл. и Республики Марий Эл (Маевский, 2006; КК Калужской, Кировской обл. и Республики Марий Эл), а также в Калининградской обл., где вид распространен

во многих районах, но чаще на западе (КК Калининградской обл., 2010). Распространение вида к востоку от Калининградской обл. вызывает сомнение и нуждается в дополнительном изучении и уточнении. Карта 17.

Экология и фитоценология.

D. majalis растет обычно при полном освещении, хотя иногда может выдержать и значительное затенение (Собко, 1989). В основном встречается на глинистых или торфянистых, плохо аэрируемых бедных почвах, в условиях значительного увлажнения, чаще щелочных, реже слабо кислых (Вахрамеева и др., 1994). В условиях Украины и Чехословакии рН почвы колеблется в пределах 5,2–8,6 (Procházka, Velísek, 1983; Собко, 1989). Уменьшение влажности почвы приводит к исчезновению в первую очередь молодых (ювенильных) особей, что подтверждено 7-летними наблюдениями, проведенными в Польше (Kolon, 1995). За этот период численность популяции сократилась с 796 до 370 особей, а ювенильные растения исчезли совсем.

Луговой вид, обычно растет на сырых и заболоченных лугах. В Калининградской области растет на сыроватых лугах, полянах и опушках, в придорожных луговинах (КК Калининградской обл., 2010). Численность популяций обычно невелика (3–5 экз.).

На территории Польши *D. majalis* встречается преимущественно в сообществах *Molinio-Arrhenatheretea* (Kosiba et al., 1993; Rybak, 1993; Rudecki, Sporek, 1995), где образует крупные популяции до 1 800 особей и высокой плотностью 2–14 особей на кв. м. Обычно в популяциях преобладают генеративные растения — до 67% (Rybak, 1993), а иногда и до 95% (Kosiba et al., 1993). Указывают также на произрастание *D. majalis* в сообществах *Phragmito-Magnocaricetea Scheuchzerio-Caricetea* (Tlustak, Jongipierova-Hlobilova, 1990). В Украинских Карпатах растет преимущественно на осоково-злаково-разнотравных сыроватых лугах, местами образуя крупные популяции с плотностью 2–8 особей на 1 кв.м. В популяциях преобладают взрослые вегетативные особи (30–90%) и генеративные (15–65%), молодых растений немного: ювенильных — 2–6%, иматурных — 2–10%. Наибольшие по площади популяции *D. majalis*, насчитывающие более 10 тысяч особей, обнаружены М.Н. Загульским в Сколевских Бескидах (Vakhrameeva et al., 2008).

Вид очень чувствителен к осушению территории (S. Nilsson, 1979), выпасу и сбору на букеты, но устойчив по отношению к вытаптыванию и сенокосению, может произрастать и во вторичных сообществах (Вахрамеева и др., 1987). В Зап. Украине М.Н. Загульский наблюдал *D. majalis* в заброшенных садах (Ивано-Франковская обл.), в канавах возле дорог (Львовская обл.), разреженных лесопосадках (Черновицкая обл.) (Vakhrameeva et al., 2008). Наиболее высоко распродолженное вторичное местообитание вида (на дороге) обнаружено нами на высоте 1 240 м над ур. моря на территории Биологического стационара Львовского университета на Черногоре (Закарпатская обл.). В литературе указывают максимальное вертикальное распространение вида в Украинских Карпатах до высоты 1 460 м (Малиновській, 1980).

Морфология

Растение с пальчато-рассеченным сплюснутым клубнем, с 3–5 шнуrowидными окончаниями. Стебель полый, цилиндрический, высотой 20–35 см, в верхней части фиолетово-пурпуровый. Листья в числе 4–5(8) темно-зеленые, с многочисленными темно-бурыми пятнами (с верхней стороны), продолговато-яйцевидные, туповатые, суженные к верхушке и к основанию, 8–12(16) см длиной, 1,5–3 см шириной. Прицветники фиолетово-пурпуровые, ланцетные, длиннее цветков. Соцветие коническое

или цилиндрическое, из 20–35(50) темнофиолетово-пурпурных (реже фиолетовых) цветков. Наружные листочки околоцветника овально-ланцетные, 0,7–1,2 см длиной, 0,5–0,9 см шириной. Внутренние листочки околоцветника 0,5–0,9 см длиной. Губа коротко-трехлопастная, с широким клиновидным основанием, с рисунком из сплошных или прерывистых линий. Длина губы 0,6–0,8 см, ширина 0,9–1,2 см. Средняя лопасть губы меньше боковых, очень короткая, тупая. Боковые лопасти почти ромбические. Шпорец короче завязи, фиолетовый. Плод — коробочка.

$2n = 80$.

Онтогенез

Проращение семян обычно происходит осенью (Rasmussen, Rasmussen, 1991). В течение 2–3 лет происходит подземное развитие, на 4-й год появляется первый зеленый лист. Зацветает растение на 5–8-й год или позднее. Средняя продолжительность жизненного цикла 5–18 лет. По М. Koszella (1990), ювенильное состояние длится 1–3(6) лет, имматурное около 3 лет, виргинильное взрослое 1–2 (до 6) лет, генеративное 10 и более лет, то есть *D. majalis* зацветает не ранее, чем на 6-й год после проращения семени.

И. Рыбак (1993) приводит несколько иные сведения о длительности отдельных онтогенетических состояний: ювенильное — 1 год, имматурное — 2, виргинильное — 3, генеративное 3–4 года. В Ботаническом саду МГУ генеративное растение этого вида, привезенное с Карпат, ежегодно цвело в течение 14 лет.

Ритм сезонного развития и размножение

На Украине цветет в мае–июне, плодоносит в июле. Размножается преимущественно семенами, редко — вегетативно. Интенсивность плодоношения очень изменчива. В популяциях из Украинских Карпат процент плодообразования колебался от 9 (Свидовец) до 35% (Черногора) (Zagulskii, 1990; Альбоха и др., 1999), в равнинной части запада Украины 18,5–58,2% (Загумский, 1989). Семенная продуктивность одного плода также изменчива: в популяциях из Украинских Бескид средняя $3\ 058 \pm 153,9$ (от 950 до 7 010), продуктивность особи изменяется от 1 320 до 80 740 семян (Альбоха и др., 1999). В культуре хорошо размножается ризореституционным методом (Собко, 1989).

Консортивные связи

Микосимбиотроф, большую часть жизни связан с грибами, но во взрослом состоянии микотрофность менее выражена, чем на стадии протокорма и молодых вегетативных особей (Procházka, 1980). Опыляются цветки *D. majalis* в Украинских Карпатах и Прикарпатье, в основном, пчелами и шмелями (Нестерчук, 1997). D. Дукуйова (2003) указывает в качестве опылителей представителей Apoidea, Diptera.

Охрана вида

Сокращающийся вид, чувствителен к осушению, выпасу, сбору на букеты, но довольно устойчив к вытаптыванию, может расти во вторичных фитоценозах (Вахрамеева и др., 1997).

Вид занесен в Красные книги Российской Федерации, Калининградской, Калужской и Кировской обл., а также Республики Марий Эл.

Охраняется в заповеднике «Большая Кокшага» и в национальном парке «Куршская коса».

С 1994 г. в Ботаническом саду МГУ (Москва) выращивается 1 экземпляр этого вида, который в 2008 г. вегетативно размножился на 2 особи. За время культивирования перерыв в цветении наблюдался один раз, когда произошло размножение особи.

Пальчатокоренник Руссова — *Dactylorhiza russowii* (Klinge) Holub
 [*Orchis russowii* (Klinge) Schlechter, *O. angustifolia* ssp. *russowii* (Klinge) Klinge, *Dactylorhiza traunsteineri* (Saut.) Soó subsp. *russowii* (Klinge) Soó]

Изменчивость и таксономический статус

Систематическое положение этого вида понимается разными исследователями неодинаково. *Dactylorhiza russowii* в разное время и разными авторами рассматривалась то в ранге вида (Смолянинова, 1976; Филиппов, 1998а), то подвида *D. traunsteineri* (Saut.) Soó (Аверьянов, 2000). Мы склонны рассматривать его как самостоятельный вид. В природе *Dactylorhiza russowii* хорошо отличается от близких к нему видов формой губы с оттянутой средней лопастью, отсутствием на ней рисунка из пятен, яркой окраской и крупными размерами цветков. Особое место занимают альбиносные формы. В 1985 г. в сев.-зап. Эстонии были найдены растения с чисто-белыми цветками, а также с цветками розовато-белого оттенка (Шмейдт, Ягомяэ, 1987).

Распространение

Ареал евро-сибирский. Растет в Скандинавии, Средней Европе и центральных районах Вост. Европы, странах Балтии, Зап. и Средней Сибири (Смолянинова, 1976; Иванова, 1987). В России редко и очень рассеянно встречается в центральных р-нах европейской части (Калужская, Ивановская, Костромская, Белгородская обл. и др.). Вид немного шире распространен на Юж. Урале и в Сибири, в азиатской части России доходит до Хакасии и Красноярского края. Карта 22.

Экология и фитоценология

Растение предпочитает открытые пространства, но может выдерживать слабое затенение. Растет на почвах от слабокислых до щелочных, к богатству почв не требователен (Vakhrameeva, Tatarenko, 2001). Растет на сфагновых, сфагново-зеленомошных переходных и низинных болотах, заболоченных разнотравных лугах у ручьев (Смолянинова, 1976; Аверьянов, 2000), а также в заболоченных разреженных сосновых и еловых лесах (Вахрамеева и др., 1991). На Урале встречается на низинных известковых болотах (Филиппов, 1998 а). В Ивановской обл. нами изучена популяция вида на хвощево-осоково-маршанциево-гипновом ключевом с клюквой болоте, с pH=8,39 и содержанием Са 11,4 мг/л. В популяции, насчитывающей более 100 особей, плотность которой составляла 12,2 особи на 1 кв.м, преобладали группы взрослых особей: 36,0% виргинильных и 55,1% генеративных растений, а молодых было значительно меньше (3,3% ювенильных, 6,6% имматурных) (Голубева и др., 2007). Здесь же в большом количестве произрастал *Epipactis palustris*, встречались также *Ophrys insectifera*, *D. incarnata*, *Gymnadenia conopsea*, *Malaxis monophyllos*, *Liparis loeselii* и др. виды орхидных. На ключевых участках Сусанинского болота в Костромской обл. изученная популяция была более многочисленной, с плотностью — 38,4 особи на 1 кв.м, причем 40% ее отпопуляционного спектра составляли молодые — ювенильные и имматурные особи (Варлыгина и др., 2011). В Эстонии *D. russowii* тоже был встречен нами вместе с другими орхидеями — *D. incarnata*, *Ophrys insectifera* также на ключевом болоте среди кочек, образованных *Schoenus nigricans*.

Морфология

Растение с двулопастным клубнем, лопасти длинные и тонкие. Стебель полый, до 40(50) см высотой. Листьев от 2 до 6 (чаще 3). Они обычно без пятен, линейные или узколанцетные, туповато заостренные, килеватые, только нижние слегка отклоненные.

Длина листьев 6–11 см, ширина 0,5–1,4 см. Соцветие около 5–7 см длиной, негустое, из 10–15 цветков. Прицветники ланцетные, длиннее цветков. Листочки околоцветника 0,6–0,8 см длиной, ланцетные, туповато-заостренные. Губа 0,5–0,8 см длиной, 0,8–1,0 см шириной округло-ромбическая, коротко-трехлопастная или с оттянутым центральным зубчиком. Шпорец 0,7–0,9 см длиной, цилиндрически-конический, прямой, коротко завязи.

$2n = 80, 120, 122.$

Онтогенез

Нет сведений.

Ритм сезонного развития и размножение

Цветет в июле, обычно немного позже, чем *D. traunsteineri*. Плоды созревают к концу августа – сентябрю.

Размножается семенами.

Консортивные связи

Нет сведений.

Охрана вида

Растение очень чувствительно к осушению, вытаптыванию, нарушению почвенного покрова (Вахрамеева и др., 1997). В большинстве районов вид очень редок. Видимо исчез в Калининградской обл. На Среднем Урале, где он находится на северной границе распространения, был известен из двух местонахождений. Одно из них затоплено водами Камского водохранилища, а состояние второго неизвестно (Куликов, 1997б). Численность вида сокращается чаще всего в результате мелиоративных работ. *D. russowii* — вид более редкий, чем *D. traunsteineri*. В Красную книгу РФ он внесен как подвид *D. traunsteineri*, а также занесен в красные книги 12 регионов. Охраняется на территории заповедников Басеги, Верхнее-Тазовский, Кивач, Нижнее-Свирский, «Столбы» и в национальном парке «Припышминские боры».

Культивируется в Ботаническом саду МГУ (Москва) на участке «болото». Ежегодно цветет и плодоносит.

Пальчатокоренник солончаковый — *Dactylorhiza salina* (Turcz. ex Lindl.) Soó
[*Orchis salina* Turcz. ex Lindl., *D. cruenta* (O.F. Muell.) Soó subsp. *salina* (Turcz. ex Lindl.)
E. Nels., *D. sanasunitensis* sensu Czern., *O. sanasunitensis* sensu Nevski]

Изменчивость и таксономический статус

Вид разными авторами понимается неоднозначно. В частности, Невский (1935), Гроссгейм (1940) считают *D. sanasunitensis* самостоятельным видом. Известен гибрид *D. salina* с *D. cruenta* (Камелин и др., 1991).

Распространение

Ареал кавказско-азиатский, охватывает Вост. Анатолию, Кавказ (Азербайджан, Армения, Грузия, Россия), Зап. и Вост. Сибирь, Дальний Восток (Зее-Буреинский район), Вост. Казахстан, Центр. Азию (Киргизия, Таджикистан), Сев. Монголию, восточный Китай.

На территории России встречается на Кавказе, Алтае (Алтайский край и Республика Алтай), в Красноярском крае, республиках Хакасия, Тыва, Бурятия, в Читинской обл., изолированные местонахождения в отрыве от основного ареала отмечены в Республике Саха (Якутия) и Амурской обл. (Невский, 1935; Гроссгейм, 1940; Аверьянов, 2006; Иванова, 1987; Вышин, 1996; КК Республики Саха, 2000; КК Амурской обл., 2009). Карта 23.

Экология и фитоценология

Светолюбивое растение, но способно выдержать небольшое затенение. К богатству почв не требователен, растет на сырых (нередко заболоченных), обычно слегка засоленных почвах. Встречается на лугах равнинных и горных, на лесных полянах. Численность единственной популяции в Амурской обл. достигает примерно 300 особей (КК Амурской обл., 2009).

Морфология

Клубень 2–5-лопастной. Стебель полый, 10–30 см высотой. Листьев от 4 до 6, без пятен, линейно-ланцетные, заостренные, дуговидно отогнутые. Нижние листья 10 см длиной и до 2,2 см шириной. Верхние листья более острые и узкие, самые верхние похожи на прицветники и достигают основания соцветия. Соцветие — густое, цилиндрическое, многоцветковое. Прицветники зеленые или фиолетово окрашенные, ланцетные, до 3 см длиной и 0,5 см шириной, нижние — обычно длиннее цветков. Цветки мелкие, фиолетово-пурпуровые, губа при основании с рисунком из сплошной фиолетовой линии, напоминающей греческую букву «ω». Наружные листочки околоцветника продолговато-яйцевидные, туповатые, до 0,9 см длиной и 0,4 см шириной. Два листочка внутреннего круга околоцветника почти яйцевидные, равные наружному среднему, около 0,3 см ширины, тупые. Губа до 0,9 см длиной и 1,0 см шириной, округло-широкояйцевидная, цельная или (редко) с еле намечающимися тремя лопастями. Шпорец до 1,2 см длиной и 0,2 см толщиной, цилиндрический, немного длиннее губы и обычно равен завязи. Завязь сидячая, скрученная.

$2n = 40$.

Онтогенез

Нет сведений.

Размножение и ритм сезонного развития

Цветет с июня по июль. В Амурской области цветет в мае-начале июня, плодоносит в июле (КК Амурской обл., 2009). Размножается семенами.

Консортивные связи

Нет сведений.

Охрана вида

Вид чувствителен к осушению почвы и нарушению почвенного покрова. Растение занесено в Красные книги Красноярского и Ставропольского краев, Республики Саха (Якутия), Амурской обл.

В России, охраняется на территории 2 заповедников: Хакасский и Центрально-Сибирский, а также в региональном ООПТ — Муравьевский парк устойчивого природопользования.

Культивируется в Ботсаду Казахстана (Каталог..., 1997).

Пальчатокоренник бузинный — *Dactylorhiza sambucina* (L.) Soó

[*Orchis sambucina* L., *Dactylorchis sambucina* (L.) Vermeulen]

Изменчивость и таксономический статус

Вид проявляет значительную изменчивость окраски околоцветника, размеров стебля, формы и величины листьев и прицветников. Procházka и Velíšek (1983) указывают две разновидности: var. *hungarica* и var. *sambucina*, у последней они еще называют 7 морфологических форм (f. *obovata*, f. *bracteata*, f. *robusta*, f. *barlae*, f. *tripartita*). Для

этого вида характерно наличие цветков с желтовато-белым и пурпурово-красным околоцветником. Часто обе формы присутствуют в одной ценопопуляции. Однако форма со светлыми цветками распространена шире и иногда встречается только она, например, в Норвегии (S. Nilsson, 1979). *D. sambucina* может образовать гибриды, как внутриродовые с *D. incarnata*, *D. fuchsii*, *D. maculata*, *D. majalis*, так и межродовые с *Gymnadenia conopsea*, *Orchis coriophora*, *O. mascula*, *O. morio*, *O. pallens* (Soó, Borsos, 1966; Averyanov, 1990).

Распространение

Ареал европейско-малоазиатский, дизъюнктивный, охватывает Скандинавию, Среднюю и Атлантическую Европу, Средиземноморье и Малую Азию. В Вост. Европе известен в Белоруссии, Эстонии, Литве, Украине. Почти везде очень редок.

В России вид отмечен в Брянской обл. и Чувашской Республике, ранее отмечался, но видимо исчез, в Орловской обл. (Маевский, 2006; КК Орловской обл., 2007; КК Чувашии, 2001). Ареал вида в России нуждается в уточнении. Карта 21.

Экология и фитоценология

D. sambucina — светолюбивое растение, но может расти и при небольшом затенении. К увлажнению не требователен, встречается как на сухих, так и сырых почвах. Может расти на довольно бедных почвах, с реакцией от кислой до нейтральной — pH 4,0–5,6 (Mroz, 1993), pH 5,2–6,8 (Procházka, Velíšek, 1983). В Украинских Карпатах вид распространен на бурых горно-лесных почвах с pH 4,7–4,9 (Загумский и др., 1998). Лугово-лесной вид, встречается на лугах (в том числе и альпийских), среди зарослей кустарников, в светлых широколиственных лесах на опушках и полянах. В южной части ареала обычно растет в горах, поднимаясь до 2 000–2 600 м над ур. моря (Ziegenspeck, 1936; Delforge, 1995). Фитоценологический оптимум на горных лугах класса *Molinio-Arrhenatheretea* (Tlustak, Jongeipierova-Hlobilova, 1990; Mroz, 1993), но растет также в лесных сообществах класса *Quercus-Fagetes* (Mroz, 1994). В Украинских Карпатах встречается преимущественно на горных разнотравно-злаковых лугах, часто с доминированием *Festuca rubra*, *Bromus erectus*, *Nardus stricta* (Загумский, 2003). Иногда образует довольно крупные ценопопуляции — до 100 и более особей, из которых 60–80% генеративных. Плотность ценопопуляций 3–24 особи на 1 кв.м. Мы наблюдали *D. sambucina* в Украинских Карпатах на разнотравно-белоусовом лугу на высоте 800 м над ур. моря, в густом травостое (общее проективное покрытие травяного покрова около 80%). Здесь же росли другие виды орхидных — *Gymnadenia conopsea*, *Traunsteinera globosa*, *Platanthera bifolia*, *Listera ovata*. На площади 40 м² отмечено 186 особей *D. sambucina*.

Морфология

Растения с пальчато-рассеченным клубнем. Стебель 10–20(30) см высотой, в нижней его части расположены 4–5 ланцетных или продолговато-ланцетных листьев, 5–10 см длиной и 1–2,5 см шириной. Соцветие густое, коротко-цилиндрическое, из 9–15(24) цветков. Прицветники линейно-ланцетные, длиннее цветков или равны им. Цветки со слабым запахом бузины (*Sambucus nigra*), желтоватые или пурпурные, на губе с пурпуровыми пятнышками. Наружные листочки околоцветника 0,7–0,9 см длиной, продолговато-яйцевидные, туповатые; внутренние листочки — яйцевидные, неравнобокие. Губа почти округлая, 0,7–0,8 см длиной, округло-ромбическая или почти округлая, цельная или неясно-трехлопастная, боковые лопасти крупнее средней. Шпорец обращен вниз, цилиндрический, толстый, 1,0–1,5 см длиной, равен завязи или немного длиннее.

2n = 40, 42.

Онтогенез

Семена прорастают весной (Fuchs, Ziegenspeck, 1927). Уже в первый год протокорм достигает значительного размера, а к весне второго года образуется первый придаточный корень. На второй год формируется первый зеленый лист, на третий год — первый клубень (Ziegenspeck, 1936), а еще через 9 лет, т.е. в 12-летнем возрасте растение зацветает и может прожить после первого цветения 43 года (Inghe, Tamm, 1988).

Ритм сезонного развития и размножение

Цветет в Карпатах в конце апреля – мае, плодоносит в июне–июле. В Брянской области цветет в мае–июне.

Вид размножается преимущественно семенами. Репродуктивные особенности были изучены в Украинских Карпатах (Загульский и др., 1998). Уровень плодообразования изменчив в различных популяциях — 17–42(70)%; семенная продуктивность одного плода 3 200–6 020 семян. Урожай семян колеблется в значительных пределах — 8 8761–168 867 семян на 1 кв.м.

Консортивные связи

Перекрестноопыляемое растение. В Швеции *D. sambucina* опыляется в основном самками шмелей *Bombus lapidarius*, *B. sylvarum* и др. (Nilsson, 1980).

Охрана

D. sambucina на территории Восточной Европы, в том числе и Европейской России относятся к исчезающим видам.

Вид занесен в Красные книги Российской Федерации, Брянской обл. и Чувашской Республики. Он видимо исчез в Орловской обл. Популяция в Брянской обл. крайне малочисленна. Территориальная охрана отсутствует.

Культивируется в Ботаническом саду Санкт-Петербурга.

Пальчатокоренник Траунштейнера — *Dactylorhiza traunsteineri* (Saut.) Soó
[*Orchis traunsteineri* Saut., *Dactylorhiza majalis* (Reichenb.) P.F. Hunt & Summerhayes subsp.
traunsteineri (Saut.) H. Sundermann]

Изменчивость и таксономический статус.

До сих пор нет общепринятой точки зрения на объем этого вида. По мнению монографа этого рода Л.В. Аверьянова (2000), типовая разновидность — *D. traunsteineri* var. *traunsteineri* — распространена преимущественно в горных областях Зап. и Средней Европы. На изучаемой территории встречаются еще две разновидности этого вида, представляющие собой его викарные восточные расы, иногда рассматриваемые в видовом ранге. *D. traunsteineri* var. *russowii* (Klinge) Aver., comb. nov. (*Orchis angustifolia* Loes. ex Reichenb. f. var. *russowii* Klinge) — пальчатокоренник Руссова отличается от типа в среднем более высоким ростом, более крупными цветками и широкими листьями. Растет на сфагново-зеленомошных переходных и низинных болотах. Встречается очень редко в северных областях Европы. *D. traunsteineri* var. *curvifolia* (Nyl.) Aver., comb. et stat. nov. (*Orchis curvifolia* Nyl., 1844, Spicil. Pl. Fenn. 2-12; *Dactylorhiza curvifolia* (Nyl.) Czer.) — пальчатокоренник дуголистный отличается очень узкими, продольно сложенными килеватыми, дуговидно изогнутыми листьями. Растет на низинных ключевых, зеленомошных болотах с близким залеганием известняков, с высоко минерализованными почвенными водами. Встречается очень редко. Известен из Костромской обл. (Аверьянов, 2000).

Наши взгляды на систематику этой группы видов совпадают с мнением Е.Г. Филиппова (1998a) и С.А. Мамаева с соавторами (2004). Мы рассматриваем *D. traunsteineri* и *D. russowii* как самостоятельные виды, так как они хорошо различаются как по морфологическим признакам, так и по условиям местообитания. Основными отличительными признаками являются величина цветков и прицветников, число листьев, отношение размера губы к длине шпорца и форма губы. При этом на Урале *D. russowii* — более южный таксон, заселяющий низинные болота с близким залеганием известняков, а *D. traunsteineri* — северный вид, встречающийся на переходных сфагновых болотах. Эти виды довольно редки, особенно *D. russowii*. По хромосомному числу на Урале они не отличаются, являясь тетраплоидами (Филиппов, 1998a). Однако, по данным из других регионов, число хромосом у *D. russowii* равно 120–122 (Смолянинова, 1976). В составе *D. traunsteineri* (Saut.) Соо рассматриваются var. *lapponica* и var. *curvifolia*. *D. lapponica* (Laest.) Соо является арктической формой *D. traunsteineri* и характеризуется меньшей высотой стебля, более короткими листьями (3–5 см), малоцветковым соцветием, более тупой средней лопастью губы и шпорцем 0,4–0,8 см. По мнению ряда авторов (Невский, 1935; Смолянинова, 1976), видовая самостоятельность *D. lapponica* сомнительна.

Распространение

Ареал евро-сибирский. Растет в Скандинавии, Сев. и Средней Европе, северной и центральной частях Вост. Европы, а также в Зап. Сибири и Казахстане (Невский, 1935; Кузнецов, Павлов, 1958; Смолянинова, 1976).

В России вид распространен преимущественно в северных и центральных областях европейской части (до Воронежской и Орловской обл.), а также в Предуралье и на Урале (Пермский край, Татарстан, Тюмень и др.). В северных областях встречается чаще, южнее становится редким и малочисленным. Карта 23.

Экология и фитоценология

Вид предпочитает открытые участки, но может выдерживать слабое затенение. Растет преимущественно на влажных и сырых кислых почвах. К богатству почв не требователен (Вахрамеева, Татаренко, 2001). Встречается в тундровой (редко) и лесной зонах, в лесостепи. Растет на переходных и верховых торфяных болотах, на сырых и заболоченных лугах, заболоченных сосновых и еловых лесах, по сырым берегам рек и ручьев (Смолянинова, 1976; Мартыненко, 1976; Аверьянов, 2000). Часто встречается на границе между сфагновым болотом и лесом, в переходной части (Вахрамеева и др., 1991). В горах — в лесном, изредка в субальпийском поясах. Ценопопуляции вида, как правило, малочисленны. Так, в Пинежском заповеднике (Архангельская обл.) этот вид встречается по заболоченным берегам озер и окраинам болот группами по 5–12 особей (Пучнина, 1998a). Популяция вида, впервые найденная нами на Большом Соловецком о-ве (Архангельская обл.), располагалась по внешнему краю сфагновой сплавины Святого озера и насчитывала не менее 50 генеративных особей (Абрамова, Варлыгина и др., 2009). Наши многолетние наблюдения в Московской обл. за ценопопуляцией этого вида в сосняке сфагновом показали, что численность колеблется от 18 до 4 особей, более половины из которых — генеративные, а ювенильные в разные годы составляли от 0 до 22% (Вахрамеева и др., 2010).

Морфология

Растения с 2–3-лопастными клубнями, с длинными тонкими концами лопастей. Стебель полый, 25–35(50) см высотой. Листьев от 3 до 5, пятнистых, обычно сложенных вдоль и сильно дуговидно согнутых, реже почти прямых, линейных или линейно-лан-

цветных. Длина нижних листьев 6–14 см, ширина 0,5–1,4 см. Соцветие — коротко-цилиндрическое, довольно густое, из 15–28(32) цветков. Прицветники ланцетные или линейно-ланцетные, нижние немного длиннее цветков, верхние — короче. Цветки фиолетово-пурпурные или пурпурные, губа с более темным фиолетовым рисунком из сплошных или прерывистых линий. Наружные листочки околоцветника ланцетные, туповато заостренные, боковые неравнобокие, 0,8–1,1 см длиной и при основании 0,2–0,4 см шириной, средний 0,7–0,9 см длиной и 0,2–0,3 см шириной, на верхушке колпачковидно вогнутый. Два листочка внутреннего круга околоцветника 0,5–0,8 см длиной и 0,2–0,4 см шириной, туповато заостренные. Губа округло-ромбическая, коротко-трехлопастная с яйцевидно-треугольной или треугольной средней лопастью, сверху с мельчайшими сосочками. Шпорец 0,7–1,0 см длиной, прямой, к концу немного суженный.

$2n = 40, 80.$

Онтогенез

Наши наблюдения в Московской обл. показали, что *D. traunsteineri* зацветает через 5–6 лет после первого появления над поверхностью земли. Генеративная стадия длится 5 и более лет. Иногда растения переходят в состояние вторичного покоя (Вахрамеева и др., 2010).

Ритм сезонного развития и размножение

В средней полосе России цветет в июне–июле, плоды созревают в конце августа – сентябре. На севере ареала цветет до середины августа (Орлова, 1954). Размножается преимущественно семенами, но процент плодообразования в Московской обл. обычно невысок — 10–15%, и только в очень благоприятные годы повышается до 60–65% (Вахрамеева и др., 2010).

Консортивные связи

Нет сведений.

Охрана вида

Вид чувствителен к осушению, вытаптыванию (Вахрамеева и др., 1997а), крайне редок во многих частях ареала. Например, он охраняется на Среднем Урале, где большинство ранее известных местонахождений были нарушены или исчезли (Куликов, 1997б).

Вид включен в Красные книги Российской Федерации и 26 регионов. Охраняется на территории 16 заповедников.

В Полярно-альпийском ботаническом саду (Мурманская обл.) вид растет в моховом покрове самосевом из семян, случайно занесенных с окружающей территории (Андреев, 1983). Культивируется в Ботаническом саду МГУ (Москва) на экспозиции «болото». Растения цветут и плодоносят.

Пальчатокоренник теневой — *Dactylorhiza umbrosa* (Kar. et Kir.) Nevski
[*Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó subsp. *turcestanica* (Klinge) H. Sundemann, *D. knorringiana* (Kraenzl.) Ikonn., *D. kotschyi* (Reichenb. fil.) Soó, *D. merovenssis* (Grossh.) Aver., *Orchis orientalis* Klinge subsp. *turcestanica* Klinge, *O. umbrosa* Kar. et Kir.]

Изменчивость и таксономический статус

Отличается большой изменчивостью листьев и формы губы. Понимание вида неоднозначно, что связано, как справедливо отмечали Ю.С. Григорьев и П.Н. Овчинников (1963), со значительным полиморфизмом этого вида. *D. kotschyi* (Reichenb. fil.) Soó, *D. merovenssis* (Grossh.) Aver., *D. knorringiana* (Kraenzl.) Ikonn. рядом авторов понимают-

ся как самостоятельные виды. Изучение гербарного материала по всему ареалу вида и наблюдения в природных популяциях убеждают нас в целесообразности трактовки вышеуказанных таксонов под эпитетом *D. umbrosa*, как это делают Renz (1978) и Baumann и Künkele (1982), что не исключает при дальнейшем, более углубленном изучении вычленения из этого комплекса новых таксонов.

Кавказский материал по данному виду отражает полный ряд вариабельности морфологических признаков. Крайние формы представляют собой очень мощные растения с густооблиственным стеблем и удлиненными прицветниками — var. *lancibracteata* Renz. и карликовые растения с несколькими листьями, густо собранными близ основания стебля. Известны гибриды с *Coeloglossum viride*, *D. osmanica*, *D. cruenta* (Renz, 1978).

Распространение

Ареал кавказско-центральноазиатский, охватывает Анатолию, северо-восточный Ирак, Иран, Кавказ (Армения, Азербайджан, Грузия), Зап. и Вост. Сибирь, Казахстан и Центр. Азию (Киргизия, Таджикистан, Туркмения, Узбекистан), Афганистан, Монголию, сев.-зап. Китай (Невский, 1935; Кузнецов, Павлов, 1958; Григорьев, Овчинников, 1963; Renz, 1978; Иванова, 1987).

На территории России на Кавказе вид не встречается (Аверьянов, 2006). Он произрастает в Западной (Алтай), Средней (Республика Тыва) и Вост. Сибири (на юге Бурятии и в Читинской обл.) (Иванова, 1987). В России находится на северной границе ареала. Карта 17.

Экология и фитоценология

Светолюбивое растение, растет на сырых и заболоченных участках, как на щелочных, так и кислых почвах. Высокогорный вид, встречающийся на высотных отметках 1000–3700 м над ур. моря. Растет на сырых прибрежных, долинных и горных лугах. Произрастает в сообществах высокотравных субальпийских и альпийских лугов, а также на болотцах в ущельях или по берегам озер, по сырым лугам на берегах ручьев, в зарослях кустарников в поймах рек, часто среди видов *Salix* и *Tamarix*.

Морфология

Клубень 3–6-лопастной, сильно сжатый с боков. Стебель 30–50(80) см высотой, полый, прямой, толстый (при основании до 1,5 см в диаметре). Листья в числе 4–12, всегда без пятен, ланцетные или линейно-ланцетные, более или менее отогнутые. Нижние 7–30 см длиной, 2–5 см шириной, к основанию очень слабо суженные; верхние более узкие, обычно достигающие основания соцветия. Соцветие густое, цилиндрическое, многоцветковое. Прицветники зеленые или фиолетово окрашенные, узколанцетные, заостренные, более или менее отклоненные, нижние равны цветкам или чуть превышают их. Цветки фиолетово-пурпурные или лилово-пурпурные, губа при основании слегка беловатая и украшенная рисунком из темных пятнышек и тонких линий. Боковые листочки околоцветника яйцевидно-ланцетные, туповатые, 0,8–1,3 см длиной и 0,3–0,4 см шириной, неравнобокие, средний несколько меньших размеров, тупой. Губа сверху с мельчайшими сосочками, округло-ромбическая или округло-обратно-сердцевидная, или почти округлая, на конце неясно 3-лопастная или с маленьким тупым зубчиком, реже весьма коротко-3-лопастная, 0,7–1,2 см длиной и 0,7–1,4 см шириной. Шпорец цилиндрический, более или менее согнутый, тупой, 1,0–1,8 см длиной, всегда длиннее губы и обычно равный завязи.

2n = 40.

Онтогенез

Нет сведений.

Ритм сезонного развития и размножение

Цветение происходит в мае–июле, в зависимости от высоты расположения местобитания. Размножается преимущественно семенами.

Консортивные связи

Нет сведений.

Охрана вида

Вид не занесен в государственную и региональные Красные книги. Охраняется в Алтайском заповеднике.

Культивируется в Санкт-Петербургском ботаническом саду.

Пальчатокоренник Дюрвилля — *Dactylorhiza urvilleana* (Steud.)
Baumann et Künkele

[*Orchis triphylla* C. Koch, *O. triphylla* sensu Nevski, *O. lancibracteata* C. Koch, *O. affinis* C. Koch, *O. amblyoloba* Nevski, *O. cartaliniae* (Klinge) Lipski]

Изменчивость и таксономический статус

Весьма переменчивый вид как по размерам листьев, стебля, так и по окраске цветков и листьев. Единой точки зрения на объем вида пока нет. *D. amblyoloba* (Nevski) Aver., *D. triphylla* (C. Koch) Czer., *D. affinis* (C. Koch) Aver., *D. cartaliniae* (Klinge) Soó многие исследователи признавали и признают (все эти виды или часть из них) за самостоятельные виды (Невский, 1935; Гроссгейм, 1940; Аверьянов, 1983а,в, 1990, Черепанов, 1995 и др.).

Мы разделяем взгляд на объем вида, предложенный Baumann и Künkele (1982), согласно которому к одному таксону следует относить такие черноморско-кавказские виды как *Dactylorhiza* (*Orchis*) *triphylla*, *D. affinis*, *D. lancibracteata*. Близкая точка зрения высказана Л.В. Аверьяновым (1994).

Известны гибриды этого вида с *D. iberica* (Baumann, Künkele, 1982).

Распространение

Ареал кавказский, охватывает сев.-вост. Турцию, сев.-зап. Иран, Кавказ (Невский, 1935, Baumann, Künkele, 1982; Аверьянов, 1994), где вид произрастает в России, Азербайджане, Армении и Грузии.

В России распространен на Сев. Кавказе в республиках Дагестан, Ингушетия, Чеченской, Сев Осетия – Алания, Кабардино-Балкарская, Карачаево-Черкесия, Адыгея, в Краснодарском и Ставропольском краях. Карта 22.

Экология и фитоценология

Экологически пластичный вид, встречается на хорошо освещенных и тенистых местах, как на влажных, так и на довольно сухих почвах, предпочтительно известковых.

Лугово-лесной вид. Растет на относительно влажных местах в лиственных (дубово-буковых) и хвойных (сосновых) лесах, в кустарниках, на субальпийских и альпийских лугах с несомкнутым травяным покровом, нередко по берегам речек и ручьев на заболоченных лугах и травяных болотах. Успешно заселяет участки с нарушенным травяным покровом. Растет на высоте 800–2 800 м над ур. моря. Встречается единичными экземплярами и небольшими группами, иногда образует очень крупные полночленные популяции. Наши исследования в Северо-Осетин-

ском и Тебердинском заповедниках, а также в Туапсинском р-не Краснодарского края показали, что в составе популяций этого вида обычно присутствуют 12–26% ювенильных, 8–12% имматурных, 12–36% взрослых вегетативных растений, а более половины (50–64%) составляют генеративные особи. Плотность популяций обычно не очень высока 2–4 особи на 1 кв.м, но в отдельных случаях может достигать 40 и более особей на 1 кв.м.

Морфология

Клубни пальчато-лопастные. Высота стебля 20–60(90) см. Стебель полый (за исключением наиболее удаленной от основания части), с 3–4 хорошо развитыми листьями. Листья 15–20 см длиной и 3–5 см шириной, широкоэллиптически-обратнояйцевидные до ланцетных, с пурпурными точками, иногда без них, наверху 1–3 срединные брактей. Соцветие довольно густое, до 20 см длиной и до 6 см в диаметре. Цветки крупные, розовато-лиловые, розово-пурпурные или темно-пурпурно-фиолетовые. Наружные и внутренние листочки околоцветника вогнутые или яйцевидно-ланцетные, острые или заостренные, до 1,6 см. Губа плоская, округлая или поперечно-овальная, обычно ширина ее (0,9–1,7 см) превышает длину (0,8–1,2 см), цельная или более или менее трехлопастная, густо покрытая точками или тонкими прерывистыми линиями. Средняя лопасть ее небольшая, треугольная, 0,4–0,6 см, боковые доли обычно по краю неровно гребенчато-зубчатые или надорванные. Шпорец широко-цилиндрический, более или менее тупой, 1,1–1,7 см длиной, почти равен завязи.

2n = 42, 80.

Онтогенез

Сведений нет.

Ритм сезонного развития и размножение

Летнезеленое растение, цветет в мае–июне, плодоносит в конце июня–июле, генеративные органы закладываются в сентябре–октябре (Перебора, 1998б). Плодообразование в зависимости от условий местообитания и погоды изменяется от 7 до 85%, в среднем для большинства популяций — $47,9 \pm 2,8\%$. По данным Е. Перебора (1998б), среднее число семян в плоде 17 865 в луговых, 3 681 семян в лесных фитоценозах.

Консортивные связи

Связь с микоризообразующими грибами сохраняется в течение всей жизни. В зависимости от условий местообитания интенсивность микоризной инфекции значительно изменяется: на сырых участках 96%, на сухих 25%, во вторичных фитоценозах — 32% (Перебора, 1998б).

Охрана

Занесен в Красные книги Российской Федерации и некоторых регионов: Краснодарского и Ставропольского краев, республик Адыгея, Дагестан, Чеченской, Сев. Осетия – Алания и г. Сочи.

Охраняется в Кавказском биосферном природном заповеднике, Кабардино-Балкарском, Северо-Осетинском и Тебердинском заповедниках и в Сочинском национальном парке.

Культивируется в ботанических садах Краснодарского края и Москвы (КК РФ, 2008), в Горном Ботаническом саду РАН (Гуниб), где отмечено, что растения плохо переносят пересадку (ККР Дагестан, 2009), а также в Нижнем Новгороде и Майкопе (Генофонд..., 2012).

Род Галеарис — *Galearis* Rafin.

От трех до девяти видов рода распространены в Китае, Японии, на Дальнем Востоке России, в Гималаях, Сев. Америке и Гренландии. Мелкие растения со столоновидными тубероидами, растущие в сырых листопадных лесах.

Галеарис круглогубый — *Galearis cyclochila* (Franch. et Savat.) Soó
[*Orchis cyclochila* (Franch. et Savat.) Maxim., *Galeorchis cyclochila* (Franch. et Savat.) Nevski]

Изменчивость и таксономический статус

Нет сведений.

Распространение

Ареал восточно-азиатский. *Galearis cyclochila* встречается на территории России в Еврейской АО, Приморском и Хабаровском краях. Известно лишь несколько местонахождений этого вида. Он также произрастает на Корейском п-ове и на японских островах Хоккайдо, Хонсю, Сикоку (Невский, 1935; Ohwi, 1965; Вышин, 1996). Повсеместно редок. Карта 18.

Экология и фитоценология

Теневыносливый вид, требовательный к увлажнению, обычно растет на почвах кислых (рН 4,0–5,0), торфянистых, часто оглеенных (Мельникова и др., 2000). При увеличении сухости субстрата исчезает (А.Б. Мельникова, личн. сообщ.).

Galearis cyclochila — лесной вид, встречающийся в тенистых хвойных и хвойно-широколиственных лесах на высотах 200–550 м над ур. моря на склонах сопок. Экспозиция склонов может быть различной, крутизна обычно составляет 12–20°. Доминантами древесного яруса в местообитаниях *G. cyclochila* в Хабаровском крае являются *Picea ajanensis*, *Abies nephrolepis*, *Betula costata* (Мельникова и др., 2000). На севере Приморского края вид встречается в горных лесах из *Abies nephrolepis*, *Pinus koraiensis* с примесью *Acer ukurunduense* (Татаренко, 1991). Сомкнутость крон составляет 0,7–0,8. Вид встречается в верховьях ключей и небольших речек, на сырых участках по берегам, либо в местах выхода грунтовых вод. *G. cyclochila* часто произрастает на моховом покрове, либо на переувлажненных участках с разреженным травяным покровом. Вместе с *G. cyclochila* встречаются: *Oxalis acetosella*, *Circea alpina*, *Chrysosplenium ramosum*, *C. alternifolium*, *Chamaericlymenum canadense*, *Waldshteinia ternata* и некоторые другие лесные виды, произрастающие на избыточно влажных субстратах. Популяции *G. cyclochila* обычно представлены растениями, находящимися в разных возрастных состояниях. По нашим наблюдениям в них преобладают взрослые вегетативные растения. Популяции насчитывают от нескольких десятков до нескольких сотен особей.

Морфология

Растение со шнуровидным клубнем до 7 см длиной. Базальная часть ортотропного побега несет 1 чешуевидный и два светло-бурых влагалищных листа, защищающие почки, верхняя из которых является почкой возобновления. Единственный прикорневой зеленый лист до 10 см длиной и 6 см шириной, обратнойцевидный или округло-эллиптический, с резко суженным основанием. Крайне редко встречаются особи с двумя листьями (Мельникова и др., 2000). Цветонос до 20 см высотой, в верхней части с зелеными, эллиптическими или ланцетными листовидными прицветниками до 3 см длиной и 1,5 см шириной. Цветки в числе 1–2(3), светло-розовые. Наружные листочки

околоцветника до 9 мм длины и 0,35 см шириной, ланцетные, туповатые с 3 жилками. Два внутренних листочка околоцветника более узкие и короткие, с одной жилкой. Губа до 1,1 см длиной и 0,7–1,0 см шириной, округлая или вытянуто-округлая, по краю крупно-городчатая, цельная или неясно трехлопастная, с темными малиновыми пятнышками. Шпорец слабоизогнутый, около 1 см длиной, почти равен завязи. Завязь сидячая, слабо скрученная.

$2n = 42$.

Онтогенез

Период покоя семян *G. cyclochila* не изучен. Ювенильная стадия онтогенеза, по-видимому, продолжается 1 год. Растение имеет тубероид 1,5–2 см длины, 1 придаточный корень (либо корень отсутствует) и 1 лист длиной до 2 см, шириной 0,8 см. Взрослые особи часто образуют два молодых тубероида 5–15 см длиной. Придаточных корней 1–3, они достигают длины 5–8 см. По предварительным оценкам, ювенильное и им-матурное возрастные состояния длятся 1–2 года каждое, а взрослое вегетативное и генеративное — 5–10 лет, в зависимости от условий местообитания и особенностей растения (Татаренко, 1996).

Ритм сезонного развития и размножение

Согласно многолетним наблюдениям (Мельникова и др., 2000), бутонизация *G. cyclochila* в Хабаровском крае (Большехехцирский заповедник) начинается в конце мая – начале июня, цветение происходит в июне и продолжается 2–3 недели, а высыпание зрелых семян из коробочек — в конце сентября. Внутривушечное развитие побега длится около 3 лет, на 4-й год появляется побег над землей (Татаренко, Kondo, 2003). Плодообразование составляет 41%. Средняя семенная продуктивность особи, несущей, как правило, 1 плод, $1\ 760 \pm 120$, но может достигать 2 000 семян и более (Татаренко, 1996).

Вегетативное размножение происходит за счет прорастания двух (реже трех) пазушных почек у одной особи, в результате чего образуется два или три молодых тубероида. В Приморском крае вегетативное размножение отмечено у 25% особей в популяции, преимущественно, взрослых вегетативных и генеративных. Ювенильные и им-матурные растения не имеют достаточного энергетического резерва для формирования двух зимующих органов (Татаренко, 1996).

Кроме весьма интенсивного вегетативного размножения растения *G. cyclochila* характеризуются и значительной вегетативной подвижностью. Длина побеговой части тубероида составляет 5–10 см, именно на такое расстояние дочерний побег оказывается удаленным от материнского. Эта особенность *G. cyclochila* значительно затрудняет наблюдения за маркированными особями на постоянных площадках. Интенсивное вегетативное размножение и разрастание особей приводят к образованию довольно больших клонов, которые могут длительно существовать даже при отсутствии семенного возобновления в популяции.

Консортивные связи

G. cyclochila — сильно микотрофное растение. Грибы сосредоточены в тонких придаточных корнях, а также в тонком корневом окончании тубероида. Интенсивность микоризной инфекции в этих органах у взрослых особей составляет 55–65%. Мы ни разу не наблюдали присутствия гриба в тонкой стеблевой части тубероида. Протокормы *G. cyclochila* сильно инфицированы ($S=69\%$), однако грибок не проникает из протокорма в образующийся на нем молодой корень. Этот корень остается незараженным до до-

стижения им длины 1,5 см, после чего происходит проникновение гиф гриба из почвы через корневые волоски. Интенсивность микоризной инфекции изменяется в зависимости от возрастного состояния и составляет: 38% у ювенильных, 25% — имматурных и взрослых вегетативных, 53% — генеративных растений (Tatarenko, 2002).

Охрана вида

Galearis cyclochila — типичный лесной вид, быстро исчезающий из местообитания после вырубки деревьев. Он крайне чувствителен к пересыханию субстрата. Описаны также случаи смыва ливневыми водами локусов популяции *G. cyclochila* в Большехецирском заповеднике (Мельникова и др., 2000).

Вид повсеместно очень редок. Занесен в Красные книги Еврейской АО, Приморского и Хабаровского краев. Вид отмечен на территориях нескольких дальневосточных заповедников: Комсомольского, «Кедровая Падь», Сихотэ-Алинского, Уссурийского, Большехецирского, Ботчинского и Лазовского.

Род кокушник — *Gymnadenia* R. Br.

Включает около 16 видов, распространенных в Европе и Азии, которые растут на различных типах почв в широком спектре экологических условий.

Кокушник длиннорогий — *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (*Orchis conopsea* L.)

Изменчивость и таксономический статус

Изменчивость вида довольно велика. Помимо типичной формы subsp. *conopsea*, выделяют еще два подвида — subsp. *alpina* (Turcz. ex Reichenb. fil.) Janch. ex Soó и subsp. *densiflora* (Wahlenb.) K. Richt (Flora Europaea, 1980; Мосякин, Федорончук, 1999). Все три подвида заметно различаются размерам генеративных и вегетативных органов, а также условиями местообитания.

Различия между подвидами настолько велики, что ряд авторов (Цвелев, 1969, 2000; Аверьянов, 1981а; Черепанов, 1995; Bjerke, Strano, 2009) придает им статус самостоятельных видов. Н.Н. Цвелев (1969) полагает, что возникновение *G. densiflora*, как самостоятельного вида, связано с переходом его к облигатной кальцефильности, что повлекло за собой изменение морфологии и биологии (в частности, сроков цветения). Однако, следует отметить, что в своей работе, посвященной орхидным Средней России, Л.В. Аверьянов (2000) изменил свою точку зрения и перевел этот вид в ранг разновидности — *G. conopsea* var. *densiflora* (Wahlenb.) Aver. (что нам кажется убедительным), а также выделил разновидность — var. *angustifolia* Aschers. et Graebn. (Wahlenb.).

Выделяют также многочисленные более мелкие внутривидовые таксоны в зависимости от различных частных особенностей строения цветка (Schulze, 1894; Beauverd, 1935/36; Procházka, Velisek, 1983).

G. conopsea образует многочисленные гибриды, как внутривидовые, так и межродовые — с видами родов *Anacamptis*, *Chamorchis*, *Coeloglossum*, *Dactylorhiza*, *Leucorhis*, *Nigritella*, *Orchis*, *Platanthera*, *Traunsteinera* (Arnell, 1911; Fuchs, 1919; Peitz, 1972; Kümpel, 1978; Procházka, Velisek, 1983).

Распространение

Ареал евразийский палеарктический. Вид распространен по всей Европе от Великобритании, Исландии и Северной Норвегии до Италии, Балканского п-ова и Крыма, а также на значительной части Азии — от Малой Азии, Ирана и Кавказа до Кореи и Японии (Невский, 1935; Смольянинова, 1976). В России вид встречается в северных и центральных районах европейской части, доходя на севере до Кольского п-ова, побережья и островов Белого и Баренцева морей, а на юге до Белгородской и Волгоградской обл. Распространен на Кавказе во многих регионах. Вид встречается на Урале от Южного до Северного. Дальше ареал идет по югу Зап. и Вост. Сибири, в Якутии и на Дальнем Востоке, где доходит до Магаданской обл., Сахалина и Курильских о-вов. В сибирской части ареала вид по рекам иногда продвигается далеко на север, где известны его отдельные местонахождения. Самое северное находится в Таймырском заповеднике на р. Котугай. Карта 24.

Экология и фитоценология

Вид с довольно широкой экологической амплитудой (Вахрамеева и др., 1994). Чаще встречается на хорошо освещенных местах, но иногда выдерживает значительное затенение (до 50% от полного освещения). Предпочитает умеренно увлажненные участки, где бывает обилен, но может расти на сухих и сырых (даже заболоченных) местах. В.Н. Голубев (1984) в условиях Крыма относит этот вид к мезоксерофитам. Направление роста корней и положение в почве клубня зависят от влажности почвы. На сырых субстратах корни *G. conopsea* растут, изгибаясь кверху, что позволяет им оставаться в верхнем горизонте почвы, богатом кислородом. На сухих почвах корни направлены вертикально вниз. К богатству почвы *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. В горы поднимается до 3 000 м, встречается на склонах разной экспозиции и крутизны. Мы находили *G. conopsea* в Северо-Осетинском и Тебердинском заповедниках (Сев. Кавказ) близ края ледника.

Вид с широким фитоценотическим ареалом. Растет на различных типах лугов (суходольных, низинных, пойменных, субальпийских), по окраинам осоково-сфагновых болот, в разреженных лесах, по опушкам и лесным полянам, в зарослях кустарников (Невский, 1935; Summerhayes, 1951; Смольянинова, 1976; Füller, 1978; и др.). Мы наблюдали его на ключевых болотах в Ивановской и Костромской обл. (Уткинское и Сусанинское болота), местами в значительном количестве, причем в последнем местонахождении присутствовала только var. *angustifolia*. В этих местообитаниях отмечены белоцветковая и слегка розоватая формы окраски венчика. Часто его можно встретить вместе с другими видами орхидных — *Coeloglossum viride*, *Listera ovata*, *Epipactis helleborine*, *E. palustris*, видами рода *Dactylorhiza*. В фитоценозах этот вид редко играет существенную роль, лишь иногда выступает в роли содоминанта, реже доминанта. V. Summerhayes (1951) отмечает, что в Англии *G. conopsea* иногда встречается в значительном количестве на меловых холмах, где растет вместе с *Ophrys apifera*, *Orchis ustulata*, и на райграсовых лугах вместе с *Dactylorhiza fuchsii*, *Anacamptis pyramidalis*. Somsak (1982) сообщает о доминировании этого вида на белосовых горных лугах Сло-

вацкого нагорья (на высоте 550–800 м). Выделяют ассоциацию *Gymnadenii-Nardetum*, характерную для этого региона.

Мы наблюдали значительные скопления *G. conopsea* на лугах (преимущественно душистоколосковых) как в центральных и северных областях европейской части России (Вологодская, Мурманская, Московская, Тверская обл.), так и на субальпийских лугах Украинских Карпат и Сев.-Зап. Кавказа (Ставропольский и Краснодарский края), где вид выступал в роли содоминанта. Плотность ценопопуляций в таких фитоценозах довольно велика — до 30–40 особей и выше на 1 кв.м.

Морфология

Растение с пальчаторассеченным (на 4–10 долей), сжатым с боков клубнем, расположенным на глубине 3–8 см от поверхности почвы. Придаточных корней у взрослых растений 6–8. Основание стебля окружено 1–2 чешуевидными листьями и 3 влагалищными. Выше по стеблю расположены 4–7 линейных листьев с хорошо развитыми зелеными пластинками, 7–15(25) см длиной, 0,5–2,5 см шириной, на верхушке с «башлычком». Верхние листья в числе 1–5, примерно в 3 раза короче нижних. Стебель (цветонос) может иметь различную высоту в зависимости от условий местообитания — от 10–20 до 60–80(100) см.

Соцветие — довольно густой цилиндрический колос, из 27–70(87) цветков. Прицветники длиннее или равны цветкам, овальные, заостренные, изогнутые, в 1,5 раза длиннее завязи. Окраска цветков весьма изменчива — от лиловато-розовых, красновато-розовых до светло-розовых и беловатых. В Эстонии найдена форма с чисто белыми цветками (Шмейдт, Ягомяэ, 1987). Мы наблюдали белоцветковую форму в горах Сев. Осетии. Листочки наружного круга околоцветника — продолговато-ланцетные, тупые, 0,4–0,5 см длиной, 0,2–0,3 см шириной. Боковые листочки отогнутые, неравнобокие, немного отклоненные вниз. Средний листочек наружного круга тупой, на конце с «колпачком». Листочки внутреннего круга немного короче, широкояйцевидные. Средний листочек наружного круга и два боковых листочка внутреннего круга обращены вверх и сложены в виде шлема. Губа длиннее остальных листочков (до 0,5 см), ромбовидная, трехлопастная с тупыми лопастями городчатыми по краю. Шпорец длинный, серповидно изогнутый, в 1,5–2 раза длиннее завязи. Завязь сидячая, скрученная, около 0,8 см длиной. Плод — удлинённая коробочка до 1,3 см длиной.

$2n = 40, 80, 100, 120.$

Онтогенез

Зрелые семена *G. conopsea* способны прорасти на искусственной среде сразу после посева (Куликов, 1995; Куликов, Филиппов, 1998). Это позволяет предположить, что семена этого вида в благоприятных природных условиях могут прорасти сразу после высыпания из плодов на землю (Баталов, 2000а). Fuchs и Ziegenspeck (1927) отмечали прорастание семян этого вида лишь весной, при этом образуется протокорм 1–2 мм длиной.

Протокормы и их развитие изучал в природных условиях на территории Архангельской области А.Е. Баталов (1998а, 2000а, 2007). Протокормы находятся на глубине 2–4 см на границе между подстилкой и гумусовым горизонтом почвы (или немного ниже). В течение 3 (возможно 2) лет протокорм ведет подземный образ жизни. Обнаружены протокормы трех типов: 1) первого года развития беловатые, почти шаровидные, до 1 мм в диаметре, с едва заметной почкой; 2) протокормы второго года — более крупные, удлинённо-кубаревидной формы, до 2 мм в диаметре, с заметным при основании поч-

ки чешуевидным листом; 3) протокорм третьего года — еще более крупный, со сформированными 1–2 придаточными корнями.

Максимальное количество протокормов А.Е. Баталов наблюдал на расстоянии 5 см от генеративной особи. Численность протокормов примерно в 2 раза превышает число автотрофных особей. К третьему году жизни сохраняется лишь около 20% протокормов. Максимальная их гибель отмечена в конце первого года существования и при переходе в ювенильное состояние (Баталов, 2000а).

По мнению Ziegenspeck (1936), — на 3-й год (реже 2-й), а по мнению А.Е. Баталова (2000а) — на 4-й (реже 3-й) появляется первый зеленый лист, и растение переходит в ювенильное состояние, при этом моноподиальное нарастание сменяется симподиальным. Зацветает *G. conopsea* не ранее, чем на 6–7-й год (чаще позже) после прорастания семени (Ziegenspeck, 1936; Summerhayes, 1951). Отмечают, что *G. conopsea* часто отмирает после первого цветения, т.е. ведет себя как монокарпик. По мнению А.Е. Баталова (2000а), этот вид обычно ведет себя как поликарпик и в генеративной фазе может находиться до 10 лет. Мы также наблюдали цветение одной и той же особи по крайней мере в течение трех лет подряд в Московской и Тверской обл. Сенильное состояние *G. conopsea* наблюдали редко, чаще кокушник отмирает сразу после последнего цветения. Длительность онтогенеза в благоприятных условиях 25–30 лет (Баталов, 2000а).

Ритм сезонного развития и размножение

В средней полосе России начало вегетации *G. conopsea* отмечают в конце апреля — начале мая. Листья полностью разворачиваются к середине мая. Зацветает обычно в первой половине июня (на сильно заболоченных участках — на 3–4 недели позже). Плодоносит в конце августа – сентябре. Листья желтеют и отмирают в начале сентября. В северных областях (Мурманская, Архангельская обл.), а также в горах зацветает не ранее июля, а близ верхней границы распространения на субальпийских лугах — в конце июля, начале августа (Вахрамеева и др., 1993б). В Пермской обл. цветет во второй–третьей декаде июня. Отдельный цветок сохраняет свежесть 4–5 дней, соцветие цветет 20 дней (Шибанова, 2006).

В Центр. Европе выделяют популяции рано- и поздноцветущих форм этого вида (Saliva, Widmer, 1999), первая форма относится к *subsp. conopsea*, а вторая к *subsp. densiflora*. Иногда оба подвида растут рядом, но сроки их цветения не совпадают.

В.Г. Собко (1983) исследовал циклы развития побегов нескольких видов орхидных в том числе и *G. conopsea* в Киевском ботаническом саду. В первой половине августа на сформированном молодом подземном побеге закладывается в виде бугорка почка возобновления, имеющая две точки роста. Из верхней точки роста в дальнейшем развивается новый побег, а из нижней — новый клубень, полностью они развиваются через 23–24 месяца. Сходную длительность развития побега для условий Германии — 24–27 месяцев показывает Moller (1987).

Размножается *G. conopsea* преимущественно семенным путем. Семенная продукция его велика — одна особь может образовать от 30 до 90 тысяч семян. От 40 до 90% цветков завязывают плоды (Ziegenspeck, 1936; Summerhayes, 1951). В плоде содержится $2\,044 \pm 515$ семян (Salisbury, 1942). Наши наблюдения в разных частях европейской и азиатской частей ареала показали близкие цифры: от 35 до 88% цветков завязывают плоды. По наблюдениям И.В. Татаренко в Приморском крае, 70% цветков образуют плоды, среднее число плодов у особи $44 \pm 5,51$, число семян в одном плоде $1\,675 \pm 205$, среднее число семян на одну особь $97\,173 \pm 512$. Число семян в плодах, по нашим наблюдениям,

в Средней России колеблется от 1 100 до 6 900, в среднем $3\,150 \pm 329$. В Северо-Осетинском заповеднике средняя семенная продуктивность — до 90 тыс. семян на особь и около 230 тыс. семян на 1 кв м (Вахрамеева и др., 1993б). Масса семени очень мала — 0,0008 мг, оно может лететь со скоростью 0,31 м/сек. (Muller-Schneider, 1977).

Вегетативное размножение у этого вида отмечают крайне редко (Summerhayes, 1951; Лукс, 1970). Обычно оно происходит при повреждении клубня. Это свойство использовал В.Г. Собко (1980) при размножении *G. conopsea*, делая надрезы на клубнях, в результате чего формировалось от 2 до 4 новых клубней. О потенциальной способности вида к вегетативному размножению также свидетельствует наличие спящих почек (Ziegenspeck, 1936).

Консортивные связи

Цветки *G. conopsea* содержат нектар, обладают приятным запахом и весьма привлекательны для насекомых-опылителей. Опыляются они как дневными, так и вечерними опылителями — бабочками, мухами, пчелами, мотыльками, молями (Ziegenspeck, 1936; S. Nilsson, 1979). Ziegenspeck (1936) отмечает, что основные черты процесса опыления этого вида во многом сходны с опылением рода *Platanthera*.

M. Saliva и Widmer (1999) указывают на наличие заметного репродукционного барьера между раноцветущими и поздноцветущими популяциями этого вида. В Пермской области на цветках этого вида отмечены жуки из семейства усачей, пауки, мелкие двукрылые, дневные и ночные бабочки (Шибанова, 2006). Возможно, усачи и бабочки принимают участие в опылении. Там же отмечали самоопыление у значительного числа цветков (до 56%).

Из опылителей на цветках кокушника были отмечены совки и бражники: *Diachrysia (Plusia) chrysitis*, *Noctua pronuba*, *Macroglossum stellatarum* (Дукуюва, 2003).

G. conopsea и течение своей жизни, особенно в молодом возрасте тесно связана с микоризообразующими грибами. Интенсивность микоризной инфекции велика: 51–55% в Приморском крае), 58% на Курильских о-вах, 60–75% в Мурманской обл., 53% — Архангельской обл., от 51 до 75% в разных частях ареала (Татаренко, 1996). У этого вида описаны микоризные симбионты из семейств *Tulasnellaceae* и *Ceratobasidiaceae* (Stark et al., 2009). Авторами показано, что в отдельной популяции этого вида могут встречаться от 5 до 15 разных таксонов грибов, демонстрирующих четкую пространственную структуру и перекрывающихся весьма незначительно. Большой спектр микоризных грибов несомненно способствует широкому распространению этой орхидеи.

Вид довольно устойчив к грибным заболеваниям, редко поедается насекомыми. Однако, по данным чешских исследователей Prochazka и Velisek (1983), растение может поражаться грибами *Melampsora repentis*, *Puccinia orchidearum* – *pholaridis*.

Охрана вида

Во многих регионах численность вида заметно сокращается под влиянием различного рода антропогенных факторов. Вероятно, он исчез в Калининградской обл., давно не наблюдался в Воронежской и Липецкой обл.

Вид занесен в Красные книги 40 регионов. Охраняется на территории 50 заповедников и 8 национальных и природных парков.

G. conopsea успешно выращивается в ботанических садах Москвы, Санкт-Петербурга, Екатеринбурга (Лукс, 1961; Мамаев и др., 2004). В Ботаническом саду МГУ вид выращивается на экспозиции «болото», ежегодно цветет и плодоносит.

Кокушник ароматнейший — *Gymnadenia odoratissima* (L.) L.C. Rich.
(*Orchis odoratissima* L.)

Изменчивость и таксономический статус

Вид отличается изменчивостью высоты, размеров соцветия и губы; выделяют формы — *f. odoratissima*, *f. borealis*, *f. carpatica*, *f. idea*, *f. stenostachys*, *f. oxyglossa* (Procházka, Velíšek, 1983). В Эстонии встречается форма с белыми цветками (Schmeidt, 1996). Известны гибриды с *Gymnadenia conopsea* и видами рода *Nigritella*. От *Gymnadenia conopsea* хорошо отличается более коротким шпорцем и более светлой окраской цветков.

Распространение

Ареал европейский, дизъюнктивный, охватывает территорию Скандинавии, Средней и Атлантической Европы, Средиземноморье, Вост. Европу до Урала (Невский, 1935; Смольянинова, 1976). Везде растет спорадически и в небольшом числе. Jaagomae (1994) относит этот вид к реликтам третичного периода. В России *G. odoratissima* очень редка, указывалась для Калининградской и Орловской обл., где давно не отмечается, сохранились лишь малочисленные реликтовые местонахождения вида в Брянской, Ульяновской, Челябинской обл. и в Республике Башкортостан. Восточная граница распространения вида достигает Урала (Куликов, Филиппов, 1997, 2011; Мамаев и др., 1998; Куликов, 2010). Карта 25.

Экология фитоценология

Светолюбивое растение. Растет на сырых и влажных известковых, богатых гумусом, бедных азотом, плохо аэрируемых почвах, с рН 6,8–7,6 (Procházka, Velíšek, 1983; Собко, 1989).

Лугово-болотный вид. На Юж. Урале чаще всего встречается на известковых низинных болотах с *Schoenus ferrugineus*, где также растут *Ophrys insectifera*, *Dactylorhiza ochroleuca* и еще 11 видов орхидных (Мамаев и др., 1998; Куликов, Филиппов, 2011). На северо-востоке Башкирии встречен на осоково-тростниковом болоте, где доминировали *Phragmites australis*, *Carex buxbaumii*, *Carex panicea*. Численность популяции здесь довольно высока — около 100 генеративных особей, растущих по краю болота (Куликов, Филиппов, 1997), в благоприятные годы число цветущих особей достигает 500 экзмпляров (Куликов, Филиппов, 2011). Характерны резкие колебания численности, особенно генеративных особей. Например, в Эстонии за 6 лет наблюдений численность колебалась от 25 до 216 генеративных особей (Jaagomae, 1994).

Морфология

Растение с пальчато-рассеченным клубнем. Стебель тонкий 10–30(55) см высотой, в нижней половине с линейными или узколанцетными листьями до 20 см длиной и до 0,5–1,0 см шириной. Колос более узкий и тонкий, чем у *G. conopsea*, густой многоцветковый, из 20–70(100) цветков, до 15 см длиной и до 1,2 см в диаметре. Прицветники ланцетные, заостренные, почти равные завязи. Завязь до 0,5 см длиной. Цветки более мелкие, чем у *G. conopsea* светло-пурпуровые, с ванильным запахом. Наружные листочки околоцветника широкояйцевидные, тупые, до 0,3 см длиной; два внутренних листочка околоцветника широкояйцевидные неравнобокие, при основании с наружной стороны с округлым выступом. Губа 0,2–0,3 см длиной и такой же шириной, ромбовидно-яйцевидная, коротко трехлопастная с боковыми лопастями короткими и тупыми и средней лопастью значительно более длинной, тупой, яйцевидной. Шпорец до 0,4 см длиной, вниз направленный.

$2n = 20$.

Онтогенез

Нет сведений.

Ритм сезонного развития и размножение

Цветет в середине июня – июле. Размножается семенами. В культуре может размножаться ризореституционным методом (Собко, 1989).

Консортивные связи

Цветки отличаются сильным запахом. Huber et al. (2005) отмечают 37 опылителей из 5 семейств отряда Lepidoptera. D. Дукужова (2003) указывает в качестве опылителя *Zygaena filipendulae*.

Охрана

Вид занесен в Красные книги Российской Федерации и регионов: Республики Башкортостан, Брянской обл., в Красных книгах Орловской и Калининградской обл. он отнесен к исчезающим растениям.

Охраняется только на территории двух памятников природы регионального значения в Республике Башкортостан.

Указывается, что вид устойчив при культивировании в Екатеринбургском ботаническом саду (Мамаев и др., 2004), однако в сводке (Генофонд..., 2012) указания на его выращивание отсутствуют.

Род Поводник — *Habenaria* Willd.

Большой род включает около 600 видов, распространенных преимущественно в тропической и субтропической зоне. Мелкие наземные травы со сферическими и вытянутыми тубероидами. Несколько видов — эпифиты, один вид (*Habenaria saprophytica* J. Bosser et P.J. Cribb — микогетеротрофный (Bossler, Cribb, 1966, цит. по: Pridgeon et al., 2001).

Поводник линейнолистный — *Habenaria linearifolia* Maxim.

Изменчивость и таксономический статус

Нет сведений.

Распространение

Ареал восточно-азиатский. На территории России вид встречается в Приморском и Хабаровском краях, в Еврейской АО и Амурской обл., а также в Вост. Сибири в Республике Саха (Якутия) на берегу левого притока Алдана и в Забайкальском крае близ пос. Курулга. За пределами России — растет в Японии, Корее и Китае (Невский, 1935; Ohwi, 1965; Иванова, 1987; Вышин, 1996; КК Республики Саха, 2000). Карта 11.

Экология и фитоценология

Светолюбивое растение, предпочитает условия значительного увлажнения и даже заболачивания. Богатство почвы, а также кислая реакция среды обитания не оказывают значительного влияния на распространение вида. Хорошая освещенность и увлажненность местообитания, а также низкий уровень конкуренции с другими травянистыми растениями более важны для долговременного успешного существования вида в ценозе.

H. linearifolia встречается на сырых лугах и сфагновых болотах. Фитоценологическая роль самого вида незначительна. Популяции насчитывают 55–350 и более экземпляров. Популяции обычно полночленные со значительным участием ювенильных (около 30%) и генеративных (около 20%) особей. Плотность популяций колеблется от 1–2 до

12 особей на 1 кв.м. Пространственная структура популяций, обитающих на болотах, обусловлена элементами микрорельефа (моховыми кочками), на которых и формируются скопления. На сырых осоково-разнотравных лугах с выровненным микрорельефом размещение особей рассеянное, что, обычно свойственно видам, размножающихся преимущественно семенами (Татаренко, 1997б).

Морфология

Растение с овальным клубнем до 1 см длиной и 0,8 см в диаметре. Стебель 30–45(60) см высотой, до 0,4 см в диаметре, олиственный. Зеленые листья в числе 2–5, линейные, 0,3– до 0,9 см шириной, 5–10(20) см длиной, вдоль сложенные. Соцветие из 4–10(16) цветков, рыхлое, колосовидное, до 10 см длиной. Прицветники до 2 см длиной. Цветки довольно крупные, белые. Два наружных и один внутренний листочек околоцветника соединяются в шлем. Губа до 2 см длиной, очень изящная, крестовидно рассеченная на три зубчатые, зеленоватые доли. Шпорец достигает 4 см длины, булавовидно утолщенный на конце. Плод до 2,5 см длиной, удлинненно-цилиндрический.

$2n = 28$.

Онтогенез

Онтогенетические состояния растений легко определяются по размерам клубней и листьев. Ювенильные особи имеют 1 лист 0,2 мм шириной и до 7 см длиной, 1 корень и клубень менее 3 мм в диаметре. Во взрослом состоянии особи имеют 3–5 листьев шириной 0,5–0,6 см и длиной 10–20 см, число корней составляет 4–6, а диаметр клубня 0,8–1,0 см. Различия между размерами органов различных возрастных групп статистически достоверны (Татаренко и др., 1999).

Ритм сезонного развития и размножение

Внутрипочечное развитие побега занимает 2 года, надземный побег появляется на 3-й год (Tatarenko, Kondo, 2003). Почка на подземном участке побега в июне начинает формировать молодой тубероид. К концу июля длина побеговой части тубероида (столона) достигает 1 см, а в августе столон заканчивает рост, на его конце закладывается почка возобновления и начинает утолщаться корневой придаточный клубень. В октябре молодой клубень и почка возобновления полностью сформированы, а столон отмирает вместе с материнским побегом. Почка и корневой клубень в ее основании зимуют. За зиму изменения в почке происходят незначительные. Активный рост нового побега начинается в апреле. К началу июня над землей появляются листья, а над клубнем вырастают 3–5 корней. *Habenaria linearifolia* цветет в июле, семена созревают в сентябре. Плодообразование достигает 80%. Средняя семенная продуктивность особи составляет 7–8 тысяч семян (Татаренко, 1996).

Вегетативное размножение для вида не характерно и было отмечено менее чем у 5% особей во всех изученных популяциях (Татаренко, 1996). Прорастание двух пазушных почек на материнском побеге приводит к образованию двух молодых независимо существующих дочерних особей, расположенных, однако, на близком расстоянии друг от друга вследствие малой длины столонов, выносящих дочерние клубни в сторону от материнского растения.

Консортивные связи

Опылители *H. linearifolia* — ночные бабочки, например, бражники.

Вид относится к сильным микотрофам. Микориза развивается у протокормов и ювенильных растений с большой интенсивностью (85%). Средняя интенсивность микоризной инфекции взрослых растений составляет 55% (Татаренко, 1995).

Охрана вида

Растение устойчиво к сенокосу и слабому вытаптыванию, а также выжиганию ветоши злаков и осок. Осушение лугов, а также повышение их задернованности приводят к исчезновению *H. linearifolia*. Вид занесен в Красные книги Республики Саха (Якутия) и Читинской обл. Он произрастает на территориях 9 дальневосточных заповедников: Бастак, Большехехцирский, Лазовский, «Кедровая падь», Дальневосточный морской, Комсомольский, Хинганский, Ханкайский и Сихотэ-Алинский.

Поводник лучистый — *Habenaria radiata* (Thunb.) Spreng.

[*H. dianthoides* Nevski; *Orchis radiata* Thunb.; *Platanthera radiata* (Thunb.) Lindl.; *Pecteilis radiata* (Thunb.) Raf.]

Изменчивость и таксономический статус

Некоторые авторы относят растения, произрастающие на юге Приморского края России, к var. *dianthoides* (Nevski) Vyschin, отличающуюся более коротким и сильно утолщенным на конце шпорцем (Вышин, 1996).

Распространение

Ареал восточно-азиатский. На территории России *H. radiata* встречается на юге Приморского края, в окр. г. Владивостока и в Хасанском р-не. Здесь вид обитает на северо-западной границе своего ареала, большая часть которого находится в Японии на островах Хонсю, Сикоку и Кюсю (Ohwi, 1965; Ворошилов, 1982; Вышин, 1996), а также в Китае и на Корейском п-ове. Карта 23.

Экология и фитоценология

H. radiata имеет узкую экологическую приуроченность — не переносит затенения, предпочитает сырые глеевые заболоченные почвы. Вид обитает только на участках с постоянным избыточным увлажнением, при этом субстрат произрастания может быть различным: от сфагновых мхов до песчаных и супесчаных оглеенных почв, иногда с большим содержанием железа. В Японии растения *H. radiata* часто поселяются вдоль стремнин небольших ручьев. В Приморском крае *H. radiata* обитает на низинных болотах с общим проективным покрытием травостоя 70% и доминированием *Menyanthes trifoliata*, *Caltha palustris*, *Polygonum thunbergii*, *Eriophorum polystachyon*, *Lysimachia dahurica*. Вид также весьма обилен на типичных верховых сфагновых болотах, где проективное покрытие растений *H. radiata* местами составляло до 80%. Плотность популяций может быть очень велика — до 150 особей на 1 кв.м. Возрастная структура полночленная, ювенильные растения составляют около 20%, имматурные около 30%, взрослые вегетативные и генеративные по 25% (Татаренко, 1996).

Морфология

Растение со сферическим корневым клубнем, около 0,6–1 см в диаметре. Стебель 20–35 см высотой, прямой, тонкий, в нижней половине с 3–4 очередными листьями. Листья до 5–8 см длиной и 0,5–0,7 см шириной, линейно-ланцетные, заостренные, сидячие, со стеблеобъемлющим влагалищем. Цветки одиночные, реже в числе 2–3, крупные, белые. Прицветники до 1,5 см длиной, длинно заостренные, короче завязи. Верхний листочек наружного круга околоцветника до 0,7 см длиной и 0,3 см шириной, продолговато-яйцевидный, тупо-заостренный. Губа до 1,4 см длиной и 2,2 см шириной, трехлопастная, средняя лопасть ланцетовидная, туповатая, до 0,7 см длиной, боковые

лопасти широкие, по краям бахромчатые. Шпорец прямой, до 2,5–3,5 см длиной, слегка утолщенный на конце.

$$2n = 32.$$

Онтогенез

Онтогенетические преобразования особей *H. radiata* протекают довольно быстро. Согласно нашим наблюдениям, в природе растение семенного происхождения может зацвести на 4–5-й год после прорастания семени. Общая продолжительность онтогенеза в природных популяциях составляет 5–10 лет (Татаренко, 1996). В культуре *in vitro* через 3–7 месяцев после посева семян формируются ювенильные растения до 2 см высотой, после их пересадки в сфагнум, некоторые растения зацвели уже летом, то есть через 10 месяцев после посева семян (Nagayoshi, 1996).

В природе ювенильные растения имеют 2–3 зеленых розеточных листа длиной до 1,5 см и шириной 0,2 см. Придаточный корень один, в длину достигает 1,5–2 см, такая же длина у столона, выносящего почку возобновления на 1,5–2 см от материнского растения, диаметр корневого клубня около 0,2 см. Взрослые вегетативные растения имеют 3–4 зеленых листа и 3–6 придаточных корня длиной 3–5 см, такая же длина у столона, диаметр корневого клубня 0,6–0,9 см (Татаренко, 1996). На рыхлых сфагновых субстратах, а также у особенно мощных растений длина корней и столонов может достигать 8–10 см.

Ритм сезонного развития и размножение

Внутрипочечное развитие побега длится в Приморском крае 2 года, на 3-й год появляется надземный побег (Tatarenko, Kondo, 2003). Почки на подземном участке побега в июне начинают формировать 1–2(3) молодых тубероида. Рост первого тубероида, развивающегося из верхней пазушной почки, опережает рост тубероида из ниже расположенной почки на 2–3 недели. К концу июля длина побеговой части тубероида (столона) достигает 2–3 см, а в августе стolon заканчивает рост, на его конце закладывается почка возобновления и начинает утолщаться корневой придаточный клубень. В октябре молодой клубень и почка возобновления полностью сформированы. Вскоре стolon отмирает вместе с материнской особью, а корневой клубень и почка зимуют. За зиму изменения в почке происходят незначительные. Развитие соцветия внутри почки и рост придаточных корней в ее основании начинаются в конце апреля. К началу июня над землей появляются листья, а над клубнем вырастают 3–5 корней. Цветение наблюдается в августе, плоды созревают в сентябре–октябре. Семенное размножение успешное — плодoобразование достигает 60–90%, а число семян в коробочке — от 1 584±83 до 1 800±50), при этом 5,3±2,1% семян имеют недоразвитый зародыш (Татаренко, 1996; Tatarenko, Kondo, 2004).

Популяции *H. radiata* насчитывают до 250–850 особей, 30% из которых размножаются вегетативно. Вегетативное размножение наблюдается, преимущественно, у взрослых вегетативных и генеративных особей и происходит без омоложения вегетативного потомства. В неблагоприятных условиях вегетативное размножение протекает сходно с вегетативным размножением в условиях культуры (Татаренко, Кондо, 2002в).

Консортивные связи

Опылителями, вероятно, являются ночные бабочки.

Микоризные симбионты *H. radiata* определены как *Rhizoctonia repens* и *Ceratobasidium* sp. (Takahashi K., 2001). Вид относится к сильным микотрофам. Интенсивность микоризной инфекции в корнях взрослых особей достигает 40–60%. Корни

молодых растений инфицированы сильнее, $C=85-95\%$. В тонких столонах, несущих почку возобновления и корневой клубень, гриб не был обнаружен (Татаренко, 1995). Корни *H. radiata* живут около полугода, только в период вегетации растения, и отмирают накануне зимы. Крахмал не накапливается в этих корнях, в отличие от орхидей с зимующими корнями. Поэтому микоризные грибы продолжают проникать в корни *H. radiata*, и они остаются сильно инфицированными до момента их отмирания глубокой осенью. В корнях других орхидей, накапливающих крахмал, содержание гриба накануне зимы очень мало (Tatarenko, 2002).

Охрана вида

H. radiata относится к очень редким видам. Он занесен в Красные книги Российской Федерации и Приморского края. Вид встречается на территории лишь одного Дальневосточного морского заповедника. Необходимо придать статус охраняемых территорий обширным сырым лугам и болотам в окрестностях ст. Рязановка (Приморский край, Хасанский р-н), на которых обнаружены крупные популяции *H. radiata*.

Поводник иезский — *Habenaria yezoensis* Hara (*H. linearifolia* var. *brachycentra* Hara)

Изменчивость и таксономический статус

Для Юж. Курил указывается var. *longicalcarata* Miyabe & Tatew. с более длинным шпорцем до 1,5 см длиной, постепенно вздутым на конце (Ohwi, 1965).

Распространение

Ареал восточно-азиатский. В России вид известен только по литературным источникам для о. Кунашир Сахалинской обл. (Tatewaki, 1957; Вышин, 1996). В Японии он произрастает на о-вах Хоккайдо и Хонсю (Ohwi, 1965). Карта 23.

Экология и фитоценология

H. yezoensis обитает исключительно на болотах разного типа, в условиях полной освещенности и достаточного увлажнения.

Морфология

Растение с корневым клубнем. Стебель до 50 см высотой, прямой. Листья в числе 6–7 до 11 см длиной и 0,6 см шириной, ланцетные, острые, с 3 жилками, стеблеобъемлющие. Цветки белые. Соцветие до 10 см длиной с 2–8 цветками, рыхлое. Прицветники ланцетные, расширенные к основанию. Верхний листочек наружного круга околоцветника до 0,4 см длиной и шириной, широкоовальный, с 3 жилками. Боковые листочки внутреннего круга до 0,4 см длиной, яйцевидно-треугольные. Губа зеленоватая, до 1 см длиной, боковые лопасти до 0,6 см длиной, слегка отогнуты назад, с маленькими зубчиками на верхушке. Шпора до 0,4 см длиной, зеленоватая, изогнутая вперед, к верхушке вздувается. Завязь до 1,5 см длиной.

$2n = 28$.

Онтогенез

Нет сведений.

Ритм сезонного развития и размножение

Цветет в июле–августе.

Консортивные связи

Нет сведений.

Охрана вида

Вид занесен в Красные книги Российской Федерации и Сахалинской обл., однако необходимо подтверждение произрастания вида на острове, в том числе и в Курильском заповеднике, т.к. в российских гербариях нет сборов этого вида.

Род Бровник — *Herminium* Hill.

Род включает около 30 видов, широко распространенных в Европе, Азии и Северной Америке. На изучаемой территории только 1 вид, имеющий широкий экологический и географический ареал.

Бровник одноклубневый — *Herminium monorchis* (L.) R. Br.
(*Ophrys monorchis* L.)

Изменчивость и таксономический статус

Нет сведений.

Распространение

H. monorchis имеет обширный евразийский ареал. Вид встречается в центре Зап. Европы, отсутствует на Крайнем Севере и в большинстве районов Средиземноморья (Flora Europea, 1980), кроме того, вид произрастает в Малой Азии, Индии, Китае, Корее, Монголии, Тибете, Японии. В России он распространен по всей европейской части (кроме самых южных районов), на Кавказе, а также в азиатской части — в Зап. и Вост. Сибири, на Дальнем Востоке, где доходит до Приморья (Невский, 1935). Карта 29.

Экология и фитоценология

H. monorchis имеет широкую экологическую амплитуду по отношению к таким факторам как увлажнение, богатство почвы, реакция почвенного раствора. По отношению к освещенности, вид более требователен и может расти на открытых местах, либо в условиях слабого затенения. *H. monorchis* обитает на лугах разного типа от заболоченных и сырых до суходольных, нередко встречается на лесных полянах, на склонах сопок, в горах на высоте до 2 500 м над ур. м. В Англии вид преимущественно произрастает на известняковых субстратах, при pH=7,5 и более (Summerhayes, 1951). Однако *H. monorchis* может обитать и на оглееных слабо кислых почвах сырых лугов. Отмечено отрицательное воздействие засухи и высоких летних температур на состояние популяций (Wells et al., 1998).

В условиях Горного Алтая растет на закоряженных солонцеватых осоково-разнотравных лугах (Герасимович, 2012). В Костромской обл. встречен в сильно увлажненных местообитаниях на болоте, как на ключевых участках, так и на сплавине, где численность ценопопуляций достигала 1–3 тыс. особей, средняя плотность 5–16, а максимальная — до 156 особей на 1 кв.м (Варлыгина и др., 2011). В возрастном спектре обычно преобладают взрослые вегетативные и генеративные особи.

На территории Приморского края нами была изучена ценопопуляция вида на лугу из *Miscanthus purpurascens*, в редколесье *Quercus dentata*, где *H. monorchis* произрастал совместно с 4 видами орхидных: *Tulotis ussuriensis*, *Liparis makinoana*, *Cypripedium guttatum*, *Spiranthes sinensis*. Вид легко переносит ранневесеннее выжигание ветоши злаков в данном местообитании (Татаренко, 1991). На Дальнем Востоке России вид часто встречается по обочинам дорог и на нарушенных местообитаниях. Сходные экотопы указаны для *H. monorchis* в Японии (Ohwi, 1965).

Морфология

Растение со сферическим клубнем 1 см в диаметре. Побеговая часть тубероида представляет собой тонкий белый стolon длиной 3–7 см. Lang (1980) указывает, что длина stolonov может достигать 20 см. Тонкие придаточные корни в числе 3–5 достигают в длину 5–7 см. 2–3 листа прикорневые, ланцетные или продолговато-яйцевидные, 4–8 см длиной, 1–1,5 см шириной. Цветонос 10–35 см длиной. Соцветие до 10 см длиной, 1 см в диаметре. Прицветники линейно-ланцетные или линейные, заостренные. Цветки мелкие, желтовато-зеленые, с сильным медовым запахом. Наружные листочки околоцветника 0,25 см длиной и 0,1 см шириной, овальные, тупые, внутренние листочки — около 0,35 см длиной. Губа длиной до 0,4–0,5 см, несколько расширенная при основании, трехлопастная, боковые лопасти очень короткие. Завязь 0,3–0,4 см длиной.

$2n = 40, 42.$

Онтогенез

Протокормы *H. monorchis* редко можно обнаружить в природных популяциях (Summerhayes, 1951). Согласно нашим данным ювенильные растения имеют один прикорневой лист до 2 см длиной и 0,5 см шириной, образуют 1–2 придаточных корня 1,5–2 см длиной, длина stolona составляет 1,5 см, а диаметр корневого клубня 0,3 см. Взрослые вегетативные особи имеют два прикорневых листа, длиной 4–6 см и шириной 1,3–1,5 см, 3–5 придаточных корней длиной 4–6 см, стolon длиной около 5 см и корневой клубень диаметром 0,9 см. В природе растения переходят к цветению через несколько лет после прорастания протокорма (Fuchs, Ziegenspeck, 1925), тогда как выращенные на питательной среде и пересаженные в почву растения зацветают на второй год после посева семян (Rasmussen, 1995).

Ритм сезонного развития и размножение

Период вегетации побега, в зависимости от региона произрастания, продолжается 4–5 месяцев. В пределах своего ареала цветет *H. monorchis* с мая по август (Pridgeon et al., 2001).

На территории Приморского края (Татаренко, 1996б) листья появляются над землей в середине мая. К этому времени на подземной части побега отрастают придаточные корни, и начинается рост тубероида из верхней пазушной почки. Сначала вытягивается стolon, после завершения роста stolona в длину (в начале июля) на нем закладываются корневой клубень и почка возобновления. Цветение наблюдается в июле. В августе особь имеет дочерний тубероид с развитым корневым клубнем, в почке возобновления заложены апексы «внучатых» побегов. Зеленые листья отмирают в середине сентября, а к концу сентября полностью отмирает вся подземная часть побега, включая стolon дочернего тубероида.

Семенная продуктивность *H. monorchis* достаточно велика. В одном плоде образуется до 400 семян, а продуктивность одного растения составляет 1 500 семян (Вахрамеева и др., 1991). Для условий Горного Алтая Л. Герасимович (2012) указывает плодообразование 75%, 5 200 семян на особь. При отсутствии погодных аномалий плодообразование интенсивно — в Тверской обл. — 70–75% (Пушай, Дементьева, 2008), в Приморском крае — 64% (Татаренко, 1996), в Швеции составило 88,7% (Nilsson, 1979a), в Англии 70–95% (Nagar, Nagar, 2009).

Вегетативное размножение вида происходит весьма интенсивно за счет образования двух (реже трех) дочерних тубероидов на одном растении *H. monorchis*. Интервал в

их развитию составляет 2–4 недели, и тубероид, образующийся позже, имеет меньшие размеры, по сравнению с первым (Татаренко, 1996).

Интенсивность вегетативного размножения *H. monorchis* в дальневосточных популяциях, по нашим данным, составила 31%. Ювенильные особи вегетативно не размножаются. Благодаря вегетативному размножению, большая часть особей в популяциях вида сконцентрирована в скоплениях, а численность популяции в одном местообитании достигает от нескольких сотен до нескольких тысяч особей (Delforge, 1995).

Консортивные связи

Опыление *H. monorchis* достаточно подробно изучено в Европе, где в качестве посетителей и опылителей цветков этого вида указано около 70 видов насекомых (Nilsson, 1979a). Эксперименты, проведенные этим автором для выяснения возможности самоопыления у *H. monorchis*, дали отрицательные результаты. Успех опыления определяется в первую очередь наличием нектара и сильным медово-мускусным запахом. Многие посетители — это обычные опылители зонтичных. Запах цветков *H. monorchis* действительно напоминает запах цветков аниса и некоторых других видов зонтичных (Nilsson, 1979a). Этот автор считает вид продвинутым в эволюционном отношении и происходящим от длинно-шпорцевых видов.

Вид относится к сильным микотрофам. Интенсивность микоризной инфекции составляет от 20% в коротких корнях молодых особей, до 40–60% у взрослых особей (Татаренко, 1996).

Охрана вида

На территории России вид распространен достаточно широко, но в ряде областей, особенно на юге европейской части, он стал очень редок. В настоящее время вид занесен в Красные книги 32 регионов. Он растет на территории 18 заповедников России и 2 национальных парках.

В Ботаническом саду МГУ (Москва) успешно культивируется на экспозиции «болото». Размножается вегетативно. Культивируется в Екатеринбургском ботаническом саду (Мамаев и др., 2004), а также в Твери.

Род Ремнелепестник — *Himantoglossum* W.D. Koch

Европейско-Средиземноморский род, насчитывает 8 видов. В России произрастают 2 вида.

Ремнелепестник козий — *Himantoglossum caprinum* (Bieb.) C. Koch

[*H. hircinum* (L.) Koch subsp. *caprinum* (M. Bieb.) K. Richt., *H. hircinum* subsp. *caprinum* (Bieb.) H. Sundermann comb. superfl., *Loroglossum caprinum* Beck.]

Изменчивость и таксономический статус

Близок к *H. hircinum*, отличается от него более редким соцветием, более длинным шлемом, двумя жилками на внутренних листочках околоцветника, глубоко раздвоенной губой, нередко их не считают самостоятельными видами (Sundermann, 1975). По мнению P. Delforge (1995), *H. caprinum* — очень вариабельный вид, близкий к *H. adriaticum*, который, возможно, является гибридом между *H. hircinum* и *H. caprinum*, так как эти виды имеют контактную зону, где они могли образовать гибрид, ошибочно названный *H. adriaticum*. В Краснодарском крае на горе Совербаш отмечена форма

Himantoglossum caprinum (Bieb.) C. Koch var. *alba* с чисто белыми цветками (КК Краснодарского края, 2007).

Распространение

Ареал крымско-кавказский. Вид произрастает на территории России на западе Краснодарского края, в окрестностях Новороссийска и Геленджика (Невский, 1935; Котов, Протопопова, 1961; 2006; КК Краснодарского края, 2007; ККРФ, 2008). Однако, Delforge (1995) показывает более широкий ареал, включая в него Балканы и Анталию (азиатскую часть Турции), и возможно, далее до Венгрии. Л.В. Аверьянов в Конспекте флоры Кавказа (2006) кроме Крыма и Кавказа указывает для этого вида еще сев. Турцию. Карта 28.

Экология и фитоценология

Светолюбивое растение, растет на открытых местах, изредка заходя в полутень; засухоустойчивое, кальцефил. Встречается на сухих, известковых почвах, переносит сильную летнюю засуху (Попкова, 2001б). В Крыму растет на опушках светлых широколиственных лесов из *Quercus pubescens* или *Fraxinus excelsior*, а также можжевеловых из *Juniperus excelsa*, *J. foetissima*, среди кустарников, на открытых известковых склонах (Шведчикова, 1990; Попкова, 2001б). Нами *H. caprinum* встречен в Крыму на известковом холме близ дерева *Pyrus elaeagrifolia*, там же росли *Cotoneaster taurica*, *Paliurus spina-christi*. Покровы травяного яруса составляло 50–60%, в нем преобладали *Koeleria gracilis* и *Dactylis glomerata*. На площади около 100 кв.м встречено 56 растений, в том числе 42 генеративных.

В Краснодарском крае вид был отмечен на границе редколесья из дуба пушистого и злаково-разнотравной остепненной поляны, в можжевеловом лесу, в дубняке грабинниковом, тяготеет к опушкам, полянам, зарослям кустарников с высоким травостоем. Встречается на пологих и крутых склонах на высоте 130–600 м над ур. моря (КК Краснодарского края, 2007). Известно 5 популяций, общая численность которых около 500 особей.

Морфология

Растение с овальным клубнем до 2 см длиной. Стебель 50–75(120) см высотой, в нижней части стебля расположены 4–5 продолговатых сближенных листьев, длиной до 17 см и 2–3(5) см шириной. Выше по стеблю находятся 3–4(6–7) влагалищных листа. Соцветие прямое, редкое, 20–30(50) см длиной, с 10–25(34) цветками. Прицветники линейные, 2–4 см длиной. Листочки околоцветника сложены в шлем, снаружи беловато-зеленый, изнутри с красновато-фиолетовыми точками. Листочки околоцветника 1,0–1,3 см длиной. Губа висячая, 4–8 см длиной, при основании с мелкими сосочками, трехлопастная. Боковые лопасти около 0,9 см длиной, средняя лопасть лентообразная, 3,5–6,5(9) см длиной и около 0,2 см шириной. Губа при основании бело-зеленая с фиолетовыми крапинками, лопасти оливкового цвета. Шпорец толстый, тупой, около 0,4–0,5 см длиной.

Онтогенез

Подземное развитие происходит в течение 4–5 лет, 2–3 года длится ювенильное состояние особи (с одним надземным листом), иматурный период также длится 2–3 года (развивается 3–4 листа), через 9–10 лет формируется розетка из 5–7 листьев. Зацветает растение на 12–13-й год (КК Краснодарского края, 2007).

Ритм сезонного развития и размножение

В Крыму сезонное развитие вида изучала Л.Л. Попкова (1999). Весеннее отрастание листьев ювенильных особей начинается в апреле, и в это же время отмирают перезимовавшие листья у взрослых растений. Цветение происходит в 2–3-й декаде июня (в

годы с ранней и теплой весной — на 10 дней раньше) и длится по 1–2-ю декаду июля. Плодоношение и диссеминация наблюдаются с 3-й декады июля по 2-ю декаду августа. В конце августа, сразу после диссеминации у взрослых особей начинается отращивание корней, а в сентябре–октябре формируется новая прикорневая розетка листьев.

На Сев. Кавказе цветет в первой половине июня. Цветение происходит не ежегодно. По наблюдениям С.А. Литвинской (2006), сухое и жаркое начало лета не способствует цветению.

Размножается семенами. Процент плодообразования в среднем составляет не более 10–18% (Попкова, 1999). Число семян в плоде 4 510–14 680, в среднем 8 870 (Назаров, 19876).

Консортивные связи

Цветки видов рода *Himantoglossum* обладают неприятным запахом, привлекающим многочисленных опылителей — пчел (из родов *Andrena*, *Colletes*, *Halictus*) и медовых пчел (Delforge, 1995).

Охрана вида

Вид встречается крайне редко, растет единичными экземплярами. Занесен в Красные книги Российской Федерации и Краснодарского края. Охраняется на территориях заповедника «Утриш». Вид занесен в Приложение I Бернской Конвенции (2002) об охране редких европейских видов.

Испытывается в культуре в ботаническом саду Ярославского ПГУ с 2009 г. (Генофонд...., 2012).

Ремнелепестник прекрасный — *Himantoglossum formosum* ((Stev.) C. Koch.
[*Orchis formosa* Stev., *Aceras formosa* (Stev.) Lindl.]

Изменчивость и таксономический статус

Вид более четко, чем *H. caprinum* отличается от других видов этого рода (Sundermann, 1975).

Распространение

Ареал кавказский, эндемик. Встречается в восточном (Талыш) и южном Закавказье. Отмечен на территории Азербайджана, России и сев.-зап. Ирана. В России вид растет только в нескольких районах Республики Дагестан (Невский, 1935; Гроссгейм, 1940; Аверьянов, 2006; КК Республики Дагестан, 2009). Карта 28.

Экология и фитоценология

Растения тенистых мест и полутени. Растет в светлых лесах, а также по опушкам и в зарослях кустарников, в предгорьях и нижнем горном поясе. Встречается редко, единичными экземплярами. В Дагестане известно около 7–8 местонахождений (КК Республики Дагестан, 2009).

Морфология

Растение с овально-продолговатым клубнем. Стебель 50–70 см высотой и до 1 см толщины, в нижней части с 4–6 продолговатыми и продолговато-ланцетными, туповато-заостренными листьями 7,5–15 см длиной и 1,5–3,0 см шириной, выше — с заостренными влагалищами. Кисть прямая, рыхлая, многоцветковая, до 30 см длиной. Прицветники линейно-ланцетные, туповато-заостренные, нижние превышающие цветки, верхние равные им. Цветков 15–30, отклоненных от оси соцветия. Наружные листочки околоцветника пурпурные с зеленоватыми краями, средний продолговато-эллиптичес-

кий, тупой, вогнутый, с тремя жилками, 0,9–1,2 см длиной и около 0,5 см шириной, боковые листочки неравнобокие, продолговато-тупые, тех же размеров, все вместе сложены в шлем; внутренние листочки околоцветника с одной жилкой, 1 см длиной и 0,3 см шириной, трехзубчатые, в середине ромбовидно-расширенные, с двумя боковыми коротенькими зубцами, со средним длинным, тупым зубцом, окрашенным в светло-пурпурный цвет. Губа значительно короче, чем у *H. caprinum*, около 2,5 см длиной, в верхней половине (у основания) обратно-клиновидная, 0,6–0,8 см шириной, пурпурная, по краю волнистая, зеленоватая, с коротенькими продолговатыми тупыми боковыми лопастями, средняя лопасть язычковидная, 1,3–1,6 см длиной, коричневато-зеленоватая, на конце слегка расширенная и выемчатая, 0,2–0,3 см шириной. Шпорец слегка искривленный, цилиндрический, тупой, около 0,9 см длиной, равен половине завязи.

Онтогенез

Нет сведений.

Ритм сезонного развития и размножение

Цветет в мае–июне. Семенное размножение является основным для данного вида.

Консортивные связи

Нет сведений.

Охрана вида

Очень редкий эндемичный вид Кавказа, популяции которого крайне малочисленны. Занесен в Красные книги Российской Федерации и Республики Дагестан.

Испытывается в культуре в Горном ботаническом саду Дагестана (Махачкала) с 2009 г. (Генофонд...., 2012).

Род Леукорхис — *Leucorchis* E. Mey.

Монотипный род, распространенный в Европе, Малой Азии и севере Зап. Сибири. Растет на сырых открытых травянистых участках или в разреженных лесах.

Леукорхис беловатый — *Leucorchis albida* (L.) E. Mey.

[*Pseudorchis albida* (L.) Á. Löve & D. Löve; *Leucorchis straminea* (Fern.) Á. Löve, *Leucorchis albida* (L.) E. Mey. subsp. *straminea* (Fern.) Á. Löve, *Pseudorchis albida* (L.) Á. Löve & D. Löve subsp. *straminea* (Fern.) Á. Löve & D. Löve]

Изменчивость и таксономический статус

Для территории России указано наличие двух видов рода *Leucorchis*: *L. albida* and *L. straminea* (Черепанов, 1995), однако мнения авторов по поводу выделения *L. straminea* в качестве самостоятельного вида расходятся. Недавние исследования показали по ряду признаков сходство между *L. albida* s.s. и *L. straminea* (Reinhammar, 1998) и отсутствие четкого различия между этими видами в Центр. Европе, однако в Фенноскандии эти два вида более четко разделяются. По-видимому, целесообразно рассматривать эти два таксона как морфологические типы *L. albida*, обусловленные различием условий местообитания (Pridgeon et al., 2001).

Распространение

Ареал европейско-североамериканский (аркто-альпийский). *L. albida* — один из немногих видов орхидных, произрастающих в полярных широтах. Вид широко рас-

пространен на территории Европы от Скандинавии до Балкан, а также встречается в Малой Азии (Смольянинова, 1976; Flora Europaea, 1980). Для Исландии, Гренландии и северо-востока Сев. Америки указывается особая форма этого вида (Мартыненко, 1976). На территории России вид встречается лишь в северных регионах европейской части, а также на Полярном Урале и севере Зап. Сибири (Невский, 1935): в Мурманской и Архангельской обл. и Республике Коми. Самая южная точка распространения вида в России отмечена под Сольвычегодском (Невский, 1935). Карта 47.

Экология и фитоценология

Вид может произрастать в широком диапазоне почвенных условий: от кислых переувлажненных субстратов сфагновых болот (Мурманская обл.) до щелочных, хорошо дренированных почв на гипсовых карстах (Архангельская обл.). Столь же широкий диапазон экологических условий свойственен виду в Великобритании (Summerhayes, 1951).

В России *L. albida* произрастает на Крайнем Севере (в Мурманской обл.) на низкотравных лугах и тундрах высоко в горах, на болотистых лугах, на верховых и переходных торфяных болотах, в заболоченных тундрах и на склонах гор. Южнее, в Архангельской обл., вид встречается в еловых, лиственничных и смешанных лесах на карсте вместе с неморальным широколиственным, а также на сырых лугах, на подзолистых, дерново-подзолистых и торфянистых почвах. Предпочитает хорошо освещенные участки (выше 50%) с разреженным травяным покровом. В Республике Коми вид встречается в еловых и сосновых зеленомошных лесах, в березняках, по сырым лугам, опушкам леса и вырубкам, а также в горных тундрах. *L. albida* может выдерживать значительное затенение и встречается в мертвопокровных лиственничниках, где другие травянистые растения практически отсутствуют. В Карпатах встречается на влажных субальпийских и альпийских лугах, преимущественно на белоусовых (*Nardus stricta*), поднимаясь до 1 200–1 900 м. В Шотландии *L. albida* был найден на недавно выгоравшем травяном болоте среди зарослей *Calluna vulgaris* (Allan et al., 1993).

Морфология

Растение с пучком утолщенных (0,3–0,4 см в диаметре) запасающих корней, иногда слегка срастающихся своими основаниями. Тонкие (0,1–0,15 мм в диаметре) придаточные корни немногочисленны (1–3), 3–7 см длиной. Жизненная форма *L. albida* описана И.В. Блиновой (1995в) как корневищная кистекорневая, но И.В. Татаренко и А.Е. Баталов (1999) относят этот вид к тубероидной жизненной форме. Стебель высотой 12–40 см, прямой, олиственный. Листья в числе 3–7, продолговатые, продолговато-ланцетные или ланцетные, заостренные, до 8 см длиной и 1–2 см шириной. Соцветие цилиндрическое, густое, многоцветковое. Прицветники ланцетные, равны или слегка превышают завязь. Цветки мелкие, беловатые, желтоватые или зеленоватые. Наружные и внутренние листочки околоцветника до 0,3 см длиной, туповатые, образуют шлем. Губа 0,5–0,6 см длиной, трехлопастная, средняя доля немного длиннее боковых. Шпорец короткий (0,25 см). Завязь сидячая, скрученная, значительно длиннее околоцветника.

$2n = 42, 40.$

Онтогенез

По данным А. Fuchs и Н. Ziegenspeck (1927), подземное развитие особи после прорастания семени длится не менее 4 лет. Онтогенез *L. albida* был изучен нами (Татаренко, Баталов, 1999) на примере популяции вида, произрастающей в Пинежском районе Архангельской области. Протокорм *L. albida* формирует микоризом — многолетний подземный

утолщенный (до 5–8 мм в диаметре) моноподиально нарастающий побег, состоящий из 6–8 мегамеров. На некоторых междуузлиях микоризома в пазухах чешуевидных пленчатых листьев закладываются почки. У ювенильных растений апикальная меристема образует тонкое корневище, несущее несколько чешуевидных и 1 зеленый лист 3–4 см длиной и 2–4 мм шириной, а также один тонкий придаточный корень. Моноподиальное нарастание автотрофной особи и ее связь с микоризомом могут сохраняться на протяжении 1–3 лет. Переход к симподиальному нарастанию происходит у молодых автотрофных растений после развития на моноподиальном корневище верхней пазушной почки с образованием стеблекорневого тубероида. После этого связь с микоризомом утрачивается. Запасающей и зимующей структурой растения является кистекорневой тубероид.

У растений *L. albida*, произрастающих на сырых эвтрофных лугах и болотах, происходит ежегодное полное замещение годичного побега. На олиготрофных сфагновых болотах в условиях тундровой зоны, а также на карстовых гипсовых субстратах у отдельных особей базальная часть побега вместе с расположенными на ней корнеклубнями может оставаться живой на протяжении 3–4 лет, вследствие чего формируется малолетнее короткомегамерное косо-ортотропное корневище.

В ходе онтогенеза особи от ювенильного к генеративному возрастному состоянию происходит увеличение числа зеленых листьев от 1 до 4–6, длина листа возрастает от 3 до 7 см, а ширина — от 0,3 до 2,2 м, число корневых клубней в тубероиде увеличивается от 1 до 6, а их длина от 0,5–2 до 3–8 см. Число тонких корней возрастает незначительно от 0–1 у ювенильной особи до 1–3 у генеративной. Продолжительность отдельных стадий онтогенеза не изучена.

Ритм сезонного развития и размножение

Продолжительность вегетационного периода варьирует от 2,5–3 до 5–6 месяцев в зависимости от географического положения популяций. На Крайнем Севере, в Мурманской обл., листья появляются над землей в середине июня и отмирают в конце августа. В более теплых регионах Европы вегетационный период длится около полугода (Möller, 1987). Внутривеgetационное развитие побега продолжается 2 года (Блинова, 1995в) или 3 года (Tatarenko, Kondo, 2003). Заложение соцветия и дифференциация цветковых зачатков в почке наблюдается в первой половине июля, более чем за год до начала цветения этого побега (Татаренко, Баталов, 1999). В Европе цветение вида происходит с середины июня до середины июля, а на Крайнем Севере России — в июле.

Размножается семенами, реже вегетативно. Интенсивность плодообразования высокая — 90% (Neiland, Wilcock, 1998). Присутствие в популяциях большого числа протокормов и молодых, рассеянно растущих особей, свидетельствует об успешном семенном размножении *L. albida*. В популяциях ни разу не были отмечены скопления особей, которые могли образоваться в ходе вегетативного размножения. (Summerhayes, 1951; Татаренко, Баталов, 1999).

Консортивные связи

Опылителями *L. albida* являются ночные и дневные бабочки (Pijl, Dodson, 1966; Reinhard et al., 1991, Pridgeon et al., 2001; Dykujova, 2003), привлекаемые сладким запахом и наличием нектара в шпорце. По мнению И.В. Блиновой (2008), в Мурманской обл. для вида характерна смешанная система опыления (автогамия и опыление насекомыми).

Микориза образуется как в тонких придаточных корнях, так и в окончаниях корневых клубней тубероида (Summerhayes, 1951).

Новые данные были получены нами при изучении микоризомов *L. albida*. Там формируется микориза, соответствующая типу эумицетной птиофаговой эндомикоризы, описанной для *Neottia nidus-avis* (Крюгер, Шардакова, 1980). Именно этот тип микоризы обнаружен нами и в протокорме *L. albida*. В паренхиме мы наблюдаем три четко выраженных слоя: в наружном формируются рыхлые пелотоны (клубки гиф), во втором слое располагаются плотные пелотоны, в третьем внутреннем слое происходит переваривание гриба с образованием округлых телец — птиосом.

Многолетний микоризом *L. albida* взаимодействует с микоризными грибами по типу микогетеротрофии. После перехода к автотрофному питанию при образовании надземного зеленого листа у многих особей связь с протокормом сохраняется еще на протяжении 2–3 лет. В тонких придаточных корнях таких растений микориза развивается редко, интенсивность инфекции очень мала ($C=0-5\%$). Ювенильные и имматурные растения, сохраняющие связь с протокормом, имеют смешанное питание, как за счет фотосинтеза в зеленых листьях, так и за счет микоризных грибов протокорма. После того, как связь с микоризомом утрачивается, и растение переходит к симподиальному росту, в корнях образуется микориза толипофагового типа, как и у большинства автотрофных наземных орхидей.

При исследовании микоризы растений, собранных в Архангельской обл., нами было установлено, что в молодых корневых клубнях длиной до 2,5 см, а также в тонких, коротких молодых корнях, гриб отсутствует. Старые, более длинные клубни материнского побега и придаточные корни имеют высокую интенсивность микоризной инфекции ($C=75\%$). На поверхности корней эктогиф немного, однако в клетках эпидермиса во всех корнях были обнаружены не только микоризные грибы. Наличие в корнях *L. albida* нескольких видов грибов, в том числе — неспособных образовать микоризу, может служить объяснением тому факту, что грибы, изолированные из корней взрослых особей не способствуют прорастанию семян *Leucorchis* (Downie, 1959).

Охрана вида

Вид редок на территории России, отличается низкой численностью популяций и слабым возобновлением. Страдает от раннего сенокоса, вытаптывания, рубок леса в летний период и нарушений почвенного покрова. Занесен в Красные книги Мурманской и Архангельской обл. и Республики Коми. В России охраняется в 2 заповедниках, Лапландском и Пинежском.

Растет на заповедной территории Полярно-альпийского ботанического сада-института РАН.

Род Лизиелла — *Lysiella* Rydb.

Систематическое положение рода окончательно не выяснено. Некоторые авторы включают его в состав рода *Platanthera* (Luer, 1975; Pridgeon et al., 2001). Аверьянов (1981б) полагает, что род *Lysiella* состоит из 3 видов: *L. oligantha*, распространенного в Европе и Азии, *L. obtusata*, растущего в Сев. Америке и *L. nevski*, описанного автором как новый вид, найденный им на Тянь-Шане. Однако, такие различия, как маленький и кривой шпорец, неутолщенные корни и листья широко-закругленные на верхушке кажутся недостаточными для выделения растений из Центральной Азии как самостоятельного вида.

Лизиелла малоцветковая — *Lysiella oligantha* (Turcz.) Nevski
[*L. obtusata* (Pursh) Britt. & Rydb. subsp. *oligantha* (Turcz.) Tolm., *L. nevski* Aver.,
Platanthera oligantha Turcz.]

Изменчивость и таксономический статус

Мы понимаем этот вид широко и включаем в него *L. nevski* Aver., считая последний центрально-азиатской разновидностью *L. oligantha*. Иногда этот вид трактуется как подвид — *L. obtusata* subsp. *oligantha* (Turcz.) Tolm. (Толмачев, 1963; Эбель, 2007).

Распространение

Ареал евразийский. *L. oligantha* относится к немногим видам орхидных, проникающим далеко на север, в зону тундр и вечной мерзлоты. В России ареал вида охватывает большую часть территории Вост. Сибири, север Хабаровского края (хребты Джугджур, Кет-Кап, долина р. Мая в Аяно-Майском р-не, долина р. Улья в Охотском р-не) (КК Хабаровского кр., 2008), Камчатку (только в северо-восточной части) и Командоры. В Чукотском АО встречается в окр. г. Анадырь, у пос. Усть-Белая и в нижнем течении р. Ваамочка в северной части Корякского нагорья (КК Чукотского АО, 2008). Вид распространен также на севере Европы в Скандинавии, а также в Монголии, Казахстане и Киргизии, несколько образцов были собраны на Тянь-Шане (Аверьянов, 1981б; Невский, 1935; Вышин, 1996). Карта 25.

Экология и фитоценология

Вид характеризуется довольно широкой экологической амплитудой. Все местообитания вида характеризуются достаточным увлажнением, условия освещенности, богатства и кислотности почв могут быть различны. Не переносит плохо дренированные, заболоченные почвы (Вахрамеева и др., 1991; КК Хабаровского кр., 2008).

Он встречается в лесах разного типа: темнохвойных, смешанных, лиственных, а также в лиственничниках и зарослях кустарников. Вид обитает и на открытых пространствах горных и долинных лугов, в сырых тундрах и на окраинах болот (Якубов, Черныгина, 2004). На севере Вост. Сибири *L. oligantha* произрастает в горной тундре, на Камчатке и Командорских о-вах — в приморской тундре по берегу океана, а также на разнотравных лужайках по щебнистым приречным склонам (Мочалова, Якубов, 2004). На северном пределе распространения (на Чукотке) вид приурочен к осоковой тундре (КК Чукотской АО, 2008).

Морфология

Растения со слабо утолщенным клубнем до 5–6 см длиной. Придаточные корни всегда в числе двух, длиной 4–5 см, по толщине мало отличаются от корневой части тубероида. Стебель высотой до 20 см (в тундрах этот показатель — 5–8 см), тонкий, прямой, с одиночным прикорневым продолговато-ланцетным листом 4–7 см длиной и 1–2,5 см шириной. Соцветие до 7 см длиной, рыхлое, из 4–9 желтоватых или зеленовато-белых цветков. Прицветники ланцетные, короче цветков. Верхний наружный листочек околоцветника до 0,2 см длиной, округлый. Боковые листочки до 0,3 см длиной продолговатые, тупые. Два внутренних листочка околоцветника до 0,2 см длиной, ланцетные. Губа до 0,4 см длиной, 0,1–0,15 см шириной, ромбически-ланцетная или линейная. Шпора до 0,3 см длиной. Коробочка около 0,9 см длиной, продолговато-эллипсоидальная.

$2n = 126$, ок. 120.

Онтогенез

Нет сведений.

Ритм сезонного развития и размножение

L. oligantha произрастает в северных регионах и в горах, где вегетационный период продолжается 2,5–3 месяца. Надземные органы появляются в июне, в конце месяца растение зацветает. Плоды созревают в августе. К концу августа молодой тубероид, несущий почку возобновления с придаточными корнями, полностью сформирован. В это время отмирают надземные и подземные органы материнского побега. Внутрпочечное развитие побега с момента заложения его апекса до образования надземных органов продолжается три года, а внепочечное — около трех месяцев.

Как семенное, так и вегетативное размножение *L. oligantha* не изучены.

Консортивные связи

Интенсивность микоризной инфекции была определена на гербарном материале и составила 80% в корнях и корневых частях тубероидов у взрослых растений *L. oligantha*, собранных в конце июня. Накануне зимнего периода молодые тубероиды и корни содержат мало микоризных грибов, клетки паренхимы заняты крахмалом.

Охрана вида

Вид довольно широко распространен и обитает в отдаленных и малодоступных районах Сибири и Дальнего Востока, однако повсеместно редок. Вид занесен в Красные книги Камчатки, Хабаровского края, Чукотского АО. Растет в 5 заповедниках России: Джугджурском, Командорском, «Азас», Байкало-Ленском, Олекминском.

Род Неоттианте — *Neottianthe* (Reichenb.) Schlechter

Род состоит из 11 видов, распространенных на северо-востоке Европы и умеренной Азии. В России 1 вид.

Неоттианте клобучковая — *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter [*Orchis cucullata* L., *Gymnadenia cucullata* (L.) Rich.]

Изменчивость и таксономический статус

Вид филогенетически древний (Wisniewski, 1976). Мало изменчив — известны лишь формы с белыми цветками, а также с тремя хорошо развитыми зелеными листьями. Сведений о гибридизации с другими видами нет.

Распространение

Ареал евразийский, охватывает Среднюю и Вост. Европу и значительную часть Азии. Распространен на значительной части Азии — в Малой Азии, Сибири, на Дальнем Востоке, в Монголии, Корее, Японии (Невский, 1935; Wisniewski, 1969, 1976; Смольянинова, 1976; Иванова, 1987; Вышин, 1996). В европейской части России вид встречается в лесной зоне средней полосы, не заходя далеко на север. Дальше ареал простирается на Юж. Урал и по югу Сибири до Приморья, Сахалина и Юж. Курил. В отдельных регионах Европейской России вид исчез (Калининградская и Орловская обл.) или давно не наблюдался (Воронежская, Ярославская обл.).

Распространение вида заслуживает дополнительного изучения в азиатской части ареала, например, за последние годы на территории Тюменской обл. было выявлено 14 местонахождений этого вида, из которых не более 4–5 было известно ранее (Кузьмин, Драчев, 2007). Карта 30.

Экология и фитоценология

Вид с довольно узкой экологической амплитудой (Wisniewski, 1976; Вахрамеева и др., 1994). Предпочитает участки со слабым затенением (10% или немного более от полной освещенности), изредка встречается как на полностью открытых, так и в сильно затененных местах. Мезофит, обычно растет в условиях умеренного увлажнения. Предпочитает почвы песчаные и супесчаные, хорошо аэрированные. Обычно растет на слабо кислых или слабощелочных довольно бедных почвах. В Польше (Sarosiek et al., 1990a) отмечен на песчанистых бедных азотом почвах с pH от 3,9 до 5,2, выявлена также низкая потребность этого вида в кальции и фосфоре. В Московской обл. вид растет в сходных условиях на подзолистой супесчаной почве с pH от 4,6 до 5,0.

Вид лесной, чаще всего растет в сосняках с хорошо развитым покровом из зеленых мхов, но может встречаться и в смешанных хвойно-лиственных, а также широколиственных лесах (дубовых, буковых), изредка выходит и на опушки (Невский, 1935; Sundermann, 1975; Смольянинова, 1976; Wisniewski, 1976; Füller, 1978; Sarosiek et al., 1990). В хвойных лесах *N. cucullata*, как правило, сопровождают, помимо зеленых мхов, плауны и другие бореальные растения (*Chimaphila umbellata*, *Goodyera repens*, *Linnaea borealis*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*). В Польше этот вид отмечен в термофильных дубовых лесах с присутствием *Dracocephalum ruyschiana*, *Gladiolus imbricatus*, *Prunella grandiflora* и др. (Wisniewski, 1976). F. Füller (1978) полагает, что *N. cucullata* распространился из лиственных лесов смешанного состава в сосняки. По мнению ряда исследователей, на северной границе ареала этот вид представляет собой реликт прежних климатических эпох, а на западе его граница открыта, и в этом направлении возможно расширение ареала (Filipek, 1956; Wisniewski, 1969). На изучаемой территории *N. cucullata* чаще всего встречается в сосновых или елово-сосновых зеленомошных лесах, реже в сложных сосняках с заметной примесью широколиственных пород. На о. Монерон вид был отмечен нами на горных лугах, где образовывал крупные скопления (Варлыгина, Переладова, 1996), а на о. Кунашир произрастал как эпифит среди мхов на стволах деревьев (Баркалов, Еременко, 2003). В Хакасии встречен на влажных моховых подушках на скалах (до 750 м над ур. моря) (Виноградова, Виноградов, 2007), растения здесь не крупные, в соцветиях не больше 7–5 цветков. Там же был найден один экземпляр на выпасаемом остепненном лугу среди густых зарослей *Iris biglumis*.

Иногда *N. cucullata* образует очень крупные скопления до 2 тысяч особей (Filipek, 1956; Sarosiek et al., 1990a). Подобные крупные популяции мы наблюдали и на территории некоторых областей России. Максимальная плотность таких популяций может быть очень высокой — до 120 особей на 1 кв.м (средняя — 10–12 особей на 1 кв.м). Характерной чертой большинства популяций *N. cucullata*, изученных на территории России (Вахрамеева, Варлыгина, 1996; Жирнова, 1994, 1996б), является резкое колебание численности и плотности популяций. Причиной этого могут быть погодные условия, антропогенные и другие факторы.

Морфология

Растение с шаровидным, цельным или слабовыемчатым, покрытым густым войлоком из буроватых эпидермальных волосков клубнем 0,5–1,2 см в длину, 0,7–1,8 см в ширину. Корни немногочисленные короткие и толстые, до 0,3 см в диаметре и 0,6–1,9 см длиной, расположены близко к поверхности почвы. Стебель тонкий ребристый диаметром 1–3 мм, высотой 6,5–28(35) см, в основании с двумя сближенными хорошо раз-

витыми листьями. Нижний лист эллиптический, крупный, 2,2–8,1 см длиной и 0,9–4,8 см шириной, верхний — более узкий, ланцетный, заостренный, длиной 2,0–7,5 см и 0,7–3,4 см шириной. Иногда развит третий лист, длиной 3,2–4,7 см и 1,2–1,5 см шириной. Выше по стеблю расположены 1–3 (иногда их нет) мелкие влагалищные листья. Соцветие — рыхлая однобокая кисть до 8 см длиной, состоящая из 6–24 фиолетово-розовых цветков. Прицветники линейно-ланцетные, равные или немного длиннее завязи. Листочки наружного круга околоцветника ланцетные 0,6–0,8 см длиной и 0,4–0,5 см шириной, вместе с двумя листочками внутреннего круга образуют неширокий шлем. Губа до 1,2 см длиной, глубоко трехраздельная, направленная вниз, густо покрыта мелкими сосочками. Шпорец с нектаром, почти равен завязи, на конце шаровидно-расширенный, до 0,5 см длиной и 0,3 см шириной. Завязь почти сидячая скрученная. Плод — коробочка 0,6–1,4 см длиной и до 0,3 см в диаметре.

$2n = 42$.

Онтогенез

По данным уральских ученых (Мамаев и др., 2004), более 70% семян в природных условиях прорастают через 11 месяцев. Подземная фаза онтогенеза продолжается 1, реже 2 года, протокорм уже в течение первого периода роста формирует зачаток подземного побега; заражение корня грибом происходит к началу лета (Куликов, Филиппов, 2003).

Онтогенез вида был изучен нами в Японии. Протокормы около 2 мм в диаметре формировали первый надземный лист 1 см длиной и 0,2 см шириной, в пазухе которого формировался первый апикальный тубероид. Ювенильные растения имели уже два прикорневых листа 1,1 см длиной и 0,4 см шириной и 1 корень 0,3 см длиной. Взрослые вегетативные растения характеризовались двумя листьями более крупных размеров и 3–6 корнями 1,5–1,9 см длиной.

Наши наблюдения в Московской обл. (Вахрамеева, Жирнова, 2003) позволяют установить лишь примерную длительность онтогенеза и отдельных его фаз. От первого появления над поверхностью почвы и до отмирания растения проходит от 12 до 20 лет, из них растения находятся в ювенильной фазе 2–3 года, имматурном 2–4(5) года, взрослом виргинильном 1–3 года, генеративном (включая и годы с перерывами в цветении) 5–10 лет. Сенильное состояние нам не приходилось наблюдать. Растение отличается более длительным, чем у большинства других видов орхидных, вторичным покоем — до 10 и более лет (Вахрамеева, Жирнова, 2003).

Ритм сезонного развития и размножение

В условиях центральных областей России начинает вегетировать в середине мая, листья полностью разворачиваются к концу мая – началу июня, зацветает позже большинства орхидей — в середине июля. При неблагоприятных погодных условиях цветение задерживается на 3–4 недели. Плодоносит в августе, семена высыпаются в конце августа – начале сентября. Внутривушечное развитие годичного побега длится 2 года, а на 3-й год побег появляется надземно (Tatarenko, Kondo, 2003).

Размножается преимущественно семенным путем. Случай вегетативного размножения нам пришлось наблюдать лишь однажды. В благоприятных условиях в составе популяции может быть до 40% генеративных особей. Плоды завязываются интенсивно, доля вызревших плодов нередко достигает 80–100% (Ziegenspeck, 1936; Wisniewski, 1976; Füller, 1978). Интенсивность цветения и плодоношения в зависимости от погодных условиях различается значительно (Жирнова, 1999). В сосняке разнотравно-зеле-

номошном на Юж. Урале (Башкортостан) среднее число цветков по годам колебалось от $5,8 \pm 0,34$ до $11,6 \pm 0,51$, а среднее число плодов от $5,5 \pm 0,8$ до $10,34 \pm 0,6$ на особь; плодообразование колеблется от $59,9 \pm 3,88$ до $92,6 \pm 6,1$. Большинство генеративных особей цветет не каждый год. Повторное цветение отмечено в Польше лишь у 20% особей (Wisniewski, 1976). В Средней России вид цветет с перерывами, лишь одна из наблюдавшихся нами особей цвела в течение 10 лет ежегодно, при этом число цветков в соцветии сначала увеличилось с 6 до 11, а затем уменьшилось до 4 в последний год цветения. Судя по значительному числу ювенильных растений в популяциях *N. cucullata* (до 20% в отдельные годы), семенное возобновление происходит достаточно успешно (Вахрамеева, Жирнова, 2003).

Консортивные связи

Цветки *N. cucullata* содержат много нектара, что привлекает опылителей, в частности, Apidae (Ziegenspeck, 1936; Wisniewski, 1976). В течение всей своей жизни вид тесно связан с микоризными грибами. Длительный вторичный покой, характерный для этого вида, обеспечивается за счет микотрофии. П.В. Куликов и Е.Г. Филиппов (2003) отмечают в природных условиях высокую специфичность симбиоза *N. cucullata* с грибом *Rhizoctonia goodyerae repentis*. Интенсивность микоризной инфекции в различных онтогенетических состояниях велика (около 90%). Отмечено 4 вида почвенных грибов, образующих «чехол» на поверхности корней.

Охрана вида

Вид мало устойчив к антропогенному воздействию, что вызывает заметное сокращение его численности. Он занесен в Красные книги Российской Федерации (2008) и 48 субъектов федерации. Охраняется в 25 заповедниках и в 7 национальных и природных парках России.

Культивирование вида не изучено. Известно, что на заповедной территории ботанического сада в Благовещенске представлена крупная популяция вида (КК Амурской обл., 2009).

Род Офрис — *Ophrys* L.

Род состоит примерно из 120 видов, встречающихся в Европе и Средиземноморском бассейне. Маленькие наземные травы, обитающие на сухих почвах. На территории России — 5 видов.

Офрис пчелоносная — *Ophrys apifera* Huds.

Изменчивость и систематический статус

Выделяют несколько внутривидовых таксонов: subsp. *apifera*, subsp. *jurana* (Procházka, Velíšek, 1983; Lang, 1980; Delforge, 1995).

Распространение

Ареал европейско-передне-малоазиатский, охватывает территорию Центр. и Зап. Европы, Средиземноморье, Сев. Африку, Анатолию, Сирию, Палестину, Сев. Иран, Крым, Кавказ (Армения, Азербайджан, Грузия). В России вид встречается в Краснодарском крае — от Геленджика до Сочи (Невский, 1935; Зернов, 2000; Аверьянов, 2006). Карта 27.

Экология и фитоценология

Вид обычно растет в полутени, предпочитает сухие щелочные (известняковые) почвы. В Чехословакии встречается на почвах с pH 7,0–9,0 (Procházka, Velíšek, 1983). *O. apifera* обитает в светлых лесах, на травянистых склонах, у дорог, на лугах нижнего горного пояса. По данным Wells и Cox (1991), вид является пионерным и поселяется одним из первых на нарушенных участках. Вид нередко произрастает на песчаных дюнах (Summerhayes, 1951). Мы изучали ценопопуляции *O. apifera* в Туапсинском р-не Краснодарского края, где вид обычно растет в редколесьях из *Quercus pubescens*, *Carpinus betulus* с *Juniperus excelsa*, а также на сухих разнотравно-злаковых лугах, где доминирует *Festuca rupicola*. Общее проективное покрытие травостоя на таких участках 60–70%. *O. apifera* растет обычно небольшими группами, 1–3(5) особей на 1 кв.м., рядом с ним часто встречаются другие орхидные *Anacamptis pyramidalis*, *Platanthera bifolia*, *Serapias vomeracea*.

Морфология

Растение с почти шаровидными клубнями, до 1 см в диаметре. Стебель 20–45 см высотой. Листья в числе 4–7, сизовато-светлозеленые, нижние широко-ланцетные, заостренные, 5–10 см длиной и 1,5–2,8 см шириной; верхние листья — более мелкие, стеблеобъемлющие. Соцветие до 10 см длиной, из 3–7(9) цветков, редкое. Прицветники ланцетные, светло-зеленые, длиннее завязи. Наружные листочки околоцветника голые, эллиптические, тупые, 1,4–1,5 см длиной и до 0,7 см шириной, с пятнышками, ярко-розовые или беловато-розовые, боковые — неравнобокие, внутренние листочки околоцветника короткие, до 0,4 см длиной, с тремя жилками, бархатисто опушенные, туповатые, зеленоватые или слегка розовые. Губа пурпурно-коричневая, выпуклая, бархатистая, широкоовальная, трехлопастная, с глубокой вырезкой с обеих сторон, с боковыми лопастями яйцевидно-треугольными, подвернутыми, длинно-опушенными, с большой средней лопастью, широко-ромбовидной, на конце с длинным ланцетным заострением и также подвернутым и пригнутым к нижней поверхности губы придатком, благодаря чему губа кажется в очертании цельнокрайней и округлой, длина губы вместе с придатком 1,1–1,2 см, ширина между концами боковых лопастей около 1 см. Губа при основании имеет одно почти квадратное, голое желтовато-коричневое пятно, окруженное узенькой двойной каемкой желтого цвета, средняя лопасть губы с двумя небольшими пятнышками. Завязь слабо скрученная.

$2n = 36$.

Онтогенез

Начальные этапы онтогенеза данного вида были изучены еще в середине 19-го века (Fabre, 1856, цит. по: Rasmussen, 1995). Прорастание семян происходит в марте с образованием слабо дифференцированных протокормов с «ризоидами». Первый надземный зеленый лист образуется через 2 года после прорастания семени; а еще через 6 лет (т.е. в возрасте 9–11 лет) растения переходят к цветению (Ziegenspeck, 1936; Summerhayes, 1951).

Ритм сезонного развития и размножение

В Крыму *O. apifera* — эфемероид, отрастающий в позднелетне-осенний период (Голубев, 1996). Листья отмирают на следующий год, во время цветения растений в мае-июне. Сухой летний период растения переживают в виде клубней. Зачатки придаточных корней появляются у основания почки возобновления в сентябре и увеличиваются в длине к ноябрю (Moller, 1987). Молодой клубень начинает рост в ноябре, но наиболее активное его развитие происходит следующей весной, и новый корневой клубень

достигает максимальных размеров ко времени начала цветения растения (Wells, Cox, 1989). В плоде содержится до 10 000 семян, в благоприятные годы у некоторых растений образуется по 2 дочерних клубня (Lang, 1980).

Консортивные связи.

Еще Ч. Дарвин (1862) выяснил, что *O. apifera* — самоопыляемое растение. Однако, наличие гибридов с другими видами показывает, что у *O. apifera* возможно и перекрестное опыление (Schremmer, 1959). В природных условиях *O. apifera* интенсивно образует микоризу. Вид успешно прорастает асимбиотически на питательных средах (Rasmussen, 1995).

Охрана вида

Занесен в Красные книги Российской Федерации, Краснодарского края и г. Сочи. Охраняется на территории заповедников Кавказского и «Утриш», а также в Сочинском национальном парке.

Культивируется в Бакинском Бот. саду (Каталог..., 1997).

Офрис кавказская — *Ophrys caucasica* Woronow ex Grossh.

[*O. sphogodes* Mill. subsp. *caucasica* (Woronow ex Grossheim) Soó,

O. mammosa Desf. subsp. *caucasica* (Woronow ex Grossheim) Soó]

Изменчивость и таксономический статус

Л.В. Аверьянов (1994) указывает 2 подвида, встречающиеся на Кавказе — subsp. *caucasica* и subsp. *cyclocheila* Aver. Последний подвид описан из Азербайджана. Невский (1935) отмечает, что по форме губы и другим признакам *O. caucasica* ближе всего к *O. transhyrcana*.

Распространение

Ареал кавказский (эндемик). Вне России встречается в Армении, Азербайджане и Грузии. В России произрастает в Краснодарском крае — от Новороссийска до Адлера, а также в Республике Дагестан (Литвинская и др., 1983; Зернов, 2000; КК Респ. Дагестан, 2009; КК Краснодарского края, 2007). Карта 38.

Экология и фитоценология

Светолюбивое растение, но может выдержать и небольшое затенение. Растет на щелочных, сухих и свежих почвах. Встречается на лугах, в кустарниках, в светлых лесах по опушкам и полянам, нередко на крутых щебнистых склонах. Поднимается в горы до 500–700 м. Мы встречали этот вид в пределах Краснодарского края на оползневом склоне, заросшем разреженным травостоем, среди кустарников. Популяция немногочисленная, но полночленная, ювенильные особи составляли около 20%, генеративные — 30%, средняя плотность 0,3 особи на 1 кв.м. Более крупная популяция была встречена в том же районе на опушке дубового леса плотность ее составляла 2–3(4) особи на 1 кв.м, преобладали генеративные особи.

В Дагестане произрастает преимущественно в дубовых лесах, по опушкам, редко встречается на сухих травянистых склонах, на низменности и в нижнем горном поясе. Популяции малочисленные (КК Респ. Дагестан, 2009).

Морфология

Растение с почти шаровидным клубнем, до 1,5 см в диаметре. Придаточных корней 4–6. Стебель 7,5–35(50) см высотой, в нижней части его собраны 3–4(5) продолговатоланцетных листьев, до 8,5 см длиной и 2,5 см шириной. Выше на стебле 2 заостренных

зеленых влагалищных листа. Соцветие редкое, 5–18 см длиной, из (2)4–10 цветков. Листочки наружного круга околоцветника 1,0–1,2 см длиной, 0,4–0,5 см шириной, продолговато-ланцетные, тупые, желтовато-зеленые. Листочки внутреннего круга - линейно-ланцетные, тупые, 0,6–0,7 см длиной, около 0,2 см шириной, зеленовато-буроватые. Губа бархатистая, красновато-темно-бурая с голубоватым рисунком в виде буквы «Н», широко-обратнойцевидная, цельная или трехлопастная с коротенькими тупыми боковыми лопастями. При основании губы два небольших (до 0,15 см) сосковидных бугорка. Длина губы 1,2–1,3 см, ширина между концами боковых лопастей 1,0–1,2 см.

Онтогенез

Нет сведений.

Ритм сезонного развития и размножение

Цветет в апреле, плодоносит в мае.

Консортивные связи

Нет сведений.

Охрана вида

Занесен в Красные книги Российской Федерации, Республики Дагестан, Краснодарского края и г. Сочи.

Охраняется в заповеднике «Утриш», а также в Сочинском национальном парке и в Самурском заказнике.

Выращивается в Горном ботаническом саду Дагестана (Махачкала) с 2009 г., в ботаническом саду Нижегородского ГУ с 2008 г. В культуре плодоносит, но неустойчив (Генофонд..., 2012).

Офрис насекомоносная — *Ophrys insectifera* L.

(*O. muscifera* Huds., *O. myodes* Jacq.)

Изменчивость и таксономический статус.

Вид довольно изменчив (особенно цветок). Выделяют формы: f. *apiculata*, f. *bombifera*, f. *dubia*, f. *insectifera*, f. *longibracteata*, f. *ochroleuca*, f. *parviflora*, f. *rotundata*, (Füller, 1982; Procházka, Velisek, 1983; Lewis, 2006). Известны гибриды с *O. sphegodes* (Lang, 1980), *O. apifera*, *O. fucifera* (Füller, 1982).

Распространение

Ареал европейско-малоазиатский, охватывает Скандинавию, Среднюю и Атлантическую Европу, Средиземноморье, Балканский п-ов, Малую Азию. В Вост. Европе растет на Украине, в Белоруссии и странах Балтии. *O. insectifera* распространен севернее, чем другие виды этого рода (Невский, 1935; Смольянинова, 1976; Gudzinškas, 2001). В европейской части России встречается на юге Карелии, в Удмуртии, в Ленинградской, Вологодской, Ивановской, Костромской, Тверской, Московской и Ярославской обл., однако многие местонахождения нуждаются в подтверждении. Ранее отмечался в Калининградской, Владимирской и Псковской обл., где, по-видимому, исчез. Реликтовые местонахождения вида сохранились на болотах в Республике Башкортостан, далеко отстоящие от основного ареала вида (Смольянинова, 1976; Маевский, 2006; Ефимов, 2011; ККРФ, 2008; Пушай, Дементьева, 2008; Куликов, 2010). Карта 38.

Экология и фитоценология

O. insectifera растет как на открытых участках, так и в полутени, может выдержать значительное затенение. Однако увеличение освещенности положительно влияет на

интенсивность цветения (Dorland, Willems, 2006). Встречается на почвах с pH 5,5–8,5, предпочитает хорошо увлажненные, даже заболоченные участки. Нередко встречается на известковых осыпях, в заброшенных известняковых карьерах. В Литве (Gudzinskas, Ryla, 1998) в таких местообитаниях численность генеративных особей может достигать нескольких тысяч. В Чехословакии отмечен на почвах с pH 7,3–8,5 (Procházka, Velísek, 1983). По нашим наблюдениям на участках с выходами ключей на Уткинском болоте в Ивановской обл. кислотность воды, собранной в углублениях при нажатии на сплавину была 8,72, а содержание Са в ней достигало 11,4 мг/л. Растет на сыроватых лугах, низинных болотах, опушках леса, среди кустарников. Мы изучали этот вид в разных регионах. В Вологодской обл. на низинном болоте, частично заросшем видами *Salix*, *Alnus incana*, *Betula pubescens*, в травяном покрове доминировали различные виды *Carex*. Популяция насчитывала около 30 особей, плотность ее была 0,7 особей на 1 кв.м. В Башкирии (Средний Урал) *O. insectifera* встречена на осоково-тростниковом низинном известковом болоте, где росла береза, а в травостое доминировали *Phragmites australis* и *Carex buxbaumii*. П.В. Куликов и Е.Е. Филиппов (1997) указывают на реликтовый характер этого болота. В Ивановской обл., по нашим наблюдениям, вид произрастал в фитоценозе с доминированием *Betula humilis*, *Equisetum palustre*, *Epipactis palustris*, *Carex rostrata* и гипновых мхов (Голубева и др., 2007). Плотность ценопопуляции на различных участках колебалась от 4,1 до 9 особей на 1 кв.м. В популяции преобладали генеративные особи (44,5–46,3%), взрослые вегетативные составляли 22,2–24,4%, имматурные — 19,5–20% и ювенильные — 9,8–13,3%. В Костромской обл. *O. insectifera* растет на участках с выходами ключей на облесенном (молодой редкостойный березняк) слабо закустаренном зеленомоховом минеротрофном болоте, где в травяном покрове доминируют *Epipactis palustris*, *Carex rostrata*, *C. appropinquata*, *C. dioica* и *Menianthes trifoliata*. Здесь популяция этого вида была более разреженной (плотность — 3,2 особи на 1 кв.м), а в ее онтогенетическом спектре значительно преобладали генеративные особи (87,5%) (Варлыгина и др., 2011). На этом болоте растут еще 10 видов орхидей, в том числе *Liparis loselii*, *Dactylorhiza russowii*, *Herminium monorchis*, *Gymnadenia conopsea* и др.

Плохо переносит морозные зимы в Дании (Wolff, 1951), после них резко снизилась численность изученной там популяции.

Морфология

Растения с шаровидными клубнями, около 1 см в диаметре. Стебель 15–40 см высотой, в нижней половине с 3–5 листьями. Листья продолговато-ланцетные, туповато-заостренные, 3–12 см длиной, в середине до 2,5 см шириной. Верхний лист влагалищный, стеблеобъемлющий. Соцветие редкое, до 20 см длиной, из (2)5–9(20) цветков. Прицветники линейно-ланцетные, заостренные, нижние равны цветку или немного длиннее, верхние более короткие. Наружные листочки околоцветника зеленые, ланцетные. Средний наружный листочек околоцветника яйцевидный, тупой, вогнутый, до 0,8 см длиной; боковые листочки немного длиннее, продолговато-яйцевидные, неравнобокие. Внутренние листочки околоцветника красно-бурые, линейные, язычковидные, тупые, мельчайшие опушенные, 0,4–0,5 см длиной. Губа в очертании продолговато-обратно-яйцевидная, трехлопастная, с двумя маленькими лопастями по бокам и глубокой выемкой на конце крупной средней лопасти, квадратным голубоватым голым пятном в середине. Длина губы до 1 см, ширина 0,7 см. Завязь, слабо скрученная, 0,9–1,2 см длиной.

2n = 36.

Онтогенез

Сведений мало. Первый клубень образуется на второй год после прорастания семени, затем появляется воздушный побег с зеленым листом, зацветает растение еще через несколько лет (Summerhayes, 1951; Lang, 1980).

Ритм сезонного развития и размножение

O. insectifera в России — летнезеленое растение, однако, в странах с более мягкой зимой, его листья зимуют зелеными, цветение начинается в мае (Summerhayes, 1951). Размножается семенами. Опытным путем установили, что успех цветения связан с интенсивностью освещения (Dorland, Willems, 2002).

Цветет в середине июня – июле, плодоносит в августе. Интенсивность завязывания плодов в Вологодской области обычно невысока — 10–50%. Однако, на низинном болоте после благоприятной погоды летом от 50 до 70% (реже 100%) цветков образовали плоды (Антонова, Паланов, 2005). В Ивановской обл., по нашим данным (Голубева и др., 2007), средний процент плодообразования составлял 70,4%.

Консортивные связи

Перекрестно-опыляемое растение. Цветки *Ophrys insectifera* отличаются отсутствием нектара и способностью выделять химические аттрактанты, напоминающие запах самцов Нуменоптеры (Kullenberg, 1951). Обманная аттракция и форма цветка, имитирующая насекомых, голубые пятна, похожие на крылья насекомых, привлекают таким образом различных опылителей для псевдокопуляции (Lang, 1980; Dorland, Willems, 2002). Окраска цветков оптически также стимулирует к опылению (Kullenberg, 1956). В Англии цветки нередко опыляют мелкие самцы роющих песочных ос *Gorytes mystaceus* (Summerhayes, 1951), в Нидерландах — *Agrogorytes mystaceos* и *A. campestris* L. (Cingel, 1995; Dorland, Willems, 2002). Отмечено также опыление мелкими Coleoptera, а иногда и самоопыление (Kullenberg, 1956).

Листья, стебли и цветки повреждаются трипсами, бутоны часто повреждаются трипсом *Taeniotrips picip*, ворсистыми улитками *Trichia hispida* и гусеницами бабочек *Taenoscampa gothica* (Wolff, 1951).

Охрана вида

Растение относится к исчезающим в большинстве стран Европы.

Вид занесен в Красные книги Российской Федерации и регионов: республик Башкортостан, Карелия и Удмуртской, а также Вологодской, Ивановской, Костромской, Ленинградской, Московской, Тверской и Ярославской обл.

Вид не произрастает на территории заповедников, охраняется в памятнике природы «Орхидная горка» (Тверская обл.), национальном парке «Русский Север» (Вологодская обл.) и в федеральном заказнике «Сусанинское болото».

Попытки ввести вид в культуру пока были неудачными.

Офрис оводоносная — *Ophrys oestrifera* Vieb.

[*O. scolopax* Cav. subsp. *oestrifera* (Vieb.) Soó, *O. cornuta* Stev.]

Изменчивость и таксономический статус

Относится к сложной в систематическом отношении группе видов, заслуживающих дальнейшего изучения. С.К. Черепанов (1995) выделял самостоятельный вид *O. cornuta* Stev. Однако, большинство отечественных исследователей *O. cornuta* включают в *O. oestrifera* Vieb. (Вульф, 1930; Невский, 1935; Гроссгейм, 1940; Смольяни-

нова, 1976; Аверьянов, 1994; Зернов, 2000), с чем мы полностью согласны. Выделяют два подвида: subsp. *oestrifera* с широким ареалом и узкоареальный, эндемичный для Кавказа subsp. *bremifera* (Steven) K. Richt (Averyanov, Nersesyan, 2001).

Распространение

Ареал европейско-переднеазиатский, охватывает Средиземноморье, Малую Азию, Иран, Кавказ, Крым. На Кавказе вид встречается на территории России, Армении, Азербайджана и Грузии.

В России распространен в западной части Краснодарского края, в республиках Адыгея, Дагестан и Карачаево-Черкесии, а также в Ставропольском крае. Карта 39.

Экология и фитоценология

Светолюбивое растение, изредка встречается в полутени. Предпочитает умеренно влажные участки, устойчив и к засушливым условиям, обычно на известковых почвах. Растет в светлых лесах, на полянах, среди кустарников, на каменистых склонах. В Крыму встречается в нижнем горном поясе, на склонах разной экспозиции, чаще под пологом леса из *Juniperus excelsa*, где образует немногочисленные ценопопуляции с преобладанием генеративных особей — 35–69% от состава ценопопуляции (Попкова, 1999).

В.М. Косых и В.Н. Голубев (1983) в Крыму отмечают этот вид также в дубовых лесах (*Quercus pubescens*) с примесью *Juniperus excelsa*, в разреженных сосняках из *Pinus pityusa*, на открытых склонах с преобладанием *Bromus riparia*, *Adonis vernalis*. Везде преобладают генеративные особи, но присутствуют и ювенильные растения, что свидетельствует о нормальном возобновлении популяций. Мы наблюдали в Крыму ценопопуляции *O. oestrifera* численностью не более 40 особей и плотностью 1–5 особей на 1 кв.м. На Кавказе в Туапсинском р-не ценопопуляции этого вида были отмечены в дубово-грабовых редколесьях с можжевельником на склонах с выходом известняка.

Морфология

Клубни почти шаровидные или эллипсоидные около 1 см в диаметре. Стебли 20–45 см высотой, при основании с 2–5 продолговатыми тупо заостренными листьями 5–10 см длиной, до 3 см шириной, выше с двумя стеблеобъемлющими зелеными влагалищами. Соцветие редкое, из 3–8(13) цветков. Прицветники линейно-ланцетные, зеленые, немного длиннее завязи. Наружные листочки околоцветника до 1,5 см длиной и 0,5 см шириной, светло-лиловые с тремя зелеными жилками; средний листочек обратно-яйцевидный, боковые продолговатые, неравнобокие. Два листочка внутреннего круга — 0,3–0,4 см длиной, около 0,2 см шириной, овально-ланцетные тупые с одной жилкой, лиловые изнутри бархатистые. Губа 1,2–1,4 см длиной, 0,8–1,1 см шириной, бархатистая, у основания суженная, в очертании широко-овальная, выше середины трехлопастная с боковыми язычковидными лопастями, пригнутыми сверху, несущими по одному, косо вверх торчащему, густо-волосистому и длинному «рогу». «Рога» 0,5–0,8 см длиной, коричневые с зеленой верхушкой, заостренные. Средняя лопасть губы почти округлая, на конце с отвороченным кверху небольшим ланцетным придатком. Края губы завернуты книзу, на верхней поверхности у ее основания имеется подкововидный голый синевато-фиолетовый знак, окруженный узкой желтой каймой. По бокам губы с каждой стороны по такому же окаймленному желтой полосой пятну.

Онтогенез

Л.В. Попкова (1999) изучала начальные стадии онтогенеза *O. oestriifera in vitro*. Семена лучше всего прорастают через 45–50 дней после опыления, при этом всхожесть составляла 50–75%. Протокормы лучше развивались при хорошем освещении. Масовое прорастание семян было отмечено через 9–12 дней после посева. Развитие происходит в 2,5–3 раза быстрее, чем в природе. На второй год образуется ювенильное растение, в природе это происходит через 4–5 лет.

Ритм сезонного развития и размножение

В условиях Крыма *O. oestriifera* — эфемероид, отрастающий в позднелетне-осенний период (Голубев, 1996). Плоды созревают в первой половине июня, после чего надземные органы отмирают, и растение находится в покое в течение 2,5–3 месяцев. Розетка листьев следующего годичного побега появляется над землей в сентябре – октябре (Попкова, 1999). Цветет растение в конце апреля – начале мая, плодоносит в июне. Вид размножается преимущественно семенами. В одной коробочке в условиях Крыма содержится в среднем 19 672 семян, на одном растении может образовываться до 107 714 семязачатков, однако число созревающих семян, в среднем, значительно меньше (Назаров, 1995). На Сев. Кавказе (Краснодарский край) среднее число семян в плоде — $14\,470,6 \pm 349,12$, максимальное $16\,461 \pm 374,3$, реальная средняя семенная продуктивность особи $45\,751,0 \pm 4\,020,8$ (Перебора, 2002).

Консортивные связи

Аллогамный вид (Назаров, 1995а), опыляется шмелевидными перепончатокрылыми насекомыми (Красная книга СССР, 1984).

Охрана вида

Очень редкий вид, занесен в Красные книги Российской Федерации, республик Дагестан и Карачаево-Черкессии, Краснодарского и Ставропольского краев, а также г. Сочи. Охраняется в заповедниках Кавказский и «Утриш».

Выращивается в Горном ботаническом саду Дагестана (Махачкала) с 2008 г. и в ботаническом саду Нижегородского ГУ с 2008 г. В культуре плодоносит.

Оффрис крымская — *Ophrys taurica* (Agg.) Nevski

[*O. mammosa* Desf. subsp. *taurica* (Agg.) Soó, *O. aranifera* Huds. var. *taurica* Aggenko, *O. sphegodes* Mill. subsp. *taurica* (Agg.) Soó]

Изменчивость и таксономический статус

Систематическое положение этого вида понимают неоднозначно. Мы согласны с точкой зрения С.А. Невского (1935) и С.К. Черепанова (1995), придающие самостоятельный статус этому виду.

Распространение

Ареал крымско-кавказский (эндемик). Встречается в Крыму, в Абхазии, а также в Краснодарском крае в России (окр. Туапсе, Сочи, Адлера) (Невский, 1935; Аверьянов, 2006.) Карта 19.

Экология и фитоценология

Светолюбивое растение, но может выдержать и небольшое затенение. Растет на сухих почвах, с рН от 5,5 до 8. Л.Л. Попкова (2001) относит его к ксерофитам, хорошо переносящим летнюю засуху. В.Г. Собко (1989) отмечает вид на каштановых горных почвах, богатых гумусом, с рН 7,0–8,0, реже на щебнистых почвах и старых осыпях.

Вид растет в нижнем горном поясе Крыма в светлых лиственных (чаще из *Quercus pubescens*), можжевеловых лесах из *Juniperus oxycedrus* с примесью *Carpinus orientalis* и *Cornus mas*, иногда в зарослях шибляка из *Paliurus spina-christi*. Обычно он растет небольшими группами, но В.Г. Собко (1989) наблюдал довольно крупную популяцию, состоящую из примерно 100 особей, в которой ювенильные растения составляли более 25%, а генеративные более 42%.

Морфология

Растение с почти шаровидным клубнем, до 2,3 см в диаметре. Стебель 25–60 см высотой. Продолговато-ланцетные листья сосредоточены в нижней части стебля, их длина до 9 см, ширина 2–3 см. Выше по стеблю расположены 2–3 заостренных влагалищных листа. Соцветие редкое, малоцветковое, из 3–8 цветков. Прицветники длиннее или равны завязи. Средний листочек наружного круга околоцветника 1,3 см длиной и 0,5 см шириной, зеленоватый снаружи, изнутри зеленоватый с коричнево-розовым краями. Боковые наружные листочки околоцветника снаружи зеленоватые, изнутри двуцветные розово-зеленые. Внутренние листочки околоцветника почти в 2 раза меньше наружных, желтоватые или буроватые. Губа 1,0–2,5 см длиной, 0,9–1,1 см шириной, бархатистая, округло-яйцевидная, выпуклая, цельная, на конце с маленьким зеленым придатком. Губа фиолетово-бурая с голубым голым знаком в виде двух продольных линий, соединенных короткой поперечной линией. При основании губа имеет два крупных 0,2–0,3 см высотой волосистых сосковидных бугорка. Нижняя поверхность губы розовая, по краю зеленая. Завязь слабо скрученная.

Онтогенез

Нет сведений.

Ритм сезонного развития и размножение

В Крыму — эфемероид, отрастающий в позднеосенний период (Голубев, 1996). Рост всасывающих корней начинается в середине сентября. Розетка листьев появляется над землей в октябре. Цветет в апреле–мае, плоды созревают в июне. После этого надземные органы отмирают и растение проводит 2,5–3 месяца в состоянии покоя (Попкова, 1999).

Вид размножается семенами. Процент завязывания плодов невысок — 5–8% (Попкова, 1999). Генеративный побег формирует около 69 113 семян, из них около 10% (6 868) развивается в семена (Назаров, 1995). Оптимальный срок посева семян на питательную среду — 45–50 дней после опыления (Попкова, 1999). Вегетативное размножение вида не отмечено.

Консортивные связи

Нет сведений.

Охрана

Вид занесен в Красные книги Краснодарского края и г. Сочи (2002). Охраняется на территории Сочинского национального парка.

Культивируется в Центральном республиканском ботаническом саду. (Киев) и Никитском ботаническом саду (КК Украины, 2009).

Род Ятрышник — *Orchis* L.

В роде около 30 видов, распространенных в Европе, Средиземноморье, умеренной Азии. Виды встречаются в различных местообитаниях. В России 15 видов.

Ятрышник каспийский — *Orchis caspia* Trautv.

[*Vermeulenia caspia* (Trautv.) A. & D. Love, *Orchis chlorotica* G. Woronow, *O. shirvanica* G. Woronow, *O. papilionacea* L. var. *bruhsiana* Gruner]

Изменчивость и таксономический статус

Понимание этого вида разными авторами неоднозначно, необходимо дальнейшее его изучение. Соó (1969) считает его синонимом *O. papilionacea* var. *bruhsiana* Gruner, с ним согласен Delforge (1995), который отмечает, что этот вид имеет дизъюнктивный ареал, западная часть которого охватывает Израиль, Ливан и Сирию, Анатолию, а восточная — Кавказ и Закавказье. Л.В. Аверьянов (1994) считает этот вид синонимом *O. papilionacea* subsp. *shirvanica* (Woronow) Соó и *O. papilionacea* var. *bruhsiana* Gruner. По мнению Renz (1978), этот вид близок к средиземноморскому *O. papilionacea* L., однако на основе существующей информации необходимо следовать интерпретации российских авторов. По мнению крупнейшего исследователя флоры Кавказа А.А. Гроссгейма (1940) *O. caspia* Trautv. — самостоятельный вид, а таксоны *O. chlorotica* G. Woronow, *O. shirvanica* G. Woronow и *O. papilionacea* var. *bruhsiana* следует считать синонимами. Мы разделяем эту точку зрения.

Распространение

Ареал кавказско-переднеазиатский, охватывает Вост. Закавказье (Армения, Азербайджан), Дагестан, Сев. Иран (Гроссгейм, 1940; Renz, 1978; Averyanov, Nersesyan, 2001) и, возможно, Ближний Восток (Delforge, 1995). В России вид находится на северной границе распространения. Он произрастает на территории Дагестана (Аверьянов, 2006) в низменных и предгорных районах (Самурский лес, гора Джалган) (Невский, 1935; Гроссгейм, 1940; Раджи, 1981). Карта 43.

Экология и фитоценология

Светолюбивое растение, выдерживает лишь небольшое затенение. Растет от низменности до нижнего горного пояса на травянистых склонах и в зарослях кустарников (Гроссгейм, 1940).

Мезоксерофит. Встречается по опушкам, на травянистых склонах, в светлых лесах, на полянах. Известно 2 местонахождения вида. Растет единичными экземплярами или небольшими группами (6–7 особей) (КК Респ. Дагестан, 2009).

Морфология

Клубень продолговато-яйцевидный, 2,8 см длиной, 1,7 см в диаметре. Растения до 40 см высотой. Стебель при основании с розеткой из 5–6 линейно-ланцетных листьев, до 9 см длиной и 1,5 см шириной, иногда сложенных вдоль и серповидно изогнутых. Выше по стеблю 3–4 стеблеобъемлющих влагалищных листа. Соцветие цилиндрическое, плотное или более рыхлое, 3–12 см длиной, из 10–25 цветков. Прицветники пленчатые, ланцетные, заостренные обычно превышающие завязь, иногда слегка пурпурные. Цветки пурпурные, реже розовые или красные. Наружные листочки околоцветника 0,8–1,0 см длиной, собраны в шлем, продолговато-ланцетные, с темными жилками. Внутренние листочки околоцветника продолговато-линейные, слегка короче наружных. Губа до 1,1 см длиной и 0,8 см шириной, цельная, обратнойцевидная, при основании клиновидно суженная, по краю часто мелкозубчатая, тупая, с более бледной серединой. Шпорец более бледный, конический, длиннее губы и короче завязи, слегка изогнутый. Завязь цилиндрическая, голая.

2n = 32.

Онтогенез

Нет сведений.

Ритм сезонного развития и размножение

Цветет в мае–июне. Размножается семенами, редко — вегетативно (ККР Дагестан, 2009).

Консортивные связи

Dafni (1983) изучал *O. caspia*. Цветки этого вида не имеют нектара. Опыляются различными видами пчел (*Anthophora* sp., *Eucera clypeata*, *E. nigrifacie*), которые путают их с растущими рядом и содержащими нектар растениями — *Salvia fruticosa*, *Asphodelus microcarpus* и др.

Охрана вида

Вид занесен в Красную книгу Республики Дагестан под названием *O. papilionacea* L. subsp. *shirvanica* (Woronow) Soó. Охраняется в Самурском лесу. На горе Джалган популяция находится на грани исчезновения. Культивируется в Горном ботаническом саду Дагестанского ИЦ РАН.

Ятрышник клопоносный — *Orchis coriophora* L.**Изменчивость и таксономический статус**

Объем вида в разных флористических источниках понимают неоднозначно. Во многих сводках в него включают subsp. *nervulosa* (Sakalo) Soó и subsp. *fragrans* (Pollini) Samus. В последнем издании С.К. Черепанов (1995) этим таксонам придает статус самостоятельных видов. Этой точке зрения следуем и мы.

Распространение

Ареал европейско-малоазиатский, охватывает Атлантическую и Среднюю Европу, Средиземноморье, Малую Азию, Иран, Крым.

В России вид находится на северо-восточной границе ареала. Он встречается на Северном Кавказе в республиках Дагестан, Кабардино-Балкарская, Сев. Осетия – Алания, в Краснодарском и Ставропольском краях (Гроссгейм, 1940; Невский, 1935; Аверьянов, 2006), а также в европейской части, преимущественно в черноземной полосе: Брянская, Волгоградская, Воронежская, Курская (с. Банищи Льговского р-на), Ростовская, Смоленская (на границе с Брянской обл. — левобережье р. Ипуть) и Саратовская обл. Нет достоверных данных о современном произрастании вида в Воронежской обл., видимо исчез и в Орловской (Маевский, 2006; КК РФ, 2008). Карта 40.

Экология и фитоценология

O. coriophora растет преимущественно на открытых местах, на глинистых и известковых почвах, влажных, от слабо кислых до слабо щелочных. На Украине отмечен на почве с pH 6,0–7,0 (Собко, 1989). Встречается на лугах, лесных полянах, опушках, в кустарниках (Кузярин, 1998). В Ростовской обл. растет на полянах и на осветленных опушках ольшаников на песчаной надпойменной террасе (Демина, 2007). Может подниматься в горы до 2 500 м (Delforge, 1995). В Черноморском заповеднике (Харьковская обл., Украина) растет в понижениях на песках в фитоценозах, где доминирует *Festuca rupicola* (Уманец, 1998). Встречается нередко на полянах в буковых лесах (из *Fagus sylvatica*), обычно больших популяций не образует, плотность их 0,1–0,5 особей на 1 кв.м, преобладают генеративные растения, но есть и молодые особи (Собко, Гапоненко, 1996).

Нами обследовалась популяция вида в Волгоградской обл., в районе Арчединского песчаного массива, на сыром слабо солонцеватом злаково-разнотравном лугу с доминированием *Festuca arundinacea*, *Thalictrum simplex*, *Filipendula vulgaris*, *Plantago lanceolata*, *Astragalus sulcatus*, с ОПП — 90–95%. Популяция занимала около 120 кв.м., со средней плотностью 3,2 особи на 1 кв.м. В ней преобладали молодые растения (34,6% — имматурные, 26,9% — ювенильные), генеративные особи составляли 30,8%, а взрослые вегетативные — 7,7 % (Клинкова, Варлыгина, 2007).

Морфология

Клубни эллипсоидальные, до 2,4 см длиной. Стебель 15–40(50) см высотой, до середины олиственный. Листьев 4–5, узколинейных, 4–13 см длиной и 0,4–1,5 см шириной. Соцветие цилиндрическое, густое, до 14 см длиной, состоит из 15–20(25) цветков. Цветки имеют запах лесных клопов. Прицветники линейно-ланцетные, длиннозаостренные, зеленые, по краю пурпурные, нижние обычно равны цветкам. Цветки грязно-коричнево-пурпурные. Наружные листочки околоцветника линейно-ланцетные, 0,5–0,9 см длиной. Губа трехлопастная, 0,4–0,6 см длиной, средняя лопасть губы продолговатая, тупо-заостренная, боковые лопасти ромбические. Шпорец цилиндрически-конический, слегка согнутый.

$2n = 36, 38, 36$.

Онтогенез

Вид успешно прорастает на питательных средах и образует проростки в определенных условиях культивирования (Rasmussen, 1995). Онтогенез вида в природе не изучен.

Ритм сезонного развития и размножение

Типичный средиземноморский вид, имеющий зимнезеленые листья. Цветет в мае-июне. Коэффициент плодообразования изменяется от 26,9 до 85,15% в зависимости от типа местообитания и метеорологических условий года (Уманец, 1998).

Вегетативное размножение вида не отмечено.

Консортивные связи

Опылители — *Apis mellifera*, *Andrena* sp., *Anthophora* sp., *Xylocopa* sp., *Halictus* sp. (Дукујова, 2003).

Охрана вида

Вид занесен в Красные книги Российской Федерации и 14 регионов. Охраняется в 4 заповедниках: Кабардино-Балкарском, Кавказском, Северо-Осетинском и Тебердинском, в природном парке «Цимлянские пески» (Волгоградская обл.) и ГФЗ Цимлянском.

Культивируется в ботанических садах Москвы (МГУ) и Волгограда (РБС).

Ятрышник мужской — *Orchis mascula* (L.) L.

Изменчивость и таксономическое положение

Вид весьма вариабелен. Объем его различными авторами понимается неодинаково. В состав вида, помимо типичной формы, subsp. *mascula*, включают subsp. *wanjkowii* (E. Wulf) Soó, subsp. *signifera* (Vest.) Soó, subsp. *pinetorum* (Boiss. et Kotschy) E.G. Samus. Однако, нередко эти подвиды считают самостоятельными видами (Вульф, 1930; Собко, 1989). Subsp. *wanjkowii* — соцветие 5–7 см длиной, из 6–15 цветков, редкое; цветки светло-фиолетовые; средняя лопасть губы без зубчика в выемке; шпорец короче завязи, на конце усеченный. Подвид — узкий эндемик, встречается в горной

части Крыма в среднегорном поясе на лесных полянах. Subsp. *signifera* — соцветие — 10–20 см длиной, из 15–50 цветков, довольно густое; цветки светло-фиолетовые, Средняя лопасть губы удлинённая, на верхушке немного выемчатая, с зубчиком в выемке. Шпорец короче завязи, на конце округлый. Встречается в Волжско-Камском регионе России, Приднепровье, Карпатах, на Кавказе, в Средиземноморье. Subsp. *pinetorum* — прицветники более мелкие, цветки светло-розовые, шпорец в 2 раза короче завязи, на верхушке вздутый. Встречается в Крыму на горных лугах и лесных полянах, а также в Малой Азии (Смолянинова, 1976).

Описан ряд гибридов с другими видами рода *Orchis* — *O. provincialis* Balb. и *O. pallens* L.

Распространение

Ареал европейско-переднеазиатский, охватывает Скандинавию, Атлантическую, Среднюю и Вост. Европу, Средиземноморье, Малую Азию, Иран, Крым.

В России вид имеет дизъюнктивный ареал — встречается в Калининградской, Брянской, Смоленской, Орловской, Курской (в Хомутовском р-не), Белгородской, Воронежской обл., на Сев. Кавказе (республики Адыгея, Дагестан, Ингушетия, Кабардино-Балкарская, Сев. Осетия – Алания, Ставропольский и Краснодарский края), а также в изолированных реликтовых местонахождениях на Среднем Урале и в Предуралье (Красная книга РФ, 2008; Мамаев и др., 1998). Карта 41.

Экология и фитоценология

O. mascula имеет широкую экологическую амплитуду (Вахрамеева и др., 1994). Растет как на открытых участках, так и при умеренном затенении, на сухих и влажных почвах, как щелочных, так и слабокислых (Summerhayes, 1951). В горы поднимается до 220 м, а в Альпах — до 3 000 м над ур. моря (Delforge, 1995). В Крыму и на Кавказе растет в сходных фитоценозах — светлых лиственных лесах разного состава (*Fraxinus orientalis*, *Carpinus betulus*, *Quercus pubescens*) на опушках и полянах. Сомкнутость крон от 0,3 до 0,7, проективное покрытие травяного покрова — 10–20 (реже 30) %. Ценопопуляции обычно полночленные, с высокой плотностью — около 12 особей на 1 кв.м. Максимальную плотность мы наблюдали в Туапсинском р-не в редколесье из *Quercus pubescens* и *Carpinus orientalis*, где на площади 4 кв.м было встречено 129 ювенильных, 64 имматурных, 52 взрослых вегетативных и 4 генеративных растения. В большинстве ценопопуляций было характерно значительное присутствие ювенильные растений (выше, чем у других орхидных) — они составляют 40–50% состава ценопопуляции. *O. mascula* отрицательно реагирует на выпас. В Сев. Осетии вид нами был встречен на опушке соснового леса, где в травяном покрове преобладала *Lerchenheldia flexuosa*. Плотность ценопопуляции была довольно высока (17 особей на 1 кв.м), но возобновление было ослаблено — ювенильных особей было значительно меньше, чем в нарушенных условиях — менее 5%.

Морфология

Клубни округлые или яйцевидно-округлые. Стебель 15–50(60) см высотой, в нижней части с фиолетовыми пятнышками (редко — без них). В нижней части стебля сосредоточены 3–5 листьев, ланцетно-овальных, блестящих, темно-зеленых с пурпурно-фиолетовыми пятнышками, 0,7–2,2 см длиной и 1,0–3,5 см шириной. Выше на стебле 1–3 стеблеобъемлющих заостренных влагалища. Соцветие цилиндрическое, до 30 см длиной, из 10–25(50) цветков, часто довольно рыхлое, особенно в нижней части. Прицветники ланцетные, более или менее равные завязи. Цветки пурпурные, лиловые или

розовые, редко белые. Средний наружный листочек околоцветника продолговатый, слегка вогнутый, до 1,0 см длиной, боковые торчащие, яйцевидно-ланцетные, до 1,3 см длиной. Внутренние листочки околоцветника косые, яйцевидные, 0,6–0,9 см длиной, до 0,7 см шириной. Губа вперед торчащая или слегка вниз завернутая, клиновидная, 3-лопастная, 0,9–1,5 см длиной, сверху с мельчайшими сосочками, с темно-пурпурными пятнами или линиями. Боковые ее доли ромбовидные, слегка гребенчатые; средняя доля немного длиннее, почти квадратная, впереди неглубоко-надрезанно-выемчатая. Шпора цилиндрическая, горизонтальная или слегка сверху загнутая, до 1,5 см длиной, более или менее равна завязи. Завязь цилиндрическая, перекрученная, голая, около 1,2 см длиной.

$2n = 42$.

Онтогенез

Развитие протокормов этого вида впервые было изучено Stojanoff (1916, цит. по: Rasmussen, 1995). Его описание начальных этапов онтогенеза *O. mascula* совпадает с нашими наблюдениями, сделанными на Кавказе (Татаренко, 1996). В течение первого полугодия после начала прорастания семени протокорм остается недифференцированным. Затем протокорм образует микоризом, покрытый эпидермальными волосками и заканчивающийся апексом побега, из которого сформируется первый молодой тубероид. Иногда микоризом несет один придаточный корень. Протокорм после этого отмирает, а из почки на тубероиде продолжает свое формирование новый годичный прирост. Подземное развитие особи продолжается 2–4 года. По оценке Stojanoff (1916) подземное развитие растений продолжается два года, а по данным Beer (1863, цит. по: Rasmussen, 1995) протокорм может сразу образовать зеленый лист в течение одного года развития. Moller (1987) отмечает, что прорастание семян происходит в сентябре, первый лист появляется в апреле следующего года; в 2 года у растений хорошо развит клубень; зацветает растение в 4 года. По Summerhayes (1951) первый клубень появляется поздним летом второго года, воздушный побег — на 4-й год жизни. По-видимому, разные варианты развития протокормов зависят от особенностей местообитания. После появления первого зеленого листа растение может опять вернуться к подземному моноподиальному росту на 1–2 года (Татаренко, 1996).

Ритм сезонного развития и размножение

Сезонный ритм развития изменяется в зависимости от географического положения популяций. Так, на Кавказе в нижнем поясе гор и на побережье Черного моря *O. mascula* — зимнезеленое растение, образующее розетку новых листьев в октябре (Перебора, 1998б). Цветение происходит в апреле–мае, плоды созревают в июне–июле, после чего наступает летний перерыв в вегетации. Материнское растение отмирает, но под землей в почке возобновления продолжают процессы морфогенеза, и в сентябре образуется новая розетка листьев. На Урале, в центре европейской части России, а также в высокогорьях Кавказа *O. mascula* — летнезеленое растение с зимним перерывом в вегетации.

Морфогенез монокарпического побега *O. mascula* описан М. Sharman (1939) и протекает сходно с *O. tridentata* и *O. picta*, развитие которых было изучено Ю.А. Дударем (1967). По данным этих авторов, с момента заложения точки роста годичного побега (август–сентябрь) до его отмирания (июль–август) проходит 23 месяца. Наши исследования показали, что заложение внучатой почки происходит на четыре месяца раньше (в апреле–мае), в период цветения материнского растения, и общая продолжительность

развития годичного побега составляет 27–28 месяцев (Татаренко, 1996б). Активные процессы дифференциации всех структур начинаются в почке лишь 10 месяцев спустя, весной следующего года, и к осени она уже формирует надземную розетку листьев. В зимний период, несмотря на наличие зеленых листьев, никаких преобразований внутрипочечных структур не происходит, а летом они протекают наиболее интенсивно (Дударь, 1967).

Вид размножается семенами. Плодообразование на Урале составляет 28–45% (Князев, Куликов, 1994). Вегетативное размножение не обнаружено, однако оно может наблюдаться в некоторых экстремальных ситуациях (Собко, 1980).

Консортивные связи

Опылители *O. mascula* относятся к родам *Bombus*, *Psithyrus*, *Eucera* и привлекаются к цветкам *Orchis* путем обманной аттракции (Nilsson, 1983a). Дукужова (2003) относит к опылителям этого вида — *Megabombus (Bombus) muscorum*, *Apis mellifera*, *Eucera longicornis*, *Osmia rufa*, *Xylocopa violacea*, *Empis livida*, *E. pennipes*, *Leptura aethiops (Strangalia atra)*. В настоящее время выделены грибные симбионты, относящиеся к *Thelephoraceae*, *Cortinariaceae* и *Ceratobasidiaceae* (Jacquemyn et al., 2010).

Грибы рода *Epulorhiza* стимулировали прорастание семян *O. mascula* при симбиотическом проращивании их на питательных средах (Rasmussen, 1995). В природе заражение корней микоризными грибами происходит в начале вегетации, одновременно с отрастанием надземных органов особи. Интенсивность микоризной инфекции у генеративных растений составляет 50–75%, у протокормов в базальной части — 80–90% (Татаренко, 1996).

Охрана вида

Вид занесен в Красные книги Российской Федерации и 19 регионов. Охраняется в 5 заповедниках: Кабардино-Балкарский, Кавказский, «Калужские засеки», Северо-Осетинский, Тебердинский и 3 национальных парках: Сочинский, «Смоленское Поозерье» и «Зюраткуль» (Челябинск).

Культивируется в ботанических садах Москвы, Санкт-Петербурга, Омска, Екатеринбурга.

Ятрышник шлемоносный — *Orchis militaris* L.

Изменчивость и таксономический статус

Вид мало изменчив. Иногда выделяют формы, различающиеся главным образом соотношением размеров отдельных частей цветка или общими размерами растения (Procházka, Velisek, 1983). В Эстонии найдена белоцветковая форма (Шмейдт, Ягомяэ, 1987). С.А. Невский (1935) полагает, что *Orchis stevenii* Rchb., описанный Рейхенбахом и найденный им в Крыму и на Кавказе — на самом деле *Orchis militaris*, но имеющий более длинные лопасти средней доли губы и более длинное соцветие, чем типичная форма. По его мнению, нельзя также исключить, что *O. stevenii* — гибрид между *O. militaris* и *O. simia*, тем более, что оба вида и в Крыму и на Кавказе часто растут в непосредственной близости один от другого. Молекулярно-генетическое изучение совместно произрастающих особей *O. militaris* и *O. simia* в Европе показало, что все они являются результатом интрогрессивной гибридизации, хотя каких-либо морфологических признаков, указывающих на это, не было обнаружено (Faу, Kraus, 2003; цит. по: Андропова и др., 2009). *O. militaris* вообще склонен к об-

разованию гибридов с другими видами рода — *O. purpurea*, *O. punctulata*, *O. morio*, *O. tridentata* и др. Особенно часто с первыми тремя видами. Встречаются и межродовые гибриды с *Dactylorhiza maculata*, *Aceras anthropophorum* (Dupperex, 1961; Billy, Alleizette, 1964; Farrel, 1985).

Распространение

Ареал евразийский. В Европе занимает территорию от Великобритании и Юж. Швеции до Центр. Италии, Болгарии, европейской части Турции, Крыма и далее через всю Центр. и Вост. Европу. В Азии вид встречается от Малой Азии, Ирана до Сев. Монголии и Сев.-зап. Китая (Meusel et al., 1965; Смольянинова, 1976; Farrel, 1985). В России вид растет во многих областях европейской части, доходя на север до Ленинградской обл., с отдельными местонахождениями в Архангельской и Вологодской обл., а на юге — до Белгородской, Ростовской и Волгоградской обл. Растет во многих регионах на Кавказе, на Юж. Урале, в Сибири доходит до Республики Бурятия, с отдельными островными местонахождениями в Читинской обл. и Республике Саха (Якутия) (Невский, 1935; Смольянинова, 1976; Орлова, 1993). Карта 33.

Экология и фитоценология

Светлолюбивый вид, но способен выдерживать небольшое затенение. Мезофит, растущий на почвах от сухих до влажных, избегает как очень сырые, так и очень сухие местообитания (Вахрамеева и др., 1994). Однако, в Башкирии этот вид отмечали на сырых лугах и даже на торфяных болотах (Суяндуков и др., 2009). Обитает преимущественно на хорошо дренированных склонах. Растет как в странах с очень сухим и жарким климатом, так и в районах с влажным океаническим климатом (Summerhayes, 1951). Удовлетворительно переносит холодные зимы (Farrel, 1985), но страдает от поздних (июньских) заморозков (Суяндуков и др., 2009). На значительной части ареала встречается на почвах с высоким содержанием карбонатов, иногда на известняках (Эстония, Швеция), чаще на щелочных и нейтральных почвах с pH от 5,5 до 9,0. В Тверской и Владимирской обл. мы наблюдали крупные популяции вида на заросших известняковых карьерах. Кислые почвы избегает. Близ восточной границы ареала в Прибайкалье растет на почвах с pH 6,5–8,25 и содержанием гумуса 1,4–5,6% (Вахрамеева и др., 1995). Может расти на солонцеватых почвах (Клинкова, Варлыгина, 2007; Суяндуков и др., 2009).

Близ восточной границы ареала в Прибайкалье растет на почвах с pH 6,5–8,25 и содержанием гумуса 1,4–5,6% (Вахрамеева и др., 1995). Растет как на равнинах, так и в горах, поднимаясь до 1 800 м, на склонах северной экспозиции чаще, чем южной (Summerhayes, 1951; Farrel, 1985). Может расти и на очень крутых (до 40°) склонах. Procházka и Velísek (1983) указывают на наличие двух экологических оптимумов у этого вида — на влажных и сырых лугах, и на солнечных каменистых склонах. Данные, полученные нами при изучении вида в разных частях ареала, подтверждают эту точку зрения. *O. militaris* растет в самых разнообразных фитоценозах — на сыроватых, сухих, остепненных лугах, среди кустарников, в светлых лесах, на лесных полянах и опушках, дюнных песках (Vollman, 1914; Soó, Javorka, 1951; Oostrom, 1956; Heinrich, 1980; Вахрамеева и др., 1995; и др.). В России и на Украине встречается в светлых лесах, по опушкам и полянам, в кустарниках. Предпочитает места с разреженным травяным покровом. При большом проективном покрытии высокорослых растений или при мощном развитии мохового покрова жизнеспособность и численность *O. militaris* снижаются.

Иногда этот вид можно встретить на нарушенных местообитаниях или во вторичных фитоценозах — на заброшенных полях, пастбищах, дорогах (S. Nilsson, 1979). Например, нами были найдены несколько нормально развитых особей на железно-дорожной насыпи на восточной границе ареала (Иркутская обл.). Во Львовской обл. (Прикарпатье) вид часто встречается на молодых залежах, где образует инвазионные популяции с высокой плотностью — до $19,25 \pm 5,5$ особей на кв. м и преобладанием ювенильных особей — до 50% от состава популяции (Вахрамеева, Загульский, 1995а). В естественных ненарушенных природных условиях *O. militaris* обычно образует ценопопуляции в несколько десятков особей, с невысокой плотностью (2–5 особей на 1 кв.м), но в благоприятных условиях численность может достигать нескольких сотен, а средняя плотность более 10 особей на 1 кв.м. Так, в Эстонии мы наблюдали огромную (несколько сотен особей) популяцию с плотностью $18 \pm 2,7$ особей на 1 кв.м на лютиково-разнотравном лугу, где *O. militaris* выступал в роли содоминанта в фитоценозе. В Туапсинском р-не Краснодарского края в зарослях *Juniperus communis* плотность ценопопуляции была $15,0 \pm 3,1$, а во Львовской обл. (Украина) в посадках сосны до 30 особей на 1 кв.м.

Морфология

Растение с овальным, довольно крупным клубнем до 2,5 см длиной и 1,2 см в диаметре и 5–8 (реже более) придаточными корнями. Стебель 20–50(60) см высотой, с двумя влагалищными листьями при основании, выше них — 3–4(5) сближенных в розетку светло-зеленых глянцевиых эллиптических листа, 8–18 см длиной и 2,5–5 см шириной, выше по стеблю — два небольших влагалищных стеблеобъемлющих листа.

Соцветие — густое, состоящее из 7–42(66) цветков, в начале цветения пирамидальное, позже — цилиндрическое. Прицветники розовато-фиолетовые, яйцевидные, заостренные, в 2 раза короче завязи. Цветки с запахом кумарина, их окраска сильно варьирует от розово-фиолетовой до почти белой. Все листочки околоцветника сложены в шлем (отсюда и русское название «шлемоносный»). Листочки наружного круга околоцветника яйцевидно-ланцетные, 0,9–1,3 см длиной и 0,3 см шириной. Два внутренних листочка околоцветника линейные, немного короче и уже наружных. Губа трехлопастная, до 0,14 см длиной, при основании розовато-беловатая с пурпурными крапинками и мельчайшими сосочками. Средняя лопасть коротко-двураздельная, с коротким шиловидным зубчиком в выемке между долями. Шпорец 0,5–0,6 см, в 2 раза короче завязи. Завязь сидячая, скрученная. Плод — коробочка, 1,5–2,0 см длиной, раскрывается шестью щелями.

$2n = 42$.

Онтогенез

Некоторые наблюдения по онтогенезу были сделаны Т. Ирмишем (Irmisch, 1853), который обнаружил, что проростки развиваются быстро и первый настоящий лист появляется вскоре после образования протокорма. Moller (1989) отмечает высокую смертность сеянцев вида. Попытка вырастить растения из семян в природных условиях в Великобритании оказалась безуспешной (Farrel, 1985). В лабораторных условиях на специально подготовленной асимбиотической среде семена прорастали на 12-й день (Linden, 1980). Особенно успешно это происходит под белыми флюоресцентными лампами при температуре 12–17 °С. Лучше при этом прорастают недозрелые семена. Ziegenspeck (1936) отмечает, что первый клубень образуется на 3-й год, а первый надземный побег с зеленым листом и новый клубень появляются весной 4-го года.

Генеративного состояния вид достигает не ранее, чем через 7–8 лет после прорастания семени (Farrel, 1985; Summerhayes, 1951). В условиях культуры растение зацветает значительно раньше — на 4–5-й и даже 3-й год после прорастания семени (Farrel, 1985). Изучение вида в Германии (Heinrich, 2007) показало, что до 25% особей может находиться в состоянии вторичного покоя, который длится от 1 года до 5 (редко 8) лет.

Ритм сезонного развития и размножение

На значительной части ареала в условиях континентального климата с суровой зимой *O. militaris* — летнезеленое растение, листья его появляются весной после таяния снега. В Крыму рост листьев этого вида начинается в зимний период, в связи с чем его относят к эфемероидам, отрастающим зимой (Голубев, 1984; Вахрушева, 2007). Это же явление отмечено и в Англии, где верхушки новых побегов появляются над поверхностью почвы в конце декабря – начале января, а в марте начинается рост листьев, причем раньше, как правило, начинают раскрываться почки генеративных растений (Farrel, 1985). В условиях Средней России *O. militaris* — типичное летнезеленое растение, его почка появляется над землей не ранее середины апреля, а листья начинают разворачиваться в конце апреля – начале мая. Цветение на большей части ареала в Средней России происходит с середины мая до середины июня, в холодные годы задерживается примерно на две недели. На севере ареала и в горах цветет еще позже — в июне–июле. Цветение длится около 3 недель (до 25 дней). После опыления цветков увядает через день. Желтеют листья в конце июля – августе, а полностью отмирают к началу сентября. Плоды созревают и высыпаются в конце августа – начале сентября (Вахрамеева и др., 1995). В разных частях ареала число цветков в соцветии колеблется от 12 до 70, число плодов от 5 до 36 (Godfery, Godfery, 1933; Farrel, 1985; Назаров, 1987б). Размножение преимущественно семенное. Семенная продукция высока. М.Н. Загульский (1989б) подсчитал, что на Вольно-Подоллии (Украина) число семян в одном плоде в среднем 3 232 (от 2 950 до 3 520), что составляет на одну особь 46 000, а на 1 кв.м — от 71 672 до 8 067 077 семян. В.В. Назаров (1987б) в условиях Крыма показывает от 510 до 4 600 семян в с одном плоде. Доля завязавшихся плодов варьирует от 10 до 60% в Московской обл., до 72% в Мордовии (Киселева, Тимонин, 2001), а в Великобритании этот процент значительно ниже — около 28% (Farrel, 1985). Farrel (1985) по данным гербария установил, что слабое завязывание плодов наблюдалось в Великобритании в течение последних 150 лет. Периодичность цветения у разных растений различна. Некоторые особи могут цвести только 1 раз в течение жизни, другие 10 лет без перерыва, третьи с интервалами в 1–3 года и более (Summerhayes, 1951; Farrel, 1985). Отмечают наличие вторичного покоя, которое особенно часто наступает после первого цветения (Farrel, 1985). Вегетативное размножение наступает лишь в исключительных случаях, как правило, при механическом повреждении (Собко, 1989).

Консортивные связи

O. militaris — насекомопыляемое растение, посещаемое опылителями из разных групп насекомых — Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera (Ziegenspeck, 1936; Summerhayes, 1951; Farrel, 1985). Опыление этого вида в течение 5 лет подробно изучал в Австрии W. Voth (1987), который считает наиболее реальными опылителями шмелей и пчел. Самоопыление отсутствует. Изучение опылителей вида в условиях Южного Урала выявило, что они принадлежат к отрядам Diptera, Coleoptera, Hymenoptera, из них два главных опылителя — *Antophora borealis* и *Epicometis hirta* (Кривошеев и др., 2009). Грибы играют важную роль в жизни *O. militaris* не только на ранних этапах, но и во взрослом состоянии. Указывалось на присутствие

в корнях несовершенного гриба *Rhizoctonia repens*, позже был обнаружен гриб *Tulasnella* sp., относящийся к одной из примитивных групп базидиальных грибов (Farrel, 1985). В настоящее время выделены грибные симбионты, относящиеся к *Thelephoraceae*, *Cortinariaceae* и *Ceratobasidiaceae* (Jacquemyn et al., 2010).

Растения нередко служат пищей различных животных. Клубни поедают мелкие млекопитающие и гусеницы некоторых бабочек, личинки других насекомых, листья и соцветия поедают кабаны, олени, кролики, улитки (Ziegenspeck, 1936; Цепурите, Страздиньш, 1983; Farrel, 1985), соцветия часто повреждают слизни, особенно в сухую погоду.

Охрана вида

Редкий вид, исчез на территории некоторых регионов Европейской России (Калининградская и Орловская обл.). Вид занесен в Красные книги Российской Федерации и 58 регионов России. Охраняется в 19 заповедниках России, а также на территории Сочинского и Июсского (Хакасия) национальных природных парков.

Культивируется в ботанических садах Москвы, Нижнего Новгорода, Твери, Новосибирска, Якутска и др. городов, но самосева обычно не дает (Генофонд..., 2012). Однако, при культивировании на экспериментальном участке на биостанции МГУ (Московская обл.) растение дало многочисленный самосев в ризосфере растущего поблизости *Cypripedium macranthon*.

Ятрышник-дремлик — *Orchis morio* L.

[*Anacamptis morio* (L.) R.M. Bateman, Pridgeon, M.W. Chase]

Изменчивость и таксономическое положение

Вид отличается изменчивостью общих размеров, величиной прилистников, степенью рассеченности губы, густотой соцветия, в связи с чем выделяют многочисленные формы — *f. morio*, *f. subobtusata*, *f. sublobata*, *f. unilobata*, *f. nana*, *f. elatior*, *f. valida*, *f. velutina* и др. (Procházka, Velisek, 1983). Согласно современным молекулярно-генетическим исследованиям этот вид предложено перенести в род *Anacamptis* (Pridgeon et al., 2001).

Распространение

Ареал европейский, охватывает юг Скандинавии, Среднюю и Атлантическую Европу, Средиземноморье. В России в настоящее время произрастает в Калининградской области, возможно, есть в Белгородской обл. (КК РФ, 2008), однако ранее он указывался также для Тамбовской и Пензенской обл. (Маевский, 1964, 2006). Авторы, указывающие вид на Кавказе, как правило, понимают вид широко, включая в него *O. picta* в качестве подвида (Аверьянов, 2006). С.А. Невский (1935) и А.А. Гроссгейм (1940) полагали, что ни в Крыму, ни на Кавказе этого вида нет. Карта 40.

Экология и фитоценология

Экологическая амплитуда вида довольно широка (Вахрамеева и др., 1994; Jersáková et al., 2002). Растет в условиях полного освещения, но может выдержать и небольшое затенение. Мезофит. Встречается на бедных умеренно влажных и сырых, реже сухих почвах, с разной кислотностью, предпочитает слабо кислые, но может расти и на нейтральных и слабо щелочных. В Калининградской обл. встречен на лугах на глееватых глубокоподзолистых умеренно кислых и слабо кислых почвах (pH 5,4–6,1) (Ашуркова, 2011). Найдено 3 ценопопуляции на лугу около пос. Рыбачий, в которых преобладают генеративные особи (66–86%). Растет также на низкотравных лугах, опушках, лесных полянах и опушках, в зарослях кустарников.

Морфология

Клубни небольшие, шаровидные или яйцевидные. Стебель 8–35 см высотой, с розеткой из 5–7(10) линейно-ланцетных, тупых, к основанию суженных листьев, 2,5–7 см длиной, 0,5–1,7 см шириной. Соцветие короткое, из 5–10(15) цветков, довольно рыхлое. Цветки фиолетово-пурпурные, лиловые, реже бледно-розовато-лиловые, изредка розовые или белые, со слабым запахом. Прицветники ланцетные, более или менее пурпурные, равные завязи и как бы прикрывающие ее. Листочки околоцветника с заметными зелеными или темно-пурпурными жилками, сложены в короткий шлем. Средний листочек наружного круга околоцветника узкий, вогнутый, 0,7–1,0 см длиной, боковые наружные листочки косые, 0,7–1,2 см длиной, 0,4–0,6 см шириной. Внутренние листочки околоцветника короче и уже, чем наружные, продолговатые, тупые, 0,6–0,7 см длиной и 0,3 см шириной. Губа неглубоко трехлопастная, до 0,9 см длиной, ширина ее обычно превышает длину. Средняя лопасть губы короткая, обрубленная, зубчатая или гребенчатая спереди. Боковые лопасти губы широко округлые. Губа посередине беловатая с единичными крапинками. Шпорец булавовидный, короче или равен завязи, горизонтальный или слегка загнутый кверху. Завязь цилиндрическая, сидячая, изогнутая, скрученная, голая.

2n = 36.

Онтогенез

Вид характеризуется высокой скоростью развития. Семена прорастают осенью, и протокормы или почти сразу, или следующей весной образуют первые придаточные корни, и могут формировать небольшой зеленый лист (Rasmussen, 1995).

Ритм сезонного развития и размножение

Во многих районах *O. morio* — зимнезеленое растение, новые листья появляются в сентябре–октябре. Цветение в мае–июне, плодоношение в конце июня – июле.

Вид размножается, преимущественно, семенами, вегетативное размножение не отмечено. Изучение вида в Англии (Wells et al., 1998), показало, что генеративные особи могут составлять до 40% популяции, при этом особи могут цвести несколько раз (6–9), а два растения цвели — 17 раз.

Консортивные связи

Опылители этого вида — *Anthophora plumipesevorum*, *Psithyrus (Apathus) rupestris* (Дукужова, 2003).

Симбиотическими грибами, образующими микоризу у *Orchis morio*, является *Ceratobasidium cornigerum* (Muir, 1989, цит. по: Rasmussen, 1995). Вид образует микоризу с большим числом широко распространенных грибов из семейства *Tulasnellaceae* (Bailarote et al., 2012).

Охрана вида

Вид занесен в Красные книги Российской Федерации и Калининградской обл. Охраняется в национальном парке «Куршская коса».

Культивируют в ботанических садах Киева (Украина), Минска (Беларусь).

Ятрышник бледный — *Orchis pallens* L.

Изменчивость и таксономический статус

Вид мало изменчив. Известны формы с четко выраженной трехлопастной губой — f. *pallens* и цельной губой — f. *pseudopallens* (Procházka, Velíšek, 1983). Образует гибриды с *O. provincialis* и *O. mascula* (КК Краснодарского края, 2007).

Распространение

Ареал европейско-малоазиатский, охватывает Среднюю и Вост. Европу, Средиземноморье, Малую Азию, Крым, Кавказ (Зап. и Вост. Закавказье) (Невский, 1935; Аверьянов, 1994). Обнаружен в Украинских Карпатах (Загульский, 1999). В России встречается только на Сев. Кавказе в Краснодарском крае (гора Фишт и хребты Аибга и Аишта). Ареал очень ограниченный. Вид находится на северо-восточной границе распространения. Карта 3.

Экология и фитоценология

Растет на открытых местах или в полутени, на средне сухих или влажных, богатых гумусом почвах, с pH от 5,5 до 8,1. В Краснодарском крае встречается на полянах в верхнем лесном поясе и на горных лугах. Популяции малочисленные 20–36 особей (КК Краснодарского края, 2007). В Крыму мы его наблюдали на лесных полянах и опушках в буковых (*Fagus orientalis*) с примесью дуба скального (*Quercus petraea*) и дубовых (*Quercus pubescens*) лесах со слабо развитым травяным покровом — общее проективное покрытие около 10%. Растет одиночно или небольшими группами. Образует полночленные ценопопуляции со средней плотностью 1–2, максимальной — 4 особи на 1 кв.м. Ювенильные растения составляли 10–15%, генеративные около 25% от состава ценопопуляции.

Морфология

Клубни яйцевидно-эллипсоидальные, до 2,5 см длиной и 1,5 см в диаметре. Стебель 15–30(35) см высотой, при основании с двумя беловатыми перепончатыми влагалищами, и немного выше — с 3–5 сближенными ярко-зелеными продолговато-яйцевидными листьями, 6–12 см длиной и 2,5–8 см шириной. Соцветие цилиндрическое, плотное или рыхловатое, из 8–20(25) крупных бледно-палевых или желтых цветков с запахом *Sambucus nigra*. Прицветники ланцетные, обычно равны завязи, с одной жилкой, желтоватые. Средний наружный листочек околоцветника слегка вогнутый, 0,8 см длиной, боковые — неравнобокие, продолговато-яйцевидные, 0,8–0,9 см длиной. Два листочка внутреннего круга тупые, около 0,5 см длиной. Средний листочек наружного круга и два листочка внутреннего круга сложены в шлем. Губа более яркого желтого цвета с темноватыми жилками, без пятнышек, в середине зеленовато-желтая, сверху с мелкими сосочками, почти округлая, неглубоко трехлопастная, с округленными боковыми лопастями. Средняя лопасть губы шире боковых, на верхушке слабо выемчатая. Шпорец 0,7–1,2 см длиной, немного короче завязи. Завязь сидячая скрученная.

$2n = 40$.

Онтогенез

Нет сведений.

Сезонное развитие и размножение

Цветет в апреле–мае, плодоносит в июне–июле. Размножается семенами.

Консортивные связи

Voth (1982) приводит *O. pallens* в качестве примера коэволюции, отмечая, что цветки, не имеют нектара и растут обычно рядом с *Lathyrus vernus*, цветки которых богаты нектаром и посещаются шмелями. Шмели заодно посещают и растущие рядом *O. pallens* с похожими соцветиями и цветками. Опылители — шмели *Bombus agrorum*, *B. pratorum*, *B. terrestris* (Voth, 1982). В Крыму мы нередко наблюдали *O. pallens*, растущий рядом с *Lathyrus aureus*. Возможно, они также имеют общих опылителей.

Охрана

Вид занесен в Красные книги Российской Федерации и Краснодарского края. Охраняется на территории Кавказского биосферного заповедника и Сочинского национального парка.

Растение выращивают в Ботаническом саду Санкт-Петербурга (БИН РАН). В культуре хорошо растет, но не размножается.

Ятрышник болотный — *Orchis palustris* Jacq.

[*O. elegans* Heuff., *O. laxiflora* Lam. subsp. *elegans* (Heuff.) Soó, *O. laxiflora* subsp. *palustris* (Jacq.) Bonnier and Layens, *Anacamptis palustris* R.V. Bateman, Pridgeon et M.W. Chase]

Изменчивость и таксономический статус

Вид относится к *Orchis palustris* группе, систематическое положение отдельных видов внутри этой группы до сих пор неясно и общепринятой точки зрения на её объем нет.

Распространение

Ареал евразийский. Вид встречается в Скандинавии, Средней и Юж. Европе, Средиземноморье, Малой Азии, в Крыму, на Кавказе (в Азербайджане, Армении, Грузии) и в Иране, в Вост. Европе (в Молдове, России и Украине) (Смолянинова, 1976; Delforge, 1995; Красная книга Украины, 1996). С.А. Невский (1935) и Л.В. Аверьянов (2006), понимая вид широко, указывают его также для Средней Азии, однако во «Флорах» стран этого региона — Казахстана, Кыргызстана, Таджикистана, Узбекистана, Туркменистана этот вид не отмечен (Черняковская, 1932, 1941; Никитина, 1951; Кузнецов, Павлов, 1958; Григорьев, Овчинников, 1963).

На территории России вид встречается в Белгородской, Волгоградской, Воронежской, Саратовской и Ростовской обл., в Республиках Дагестан и Калмыкия, в Краснодарском крае. Указания на произрастание вида в Самарской и Курской обл. нуждаются в подтверждении. Карта 42.

Экология и фитоценология

Геофит, обычно растет на полном свете, но может выдерживать слабое затенение. Влаголюбив, встречается на хорошо увлажненных участках, на бедных азотом, но хорошо гумусированных, изредка солонцеватых почвах (Собко, 1989; Renz, 1995). Гигромезофит. Лугово-болотное растение, растет на болотах, сырых лугах разнообразного состава, иногда образуя крупные популяции с плотностью до 1,44 особей на 1 кв.м (Киртока, 1998). На границе распространения в европейской части России встречается в основном на песчаных массивах в долинах рек, на заливных лугах, в сырых западинах, по заболоченным берегам лиманов, часто на слабозасоленных почвах (Клинкова, Варлыгина, 2007). В изученной нами популяции на злаково-осоково-разнотравном лугу вид распространен неравномерно как скоплениями, так и отдельными особями. В составе популяции преобладали генеративные особи — 90,9%, молодые растения (ювенильные и имматурные) присутствовали лишь единично. В Ростовской обл. обнаружена популяция, насчитывающая более 1 000 особей (Демина, 2007). В России многие ранее известные местонахождения требуют подтверждения. А.С. Зернов (1998) отмечал *O. palustris* на Сев.-Зап. Кавказе вдоль береговой полосы Черного моря в Краснодарском крае.

Морфология

Растение с овальным клубнем, 2,5–3 см длиной, 2 см шириной. Стебель прямоствольный, 30–40(75) см высотой, листья с широким основанием, желобчатые, постепенно суженные и заостренные, до 15 см длиной и 2,5 см шириной. Соцветие до 20 см длиной, рыхлое. Прицветники ланцетные, по краю слегка пурпурные, заостренные, по длине чуть больше или меньше завязи, нижние нередко более длинные. Цветки часто крупные, лилово-пурпурные, реже розовые или белые, наружные лепесточки околоцветника продолговатые, тупые; средний 0,6–0,8 см длиной; боковые лепесточки неравнобокие, 0,7–0,9 см длиной. Губа с широким основанием, обратно-яйцевидная, трехлопастная (иногда цельная), беловатая в середине с лилово-пурпурными пятнышками, 0,8–1,2(1,5) см длиной и 0,9–1,3 см шириной. Шпорец цилиндрический, туповатый, равен или немного короче завязи, 1,0–1,5 см длиной, почти прямой.

$2n = 42$.

Онтогенез

Нет сведений.

Ритм сезонного развития и размножение

В Крыму — эфемероид, отрастающий зимой и цветущий в мае (Голубев, 1996). В Молдавии цветет в июне (Киртока, 1998), на севере ареала — с середины июня до середины июля (S.Nilssen, 1979). В Волгоградской обл. цветет в июне, плодоносит в июле–августе. Размножается преимущественно семенами, вегетативное размножение не отмечено.

Консортивные связи

Нет сведений.

Охрана вида

Многие известные ранее местонахождения вида исчезли. Вид внесен в Красные книги Российской Федерации и регионов России: Белгородской, Волгоградской, Воронежской, Саратовской и Ростовской обл., республик Дагестан и Калмыкия, Краснодарского края и г. Сочи.

Вид охраняется в заповеднике России «Белогорье», а также в природных парках «Нижнехопёрский», «Цимлянские пески», ГФЗ Цимлянский, памятнике природы «Урочище Липяги».

Культивируется в Ботанических садах МГУ (Москва) и Волгограда (РБС) с 2006 г. (Генофонд..., 2012).

Ятрышник точечный — *Orchis picta* Loisel.

[*O. morio* L. subsp. *picta* (Loisel.) Arcang. comb. superfl., *O. morio* subsp. *picta* (Loisel.) Aschers. et Graebn. comb. superfl., *O. morio* subsp. *picta* (Loisel.) K. Richt.]

Изменчивость и таксономический статус

Иногда этот вид объединяют с *O. morio*. Мы согласны с точкой зрения С.А. Невского (1935), Л.А. Смольяниновой (1976) и С.К. Черепанова (1995), считающих этот вид самостоятельным. Известны гибриды *O. picta* с *O. caspia* Trautv. и *O. coriophora* L. (Невский, 1935).

Распространение

Ареал средиземноморско-малоазиатский, охватывает Среднюю Европу, Средиземноморье, Малую Азию, Крым, Кавказ (Смольянинова, 1976; Протопопова, 1987а,б; Delforge, 1995). В России встречается на Кавказе — в Краснодарском и Ставрополь-

ском края, Адыгее, Дагестане, Кабардино-Балкарии, Карачаево-Черкесии, Сев. Осетии – Алании, Ингушетии и Чеченской республиках. Ранее отмечался Ростовской обл. (Флеров, 1935). Карта 30.

Экология и фитоценология

Светолюбивое растение, но выдерживает небольшое затенение. Растет на довольно сухих, обычно богатых гумусом, реже бедных почвах, иногда слабо засоленных (Собко, 1989). Может расти на каменистых и известняковых склонах. Встречается на лугах, открытых остепненных фитоценозах, лесных полянах, по опушкам леса, в зарослых кустарников. На северном макросклоне Большого Кавказа вид встречается в предгорьях и нижнем горном поясе на полянах, лугах, по опушкам лесов и в зарослях кустарников, а также на травянистых степных, скальных и известняковых склонах. В Крыму вид произрастает в луговых растительных сообществах с доминированием *Festuca pratensis*, *Filipendula vulgaris* (Кучер, 2002), а также на лугах с *Dactylis glomerata*, *Bromopsis riparia* и *Festuca rupicola*, где вид образует нормальные ценопопуляции, но с низкой средней плотностью — 1–2 особи на 1 кв.м, максимальная плотность 9 особей на 1 кв.м. На Кавказе в Туапсинском районе вид обитает на лугах на опушках дубовых лесов из *Quercus pubescens* и *Q. petraea* со значительным участием *Carpinus betulus*, *Juniperus excelsa*. Популяции здесь многочисленны с высоким участием генеративных особей и плотностью 5–12 особей на 1 кв.м.

Морфология

Растение с эллипсоидально-овальным клубнем до 2 см длиной. Стебель 15–35 см высотой, при основании его розетка из 5–7 узколанцетных или продолговато-яйцевидных листьев. Листья часто вдоль сложенные и дуговидно изогнутые. В верхней части стебель несет 3–5 влагалищных заостренных листьев. Соцветие редкое, малоцветковое из (6)11–16(20) цветков. Прицветники крупные, 1,0–1,5 см длиной, ланцетные или широко ланцетные, сильно заостренные, лиловые. Цветки ярко-пурпурно-фиолетовые (реже розовые или почти белые), губа в середине беловатая с темно-пурпурными пятнышками. Листочки наружного круга околоцветника 0,5–0,9 см длиной и 0,2–0,4 см шириной, тупые. Листочки внутреннего круга околоцветника немного короче. Губа 0,5–0,8 см длиной, 0,7–1,2 см шириной, неглубоко трехлопастная, лопасти тупые. Шпорец тупой, слегка загнутый кверху, 0,7–1,2 см длиной, немного короче завязи.

$2n = 36$ у *O. morio* ssp. *picta*.

Онтогенез

Нет сведений.

Ритм сезонного развития и размножение

Эфемероид, отрастающий зимой. В Крыму цветет в апреле–мае (Голубев, 1996). Плоды созревают в июне. В природных условиях вид размножается семенами, вегетативное размножение не отмечено. Процент завязывания плодов в Крыму, по нашим наблюдениям, колеблется от 26 до 100% (в среднем $61 \pm 5,6\%$). Потенциальная семенная продуктивность генеративного побега составляет 72 751, тогда как реальная — 33 848, число зрелых семян в одной коробочке 5 051,9 (Назаров, 1995). Значительный процент цветков остается недоопыленными. В культуре хорошо размножается вегетативно (Собко, 1989).

Консортивные связи

Цветки *O. picta* не имеют нектара и привлекают опылителей путем обманной аттракции. 17 видов опылителей отмечены — *Bombus paradoxus*, *B. lapidarius*, *B. agrorum*,

B. terrestris, *Halictus patellatus*, *H. quadricinctus*, *H. cochleareitarsis*, *Nomada sexfasciata*, *Osmia aurulenta*, *Eucera nigra*, *E. kullenbergii*, *E. seminuda*, *E. nigricens*, *E. curvitaris*, *Eucera* sp., *Tetralonia pollinosa* (Иванов, Холодов, 2002). Виды, растущие по соседству с орхидеями, и привлекающие опылителей в местообитания: *Lamium purpureum*, *Verbascum phoeniceum*, *Geranium tuberosum*, *Carduus uncinatus*; уровень опыления выше там, где меньше антропогенный пресс (Иванов, Холодов, 2002).

Охрана вида

Вид занесен в Красные книги Российской Федерации и нескольких регионов России: Краснодарского и Ставропольского краев, Республик Адыгея, Дагестан, Сев. Осетия – Алания, Чеченская Республика, Ростовская обл. и г. Сочи. Охраняется в Тебердинском и Северо-Осетинском заповеднике, а также в национальном парке Сочинский, кроме того, местонахождение вида охраняется в ГФЗ Цимлянский.

Культивируется в Ботанических садах Санкт-Петербурга, Махачкалы и Ярославля (Генофонд...., 2012).

Ятрышник прованский — *Orchis provincialis* Balb. ex DC

Изменчивость и систематический статус

Вид мало изменчив.

Распространение

Ареал европейско-переднеазиатский, охватывает Среднюю Европу, Средиземноморье, Малую Азию, Иран, Крым, Кавказ (Невский, 1935). В России встречается на Кавказе — в Краснодарском крае между Туапсе и Адлером (Гроссгейм, 1940, Зернов, 2002; Аверьянов, 2006). На Кавказе за пределами России растет в Абхазии. Карта 21.

Экология и фитоценология

Растет на открытых местах и в полутени на влажных слабокислых или слабощелочных почвах, богатых гумусом. Может выдерживать значительную сухость почв (Червона книга України, 2009). Встречается в лесах лиственных и хвойных, зарослях кустарников, а также на лугах. На Сев. Кавказе (Краснодарский край) растет в нижнем поясе гор на Черноморском побережье и приурочен к лесам из *Quercus pubescens*, *Q. petraea*, *Juniperus excelsa*, *Carpinus orientalis*, *C. betulus* (Перебора, 1998a). Мы наблюдали этот вид в окрестностях Туапсе в лесу из *Carpinus betulus* с примесью *Quercus petraea*, *Fraxinus excelsior*. Сомкнутость крон 0,8, общее покрытие травяного покрова 10%. Ценопопуляция полночленная с присутствием ювенильных (28%), генеративных (30%), имматурных (17%) и взрослых вегетативных (25%) растений, плотность ее составляла от 2 до 15 особей на 1 кв.м. Здесь росли и другие орхидные — *Platanthera chlorantha*, *Orchis tridentata*.

Морфология

Растение с эллипсоидальным клубнем и 3–5 тонкими придаточными корнями 4–7 см длиной. Стебель 15–35(40) см высотой, у его основания 3–7 узколанцетных листьев собраны в прикорневую розетку. Листья покрыты коричнево-фиолетовыми пятнами, исчезающими при сушке. Выше по стеблю располагаются 2–3 влагалищных листа с редуцированными заостренными листовыми пластинками. Соцветие рыхлое, малоцветковое из 5–10(20) цветков. Прицветники почти равны завязи, 1–2,5 см длиной. Цветки светло-желтые или беловато-кремовые. Губа имеет более желтый оттенок и мелкие фиолетовые крапинки. Три наружных листочка околоцветника с тремя зеле-

новатыми жилками и одним лиловатым пятнышком, 1,0–1,3 см длиной, внутренние листочки чуть короче. Губа в очертании почти округлая, но вдоль сложенная, 1,0–1,4 см длиной и 1,1–1,5 см шириной, трехлопастная. Средняя лопасть почти квадратная, боковые — треугольные. Шпорец тупой, 1,5–1,8 см длиной.

$2n = 42$.

Онтогенез

Нет сведений.

Ритм сезонного развития и размножение

Эфемероид, отрастающий зимой, цветет в апреле–мае (Голубев, 1996). Плоды созревают в течение месяца, после чего надземная часть побега отмирает. Молодой клубень переживает засушливое, жаркое лето под землей. Вид размножается, преимущественно, семенами. Потенциальная семенная продуктивность побега составляет в крымских популяциях около 21 500 семезачатков, однако лишь 19% из них образуют зрелые семена (Назаров, Вахрушева, 1997). У растений этого вида изредка наблюдается вегетативное размножение (Литвинская и др., 1983), но интенсивность его невысока.

Консортивные связи

Нет сведений.

Охрана вида

Редкий вид, численность которого заметно сократилась за последние десятилетия. Занесен в Красные книги Российской Федерации и Краснодарского края и г. Сочи. Охраняется в Кавказском государственном биосферном заповеднике и Сочинском национальном парке. Испытывается в культуре в ботаническом саду Ярославского ГПУ с 2009 г. (Генофонд..., 2012).

Ятрышник мелкоточечный — *Orchis punctulata* Stev. ex Lindl. (*Orchis schelkownikowii* Woronow)

Изменчивость и таксономический статус

Вид вариабелен по размерам и окраске цветков. В окр. Туапсе (Краснодарский край) в пределах одной популяции нам приходилось наблюдать большое разнообразие окраски цветков (особенно губы) — от зеленовато-желтой до желто-коричневой. С.А. Невский (1935) и А.А. Гроссгейм (1940) указывают отдельно вид *Orchis schelkownikowii* Woronow, весьма сходный по большинству признаков с *O. punctulata*, но отличающийся более крупными размерами и формой средней доли губы — из линейно-продолговатого основания обратнoсердцевидная и на конце двулопастная, длина ее лопастей в 2 раза превышает ширину), тогда как у *O. punctulata* — средняя доля губы линейно-продолговатая, на конце почковидно-расширенная и коротко двулопастная, длина лопастей равна или меньше их ширины. Однако, сам А.А. Гроссгейм (1940) писал, что при изучении большего материала, возможно, придется оба вида объединить. Это и осуществил Аверьянов (1994), считая *O. schelkownikowii* синонимом *O. punctulata*. Мы согласны с этой точкой зрения.

Гибрид *O. punctulata* с *O. purpurea* приводит Вульф (1930) для Крыма. Высокая вероятность появления гибридов между этими двумя видами в Крыму обусловлена совпадением сроков их цветения, отсутствием экологической, ценотической и генетической изоляции, а также наличием общих опылителей (Вахрушева, Алексеев, 1998). Мы неоднократно находили этот гибрид в Туапсинском р-не Краснодарского края. Гибрид от-

личается длинным многоцветковым соцветием; листочки околоцветника образуют розовато-желтый шлем, изнутри с пурпурными точками и полосками; губа крупнее, чем у *O. punctulata*, темно-бронзового цвета. Для Крыма указаны гибриды *O. punctulata* с *O. simia* и *O. purpurea* (Бенгус, Бенгус, 2011).

Распространение

Ареал европейско-переднеазиатский, охватывает Вост. Средиземноморье, Палестину, сев. Сирию, северо-запад Ирана, Турцию, Крым, Кавказ (Армению, Азербайджан, Абхазию). В России встречается на Сев. Кавказе в причерноморской полосе Краснодарского края от Новороссийска до Сочи (Гроссгейм, 1940; Ахундов и др., 1952; Аверьянов, 1994, 2006). Карта 36.

Экология и фитоценология

Растет на хорошо освещенных участках, реже в тени, на почвах от сухих до влажных, от нейтральных до щелочных. Встречается в нижнем горном поясе, на опушках и светлых полянах среди широколиственного леса, среди кустарников. В Крыму и на Кавказе растет на светлых участках лесов из *Quercus pubescens*, *Q. petraea*, *Carpinus betulus*. В таких лесах сомкнутость крон редко превышает 0,4–0,5, проективное покрытие травяного покрова невысоко — 10–20% (реже до 50%). На Северном Кавказе мы его встречали на склонах в зарослях можжевельника (*Juniperus oxycedrus*) и грабинника (*Carpinus orientalis*). Ценопопуляции *O. punctulata* обычно небольшие (40–80 особей, редко больше), полночленные, ювенильные составляют 7–22%, генеративные 20–30%), около половины особей составляют взрослые вегетативные растения.

Морфология

Клубень удлиненный или эллипсоидальный, 2–3 см длиной. Стебель 25–(60)70 см высотой, толстый, в основании до 0,9 см в диаметре. При основании стебля 4–5 продолговато-ланцетных, тупых листьев, 7–15 см длиной и 2–5,5 см шириной, выше по стеблю — 1–2 листовидных стеблеобъемлющих влагалища. Соцветие цилиндрическое, рыхловатое, до 10(25) см длиной, из 18–35(70) цветков. Прицветники зеленоватые, короткие, яйцевидные или ланцетные, до 0,5 см длиной. Цветки с заметным запахом ванили. Наружные листочки околоцветника желтовато-зеленые, с внутренней стороны с мелкими коричневато-пурпуровыми точками, продолговато-яйцевидные, тупые, до 1,3 см длиной и 0,5 см шириной. Внутренние листочки околоцветника линейные, тупые, короче наружных. Губа желтовато-зеленая или оливковая, глубоко-трехлопастная, около 1,1 см длиной. Лопастей губы бледные или более интенсивно окрашены, коричневые или коричнево-фиолетовые на концах. Боковые лопасти линейно-серповидные, на конце тупые и слегка лопатчато-расширенные. Средняя лопасть более крупная, на конце почковидно-расширенная и коротко двулопастная, с маленьким линейным зубчиком между лопастями. Шпорец цилиндрический, около 0,6 см длиной, почти равен половине длины завязи. Завязь веретеновидная, слегка перекрученная, голая.

$2n = 42$.

Онтогенез

Онтогенез вида и природных условиях изучала Е.А. Перебора на Сев.-Зап. Кавказе (1998а). Ювенильные растения имеют один лист 7 см длиной и 0,65 см шириной с 2 жилками. Имматурная особь имеет два листа с 6 жилками.

Ритм сезонного развития и размножение

Эфемероид, отрастающий зимой, цветет в мае–июне (Голубев, 1996). Размножение семенное, реже вегетативное (Красная книга РФ, 2008).

В природных условиях, по нашим наблюдениям, плодообразование колеблется от 22 до 81%. Средний процент плодообразования в природе, по данным Собко и Гапоненко (1996), 20%, а в культуре — 39%.

Консортивные связи

Аллогамный безнектарный вид (Назаров, 1995). Опылителями вида являются общественные пчелы *Apis mellifera* и одиночная пчела из рода *Halictus* (Вахрушева, Алексеев, 1998). По нашим наблюдениям, вид можно отнести к средне- или сильно микотрофным растениям (Татаренко, 1996), регулярно образующим микоризу в тонких придаточных корнях.

Охрана вида

Вид занесен в Красные книги Российской Федерации, Краснодарского края и г. Сочи. Охраняется в заповеднике Утриш и Сочинском национальном парке.

Ятрышник пурпуровый — *Orchis purpurea* Huds. (*Orchis maxima* C. Koch)

Изменчивость и таксономический статус

Вид отличается изменчивостью общих размеров, а также окраски и степени расщепленности губы. Выделяют var. *purpurea*, var. *moravica*, var. *triangularis*, и свыше 15 различных форм (Procházka, Velíšek, 1983). Невский (1935) во «Флоре СССР» выделяет кавказскую форму *O. purpurea* и восстанавливает для него название *Orchis maxima* C. Koch, считая главными отличиями от европейско-крымского *O. purpurea* следующие признаки: 1) окраску шлема — ярко-фиолетово- или пурпурно-фиолетово-красчатую (у *O. purpurea* черновато-пурпурово-красчатый); 2) доли средней губы 2,5–3,5 мм ширины (у *O. purpurea* 4,5–6 мм). А.А. Гроссгейм (1940) на основе сравнительного изучения крымского (а также европейского) материала и кавказского отмечает, что окраска и форма губы везде очень изменчивы, и наблюдаются постепенные переходы от одной формы к другой (и у крымских, и у кавказских образцов). В связи с этим он считает, что нет достаточных оснований для выделения вида *O. maxima*. Л.А. Аверьянов (1994) включает *O. maxima* C. Koch и *O. caucasica* Regel в состав *O. purpurea* Huds. Со́б (1969) в кратком обзоре орхидных Советского Союза также объединяет *O. maxima* и *O. purpurea*. Наши наблюдения в Крыму и на Сев. Кавказе заставляют согласиться с этой точкой зрения.

Вид легко образует внутривидовые гибриды с *O. militaris*, *O. simia*, *O. punctulata* и другими видами этого рода (Вульф, 1930, Renz, Taubenheim, 1984). Благоприятным обстоятельством для появления гибридов между двумя видами в Крыму является совпадение сроков их цветения, отсутствие экологической, ценотической и генетической изоляции, а также наличие общих опылителей (Вахрушева, Алексеев, 1998). Известен межродовой гибрид *O. purpurea* с *Aceras anthropophorum* (S. Nilsson, 1979).

Распространение

Ареал европейско-малоазиатский, охватывает Атлантическую и Среднюю Европу, Средиземноморье, Малую Азию, Карпаты, Крым, Кавказ (Азербайджан, Армения, Грузия, Россия) (Невский, 1935; Смольянинова, 1976). В России вид встречается на Сев. Кавказе — в Краснодарском крае вдоль побережья от Анапы до Адлера, на юге Ставропольского края и Сев. Осетии – Алании, в республиках Адыгея, Дагестан, Ингушетия, Кабардино-Балкарская, Карачаево-Черкесия и Чеченская. Карта 47.

Экология и фитоценология

O. purpurea может расти как на открытых местах, так и в тени, на сухих (с глубоким уровнем залегания грунтовых вод) и умеренно влажных, нейтральных и щелочных. В Англии растет на почвах с pH 8,0–8,3 поверхностного горизонта и 7,0–7,5 — минерального (Rose, 1948), в Украине на почвах с pH 7,2–8,2 (Собко и др., 1985). На открытых участках страдает от весенних заморозков (Rose, 1948). Встречается на лугах, в кустарниках, по опушкам и лесным полянам в широколиственных лесах. Мы встречали этот вид в Крыму и на Кавказе обычно в широколиственных лесах из *Quercus pubescens*, *Q. petraea*, *Fraxinus excelsior*, *Fagus orientalis*, *Carpinus betulus*, иногда в зарослях *Carpinus orientalis* и *Juniperus*. *O. purpurea* может расти как в тенистых лесах с сомкнутостью крон 0,7–0,9 и слабо развитым травяным покровом (общее проективное покрытие 10–20%), так и на открытых травянистых склонах. Обычно встречаются не очень крупные (до 30–50, редко 100 и более особей) полночленные ценопопуляции с заметным присутствием ювенильных растений (15–30%), относительно невысокой численностью генеративных (4–15%), преобладанием взрослых вегетативных особей (до 70%), средней плотностью 5–7 особей на 1 кв.м. Однако, иногда можно встретить ценопопуляции с очень высокой плотностью. Так, в Крыму в лесу из *Quercus pubescens* и *Carpinus orientalis* на одном кв. метре росло 82 особи *O. purpurea* (35 ювенильных, 16 иматурных, 27 взрослых вегетативных, 4 генеративных). Rose (1948) отмечает очень резкие колебания численности генеративных растений по годам от 300–400 до 1–10 растений. При резком ухудшении условий местообитания растения могут находиться под землей в состоянии вторичного покоя до 20 лет (Kemp, 1987).

Морфология

Клубень яйцевидный, до 4 см длиной. Стебель 30–80 см высотой. 3–6 листьев сближены у основания стебля, продолговато-эллиптические, 6–14(20) см длиной и 3–6,5 см шириной. Выше по стеблю располагается один заостренный влагалищный лист. Соцветие густое, из 25–60(65) цветков. Прицветники 0,15–0,3 см длиной, яйцевидные, почти прозрачные. Цветки крупные, с запахом ванили. Наружные листочки околоцветника 0,9–1,3 см длиной образуют яйцевидный шлем, бледно-розовый, в коричнево-пурпурную крапинку, иногда сплошь черновато-пурпурный. Два внутренние листочка околоцветника линейные, 0,9 см длиной и 0,1–0,2 см шириной. Губа беловатая с темно-пурпурными точками, трехлопастная. Средняя лопасть губы крупная, обратно-сердцевидная, на конце коротко-двулопастная, по краю зубчатая, две боковые лопасти губы линейные, 0,7–1,0 см длиной и 0,1 см шириной. Шпорец 0,4 см длиной, в три раза короче завязи, согнутый.

2n = 42.

Онтогенез

Онтогенез *O. purpurea* изучен В.Г. Собко и Н.Б. Гапоненко (1996). Латентный период длится 280–310 дней. В течение первого года происходит рост протокорма, в течение второго года формируется побег с двумя точками роста. Первый зеленый лист появляется в 6–7 лет (после прорастания семени). В ювенильном состоянии растение пребывает 1–2 года, в иматурном — 2–3 года, во взрослом виргинильном 1–2 года, в генеративное состояние переходит на 13–15-й год жизни. Цветение может происходить ежегодно или с перерывами в 1–2 года. Сенильное состояние длится 1–2 года.

Ритм сезонного развития и размножение

Эфемероид, отрастающий зимой (Голубев, 1996). В Крыму и на Сев. Кавказе цветет в конце апреля – мае, созревание семян происходит в июне–июле, после чего наблюдается летний перерыв в вегетации.

Растения этого вида размножаются семенами. Однако плодообразование невысокое, в южной Англии всего 7,8% (Pridgeon et al., 2001), в Крыму, по нашим наблюдениям, этот показатель несколько выше — до 10% (изредка до 30%). В тенистых лесах нередко плоды не завязываются совсем. Наивысшая плотность опадающих семян наблюдается на расстоянии от плодоносящего растения, равном, примерно, его полуторной высоте (50–150 см); большинство всходов появляются в зоне распространения корневой системы взрослых особей (Назаров, 1986). По В.В. Назарову (1995), для крымских популяций *O. purpurea*: среднее число зрелых семян в одном плоде 8 090,4, а на одном генеративном побеге — 44 497, для этого вида на Северном Кавказе, по данным Е.А. Переборы (2002), 6 752,4±100,24 семян в плоде и 51 972,1±3 449,38 на генеративном побеге. Оба исследователя отмечают очень большой процент abortивных семян у этого вида. Вегетативное размножение практически отсутствует, лишь очень редко образуются одновременно два молодых клубня (Rose, 1948).

Консортивные связи

O. purpurea не имеет нектара и привлекает опылителей только благодаря яркой окраске соцветия (Назаров, 1995). Опыляют цветки общественные пчелы *Apis mellifera* и одиночные пчелы из рода *Halictus* (Вахрушева, Алексеев, 1998). В Англии цветки этого вида опыляют мелкие мухи и пчелы, но многие цветки остаются неопыленными (Rose, 1948). Опыление неинтенсивно — в Бельгии успешно опыленных цветков отмечено лишь 8,48%, процент плодообразования еще ниже — менее 5%, только у нескольких растений оно достигало более 30% (Jacquemyn et al., 2006).

Интенсивность микоризной инфекции у растений, произраставших в тенистом буковом лесу составила 30–57% (Перебора, 19986). В настоящее время выделены грибные симбионты *O. purpurea*, относящиеся к *Thelephoraceae*, *Cortinariaceae* и *Ceratobasidiaceae* (Jacquemyn et al., 2010). Большой вред листьям и стеблям наносят улитки (Rose, 1948).

Охрана вида

Вид весьма редок. Занесен в Красные книги Российской Федерации, Краснодарского и Ставропольского краев, республик Адыгея, Дагестан, Ингушетия, Кабардино-Балкарская, Карачаево-Черкесия, Сев. Осетия – Алания, Чеченская и г. Сочи.

Охраняется в Кавказском и Северо-Осетинском заповедниках, а также в Сочинском национальном парке.

Культивируется в ботанических садах Махачкалы, Майкопа, Нальчика, Нижнего Новгорода и Ярославля (Генофонд..., 2012).

Ятрышник обезьяний — *Orchis simia* Lam.

Изменчивость и таксономический статус

Известны гибриды с *O. militaris* и *O. purpurea*. Иногда в Краснодарском крае можно встретить белоцветковую форму ятрышника обезьяньего.

Распространение

Ареал древне-средиземноморский, охватывает территорию от южной Англии и Нидерландов, до Сев. Ирана и Туркмении, включает Атлантическую и Среднюю Европу, Средиземноморье, Малую Азию, Иран, горный Крым, Кавказ (Азербайджан, Армения, Грузия), Копетдаг (Туркменистан). В России встречается на Кавказе: в южных районах

Краснодарского и Ставропольского краев, в Дагестане, Сев. Осетии – Алании, Кабардино-Балкарии, Ингушетии и Чечне. Карта 25.

Экология и фитоценология

Светолюбивое растение, но способно выдержать небольшое затенение, встречается на почвах от сухих до влажных, чаще на бедных щелочных, нередко — на каменистых склонах. Растет на горных лугах, среди кустарников, в светлых лесах, на опушках и полянах. В горы поднимается до 1 000 м над ур. моря. В Крыму и на Кавказе мы отмечали *O. simia* в дубовых лесах из *Quercus pubescens* с примесью *Carpinus orientalis*, а также в редколесьях из *Juniperus excelsa*. Сомкнутость крон в этих фитоценозах колеблется от 0,2 до 0,6, травяной покров разрежен — общее проективное покрытие 20–40%. Популяции *O. simia* обычно полночленные с высоким присутствием ювенильных растений (15–40%), генеративных 15–25%, плотность популяций от 3 до 16 особей (максимальная — 30) на 1 кв.м. В Туркмении *O. simia* был найден нами в Каракалинском р-не (юго-зап. Копетдаг) в бассейне р. Чандар, где вид рос на травянистых склонах рядом с зарослями *Paliurus spina-christi* на влажных участках по берегу ручья. Популяция состояла из 42 особей (в том числе, 6 ювенильных, 7 имматурных, 12 взрослых вегетативных, 11 генеративных), плотность — около 10 особей на 1 кв.м. Изучению многолетней динамики популяций *O. simia* в Нидерландах посвящены работы J. Willems с коллегами (Willems, 1982, 2002; Willems, Bik, 1991).

Морфология

Корневой клубень яйцевидный. Стебель 20–50 см высотой. В нижней части стебля сближены 4–5 продолговато-ланцетных листьев, 5–15 см длиной и 2–3,5 см шириной. Выше по стеблю располагаются 1–2 влагалищных листа. Соцветие яйцевидной формы, густое, из 9–20(35) цветков. Прицветники беловатые, заостренные, 0,12–0,3 см длиной, короче завязи. Наружные листочки околоцветника светло-фиолетовые, сросшиеся у самого основания, сильно заостренные, 1–1,4 см длиной. Два внутренних листочка околоцветника линейные, почти белые, немного короче наружных. Все листочки, кроме губы, сложены в шлем. Губа светло-розовая, с темно-пурпуровыми пятнышками, глубоко-трехлопастная, средняя ее лопасть двураздельная, оканчивающаяся двумя узколинейными лопастями и шиловидным зубчиком между ними. Две боковые лопасти губы узколинейные, согнутые, до 0,8 см длиной. Шпора цилиндрическая, 0,4–0,5 см длиной и 0,15–0,18 см шириной, в два раза короче завязи, вниз направленная. Завязь сидячая, скрученная.

$2n = 42$.

Онтогенез

J. Willems (1982) относит *O. simia* к долгоживущим растениям. Подземное развитие длится 3–4 года (реже до 6 лет), после появления первого зеленого листа зацветает не ранее, чем через 3 года, т.е. через 6–7 лет после прорастания семени. V. Summerhayes (1951) сообщает, что этот вид зацветает на 8-й год. Willems и Bik (1991) описали экземпляр, цветущий 19 раз подряд, в то время, как другие особи цветут обычно не более 3 раз подряд. Они же выявили прямую зависимость возраста первого цветения от суммарной площади листьев.

Ритм сезонного развития и размножение

В Крыму ведет себя как эфемероид — отрастает зимой, цветет в апреле–мае (Голубев, 1996). После созревания плодов в июне наблюдается летний перерыв в вегетации. Растения этого вида размножаются семенами. Около 50% цветков завязывают плоды.

В одном плоде в среднем 3 732,9 семян, а одна особь в среднем образует 61 358 семезачатков, из которых до стадии зрелых семян развивается 14 225 (Назаров, 1995а).

Консортивные связи

Интенсивность микоризной инфекции в Краснодарском крае составила 70–80% (Перебора, 1998б). В настоящее время выделены грибные симбионты, относящиеся к *Thelephoraceae*, *Cortinariaceae* и *Ceratobasidiaceae* (Jacquemyn et al., 2010).

Охрана вида

Вид занесен в Красные книги Российской Федерации, Краснодарского и Ставропольского краев, республик Дагестан, Ингушетия, Чеченская, Кабардино-Балкарская, Сев. Осетия – Алания и г. Сочи. Охраняется в 5 заповедниках: Кабардино-Балкарском, Кавказском, Тебердинском, Северо-Осетинском, «Утриш».

Культивируется в ботаническом саду Махачкалы (Генофонд..., 2012).

Ятрышник трехзубчатый — *Orchis tridentata* Scop.

Изменчивость и таксономический статус

Выделяют два подвида — subsp. *tridentata* и subsp. *commutata*, а также формы (Procházka, Velisek, 1983). Подвид subsp. *commutata* (Tod.) Soó — тетраплоидный — $2n=84$ (Mazzola et al., 1982). Отмечены гибриды с *O. ustulata* (Procházka, Velisek, 1983).

Распространение

Ареал европейско-малоазиатский, охватывает Среднюю Европу, Средиземноморье, Малую Азию, Крым, Кавказ (Азербайджан, Армения, Грузия) (Невский, 1935, Смольянинова, 1976). В России вид произрастает в Крыму, на Сев. Кавказе: в южной части Краснодарского и Ставропольского краев и в республиках Адыгея, Дагестан, Ингушетия, Чеченская, Сев. Осетия – Алания (Гроссгейм, 1940; Аверьянов, 2006). Карта 31.

Экология и фитоценология

Обычно растет на полном свету, реже при небольшом затенении, на почвах от средне сухих до влажных, хорошо аэрируемых, богатых гумусом, с pH 5,5–8,0. Nieschalk и Nieschalk (1970) отмечают его на глубоко залегающих известняках. *O. tridentata* растет на лугах, лесных полянах и опушках. В Крыму нередко встречается на полянах и опушках широколиственных лесов из *Quercus pubescens*, *Fraxinus excelsior* с примесью *Juniperus oxycedrus*, *Jasminium fruticosum*, *Paliurus spina-christi*, а также на остепненных лугах с *Pimpinella lithophila*, *Festuca valesiaca*, *Bromopsis riparia*, *Adonis vernalis* (Косых, Голубев, 1983). На Северном Кавказе на полянах и опушках лесов из *Quercus pubescens*, *Carpinus betulus*, *Juniperus oxycedrus*, *Fraxinus excelsior* вместе с другими орхидными — *Orchis punctulata*, *O. mascula*, *Cephalanthera longifolia*, *Steniella satyrioides*, *Anacamptis pyramidalis*. Ценопопуляции здесь довольно многочисленные полночленные, ювенильные особи составляют до 20%, генеративные — 30–50% от численности ценопопуляций, средняя плотность $4,5 \pm 0,5$ особей на 1 кв.м, максимальная до 15 особей на 1 кв.м.

Морфология

Клубень эллипсоидальный. Стебель высотой 15–40 см. При основании стебля собраны в розетку 3–6 сизо-зеленых листьев, продолговато-ланцетных, 5–9 см длиной, 1–2 см шириной. Соцветие густое, компактное, почти шаровидное, из 8–25(40) крупных светло-розовых цветков. Прицветники ланцетные, лилово-пурпурные с зеленой жилкой, 0,4–1 см длиной, почти равные завязи. Цветки бледно-розово-фиолетовые.

Наружные листочки околоцветника сложены в рыхлый шлем. Они продолговато-ланцетные, заостренные, до 1 см длиной и 0,2–0,4 см шириной. Внутренние листочки околоцветника короче наружных, узколанцетные. Губа в основании клиновидная, глубоко лопастная, светло-розовая с темно-пурпурными точками, боковые доли ее короткие, мелкозубчатые спереди. Средняя доля длиннее боковых, равна им по ширине, коротко 2-лопастная с небольшим зубчиком посередине. Шпорец в 2 раза короче завязи, слегка изогнут. Завязь цилиндрическая, перекрученная, голая.

$2n = 42$.

Онтогенез

Нет сведений.

Ритм сезонного развития и размножение

В Крыму растения этого вида развиваются как эфемероиды, отрастающие зимой (Голубев, 1996). Отмечена большая фенологическая вариабельность — в одном фитоценозе одновременно могут быть и цветущие и плодоносящие особи. *O. tridentata* цветет с апреля по июнь. Летний засушливый и жаркий период переживает под землей.

Для вида характерно семенное размножение. Число зрелых семян в плоде в среднем 3 666,8; потенциальная семенная продуктивность особи 120 193, однако реальная продуктивность значительно меньше — 31 168 семян на одно растение (Назаров, 1995). Вегетативное размножение, по-видимому, может происходить лишь в исключительных случаях. Нам приходилось наблюдать в Крыму образование двух молодых клубней одновременно при повреждении старого клубня личинками некоторых бабочек.

Консортивные связи

Аллогамный безнектарный вид (Назаров, 1995). Опылители не изучены.

Охрана вида

Вид занесен в Красные книги Российской Федерации, Краснодарского и Ставропольского краев, республик Адыгея, Дагестан, Ингушетия, Чеченская, Сев. Осетия – Алания и г. Сочи. Охраняется в 2 заповедниках: Кавказский и Северо-Осетинский, а также в Сочинском национальном парке.

Культивируется в ботанических садах Махачкалы, Майкопа и Ярославля (Генофонд..., 2012).

Ятрышник обожженный — *Orchis ustulata* L.

[*Neotinea ustulata* (L.) R.M. Bateman, A.M. Pridgeon et M.W. Chase]

Изменчивость и таксономический статус

O. ustulata отличается изменчивостью времени цветения, общих размеров растения, а также окраски цветков. Выделяют два подвида, значительно различающиеся по времени зацветания — subsp. *ustulata* и subsp. *aestivalis* (Kümpel, Mrkvička, 1990; Foley, 1994; Tali, 2002), а также 6 форм — f. *elongata*, f. *emarginata*, f. *grandiflora*, f. *integriloba*, f. *leopoliensis*, f. *ustulata* (Procházka, Velisek, 1983). Иногда встречаются растения с чисто белыми цветками (Lang, 1980). Вид образует гибриды с *Orchis simia*, *O. tridentata* (Hammel, 2005), *O. morio*, *O. militaris* (Baumann, Künkele, 1982), *O. coriophora* (Davies et al., 1983).

Распространение

Ареал евразийский, охватывает Скандинавию, Атлантическую, Среднюю и Вост. Европу, Средиземноморье, Малую Азию, Кавказ, Зап. Сибирь (Невский, 1935; Смольянинова,

1976; Баранова и др., 1983; Иванова, 1987). На территории России встречается в европейской части от Ленинградской обл. до Краснодарского края, во многих регионах на Кавказе, на Урале, а также в Зап. Сибири (в Тюменской, Тобольской и Курганской обл.). Карта 34.

Экология и фитоценология

Светолюбивое растение, но переносит слабое затенение, растет на умеренно увлажненных, хорошо аэрируемых, часто глинистых почвах. Плохо переносит как избыточное и застойное увлажнение, так и засуху. Нередко приурочен к мелям и известнякам (Ziegenspeck, 1936; Foley, 1990). Предпочитает почвы хорошо дренированные богатые гумусом почвы с реакцией от слабо кислой до нейтральной (Вахрамеева, Жирнова, 2008). В Украине растет на почвах с pH 6,8–7,5 (Собко, Гапоненко, 1996), в Чехословакии на почвах с pH 6,0–8,5 (Procházka, Velíšek, 1983).

O. ustulata встречается как в странах с мягким климатом, так и континентальным, но особенно благоприятны для него районы с теплым и влажным летом. Растет как на равнине, так и в горах. Нами вид был встречен в Северной Осетии на высоте 2 600 м (Вахрамеева, Жирнова, 2008).

Встречается на лугах, лесных полянах и опушках лиственных и сосновых лесов, в зарослях кустарников (Невский, 1935; Левицкая, 2000). В Англии постоянными спутниками вида являются *Lotus corniculatus*, *Anthyllis vulneraria*, *Polygala* spp., *Orchis morio*, *O. mascula*, *Platanthera bifolia*, *Gymnadenia conopsea*, *Dactylorhiza fuchsii* (Foley, 1990; Tali, 1996).

Растет отдельными особями или небольшими группами по 5–10 особей, скопления почти никогда не образует (Собко, 1989).

Морфология

Растение с яйцевидным (реже почти шаровидным) клубнем, до 1,7 см длиной и 1 см в диаметре. Стебель 10–30(45) см высотой, на 2/3 высоты облиственный, выше — с листовидными заостренными влагалищами. Листья продолговато-ланцетные, к основанию суженные, на конце туповатые, слегка отклоненные, 3–8 см длиной, 0,5–2,0 см шириной. Соцветие из 12–23(35) цветков, цилиндрическое, густое, 3–10 см длиной и 1–2 см шириной. Прицветники лиловые, ланцетные, равные половине завязи или немного короче, 0,3–0,4 см длиной. Шлем черновато-пурпуровый, туповатый, внутренние листочки розовые, губа светло-розовая или беловатая с пурпурными пятнышками, шпорец белый. Наружные листочки околоцветника яйцевидные, боковые немного длиннее среднего листочка. Два листочка внутреннего круга линейно-продолговатые. Губа немного длиннее наружных листочков, до 0,5 см длиной, с двумя продолговато-линейными тупыми, отходящими от ее основания, боковыми лопастями. Средняя лопасть спереди постепенно расширенная, коротко-двулопастная. Шпорец очень короткий, 0,1 см длиной, тупой, вниз направленный.

$2n = 20, 42.$

Онтогенез

O. ustulata отличается длительным подземным развитием (Summerhayes, 1951). Через 10 лет (или позже) появляются воздушный побег, первые придаточные корни и три крупных зеленых листа. Тогда же формируется и первый клубень, а микоризом отмирает. Зацветает растение еще через 3–4 года или позже. Lang (1980) считает, что подземное развитие этого вида может длиться до 15 лет. Отмечают способность этого вида переходить в состояние вторичного покоя на 1–2 и более лет, причем у поздноцветущих растений выше число растений во вторичном покое (Tali, 2002).

Ритм сезонного развития и размножение

Kümpel и Mrkviца (1990) описывают морфологические и фенологические особенности двух подвидов: subsp. *ustulata* (раноцветущая) и subsp. *aestivalis* (поздноцветущая). Обычная форма *O. ustulata* цветет в июне, плодоносит в конце августа – начале сентября, поздноцветущая форма — на 1–2 месяца позже. В Эстонии subsp. *ustulata* цветет в мае–июне, subsp. *aestivalis* — в июле–августе, иногда даже в сентябре (Tali, 2002). Различается и запах цветков: слабый запах лимона у subsp. *aestivalis* и сильный медовый запах у subsp. *ustulata*. Цветсти растение может несколько лет подряд. Процент плодообразования не очень высок: в Московской обл. 10–15% (Левицкая, 2000), в Эстонии (Tali, 2002) у раноцветущей формы 19,7%, а у поздноцветущей 37,1%.

Консортивные связи

Перекрестноопыляемое растение. Сильный запах привлекает представителей Diptera, Tachiniidae (Delforge, 1995), а также дневных и ночных бабочек (Faegri, Pijl, 1971).

Охрана

Вид исчез в Калининградской и Тульской обл. Вид внесен в Красные книги Российской Федерации и 28 регионов России. Охраняется в 8 заповедниках России: Башкирском, «Белогорье», Волжско-Камском, Ильменском, Кабардино-Балкарском, Приокско-Тerrasном, Северо-Осетинском, Тебердинском.

Ятрышник зеленобурый — *O. viridifusca* Albov

[*O. patens* Desf. subsp. *viridifusca* (Albov) Soy]

Изменчивость и таксономический статус

Л.В. Аверьянов (1994) и Delforge (1995) считают *O. viridifusca* синонимом *O. spitzelii* Saut. ex Koch.

Распространение

Ареал кавказский, эндемик Зап. Закавказья. Вид произрастает на территории Грузии, Абхазии и России. Описан из Абхазии (Гроссгейм, 1940). В России встречается в Туапсе-Адлерском р-не (гора Фишт) и в Лазаревском р-не (гора Аутль) (КК Краснодарского края, 2007). Карта 5.

Экология и фитоценология

Вид произрастает на высокогорных лугах, среди кустарников, на опушках леса в верхнем и среднем горном поясе.

Растет в альпийском поясе, на известняковых хребтах, в высокотравье и на гравилатовых лугах (Колаковский, 1986). Предпочитает сырые щелочные почвы.

Встречается одиночными особями, иногда небольшими группами. На Фишт-Оштенском массиве отмечен в четырех локальных группировках, общая численность которых (включая произрастающие на территории Адыгеи) не превышает 500 экз. (КК Краснодарского кр., 2007)

Морфология

Растение с яйцевидным клубнем. Стебель 20–40(50) см высотой, при основании с 2–6 продолговато-ланцетными, тупыми листьями, до 12 см длиной (3–12 см) и 1,0–2,5 см (1–1,5) шириной. Выше — два стеблеобъемлющих листовых влагалища. Соцветие овально-яйцевидное или продолговатое, до 7 см длиной и около 2,5 см шириной, довольно рыхлое, из 10–15 цветков. Прицветники линейно-ланцетные, равные или не-

много короче завязи. Цветки зеленовато-пурпуровые. Наружные и внутренние листочки околоцветника зеленовато-бурые с красно-бурыми пятнышками. Боковые наружные листочки околоцветника отогнуты в сторону. Губа красная с пурпурным зевом, широкояйцевидная, 1,0 см шириной и 0,8 см длиной, глубоко трехлопастная, сверху с мельчайшими сосочками. Средняя лопасть губы немного выемчатая, тупая, боковые лопасти неравнобокие, тупые, по краю слегка гребенчатые. Шпорец прямой, цилиндрически-конический, равен завязи или длиннее ее (Колаковский, 1986).

$2n = 42$.

Онтогенез

Нет сведений

Ритм сезонного развития и размножение

Цветет в мае–июне, плодоносит в августе.

Консортивные связи

Энтомофил.

Охрана вида.

Вид занесен в красные книги Краснодарского края и г. Сочи.

Охраняется на территории Кавказского биосферного заповедника.

Род Любка — *Platanthera* Rich.

Род содержит около 200 видов, распространенных в Европе, Сев. Африке, Азии, Сев. и Центр. Америке. Виды встречаются в разнообразных условиях местообитания. В последнее время большое внимание уделяют определению объема рода *Platanthera* (Ефимов, 2007а,б; 2008). Единой точки зрения нет. Зарубежные авторы обычно принимают род *Platanthera* в старом объеме (Pridgeon et al., 2001). Есть среди зарубежных ученых и сторонники дробления этого рода. Отечественные исследователи чаще признавали мелкие роды, в частности, выделяли *Limnorchis*, *Lysiella*, *Neolindleya*, *Pseudodiphryllum*, *Tulotis*. В более позднее время оставили *Platanthera*, *Lysiella*, *Tulotis*. П.Г. Ефимов (2007а, б) предлагает эту группу разделить на 8 родов. Значительная часть его предложений в этом направлении заслуживают поддержки, однако некоторые положения требуют дальнейшей проработки. Мы полагаем, что этот вопрос заслуживает дополнительного изучения.

Любка двулистная — *Platanthera bifolia* (L.) Rich.

Изменчивость и таксономический статус

Вид довольно изменчив — варьируют размеры, форма листьев, число и величина цветков: выделяют 26 разновидностей и форм (Peitz, 1961). Надо отметить, что существуют различные точки зрения, нередко противоречащие друг другу, на внутривидовую систематику *P. bifolia* (Drejer, 1842, Lojtnant, 1978; Procházka, Velíšek, 1983; Haegstrom, 1994; и др.). Изучение этого вида в различных частях ареала заставляет нас согласиться с точкой зрения Haegstrom (1994), изучавшего этот вид в Финляндии. Он показал, что выделенные подвиды (в данном случае subsp. *bifolia* и subsp. *latiflora*) в природе различаются с трудом, так как их различия носят количественный характер и в природе встречаются постепенные переходы между ними, не позволяющие провести четкую границу между таксонами.

Л.В. Аверьянов (2000) не выделяет для территории Средней России подвиды *P. bifolia*, однако, ссылаясь на Д.П. Сырейшикова (1906), отмечает присутствие на территории Московской обл. трех разновидностей: var. *aceras* Goldb. (цветок почти актиноморфный, губа без шпорца); var. *laxiflora* (редкоцветковое соцветие и очень длинный шпорец); var. *densiflora* (крупное растение с длинным и густым соцветием). На территории Московской и многих других областей, изучая *P. bifolia* в самых различных условиях местообитания, мы нередко встречали две последние разновидности, часто растущие рядом друг с другом. Однако, var. *aceras* ни в Московской, ни в других областях нам видеть не приходилось.

P. bifolia образует гибриды с *P. chlorantha* преимущественно в южной части ареала (Nilsson, 1985). Многолетнее изучение в Швеции (Nilsson, 1985) показало, что эти виды — симпатрические, с частично совпадающими сроками цветения, отличающиеся ароматом цветков и строением колонки — способны к скрещиванию. Найдены гибриды, характеризующиеся смесью ароматического содержимого и промежуточной структурой колонки. Образованию гибридов способствует посещение цветков этих видов ночными бабочками. Выявлено, что у цветков гибридных растений отмечен более низкий процент образования семян, чем у исходных видов (Nilsson, 1985).

Вид образует межродовые гибриды с *Anacamptis pyramidalis*, *Dactylorhiza maculata*, *Gymnadenia conopsea* (Füller, 1978).

Распространение

Ареал евразийский. Северная граница ареала совпадает с границей лесной зоны. Распространен в Европе от Норвегии (70° с.ш.) до Балкан, заходит в Сев. Африку, отмечен на значительной части Азии — Малая Азия, Крым, Кавказ, Зап. и Вост. Сибирь, Монголия (Невский, 1935; Hulten, 1950; Hulten, Fries, 1986; Губанов, 1996).

В России вид распространен во многих регионах европейской части от Калининградской обл. до Урала и от Кольского п-ова, Архангельской и Вологодской обл. — на севере, до Белгородской, Ростовской и Волгоградской обл. — на юге. В азиатской части ареал вида простирается до Бурятии и Читинской обл. (Иванова, 1987). Вид встречается на Кавказе: в Адыгее, Дагестане, Ингушетии, Кабардино-Балкарии, Краснодарском и Ставропольском краях. Карта 32.

Экология и фитоценология

Отличается довольно широкой экологической амплитудой (Вахрамеева и др., 1994). Встречается как на открытых местах, так и при значительном затенении. Растет на сухих и заболоченных местах (но не на болотах), на бедных, от слабокислых до слабощелочных, почвах (Summerhayes, 1951; Allan et al., 1993). В Средней России чаще встречается на подзолистых и дерново-подзолистых почвах с рН 4–6 (Вахрамеева, Денисова, 1988), в Чехии (Procházka, Velíšek, 1983) отмечен на почвах с рН 5,1–8,9. Summerhayes (1951) предполагает, что в зависимости от кислотности почвы возникли две экологические формы. На кислых заболоченных почвах — невысокие растения с густым соцветием, на щелочных почвах в лесах — более высокие растения с длинными узкими листьями. При изучении вида в Тюменской обл. его экологическая пластичность также была подтверждена (Федченко, 2010).

P. bifolia — лесолуговой вид, не обнаруживающий строгой приуроченности к определенным типам фитоценозов. В Зап. Европе его отмечают в лиственных, в том числе буковых лесах (Ziegenspeck, 1936), а в Британии он обычно растет на вересковых пустошах среди *Calluna vulgaris*, *Erica tetralix*, *Nardus stricta* (Summerhayes, 1951). На

изученной нами территории *P. bifolia* растет как в лесах (хвойных, широколиственных, смешанных мелколиственных, чаще березовых), так и на лугах разного типа (чаще суходольных, но также пойменных, реже на заболоченных), а также на вырубках и опушках. При резком изменении условий (например, вырубке) может на несколько лет перейти к подземному существованию, а затем вновь появиться (Вахрамеева и др., 1997а).

В ненарушенных и мало нарушенных местообитаниях в возрастном спектре популяций преобладают взрослые особи (так как в этом состоянии они пребывают значительно дольше, чем в молодом). Типичный возрастной спектр у этого вида: ювенильные — 17%, имматурные — 23%, взрослые вегетативные — 45%, генеративные — 15%.

Морфология

Многолетнее растение с округлым цельным продолговато-яйцевидным клубнем до 2,2 см длиной и 1,5 см в диаметре, оттянутым на конце в шнуровидное окончание — до 5 см длиной. Стебли до 60 см высотой, при основании — с буроватыми влагалищными, выше двумя (редко тремя) сближенными зелеными, продолговато-яйцевидными, суженными к основанию в крылатый черешок листьями 8–18 см длиной и до 6 см шириной. На севере ареала (Мурманская обл.) около половины генеративных особей имеет не два, а один хорошо развитый зеленый лист (Blinova, 2002а), что, по мнению И.В. Блиновой, может отражать специфику стратегии этого вида на Севере в виде адаптации к короткому вегетационному периоду. Выше на стебле 1–3 маленьких ланцетовидных листочка.

Соцветие рыхлое, многоцветковое из 10(8)–30(35) цветков, до 40 см длиной. Прицветники зеленые ланцетные, равны завязи. Цветки с сильным приятным запахом. Листочки околоцветника белые, на концах слегка зеленоватые. Средний наружный листочек яйцевидный, тупой, вогнутый, обращен вверх, до 0,7 см длиной, сближен с двумя внутренними листочками наподобие шлема. Два боковых наружных листочка отклонены в стороны, до 1,0 см длиной, неравнобокие. Губа линейная до 1,2 см длиной, с длинным до 3 см нитевидным на конце заостренным шпорцем. Пыльник обратнойцевидный, с узким связником (расстояние между ними около 1 мм), поэтому его гнезда сближены и почти параллельны. Завязь сидячая скрученная. Плод коробочка до 1,8 см длиной, раскрывается 6 щелями, содержит многочисленные темно-коричневые семена.

$2n = 42$.

Онтогенез

Семена прорастают весной (Fuchs, Ziegenspeck, 1927) в присутствии гриба, образуя протокорм и затем микоризом, который в течение 2–3(4) лет ведет подземный образ жизни (Ziegenspeck, 1936). Протокорм бесцветный округлый размером 1–2 мм. В условиях Московской обл. (Вахрамеева, Денисова, 1988) на 3–4-й год *P. bifolia* переходит к наземному образу жизни — образуется первый зеленый лист, 1–2 придаточных корня и маленький веретенновидный клубень. Зацветают растения самое раннее — на 4-й, а чаще — на 8-й год после появления первого зеленого листа (или на 6–10-й год после прорастания семени). Генеративное состояние длится 10 и более лет. Общая продолжительность жизненного цикла 20–27 лет (возможно и более) (Vakhrameeva, Denisova, 1990). Процент доживания ювенильных растений до генеративного состояния относительно высок и составляет в среднем 27% (Вахрамеева, 2007).

Длительные наблюдения за одними и теми же особями показали, что при наступлении неблагоприятных условий (засуха в первой половине лета, нападение вредителей)

многие растения *P. bifolia* переходят в состояние вторичного покоя. Оно длится чаще 1, реже 2–3 года, чаще наблюдается у молодых особей, чем у взрослых. Изредка во время вторичного покоя растение переходит в следующее возрастное состояние (Вахрамеева, Денисова, 1988).

Ритм сезонного развития и размножение

В Средней России вегетация начинается через 15–20 дней после таяния снега — в начале мая и продолжается до первых заморозков в конце сентября – начале октября. Цветочная стрелка появляется во второй половине мая, цветение происходит с середины июня до первой декады июля. Семена высыпаются в конце августа – начале сентября. Молодые клубни появляются одновременно с развитием листьев (конец апреля – начало мая) и к августу достигают нормального размера, перезимовывают и функционируют следующую весну и лето. Отмирают клубни в сентябре–октябре практически одновременно с отмиранием листьев. Корни формируются примерно на месяц позже клубня, а отмирают одновременно с ним. Длительность вегетационного периода молодых особей (ювенильных, имматурных) на 1–1,5 мес. короче, чем взрослых особей. Особенно четко это проявляется в сухие годы.

Размножение преимущественно семенное. Процент плодообразования колеблется в среднем от 40 до 90, в неблагоприятные годы, снижаясь до 10, а в благоприятные — может достигать 100%. В одном плоде в Московской обл. образуется около $5\,384 \pm 1\,684$ семян, у особи $59\,224 \pm 18\,418$ семян (Царевская, 1975). Семенная продуктивность особи *P. bifolia* в Волжско-Камском заповеднике (Татарстан), по сведениям Л.В. Поярковой (1992), составляла в разные годы от 16 452 до 97 437 семян в сосняке, от 82 161 до 101 763 в березняке и от 60 210 до 111 837 на сенокосном лугу. Наиболее значительную роль при этом играли погодные условия. В Крыму число неповрежденных семян в одном плоде колеблется значительно — от 556 до 7 848 ($3\,971 \pm 354$) (Кучер, 1998). Длительность генеративного периода у *P. bifolia* относительно велика, но растения цветут не каждый год. Нередко после первого цветения наступает перерыв. Максимальная длительность цветения одной особи без перерыва, наблюдавшаяся нами, составляла 6 лет.

Вегетативное размножение происходит лишь в исключительных случаях и, как правило, при повреждении клубня. Нами в Московской обл. было отмечены случаи вегетативного размножения лишь у 0,02% особей за 25-летний период наблюдений. Ю.А. Лукс (1970) изредка наблюдал у *P. bifolia* образование двух дополнительных клубней помимо одного замещающего. Отмечен также единственный случай образования меристематических бугорков на корнях и клубне *P. bifolia* в конце вегетационного сезона после сильной засухи (Быченко, 1992; Татаренко, 1996). Один из этих бугорков нес тонкие столоны с округлыми почками (Татаренко, 1996).

Консортивные связи

Цветки опыляются ночными бабочками (совками, бражниками), после опыления цветок быстро завядает. Дукужова (2003) в качестве опылителей указывает *Hada plebeja* (*Hadena dentina*), *Lamprotes c-aureum* (*Plusia v. aureum*), *Agrostis segetum*, *Aplocera* (*Anaitis*) *plagata*, *Cucullia umbratica*, *Macroglossum* sp., *Deilephila* sp., *Sphinx pinastri*.

P. bifolia тесно связана с микоризой, особенно в молодом возрасте (Сизова, Вахрамеева, 1984). Взрослые особи сильно инфицированы — интенсивность микоризной инфекции 75% (Татаренко, 1996). Отмечена высокая специфичность *Platanthera bifolia* и ее грибного симбионта (Куликов, Филиппов, 1996).

Охрана вида

Изучение популяций *P. bifolia* при различных формах антропогенного воздействия (Вахрамеева, Денисова, 1988; Вахрамеева и др., 1997а) показали, что под воздействием интенсивной рекреации (особенно сопровождающейся сбором букетов), выпаса скота численность популяции быстро снижается, при этом в первую очередь исчезают молодые особи, и через 7–10 лет вид исчезает из фитоценоза. Однако, слабое вытаптывание (например, сбор грибов осенью) может благоприятно сказаться на состоянии популяции, так как исчезают некоторые виды-конкуренты с крупными и ломкими надземными органами. Это же подтверждают и исследования Л.В. Поярковой (1992).

Вид занесен в Красные книги 30 регионов. Охраняется на территории 39 заповедников и 16 национальных и природных парков.

Культивируется в ботанических садах Москвы, Волгограда, Воронежа, Санкт-Петербурга. В культуре может долго сохраняться, но размножается крайне редко. Известен случай самосева в Ботаническом саду в г. Воронеж.

Любка камчатская (неолиндлея камчатская) — *Platanthera camtschatica* (Cham. et Schlecht.) Makino

[*Neolindleya camtschatica* (Cham. & Schlecht) Nevski, *Gymnadenia camtschatica* (Cham. et Schlecht.) Miyabe et Kudo, *Platanthera camtschatica* (Cham. et Schlecht.) Soó comb. superfl.]

Изменчивость и таксономический статус

Таксономический статус вида до сих пор окончательно не определен. С.К. Черепанов (1995) отнес его к роду *Platanthera*, однако, по многим признакам генеративных и вегетативных органов, этот вид значительно отличается от других представителей рода. Детальные морфологическое и молекулярно-генетическое исследования выявили близость *Neolindleya camtschatica* с родами *Galearis* и *Platanthera*, а также значительные отличия от рода *Gymnadenia*, и подтвердили самостоятельный родовой статус этого монотипичного таксона (Efimov et al., 2009).

Распространение

Восточно-азиатский вид. Растет в Хабаровском крае (Амгунский р-н), на Сахалине, Камчатке, Курильских о-вах, а также на севере Японии (Вышин, 1996). Карта 43.

Фитоценология и экология

Растение предпочитает открытые пространства или слабозатененные леса, но может расти и в более тенистых. Чаще встречается на хорошо увлажненных почвах или у воды. Предпочитает почвы с мощным гумусовым горизонтом или места с подтоком вод, богатых минеральными веществами (подножия склонов, выходы грунтовых вод и т.д.). На Камчатке обитает у горячих источников (термофилен).

Встречается в зарослях кустарников, среди разнотравья на влажных участках; по берегам рек и ручьев, иногда на галечнике; в каменноберезняках и ольшаниках среднего пояса гор. Жизненность популяций на Камчатке высокая. Встречается локальными плотными группами (Рассохина, 1998). По нашим наблюдениям на о. Кунашир и о. Монерон состояние популяций вида благополучное.

Морфология

Растения до 60 см высотой, с клубнями до 10 см длиной и до 0,8 см толщиной. Стебель прямой, голый, у основания с 2 чешуевидными листьями. Стеблевые листья в числе 6–10, очередные, до 13 см длиной и 9 см шириной, широкоэллиптические, тупо-

ватые. Соцветие густое, до 17 см длиной и 4 см шириной. Цветки бледно-розовые или розово-лиловые. Прицветники узколинейные, зеленые, длиннее или равны цветкам. Наружные листочки околоцветника до 0,7 см длиной и 0,3 см шириной, продолговато-яйцевидные. Боковые листочки внутреннего круга до 6 мм длиной, тупые. Губа до 0,7 см длиной, клиновидная, на конце с тремя зубцами. Средний зубчик обычно короче двух боковых, слегка загнутых в сторону среднего. Шпорец 0,5 см длиной и 0,5 мм в диаметре. Коробочка до 1,6 см длиной.

$2n = 36-38, 40.$

Онтогенез

Ювенильные растения имеют 3 зеленых листа около 5 см длиной и 1,4 см шириной, длина клубня 3,6 см, а диаметр 0,3 см, придаточных корней 1–2, 2–3 см длиной. Размеры различных органов увеличиваются в процессе онтогенеза. Взрослые особи имеют клубень 10–15 см длиной и 0,9–1,1 см в диаметре, число корней достигает 5–9, а их длина 9–15 см. Клубни и корни существуют около 1,5 лет (Татаренко, 1996).

Размножение и ритм сезонного развития

Цветет в июне–июле. Плоды созревают в сентябре–октябре. Размножается семенами. Плодообразование на о. Кунашир — 50–65% (Татаренко, 1996).

Консортивные связи

Известно, что растения данной жизненной формы сильно микотрофны. Гриб почти всегда присутствует в корнях. Инфицирование 40–90% (Татаренко, 1996).

Охрана вида

Растение устойчиво к вырубке леса, малоустойчиво к вытаптыванию и осушению, не устойчиво к отторжению надземной части (Вахрамеева и др., 1997а). Вид занесен в Красную книгу Российской Федерации, Камчатки, Сахалинская обл. и Хабаровского края. Охраняется на территории Командорского, Курильского и Кроноцкого заповедников.

Растение культивируется в 2 ботанических садах России (Москва, Южно-Сахалинск) (Генофонд..., 2012). В культуре неустойчив.

Любка зеленоцветковая — *Platanthera chlorantha* (Custer) Reichenb.

Изменчивость и таксономический статус

Вид довольно изменчив, известны его формы с тремя или даже четырьмя листьями, с крупными (до 3 см в диаметре) цветками и крупными брактееми. Выделено 26 разновидностей 6 форм (Ziegenspeck, 1936; Füller, 1978; Procházka, Velíšek, 1983). Вид близок к *P. bifolia* по многим параметрам, но отличается прежде всего строением цветка, в меньшей степени — других органов (Вахрамеева, Загульский, 1995). L. Nilsson (1985) считает эти виды симпатрическими, способными к скрещиванию. У них частично совпадают сроки цветения, но в северных частях ареала, по его мнению, гибридов меньше, чем в южных. Гибрид *Platanthera* × *chlorantha* (*Platanthera hybrida* Bruegg.) отмечен во многих странах, в том числе в Швеции (Nilsson, 1985), Чехословакии (Procházka, Velíšek, 1983) и др. В Средней России нам не пришлось наблюдать эти гибриды, но на Сев. Кавказе (Туапсинский р-н Краснодарского края) они встречаются нередко.

P. chlorantha может образовывать и межродовые гибриды — с *Coeloglossum viride* (L.) Hartm., *Gymnadenia odoratissima* (L.) Rich., *Orchis pallens* L. (Füller, 1978).

Распространение

Ареал европейско-малоазиатский. Граница ареала в основном совпадает с границей широколиственных лесов и охватывает территорию почти всей Европы от Британских о-вов и средней части Скандинавии (где в Норвегии доходит до 63° с.ш.) до Испании, Италии, Греции и Крыма. Отсутствует на самом севере, юге и юго-западе Европы. На восток доходит до Волги (Невский, 1935; Смольянинова, 1976; Flora Europaea, 1980).

В России вид распространен на Кавказе, где встречается во всех регионах, а так же в европейской части России. Он захватывает Калининградскую обл., северная граница его проходит в Ленинградской, Тверской, Ярославской, Ивановской обл., доходя на западе до Волги в Нижегородской обл., республиках Марий Эл и Чувашии. Южная граница распространения вида идет по Брянской, Курской, Воронежской, Ростовской и Волгоградской обл. до Мордовии.

Граница ареала в России заслуживает уточнения. В гербарии Московского университета нами (Вахрамеева, Загульский, 1995б) обнаружены образцы *P. chlorantha*, собранные за пределами известного до сих пор ареала — в Архангельской и Вологодской обл. Карта 46.

Экология и фитоценология

По экологическим свойствам близок к *P. bifolia*, однако отличается меньшей требовательностью к увлажнению и реже растет на полностью открытых местах (Голубев, 1984; Вахрамеева, Денисова, 1988; Вахрамеева и др., 1994). Полутеневое растение, обычно встречающееся в условиях от среднего до значительного затенения, но в глубокой тени постепенно исчезает. Мезофит — растет на почвах от сухих до влажных, но никогда на заболоченных. В Крыму, на Сев. Кавказе чаще встречается на сухих участках. Например, в Северо-Осетинском заповеднике в сухом сосняке с можжевельником была найдена крупная полночленная ценопопуляция с высоким процентом генеративных особей. В южной части ареала отмечают устойчивость вида к летним засухам (Ziegenspeck, 1936). *P. chlorantha* обычно растет на довольно бедных, хорошо аэрируемых почвах, от слабо кислых до нейтральных. В Украине вид находили на почвах с pH 6,8–8,2 (Собко, 1989), в Чехословакии с pH 6,8–8,4 (Procházka, Velísek, 1983), в России с pH 5,4–6,9 (Вахрамеева, Загульский, 1995б).

P. chlorantha растет преимущественно в лесах, чаще в широколиственных (дубовых, буковых, грабовых, липовых), реже мелколиственных (как правило возникших на месте широколиственных), смешанных хвойно-широколиственных, изредка может встречаться в сосняках и ельниках с богатым травяным покровом. Есть сведения о произрастании этого вида на лугах — пойменных, суходольных и горных (Ziegenspeck, 1936; Godfery, Godfery, 1933; Nilsson, 1978b; Vakhrameeva, Denissova, 1990; Вахрамеева и др., 1994). Наши наблюдения в разных частях ареала показали, что *P. chlorantha* часто встречается близ «окоп» в древостое, около вырубков, на опушках, вдоль дорог и тропинок (Вахрамеева, Загульский, 1995б). Обычно этот вид не играет существенной роли в фитоценозе, растет единичными экземплярами или образует небольшие скопления, однако в Германии отмечены случаи его доминирования в травостое буковых и сосновых лесов (Füller, 1978). Генеративные особи составляют от 5 до 52% от состава популяции в разных частях ареала.

Морфология

Растение с удлиненным веретеновидным клубнем, 0,8–1,5 см в диаметре, постепенно сужающимся в шнуroidное окончание. Корневая система состоит из 5–6 придаточных

корней. Стебель высотой до 30–60 см, полый, ребристый, в нижней части с 1–2 коричневатými чешуевидными листьями, а выше — с 2 (реже 1–3) сближенными зелеными листьями, с яйцевидной, на конце тупой пластинкой 10–16 см длиной, 2,5–7 см шириной. Выше по стеблю 1–3 мелких ланцетных листочка (брактеи). Соцветие колосовидное рыхлое из 12–19(30) цветков. Цветки зеленоватые, с линейно-ланцетной губой до 1,4 см длиной и 0,3 см шириной с горизонтально направленным булавовидным шпорцем. Тычинка одна с двумя пыльцевыми гнездами, раздвинутыми под острым углом (чем хорошо отличается от близкого вида — *Platanthera bifolia*). Плод — коробочка с многочисленными семенами.

$2n = 42, 54$ и 56 .

Онтогенез

Вначале образуется небольшой протокорм (1–2 мм), несколько позже 1–2-членный микоризом. К осени второго года формируется небольшой побег с листовой почкой, на третий (реже второй или четвертый) год после прорастания семени над поверхностью почвы появляется первый зеленый лист, и растение переходит в ювенильное состояние (Ziegenspeck, 1936; Füller, 1978). По нашим наблюдениям, растение зацветает чаще на 8-й (редко 6-й) год после появления зеленого листа и, соответственно, на 9–11-й год после прорастания семени. В генеративном состоянии может находиться 10 и более лет. За 20 лет наблюдений не была выявлена какая-либо регулярность в цветении конкретных особей. Некоторые растения цвели 4–5 лет подряд, другие в перерывами в 2–3 года, третьи — строго через один год. Во вторичный покой *P. chlorantha* переходит реже, чем *P. bifolia*. В основном это происходит в молодом (ювенильном, имматурном) состоянии и длится 1 год (реже 2–3 года). Продолжительность жизненного цикла 20–27 лет (возможно и более) (Вахрамеева, Загульский, 1995б).

Ритм сезонного развития и размножение

В Средней России *P. chlorantha* — типичное летнезеленое растение. Почка возобновления появляется над поверхностью почвы вскоре после того, как сойдет снег (10–20 апреля). Развертывание листьев начинается в последних числах апреля, окончательного размера они достигают 5–15 мая. В южной части ареала (в Крыму, на Кавказе) почка раскрывается и начинает расти в конце лета — начале осени, в связи с чем В.Н. Голубев (1996) относит этот вид к группе эфемероидов, отрастающих в позднелетне-осенний период. В условиях Средней России зацветает 10–20 июня, полное цветение наступает 25 июня – 5 июля. Цветение длится около 3 недель. Плоды созревают к концу августа – началу сентября, к этому моменту (еще до пожелтения плодов) начинается высыпание семян. Листья желтеют и быстро отмирают в первой половине сентября. Примерно к этому же времени отмирают старые клубни и корни, а молодые (которые будут функционировать на следующий год) приобретают размеры, соответствующие их возрастному состоянию.

В природе размножается только семенами. В разных частях ареала генеративные особи составляли от 5 до 52%, число цветков колебалось от 8 до 27 (в среднем $13,0 \pm 3,5$). Процент цветков, завязавших плоды составлял от 30 до 95, но в особо неблагоприятные по погодным условиям годы снижался до 10 (Вахрамеева, Загульский, 1995б). Средняя семенная продукция одного плода на Зап. Украине по данным М.Н. Загульского $8\ 170 \pm 3\ 890$ (max 14 320). В Крыму (Назаров, 1995а) реальная семенная продукция одного плода составляла 4 100, а соцветия 37 374 семени. По данным Е.Н. Кучер (1998б), число зрелых неповрежденных семян в плоде значительно ниже от 1 629 до

6 821 (среднее $4\ 598 \pm 437$). В природе *P. chlorantha* размножается вегетативно лишь в исключительных случаях (Ziegenspeck, 1936), но в условиях культуры отмечали возникновение одновременно двух и даже трех молодых клубней (Лукс, 1970; Нефедова, 1985).

Консортивные связи

Типичное энтомофильное растение. Дарвин (1950) изучал опыление этого вида, отмечая, что при посещении цветка поллинии прикрепляются к глазам опылителя. При подсыхании каудикул (ножек) поллинии принимают такое положение, что при посещении следующего цветка они прижимаются к поверхности рыльца (Füller, 1978). Вопреки укоренившемуся мнению, цветок *P. chlorantha* обладает запахом (Kugler, 1970), усиливающимся к вечеру. Опыление этого вида в Швеции подробно изучал Nilsson (1978b, 1985). В шпорце содержится от 2 до 4 мл нектара. Отмечена четкая адаптация к насекомым-опылителям (Nilsson, 1978b). Опыляют *P. chlorantha*, в основном, ночные и сумеречные бабочки, способные извлечь нектар из длинного шпорца (Faegri, Pijl, 1971). Всего выявлено 29 видов насекомых, опыляющих этот вид. Е.Н. Кучер (1998б) в Крыму наблюдала опыление *P. chlorantha* совкой-гамма *Autographa gamma* L., однако при этом верхние цветки в соцветии часто остаются неопыленными. Среди опылителей этого вида также указывают виды родов *Hadena*, *Plusia*, *Cucullia* (Дукужова, 2003).

P. chlorantha связана с микоризным грибом в течение всей жизни. Burgeff (1936) отнес этот вид к *Rhizoctonia*. В настоящее время в качестве микоризообразующих грибов у этого вида обнаружены *Ceratobasidium*, *Leptodontidium*, *Phialophora*, *Tulasnella* (Bidartondo et al., 2004).

Охрана вида

Численность вида на большей части его ареала сокращается, поэтому он занесен в Красные книги 25 регионов России.

Растет на территории 13 заповедников и 16 национальных и природных парков России. Культивируется в ботанических садах Москвы, Волгограда.

Любка Хориса — *Platanthera chorisiana* (Cham.) Reichenb. fil.

[*Platanthera ditmariana* Kom., *Pseudodiphryllum chorisianum* (Cham.)

Nevski, р.р. quoad typum]

Изменчивость и таксономический статус

Е. Hulten (1937) считает *P. ditmariana* высокорослой разновидностью *P. chorisiana* (по сходству цветков), хотя отмечает, что последний в некоторых признаках отличается от растений, описанных в 1914 г. В.Л. Комаровым. Во «Флоре СССР» (1935) С.А. Невский предложил новую комбинацию *Pseudodiphryllum chorisianum* (Cham.) Nevski и располагает оба названия *P. ditmariana* и *P. chorisiana* как синонимы. Российские исследователи дальневосточной флоры (Воробьев и др., 1974; Ворошилов, 1982) также считают эти растения, принадлежащими к одному виду. Большинство японских ботаников также не разграничивают эти виды. На наш взгляд это вполне закономерно. Попытка В.Ю. Баркалова (1984) разделить эти виды, не обоснована, а доводы не убедительны. Он пишет, что, несомненно, *P. ditmariana* близок к *P. chorisiana*, но отличается от него габитусом, расположением листьев, отсутствием влагалищ в основании листьев, более крупными размерами цветка и экологией. Экологические условия, безусловно, накладывают отпечаток на габитус растений. Выросшие в тени деревьев или высо-

котравья будут отличаться высотой и размерами от тех, которые растут на открытом месте. У многих видов существует теневая и световая формы. Других же существенных различий между этими видами не приводится. Поэтому мы считаем, что разделять эти два вида не следует. П.Г. Ефимов (2009) относит этот вид к роду *Limnorchis*.

Распространение

Ареал восточноазиатско-североамериканский. Растет в России в Сахалинской обл.: на Курильских о-вах, о. Сахалин, о. Монерон; в Камчатском крае: на Камчатке и Командорских о-вах, а также в Магаданской обл. только в одном месте в районе Беренджинских термальных источников в бухте Шелтинга. За пределами России встречается в Японии (Хоккайдо) и в северо-западной части Сев. Америки (Аляска и Алеутские о-ва) (Невский, 1935; Вышин, 1996). Обнаружен в Хабаровском крае (Ефимов, 2009). Карта 45.

Экология и фитоценология

P. chorisiana обычно растет на открытых местах, а также при слабом затенении, на влажных, сырых, богатых гумусом почвах. Требователен к влажности воздуха. Вид встречается на разнотравных луговинах на склонах приморских террас, в горах, чаще близ снежников, реже на осоково-моховых болотах и вулканических шлаковых полях. Иногда образует большие скопления, чаще растет небольшими разновозрастными группами по несколько особей (3–12). На о. Монерон на уступах приморских террас изредка растет довольно плотными группами, по 30–70 особей, занимающих небольшую площадь — 1–3 кв.м. На о. Кунашир были отмечены довольно крупные ценопопуляции с небольшой плотностью 1–2 до 6 особей на кв. м. со значительным участием ювенильных (около 29%) и генеративных (35–49%) особей (Никитина и др., 1987).

Форма, приближающаяся к *P. ditmariana*, в понимании В.Ю. Баркалова (1984), произрастает в зарослях ивы по долинам рек, в зарослях *Duschekia* spp. (ольховника) и лабазника камчатского (*Filipendula camtschatica*) по склонам гор, на приморских террасах (на Камчатке — в каменноберезняках (*Betula ermanii*) в большом количестве, но встречается по одному, реже — по два растения вместе (Вышин, 1996).

Морфология

Растения с вытянутыми клубнями 0,2–0,5 см толщиной. Стебель 9–35 см высотой, прямой, у основания с 2 чешуевидными светло-коричневыми или буроватыми влагалищами. Стеблевых листьев 2(3), сближенных в нижней части стебля. Нижний лист до 2–7,5 см длиной и 0,7–2,8 см шириной, округло-яйцевидный или яйцевидный, туповатый, с неясно выраженным влагалищем, до 1,3 см длиной; верхний лист меньше нижнего, продолговато-эллиптический, заостренный. Соцветие 2–9 см длиной из 6–22(28) цветков, беловато-зеленых или зеленоватых. Прицветники линейно-ланцетные, длиннозаостренные, длиннее цветков, реже равны им. Верхний наружный листочек околоцветника до 0,24 см длиной и 0,14 см шириной, округло-продолговатый; боковые наружные листочки 0,2–0,26 см длиной и около 0,1 см шириной. Боковые листочки внутреннего круга до 0,16–0,23 см длиной и 0,06–0,09 см шириной, округло-продолговатые или яйцевидные. Губа до 0,13–0,23 см длиной и 0,12–0,2 см шириной, округлая. Шпорец мешковидный, слегка изогнутый, до 0,2 см длиной. Коробочка до 0,5 см длиной.

$2n = 42$.

Онтогенез

Нет сведений.

Ритм сезонного развития и размножение

Цветет в июне — в южных частях ареала, до августа — в северных. Плоды созревают на о. Монерон и юге Сахалина к концу августа, севернее — в октябре. Процент плодообразования довольно высок — 70%. Размножается преимущественно семенами.

Консортивные связи

Цветки опыляются маленькими жуками *Oedemeronia lucidicollis* (Oedemeridae) (Inoue, 1983). Мелкие пчелы и мухи, питающиеся нектаром, вероятно, опыляют и некоторые цветки. Растение сильно микотрофное (59%) (Татаренко, 1996).

Охрана вида

Вид занесен в Красные книги Магаданской и Сахалинской обл. Охраняется в Курильском, Кроноцком и Командорском заповедниках, а также природном парке «Остров Монерон».

В условиях культуры вид неустойчив, т.к. нуждается в постоянной влажности почвы.

Любка ландышеволистная — *Platanthera convallariifolia* Fisch. ex Lindl.

[*Limnorchis convallariifolia* (Fisch. ex Lindl.) Rydb., *Platanthera hyperborea* auct.]

Изменчивость и таксономический статус

Название *Platanthera hyperborea* было использовано для обозначения растений *P. convallariifolia*, найденных на Дальнем Востоке России В.Н. Ворошиловым (1982). *P. hyperborea* является сложным таксоном, внутривидовая систематика которого весьма запутана и ареал требует уточнения (Sheviak, 1999). *P. hyperborea* var. *hyperborea*, по-видимому, распространена в Исландии, Гренландии и Северной Америке. Там была описана новая форма *Platanthera hyperborea* (L.) Lindley var. *hyperborea* f. *alba* Light (Light, MacConaill, 1989). Японские растения, а также, по-видимому, российские популяции принадлежат к *P. hyperborea* var. *viridiflora* (Cham.) Kitamura (Inoue, 1983).

Распространение

Ареал восточноазиатско-североамериканский. Вид в России распространен на Камчатке, Командорских о-вах, а также на Сахалине и Курильских о-вах (Невский, 1935; Вышин, 1996). Встречается также в Японии, на отдельных горах на о. Хоккайдо и о. Хонсю (Ohwi, 1965), и широко распространен в Сев. Америке, Гренландии и Исландии (Luer, 1975; S. Nilsson, 1979; Delforge, 1995). Карта 35.

Экология и фитоценология

Согласно данным Hitchcock et al. (1969), *P. convallarifolia* может расти в тенистых лесах, но на Курильских островах его наблюдали на полностью освещенных участках. По всему ареалу вид находят на постоянно сырых и кислых почвах болот разного типа (Hulten, 1927; Hitchcock et al., 1969; Pridgeon et al., 2001). Типичным местообитанием *P. convallarifolia* являются разнотравные сырые луга. На о. Кунашир вид был изучен нами на сыром лугу на берегу озера в кальдере вулкана. Вид иногда встречается в травянистых альпийских сообществах (Ohwi, 1965), а также в тундре на Командорских о-вах и на термальных участках на Камчатке.

Морфология

Растения с вытянутым клубнем 0,7–1 см в диаметре. Тонкие придаточные корни до 7 см длиной. Толстый полый стебель до 60 см высотой, олиственен на всем протяжении. Листья многочисленные, 8–12 см длиной и 1,5–2,5 см шириной, продолговато-ланцетные, постепенно заостренные. Соцветие до 20 см длиной, густое, многоцветковое, из

(12)20–28(35) цветков. Цветки зеленоватые. Прицветники продолговато-ланцетные, нижние длиннее, а верхние короче цветков. Верхний листочек наружного круга околоцветника до 0,6 см длиной и 0,3 см шириной, боковые листочки наружного и внутреннего кругов околоцветника ланцетные, до 6 мм длиной. Губа линейная, при основании слабо расширенная, до 0,8 см длиной и 0,15 см шириной, тупая. Шпорец до 0,6 см длины. Коробочка 1,5 см длиной.

$2n = 42, 84, 80, 84.$

Онтогенез

Нет сведений.

Ритм сезонного развития и размножение

Вид цветет в июле, в августе завязываются плоды, созревают в сентябре. Вегетативное размножение встречается довольно регулярно у взрослых особей в популяциях на Курильских о-вах.

Консортивные связи

Микоризные грибы *P. convallariifolia* были определены как *Leptodontidium orchidicola* (Cunrah et al., 1987). Интенсивность микоризной инфекции составила у взрослых особей 65% (Татаренко, 1996).

Охрана вида

Охраняется в трех заповедниках России: Курильском, Кроноцком, Командорском. Культивируется в Ботаническом саду БИН РАН в Санкт-Петербурге.

Любка расширенная — *Platanthera dilatata* (Pursh) Lindl. ex G. Beck
[*Orchis dilatata* Pursh, *Limnorchis dilatata* (Pursh) Rydb.]

Изменчивость и таксономический статус

Вид весьма полиморфен. В Сев. Америке описано несколько разновидностей этого вида. *P. dilatata* var. *dilatata*, var. *leucostachys* (Lindley) Luer, и var. *albiflora* (Chamisso) Ledebour (Luer, 1975).

Распространение

Ареал восточноазиатско-североамериканский. Вид встречается на территории России только на Командорских о-вах. Большая часть ареала находится в северо-западной части Сев. Америки (Вышин, 1996). Карта 39.

Экология и фитоценология

Вид имеет узкую экологическую амплитуду и произрастает на болотах разного типа или на лугах, в условиях достаточного освещенности, влажности и богатства почвы. Скопления особей могут насчитывать тысячи экземпляров (Luer, 1975).

Морфология

Растения с вытянутым клубнем 0,5–0,8 см в диаметре. Придаточные корни в числе 5–7, длиной до 8 см. Стебель до 60 см высотой. Листья многочисленные, ланцетные или продолговато-ланцетные, до 20 см длиной и 2,5 см шириной, заостренные или тупо-заостренные. Соцветие, густое, до 20 см длиной из 20–50 цветков. Цветки белые, верхний наружный листочек околоцветника округло-яйцевидный, 0,5 см длиной и 0,4 см шириной, тупой. Боковые наружные листочки неравнобокие, яйцевидные, 0,7 см длиной и 0,3–0,4 см шириной, тупые, с 5 жилками. Губа ланцетная, при основании несколько ромбовидно расширенная, 0,7–0,8 см длиной и 0,2–0,3 см шириной. Шпорец цилиндрический, около 0,7 см длиной, согнутый.

$2n = 42$.

Онтогенез

Нет сведений.

Ритм сезонного развития и размножение

Летнезеленое растение, цветет с мая до августа (Luer, 1975). На Командорских о-вах цветет в июле–августе, продолжительность периода вегетации составляет 3,5 месяца. Семенное размножение вида не изучено. Наличие вегетативного размножения вполне вероятно, поскольку его наблюдали у всех других видов орхидных этой же жизненной формы.

Консортивные связи

Нет сведений.

Охрана вида

Растение занесено в Красную книгу Камчатки. Охраняется на территории Командорского заповедника.

Любка дальневосточная — *Platanthera extremiorientalis* Nevski
 [*P. metabifolia* F. Maek., *P. bifolia* (L.) Rich. subsp. *extremiorientalis* (Nevski) Soó]

Изменчивость и таксономический статус

Нет сведений.

Распространение

Ареал восточно-азиатский. *P. extremiorientalis* замещает на Дальнем Востоке *P. bifolia*. *P. extremiorientalis* встречается в России в Приморском и Хабаровском краях, в Амурской области, в Еврейской АО (в долине р. Самара и окр. г. Биробиджан) (КК ЕАО, 2006) и в Сахалинской обл. — на Сахалине и Курилах. За пределами России вид встречается в Китае и Японии на о. Хоккайдо (Невский, 1935; Ohwi, 1965; Ворошилов, 1982; Вышин, 1996). Карта 31.

Экология и фитоценология

Вид светолюбив, но может переносить умеренное затенение, произрастая в зарослях кустарников или бамбучника. Нетребователен к почвам, но чаще встречается на хорошо аэрируемых субстратах. *P. extremiorientalis* обитает в светлых листовых лесах, на полянах и опушках, на открытых пространствах лугов и болот. На территории Приморского края мы отмечали *P. extremiorientalis* в дубняках из *Quercus mongolica*, где сомкнутость крон составляла 0,6, а проективное покрытие травяного яруса — 15%, и в смешанных лесах из *Q. mongolica*, *Betula davurica* и *B. platyphylla*. На луговых участках среди отдельных деревьев *Quercus mongolica* и зарослей *Lespedeza bicolor*, а также на сырых лугах в сомкнутом травостое вместе с *Platanthera hologlottis* и *Pogonia japonica*.

Популяции *P. extremiorientalis* насчитывают до 50–150 экз., иногда встречаются единичные особи либо небольшие группы (3–7 экз.). Размещение растений по площади ценоза рассеянное.

Морфология

Растение с продолговато-яйцевидным клубнем около 1 см в диаметре, переходящим в шнуровидное корневое окончание до 5 см длиной. Придаточные корни в числе 4–6, длиной 5–7 см. Стебель до 65 см высотой, прямой, толстый, при основании с 2 сближенными листьями. Листья 10–15 см длиной и 4–6 см шириной, продолговато-обрат-

нойцевидные или эллиптические, тупые. Соцветие до 20 см длиной и 3,5 см в диаметре, из 7–14 цветков. Прицветники ланцетно-линейные, короче цветков. Цветки белые. Наружный листочек околоцветника до 0,8 см длиной и 0,5 см шириной, широкояйцевидный; боковые наружные листочки до 1 см длиной и 0,5 см шириной, неравнобокие, яйцевидно-ланцетные. Два внутренних листочка околоцветника до 0,65 см длиной и 0,2 см шириной, ланцетные. Губа язычковидная, до 1,5 см длиной и 0,25 см шириной. Шпора до 2,5 см длиной, тонко цилиндрическая, горизонтально или вниз направленная, на конце булавовидно утолщенная.

$2n = 42$.

Онтогенез

Протокормы *P. extremiorienthalis* на первых этапах развития представляют собой недифференцированные образования, диаметром 3–5 мм, с выростами, несущими пучки эпидермальных волосков. Апекс протокорма может сразу образовать побег с двумя влагалищными и одним зеленым листом; из пазушной почки влагалищного листа формируется первый стеблекорневой тубероид. Некоторые протокормы вместо надземного побега формируют 2–3-летние микоризомы, нарастание которых происходит моноподиально с образованием клубневидных годичных приростов, сплошь покрытых эпидермальными волосками. Таким образом, микотрофная стадия онтогенеза продолжается 1–3(4) года. Растение, образовавшее первый зеленый лист, переходит в ювенильную стадию. Ювенильные особи имеют один лист длиной 3–4 см, шириной 0,7–0,9 см, 1–2 корня менее 2 см длиной и клубень диаметром 0,6 см. Взрослые вегетативные растения имеют два прикорневых листа длиной до 8 см и шириной до 3 см, 5–6 придаточных корней 5 см длиной, клубень до 1,5 см в диаметре, с длинным (до 5 см) окончанием. Общая продолжительность онтогенеза *P. extremiorienthalis* составляет 7–15 лет (Татаренко, 1996).

Ритм сезонного развития и размножение

Внутрипочечное развитие побега продолжается два года. В начале первого вегетационного сезона закладывается апекс «внучатой» почки, который остается слабо дифференцированным в течение года. Во втором вегетационном сезоне апекс за два месяца образует стебле-корневой тубероид с почкой возобновления. К концу лета в почке наполовину сформирован генеративный побег. Весной следующего года развитие генеративного побега завершается, и особь в июле переходит к цветению. Плоды созревают в августе–сентябре.

По нашим данным, семенная продуктивность особи составляет $55\ 860 \pm 500$. Плодообразование достигает 80%. Вегетативное размножение за счет развития двух дочерних тубероидов на одном материнском растении происходит редко. В популяциях *P. extremiorienthalis* в Приморском крае не более чем у 10% взрослых особей мы наблюдали вегетативное размножение (Татаренко, 1996; Татаренко, Вахрамеева, 1998).

Консортивные связи

К опылителям *P. extremiorienthalis* относятся дневные и ночные бабочки (Inoue, 1983).

Микориза хорошо развита как у молодых, так и у взрослых растений ($C=55-65\%$). Гриб проникает в придаточные корни, а также в тонкие корневые окончания клубней. В протокормах грибок находится в виде свежих пелотонов ($C=85\%$). Молодые корни, отрастающие в основании почки возобновления уже в середине лета, заражаются при длине 1,5–2,5 см. В августе–сентябре наблюдается первый сезон заражения и последующего

переваривания пелотонов в этих корнях. Зимующие корни содержат, преимущественно, крахмал и совсем небольшое количество гриба. В начале лета следующего года наблюдается повторная массовая инвазия микоризных грибов в клетки корня. Процессы переваривания пелотонов и проникновения новых грибов находятся в равновесии на протяжении всего вегетационного сезона. Свежие пелотоны были отмечены нами даже осенью в отмирающих вместе с побегом старых корнях (Татаренко, 1995).

Охрана вида

Растения выносят однократное сенокошение, умеренный выпас и осушение местобитаний. Однако, рекреационные нагрузки в окрестностях городов и поселков губительно сказываются на состоянии природных популяций вида.

Вид занесен в Красные книги Еврейской АО и Хабаровского края. Он произрастает на территории 10 заповедников: Ботчинский, Большехехцирский, Комсомольский, Курильский, Лазовский, Хинганский, «Кедровая Падь», Дальневосточный морской, Сихотэ-Алинский, Поронайский.

В культуре вид хорошо растет, но не размножается.

Любка Фрейна — *Platanthera freynii* Kraenzlin

[*P. densa* Freyn., *P. chlorantha* subsp. *orientalis* (Schlechter) Soó,
P. chlorantha (Cust.) Reichenb. var. *orientalis* Schlechter]

Изменчивость и таксономический статус

P. freynii — викарирующий вид. Он замещает *Platanthera chlorantha* в восточной части ее ареала. Виды очень близки по своим морфологическим, экологическим и фитоценологическим характеристикам. Некоторые исследователи считают *P. freynii* подвидом — *P. chlorantha* (Cust.) Reichenb. subsp. *orientalis* (Schlechter) Soó (Ворошилов, 1982). Л. Фрейн, а позднее и Ф. Крэнцлин, считали этот вид гибридом с *Platanthera chlorantha* и *P. obtusata*, что, по мнению С.А. Невского (1935), совершенно неверно.

Распространение

Ареал восточно-азиатский. В России вид растет в Вост. Сибири, Забайкальском крае (Даурия), Амурской обл., Еврейской АО, в Приморском и Хабаровском краях (нижнее течение р. Амур и Уссури). За пределами России встречается в Сев.-Вост. Китае, Японии и Корее (Невский, 1935; Иванова, 1987; Вышин, 1996). Карта 45.

Экология и фитоценология

Platanthera freynii выдерживает сильное затенение, но лучше растет и цветет в разреженных участках леса. Растет в широколиственных и смешанных лесах, по опушкам, в лесах из черной березы, в зарослях кустарников, на прогалинах.

Морфология

Растения с продолговато-яйцевидным клубнем, имеющим тонкое шнуровидное окончание. Стебель до 60 см высотой, прямой, толстый, выше основания с 2(3) почти супротивными яйцевидными или продолговато-яйцевидными туповатыми листьями 10–20 см длиной, 3–7 см шириной, выше расположены еще 1–2 маленьких ланцетных листа. Соцветие 10–20 (до 26) см длиной, довольно рыхлое, из 8–20 белых цветков. Цветки без запаха. Наружные листочки околоцветника неравные: средний 0,8–1,0 см длины, тупой, боковые 1,0–1,3 см длиной, неравнобокие, приостренные, внутренние — около 1,0 см длиной, неравнобокие, согнутые. Губа 1,2–2,0 см длиной и 0,3 см шириной, продолговато-линейная (язычковидная), тупая. Шпорец 2–3 см длиной и

1,5 мм шириной, обычно поднят вверх, к верхушке булавовидно утолщен. Пыльник с широким связником. Гнезда пыльников расходящиеся.

Онтогенез

Нет сведений.

Размножение и ритм сезонного развития

Цветет с конца июня по август. Размножается семенами.

Консортивные связи

Гриб почти всегда присутствует в корнях этого вида (Татаренко, 1996).

Охрана вида

Platanthera freynii охраняется в России только на региональном уровне. Вид занесен в Красные книги Еврейской АО, Хабаровского и Забайкальского краев.

Он произрастает на территории 7 заповедников: Большехехцирского, Дальневосточного морского, Лазовского, «Кедровая Падь», Сихотэ-Алинского, Комсомольского, Хинганского.

Любка цельнобуая — *Platanthera hologlottis* Maxim.

[*Limnorchis hologlottis* (Maxim.) Nevski]

Изменчивость и таксономический статус

Нет сведений.

Распространение

Ареал восточно-азиатский. В России *P. hologlottis* встречается в Вост. Сибири, в Амурской обл., Еврейской АО, в Хабаровском и Приморском краях, в Сахалинской обл. — на Южных Курильских о-вах, а за пределами России — в Корее, Китае, Японии (Невский, 1935; Ohwi, 1965; Вышин, 1996). Карта 39.

Экология и фитоценология

Вид приурочен к открытым местообитаниям, способен переносить лишь слабое затенение невысокими кустарничками *Vaccinium uliginosum*. *P. hologlottis* произрастает на сырых лугах, реже — на сфагновых болотах, в условиях достаточного увлажнения. Жизненность особей значительно выше на хорошо гумусированных почвах сырых лугов, чем на бедных сфагновых субстратах. В Приморском крае сопутствующими видами *P. hologlottis* на сырых лугах являются *Sanguisorba parviflora*, *Saussurea amurensis*, *Scorzonera radiata*, *Ranunculus grandis*, *Arundinella hirta*. Такие луговые сообщества характеризуются богатым видовым составом (более 50 видов на 100 м²), проективное покрытие составляет около 90%. Состояние большинства популяций, обследованных на территории Приморского края, устойчивое. В составе ценопопуляций по нашим наблюдениям в заповеднике «Кедровая падь» около 10–15% ювенильных и 30–40% генеративных растений, средняя плотность 4,2, максимальная 11,2 особи на 1 кв.м. Размещение растений *P. hologlottis* по площади ценоза рассеянное, часть особей образует неплотные скопления.

Морфология

Клубень длинный, 4–8 см, около 1 см в диаметре. Многочисленные придаточные корни достигают в длину 8–10 см. Стебель до 90 см высотой, толстый, прямой, с многочисленными линейно-ланцетными длинно-заостренными листьями, 10–15 см длиной и 1–1,5 см шириной. Соцветие плотное, до 25 см длиной, из 17–42(58) белых цветков. Прицветники длинно-заостренные, нижние длиннее цветков, а верхние — короче.

Верхний листочек наружного круга околоцветника до 0,7 см длиной и 0,3 см шириной, эллиптический, тупой, боковые листочки чуть крупнее, неравнобокие. Боковые листочки внутреннего круга околоцветника до 0,6 см длиной и 0,35 см шириной, косо-яйцевидные. Губа до 0,9 см длиной и 0,3 см шириной, продолговато-обратнояйцевидная, тупая. Шпорец до 2 см длиной, согнутый. Коробочка около 1,5 см длиной.

$2n = 42$.

Онтогенез

Ювенильные растения имеют один прикорневой лист, 6 см длиной и 0,4 см шириной, длина клубня составляет 1,5 см, 2–3 придаточные корни имеют длину 2–3 см. Имматурные растения имеют два прикорневых листа, все размеры примерно в два раза превышают размеры органов ювенильных растений. Взрослые вегетативные растения образуют надземный побег с 3–4 листьями, все части растения достигают размеров, характерных для вида. Общая продолжительность онтогенеза составляет 13–20 лет.

Ритм сезонного развития и размножение

Внутрипочечное развитие годичного побега продолжается около двух лет. Заложение его апекса происходит в дочерней почке в мае, одновременно с началом вегетации и образованием надземных органов материнского побега. Через год данная почка принимает на себя функцию почки возобновления и начинает развиваться с образованием стеблекорневого тубероида. К июлю того же года дочерний тубероид уже полностью сформирован; в основании почки возобновления начинают рост придаточные корни. У генеративных особей в это же время в почке формируется соцветие. Цветение происходит в июле следующего года, созревание семян и отмирание всего побега — в сентябре–октябре. Вегетационный период вида составляет около 5 месяцев.

Плодообразование достигает в Приморском крае 78%, а семенная продуктивность особи составляет 14 000–15 000 семян (Татаренко, 1996). Об успешности семенного размножения вида можно судить по достаточно большому числу ювенильных растений, присутствовавших в каждой из изученных популяций.

Вегетативное размножение наблюдается у взрослых особей, когда вместо одного замещающего дочернего тубероида образуются два, реже три (Kumazawa, 1958). В Приморском крае России вегетативное размножение наблюдалось у 17% особей (Татаренко, 1991). Вегетативное размножение свойственно только взрослым растениям, ювенильные и имматурные особи формируют только один дочерний тубероид.

Консортивные связи

Опылителями *P. hologlottis* являются ночные бабочки (Inoue, 1983).

Средняя интенсивность микоризной инфекции составляет 59% (Татаренко, 1995). Особи, находящиеся в разных онтогенетических состояниях, инфицированы примерно одинаково.

Охрана вида

Вид достаточно широко распространен, и поэтому не включен в списки охраняемых растений Дальневосточного региона. Вид чувствителен к осушению местообитаний. Сенокосение, слабый выпас, и слабые рекреационные нагрузки *P. hologlottis* переносит хорошо. Растет на территории 10 заповедников: «Бастак», Большехехирский, Дальневосточный морской, «Кедровая Падь», Курильский (охранная зона), Лазовский, Сихотэ-Алинский, Уссурийский, Ханкайский, Хинганский.

Любка Максимовича — *Platanthera maximowicziana* Schlechter
[*P. cornu-bovis* Nevski, *P. mandarinorum* Reichenb. fil. var. *maximowicziana* (Schlechter) Ohwi,
P. mandarinorum Reichenb. fil. var. *cornu-bovis* (Nevski) K. Inoue]

Изменчивость и таксономический статус

П.Г. Ефимов ((2007а, 2009) отмечает большую полиморфность вида и полагает, что *P. mandarinorum* в России представлен единственной разновидностью *P. mandarinorum* var. *cornu-bovis* (Nevski) Kitag, встречающейся на юге Приморского края, южных островах Курильской гряды и, вероятно, на Сахалине.

Распространение

Ареал восточно-азиатский. *P. maximowicziana* встречается в России на юге Приморского края и в Сахалинской обл. на южных Курильских островах: Итуруп, Уруп, Шикотан, Чирпой, Брат Чирпоев. Вид широко распространен в Японии, Китае и на Корейском п-ове (Ohwi, 1965; Nakai, 1952; Ворошилов, 1982; Вышин, 1996; КК Сахалинской обл., 2005). Карта 46.

Экология и фитоценология

Экологическая и фитоценологическая приуроченность *P. maximowicziana* сходна с *P. extremiorientalis*. Оба вида часто произрастают по соседству. Почвенные условия, в которых может произрастать данный вид, достаточно разнообразны по содержанию органических веществ, реакция почвенного раствора корнеобитаемого слоя кислая (рН=4,5–5,5).

На Южных Курилах любка Максимовича растет на разнотравных лугах по приморским склонам, на осоковых болотах и в каменноберезниках (КК Сахалинской обл., 2005). В Приморском крае *P. maximowicziana* встречается в лиственных лесах, преимущественно в дубняках из *Quercus mongolica*, где произрастает вдоль лесных тропинок и на других участках с уплотненным опадом. Проективное покрытие травяного яруса в таких местообитаниях составляет около 20%, то есть конкуренция с другими травянистыми растениями невелика. *P. maximowicziana* может также обитать и на открытых участках, например, на сырых лугах. В таких местообитаниях проективное покрытие трав достигает 85%, однако *P. maximowicziana* успешно существует в условиях повышенной конкуренции. *P. maximowicziana* не образует крупных популяций. Число особей вида в одном местообитании обычно не превышает 35–50 экземпляров, рассеянно размещающихся по площади ценоза (Татаренко, 1996).

Морфология

Клубень вытянутый, диаметром до 1 см, длиной 5 см, без длинных шнуровидных окончаний. Придаточные корни до 5 см длиной. Стебель 30–50 см высоты, прямой, толстоватый, в нижней половине с 1 крупным листом 4–7 см длиной и 3–4 см шириной. Соцветие до 10 см длиной, рыхлое, из 9–18(22) цветков, зеленоватых или зеленоватобелых. Прицветники ланцетные. Верхний наружный листочек околоцветника до 0,8 см длиной, широкояйцевидный, тупой. Боковые листочки до 1,0 см длиной, ланцетные, туповатые, с 3 жилками. Два внутренних листочка до 0,8 см длиной, неравнобоко-яйцевидные, быстро суженные к верхушке, туповатые. Губа до 1,6 см длиной и 0,2 см шириной, линейная, туповатая. Шпорец до 2 см длиной, толстый, слегка согнутый. Коробочка удлинненно-цилиндрическая, до 3 см длиной.

$2n = 42$.

Онтогенез

Общая продолжительность онтогенеза составляет 8–20 лет. Число листьев (1) не изменяется в ходе онтогенеза особи, однако в прегенеративном периоде лист всегда прикорневой, а у генеративных особей он расположен на середине стебля. Молодые растения *P. maximowicziana* ничем не отличаются от ювенильных и имматурных особей *P. extremiorientalis*. Поэтому в тех местообитаниях, где оба вида встречаются вместе, невозможно определить видовую принадлежность молодых растений.

Взрослые вегетативные растения имеют один крупный прикорневой лист до 10 см длиной и 3 см шириной, 5–6 корней длиной 5 см и клубень длиной 4–5 см (Татаренко, 1996).

Ритм сезонного развития и размножение

Сезонное развитие годичных побегов *P. maximowicziana* не отличается от *P. extremiorientalis*. Внутривидовое развитие каждого годичного побега продолжается два года. Вегетационный период вида начинается в конце мая, когда над землей появляются зеленые листья вегетативных особей. Цветение начинается в конце июня – июле и продолжается около месяца. Плоды созревают в августе–сентябре. Успешное семенное размножение (плодообразование составляет 85%) обеспечивает высокую численность молодых возрастных групп в популяции. Вегетативное размножение отмечено у 10% особей в обследованных нами на территории Приморского края популяциях этого вида. Два дочерних тубероида одновременно могут возникать на материнском растении, находящемся во взрослом вегетативном или генеративном возрастных состояниях. Молодые особи *P. maximowicziana* вегетативно не размножаются (Татаренко, 1996).

Консортивные связи

Опылители *P. maximowicziana* — дневные и ночные бабочки (Inoue, 1983). Вид является сильным микотрофом. Микоризная инфекция в тонких придаточных корнях составляет 45–65% у особей всех возрастных групп. Клубневые окончания тубероидов, равномерно утолщенные по всей длине, заражены менее интенсивно ($C=25-35\%$). Участки с микоризой узкими полосами вытянуты вдоль поверхности клубня, при этом большая часть клеток паренхимы остается свободной от гриба. Подобно *P. extremiorientalis*, у этого вида образование микоризы и переваривание гиф гриба наблюдается в придаточных корнях в течение двух сезонов: в начале и конце лета (Татаренко, 1995).

Охрана вида

P. maximowicziana устойчив ко многим антропогенным нагрузкам, таким как сенокосение, слабый выпас, осветление местообитания после вырубки деревьев или кустарников. Вид занесен в Красную книгу Сахалинской обл. В Приморском крае вид довольно редок, однако необходимость в специальных охранных мерах пока отсутствует. Он растет на территории 4 заповедников: Лазовский, «Кедровая падь», Дальневосточный морской, Сихотэ-Алинский.

Любка офрисовидная — *Platanthera ophrydioides* Fr. Schmidt

[*P. mandarinorum* Reichenb. fil. subsp. *ophrydioides* (Fr. Schmidt) K. Inoue]

Изменчивость и таксономический статус

Вид весьма вариабелен. Внутривидовая систематика довольно подробно изучена в Японии (Ohwi, 1965; Inoue, 1983). На юге Японии описана *P. ophrydioides* var. *australis* Ohwi с овально-ланцетными или линейно-продолговатыми листьями. На о. Хоккайдо и севере о. Хонсю встречается *P. ophrydioides* var. *takedae* (Makino) Ohwi (*P. takedae*

Makino, *P. ophrydioides* subsp. *takedae* (Makino) Soó с более мелкими цветками, чем у типичных образцов, и коническим шпорцем 1 мм длиной. Для о. Хонсю указывается var. *uzensis* Ohwi, имеющий губу 3–4 мм длиной и шпорец 2–2,5 мм длиной. П.Г. Ефимов (2007а, в, 2009), вслед за К. Inoue (1983), считает этот вид подвидом *P. mandarinorum* subsp. *ophrydioides*. Отмечены гибриды на южных Курилах.

Распространение

Ареал восточно-азиатский. В России *P. ophrydioides* произрастает в Сахалинской обл. (о. Сахалин и Курильские о-ва), в Амурской обл., в Приморском и Хабаровском краях (окр. Советской Гавани и протока Малая Дуки). Вид также встречается на всех крупных островах Японии, кроме Окинавы (Невский, 1935; Ohwi, 1965; Вышин, 1996, КК Хабаровского кр., 2008). Карта 41.

Экология и фитоценология

P. ophrydioides характеризуется весьма широкой экологической амплитудой по отношению к условиям освещенности, встречаясь как на затененных, так и на открытых участках. Диапазон типов почв, на которых произрастает данный вид, также весьма широк: от бедных, супесчаных до хорошо гумусированных лугово-дерновых и лесных почв. Вид не встречается в местообитаниях с избыточным увлажнением. Вид произрастает на лугах разного типа, в зарослях кустарников, в Японии — в хвойных и хвойно-широколиственных лесах. *P. ophrydioides* хорошо переносит конкуренцию с другими травянистыми растениями, обитая в сомкнутых луговых сообществах.

За десятилетний период наблюдений нами ни разу не были обнаружены крупные популяции *P. ophrydioides* как в Приморском крае, так и на Курильских о-вах. В различных местообитаниях были найдены лишь небольшие разновозрастные группы особей по 2–5 экз.

Морфология

Растение с вытянутым клубнем, 0,9 см в диаметре. Стебель до 35 см высотой, прямой, тонкий, в нижней половине с 1 сидячим листом 5–7 см длиной и 2–3 см шириной. В верхней части стебля имеются 2–3 мелких ланцетно-линейных листа, размеры которых постепенно уменьшаются к соцветию. Соцветие до 10 см длиной, рыхлое, из 5–11 зеленоватых цветков. Прицветники линейно-ланцетные, нижние длиннее, а верхние короче цветков. Верхний наружный листочек околоцветника до 0,4 см длиной, туповато-заостренный, яйцевидный, боковые наружные листочки до 0,5 см длиной, линейно-ланцетные, заостренные, с 1 жилкой. Два внутренних листочка до 0,5 см длиной, неравнобоко-яйцевидные, быстро суженные к верхушке, острые. Губа до 1,0 см длиной и 0,15 см шириной, узколинейная, туповатая. Шпорец до 1,2 см длиной и 0,1 см толщиной, прямой. Коробочка 1,5–1,8 см длиной, эллипсоидальная.

$2n = 42$.

Онтогенез

Протокормы были изучены нами в природной популяции *P. ophrydioides* в пихтовом лесу на склоне г. Фудзи (Япония), где было обнаружено скопление молодых особей на разных стадиях развития. Протокормы достигают 3–6 мм в длину. На протокорме формируется либо утолщенный микоризом, продолжающий моноподиальный рост побега, либо стеблекорневой тубероид, развивающийся из апикальной почки. Большинство протокормов образовало зеленый лист уже на второй год после прорастания семени. Однако, некоторые экземпляры имели по 2–4 годичных прироста в виде микоризомов. Таким образом, микогетеротрофная стадия жизни этих особей может продолжаться от 1 до 5 лет.

Ювенильное растение имеет один прикорневой лист 2,5–3 см длиной и 0,4–0,6 см шириной. Длина клубня составляет около 1 см, а толщина 3 мм, придаточные корни отсутствуют. Взрослые вегетативные особи имеют один прикорневой лист 3–5 см длиной и 2–3 см шириной. Длина клубня достигает 4–6 см, появляются 2(3) придаточных корня. У генеративных особей зеленый лист расположен на середине стебля.

Ритм сезонного развития и размножение

Внутрипочечное развитие годичного побега продолжается в течение трех лет (Tatarenko, Kondo, 2003). На четвертый год образуются надземные органы. Вегетационный период во всех частях ареала составляет 5–6 месяцев. Соцветие закладывается в почке за год до цветения. Генеративные особи цветут в июле, плоды созревают в сентябре. В октябре побег отмирает целиком, включая подземную часть. Дочерний тубероид зимует. В основании почки возобновления уже с лета сформированы молодые придаточные корни.

Иногда отмирает только надземная часть побега, а базальная часть, несущая пазушные почки и придаточные корни, сохраняется вместе со старым тубероидом в течение следующего сезона вегетации. Такое растение, пребывающее в состоянии вторичного покоя, было обнаружено нами случайно при исследовании подземных органов других растений *P.ophrydioides* (Татаренко, 1996). По-видимому, переход ко вторичному покою свойствен данному виду так же, как и большинству других клубневых орхидей.

Растения размножаются, преимущественно, семенным путем. Плодообразование составляет 65%. Случаи вегетативного размножения особей ни разу не были отмечены в ходе наших исследований.

Консортивные связи

Цветки *P.ophrydioides* опыляют различные бабочки (Иноуэ, 1983).

Протокормы и микоризомы *P.ophrydioides* сильно микотрофны. У ювенильных растений, сохраняющих связь с протокормом, питание осуществляется как за счет фотосинтеза, так и посредством микоризного гриба. У взрослых растений микориза образуется как в тонких придаточных корнях, так и в несильно утолщенных окончаниях тубероидов. Интенсивность микоризной инфекции велика во всех возрастных состояниях (С=58%) (Татаренко, 1995).

Охрана вида

P.ophrydioides встречается довольно редко. В последние годы исчезает из-за пожаров и лесозаготовок. Вид занесен в Красные книги Российской Федерации, Сахалинской обл. и Хабаровского края. Растет на территориях Курильского и Сихотэ-Алинского заповедников, а также в охранной зоне заповедника «Кедровая Падь».

Любка сахалинская — *Platanthera sachalinensis* Fr. Schmidt

Изменчивость и таксономический статус

P.sachalinensis var. *hondoensis* Ohwi имеет меньше цветков в соцветии, чем типичная форма (Ohwi, 1965).

Распространение

Ареал восточно-азиатский. В России вид встречается в Сахалинской обл. — на юге о. Сахалин и на Южных Курилах (Невский, 1935, Вышин, 1996), а также в Хабаровском крае (окр. Николаевска-на-Амуре и с. Мариинское). Большая часть ареала нахо-

дится в Японии (о-ва Хоккайдо, Хонсю, Сикоку, Кюсю) (Ohwi, 1965; Inoue, 1983; КК Хабаровского кр., 2008). В России находится на северной границе ареала. По мнению П.Г. Ефимова (2007а), указания для материковой части Азии ошибочны — вид растет преимущественно в южной и центральной частях о. Сахалин. Карта 33.

Экология и фитоценология

P. sachalinensis произрастает в смешанных лесах и на лугах. Популяция, изученная нами на о. Кунашир, произрастала на разнотравном лугу на склоне сопки. В сообществе доминировал *Sasa* sp., а также *Sanguisorba parviflora*, *Galium* sp., *Trifolium repens* и *Festuca rubra*. Проективное покрытие травяного покрова составляло более 95%, при средней высоте травостоя 25–35 см. Кроме *P. sachalinensis* в этом местообитании произрастало еще 5 видов орхидных: *Platanthera extremiorientalis*, *Gymnadenia conopsea*, *Tulotis fuscescens*, *Dactylorhiza aristata* и *Liparis kumokiri*.

Морфология

Растение с продолговато-яйцевидным клубнем со шнуровидным окончанием. Стебель до 30–50 см высотой, прямой, толстый, у основания с 2(3) листьями. Листья 8–13 см длиной и 4–6 см шириной, продолговато-яйцевидные, островатые. В верхней части стебля расположены 2–5 мелких, ланцетно-линейных листьев. Соцветие до 12–20 см длиной, плотное, многоцветковое. Цветки беловато-зеленые. Прицветники линейно-ланцетные, верхние длиннее, а нижние короче цветков. Верхний наружный листочек околоцветника до 0,4 см длиной, яйцевидный, боковые наружные листочки чуть более вытянутые, до 0,5 см длиной. Два внутренних листочка околоцветника до 0,3 см длиной, продолговато-яйцевидные, быстро суженные к верхушке. Губа до 0,8 см длиной и 0,15 см шириной, линейная. Шпорец до 1,5 см длиной, нитевидный, заостренный.

2n=42.

Онтогенез

Нет сведений.

Ритм сезонного развития и размножение

Цветет в июле–августе. Размножается преимущественно семенами. Вегетативное размножение не отмечено.

Консортивные связи

P. sachalinensis в Японии опыляется *Sineugraphe disgnosta*, *Athetis lineosa*, *Sypna hercules* (Inoue, 1983).

Микоризными симбионтами этого вида являются *Rhizoctonia*, сходные с *R. repens* (Nishikawa, Ui, 1976). Интенсивность микоризной инфекции, по нашим данным, велика С=65%).

Охрана вида

Исчезает из-за пожаров и лесозаготовок.

Вид занесен в Красную книгу Хабаровского края. Растет на территории Курильского заповедника.

Любка комарниковая — *Platanthera tipuloides* (L. fil.) Lindl.

Изменчивость и таксономический статус

Вид полиморфный (Ефимов, 2007в) — var. *behringiana*, var. *sorori*, var. *tipuloides*, subsp. *nipponica*. П.Г. Ефимов (2009) описал новый гибрид из России, найденный в Сихотэ-Алинском заповеднике в окр. урочища Благодатное, где перекрываются ареалы

родительских видов — *P. xinoui* (*P. mandarinorum* × *P. tipuloides*. Luer (1975) указывает *P. tipulodes* var. *behringiana* (Rydberg) Hulten для Алеутских о-вов.

Распространение

Ареал восточно-азиатский. Вид произрастает в России — в Вост. Сибири: в Читинской обл. (бассейн р. Олекмы), Иркутской обл. (пос. Казачинское), в Республике Саха (Якутия) и на Дальнем Востоке: в Магаданской обл., на Камчатке и Командорских о-вах, на Сахалине и Курильских о-вах, в Приморском и Хабаровском краях. Вид также встречается на территории Китая и Японии (Невский, 1935; Ohwi, 1965; Вышин, 1996), на Корейском п-ове, Алеутских о-вах (штат Аляска). Карта 42.

Экология и фитоценология

Вид характеризуется выраженной приуроченностью к переувлажненным местообитаниям, таким как сфагновые и осоково-сфагновые болота, листовенничные мари, заболоченные луга и берега водоемов. Обычно встречается в условиях достаточной освещенности и слабой конкуренции со стороны других травянистых растений. Растет рассеянно, чаще одиночными экземплярами. Очень редко (на Курилах) образует значительные скопления.

Морфология

Шнуровидный клубень до 6 см длиной. Придаточные корни в числе 2, длиной 4–5 см. Стебель 25–35(50) см высотой, тонкий, плотный, в нижней половине с 1 хорошо развитым ланцетным листом, длиной 7–10 см, шириной 1,5–2,5 см. В верхней части стебля имеются 2–4 мелких линейно-ланцетных листа. Соцветие 10–12 см длиной, довольно густое, из 8–18 цветков, зеленоватых с желтизной. Прицветники линейно-ланцетные, нижние длиннее, верхние короче цветков. Верхний наружный листочек околоцветника до 0,4 см длиной и 0,25 см шириной, яйцевидный, тупой, боковые наружные листочки чуть длиннее. Два внутренних листочка до 0,4 см длиной, неравнобокие, ланцетные. Губа около 0,5 см длиной, 0,25 см шириной, с изогнутым шпорцем до 0,1 см толщиной. Коробочка до 1 см длиной.

$2n = 42$.

Онтогенез

Ювенильные растения имеют один прикорневой лист до 5 см длиной и 0,4 см шириной. Клубень 2–2,5 см длиной и 0,25 см толщиной, придаточный корень один длиной 1,5–2 см. У имматурных растений ширина листа увеличивается до 0,7 см, длина клубня 4–6 см, а диаметр 0,3–0,4 см. Придаточный корень один, до 3–5 см длиной. Взрослые вегетативные особи имеют один прикорневой лист до 2 см шириной и до 10 см длиной. Длина клубня 5–7 см, а толщина 0,7 см. Придаточных корней 2, длиной 4–7 см. Такие же размеры и у генеративных особей. Приведенные цифры свойственны растениям, произрастающим на сфагновых болотах. На сырых лугах, где почва довольно плотная, подземные органы более короткие.

Ритм сезонного развития и размножение

Цветет в июле–августе. Размножается преимущественно семенами, процент плодобразования в благоприятных условиях высокий — 70–90%. Случаи вегетативного размножения не были отмечены.

Консортивные связи

Опылителями вида в Японии служат 9 видов дневных и ночных бабочек (Inoue, 1983). Среди грибных симбионтов были выделены *Ceratobasidium cornigerum* и *Rhizoctonia repens*, обитающие в корнях орхидеи как вместе, так и по отдельности (Nishikawa, Ui,

1976). Интенсивность микоризной инфекции в корнях взрослых растений составила 57% (Татаренко, 1996).

Охрана вида

Вид внесен в красные книги Магаданской обл., Еврейской АО, Читинской обл. (Забайкальский край) и Республики Саха (Якутия). Растет на территории 11 дальневосточных заповедников, а также встречается в охранных зонах заповедников Большехецирского и Курильского.

Наш опыт показал, что при культивировании вид неустойчив, быстро выпадает, видимо из-за трудности создания условий для его произрастания.

Род Понерорхис — *Ponerorchis* Reichenb. fil.

Род включает около 20 видов, распространенных в Гималаях, Китае, Корее, Японии и Дальнем Востоке России. Растения открытых травянистых пространств и кустарников на склонах холмов и гор. Один вид в России.

Понерорхис малоцветковый — *Ponerorchis pauciflora* (Lindl.) Ohwi
 [*Gymnadenia pauciflora* Lindl., *Chusua secunda* Nevski, *Chusua pauciflora* (Lindl.) P.F.Hunt,
Orchis secunda (Nevski) Worosh., *O. yooiokiana* Makino]

Изменчивость и внутривидовой статус

Нет сведений.

Распространение

Ареал восточно-европейский. *P. pauciflora* в России встречается в Восточной Сибири только в Забайкальском крае (Читинской обл.) (окр. поселков Нерчинский завод и Усть-Уров), на территории Хабаровского и Приморского краев (Уссурийский р-н), в Амурской обл. и Еврейской АО. Известно всего 9 местонахождений вида. За пределами России распространен в Японии (о. Хонсю), Корее и Китае (Невский, 1935; Ohwi, 1965; Вышин, 1996). Карта 37.

Экология и фитоценология

Вид имеет довольно широкую экологическую амплитуду по отношению к освещенности, богатству почвы, увлажнению. Хорошо растет в условиях небольшого увлажнения, не переносит заболоченные плохо дренированные почвы.

P. pauciflora произрастает в долинных лесах, зарослях кустарников, на лугах разного типа, в том числе горных.

Морфология

Растение со сферическим клубнем около 1 см в диаметре. Стебель до 20–30 см высотой. Два листа до 5–8 см длиной и 1–1,8 см шириной, продолговато-ланцетные, сидячие, туповато заостренные, располагаются в нижней части стебля. Прицветники до 4–8 см длиной и 0,8 см шириной, ланцетные. Нижние прицветники превышают цветки по длине, в верхней части соцветия прицветники короче цветков. Соцветие одностороннее, рыхлое, цветки в числе 2–8, лилово-пурпурные. Верхний наружный листочек околоцветника до 0,9 см длиной и 0,35 см шириной, эллиптически яйцевидный, заостренный. Два боковых наружных листочка околоцветника чуть крупнее, до 1,0 см длиной и 0,45 см шириной, яйцевидные или яйцевидно-ланцетные. Два внутренних листочка до 0,8 см длиной и 0,4 см шириной, яйцевидные, тупые. Губа около 1 см в диаметре, с

3 тупыми лопастями. Шпорец 1,0–1,5 см длиной, горизонтальный, немного загнутый кверху.

$2n = 42$.

Онтогенез

Нет сведений.

Ритм сезонного развития и размножение

Цветет *P. pauciflora* в июне–июле. Плоды созревают в августе–сентябре.

Консортивные связи

Нет сведений.

Охрана вида

На протяжении своего ареала вид повсеместно очень редок. Он занесен в Красные книги Российской Федерации, Приморского и Хабаровского краев, Еврейской АО, Амурской и Читинской (Забайкальского края) областей. Охраняется на территории Хинганского заповедника.

Широко культивируется в Японии. Возможно размножение растений при посеве семян на питательные среды (Татаренко в КК РФ, 2008).

Род Серапиас — *Serapias* L.

Род состоит примерно из 20 видов, растущих в Средиземноморье. Он обитает на открытых травянистых сообществах и в лесах. На изучаемой территории один вид встречается на Кавказе.

Серапиас сошниковый — *Serapias vomeracea* (Burm. fil.) Briq.

[*Orchis vomeracea* Burm. fil., *Serapias cordigera* subsp. *vomeracea* (Burm. fil.) H. Sundermann]

Изменчивость и таксономический статус

Варьируют общие размеры растений, формы и длина брактей, шлема и эпихилия, но, по мнению Delforge (1995), различия недостаточны для выделения внутривидовых таксонов. Однако Mazzola et al. (1982) и Cauwet-Marc и Balayer (1986) выделяют два подвида — ssp. *vomeracea* и ssp. *flava*, которые отличаются кариотипически, но имеют одинаковый набор хромосом $2n = 36$.

Распространение

Ареал кавказско-средиземноморский, охватывает территорию от Эгейского архипелага и Алжира до Балканского п-ова, Малой Азии и Зап. Кавказа (Невский, 1935; Delforge, 1995). На Кавказе вид произрастает в Абхазии, Аджарии и в России, где он встречается на юго-западе Краснодарского края (Гроссгейм, 1940; Колаковский, 1986; Аверьянов, 2006). Карта 43.

Экология и фитоценология

Светолюбив, обычно встречается на полностью открытых местах, очень редко в полутени. Предпочитает почвы увлажненные, от щелочных до кислых, но иногда растет на сухих открытых склонах. Обычно наблюдается в нижнем поясе гор, но может подниматься до 1 200 м (Delforge, 1995), в Краснодарском крае — до 500 м на ур. м. Встречается в разных фитоценозах — на лугах и опушках, в светлых лесах, в негустых зарослях кустарников. Мы наблюдали *S. vomeracea* на Сев.-зап. Кавказе (Туапсинский

р-н Краснодарского края) в различных сообществах — на разнотравно-злаковом лугу с доминированием *Dactylis glomerata*, на опушке широколиственного леса из *Quercus pubescens* и *Carpinus betulus*, в зарослях кустарников. Для всех участков характерны относительно негустой травостой (общее проективное покрытие 50–60%), доминирование злаков в травяном покрове. Везде были полночленные нормальные популяции *S. vomeracea* с преобладанием генеративных особей (50–60%) и довольно высокой плотностью от 1 до 20 особей на 1 кв.м.

Морфология

Клубень яйцевидный или почти шаровидный. Стебель прямой 20–50 см высотой, при основании с 3–4 линейными или линейно-ланцетными заостренными листьями, 8–14 см длиной, 0,9–1,4 см шириной, выше с 3–4 такими же листьями или листовидными влагалищами. Соцветие до 12 см длиной из 3–10(12) цветков. Прицветники прямо торчащие, большие, эллиптически-ланцетные, заостренные, 0,4–0,6 см длиной, пурпурные с более темными многочисленными жилками, равные цветкам или длиннее. Наружные листочки околоцветника ланцетные или сильно заостренные, снаружи зеленовато-красно-бурые, внутри темно-красные, с пятью жилками, 2–2,7 см длиной, боковые неравнобокие, внутренние листочки околоцветника из яйцевидного пурпурного основания продолжены в длинную узколинейную заостренную пластинку, немного короче чашелистиков. Губа до 3 см длиной, с коротким ноготком и при основании с мозолистым утолщением в виде двух маленьких толстоватых лопастинок, по середине слегка сосочко-волнистая, задняя доля губы (гипохилий) почковидная, до 0,8 см длиной, 0,17 см шириной, с округлыми темно-пурпурными боковыми лопастями, передняя доля (эпихилий) висячая, продолговато-ланцетная, красновато-коричневая, 1,6–2,3 см длиной и выше середины 0,8–0,9 см шириной. Мозолистые бугорки при основании губы беловатые или красноватые.

$2n = 36$.

Онтогенез

Нет сведений.

Ритм сезонного развития и размножение

Цветет в мае–июне. Плодоносит в июне.

Консортивные связи

Цветки безнектарные. Опылителей привлекает форма цветка, имитирующая гнездо некоторых Apoidea, причем пчелы из семейств Anthophoridae, Andrenidae, Megachilidae могут временно жить в цветках, осуществляя опыление (Voth, 1980, Dafni et al., 1981).

Охрана вида

Вид занесен в Красные книги Российской Федерации, Краснодарского края и г. Сочи. Охраняется в Кавказском заповеднике и Сочинском национальном парке.

Род Стевениелла — *Steveniella* Schlechter

Монотипичный род, распространенный в Крыму, на Кавказе, в Турции и северном Иране. Назван в честь известного исследователя флоры, Христиана Стевена, работавшего в Крыму и на Кавказе в 19-м веке. Встречается в широком диапазоне экологических условий.

Стевениелла сатириовидная — *Steveniella satyrioides* (Stev.) Schlechter
[*Orchis satyrioides* Steven, *Steveniella satyrioides* Wankow et Kranzl.]

Изменчивость и таксономический статус

Нет сведений.

Распространение

Ареал кавказско-переднеазиатский, охватывает Крым, Кавказ (Армению, Азербайджан, Грузию, Россию), Вост. Турцию (Анатолию), сев. Иран. В России *Steveniella satyrioides* встречается на территории Краснодарского края и Дагестана (Невский, 1935; Renz, 1978; Аверьянов, 2006). Карта 45.

Экология и фитоценология

Steveniella satyrioides произрастает чаще при небольшом затенении, иногда на открытых местах, на почвах от сухих до влажных, предпочитает известковые почвы, иногда встречается и на глинистых субстратах. Обычно вид приурочен к светлым широколиственным лесам, дубово-можжевеловым редколесьям, опушкам и лесным полянам, но может расти и по обочинам мало посещаемых дорог, в заброшенных плодовых садах. Произрастает, преимущественно в нижнем и среднем поясе гор, на склонах южной экспозиции. В Крыму вид подробно изучал в начале 20-го века И.В. Ваньков (1914), находивший его во многих местонахождениях (в настоящее время значительная часть их не сохранилась) обычно на зеленомошных субстратах.

По данным С.А. Литвинской, в наиболее плотной популяции вида в Архипо-Осиновском лесничестве в Краснодарском крае насчитывалось до 6 экз. на 1 кв.м, а в окр. с. Варваровка — до 4 экз. на 1 кв.м (КК Краснодарского края, 2007).

Морфология

Растение с овальным клубнем 1,0–2,0 см длиной. Стебель 15–40(60) см высотой, немного выше основания с одним (редко двумя) ланцетным заостренным листом 6–14 см длиной, до 4 см шириной, выше с двумя зелеными листовидными заостренными влагалищами. Соцветие прямое, довольно густое, 5–13 см длиной, из 7–20(30) цветков. Прицветники обычно короче завязи, беловатые, по краям слегка лиловатые, ланцетные или яйцевидно-дельтовидные, заостренные или на верхушке зубчатые. Цветки отклоненные. Шлем 0,7–1,0 см длиной, зеленовато-бурый, изнутри коричнево-красный, сросшийся из трех наружных листочков околоцветника. Листочки околоцветника около 0,4 см длиной. Губа 0,6–0,8 см длиной, буровато- или желтовато-зеленая, при основании красновато-коричневая, сверху с мельчайшими сосочками, 0,4–0,5 см шириной. Шпорец 0,3 см длиной.

$2n = 38$.

Онтогенез

Нет сведений.

Ритм сезонного развития и размножение

Эфемероид, отрастающий весной, цветет в апреле–мае (Голубев, 1996). Плоды созревают в течение месяца и диссеминация происходит в конце мая–начале июня. Размножается семенами, вегетативное размножение не отмечено. Реальная семенная продуктивность одного плода — 5 918,0, реальная семенная продуктивность одной особи — 52 078 семян, потенциальная семенная продуктивность особи — 78 438 (Назаров, 1995).

Консортивные связи

Цветки этого вида не содержат нектара. В Крыму регулярными опылителями цветков служат два вида ос (*Paravespula vulgaris* и *Dolichovespula sylvestris*). В. Назаров (1995) предположил, что насекомых привлекали красноватые папиллы в основании губы и входа в шпорец. Созревающие плоды *S. satyrioides* повреждались личинками *Lobesia crimea* незначительно (Назаров, 1987а).

Интенсивность микоризной инфекции в корнях взрослых растений составляла более 40% (Татаренко, 1996).

Охрана вида

На Кавказе вид встречается единичными особями или крайне малочисленными популяциями. Вид занесен в Красные книги Российской Федерации, Краснодарского края, республик Адыгея и Дагестан, а также г. Сочи. Охраняется в Кавказском заповеднике и Сочинском национальном парке.

Культивируется в ботанических садах Санкт-Петербурга.

Род Траунштейнера — *Traunsteinera* Reichenb.

Род назван в честь И. Траунштейнера — австрийского ботаника и фармацевта (Невский, 1935). Род состоит из двух видов, один из которых распространен в Европе, а второй в Турции и на Кавказе.

Траунштейнера шаровидная — *Traunsteinera globosa* (L.) Reichenb.

Изменчивость и таксономический статус

T. globosa отличается изменчивостью размеров, а также окраски цветков и формы губы. Выделяют 5 форм этого вида — f. *globosa*, f. *dentata*, f. *major*, f. *prutica*, f. *gracilis* (Procházka, Velíšek, 1983). Может образовывать гибриды с видами рода *Gymnadenia*.

Распространение

Ареал европейско-малоазиатский, охватывает Малую Азию, Среднюю и Вост. Европу, Средиземноморье, Карпаты, Крым, Сев. Кавказ, Грузию (Гроссгейм, 1940, Невский, 1935). В России растет на Кавказе: в Ставропольском и Краснодарском краях, в республиках: Адыгея, Дагестан, Сев. Осетия – Алания, Ингушетия, Чеченская, Карачаево-Черкесия и Кабардино-Балкарская. Карта 35.

Экология и фитоценология

Светолюбивое растение, избегает затененные местообитания. Произрастает на умеренно влажных почвах, богатых гумусом, от слабокислых до щелочных, с pH 5,5–7,5 (Собко, 1989; Tlustak, Jongepierova-Hlobilova, 1990). Преимущественно горный вид, поднимается до 1 900 (Procházka, Velíšek, 1983) и даже до 2 700 м над ур. моря (Delforge, 1995).

Растет на горных лугах субальпийского и альпийского поясов, где в травостое доминируют злаки, нередко встречается на послелесных лугах. В Украинских Карпатах популяции вида в некоторых местах (Свидовец, Черногора) занимают значительные площади (иногда более 1 га). Плотность популяций невысокая — 1,1–2,6 экз. на м² (Загульский, 1994). В Крыму (Косых, Голубев, 1983) встречается в фитоценозах с доминированием *Filipendula vulgaris*, *Teucrium chamaedrys*. В Чехословакии произрастает в сообществах союзов *Calamagrostion ariariae-Trisetum-Polygonum bistortae* (Procházka, 1980) В Германии (Füller, 1972a) *T. globosa* встречается в сообществах с доминированием *Carex ferruginea*, *Sesleria* sp., *Festuca pulchella*.

Морфология

Растение с яйцевидным или удлинённым клубнем, 1,5–2,8 см длиной. Стебель высотой 35–50(45) см, облиственный до соцветия. Листьев 3–6 с длинными влагалищами, нижние — 5–12 см длиной, продолговатые, коротко заостренные, верхние — ланцетные, острые, 1–3 см длиной. Соцветие густое, 1,5–4(3) см длиной, во время цветения широкояйцевидное или овальное с 28–70(90) цветками. Прицветники ланцетные, длинно заостренные, зеленые, по краю фиолетовые, равные завязи или длиннее. Цветки мелкие, лиловато-розовые. Губа 0,4–0,5 см длиной, с более темными пурпуровыми точками с ромбовидными, тупыми боковыми лопастями и средней долей более длинной, лопаткообразной, на конце усеченной, чуть выемчатой и в выемке с очень коротким остроконечием. Завязь цилиндрическая сидячая.

$2n = 42$.

Онтогенез

Проростки ведут подземный образ жизни до двух лет. Средняя продолжительность жизненного цикла 15–30 лет (Загульский, Жук, 1994).

Ритм сезонного развития и размножение

В Украинских Карпатах цветет в июне–июле, плодоносит в августе. Размножается семенным путем. Плодообразование в Украинских Карпатах 35–80%. Цветков от 28 до 101 (среднее $48,3 \pm 2,3$ и $70,1 \pm 4,0$), плодов $22,4 \pm 1,7$ до $55,9 \pm 5,3$. Фактическая продуктивность одного плода была $1\ 603,0 \pm 65,6$ семян, а особи — $91\ 994,0 \pm 6\ 223,9$ шт (минимальная 299 960, максимальная 146 320) (Альбоха и др., 1999).

Консортивные связи

Вид склонен к мимикрии, что помогает привлечь опылителей (Dafni, 1987). Voth (1994) отмечал, что *T. globosa* посещают многие насекомые — Lepidoptera, Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, всего около 60 видов, из которых далеко не все являются эффективными опылителями. Цветки опыляются в основном представителями Nymphalidae (*Proclissiana eunomia*) и Apidae (*Apis mellifera*, *Psithyrus sylvestris*) (Voth, 1994). Наиболее высокий процент опыления цветков наблюдали у растений, растущих поблизости от скоплений *Trifolium pratense* (Juiller et al., 2007).

Voth (1994), изучая вид в западной Швейцарии, выявил определенную связь между плодообразованием и высотой соцветий и численностью одновременно цветущих видов *Trifolium pratense* и *Geranium sylvaticum*.

T. globosa тесно связан с микоризными грибами на протяжении всей жизни.

Охрана

Вид занесен в Красные книги Российской Федерации Краснодарского и Ставропольского краев, республик: Адыгея, Дагестан, Сев. Осетия – Алания, Чеченская и г. Сочи.

Растет в 2 заповедниках России: Кавказский и Северо-Осетинский.

Культивируется в Киевском Ботаническом саду (Украина).

Траунштейнера сферическая — *Traunsteinera sphaerica* (Bieb.) Schlechter
[*Traunsteinera globosa* (L.) Reichenb. subsp. *sphaerica* (Bieb.) Soó]

Изменчивость и таксономический статус

Не все авторы признают самостоятельность этого вида, считая его подвидом *T. globosa* (L.) Reichenb. subsp. *sphaerica* (Bieb.) Soó.

Распространение

Ареал кавказско-малоазиатский, охватывает Турцию (Анатолия) и Кавказ (Армения, Абхазия, Грузия). Отмечен в Карабахе (но во флоре Азербайджана не указан) (Жолаковский, 1986). В России встречается на Кавказе в горных районах Краснодарского и Ставропольского краев, а также на территории республик Адыгея, Дагестан, Кабардино-Балкарская, Чеченская (Аверьянов, 2006). Карта 37.

Экология и фитоценология

Растет обычно на полном свете. В Сев. Осетии встречается на склонах разной экспозиции, иногда очень крутых (до 25–30°), на горно-лесных почвах с pH 5,9–6,5, поднимающаяся до 2 500–2 800 м над ур. моря.

Луговой вид, растет на субальпийских и альпийских лугах, как правило, полидоминантных. В Сев. Осетии встречен нами на лугах с доминированием *Festuca varia*, *Lerchenfeldia flexuosa*, с хорошо развитым травостоем (общее проективное покрытие 50–90%). Вид образует небольшие группы из 20–40 особей, обычно со значительным присутствием ювенильных (до 25%) и генеративных особей (30–40%). Нередко растет на пастбищах, где страдает от выпаса.

Морфология

Растение с яйцевидным клубнем. Стебель прямой, гладкий, 20–60 см высотой, при основании с двумя тупыми перепончатыми бурыми влагалищами, выше с 2–3(5), 5–13 см длиной и 0,6–2 см шириной, к основанию суженные в длинные замкнутые влагалища. Соцветие густое, многоцветковое, из 45–80 цветков, шаровидное или яйцевидно-сферическое, до 4,5 см длиной и до 3,2 см в диаметре. Прицветники зеленые, ланцетные, равные или чуть короче завязи. Цветки белые или беловато-кремовые. Наружные листочки околоцветника яйцевидно-ланцетные, длинно-заостренные и на конце с лопаточковидным расширением. Внутренние листочки яйцевидные, заостренные, немного короче наружных, до 0,6 см длиной. Губа трехлопастная, до 0,7 см длиной, средняя лопасть продолговатая, язычковидная, боковые лопасти — ромбические слегка зазубренные. Шпорец вдвое короче завязи. Завязь цилиндрическая, сидячая.

$2n = 42$.

Онтогенез

Нет сведений.

Ритм сезонного развития и размножение

Цветет в июне–июле. Плодоносит в августе. Вид размножается преимущественно семенами. Плодообразование составляет от 30 до 70%, однако число семян в одном плоде сравнительно невелико — 938, на особь — 27 150 (Перебора, 1998б).

Консортивные связи

По нашим данным, вид — весьма слабый микотроф, интенсивность микоризной инфекции составляла около 20% (Татаренко, 1996), что может быть связано с сезонными колебаниями грибной инвазии в корни орхидеи.

Охрана вида

Занесен в Красные книги Российской Федерации, Краснодарского и Ставропольского краев и республик Дагестан, Кабардино-Балкарская, Чеченская и г. Сочи. Охраняется на территории 4 заповедников: Кабардино-Балкарский, Кавказский, Тебердинский, Северо-Осетинский, а также в Сочинском национальном парке.

Род Тулотис — *Tulotis* Rafin.

Систематическое положение рода не определено. Некоторые авторы (Luer, 1975; Inoue, 1983; Pridgeon et al., 2001) включают этот род в состав рода *Platanthera*. П.Г. Ефимов (2007б) признает самостоятельность этого рода. Род состоит из 8 видов, распространенных в Вост. Азии и Сев. Америке. Два вида обитают на Дальнем Востоке России в лесах и кустарниках.

Тулотис буреющий — *Tulotis fuscescens* (L.) Czer.

[*Orchis fuscescens* L., *Perularia fuscescens* (L.) Lindl.].

Изменчивость и таксономический статус

Нет сведений.

Распространение

Ареал азиатский. В России вид встречается на Алтае, в Красноярском крае (Верхнеенисейский флористический район), в Респ. Хакасия (одно местонахождение — междуречье рек Сир и Бейка на северо-востоке от с.Казановка Аскизского р-на), в Восточной Сибири (Иркутская и Читинская обл., Бурятия), в Приморье, Хабаровском крае и на юге Сахалина (Невельский р-н) и о. Итуруп (Невский, 1935; Ворошилов, 1985; Вышин, 1996), а также в Монголии (Иванова, 1987), Китае, Японии и на Корейском п-ове (Nakai, 1952; Ohwi, 1965; Kitagawa, 1979). В 1995 г. вид был обнаружен нами на о. Кунашир (Курильские о-ва) (Татаренко, 1996а). Имеются сведения о сборах *T. fuscescens* с о. Итуруп 3 августа 1898 г., хранящихся в гербарии SAP (Inoue, 1983). Карта 40.

Экология и фитоценология

Вид имеет широкую экологическую амплитуду в отношении условий освещенности и уровня кислотности почвы. Предпочитает рыхлые, хорошо аэрируемые почвы, но не требователен к богатству и увлажнению почвы.

В Сибири растет в светлых сосновых лесах и кустарниках, в горных травяных лесах *T. fuscescens* обитает в хвойно-широколиственных и лиственных лесах, часто встречается на зарастающих просеках под пологом кустарников. В Приморском крае нами были исследованы популяции *T. fuscescens* в лесах из *Quercus mongolica* с сомкнутым ярусом *Corylus heterophylla* в условиях очень сильного затенения, а также во вторичных березняках, где сомкнутость крон составляла всего 0,5–0,6. Особь *T. fuscescens*, обнаруженная нами на о. Кунашир, росла на разнотравном лугу на склоне сопки вместе с другими орхидными: *Platanthera sachalinensis*, *P. extremiorientalis*, *Dactylorhiza aristata* (Татаренко, 1996а). В Хабаровском крае нами изучен в широколиственном лесу (доминанты *Quercus mongolica*, *Acer mono*) с сомкнутостью крон 0,6–0,8, общее проективное покрытие травяного покрова — 20–30%, средняя плотность 4–9 особей на кв.м. В популяции присутствуют все возрастные группы, причем ювенильных 23%, генеративных немного — не более 10%, преобладают взрослые вегетативные растения — около 50%.

Морфология

Растение с вытянутым клубнем до 9 см в длиной и 0,7–1,0 см в диаметре. Стебель до 70 см высотой, прямой, голый, несущий в нижней части 3–4 листа. Нижние два листа прикорневые, до 15 см длиной и 9 см шириной, обратнояйцевидные, тупые. Чуть выше располагается 1(2) более мелкий, заостренный лист. Соцветие до 26 см длиной

и 2,5 см шириной, цилиндрическое, плотное. Число цветков у крупных экземпляров достигает 40–58. Прицветники узколанцетные, заостренные, нижние длиннее завязи, а верхние короче. Наружные листочки околоцветника желтовато-зеленые, верхний листочек до 0,5 см длиной и 0,2 см шириной. Листочки внутреннего круга немного уже, но такой же длины, как и наружные. Губа до 0,55 см длиной и 0,1 см шириной, с двумя заостренно-треугольными зубчиками в основании. Шпорец до 0,9 см длиной, узкоцилиндрический. Коробочка до 0,8 см длиной.

$2n = 42$.

Онтогенез

Длительность онтогенеза *T. fuscescens* в изученных нами популяциях составляет 12–20 лет. По данным других исследователей — до 29 лет (КК Республики Хакасии, 2002). Ювенильные особи имеют один прикорневой лист до 6 см длиной и 1,5 см шириной. Длина клубня составляет 2 см, а 1–2 придаточных корня имеют длину 2 см. Взрослые вегетативные растения имеют 2–3 прикорневых листа 14 см длиной и 5–6 см шириной, клубень длиной 7 см и 7–8 придаточных корней до 8 см длиной (Татаренко, 1996).

Ритм сезонного развития и размножение

По нашим данным, внутривидовое развитие годичного побега продолжается 3 года. На 4-й год побег образует надземные органы. У вегетативных особей 1–3 прикорневых зеленых листа появляются над землей в мае. Вегетационный период продолжается около 5 месяцев. Генеративный побег полностью сформирован в почке за год до формирования надземного цветonoса. Вид цветет в июле–августе, плоды созревают в сентябре–октябре. Плодообразование в Приморье составило 45% (Татаренко, 1991, 1996), тогда как в Прибайкалье оно не превышало 10% (Быченко, 1992).

Вегетативное размножение отмечено у 18% особей в популяции, преимущественно у взрослых вегетативных растений. Вегетативное потомство принадлежит к тому же возрастному состоянию, что и материнская особь, либо оказывается омоложенным на одну возрастную стадию. Вегетативный способ размножения имеет большое значение для стабильного развития популяций этого вида, способных длительно существовать даже при отсутствии генеративных растений.

Консортивные связи

Опылителями этого вида являются дневные и ночные бабочки (Inoue, 1983).

Вид — сильный микотроф (С=56%) (Татаренко, 1996).

Охрана вида

Вид достаточно широко распространен в пределах ареала. В Приморском крае состояние большинства популяций устойчивое. Необходимость в специальных мерах охраны отсутствует. Для установления степени редкости вида на Курильских островах необходимы дополнительные исследования. Вид занесен в Красные книги Республики Алтай, Иркутской обл., Красноярского края, Сахалинской обл., Республики Хакасия и Усть-Ордынского Бурятского автономного округа. Охраняется в 13 заповедниках России.

Тулотис уссурийский — *Tulotis ussuriensis* (Regel et Maack) Hara
 [*Platanthera tipuloides* (L. fil.) Lindl. var. *ussuriensis* Regel et Maack,
Perularia ussuriensis (Regel et Maack) Schlechter]

Изменчивость и таксономический статус

Нет сведений.

Распространение

Ареал восточно-азиатский. *Tulotis ussuriensis* произрастает на территории России в южном Приморье, указан также для Зап. Приамурья (Ворошилов, 1985), а также Сахалинской обл. — на южных островах Курильской гряды (Miyabe et Kudo, 1932). Вид широко распространен в Японии, в Корее и Китае (Невский, 1935; Ohwi, 1965; Вышин, 1996). Карта 25.

Экология и фитоценология

T. ussuriensis имеет широкую экологическую амплитуду. Произрастает как в тенистых лесах, так и на прогалинах, на опушках лиственных лесов, в зарослях кустарников и на открытых луговых пространствах, часто встречается в нарушенных фитоценозах. Вегетативное размножение обеспечивает стабильность популяций.

Популяции представлены плотными скоплениями (до 30 экз. разновозрастных особей). На первых стадиях развития популяции скопления бывают четко отграничены друг от друга. По мере их разрастания происходит смыкание скоплений, и проективное покрытие особей *T. ussuriensis* может достигать 75%. Численность популяций возрастает до 300–1 500 экз. (Татаренко, 1997б; Татаренко и др., 1999), максимальная плотность достигает 28–36 особей на 1 кв.м.

В некоторых луговых сообществах *T. ussuriensis* выступает в качестве содоминанта. В луговых ценозах с сомкнутым травяным покровом, где вегетативное размножение затруднено, размещение особей в популяции более рассеянное.

Наши десятилетние наблюдения за популяциями *T. ussuriensis*, проводившиеся на выжигаемых участках лугов с *Miscanthus purpurascens* в Приморском крае, показали, что весеннее выжигание ветоши злаков, ведущее к осветлению участка и ослаблению конкуренции со стороны высокотравья, положительно влияет на состояние популяций *T. ussuriensis*. На невыжигаемых участках встречались лишь единичные особи *T. ussuriensis*.

Морфология

Растение со шнуровидным клубнем, 0,25–0,3 см в диаметре. Стебель до 25–40 см высотой, прямой, тонкий, с 2 зелеными прикорневыми листьями, 7–12 см длиной и 3–5 см шириной и 2–4 верхними мелкими листьями. Соцветие до 9 см длиной и до 2 см в диаметре. Прицветники линейные, по длине почти равны цветкам. Цветки мелкие, беловато-зеленые. Верхний листочек наружного круга околоцветника до 0,25 см длиной, тупой, округло-яйцевидный, боковые листочки — до 0,3 см длиной, продолговато-яйцевидные. Губа до 0,3 см длиной, продолговато-ланцетная, с 2 туповатыми треугольными лопастями в основании. Шпорец до 0,55 см длиной.

2n = 42.

Онтогенез

Онтогенез особи *T. ussuriensis* длится 8–15 лет. Протокормы не были обнаружены в обследованных нами природных популяциях вида. Ювенильные растения имеют 1 лист до 5 см длиной и 0,5–0,7 см шириной, длина клубня 2 см, а длина придаточных

корней 1,5–2 см. У взрослых растений прикорневых листьев всегда два, длина клубня достигает 5–7 см, длина корней — 5–7 см. Число придаточных корней (2) не меняется в онтогенезе особи (Татаренко, 1996).

Ритм сезонного развития и размножение

Особенности морфогенеза и сезонного развития особи были изучены нами в популяциях *T. ussuriensis* на территории Приморского края (Татаренко, Аверкова, 1998). Заложение апекса годичного побега в виде внучатой почки происходит весной в формирующейся дочерней почке. Через год, когда внучатая почка переходит в статус дочерней, она начинает активный рост, формируя столоновидный стеблекорневой тубероид. В конце июня на дистальной части тубероида дифференцируется почка возобновления, к октябрю достигающая 2 см высоты, содержащая полностью сформированную вегетативную и частично — генеративную часть побега, а также два корня при основании. К началу апреля высота почки увеличивается до 5 см. В начале июня над землей разворачиваются зеленые листья. Цветение происходит в начале августа. Плоды созревают в октябре, тогда же полностью отмирают материнские растения. Зимует особь в виде столоновидного тубероида, несущего почку возобновления (Татаренко, 1996а).

Семенная продуктивность сравнительно невелика (1500 ± 130), что связано, в первую очередь, с малыми размерами плодов. Плодообразование достигает в среднем 51% (Татаренко, 1996).

Интенсивное вегетативное размножение (44%) наблюдается у взрослых растений. Вегетативное размножение происходит при образовании 2(3) дочерних тубероидов на одном материнском побеге. В условиях сильного затенения популяции *T. ussuriensis* могут неограниченно долго существовать, постоянно увеличивая свою численность за счет вегетативного размножения (Татаренко, 1991).

Консортивные связи

Опылителями *T. ussuriensis*, как и видов рода *Platanthera*, являются дневные и ночные бабочки (Иоуе, 1983).

Среди микоризных симбионтов *T. ussuriensis* были выделены грибы рода *Rhizoctonia* близкие к *R. repens* (Nishikawa, Ui, 1976). *T. ussuriensis* имеет очень широкую экологическую амплитуду, показатель интенсивности микоризной инфекции изменяется в зависимости от экотопических условий. На влажных, богатых гумусом почвах приморских лугов в корнях и корневых окончаниях тубероидов интенсивность микоризной инфекции составляла 80%. В зарослях *Lespedeza bicolor* на сухих опесчаненных почвах $S=41\%$, а на сухом лугу на склоне сопки $S=14\%$ (Татаренко, 1995; Tatarenko, 2002).

Охрана вида

Вид хорошо переносит сенокосшение, весеннее выжигание ветоши, осушение, чувствителен к нарушению почвенного покрова и разрастанию крупнотравных злаков.

Редкое растение, в России находится на северной границе ареала. Вид занесен в Красные книги РФ и Приморского края. Охраняется на территории 4 заповедников России: «Кедровая Падь», Дальневосточного морского, Лазовского, Сихотэ-Алинского.

Культивируется в ботаническом саду БИН РАН (Санкт-Петербург) с 2008 г. 1 экз., возобновления нет (Генофонд..., 2012).

Род Скрученник — *Spiranthes* Rich.

Род состоит из примерно 50 видов, распространенных в тропических, субтропических и умеренных зонах всех континентов, исключая Африку. На изучаемой территории отмечают 3 вида (Черепанов, 1995), однако, позднее *S. amoena* был включен в *S. sinensis* (Аверьянов, 1998а).

Скрученник китайский — *Spiranthes sinensis* (Pers.) Ames [*Spiranthes amoena* (Bieb.) Spreng., *S. australis* auct.]

Изменчивость и таксономический статус

Вид очень полиморфен в отношении размеров и окраски цветка, отмечены альбиносные формы. В таксономическом обзоре Л.В. Аверьянова (1998 а) указано 46 разновидностей и форм. Растения, ранее относимые к виду *S. amoena*, имеют морфологические признаки, соответствующие формам *S. sinensis* (Аверьянов, 1998а).

Растения *S. sinensis* из сухих и влажных местообитаний достоверно различаются по размерам, а также кариотипически (Tanaka, 1969).

Распространение

Ареал евразийско-австралийский. В России западная граница распространения проходит в Предуралье и на Урале. *S. sinensis* произрастает в Башкортостане, Челябинской, Курганской и Тюменской обл., на юге Сибири (в Кемеровской, Томской, Новосибирской обл., на Алтае и Красноярском крае) до Забайкалья и Якутии. На Дальнем Востоке — в Приморском и Хабаровском краях, на Сахалине и Курилах, в Амурской обл. и Еврейской АО, на Камчатке встречается только на территории Кроноцкого заповедника в долине р. Гейзерная (изолированное местонахождение в большом отрыве от ареала). *S. sinensis* является одним из наиболее широко распространенных видов наземных орхидных. Он обитает также в Японии, Китае, на Корейском п-ове, в странах Юж. Азии, в Австралии и Новой Зеландии (Невский, 1935; Ohwi, 1965; Вышин, 1996). Карта 44.

Экология и фитоценология

Обладая одним из наиболее обширных ареалов, *S. sinensis* произрастает в самых различных экотопах — как на сырых болотистых, так и на сухих песчаных местах (Tatarenko, Kondo, 2007). Часто он встречается на нарушенных местообитаниях: по обочинам дорог, на лужайках, подверженных интенсивному вытаптыванию, на выжигаемых участках лугов с *Miscanthus purpurascens* на юге Приморского края. По нашему мнению (Tatarenko, Kondo 2007), сухие местообитания оказывают стрессовое воздействие на вид. Он чувствителен к ухудшению условий освещения. По отношению к другим экологическим факторам вид имеет широкие пределы толерантности (Вахрамеева и др., 1994).

На территории Приморского края *S. sinensis* был изучен в различных местообитаниях. Одно из них находилось на сухом эродированном склоне приморского мыса. Почвы дерновые, маломощные, с pH=5,7, общее проективное покрытие травостоя 30%, преобладающие виды: *Festuca pseudosulcata*, *Astragalus marinus*, *Euphrasia maximowiczii*, *Thymus komarovii*. Другое местообитание находилось на сыром лугу. Почвы дерново-глеевые, pH=4,95, покрытие травостоя 70%, растительное сообщество сложено влаголюбивыми видами: *Arundinella hirta*, *Carex capitata*, *Eleocharis* sp., *Eryophorum russeolum*, *Sanguisorba parviflora*.

Обычными местонахождениями вида являются обочины дорог. Почвы насыпные, гравий, песок, рН=6,25, проективное покрытие трав составляет 70%, в ценозе обильны как луговые, так и сорные виды: *Elytrigia repens*, *Artemisia integrifolia*, *Geum aleppicum*, *Lathyrus maritimus*, *Rhinanthus minor*, *Polygonum aviculare*, *Taraxacum officinale*, *Plantago camtschatica*, *Capsella bursa-pastoris*.

S. sinensis встречается в растительных сообществах вместе с другими видами орхидных. Например, в редколесье из *Quercus dentata* на юге Приморского края вместе произрастали *Liparis makinoana*, *Cypripedium guttatum*, *Herminium monorchis*, *Tulotis ussuriensis* и *Spiranthes sinensis* (Татаренко, 1995).

Морфология

Растение с коротким вертикальным корневищем, несущим 2–6 запасующих, слабоутолщенных корней (клубней), 3–6 см длиной и 3–7 зеленых листьев, собранных в прикорневую розетку, 5–8 см длиной и 0,6–1,0 см шириной. Стебель тонкий, прямой, 25–45 см в высоту, в нижней части имеет 1–2 линейно-ланцетных листа. Соцветие до 14 см длиной, густое, со спирально закрученной и железисто опушенной осью и ярко-розовыми цветками. Прицветники до 1,2 см длиной и 0,45 см шириной, яйцевидно-ланцетные, длинно заостренные, длиннее завязи или равны ей. Листочки наружного круга околоцветника до 0,55 см длиной и 0,15 см шириной, туповатые, ланцетные. Губа до 0,5 см длиной и 0,2 см шириной, продолговатая, на конце округло расширенная, в середине с перехватом (из-за загиба краев), с волнистыми краями и с мелкими сосочками на внутренней стороне, у основания с 2 мозолистыми бугорками. Коробочка до 0,6 см длиной, эллиптически-продолговатая, железисто опушенная.

2n = 30, 26, 30.

Онтогенез

Семена прорастают через 1–2 месяца после рассеивания. Прорастание семян и развитие протокормов оказывается весьма сходными в разных частях ареала и разных экологических условиях (Tatarenko, Kondo, 2007). Через год очень немногие семена сохраняют жизнеспособность (Tatarenko et al., 2002). Протокормы на первых стадиях роста очень мелкие, менее 0,5 мм в диаметре, развиваются в течение 1–2(3) лет. Чаше надземный побег появляется в первый год после прорастания семян. Последующие онтогенетические стадии протекают значительно быстрее, причем темп развития меняется в зависимости от типа местообитания. В экстремальных условиях прохождение всех стадий онтогенеза ускоряется, что было отмечено и для других видов орхидных (Вахрамеева и др., 1987). Tatarenko и Kondo (2007) отмечают, что онтогенез этого вида в сухих условиях протекает в 2 раза быстрее, чем во влажных.

Ювенильные растения *S. sinensis* имеют 1–2 листа длиной около 3 см и 0,3 см шириной, 1–2 корня длиной 1 см. У имматурных особей увеличивается ширина листа до 0,5–0,6 см, число корней 2–3, их длина 2–3 см. Число листьев и корней, а также их размеры у взрослых особей в два раза превышают эти показатели у молодых возрастных групп. Морфометрическая характеристика и схематическое изображение возрастных (онтогенетических) групп этого вида даны в работе И.В. Татаренко (1996б).

Побег *S. sinensis* может расти моноподиально до первого цветения. Некоторые особи переходят к симподиальному росту в имматурном или взрослом виргинильном состоянии.

Ритм сезонного развития и размножение

В Приморском крае развитие верхней пазушной почки *S. sinensis* начинается в августе-сентябре в период плодоношения. В конце октября над поверхностью почвы уже

видна розетка листьев. Генеративные структуры в цветковой почке окончательно формируются к весне следующего года. Розетка листьев сохраняется и во время цветения, существуя над землей около 10 месяцев. Отмирание нижних корневищных участков вместе с корнями происходит в осенне-зимний период. В среднем, продолжительность жизни метамеров корневища и запасующих корней составляет 2–3(4) года (Татаренко, Аверкова, 1998).

S. sinensis — зимне-летнезеленое растение в Приморском крае и на Курильских островах. Короткий перерыв в вегетации приходится на осень. В 1990 г. в Приморском крае в связи с очень сухим летом, у растений *S. sinensis* был отмечен летний перерыв в вегетации, и ритм сезонного развития совпал с ритмом, характерным для японских популяций *S. sinensis*, которые безлиственны летом. Цветение *S. sinensis* на территории Приморского края, а также на Курильских островах наблюдается в августе. В Японии на о. Хонсю вид цветет в июне (Tatarenko, Kondo, 2003). Семена созревают очень быстро, в течение 2–3 недель.

Плодообразование у этого вида интенсивное — в среднем достигает (87,8%). Число семян в коробочке составляет $1\ 100 \pm 440$ (Татаренко, 1996).

Вегетативное размножение у *S. sinensis*, по нашим данным для Приморского края, наблюдается у 15% взрослых вегетативных и генеративных особей в популяции, тогда как на о. Кунашир — у 55%. Вследствие вегетативного размножения в сочетании с малой вегетативной подвижностью и незначительным омоложением потомства, образуются весьма плотные клоны по 3–7 особей одного возрастного состояния, чаще всего генеративного. Однако, такие же плотные группы могут возникать и при семенном размножении *S. sinensis*, так как семена лучше всего прорастают вблизи материнского растения, где велика активность микоризных грибов. В таких случаях образуются разновозрастные группы, включающие генеративные, ювенильные и имматурные растения.

У некоторых видов *Spirantehs* описана способность образовывать придаточные побеги на верхушках корней (Ziegenspeck, 1936; Corell, 1950). Для *S. sinensis* такую особенность ранее не указывали. Мы обнаружили формирование длинных (2–6 см), тонких (2,5 мм) моноподиальных побегов на корнях генеративных растений в одной популяции *S. sinensis*, изученной на территории Японии. Побег, сформировавшийся на корнях, ортотропно поднимался к поверхности почвы с глубины размещения верхушек корней — 3–6 см. Эти побеги имели удлинённые междоузлия (1,0–1,7 см длиной) и сочные чешуевидные листья. Пазушные почки на побегах оставались слабо дифференцированными, апикальная почка содержала 2–4 листовых зачатка, придаточные корни отсутствовали. Некоторые побеги, достигшие поверхности субстрата, начинали образовывать розеточные зеленые листья. Образование побегов на корнях *S. sinensis* наблюдается крайне редко и, возможно, обусловлено индивидуальной генетической изменчивостью.

Семена *S. sinensis* успешно прорастают *in vitro* (Sato et al., 1987; Tanaka et al., 1997).

Консортивные связи

Опыление цветков *S. sinensis* изучено Coleman (1933). В качестве симбионтов-микоризообразователей для *S. sinensis* были описаны *Ceratobasidium cornigerum*, *Rhizoctonia*, сходные с *R. repens* (Nishikawa, Ui, 1976), а также *R. repens* и *R. solani* (Terashita, 1982).

Растения *S. sinensis* сильно микотрофны. Заражение корней происходит при длине 1,5–2 см. Молодые растения *S. sinensis* характеризуются высокой интенсивностью микоризной инфекции, которая несколько снижается при переходе во взрослые возрастные состояния: 74,5% у ювенильных, 37,5% у имматурных, 34,7% — у взрослых

вегетативных, 35% у генеративных особей в популяции, растущей на сыром лугу. Было установлено снижение среднего уровня микоризной инфекции у растений, собранных на сухих, бедных почвах, по сравнению с особями, произрастающими на богатых и влажных субстратах (Татаренко, 1995; Tatarenko, 2002).

Охрана вида

На северной границе ареала *S. sinensis* — охраняемый вид. На большей части ареала вид охраны не требует. Занесен в Красные книги Еврейской АО, Камчатки, Кемеровской, Курганской, Томской, Тюменской и Челябинской обл., республик Башкортостан, Саха (Якутия) и Хакасия.

Встречается в 14 заповедниках России. Растение культивируют в ботанических садах Екатеринбурга (Мамаев и др., 2004) и Читы.

Скрученник спиральный — *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall.

[*S. autumnalis* (Balb.) Rich.]

Изменчивость и таксономический статус

В зависимости от общих размеров, числа цветков и ряда других признаков, Procházka и Velisek (1983) выделяют формы: *f. bracteata*, *f. oycoviensis*, *f. pauciflora*, *f. spiralis*.

Распространение

Ареал европейско-малоазиатский. Распространен от Юж. Швеции до Испании, Италии, Сев. Африки и Малой Азии (Невский, 1935; Смольянинова, 1976; Delforge, 1995), на Карпатах и в Прикарпатье, на Кавказе (Грузия, Азербайджан, Россия). В России вид встречается на Сев. Кавказе: в Краснодарском крае на Черноморском побережье и в Дагестане. Карта 44.

Экология и фитоценология

Вид обычно произрастает на открытых солнечных местах, преимущественно низкотравных регулярно выпасаемых лугах в сообществах союзов *Bromion*, *Nardo-Galion*, *Molinion* (Хмиль, Данылик, 2007). Однако эксперименты по искусственному затенению особей показали, что вид развивается в условиях умеренного затенения даже лучше, чем на модельных открытых участках (Willems et al., 2001). К увлажнению довольно безразличен, может расти как на сырых, так и сухих участках, например, глинистых или известняковых склонах (Ziegenspeck, 1936). К почвам мало требователен, встречается на глинистых почвах и песчаных (дюнах), с реакцией от слабо кислой до щелочной. Растет на лугах, редко на болотах и заболоченных лугах, его можно встретить и по лесным опушкам и полянам, в зарослях кустарников. Обычно растет не одиночно, а группами до 100 растений на 4 кв.м (Füller, 1962).

Вид довольно устойчив к умеренному антропогенному воздействию, его нередко находят на нарушенных местообитаниях, даже на теннисных кортах, однако цветение наблюдается только в мало нарушенных местообитаниях (S. Nilsson, 1979). Сильный выпас переносит плохо (Wells, 1967, 1981). В России *S. spiralis* встречается в Краснодарском крае на сухих разнотравных лугах и в зарослях кустарников в нижнем и среднем горных поясах, иногда на умеренно выпасаемых опушках леса. Известны также 2 популяции в Дагестане.

Морфология

Утолщенные корни (корневые клубни) вытянутые, туповато-заостренные, в числе 1–3, растут пучком на коротком вертикальном корневище. Растения 10–25(46) см вы-

сотой. Стебель серовато-зеленый, опушенный. 3–6(8) гладких овально-эллиптических листьев, 2–3,5 см длиной, собраны в прикорневой розетке. Соцветие из 3–20(30) цветков, одностороннее, 5–10 см длиной, со скрученной железисто опушенной осью. Прицветники яйцевидно-ланцетные, 0,5–0,9 см длиной, слабо опушенные. Цветки зеленовато-белые, снаружи слегка опушенные. Наружные листочки околоцветника туповатые, 0,3–0,5 см длиной. Внутренние листочки околоцветника язычковидные. Губа 0,6–0,7 см длиной, продолговато-яйцевидная, слегка расширенная выше середины, со слабо волнистыми краями, при основании с двумя маленькими тупыми ушками (нектарниками), без шпорца. Завязь почти сидячая, опушенная (Невский, 1935; Delforge, 1995).

$2n = 30$.

Онтогенез

Семена *S. spiralis* прорастают в темноте (Stephan, 1988). Подземное развитие до появления первого корня, по наблюдениям Fuchs и Ziegenspeck (1924a), продолжается около 8 лет. Еще через 3 года появляется первый зеленый лист, зацветает растение впервые в 13–14 лет (Ziegenspeck, 1936; Summerhayes, 1951; Wells, 1981). Однако по данным Wells и Kretz (1987), растения могут зацвести через 5 лет после прорастания семян. После цветения растения часто переходят на год и более в состояние вторичного покоя, а затем могут успешно вегетировать и цвести (Wells, 1967). При сильном затенении особи могут находиться во вторичном покое длительное время (Summerhayes, 1951).

Изучение вида в Закарпатской Украине (Loy, Garonenko, 2007) показало, что при заметном антропогенном воздействии (например, выпасе) в популяции вида преобладают взрослые растения, а на участке с очень густым (но невысоким) травостоем преобладали имматурные растения.

Ритм сезонного развития и размножение

Вид — зимне-летнезеленый. Известно, что *S. spiralis* летом переходит в состояние покоя (Ziegenspeck, 1936; Wells, 1981; Willems, 1989). На самом деле, надземная розетка листьев отмирает в начале лета, однако генеративная почка под землей продолжает развиваться одновременно с ростом вегетативной почки следующего годичного побега. *S. spiralis* цветет в конце августа – сентябре, к тому времени над землей появляется розетка листьев следующего годичного побега. Цветущее растение выглядит как «целый» побег с цветоносом и розеткой листьев, однако фактически они принадлежат к разным годичным побегам. Плодоносит в конце сентября – октябре. Внутрипочечное развитие изучено Moller (1988). Вид характеризуется преобладанием семенного размножения над вегетативным. В Нидерландах число семян в самой нижней и самой крупной коробочке на соцветии составило 835 ± 241 в естественных условиях, но было несколько выше у более затененных особей: при 25% полного дневного освещения — $1\ 033 \pm 253$, при 1% полного дневного освещения — $1\ 206 \pm 242$ (Willems et al., 2001). Многолетние наблюдения, проводимые за развитием популяций этого вида, показали, что 5% особей в популяции размножаются вегетативно, отмечен переход части растений в состояние вторичного покоя, а также отмечены значительные погодичные колебания численности цветущих растений и популяции в целом (Willems, 1989; Willems, Lantinen, 1997; Willems, Dorland, 2000).

Консортивные связи

Spiranthes spiralis — перекрестно-опыляемое растение. Его цветки содержат нектар, их запах привлекает пчел и шмелей (Ziegenspeck, 1936; Willems, Lantinen, 1997).

Растение является довольно сильным микотрофом. Уровень микоризной инфекции в корнях генеративных особей может достигать $S=75\%$ (Татаренко, 1996).

Охрана вида

Вид встречается очень редко. Занесен в Красные книги Российской Федерации, Краснодарского края, Республики Дагестан и г. Сочи. Охраняется на территории Кавказского заповедника и Сочинского национального парка.

Род Гудайера — *Goodyera* R. Br.

Род назван в честь английского ботаника John Goodyer, жившего в 17-м веке (Watt, Renwick, 1915). Включает около 40 видов, преимущественно растущих в лесном поясе гор тропической и умеренной Азии и Америки, несколько видов встречается в Австралии, Новой Каледонии и Самоа. В Европе и Азии — 1 вид, 2 вида — на Курильских о-вах. Растения обитают в хвойных мшистых лесах.

Гудайера Максимовича — *Goodyera maximowicziana* Makino

[*G. bifida* sensu Maxim., non Bl.; *G. foliosa* var. *leavis* Finet;
Peramium maximowiczianum (Makino) Makino]

Изменчивость и таксономический статус

Нет сведений.

Распространение

Ареал восточно-азиатский. *G. maximowicziana* встречается в России на южных островах Курильской гряды: Уруп и Итуруп. Большая часть ареала вида находится в Японии, а также на Корейском п-ове (Невский, 1935; Ohwi, 1965; Вышин, 1996). Карта 15.

Экология и фитоценология

G. maximowicziana легко переносит значительное затенение, сомкнутость крон в местообитаниях вида может достигать 0,8–0,9. *G. maximowicziana* не встречается на участках с избыточным увлажнением и легко переносит довольно сильное пересыхание субстрата. Произрастает в лесах разного типа. На Курильских о-вах приурочен к смешанным лесам с подлеском из бамбучника, а также встречается в темнохвойных лесах. В Японии вид растет в буковых и дубовых лесах.

Встречается преимущественно на рыхлой лесной подстилке и на в разной степени разложившемся опаде. Вид — слабый конкурент по отношению другим травянистым растениям. Популяции вида часто представлены клонами, насчитывающими до 100 побегов на 1 кв.м. В клонах преобладают взрослые вегетативные побеги (Татаренко, Кондо, 2003б).

Морфология

Ползучие вечнозеленые побеги *G. maximowicziana* равномерно олиственны на всем протяжении. В пазухе каждого листа закладывается почка. На каждом междуузлии побега располагается по одному придаточному корню до 1,5–3(5) см длиной. Листья до 3,5 см длиной и 2 см шириной, от продолговато-овальных до овальных, зеленые, заостренные, суживающиеся к основанию, с волнистым краем. Черешок до 1 см длиной, с коротким влагалищем у основания. Листорасположение очередное. Соцветие однобокое, довольно плотное, голое или рассеяно опушенное. Прицветники ланцетные, 1–1,5 см длиной. Цветки в числе 3–7, белые, полузакрытые. Наружные и внутренние

листочка околоцветника, узкоовальные, тупые, так же как и губа до 1 см длины. Губа мешковидно вздутая у основания, волосистая внутри, с овальным тупым отгибом.

$2n = 28, 42, 56$.

Онтогенез

Онтогенез вида изучен в японских популяциях (Татаренко, Кондо, 2003б). Первичный микоризом длиной 0,3 см, состоит из 3 метамеров, несущих плечатые чешуевидные листья. Почки, по-видимому, очень быстро переходят к образованию подземного моно-подиального побега, диаметр которого не превышает 1 мм. Длина междоузлий составляет около 1 см, а длина корней — от 2 до 8 мм. Ювенильные побеги быстро утрачивают связь с микоризомом и образуют побег, состоящий из 3–4 вытянутых междоузлий и верхушечной почки. Диаметр побега 1,1–1,2 мм, длина междоузлий 1–1,5 см и такая же длина корней, образующихся на каждом междоузлии. Длина взрослого побега достигает 25–30 см, диаметр 3–3,5 мм, длина междоузлий 2–2,5 см. Продолжительность онтогенетических состояний побега может быть оценена следующим образом: ювенильное — 1 год, имматурное — 1–2 года, взрослое вегетативное — 1–3 года, генеративное — 1 год.

Ритм сезонного развития и размножение

G. maximowicziana — вечнозеленое растение. Надземные ползучие побеги зимуют с зелеными листьями. Сезонность климата обуславливает определенную ритмичность побегообразования и у этой орхидеи. Зимующая верхушка побега, так же как и пазушные почки, содержит 4–6 свернутых листовых зачатков. Число зеленых листьев на побеге составляет 4–6, иногда на 1–2 листа больше. Таким образом, годичный прирост побега состоит, в среднем, из 5 метамеров, междоузлия которых последовательно вытягиваются в начале сезона вегетации. В базальной части побега зеленые листья прошлого года столь же последовательно отмирают. Время заложения соцветия в верхушечной почке не известно (Татаренко, Кондо, 2003б).

Плодообразование в исследованных нами популяциях составляло около 50% (Татаренко, Кондо, 2003б), что близко с данными (57,1%), полученными Sugiura, Yamaguchi (1997). Семенная продуктивность не изучена. Вегетативное размножение очень интенсивное. Пазушные почки начинают прорастать у генеративных и взрослых вегетативных растений, и они переходят к симподиальному ветвлению. Связь между разветвившимися побегами утрачивается в течение 1–3 лет, и происходит вегетативное размножение. Популяции могут существовать в течение нескольких лет только за счет вегетативного размножения.

Консортивные связи

Опыление цветков у данного вида были изучены в Японии. Цветки изредка посещаются пятью видами насекомых, среди которых шмели *Bombus diversus*, а также муравьи (Sugiura, Yamaguchi, 1997).

В качестве микоризообразующих симбионтов у *G. maximowicziana* были описаны двуядерные представители *Rhizoctonia*, а также *R. repens* и *R. solani* (Nishikawa, Ui, 1976). Интенсивность микоризообразования в корнях *G. maximowicziana* высокая ($C=70\%$), как и у других представителей рода *Goodyera*. Большое количество почвенных грибов оплетает стебель, однако наличие гриба в клетках побега не было отмечено.

Охрана вида

G. maximowicziana в России является довольно редким видом, растущим здесь на северной границе ареала. Вид занесен в Красную книгу Сахалинской обл.

Гудайера ползучая — *Goodyera repens* (L.) R. Br.

Изменчивость и таксономический статус

Goodyera repens относительно мало изменчив. Малая вариабельность, по мнению А.И. Толмачева (1954), свидетельствует о древности вида. Выделение географических рас не получило поддержки (Hulten, 1968). Наблюдается изменчивость в окраске и размерах листьев (темно-зеленые, светло-зеленые, с «мраморным» рисунком, мелколистные, крупнолистные). Клоны с разными листьями могут встречаться в пределах одного фитоценоза.

Распространение

Ареал голарктический. Обширный дизъюнктивный ареал вида связан с ареалами хвойных древесных пород и охватывает Атлантическую, Центр. и Вост. Европу, Скандинавию, Балканский п-ов, Малую Азию, Крым, Кавказ, Афганистан, Гималаи, Северную Америку (Невский, 1935; Смольянинова, 1976; Averyanov, Nersesyan, 2001). В ледниковый период вид сохранился в реликтовых сосновых лесах, а на юге — горных ельниках; по мере отступления ледника *G. repens* переселилась в смешанные с березой леса, расширяя свой ареал (Толмачев, 1954). Развитие широколиственных лесов привело к исчезновению этого вида из ряда мест в Европе (Ziegenspeck, 1936). В России вид имеет обширный ареал в лесной зоне европейской и азиатской части, а также в горных лесах Кавказа. Карта 27.

Экология и фитоценология

Теневыносливое растение чаще растет при 3–10% от полной освещенности, однако, при очень сильном затенении переходит к подземному существованию. При осветлении тенистых местообитаний (выпадение деревьев, вырубка и пр.) появляются зеленые побеги. Этим объясняется иногда неожиданное появление многочисленных генеративных побегов *G. repens* на вырубках. Предпочитает умеренно влажные местообитания, избегая как очень сухие, так и сырые, особенно заболоченные, места. Пониженные температуры переносит хорошо, от заморозков не страдает.

К почвам относительно мало требователен. Встречается на бедных подзолистых, дерново-подзолистых, торфянистых, хорошо аэрируемых почвах разного механического состава, чаще на почвах с реакцией от слабо кислой до близкой к нейтральной. В Московской области нами встречен на сильно и среднеподзолистых почвах с рН 4,4–4,9 (Вахрамеева, Денисова, 1975).

G. repens растет в тенистых хвойных (еловых, сосновых), смешанных (хвойно-мелколиственных) лесах, предпочитая мшистые богатые гумусом участки. Типичный бриофил (в понимании Хохрякова, Мазуренко, 1989), успешное существование которого в большой мере зависит от присутствия покрова из зеленых мхов. Растет обычно группами, часто вместе с видами сем. *Pyrolaceae* и *Orchidaceae* (*Listera cordata*, *Neottianthe cucullata* и др.). В травяном покрове не доминирует, но иногда, по нашим наблюдениям, образует значительные скопления до 300 побегов на 1 кв.м (в том числе до 52 генеративных).

Популяции *G. repens* представлены обычно небольшим числом особей семенного происхождения и многочисленными разновозрастными особями (побегами), принадлежащими к одному или нескольким клонам (Vakhrameeva, Tatarenko 2001). Преобладают иматурные и взрослые вегетативные особи, генеративных обычно меньше, в отдельные годы они практически отсутствуют. Наши многолетние наблюдения за

популяциями *G. repens* на территории Московской обл. показали, что годовичные флюктуации очень велики. Численность побегов в отдельном локусе популяции может возрастать или сокращаться в 2–5 раз по сравнению с предыдущим годом. Однако благодаря разной направленности флюктуаций в отдельных локусах, численность побегов по годам в пределах целой популяции изменяется не более, чем в 1,2–2,1 раза (Вахрамеева, 1998; Vakhrameeva, Tatarenko 2001). Длительность жизни отдельного локуса в ненарушенных условиях составляет 25–35 лет. При резком изменении условий обитания (особенно режима увлажнения) *G. repens* быстро исчезает.

Морфология

Растение со шнуровидным плагиотропным ползучим побегом и немногочисленными короткими (2–5 см) придаточными корнями, расположенными в подстилке. На верхушке побега формируется розетка зеленых листьев в числе 3–8 (иногда листья несколько отстоят друг от друга), эллиптически заостренных, 1,8–3,5 см длиной и 1–2 см шириной, к основанию иногда суженных в короткий широкий черешок. Листья имеют заметную сеточку из 3–7 продольных и многочисленных поперечных жилок. Белый рисунок объясняется присутствием воздушных полостей (Füller, 1962). Генеративный побег терминальный, высотой 6–20 (редко 30) см, в верхней части (иногда по всей длине) коротко-железисто-опушенный. Соцветие — однобокий колос из 10–25 (до 30) цветков, мелких (0,3–0,5 см в длину), белых или желтовато-белых, снаружи коротко железисто-опушенных. Наружные листочки околоцветника овальные, средний сростается с двумя листочками внутреннего круга, образуя шлем. Губа со шпорцем, сильно вогнутая, до 0,2 см длиной, на конце с треугольным носиком. Завязь почти сидячая, железисто-волосистая, при основании слегка скрученная. Плод — одногнездная коробочка с мелкими коричневыми семенами.

$2n = 30, 32, 40.$

Онтогенез

Различные стадии зародыша развития изучены Veyret (1956). Прорастание происходит только при наличии грибов из формального рода *Rhizoctonia* (Downie, 1940, 1943a). Около 5% семян прорастают через 11 месяцев после посева в природные условия (Мамаев и др., 2004). Первые 2–4 года протокорм ведет подземный образ жизни, на 5-й год на корневище, которое к этому времени имеет 3 междоузлия, появляются первые зеленые листья. Иногда в условиях хорошего освещения зеленые листья могут появиться даже на 1-2-й год. (Ziegenspeck, 1936; Füller, 1962). Цветение наступает не ранее 5-летнего возраста (Füller, 1962), чаще на 7–8-й год и на 3-й год после формирования розетки (Mollison, 1943). Розетка листьев вместе с цветоносом отмирает в год цветения или на следующий год. До цветения побеги нарастают моноподиально, а после отмирания генеративного побега наблюдается симподиальное ветвление, затем побег нарастает моноподиально до следующего цветения (Ziegenspeck, 1936). На корневище спящие почки сохраняют жизнеспособность в течение нескольких лет (Tatarenko, Kondo, 2003). Длительность жизни отдельной розетки листьев в сосняках Шотландии $4,3 \pm 1,1$ год (Alexander, Alexander, 1984).

Ритм сезонного развития и размножение

G. repens — одна из немногих зимнезеленых орхидей, ее листья живут 1,5–2 года. Цветочная стрелка появляется рано (в конце мая – начале июня), но цветение происходит к концу июня – в июле и продолжается около трех недель. В средней полосе России плоды созревают в конце августа – начале сентября.

Размножается как семенами, так и вегетативно. Новые участки заселяет при помощи семян, но размножение в освоенных местообитаниях происходит, в основном, вегетативно, при помощи побегов, развивающихся из спящих почек. Обычно развиваются лишь 1–3 почки. Через 1–2 года старые участки корневища отмирают, а оставшиеся молодые участки становятся самостоятельными растениями. В результате образуются клоны значительных размеров (Mollison, 1943).

Консортивные связи

Перекрестноопыляемое растение. Цветки имеют сладковатый запах, чем привлекают опылителей. В Мурманской обл. для этого вида характерна автогамия с высоким процентом плодообразования (Блинова, 2008).

Облигатный микосимбиотроф (Downie, 1943a; Mollison, 1943). Надземные зеленые части растения свободны от гриба, однако подземные побеги могут быть сильно инфицированы (Татаренко, 1995). Выявлено присутствие грибов *Ceratobasidium cornigerum* и *Moniliopsis solani*, ранее относимых к роду *Rhizoctonia* (Hadley, 1970). Alexander и Hadley (1983) изолировали 10 штаммов *Rhizoctonia goodyerae-repentis* и 2 штамма, не влияющие на развитие проростков. Высокий уровень специфичности грибных симбионтов у этого вида отмечен П.В. Куликовым и Е.Г. Филипповым (1996а).

Интенсивность микоризной инфекции высокая — 40–60% (Татаренко, 1995).

Охрана вида

Вид довольно широко распространен, но в связи с нарушением его природных местообитаний становится редким в отдельных частях ареала. Вид занесен в Красные книги 25 регионов. В России охраняется в 50 заповедниках и 9 национальных парках: «Куршская коса», «Лосинный остров», «Оз. Плещеево», «Угра», «Приэльбрусье», «Нижняя Кама» (Татарстан), Припышминские боры» (Свердловская обл.), природных парках «Оленьи ручьи» и «Река Чусовая» (Свердловская обл.)

G. repens — устойчив при культивировании в ботаническом саду Екатеринбурга (Мамаев и др., 2004). Растение культивируют в Ботанических садах Петрозаводска и Киева (Украина).

Гудайера Шлехтендаля — *Goodyera schlechtendaliana* Reichenb. fil.
(*G. japonica* Bl.)

Изменчивость и таксономический статус

В Японии описана форма *G. schlechtendaliana* var. *similes* (Bl.) Makino, имеющая чисто зеленые листья, обитающая совместно с типичными растениями (Ohwi, 1965).

Распространение

Ареал восточно-азиатский. В России *G. schlechtendaliana* встречается в Сахалинской обл. на о. Итуруп. Большая часть ареала находится в Японии, а также в Китае и на Корейском п-ове (Невский, 1935; Ohwi, 1965; Вышин, 1996). Карта 11.

Экология и фитоценология

Вид устойчив к сильному затенению, но избегает конкуренции с травянистыми растениями. Произрастает в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах. В Японии нами была исследована популяция, произрастающая в лесу из вечнозеленого дуба *Quercus myrsinaefolia* с участием *Camelia japonica* и *Ilex macropoda*, где сомкнутость крон составляет 0,8, проективное покрытие травянистых растений около 3%, толщина подстилки 30 см.

Морфология

Растение имеет ползучий вечнозеленый побег, нарастающий моноподиально в течение нескольких лет. Каждый метамер побега несет пазушную почку и придаточный корень 3–6(10) см длиной. Продолжительность жизни метамеров побега и корней составляет 1–5 лет. Корни могут нарастать в длину в течение 2–3 лет. Над землей образуется розетка листьев. Листья до 4–5 см в длину и 2,5 см в ширину, от яйцевидных до узкоовальных, тупо заостренные, голые, в основании закругленные или слегка сердцевидные, бледно-зеленые, с белыми полосками на верхней стороне. Черешки до 1 см длиной, с пленчатыми влагалищами. Терминальный цветонос до 15 см высотой, густо опушенный мягкими курчавыми волосками. Соцветие до 10 см длиной, многоцветковое (7–12 цветков) однобокое, длинно-курчавоволосистое. Цветки от розоватых до белых, полузакрытые. Прицветники прямые, прижатые к завязи. Наружные и внутренние листочки околоцветника до 1 см длиной от узкояйцевидных до широко ланцетных, тупые. Губа до 1 см длиной, с мешковидным вздутием у основания, почти округлая, волосистая изнутри, с овальным, тупым отгибом. Коробочка 0,8–1,2 см длиной.

$2n=30, 60.$

Онтогенез

Протокорм образует микоризом длиной 5 мм и 2 мм в диаметре, состоящий из 3 метамеров, на поверхности образуются пучки эпидермальных волосков, иногда имеется 1–2 корня длиной 2–4 мм. Из апикальной почки протокарма вырастает ювенильный моноподиальный побег толщиной 1 мм, годичный прирост которого составляет 4 метамера. Ювенильный побег может нарастать внутри субстрата в течение 2–3 лет, не образуя зеленых листьев. При выходе на поверхность почвы он образует 2–3 зеленых листа 7–8 мм длиной и 6–7 мм шириной, диаметр побега составляет 1–1,2 мм, корни отсутствуют, но на междоузлиях формируются трехрядно расположенные бородки эпидермальных волосков. Взрослый вегетативный побег несет розетку из 5–8 зеленых листьев, диаметр побега достигает 5–7 мм, на каждом междоузлии располагается по 1 корню 5–10 см длиной. Продолжительность возрастных состояний моноподиального побега зависит от его жизненности. В ювенильном периоде побег может находиться 1–3 года, в имматурном — 1–2, во взрослом вегетативном — 2–4, в генеративном — 1 год (Татаренко, Кондо, 2003б).

Ритм сезонного развития и размножение

G. schlechtendaliana — вечнозеленое растение, розетка листьев зимует на поверхности субстрата. С началом нового вегетационного сезона из апикальной почки начинают разворачиваться листья новой розетки, а старые листья постепенно отмирают. Нами отмечены случаи, когда апекс взрослого побега формировал следующий годичный прирост в виде тонкого столоновидного побега с расставленными чешуевидными листьями вместо прироста с развитой розеткой листьев. Изредка апикальная почка переходит в покоящееся состояние на 1(2) года. Годичный прирост у ювенильного побега состоит из 4 метамеров, а у взрослого — из 5–7 метамеров. Соцветие полностью формируется в апикальной почке более чем за год до образования надземного цветоноса. Цветение *G. schlechtendaliana* начинается в августе, плоды созревают в сентябре–октябре.

Особенности семенного размножения вида не изучены. Вегетативное размножение происходит очень активно за счет прорастания пазушных почек на побеге. Обычно

такое ветвление побега начинается после отмирания терминального цветonoса. При этом мощные побеги образуют дочерние побеги взрослого вегетативного возрастного состояния. Партикуляция побега вследствие механических повреждений стимулирует развитие спящих пазушных почек. Почки образуют сенильные побеги, по своим размерам соответствующие ювенильному возрастному состоянию, даже на отдельных кусочках побега, состоящих из 1 междоузлия. Интенсивное вегетативное размножение приводит к образованию плотных, длительно существующих клонов.

Консортивные связи

Микоризными симбионтами *G. schlechtendaliana* являются представители двуядерных *Rhizoctonia*, сходных с *R. repens* (Nishikawa, Ui, 1976). Интенсивность микоризной инфекции велика ($C=70\%$) в корнях взрослых побегов. В корнях толщиной 3–5 мм гриб располагается тяжами, тянущимися вдоль какой-либо одной стороны корня. Тонкие корни заражены более равномерно. На участках с плотным размещением побегов корни часто растут, плотно примыкая друг к другу и образуя общую ризосферу. При этом микориза интенсивно развивается в одном из корней ($C=80\%$), тогда как другой остается слабо инфицированным ($C=15\%$). Микориза выявлена в тонких ювенильных и иматурных побегах ($C=15\%$), несущих эпидермальные волоски, но не имеющих корней. При этом гриб локализуется на участке междоузлия, примыкающем к узлу побега. Во взрослых побегах микориза отсутствует.

Охрана вида

G. schlechtendaliana — редкий вид, находящийся в России на северо-восточной границе ареала. Вид занесен в Красную книгу Сахалинской обл.

Род Мирмехис — *Myrmechis* Blume

Небольшой род из нескольких видов, распространенных в Вост. Азии. Растет в лесах, преимущественно на моховом покрове. В России единственный вид встречается на Курилах.

Мирмехис японский — *Myrmechis japonica* (Reichenb. fil.) Rolfe

Изменчивость и систематический статус

Нет сведений.

Распространение

Ареал восточно-азиатский, эндемик. *Myrmechis japonica* произрастает в России на территории Сахалинской обл. (о. Кунашир, о. Итуруп), а так же в Японии (о-ва Хоккайдо и Хонсю). Повсеместно редок (Ohwi, 1965; Вышин, 1996). Карта 37.

Экология и фитоценология

Вид теневынослив, растет в условиях умеренной влажности. Приурочен к елово-пихтовым и хвойно-широколиственным лесам (Баркалов, Еременко, 2003), распространенным как в горных, так и равнинных частях островов. Сомкнутость крон деревьев в местообитаниях *M. japonica* составляет 0,7–0,9. Вид произрастает только на моховых субстратах, в условиях слабой конкуренции с другими травянистыми растениями. Популяции *M. japonica* насчитывают до 50–250 побегов, представлены клонами, а также единичными особями семенного происхождения. Мы наблюдали популяцию этого вида на о. Кунашир в пихтовом лесу (*Abies sachalinensis*) с мощным моховым

покровом. Сомкнутость крон 0,7, травяной ярус слабо развит (ОПП около 10%). Средняя плотность ценопопуляции 138 побегов (в том числе 30 генеративных) на 1 кв.м.

Морфология

Растения *M. japonica* имеют ползучие, слабо приподнимающиеся моноподиальные побеги, равномерно олиственные на всем протяжении. Часть побега, располагающаяся в толще субстрата, несет влагалищные листья с недоразвитыми листовыми пластинками. Корней нет, или они очень короткие (0,2–0,4 см длиной). Вблизи узлов побега, в случае отсутствия там корней, образуются по три бородки одноклеточных эпидермальных волосков до 0,5 см длиной. Надземная часть взрослого побега несет 5–7 широкоовальных, зеленых листьев до 0,6–1,2 см длиной и 0,4–0,8 см шириной. Влагалища листьев короткие, пленчатые. Цветонос до 8 см высотой, опушенный белыми многоклеточными волосками. Цветок одиночный (редко 2–3), белый. Прицветники до 0,6 см длины, пленчатые, узкотрехгранные, с 1 жилкой, по краям с длинными многочисленными волосками. Наружные листочки околоцветника до 0,7 см длиной, ланцетные, постепенно суженные к тупой верхушке. Верхний наружный листочек отогнут назад, боковые — восходящие. Губа слегка длиннее листочков околоцветника, разделенная в верхней части на 2 обратно-треугольные лопасти. Плод — коробочка сидячая.

$2n = 56$.

Онтогенез

Протокормы *M. japonica* в природных популяциях обнаружены не были. Побеги разных возрастных состояний хорошо отличаются по числу зеленых листьев, а также по длине и толщине междоузлий. Ювенильные побеги, состоящие из 3–4 метамеров, имеют всего 1–2 листа длиной 3 мм длиной и 2 мм шириной. Корней нет. Взрослые побеги имеют 8–10 междоузлий и 5–7 зеленых листьев в верхней части. В зависимости от жизненности особи, моноподиальный побег может переходить к цветению на третий–пятый год жизни. Клоны, возникающие вследствие интенсивного ветвления побега и последующего вегетативного размножения, по-видимому, существуют на протяжении десятилетий.

Ритм сезонного развития и размножение

M. japonica — вечнозеленая орхидея. Вегетативные побеги нарастают в течение сезона вегетации, образуя 4–5 новых метамеров. Надземные олиственные побеги зимуют. Емкость зимующей верхушечной почки составляет 4–5 листовых зачатков. Время заложения соцветия в почке неизвестно, однако само цветение начинается в августе. Плоды созревают в конце сентября – октябре (Татаренко, 1996).

Семенное размножение вида не изучено.

Вегетативное разрастание и размножение происходят весьма активно, с глубоким омоложением потомства. В связи с этим, в популяциях *M. japonica* преобладают ювенильные и имматурные побеги. Связь между парциальными побегами сохраняется на протяжении 1–3 лет. Образование пазушных побегов, приводящее к вегетативному размножению, наблюдается уже у имматурных растений. У взрослых вегетативных побегов происходит рост 2–3 боковых побегов одновременно. Интенсивность вегетативного размножения составляет 80% (Татаренко, 1996).

Консортивные связи

Опылители вида не изучены. Цветки с сильным приятным запахом (КК Сахалинской обл.).

Длительное эволюционное развитие *M. japonica* на моховых субстратах привело к исчезновению корней у большинства особей. Микоризные грибы концентрируются

в «корнеродных» зонах побега вблизи узлов и в бородках эпидермальных волосков (Татаренко, 1996б). Изредка вблизи узла образуется настоящий утолщенный, но очень короткий корень длиной 0,2–0,4 см. Интенсивность микоризой инфекции как в узлах корневища, так и в корнях составляет 80%. Одновременно присутствуют пелотоны всех трех стадий: формирующиеся, полупереваренные и полностью переваренные. Междоузлия побега полностью свободны от грибов (Татаренко, 1996).

Охрана вида

M. japonica является очень редким видом. Вид занесен в Красные книги Российской Федерации и Сахалинской обл. Охраняется в Курильском заповеднике.

Род Элеорхис — *Eleiorchis* F. Maek.

Монотипный род, эндемик Японии и Курильских о-вов. Растет на болотах и сырых лугах.

Элеорхис японский — *Eleiorchis japonica* (A. Gray) F. Maek.

[*Arethusa japonica* A. Gray, *Bletilla japonica* (A. Gray) Schlechter]

Изменчивость и таксономический статус

Описана разновидность *E. japonica* var. *conformis* (F. Maek.) F. Maek. с более короткими листочками околоцветника (13–17 мм) и плоской цельной губой (Ohwi, 1965).

Распространение

Ареал восточно-азиатский. В России находится на северной границе ареала. Встречается в Сахалинской обл. на о. Кунашир (Алехинское лесничество и окрестности оз. Серебряное) (Вышин, 1996; Баркалов, Еременко, 2003) и в Хабаровском крае в верховьях р. Мульпа (бассейн р. Ботча) (Шлотгауэр, Крюкова, 2005). В Японии произрастает на о. Хоккайдо и о. Хонсю (Ohwi, 1965). Карта 20.

Экология и фитоценология

Все местонахождения *E. japonica* на о. Кунашир приурочены к сфагновым болотам, расположенным на берегах озер в низинных частях острова. Травяной покров представлен видами родов *Carex* spp., *Eriophorum* spp., *Rhynchospora* spp., а также *Hosta rectifolia* и другими болотными видами. На этих же болотах произрастают орхидеи *Pogonia japonica*, *Amitostigma kinoshitae*, *Platanthera tipuloides*. Травяной покров несомкнутый. Размещение орхидей также рассеянное, большие скопления не образуются. Численность популяций *E. japonica* составляет не более 100–150 экземпляров.

В Хабаровском крае обнаружена одна популяция из 3 экземпляров, на сырой приручейной опушке пихтово-елового леса среди зеленомошного покрова (Шлотгауэр, Крюкова, 2005).

Морфология

Структура годичного побега детально изучена Татаренко (1996). Растение до 30 см высоты. Клубнелуковица около 0,6 см в диаметре. Лист одиночный, прикорневой, линейно-ланцетный, до 18 см длиной и 0,8 см шириной, постепенно сужающийся к обеим концам. Цветок 1(2), розово-пурпурный. Прицветники до 0,4 см длиной, дельтовидные, перепончатые. Листочки наружного круга околоцветника до 2,5 см длиной, обратноланцетные, с 5 жилками. Листочки внутреннего круга примерно такой же длины, но немного уже. Губа до 2,5 см длиной, обратнаяйцевидно-продолговатая, с 3 тупыми лопастями.

2n = 40.

Онтогенез

Развитие протокормов этого вида не изучено. Ювенильные растения имеют длинные (до 9 см), но очень узкие (2 мм) листья, клубнелуковицу размером 2×5 мм и нитевидный не утолщенный участок корневища длиной до 2 см, несущий 1–2 корня 1,5 см длиной. Взрослые растения *E. japonica* имеют 1 лист длиной 14–16 см и шириной 0,6 см, клубнелуковицу до 2 см длиной и до 0,6 см в диаметре. 5–6 корней длиной до 8 см располагаются на тонком участке корневища длиной около 0,5 см. Вынесение почки возобновления ближе к поверхности мохового субстрата у ювенильных растений происходит за счет удлинения тонкого участка корневища, а у взрослых растений, наоборот, за счет удлинения клубнелуковицы.

Растения *E. japonica* находятся 1–2 года в ювенильном и имматурном возрастных состояниях, 2–4 года — во взрослом вегетативном и 3–6 лет — в генеративном (Татаренко, 1996).

Ритм сезонного развития и размножение

Летнезеленая орхидея. Цветет в июле, семена созревают в сентябре. Семенная продуктивность не изучена.

Вегетативное размножение осуществляется при прорастании спящей почки на первом междоузлии клубнелуковицы. Из этой почки у взрослых особей образуется тонкий стolon длиной до 5 см, несущий чешуевидные листья. На первом междоузлии stolона закладываются зачатки корней, на конце третьего междоузлия формируется зимующая почка. Дочернее растение оказывается удаленным от материнской особи. Происходит глубокое омоложение вегетативного потомства вплоть до ювенильного возрастного состояния. Ювенильные и имматурные особи не размножаются вегетативно (Татаренко, 1996).

Консортивные связи

Опыление вида не изучено.

В тонких длинных корнях, несущих множество корневых волосков, микориза развивается довольно активно. Интенсивность инфекции составляет до 40% у взрослых растений. Пелотоны находятся в полупереваренном состоянии. Молодые особи инфицированы слабее ($C=5-10\%$). Корни густо оплетены многочисленными гифами почвенных грибов, что обеспечивает очень тесную связь корней орхидеи с субстратом.

Охрана вида

Популяции вида немногочисленные, уязвимые даже при небольших неблагоприятных воздействиях. Необходим полный запрет выпаса крупного рогатого скота в местобитаниях этой редчайшей орхидеи.

E. japonica занесен в Красные книги Российской Федерации, Сахалинской обл. и Хабаровского края. Охраняется в Ботчинском заповеднике и в охранной зоне заповедника Курильский.

Род Калипсо — *Calypso* Salisb.

Род монотипный, однако, некоторые систематики выделяют самостоятельный североамериканский вид *Calypso americana* R. Br. (Невский, 1935). Обитатели хвойных лесов.

Калипсо луковичная — *Calypso bulbosa* (L.) Oakes
(*Cypripedium bulbosum* L., *Calypso borealis* Salisb.).

Изменчивость и таксономический статус

В Сев. Америке (Канада) (Brown, 2005) отмечена двуцветковая форма *C. bulbosa* f. *biflora* P.M. Brown.

Распространение

Ареал гюларктический, дизъюнктивный. Вид растет в Скандинавии, на севере европейской и азиатской частей России, в Монголии, в Японии, Китае, Корее и в Сев. Америке (Невский, 1935; Correll, 1950; Ohwi, 1965; Luer, 1975, Flora Europaea, 1980). На территории России ареал состоит из двух больших частей: западная протянулась от Крайнего Севера европейской части России до Центр. и Сев. Урала, восточная — охватывает южную половину Вост. Сибири и Дальнего Востока. Изолированные местонахождения имеются в Зап. Сибири (Невский, 1935, Красная книга РФ, 2008).

Северная граница в западной части ареала в России проходит через Хибины, Архангельскую обл., Республику Коми, Ханты-Мансийский округ и Свердловскую обл., откуда поворачивает на юг и проходит через Новгородскую, Тверскую, Ярославскую, Пермскую обл. Восточная часть ареала охватывает юг Вост. Сибири и Дальнего Востока. В восточной части вид встречается в Красноярском крае, Иркутской области, Якутии и Бурятии, Хабаровском, Приморском краях и на Сахалине. В Читинской области обнаружено 2 новых местонахождения вида Андриевская, 2006). Карта 21

Экология и фитоценология

C. bulbosa — сциофит, обычно растет в тенистых лесах, реже в полутени (обычно освещенность не более 10% от полной). Встречается на влажных (избегает как сухие, так и мокрые почвы), преимущественно на слабокислых или нейтральных, довольно богатых гумусом почвах. На Сев. и Среднем Урале вид растет на карбонатных и других богатых кальцием и магнием породах, нередко на облесенных известняковых скалах (Мамаев и др., 2004), на Юж. Урале произрастает на плохо развитых часто мерзлотных почвах (Мартыненко и др., 2007). Встречается в тенистых зеленомошных хвойных (чаще сосновых и еловых, реже лиственничных) лесах, изредка — редколесьях (Захарченко, 1992; Баталов, 2006). На Урале она чаще растет в сосновых лесах (Куликов, 1995). В Архангельской области вид встречается на бортах карстовых логов в лиственничных редколесьях и сосновых редколесьях (Захарченко, 1992). Выраженная приуроченность *C. bulbosa* к зеленомошным субстратам позволяет отнести этот вид к особой экологической группе — бриофилам, в понимании Мазуренко и Хохрякова (1989). Это связывают с тем, что *C. bulbosa* принадлежит к числу наиболее древних тропических элементов флоры тайги (Блинова, Куликов, 2006). В Мурманской обл. на широте Полярного круга *C. bulbosa* растет в сосняках зеленомошных (Виноградова, 1998), группами по 5–25 особей, причем молодые растения обычно предпочитают в качестве субстрата полусгнившие пни и бревна. Скопления приурочены чаще к обочинам тропинок. В Башкортостане встречается в еловых и лиственничных лесах (Жирнова, Гляубаева, 2012) с хорошо развитым покровом из зеленых мхов, их проективное покрытие до 80–95%.

В Сев. Америке описаны две формы *C. bulbosa*, различающиеся по своим экологическим особенностям: одна встречается на влажных, нейтральных, богатых гумусом почвах, а другая растет на сухой и кислой подстилке хвойных лесов (Correll, 1950).

В условиях Кировской обл. ценопопуляции калипсо отличаются небольшой численностью и плотностью 2,6–7,5 особей на кв. м. В составе популяции преобладают (около 40%) взрослые вегетативные особи (Пересторонина, Чупракова, 2009; Чупракова, Савиных, 2012).

Морфология

Многолетний, клубнеобразующий поликарпик, гемикриптофит. По И.В. Татаренко (1996б), короткокорневищное клубнелуковичное растение. Цветонос до 25 см высотой, боковой. Подробно структура надземных и подземных органов этого вида рассмотрена в работах А.Е. Баталова (2000) и Е.И. Чупраковой и Н.П. Савиных (2012). Зеленый лист одиночный, до 4 см длиной и 3 см шириной, яйцевидный, черешковый. Цветок 1, реже 2. Прицветник ланцетовидный. Листочки околоцветника линейно-ланцетные, почти одинаковые по размерам (длина около 2,5 см, ширина 0,3 см), темно-розовые с 3 жилками. Губа до 2 см длиной имеет форму туфельки, белая или желтоватая, с красновато-фиолетовыми полосками и крапинками, спереди с розовым лепестковидным отгибом и 3 пучками желтых волосков при основании. Коробочка до 2,5–3 см длиной, прямая, продолговатая.

$2n=28, 32$.

Онтогенез

Семена *C. bulbosa* характеризуются слабо выраженным покоем и достаточно легко прорастают на питательных средах (Arditti et al., 1985; Куликов, 1995). Протокормы в природных условиях развиваются подземно в течение 3–4 лет, после чего формируют почки возобновления и ювенильные надземные побеги (Виноградова, Филин, 1993). Коралловидное корневище, описанное у *C. bulbosa* (Mousley, 1924, 1925), сохраняется у единичных особей вплоть до генеративного возрастного состояния и является по своему происхождению разросшимся протокормом (Виноградова, Филин, 1993). Цикл развития монокарпического побега от заложения примордия почки возобновления до отмирания клубня длится около 3 лет (32–33 месяца) (Баталов, 2000б; Чупракова, Савиных, 2012). Вероятность отмирания особей высока на первом году жизни, снижается на втором и третьем году, а на четвертом и пятом вновь возрастает (Куликов, 1995). По П.В. Куликову (1997а), растения отличаются по скорости онтогенеза. Обычно первый цветок появляется на 5–6-й год, но иногда на 3–4-й год жизни. Некоторые растения остаются ювенильными долгие годы и имеют замедленный онтогенез. 1–5% растений в популяции обычно находятся в состоянии вторичного покоя. Т.М. Быченко (2003) для условий Прибайкалья приводит несколько отличающиеся данные: протокорм под землей проводит около 2 лет, от прорастания семени до первого цветения проходит 8–10 лет. Подходы к выделению онтогенетических состояния этого вида различаются у разных авторов. Наиболее подробно (в сопровождении рисунков) этот вопрос рассмотрен в работе И.В. Блиновой и П.В. Куликова (2006) и в статье Т.В. Жирновой и Р.К. Тляубаевой (2012).

Ритм сезонного развития и размножение

По сезонному ритму развития побегов *C. bulbosa* относится к осенне-зимне-весеннезеленым растениям с периодом летнего покоя, по ритму цветения — к весенне-раннелетним растениям (Татаренко, 1996б). Цветение *Calypso bulbosa* начинается сразу после схода снега, в Архангельской обл. — в конце мая (Захарченко, 1992), в Башкортостане — с 25 мая по 9 июня (Жирнова, Тляубаева, 2012). После цветения, в июне-июле, зеленый лист отмирает и наблюдается перерыв в надземной вегетации,

однако под землей происходит активный рост нового годичного побега. В августе зеленый лист нового годичного прироста появляется над землей. В некоторых районах растения имеют очень короткий безлистный период поздним летом и поэтому кажутся вечнозелеными (Currah et al., 1988). Плоды созревают в августе. К осени в цветочных почках полностью сформирована генеративная сфера побега, имеющего зеленый зимующий лист. *Calypso bulbosa* имеет сходную надземную и подземную фенологию во всех популяциях, даже очень удаленных друг от друга (Пучнина, Захаренко, 1994; Татаренко, 1996; Баталов, 1998а, 2000б; Чупракова, Савиных, 2012).

Отдельные особи могут цвести 2–6 лет подряд или с перерывами в 1–2 года. Плодоносящие растения составляют в условиях Башкирии от 11,5 до 50% от цветущих растений в популяции, что связано с отрицательным влиянием погодных условий, особенно с заморозками и повреждениями животными-фитофагами (Жирнова, Тляубаева, 2012).

Размножение растений происходит сравнительно интенсивно как семенным, так и вегетативным путем. В северной части ареала преобладает вегетативное размножение (Блинова, 1995а), на Урале оно обеспечивает 36–50% ежегодного прироста популяции (Куликов, 1995). Вегетативное размножение происходит при развитии спящей почки на первом утолщенном междоузлии клубнелуковицы, не сопровождается значительным омоложением потомства и не приводит к значительному разрастанию особи. На коралловидном протокорме может образовываться до трех надземных побегов одновременно. Плодообразование составляет 12–45% на Юж. Урале (Куликов, 1995), однако, по данным этого автора, семенное воспроизведение значительно ограничивается повреждением 13–35% цветков в период цветения и 30–80% опыленных цветков в период созревания плодов гусеницами совок р. *Agrotis* и мышевидными грызунами. В коробочке 7,4–9,5 тысяч семян, чрезвычайно мелких, которые высыплются в середине лета, на Среднем Урале в (в начале июля) и в начале осени (в сентябре) на Кольском п-ове (Блинова, Куликов, 2006). В Архангельской обл. процент плодоносящих растений от общего числа цветущих составляет от 6 до 43% (Пучнина, Захаренко, 1994).

Консортивные связи

Опыление растений производится шмелями за счет того, что молодые, неопытные насекомые обманываются в первичной аттракции и посещают цветки орхидеи, не имеющей нектара (Mosquin, 1970; Boyden, 1982). Предполагают, что опылители питаются нектаром черники, которая цветет одновременно с *C. bulbosa* (Nilsson S., 1979). В Предуралье (Пермская обл.) опылители — шмели (*Bombus agrorum* F., *B. silvarum* L., *B. lucorum* L., *B. terrestris* L.), процент опыления невысок — не более 24%. (Верещагина, Шибанова, 1995, 1997). После опыления цветки на 5–6-й день увядают. Автогамия не выявлена ни разу. Цветки калипсо могут служить убежищем для беспозвоночных животных, например, трипсов (Верещагина, Шибанова, 1995).

В Башкортостане отмечено повреждение растений животными фитофагами — листогрызущими насекомыми и мышевидными грызунами (Жирнова, Тляубаева, 2012).

Интенсивность микоризной инфекции в корнях *C. bulbosa* невелика ($C=11\%$) (Татаренко, 1996). Симбионтами *C. bulbosa* являются 6 видов эндофитных грибов (Currah et al., 1988).

Охрана вида

Вид повсеместно редок. Популяции *C. bulbosa* обычно малочисленные.

Растения мало устойчивы к антропогенным воздействиям (рубке, длительному вытаптыванию, низовым пожарам и пр.). Выдерживают слабое вытаптывание — заселяют слабоутоптаннные обочины лесных дорог и тропинок, где снижена конкуренция со стороны других видов растений (Виноградова, 1998 и др.). При нарушении мохового покрова и лесной подстилки *C. bulbosa* погибает.

Вид занесен в Красные книги Российской Федерации и 31 региона. Охраняется на территории 25 заповедников, а также в национальных парках: Прибайкальский, Кенозёрский, «Русский Север», «Панаярви» и «Водлозерский».

Выращивается в ботанических садах Ижевска, Нижнего Новгорода, Читы, Южно-Сахалинска, Якутска (Генофонд..., 2012). В культуре неустойчив.

Род Надбородник — *Epipogium* J. G. Gmel. ex Borkh.

Род насчитывает 3 вида, распространенные в Евразии, тропической Африке, Австралии и Юго-Вост. Азии. На территории России — 1 вид.

Растения тенистых лесов.

Надбородник безлистный — *Epipogium aphyllum* Sw.

Изменчивость и таксономический статус

Нет сведений.

Распространение

Ареал евразийский палеарктический, охватывает почти всю Европу и Средиземноморье, Крым и значительную часть Азии (Малую Азию, Кавказ, Сибирь, Хабаровский и Приморский края, Монголию, Китай, Японию, Корею) (Невский, 1935; Смольянинова, 1976; Иванова, 1987, Вышин, 1996; и др.). В России вид спорадически распространен в лесной зоне на территории европейской части, к северу встречается чаще, в южных областях отмечены единичные находки, на Кавказе (Краснодарский край, республики Адыгея, Дагестан, Карачаево-Черкесская), на Урале, по югу Сибири и Дальнего Востока до Сахалина и Камчатки. Карта 26.

Экология и фитоценология

Для вида характерна довольно узкая экологическая амплитуда. Растение встречается в тенистых и сырых лесах, иногда может расти на открытых местах. Растет на богатых гумусом почвах (Собко, 1989). По другим сведениям, к богатству почвы нетребователен, встречается как на средне богатых, так и на бедных почвах. Предпочитает слабокислые и нейтральные почвы (рН 5,5–7,5), от сильно увлажненных до влажных (Ellenberg, 1974; Landolt, 1977).

Epipogium aphyllum растет в хвойных, широколиственных и смешанных лесах, а также на лесных полянах. В Украине — в буковых лесах и сырых дубравах без подлеска и травяного покрова (Кузьярин, 1998). В Армении в хвойных и смешанных лесах в среднем горном поясе. В Башкирском заповеднике растет во влажном сосновом вейниково-широколистном лесу на склоне южной экспозиции (Жирнова, 1994).

В Центральном-Лесном заповеднике вид был известен из двух местообитаний в елово-широколиственных лесах. Позже был обнаружен еще на двух новых участках: 7 генеративных особей в заболоченном чернично-сфагновом ельнике и 5 — в смешанном лесу на сфагнуме (Илларионова, Гусева, 1998). В Национальном парке «Русский

Север» в 1996 г. найден в сыром ельнике аконитово-ландышево-хвощевом (8 особей на 1 кв.м) и в ельнике с осинной чернично-ландышевом (3 особи на 4 кв.м). Сомкнутость крон на этих участках 0,6. Травяной покров разрежен (ОПП 10–20%). Растения хорошо развиты с 1–3 цветками (Богомолова и др., 1999). В Пинежском заповеднике единственная популяция данного вида в ельнике чернично-разнотравном довольно многочисленна (Пучнина, 1998а). Обычно растет небольшими группами по 2–5(15) особей на участках с разреженным травяным покровом (ОПП 5–20%) (Марин, Марина, 1997; Илларионова, Гусева, 1998). На Северном Кавказе растет в пихтовых и буково-пихтовых лесах.

Морфология

Растение с коралловидным корневищем, интенсивно ветвящимся. Стебель до 30 см высотой, с несколькими бокаловидными пленчатыми влагалищными листьями, полый, хрупкий, желтоватый, с красноватыми полосками. У основания стебель немного вздутый, до 1,2 см толщиной, в средней части — 3–5 мм. Соцветие до 5 см длиной, рыхлая кисть, с 2–5 (до 8) желтоватыми поникающими цветками с запахом плодов банана. Прицветники до 1 см длиной, линейно-ланцетные, полупрозрачные, отклоненные. Листочки околоцветника 10–15 мм длиной и 0,15–0,25 см шириной, ланцетные, острые, желтоватые, иногда с фиолетовыми полосками; наружные немного короче и уже внутренних, все они направлены вниз. Губа до 0,15 см длиной, беловатая, с 4–6 рядами фиолетовых бородавочек, вверх направленная, с 3 лопастями; средняя лопасть яйцевидная, крупная, на конце острая, боковые лопасти мелкие, ушковидные. Шпорец 0,6–0,8 до 0,9 см длиной и 0,4 см толщиной, мешковидный, направленный вверх, светло-фиолетовый. Цветоножка не скручена, короче завязи. Завязь овальная, голая, не скрученная, на ножке. Коробочка яйцевидная до 1 см длиной.

$2n = 68$.

Онтогенез

Протокормы нередко образуют терминальные столоны на самых ранних стадиях развития (Irmisch, 1853). Дальнейшая судьба первичного моноподиального побега может быть различной: от продолжения моноподиального нарастания через стадию столона с последующим образованием клубня или коралловидного микоризома на его верхушке, или образование бокового клубня либо коралловидного микоризома из пазушной почки столона, или отмирание столона и развитие боковых коралловидных побегов на протокорме (Татаренко, 2007). В зависимости от мощности и степени разветвленности коралловидного микоризома, к цветению может перейти как главный моноподиальный, так и любой из боковых побегов или несколько побегов разных порядков ветвления одновременно. Растения развиваются подземно в течение 10 и более лет, а затем в момент цветения появляются над землей (Summerhayes, 1951). Растение ведет подземный образ жизни и появляется на поверхности земли только во время цветения, по некоторым данным — раз в 5–7 лет, возможно и до 20 лет. Soyurinki (1987) описывает популяцию этого вида, в которой растения цвели три года подряд, но в следующий раз они цвели спустя 36 лет. Очень редко этот вид может развивать соцветия под землей, но нет данных о том, развиваются ли при этом семена (Summerhayes, 1951).

Размножение и ритм сезонного развития

В разных частях ареала цветет с июля до сентября. В Башкирском заповеднике зацветает в конце июля (Жирнова, 1994). В Юганском заповеднике начало цветения от-

мечено 31 июля. Там на площади 40 кв.м обнаружено 9 генеративных побегов, на каждом из которых было от 1 до 5 цветков (Байкалова, 1994).

Размножается семенами и вегетативно. Семенное размножение слабое и служит для заселения новых участков. В основном преобладает вегетативное размножение (Ziegenspeck, 1936; Summerhayes, 1951). Вегетативное размножение происходит путем разделения на части подземного корневища, либо, более часто — путем образования тонких столонов, несущих протокормообразные пазушные почки, которые, отделяясь, дают начало новым растениям.

Консортивные связи

Стенки шпорца выделяют нектар, привлекающий шмелей (Ziegenspeck, 1936). Микогетеротрофное растение, корневище которого постоянно интенсивно инфицировано грибом (Татаренко, 1996). Микориза формируется во всех междоузлиях корневища, за исключением участков с активной меристемой. Симбионтами служат эктомикоризные грибы из родов *Inocybe* (Roy et al., 2009) и *Hebeloma* (Liebel, Gebauer, 2011). Исследования с радиоактивными изотопами подтвердили получение надбородником азота и углерода от деревьев при посредстве микоризных грибов (Liebel, Gebauer, 2011).

Охрана вида

Растения очень чувствительны к осушению, вырубке леса, пожарам и нарушению почвенного покрова (Вахрамеева и др., 1997). Вид занесен в Красные книги Российской Федерации и 50 регионов.

В России охраняется на территории 33 заповедников, а также 10 национальных и природных парках.

В России не культивируется. При пересадке в культуру растения погибают на следующий год (Собко, 1983; Собко, Гапоненко, 1999; Мамаев и др., 2004).

Род Пузатка — *Gastrodia* R. Br.

Род включает около 20 видов, распространенных в Вост. Азии, Индонезии, Австралии и Новой Зеландии. В России 1 вид.

Пузатка высокая — *Gastrodia elata* Blume

Изменчивость и таксономический статус

Нет сведений.

Распространение

Ареал восточно-азиатский. Вид произрастает на территории России в Хабаровском и Приморском краях, в Сахалинской обл. (о. Кунашир и о. Итуруп, юг о. Сахалин). Границы ареала вида определяет муссонный климат. Подробный анализ распространения вида на Дальнем Востоке России и точечная карта ареала составлены А.Р. Нечаевым и А.И. Шпретером (1974). Вид также произрастает в Китае, Японии и на Корейском п-ове (Невский, 1935; Вышин, 1996; Ohwi, 1965). Карта 19.

Экология и фитоценология

G. elata встречается в ограниченном спектре экологических условий. Одним из основных требований для успешного произрастания вида является богатый субстрат и постоянно повышенное увлажнение местообитания. На бедных почвах растения не развивают утолщенных побегов и быстро отмирают (Xu, Ran, 1993). На

Сахалине и Курильских о-вах чаще встречается в ивняках и ольшаниках, реже — на разнотравных болотах, по берегам рек и озер, у горячих источников, на сырых разнотравных лугах по морским побережьям (Баркалов, Еременко, 2003; КК Сахалинской обл., 2005). В Нижнем Приамурье *G. elata* приурочена исключительно к ольшаникам (Нечаев, Шретер, 1974). В Приморском и Хабаровском краях *G. elata* встречается в березовых, осиновых, дубовых лесах и зарослях кустарников. В Японии вид распространен, преимущественно, в дубняках (Kusano, 1911) и на открытых болотистых пространствах.

Морфология

Незеленые «бесхлорофилльные», микогетеротрофные растения *G. elata* существуют под землей, и только в последний год жизни они образуют надземные цветоносы. Вегетативное растение представлено «цепочковидным» корневищем, состоящим из однолетних годичных приростов, утолщенных в клубни. Каждый клубень до 12 см длиной и 5 см в диаметре состоит из постоянного (11–12) числа междоузлий. Кожистые чешуевидные листья по мере быстрого утолщения корневища разрываются на зубцы, равномерно располагающиеся по окружности клубня. На корневище имеется небольшое число эпидермальных волосков. Придаточные корни отсутствуют.

Генеративные растения образуют надземный цветонос высотой 50–120 см, голый, бурый, у основания покрытый кожистыми влагилицными листьями. 1–2 брактеи располагаются выше по стеблю. Соцветие — рыхлая многоцветковая кисть до 20–50 см длиной. Прицветники около 1,5 см длиной. Цветки желтовато-бурые, почти сидячие, так как цветоножки очень короткие, около 0,2 см длиной. Пять из шести листочков околоцветника сростаются в короткую трубку, лишь беловатая бахромчатая губа остается свободной.

$2n = 36$.

Онтогенез

Изучение онтогенетических стадий *G. elata* было проведено нами при изучении популяции вида на о. Кунашир (Татаренко, 1996). Протокорм у этого вида представляет собой слабо дифференцированное образование, формирующее микоризом из 2–4 междоузлий, иногда с пазушной почкой. Такое растение развивается в течение одного года. Переходом в ювенильное состояние можно считать формирование и начало роста верхушечной почки. Число междоузлий годичного прироста меняется с возрастом особи от 6–7 междоузлий у ювенильных растений до 11–12 у взрослых вегетативных и генеративных. Ювенильные растения имеют по несколько пазушных почек, но они никогда не образуют побеги. Пазушные почки начинают развитие по типу протокорма у имматурных растений. У виргинильных особей 2–3 почки образуют крупные побеги. Максимальных размеров годичный прирост корневища достигает у генеративных растений: длина клубня 8–12 см, диаметр 3,5–5 см. В генеративном состоянии особь находится только 1 год — с момента заложения соцветия в верхушечной почке корневища до отмирания соцветия вместе со всей особью.

Корневище нарастает верхушечной почкой. Отмершие остатки клубней сохраняются на протяжении нескольких лет. Исходя из их числа, можно приблизительно определить возраст подземно растущей особи. По нашим наблюдениям, в природе растение зацветает на 10–15-й год. В условиях культуры растения *G. elata* могут образовывать надземный цветонос уже на 4-й год после прорастания семени (Xu, Ran, 1993).

Ритм сезонного развития и размножение

Ритм сезонного развития у подземно живущих орхидей изучать крайне сложно. Цветет *G. elata* в конце июля – августе. Плодообразование на Курильских о-вах составляло около 60%. Вид успешно размножается как семенным, так и вегетативным путем. В крупных клонах присутствуют многочисленные протокормы и особи вегетативного происхождения разных размеров (Татаренко, 1996, 1997а). Развитие пазушных почек ведет к ветвлению корневища. Множественное развитие боковых побегов может быть индуцировано экспериментально, путем повреждения растущей апикальной почки (Xu, Ran, 1993).

Консортивные связи

Опылители пузатки высокой не изучены.

Важной биологической особенностью *G. elata* является ее симбиоз с грибом *Armillaria mellea* (Kusano, 1911). В последующие годы среди симбионтов *Gastrodia elata* были выделены еще пять видов рода *Armillaria*: *A. ostoyae*, *A. gallica*, *A. jezoensis*, *A. sinapia*, *A. singula* (Cha, et al., 2001). Микоризу *G. elata* можно отнести к эумицетным птитофаговым эктомикоризам, согласно классификации Селиванова (1981). Тяжи гриба, толщиной до 1 мм плотно оплетают корневище, и разветвляются на отдельные гифы при проникновении во внутренние слои коры. Мы наблюдали два четко выраженных слоя: наружный слой занимают плотные пелотоны (клубки гиф), которые во внутреннем слое перевариваются с образованием округлых капелек питательных веществ. Интенсивность микоризной инфекции в корневище *G. elata* достигает максимальных значений в старых клубнях взрослых особей ($C=75\%$). Молодые растения зачастую заражены грибом только в базальной части, и интенсивность инфекции в целом невелика ($C=7-20\%$). В клубнях, образовавших цветоносы, гриб не обнаружен. Растущий годичный побег как у взрослых, так и у молодых растений остается свободным от гриба. Микориза развивается в полностью сформированном клубне после окончания его роста в длину (Татаренко, 1996, 1997а).

В паренхимных клетках коры молодых приростов корневища накапливается крахмал. Обилие питательных веществ в корневищах орхидеи привлекает большое число почвенных беспозвоночных. Нематоды обитают как в отгнивающих клубнях (1–5 особей нематод на 1 клубень), так и в живых и даже в нижних частях цветоносов генеративных особей. В консорцию *G. elata* входят и многие другие беспозвоночные: пауки, клещи, многоножки, дождевые черви. Некоторые клубни повреждаются мышами.

Охрана вида

G. elata является в России одной из самых редких орхидей. Чувствительна к вырубке лесов, пожарам, нарушению почвенного покрова.

Вид занесен в Красные книги Российской Федерации, Приморского и Хабаровского краев и Сахалинской обл. Охраняется на территории 5 заповедников: Большехехцирского, «Кедровая падь», Комсомольского, Курильского, Лазовского.

Выращивается в дендрарии Горнотаежной станции ДВО РАН (Приморье) (Генофонд..., 2012).

Род Хаммарбия — *Hammarbya* O. Kuntze

Монотипный род с голарктическим распространением. Типичное растение сфагновых болот.

Хаммарбия болотная — *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze
(*Ophrys paludosa* L., *Malaxis paludosa* (L.) Sw.)

Изменчивость и таксономический статус

Нет сведений.

Распространение

Ареал евразийско-североамериканский, гларктический дизъюнктивный. В Европе распространен от Британских о-вов и Скандинавии до Средиземноморья, в Азии — от Сибири до Японии, кроме того, вид растет в Сев. Америке. В России ареал вида охватывает огромную территорию от Мурманской и Архангельской до Воронежской и Саратовской обл. в европейской части и от Урала через Сибирь до Камчатки, Сахалина и Курильских о-вов в азиатской части (Невский, 1935; Смольянинова, 1976, Брагина, Вахрамеева, 2008). Карта 28.

Экология и фитоценология

H. paludosa — светолюбивое растение, лишь изредка встречается при небольшом затенении. Требовательна к увлажнению, не переносит даже временного пересыхания, является индикатором стабильного увлажнения (Skogen, 1974). К богатству почв мало требовательна, может расти как на олиготрофных сфагновых болотах, так и на более богатых гумусом эутрофных низинных болотах (Skogen, 1974). Предпочитает кислые почвы. В Ленинградской обл. встречается на почвах с pH 5,57–6,75 (Брагина, 2001), в Норвегии с pH от 4,6 до 5,9 (Skogen, 1974). Гаммарбия чаще встречается на торфянистых плохо аэрируемых почвах (Вахрамеева и др., 1994). *H. paludosa* относится к вторично-наземным орхидным (Куликов, 1994).

Обычно *H. paludosa* приурочена к сфагновым болотам и относится к типичным бриофилам (Мазуренко, Хохряков, 1989), образовавшим в ходе эволюции ряд приспособлений к обитанию именно на сфагновых субстратах (Tatarenko, 2000). Торфяные и осоково-сфагновые болота, листовенничные мари являются типичными экотопами этого вида (Nordhagen, 1943; Duperréx, 1961). Nordhagen (1943) считает *H. paludosa* видом, характерным для болот класса *Scheuchzerietalia*.

В России вид встречается на болотах различного типа как верховых, так низинных и переходных, нередко по топким берегам зарастающих озер, на сплавиных. На болотах Северо-Запада России встречается преимущественно в районах молодого заболачивания — территориях, освободившихся из-под вод Ладожского озера и Финского залива около 3 тысяч лет назад, а также на болотах с проточным увлажнением, в окраинных частях крупных болотных систем (Боч, Смагин, 1993; Брагина, 2001).

На сфагновом болоте в Приморском крае вид произрастал вместе с *Eriophorum gracile*, *Sanguisorba parviflora*, *Lobelia sessilifolia*. Такие виды, как *Drosera rotundifolia*, *Menyanthes trifoliata*, *Rhynchospora alba*, *Vaccinium uliginosum* являются спутниками *H. paludosa* на всем протяжении его ареала. *H. paludosa*, по нашим наблюдениям, обычно образует не крупные ценопопуляции — до 20–30 (редко более) особей с невысокой плотностью 0,2–3,0 особи на 1 кв.м. И.В. Блинова (2003) изучала в Мурманской обл. крупную популяцию этого вида, насчитывающую около 2 400 особей, с плотностью 8 особей на 1 кв.м.

Морфология

Растение с тонким нитевидным корневищем и фотосинтезирующей псевдобульбой, 0,4–0,7 см в диаметре, которая расположена в основании тонкого стебля и одета влага-

лищами зеленых листьев, а также сочными низовыми чешуевидными листьями. Псевдобульба представляет собой одно разросшееся междуузлие. Длина корневища зависит от уровня грунтовых вод в местообитании и обычно составляет 5–10 см. Изредка на корневище образуются нитевидные корни, диаметр их менее 1 мм. Е. Брагина (2001) указывает на наличие многочисленных эпидермальных волосков на поверхности корневища.

Стебель 3(9)–25,5 см высотой, тонкий, пятигранный, несет 4 эллиптических толстоватых листа, 1–2,7 см длиной и 0,5–1 см шириной (Брагина, 2001). Нижний лист бледно-желтого цвета, редуцирован, представляет влагалище, плотно прилегает к стеблю. Листовая пластинка второго листа менее редуцирована, имеет окраску от бледно-желтой до светло-зеленой. Третий и четвертый листья зеленого цвета имеют хорошо выраженные листовые пластинки. На листьях часто образуются пропагулы (выводковые почки) (Taylor, 1967; Bragina et al., 1996; Брагина, 2001).

Соцветие – кисть, 2–7(12) см длиной из 10–26(35) спирально расположенных, желтовато-зеленых мелких цветков. Прицветники ланцетовидные, почти равные длине завязи с цветоножкой. Листочки околоцветника свободные, наружные продолговатояйцевидные, 0,25–0,3 см длиной и 0,15 см шириной, крупнее внутренних — ланцетовидных (около 0,15 см длиной и более узких). Губа без шпорца, яйцевидная, немного вогнутая, 1,5–2 мм длиной, цельная, короче листочков наружного круга околоцветника, иногда заостренная. Из-за скручивания завязи на 360 градусов губа оказывается обращена вверх. После отцветания завязь раскручивается обратно и вновь становится прямой. Нижний край губы охватывает колонку так, что вход приобретает трубчатую форму. На губе видны продольные светло- и темно-зеленые полосы. Два верхние листочка внутреннего круга и все листочки наружного круга околоцветника отогнуты назад. Плод — коробочка до 0,32 см длиной, округлая

$2n = 28$.

Онтогенез

Семена шаровидные, светло-коричневые, пылевидные (длина 231,8–236,4 мкм, ширина 172,7–204,6 мкм) (Брагина, 2001). Особи целиком погружены в моховой покров, и только у генеративных особей над поверхностью мха видно соцветие. Это затрудняет поиск протокормов и вегетативных растений без разрушения местообитания. В асимбиотических условиях в культуре семена гаммарбии практически не прорастают (Брагина, 2001). Вследствие этого онтогенез вида изучен недостаточно. В природных условиях проростки семенного происхождения удается найти крайне редко. С большей вероятностью можно обнаружить растения, возникшие из выводковых почек, которые имеют более крупные размеры, чем проростки семенного происхождения. Изображения онтогенетических стадий хаммарбии приведены в работе Е.А. Брагиной и М.Г. Вахрамеевой (2008).

Период покоя семян и особенности их прорастания не изучены. Строение и развитие протокормов, образующихся из семян, не описано. Однако, с большой долей вероятности можно предположить, что оно сходно с развитием пропагулы (выводковой почки) и первого ювенильного побега. Е.А. Брагина (2001) отмечает, что проростки, образовавшиеся из пропагул, на следующий год представляют собой растения, имеющие три листа, тонкие побеги длиной 0,8–2,9 см покрыты эпидермальными волосками. Продолжительность отдельных стадий онтогенеза вида не установлена, однако, известно, что в генеративном состоянии особь может находиться в течение нескольких лет.

Ритм сезонного развития и размножение

Летнезеленое растение. В мае из перезимовавшей на псевдобульбе почки возобновления развивается побег, несущий листья, а у генеративных особей также и соцветие. В июле начинает формироваться новая псевдобульба и почка возобновления, содержащая зачаток терминального соцветия. Отмирание листьев начинается в конце августа – начале сентября. С конца сентября растение находится в состоянии покоя (Брагина, Вахрамеева, 2008).

Сроки цветения *H. paludosa* на территории России различаются незначительно: в европейской части цветение в июле–августе, на Дальнем Востоке в августе–сентябре (Татаренко, 1996). Цветение длится около полутора месяцев. Первыми раскрываются цветки, расположенные в базальной части соцветия. Во время цветения в цветке постепенно подсыхает губа, остальные части околоцветника остаются мясистыми и зелеными и во время плодоношения. Первые плоды в Ленинградской обл. появляются в последней декаде июля (Брагина, 2001), в Московской обл. немного позже, в середине августа – начале сентября (Брагина, Вахрамеева, 2008).

Размножение как семенами, так и вегетативно. Плодоношение происходит более или менее регулярно во всех частях ареала, но процент плодообразования обычно невысок: Ленинградская обл. от 0 до 24,2% (Брагина, 2001), Московская обл. — от 0 до 85% (в среднем $43 \pm 7,4\%$), Приморский край — 7,6% (Татаренко, 1996б), Миннесота (США) — 20,5% (Reeves, Reeves, 1984). И.В. Блинова (2003) отмечает слабую способность этого вида к семенному размножению в Мурманской обл. — число цветков колеблется от 6,1 до 9,2, в отдельные годы плоды не завязываются совсем. Потенциальная семенная продуктивность в Ленинградской обл. 1 756 \pm 80,5 семязачатков в одном цветке. Реальная семенная продуктивность в двух районах Ленинградской обл. была сходной: 1 510,6 \pm 234,8 (Приморский р-н) и 1 388,6 \pm 353,4 (Чагодо-Лидский р-н). Средняя реальная семенная продуктивность одного плода *Hammarbya paludosa* в Ленинградской обл. составляет 1 449,6 \pm 294,06 семян, что выше почти в 4 раза этого показателя для Приморского края — 170 семян (Татаренко, 1996) и в 1,7 раз выше, чем в Миннесоте — 370 семян (Reeves, Reeves, 1984).

Вегетативное размножение происходит за счет вегетативных диаспор (пропагул), образующихся на листьях и на псевдобульбе, реже за счет образования дополнительного пазушного побега. На одном листе могут быть развиты от 7 до 35 пропагул (Брагина, 2002). Пропагулы формируются экзогенно за счет пролиферации верхнего эпидермиса листа. Их развитие продолжается около трех месяцев. Распространение пропагул может происходить с помощью воды, но в большинстве случаев пропагулы остаются расти поблизости от материнского растения (Брагина, Вахрамеева, 2008). Дальнейшее развитие пропагул после отделения от материнского листа происходит по типу протокормов (Taylor, 1967). Таким образом, вегетативное размножение *H. paludosa* сопровождается глубоким омоложением вегетативного потомства. Тип размножения с помощью пропагул относят к вивипарии (Batygina, Bragina, 1997; Брагина, 2001).

Консортивные связи

H. paludosa — энтомофил, привлекающий насекомых нектаром (Darwin, 1862; Summerhayes, 1951). Опыляется грибными комариками *Phronia digitata*, цветки также посещаются *Aedes* sp., *Allophylla laevis*, *Megaphthalma* sp., *Mycetophiola* sp., *Copromyza atra*, *Schoenomyza* sp., *Perilampus mueseseckii*, но не установлено — переносят ли они поллинии (Reeves, Reeves, 1984).

Интенсивность микоризной инфекции в корнях растений *H. paludosa* невелика (С=12%). Молодые особи не заражены грибом совсем. В тонких корневищах микориза отсутствовала (Татаренко, 1996). Наши данные не подтвердили предположение о полной зависимости этой орхидеи от микоризных грибов на протяжении всей жизни особи, высказывавшееся разными авторами (Summerhayes, 1951; Nilsson S., 1979). Н. Rasmussen (1995) указывает на наличие гриба внутри полуотмерших оснований листьев, окружающих старую псевдобульбу.

Пропагулы в момент отделения от материнского растения оказываются не зараженными грибом (Fuchs, Ziegenspeck, 1927). Для выяснения роли микоризных грибов в онтогенезе особей *H. paludosa* требуется проведение специальных исследований.

Охрана вида

В России вид внесен в 42 региональные Красные книги:

Охраняется на территории 18 заповедников, а также в национальных и природных парках России: «Налычёво», «Юж. Камчатский», «Русский Север», «Смольный» (Мордовия).

Род Лосняк — *Liparis* Rich.

Около 250–300 видов, распространенных главным образом в тропических областях Старого Света. Небольшое число видов встречается в умеренном поясе Сев. Полушария в Евразии и Сев. Америке, а также в Юж. Полушарии — в Юж. Африке и Австралии. На территории бывшего СССР произрастает 6 видов, один из которых распространен в европейской части и Сибири (*L. loeseli*), а пять других произрастают на Дальнем Востоке России. *L. sachalinensis*, вероятно, является эндемиком о. Сахалин. Представители рода *Liparis* встречаются на богатых хорошо аэрированных почвах и моховых субстратах как в лесах, так и на открытых заболоченных пространствах. Название рода происходит от греческого «lipagos» жирный, что объясняется маслянистым блеском листьев (Невский, 1935).

Лосняк японский — *Liparis japonica* (Miq.) Maxim.

(*Microstylis japonica* Miq.)

Изменчивость и таксономический статус

Нет сведений.

Распространение

Ареал восточно-азиатский. В России вид распространен в лиственных лесах Приморского и Хабаровского краев, Амурской обл. и Еврейской АО на Дальнем Востоке. Вид также встречается в Японии, сев.-вост. Китае, на Корейском п-ове (Невский, 1935; Ohwi, 1965; Вышин, 1996, КК Еврейской АО, 2006, КК Приморского кр., 2008). Карта 32.

Экология и фитоценология

L. japonica — типичный сциофит. При попадании прямых солнечных лучей, особенно в условиях повышенной влажности воздуха, листья получают ожоги (Ракова, 1992). Субстратом произрастания для *L. japonica* служит слой лесной подстилки и слабо разложившегося опада. *L. japonica* произрастает в условиях достаточно

сильного затенения в смешанных и лиственных лесах с густым подлеском, но разреженным травяным покровом. Одно из изученных нами местообитаний представляло собой березняк с дубом (*Betula platyphylla*, *Quercus mongolica*), сомкнутость крон 0,8, проективное покрытие травяного яруса 50%. Подлесок состоял из *Corylus heterophylla*, *Schizandra chinensis*, *Lespedeza bicolor*, *Philadelphus tenuifolius*. В травяном покрове преобладали *Polemonium racemosum*, *Lathyrus humilis*, *Thalictrum tuberiferum*.

Морфология

Растение с псевдобульбой, до 1,5 см длиной и 1,2–1,5 см шириной, представляющей собой одно утолщенное междоузлие. Тонкие корни длиной 5–8 см и диаметром 1–1,5 мм образуются на неутолщенном корневищном участке побега, несущем сочные чешуевидные листья. Корни покрыты многочисленными корневыми волосками, длина которых (5 мм) значительно превышает диаметр корня.

Растение 25–35 см высотой. Два зеленых листа прикорневые, до 10 см длиной и 5–7 см шириной, эллиптические или яйцевидные, при основании суженные в крылатый черешок до 8 см длиной. Влагалища листьев плотно охватывают псевдобульбу вместе с располагающейся у ее основания почкой возобновления. Соцветие до 20 см длиной. Прицветники до 0,15 см длиной, овальные, туповатые. Цветки до 1,5 см длиной, зеленовато-желтые. Наружные листочки околоцветника до 0,9 см длиной и 0,3 см шириной, с завернутыми наружу краями, линейно-ланцетные. Внутренние листочки околоцветника до 0,9 см длиной и 0,1 см шириной, узколинейные. Губа до 0,8 см длиной и 0,5 см шириной, клиновидно-обратнояйцевидная по краю слегка волнистая. Коробочка до 1 см длиной, овально-булавовидная.

$2n = 30$.

Онтогенез

Онтогенез особи *L. japonica* протекает довольно быстро. Особенности покоя семян у этого вида неизвестны. Апекс протокорма формирует первичную фотосинтезирующую псевдобульбу, закрытую колпачковидными листьями. Последующие псевдобульбы закладываются латерально, реже — терминально. Развитие псевдобульбы означает переход в ювенильное возрастное состояние. Ювенильная особь сразу же утрачивает связь с протокормом. Растение на этой возрастной стадии имеет один зеленый лист длиной 1,7–2,9 см, шириной до 1,3 см, один корень, длиной около 1 см, диаметр псевдобульбы 0,7 см. У растений, находящихся в иматурном возрастном состоянии, увеличивается размер одиночного листа, образуется два корня длиной до 3 см. Взрослые вегетативные особи имеют по два листа, число корней увеличивается до 5–6, а их длина до 6 см, диаметр псевдобульбы достигает взрослых размеров — 1,2–1,5 см (Татаренко, 1996). Продолжительность нахождения особи в каждом возрастном состоянии зависит от ее жизненности и колеблется от 1 до 2(3) лет. В генеративном возрастном состоянии особь пребывает 3–7 лет (Татаренко, 1996). Иногда растения отмирают после первого же цветения (Ракова, 1992).

Ритм сезонного развития и размножение

Зеленые листья полностью разворачиваются у генеративных особей к концу мая — началу июня, а у ювенильных особей — в июне, июле и даже в августе (Ракова, 1992). По нашим наблюдениям (Татаренко, 1996б), появление листьев ювенильных растений в августе связано с переходом особей из стадии протокорма в стадию автотрофного растения. Молодые корни на новом годичном побеге отрастают в июне. Фаза бутониза-

ции длится около 30 дней, а цветение 25–30 дней (Ракова, 1992). Цветение начинается в начале июля, зеленые плоды образуются в сентябре, высыпание семян и отмирание листьев происходит в октябре.

Внутрипочечное развитие, по нашим данным (Татаренко, 1996), протекает следующим образом. Зачаток внучатой почки возобновления закладывается в июле, почти за два года до развития из нее надземных органов, в полностью сформированной дочерней почке возобновления, располагающейся в пазухе второго зеленого листа. Активные процессы морфогенеза начинаются во внучатой почке весной следующего года, одновременно с формированием из дочерней почки надземного побега. К концу июля во внучатой почке уже полностью сформированы и вегетативные структуры и соцветие. На этой стадии почка пребывает в состоянии покоя до весны следующего года, защищенная чешуевидными листьями и влагалищами зеленых листьев. Рост почки возобновляется в конце апреля – начале мая.

Семенное размножение является основным способом поддержания численности для *L. japonica*. По нашим данным, плодообразование в Приморском крае составляло 64,9% (Татаренко, 1996). М.В. Ракова (1992) приводит более высокие показатели: плодообразование 80–95%, при числе зрелых семян 2 100–2 800 в одном плоде.

Вегетативное размножение у видов рода *Liparis*, встречающихся на Дальнем Востоке России, обычно не происходит. Изредка наблюдается образование пропугулы (выводковой почки) из апикальной почки на псевдобульбе вегетативных особей. В экстремальных условиях при повреждении или пересыхании растения на поверхности псевдобульбы может возникать несколько меристематических центров (Татаренко, 1996), способных развиться в пропугулы.

Консортивные связи

Опыление у *L. japonica* изучено недостаточно. М.В. Ракова (1992) предполагает наличие самоопыления у этого вида.

Микоризные симбионты *L. japonica* были определены как *Rhizoctonia repens* (Nishikawa, Ui, 1976). По нашим данным (Татаренко, 1995) интенсивность микоризной инфекции в корнях очень невелика. У ювенильных особей она составляет 2,2%, у имматурных — 5,2%, в старых корнях генеративных и взрослых вегетативных особей этот показатель достигает 22–26%. Грибы, морфологически сходные с микоризообразующими, были обнаружены среди прошлогодних чешуевидных листьев, и полумертших влагалищ зеленых листьев, покрывающих псевдобульбу. Грибы проникали и внутрь клеток, образуя пелотоны. Такая локализация микоризного симбионта, по-видимому, весьма эффективно способствует прорастанию осыпающихся семян прямо на поверхности отмирающих вегетативных органов материнского растения, и, как следствие, образованию плотных групп разновозрастных растений.

Охрана вида

Вид требователен к условиям увлажнения и освещения, чувствителен к вырубке леса, пожарам и рекреации. Включен в Красные книги Российской Федерации, Приморского и Хабаровского краев, Еврейской АО и Амурской обл.. Охраняется на территории 11 заповедников: Большехецирского, Дальневосточного морского, «Кедровая падь», Комсомольского, Лазовского, Норского, Сихотэ-Алинского, Ханкайского, Хинганского, Уссурийского, «Бастак» (Современное состояние..., 2003).

Лосняк Крамера — *Liparis krameri* Franch. et Savat.

Изменчивость и таксономический статус

Нет сведений.

Распространение

Ареал восточно-азиатский. На территории России *L. krameri* был обнаружен в Приморском крае в заповеднике «Кедровая Падь» (Хасанский р-н) и в долине р. Комаровка (Уссурийский р-н) (Ракова, 1990). Большая часть ареала вида находится в Корее и Японии (Ohwi, 1965; Вышин, 1996). Карта 33.

Экология и фитоценология

Вид очень теневынослив. При попадании прямых солнечных лучей листья получают ожоги, болеют или отмирают (Макино, 1944; Ракова, 1992). Сомкнутость крон в дубняке из *Quercus mongolica*, где мы изучали *L. krameri*, составляла 0,8. Вид поселяется на моховых субстратах, на участках со сниженной конкуренцией со стороны цветковых растений. Обычной экологической нишей вида являются замшелые стволы поваленных деревьев и замшелые камни, где часто возникают плотные разновозрастные скопления особей этого вида.

L. krameri произрастает в смешанных и широколиственных лесах на склонах сопок. В Японии вид приурочен к склонам северной экспозиции (Макино, 1944), в Приморском крае такой строгой зависимости местообитания вида от экспозиции склона не наблюдается (Ракова, 1992).

Морфология

Псевдобульба 0,3–0,7 см в диаметре и 0,5–1,0 см длиной. Растение до 15 см высотой. Листья в числе 2, до 5 см длиной и 2,5 см шириной, широко ланцетные, с заостренной верхушкой и мелко волнистым краем. Листовая пластинка с равномерной сетью анастомозирующих поперечных жилок. Соцветие рыхлое, немногочетковое (до 7 цветков). Прицветники до 0,1 см длиной. Цветки до 1 см длиной, от бледно-зеленых до красноватых или пурпуровых. Наружные и внутренние листочки околоцветника до 1,2 см длиной, узко-линейные. Губа до 0,8 см длиной и 0,5 см шириной, с резким перегибом посередине и с тонким, изогнутым острием на верхушке. Коробочка до 0,8 см длиной, эллипсоидная.

$2n = 30$.

Онтогенез

Продолжительность периода покоя семян *L. krameri* не установлена, однако отмечено, что часть семян прорастает в следующем после их созревания вегетационном периоде, а еще через 1–2 года растение образует первый надземный побег (Ракова, 1992). Протокормы *L. krameri* совершенно сходны по своему строению и развитию с протокормами других видов этого рода. По нашим данным (Татаренко, 1996), ювенильные растения *L. krameri* образуют один зеленый лист, 0,7 см длиной и 0,5 см шириной, один корень, длиной менее 1 см, диаметр псевдобульбы составляет 2–3 мм. Взрослые вегетативные особи имеют два листа 3–5 см длиной и 2–3 см шириной, число корней 2–3, длина их 3–4 см, диаметр псевдобульбы 0,6–0,9 см. Общая продолжительность жизненного цикла особи *L. krameri* составляет 5–6 лет (Ракова, 1992).

Ритм сезонного развития и размножение

Летнезеленое растение. *L. krameri* — теплолюбивое растение, его вегетационный период начинается после установления среднесуточных температур выше +10 °С, а

после первых же заморозков листья полностью отмирают (Ракова, 1992). Вегетация *L. krameri* в условиях Дальнего Востока России начинается в начале июня и продолжается 120–135 дней (Ракова, 1992). Вид цветет с конца июня до конца июля, плоды созревают к концу сентября, а высыпание семян происходит в октябре. Внутрипочечное развитие генеративных структур происходит в течение 1,5 месяцев, и полностью сформированное соцветие остается внутри почки до следующего вегетационного сезона, когда оно образует цветонос. Сезонный ритм внутрипочечного развития годовичного побега совпадает с ритмами, описанными у *L. japonica* и *L. makinoana* (Tatarenko, Kondo, 2003).

Вид размножается преимущественно семенами. По результатам наших наблюдений, плодообразование вида составляло 12% (Татаренко, 1996), тогда как М.В. Ракова (1992) указывает значительно более низкие параметры, например, в одном случае образовался 1 плод на 10 особей, в другом — 5 плодов на 200 особей. По данным этого автора число семян в одном плоде составляет 3 000–3 800.

Вегетативное размножение у *L. krameri* не описано, хотя образование пропегулы из апикальной почки у вегетативной особи весьма вероятно (как это происходит у других видов рода *Liparis*).

Консортивные связи

Микоризные симбионты *L. krameri* были определены как *Rhizoctonia*, сходные с *R. repens* (Nishikawa, Ui, 1976). Интенсивность микоризной инфекции в корнях взрослых растений по нашим наблюдениям была (С=21%), однако протокормы инфицированы довольно сильно (С=58%)

Охрана вида

Вид занесен в Красные книги РФ и Приморского края. *L. krameri* редок, охраняется на территории заповедников «Кедровая Падь» и Уссурийского. Значительные колебания численности популяций этого вида могут привести к их исчезновению, особенно в неблагоприятные годы.

Лосняк Кумокири — *Liparis kumokiri* F. Maek.

(*L. auriculata* sensu auct. Japon., pro parte, non Blume)

Изменчивость и таксономический статус

Нет сведений.

Распространение

Ареал восточно-азиатский. На территории России вид встречается только на Дальнем Востоке: в Сахалинской обл. — на о. Кунашир и о. Монерон (КК Сахалинской обл., 2005), в Хабаровском (Беркутенко, Юкава, 2001) и Приморском краях — на островах залива Петра Великого (Вышин, 1996, Сосуд. раст..., 1998). Судя по новым находкам и переопределению старых гербарных образцов И.В. Шибневой (2008) и П.Г. Ефимовым (2010), вид распространен на территории Дальнего Востока шире, чем это считалось раньше. Большая часть ареала вида находится в Японии и на Корейском п-ове (Ohwi, 1965). Карта 34.

Экология и фитоценология

Встречается в условиях довольно сильного затенения. Однако, вид может обитать и на открытых участках. *L. kumokiri* требователен к теплу и высокой влажности воздуха. Вид обычно произрастает на рыхлых субстратах, полуразложившемся опаде деревьев.

Liparis kumokiri встречается в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах, реже — в разнотравных луговых сообществах на приморских склонах. Нами была изучена популяция *L. kumokiri* на о. Кунашир, на разнотравном лугу на склоне сопки. Вид рос на супесчаной вулканической почве, в условиях сомкнутого травяного покрова, проективное покрытие которого достигало 90%, однако при этом напочвенное покрытие практически отсутствовало. Доминирующими видами этого лугового сообщества были *Sasa* sp. и *Sanguisorba parviflora*.

Морфология

Псевдобульба до 1,2 см длиной. Листья в числе 2, до 12 см длиной и 5 см шириной, от эллиптических до продолговатых, с короткими стеблеобъемлющими основаниями. Стебель до 25 см высотой остротрехгранный, гладкий. Соцветие до 7 см длиной, 5–15 цветков от зеленоватых до багряных. Прицветники до 0,15 см длиной, острые. Наружные листочки околоцветника узко-продолговатые, до 0,65 см длиной, тупые, отстоящие. Внутренние листочки до 0,65 см длиной, узколинейные. Губа клиновидно-обратнойцевидная, резко завернута около середины, желто-зеленая до 0,5 см длиной. Колонка до 0,3 см длиной, узко-крылатая, внизу с ребром с каждой стороны. Коробочка до 0,15 см длиной, булавовидная, прямая, на ножке.

$2n = 26, 30$.

Онтогенез

Протокормы *L. kumokiri* представляют собой слабо дифференцированные образования 1,5–2,5 мм в диаметре. На апексе протокорма закладываются чешуевидные листья и псевдобульба с почкой возобновления у основания. Развитие ювенильного побега протекает так же, как и у других близкородственных видов *Liparis*, причем массовый переход протокормов в ювенильное возрастное состояние наблюдается в конце лета. Ювенильные растения имеют один зеленый лист до 1 см длиной и 0,7 см шириной, один корень около 1 см длиной, диаметр псевдобульбы составляет 0,3–0,4 см. Взрослые вегетативные растения имеют два листа до 7 см длиной и около 3 см шириной, 4–6 корней на одном годичном приросте корневища, длиной 3–5 см. Продолжительность онтогенетических состояний, по-видимому, сильно варьирует в зависимости от жизненности особей и условий их произрастания.

Ритм сезонного развития и размножение

L. kumokiri цветет в июне–июле. Плодоносит в августе–сентябре. Внутривеушечное развитие побега продолжается два года, как и у других дальневосточных видов рода *Liparis* (Tatarenko, Kondo, 2003). Особенности сезонного развития *L. kumokiri* на Курильских о-вах не изучены.

Вид размножается семенным путем. Процент плодообразования у японских растений составил 86%, но может быть и ниже — 10,2–12,2 % (Oh et al., 2001). Вегетативное размножение *L. kumokiri* происходит при прорастании апикальной почки на псевдобульбе вегетативной особи, с образованием проагулы. В японских популяциях нами были обнаружены растения, образовавшие из апикальных почек очередные псевдобульбы с почками возобновления у их оснований. Интенсивность вегетативного способа размножения, вероятно, невелика.

Консортивные связи

Высокий процент плодообразования позволяет предположить наличие самоопыления, опылители не установлены (Oh et al., 2001).

Микоризные симбионты *L. kumokiri* не определены. Интенсивность микоризной инфекции в корнях растений невелика ($C=0-7\%$) так же, как и у других близкородственных видов рода *Liparis*. Однако, чрезвычайно обильны грибы, оплетающие корень снаружи и тесно контактирующие с многочисленными корневыми волосками. Состоящий из мицелия и корневых волосков, чехол имеет толщину до 5–6 мм, намного превышающую диаметр корня (1 мм). Мицелий располагается и между старыми чешуевидными листьями на корневище *L. kumokiri*. Молодые корни этого вида часто растут внутри чешуевидных листьев, окружающих старые псевдобульбы, что может быть связано с присутствием там микоризных грибов.

Охрана вида

Вид внесён в Красные книги РФ, Приморского края и Сахалинской обл. Охраняется на территории 3 заповедников: «Кедровая Падь», Курильский, Дальневосточный морской, а также в природном парке «Остров Монерон» (Сахалинской обл.) (Современное состояние..., 2003).

Лосняк Лезеля — *Liparis loeselii* (L.) Rich. (*Ophrys loeselii* L., *Malaxis loeselii* Sw.)

Изменчивость и таксономический статус

Видовое название дано в честь немецкого профессора медицины Иоганна Лезеля (1607–1657).

П.Г. Ефимов (2010) выделяет 3 подвида: *Liparis loeselii* subsp. *loeselii*; *L. loeselii* subsp. *orientalis* Efimov и *L. loeselii* subsp. *sachalinensis* (Nakai) Efimov, включая сюда также *L. sachalinensis* Nakai. Мы придерживаемся понимания данного вида в прежнем объеме. В зависимости от формы листьев и величины соцветия выделяют две формы — *f. loeselii* с относительно узкими листьями, длина которых не менее чем в 4 раза превышает ширину, в соцветии до 12 цветков и *f. ovata* с более широкими эллиптическими или яйцевидными листьями, в соцветии не более 6 цветков (Nagar, Nagar, 2009).

Распространение

Ареал голарктический (евразийско-американский), дизъюнктивный, наиболее обширный по сравнению с другими видами рода *Liparis*.

Вид распространен по всей Европе от Великобритании и Скандинавии до Франции и Италии. В Азии ареал ограничен Малой Азией, Зап. Сибирью, восточной частью Казахстана (Невский, 1935; Кузнецов, Павлов, 1958; Meusel et al., 1965). Он включает в себя также умеренную зону Сев. Америки. В России *L. loeselii* распространен широко.

Северная граница ареала проходит по югу Ленинградской обл., по Новгородской, Тверской, Ярославской, Костромской, Пермской, Свердловской обл. и югу Ханты-Мансийского округа. В Сибири сплошной ареал вида доходит до Красноярского края и Иркутской обл. (у с. Нижне-Гоголевка). Южная граница ареала идет через Белгородскую, Воронежскую, Тамбовскую, Пензенскую, Ульяновскую, Самарскую, Оренбургскую обл., Башкирию и Челябинскую обл. (Невский, 1935; Иванова, 1987; КК Иркутской обл. 2010; КК РФ, 2008). Карта 31.

Экология и фитоценология

Вид приурочен к довольно ограниченному кругу условий местообитания. Светлюбивое растение, растет обычно на открытых местах, реже на слабо затененных участках (с относительной освещенностью не менее 50%). Чувствителен к увлажнению,

встречается только по сырым местам, осушение болот приводило к его исчезновению (Summerhayes, 1951; S.Nilsson, 1979; КК России, КК Украины), Сухие участки, как правило избегает. Относительно требований к реакции почвы мнения несколько расходятся. Элленберг (Ellenberg et al., 1991) указывает его присутствие только на щелочных и нейтральных почвах, а Ландольт (Landolt, 1977) — на почвах от слабо кислых до слабо щелочных. В Венгрии этот вид обнаружен на берегу засоленного озера в сообществе *Scirpo-Phramitetum* вместе с *Calamagrostis canescens*, *Carex pseudocyperus*, *Scutellaria galericata* (Balogh, 1969; Balogh, Patko, Vari, 1981).

Отмечено, что вид предпочитает участки, подстилаемые карбонатными породами, избегает районов с летней засухой и слишком низкими зимними температурами, изредка поднимается в горы до 900 м над ур. моря (Summerhayes, 1951; Delforge, 2006).

Встречается на болотах разных типов (низинных и переходных), эутрофных и мезотрофных, на сплавинах по берегам озер, а также на заболоченных лугах. В Эстонии отмечается на низинных болотах на субстратах, обогащенных кальцием (Шмейдт, Ягомяэ, 1983). Мы наблюдали *L. loeselii* на ключевом болоте с *Eriophorum polystachion*, *Schoenus nigricans*, *Sesleria caerulea*, где на 1 кв.м присутствовало до 9 особей (в том числе 3 генеративных). В Европейской России обычно встречается на ключевых болотах с высоким содержанием кальция в воде, на участках с разреженным травяным покровом на гипновых мхах или невысоких осоковых кочках.

Вид хорошо приспособлен к быстрому заселению недавно нарушенных увлажненных субстратов (Nagar, Nagar, 2009). Например, в Великобритании этот вид появляется на вновь возникших сырых западинах среди приморских дюн, где примерно через 50 лет он обычно исчезает. П.Г. Ефимов (2011) отмечает этот вид на оголенном торфе старых торфоразработок на ранних стадиях зарастания на северо-западе Европейской России. В Ивановской обл. вид был обнаружен во вторичных болотных ценозах, восстановившихся на месте бывших торфяных карьеров (Голубева и др., 2007). В Костромской области вид рос на ключевом болоте (Варлыгина и др., 2011). Многолетнее изучение популяции вида в Татарстане (Фардеева, 2011) на мохово-травяной сплавине показало, что в составе популяции обычно преобладают взрослые вегетативные и генеративные особи (кроме лет с «волнами возобновления»). В засушливые годы численность вида резко уменьшается.

P. Delforge (2006) относит его к пионерным видам, связанным с ранними стадиями зарастания болот на известковых субстратах, где он нередок среди подушек мхов, окружающих кочки *Schoenus nigricans*, но исчезает при увеличении высоты травостоя или подсыхании субстрата. Надо отметить, что *L. loeselii* вообще часто встречается совместно с видами рода *Schoenus* как на территории Зап. Европы, так и у нас в стране.

Морфология

Многолетнее травянистое растение с недолго живущим корневищем и одним утолщенным междуузлем (псевдобульбой) в основании надземного побега. Псевдобульба до 1,0 см длиной и 0,7 шириной. От неутолщенного участка корневища, несущего сочные чешуевидные листья, отходят тонкие корни длиной 5–8 см и диаметром 0,1–0,15 см. Корни покрыты многочисленными корневыми волосками, длина которых (до 5 мм) значительно превышает диаметр корня. Продолжительность жизни псевдобульбы и придаточных корней составляет 1–3 года. От корневища отходят два зеленых листа, почти супротивных глянцевиных эллиптически-ланцетных 4–11 см длиной и 1,5–3 см шириной, при основании суженных в крылатый черешок, который в 2–4 раза короче

пластинки. Влагалища листьев плотно охватывают псевдобульбу вместе с располагающейся у ее основания почкой возобновления. В пазухе второго зеленого листа (у основания псевдобульбы) закладывается почка возобновления.

Цветонос до 10–20 см высотой, терминальный, соцветие до 6 см длиной. Прицветники пленчатые, мелкие, много короче завязи с цветоножкой. Цветки желтовато-зеленые, в числе 2–12 (реже до 18 см). Наружные листочки околоцветника до 0,5–0,6 см длиной и 0,15–0,2 см шириной, язычковидно-ланцетные, при основании с маленькими ушками. Внутренние листочки околоцветника около 0,1 см шириной, отогнутые. Губа без шпорца эллиптическая или овальная, по краю слегка волнистая. Завязь булавовидная на скрученной цветоножке почти равная прочим листочкам околоцветника. Плод коробочка с многочисленными семенами.

$2n = 32$.

Онтогенез

Онтогенез *L. loeseli*, включая первые стадии были исследованы рядом ученых (Fuchs, Ziegenspeck, 1927; Rasmussen, 1995; Wheeler et al., 1998; Фардеева, 2011). По их наблюдениям, семена прорастают зимой и формируется протокорм, на котором в конце лета образуется чешуевидный лист. На второе лето развивается небольшое корневище, которое растет моноподиально. В этот же год в пазухе чешуевидного листа формируется псевдобульба. Протокорм образует верхушечный моноподиальный побег, нарастающий до трех лет с образованием спящих пазушных почек и первой псевдобульбы. На четвертый год образуется первый зеленый лист, и растение переходит в ювенильное состояние. У взрослых растений ежегодно развивается по два зеленых листа. Генеративное состояние, по мнению А. Фукса и Г. Цигеншпека (Fuchs, Ziegenspeck, 1927), может наступить через 15 лет после прорастания семени, другие исследователи полагают, что раньше. Цвести генеративные особи могут несколько лет подряд. Иногда растения могут переходить на 1–2 года в состояние вторичного покоя (Нагар, Нагар, 2009).

Надземное развитие особей *L. loeseli* в Татарстане в течение многих лет на постоянных пробных площадях изучала М.Б. Фардеева (2006, 2010, 2011). Она установила длительность отдельных стадий онтогенеза. Ювенильная стадия наступает обычно на 4-й год после прорастания семени и длится 2–3 года. Имматурной и взрослая виргинильная стадии растения находятся 2–3 года, в генеративной стадии 4–6 лет. Длительность онтогенеза (без учета подземного развития) составляет 12–15 (возможно более) лет. При экспериментальном посеве семян в грунт растения *Liparis loeselii* развиваются значительно быстрее (Mrkvicka, 1990; Wheeler et al., 1998).

Ритм сезонного развития и размножение

Летнезеленые растения. В Московской обл., по нашим наблюдениям, зеленые листья появляются в начале июня, цветение продолжается с конца июня до второй половины июля, плодоношение с конца июля до конца августа. Для северо-запада европейской части России П.Г. Ефимов (2011) указывает сходные сроки цветения этого вида: вторая половина июня – первая половина июля. М.Б. Фардеева (2010, 2011) наблюдала сезонное развитие вида в Татарстане: полное развитие листьев в середине – конце июня, начало цветения 15–25 июля (но иногда позднее — с 25 июня по 10 июля), плодоношение в конце августа, высыпание семян в конце августа – начале сентября. В засушливое и жаркое лето 2010 г. в Татарстане был отмечен сдвиг сезонного развития на две недели. В условиях более мягкого климата цветение этого вида растянуто — от начала июня до конца июля, очень редко до середины сентября (Нагар, Нагар, 2009).

Вид размножается семенным и, изредка, вегетативным способом. Число цветков колеблется в значительных пределах от (1)5 до 12(17). В Татарстане число плодов заметно различается в зависимости от возраста генеративной особи: у молодых среднее число плодов 1,6, число семян 4 800, у зрелых соответственно 3,3 и 9 600 (Фардеева, 2011). Процент плодообразования, как правило, высок 87%, отмечают и высокую жизнеспособность семян (Wheeler et al., 1998).

Вегетативное размножение осуществляется двумя способами. На верхушке псевдобульбы и по краям листьев могут изредка формироваться выводковые почки — пропагулы, из которых развиваются новые растения (Fuchs, Ziegenspeck, 1927). Кроме того, этот вид может размножаться с помощью корневищ (Jones, 1998), но интенсивность последнего способа размножения невелика.

Консортивные связи

Цветки *L. loeselii* преимущественно автогамные (Catling, 1980; Ефимов, 2011). Самоопыление происходит при помощи дождевых капель. Так как цветки прямостоячие и колонка направлена вверх, то капли дождя выбивают из пыльника поллинии, которые попадают на рыльце этого же цветка (Ефимов, 2011). В редких случаях наблюдают перекрестное опыление, осуществляемое случайными одиночными насекомыми.

На протяжении всей жизни вид тесно связан с грибами. Микориза часто образуется не только в корнях, но в корневище и сочных основаниях чешуевидных листьев (Huber, 1921; Fuchs, Ziegenspeck, 1927; Mrkvicka, 1990; Rasmussen, 1995). В клетках отмирающих чешуевидных листьев обнаружены пелотоны, что делает возможным прорастание семян на поверхности отмирающих частей материнских растений (Татаренко, 1996). Грибы, выделенные из *L. loeselii*, принадлежат к роду *Rhizoctonia* (Rasmussen, 1995). Интенсивность микоризной инфекции велика — у взрослых особей она составляет 44–50%.

Растения *L. loeselii* часто повреждаются слизнями и листогрызущими личинками насекомых (Wheeler et al., 1998).

Охрана вида

Вид очень неустойчив даже к незначительному изменению гидрологического режима в его местообитаниях. Популяции обычно имеют низкую численность. Он очень уязвим, во многих регионах известен из единичных местонахождений и исчезает при осушении болот. Однако, по нашим наблюдениям, может расти на участках болот, ранее подвергавшихся торфоразработкам.

Вид занесен в Красные книги Российской Федерации и 35 регионов. Он исчез в Калининградской и Белгородской обл., еще в 5 регионах европейской части отнесен к «по-видимому исчезнувшим».

В России охраняется на территории заповедников: Алтайского, Ильменского, «Кузнецкий Алатау», Воронежского и Хоперского и памятника природы «Марий Чодра»

Культивируется в Ботсаду Екатеринбурга (Мамаев и др., 2004).

Лосняк Макино — *Liparis makinoana* Schlechter

(*L. lilifolia* auct. fl. jap.)

Изменчивость и таксономический статус

Нет сведений.

Распространение

Ареал восточно-азиатский. *L. makinoana* в России встречается только на юге Дальнего Востока: в Приморском и на юге Хабаровского края, а также в Амурской обл. Большая

часть ареала находится на Корейском п-ове и в Японии (Невский, 1935; Ohwi, 1965; Вышин, 1996; Сосудистые растения..., 1998; КК Приморского кр., 2008). Карта 35.

Экология и фитоценология

Для вида характерна достаточно широкая экологическая амплитуда по отношению к освещенности, увлажненности, степени богатства почвы. М.В. Ракова (1992) отмечает высокую требовательность этого вида к теплу: его вегетация начинается после повышения среднесуточных температур выше +10 °С, листья отмирают после первых же заморозков.

L. makinoana произрастает, в хвойно-широколиственных, хвойных (*Pinus koraiensis*) и лиственных лесах. Часто *L. makinoana* обитает в зарослях кустарников на склонах сопок, а также на открытых местах, в луговых ценозах. Вид встречается в местообитаниях, подверженных регулярному антропогенному воздействию, например, переносит ежегодное весеннее выжигание ветоши злаков на лугах (Татаренко, 1996). На островах в Уссурийском заливе Японского моря вид отмечен на болотистых и сырых местах. Вид не выносит конкуренции с другими травянистыми растениями и поселяется только на участках с несомкнутым травяным покровом во всех типах местообитаний.

Морфология

Растение 15–25 см высотой. Псевдобульба около 1 см в диаметре, Два листа, эллиптические, туповатые на конце, длиной 6–8 см, шириной 3–5 см. Соцветие 10–17 см длиной, многоцветковое (20–25 цветков). Цветки от зеленоватых до пурпурных. Прицветники 0,15–0,2 см длиной, заостренные. Наружные листочки околоцветника до 0,9 см длиной, линейно-ланцетные, внутренние листочки такой же длины, нитевидные. Губа овально-яйцевидная до 0,8–1,5 см длиной, со слегка изогнутым небольшим остроконечием на верхушке. Коробочка до 1 см длиной.

2n = 30.

Онтогенез

Протокормы овально-яйцевидные, 0,15–0,25 см в диаметре. На апексе закладываются чешуевидные листья и верхушечное утолщенное фотосинтезирующее междуузлие с пазушной почкой у его основания. Продолжительность развития протокорма до этой стадии составляет около 10 месяцев. Еще через год пазушная почка образует первый ювенильный побег, зеленый лист которого появляется над землей во второй половине лета. Ювенильное растение быстро утрачивает связь с протокормом. Длина листа ювенильного растения составляет 0,5–1,5 см, а ширина 0,3–0,7 см, диаметр псевдобульбы 0,3–0,5 см, длина единственного придаточного корня 0,8 см. Имматурные растения также имеют один лист 3–3,5 см длиной и 1,8 см шириной и 1–2 корня длиной 2–2,5 см. Взрослые вегетативные растения с двумя листьями, размеры которых, так же как и псевдобульбы, соответствуют размерам генеративных растений, 2–4 придаточных корня длиной 3–6 см. Продолжительность онтогенетических периодов составляет 1–2 года, лишь в генеративном состоянии особь может находиться до 6 лет (Татаренко, 1996). Некоторые особи образуют цветоносы ежегодно. М.В. Ракова (1992) указывает продолжительность имматурного периода 2–3 месяца, а генеративного — до трех лет.

Ритм сезонного развития и размножение

Почка возобновления начинает быстрый рост в апреле–мае, на тонком участке корневища образуются корни. Листья появляются над землей в середине мая (Ракова, 1992). После этого псевдобульба утолщается. На территории Приморского края вид начинает цвести в первой декаде июня и заканчивает в конце июля, продолжительность

цветения у неопыленных цветков составляет 25 дней (Ракова, 1992). Плоды созревают в сентябре. Внутрипочечное развитие соцветия длится более одного года (Tatarenko, Kondo 2003).

Семенное размножение является основным способом увеличения численности популяций и расселения вида на новые территории. В популяции, произраставшей в луговом сообществе, плодообразование составило около 40%, среднее число семян в одном плоде 8 330 (Татаренко, 1996). По данным М.В. Раковой (1992), на цветоносе развивалось не более 1 коробочки, и число семян в ней было около 2 000–2 400. Вегетативное размножение происходит редко при образовании пропaгулы из апикальной почки у иматурных или взрослых вегетативных растений. Молодые растения, образовавшиеся из такой пропaгулы, чаще всего отмирают, не достигая генеративного состояния (Ракова, 1992).

Консортивные связи

Опыление вида не изучено. Опылители не установлены, но вид имеет физиологический барьер, препятствующий самоопылению (Oh et al., 2001). Микоризная инфекция обнаружена у растений разных возрастных состояний. Однако, короткие корни ювенильных и иматурных растений часто остаются незараженными, или интенсивность инфекции составляет 2,2–3,2% (Татаренко, 1995). У взрослых вегетативных и генеративных растений инфицированы, преимущественно, старые корни, второго или третьего года жизни (С=35–45%), тогда как молодые корни часто остаются незараженными. В тонких и коротких участках корневища микориза не обнаружена.

Охрана вида

Вид внесен в Красные книги РФ, Приморского и Хабаровского краёв.

В Приморском крае охраняется в 5 заповедниках: Уссурийский, «Кедровая падь», Дальневосточный морской, Лазовский, Хинганский; в Хабаровском — на территории памятника природы «Пещера прощальная».

Лосняк сахалинский — *Liparis sachalinensis* Nakai

Изменчивость и таксономический статус

П.Г. Ефимов (2010) считает его подвидом *Liparis loeselii* subsp. *sachalinensis* (Nakai) Efimov.

Распространение

Ареал восточно-азиатский, эндемичный. Вид произрастает только на юге о. Сахалин, вероятно, является эндемиком острова (Ворошилов, 1982; Вышин, 1996). Описан из Анивского р-на (locus classicus — бассейн р. Сусуя). Встречается также в Корсаковском и Долинском р-нах (КК Сахалинской обл., 2005), возможно и в Невельском р-не (Ефимов, 2010). Распространение вида нуждается в уточнении. Карта 29.

Экология и фитоценология

L. sachalinensis встречается в хвойно-широколиственных лесах, в условиях достаточно сильного затенения, но невысокой конкуренции со стороны других травянистых растений. Растет во влажных долинных лесах, сырых ольшаниках, часто в понижениях рельефа (КК Сахалинской обл., 2005). Численность популяций обычно небольшая.

Морфология

Псевдобульба до 2 см длиной. Два зеленых продолговато-яйцевидных листа, на верхушке приостренные, 4–6 см длиной и 2,5–3,5 см шириной, без заметных черешков.

Цветонос до 15 см высотой. Соцветие до 7 см длиной. Прицветники до 2 см длиной, ланцетные. Цветки мелкие беловатые, иногда розоватые. Наружные листочки околоцветника до 0,6 см длиной, линейно-продолговатые, острые. Внутренние листочки до 0,5 см длиной, линейные, тупые. Губа до 0,5 см длиной, клиновидно-обратнояцевидная, в основании с 2 ушкообразными расширениями.

Онтогенез

Нет сведений.

Ритм сезонного развития и размножение

Цветет в июле–августе. Цветёт в июне, плодоносит в августе (КК Сахалинской обл., 2005).

Консортивные связи

Нет сведений.

Охрана вида

Вид включен в Красные книги Российской Федерации и Сахалинской обл.

Род Мякотница — *Malaxis Soland ex Sw.*

В роде около 300 видов, распространенных в тропической, субтропической и умеренной зонах обоих полушарий. На изучаемой территории встречается один вид в различных местообитаниях.

Мякотница однолистная — *Malaxis monophyllos* (L.) Sw.

[*Ophrys monophyllos* L., *Mycrostylis monophyllos* (L.) Lindl.]

Изменчивость и таксономический статус

Изменчивость вида невелика. F. Procházka, V. Velisek (1983) указывают две формы этого вида — f. *monophyllos* (растения до 10 см высотой, в соцветии менее 30 цветков) и f. *robusta* (высота более 10 см, в соцветии более 30 цветков). Изредка можно встретить двулистную форму, что послужило основанием для выделения самостоятельного вида *Malaxis diphylla* Cham. Однако, опытами F. Füller (1966) было показано, что одна и та же особь в разные годы может образовать то один, то два листа.

Распространение

Ареал голарктический, охватывает Европу, значительную часть Азии, северо-запад Сев. Америки. В Европе встречается от Финляндии и Норвегии до Сев. Италии и Югославии, отсутствует на Британских о-вах, на Балканском п-ове, не отмечен южнее Альп. В Азии встречается в Малой Азии, Зап. и Вост. Сибири, Дальнем Востоке, Монголии, Китае, Японии (Невский, 1935; Ziegenbeck, 1936; Hegi, 1936; Flora Europaea, 1980). В России встречается в лесной зоне европейской части, на Урале, по югу Сибири, в Горном Алтае, Забайкалье, отдельные местонахождения отмечены в Якутии. На Дальнем Востоке растет в Амурской и Сахалинской обл., в Еврейской АО, Приморье, на Камчатке и Курильских о-вах, в Магаданской обл. и Хабаровском крае. Вид по-видимому исчез в Калининградской и Тульской обл. Карта 36.

Экология и фитоценология

M. monophyllos растет в условиях небольшого затенения на лесных полянах, опушках, вдоль заросших лесных дорог, на открытых местах поселяется реже. Чаще встречается в условиях умеренного увлажнения, избегая сухие местообитания. Предпочита-

ет почвы богатые гумусом, более или менее хорошо аэрируемые. К богатству и кислотности почв нетребовательна, обитает как на кислых (pH=3,5–5,5), так и нейтральных и щелочных почвах. Нами была встречена на перегнойно-глеевых почвах с pH=5,7–7,7. Procházka и Velíšek (1983) отмечают на почвах с pH=6,7–8,1. М.Л. Раменская (1983) относит вид к кальцефилам. Особой чувствительности к холоду не отмечено, но все же вид предпочитает местообитания с теплым летом и глубоким снежным покровом зимой. Встречается как на равнине, так и в горах, поднимаясь до высоты 1 200–1 660 м (Ziegenspeck, 1936).

Строгой фитоценотической приуроченности не отмечено. В пределах таежной зоны встречается как в лесах, так и на лугах и болотах (но не верховых), в зарослях кустарников. Вид можно встретить в лесах самого разнообразного состава — хвойных, широколиственных мелколиственных смешанных (Невский, 1935; Ziegenspeck, 1936; Sundermann, 1962; Füller, 1966; Flora Europaea, 1980). На Дальнем Востоке и в Сибири он чаще растет в мшистых кедрово-елово-мелколиственных и кедрово-пихтовых лесах (Попов, 1957; Ворошилов, 1982). В лесах предпочитает разреженные достаточно освещенные участки — поляны, опушки, «окна» с негустым травяным покровом (проективное покрытие не более 60%).

Растет на лугах разнообразного состава, но чаще на сырых, как на равнине, так и в горах, часто вместе с другими орхидными — *Coeloglossum viride*, *Gymnadenia conopsea*, *Dactylorhiza maculata* и др. (Hegi, 1936; Sundermann, 1962; Протопопова, 1987). На Сахалине и Курильских о-вах (Воробьев и др., 1974) растет на лугах близ выхода ключей, особенно часто на морских террасах. *M. monophyllos* можно встретить и на окраинах болот и водоемов (Сырейщиков. 1927; Иванова, 1987).

В средней полосе европейской части вид довольно обычен, а южнее — отсутствует (Голицын, 1954).

M. monophyllos в конкурентном отношении слабый вид, что подчеркивается многими исследователями (Ziegenspeck, 1936; Раменская, 1983). Она предпочитает расти в условиях более или менее разреженного травостоя, избегая близкого соседства растений с крупными надземными частями (например, папоротников). Чаще растет одиночными экземплярами или небольшими группами. Очень редко образует значительные скопления, так нами (Вахрамеева и др. 1993а) на поляне среди березово-елового леса была найдена популяция на площади 100 кв.м, состоящая из 200 особей. Общая численность популяций вида в ненарушенных условиях из года в год изменяется незначительно (в пределах 10–20%), но при антропогенном воздействии (рекреации, выпасе и пр.) она может исчезнуть очень быстро.

Особый интерес представила для нас популяция этого вида в нарушенных условиях (на берегу прудов-накопителей шлам-лигнина Байкальского целлюлозно-бумажного комбината. Этот вид местами доминировал в травостое, имел необычно крупные размеры и высокую плотность популяции (39,1 особь на 1 кв.м) (Вахрамеева и др., 1993а).

Морфология

Растение с тонким корневищем и фотосинтезирующей псевдобульбой, состоящей из одного утолщенного междоузлия, одетого влагалищем зеленого листа и низовыми чешуевидными и влагалищными листьями. Придаточные корни тонкие, немногочисленные, густо покрытые корневыми волосками. Длина корневищного участка между псевдобульбами варьирует в зависимости от характера субстрата от 0,5–1,5 см у расте-

ний на относительно плотных субстратах до 5–7 см у особей на моховых болотах; число чешуевидных (2 листа) и низовых влагалищных (1 лист) листьев, расположенных на корневище остается неизменным.

Зеленый лист один (редко 2, еще реже — 3), эллиптический или яйцевидный, продолговатый, заостренный, 1,2–5 см шириной, при основании суженный в черешок, объемлющий цветонос. Второй лист (если он присутствует) значительно меньше.

Цветонос 8–30(40) см высотой. Соцветие — кисть рыхлая узкая из 30–60(115) цветков. Прицветники желтовато-зеленые, ланцетные, заостренные. Цветки мелкие, зеленые. Листочки наружного круга околоцветника яйцевидно-ланцетные, прямостоячие, около 0,3 см длиной. Листочки внутреннего круга узкие, линейные, одинаковой длины с наружными, но в 3–4 раза уже. Губа немного короче остальных листочков околоцветника, толстоватая, при основании широко-яйцевидная. Плод — округлая коробочка.

$2n = 30$.

Онтогенез

Мелкие семена (0,4–0,7 мм) с недифференцированным зародышем 0,2–0,3 мм прорастают только в присутствии гриба. Ziegenspeck (1936) отмечает, что семена созревают во вторую половину лета, с наступлением сырой погоды сразу прорастают, образуя протокорм размером 1×2 мм. В конце второго вегетационного сезона у протокорма появляется второй членик и листовая чешуйка и формируется микоризом, содержащий многочисленные гифы гриба (Ziegenspeck, 1936; Procházka, Velíšek, 1983). Лишь на 5-й год появляется первый надземный зеленый лист, и растение переходит в ювенильное состояние. Очень часто семена прорастают в толще отмерших оснований листьев, окружающих генеративное растение. Развитие проростков *M. monophyllus* значительно отличаются от орхидных других жизненных форм (Vinogradova, Andronova, 2002). Семена могут быстро прорасти на поверхности почвы, протокорм вскоре зеленеет, и роль микотрофности в его жизни снижается (Виноградова, 1999в). Образуются плотные группы разновозрастных особей. Зацветает *M. monophyllus* не ранее, чем через 10–11 лет после прорастания семени. Цвести *M. monophyllus* может без перерыва в течение 3–4 лет, а после последнего цветения обычно отмирает, не переходя в сенильное состояние. Таким образом, жизненный цикл этого вида составляет примерно 15–20 лет.

Ритм сезонного развития и размножение

Начало вегетации и цветения *M. monophyllus* в Средней России наступает примерно на две недели позже большинства других видов орхидей. Зеленый лист, например, в Подмоскowie разворачивается в начале июня, а зацветает этот вид в начале июля. Цветение длится не меньше месяца, иногда больше (до двух месяцев). Нередко в середине августа можно заметить цветущие и плодоносящие особи одновременно. Плоды хорошо заметны обычно уже в начале августа, в конце августа семена высыплются из плодов. Листья начинают желтеть в конце августа, в начале сентября они быстро отмирают, а высохшие цветоносы с остатками плодов могут сохраняться больше года (Вахрамеева и др., 1993а). К этому времени псевдобульба уже полностью сформирована, так же как и почка возобновления с зачатками цветков (Вахрамеева и др., 1993а). *M. monophyllus* размножается, в основном, семенами (Goebel, 1901; Ziegenspeck, 1936; Вахрамеева и др., 1993а). Маленькие круглые плоды (2–3 мм в диаметре) содержат в

условиях Подмосковья от 1 500 до 4 000 семян. В Приморском крае (Россия) в а плодах этого вида насчитали (Татаренко, 1996) в среднем $1\,473 \pm 150$ семян и на одну особь $11\,782 \pm 633$. Процент плодообразования обычно невысок 5(2)–22(33)%. Ziegenspeck (1936) в условиях Германии отмечает, что на севере ареала от 3 до 30% цветков дают плоды, а на юге — до 65%. По нашим наблюдениям, процент завязывания плодов в зависимости от погоды колеблется очень резко в пределах одного фитоценоза. Например, в Подмосковье — от 31 до 16%, а в 1990 г. плоды не завязались совсем. Максимальный срок цветения одной особи — 4 года, перерывов в цветении, как правило, не наблюдается. После цветения, в большинстве случаев, растение отмирает, реже живет еще один год. (Вахрамеева и др., 1993). Обычно наибольшее число цветков образуется на второй год цветения, в первый и последний год число цветков заметно меньше. Так у одной особи число цветков за 4 года цветения изменялось следующим образом: в 1-й год — 40, во 2-й год 51, в 3-й — 28, 4-й — 22; у другой особи соответственно — 40, 55, 50, 43. Число плодов не соответствует этой закономерности, а зависит от погоды в момент цветения.

Обычно *M. monophyllos* не размножается вегетативно. Однако, Ziegenspeck (1936) отмечал в редких случаях возникновение дополнительных псевдобульб из почек. Чаще вегетативное размножение возникает при нарушении целостности псевдобульбы (Вахрамеева и др., 1993а), а также в при резком изменении природных условий. Так в окрестностях Байкальского целлюлозно-бумажного комбината (Иркутская обл.) на берегу отстойников шлам-лигнина были найдено несколько генеративных особей, имеющих одновременно две псевдобульбы.

Консортивные связи

M. monophyllos — перекрестноопыляемое растение, автогамия у него отсутствует. Опылители — различные мелкие насекомые, в том числе комары (Füller, 1966; Schumacher et al., 1982). Ряд авторов считает, что *M. monophyllos* тесно связан с грибами (Ziegenspeck, 1936, Füller, 1968). Исследования И.В. Татаренко (1996) в Приморском крае показали, что микоризные грибы практически отсутствовали, встречаясь лишь только в отдельных корнях генеративных особей. При этом обнаружены многочисленные гифы грибов на поверхности корней этого вида. Интенсивная микоризная инфекция отмечена в тонких корневищах, основаниях корней, чешуевидных листьях (Huber (1921, цит. по: Rasmussen, 1995).

Охрана вида

Численность вида во многих странах сокращается, исчезают многие его местонахождения (Procházka, Velísek, 1983). На изучаемой территории численность *M. monophyllos* также сокращается. Он внесен в Красные книги 35 регионов. Исчез в Калининградской и Тульской обл.

Растет на территории 27 заповедников, 10 национальных парках и 3 природных парках в различных регионах России.

Вид устойчив в культуре в Екатеринбургском ботсаду (Мамаев и др., 2004).

Род Бородатка — *Rogonia* Juss.

В роде 3 вида, обитающих в Вост. Азии и Сев. Америке. Растения открытых пространств. Один вид обитает в России на Дальнем Востоке.

Бородатка японская — *Pogonia japonica* Reichenb. fil.

(*P. similis* Blume, *P. ophioglossoides* sensu auct. Japon., non Nutt.)

Изменчивость и таксономический статус

Популяции *Pogonia*, произрастающие в Японии на сырых лугах и болотцах в горах и характеризующиеся меньшими размерами особей, некоторое время рассматривались как *P. japonica* var. *minor* Makino. Позднее эта форма была описана в качестве самостоятельного вида *P. minor* (Makino) Makino, чей видовой статус был подтвержден в ходе цитогенетических исследований (Tanaka et al., 1996; Takahashi, 2001a). Согласно результатам последних цитологических и молекулярных исследований, *P. japonica* и *P. ophioglossoides* (L.) Ker, вероятно, относятся к одному виду (Oryu, Kondo, 2001).

Распространение

Ареал восточно-азиатский. *Pogonia japonica* встречается на территории России в Приморском и Хабаровском краях, в Амурской и Сахалинской (о. Кунашир, о. Шикотан) областях. Довольно широко вид распространен в Японии, Китае, Корее (Невский, 1935; Ohwi, 1965; Ну, 1975; Вышин, 1996). Карта 22.

Экология и фитоценология

Светолюбивое растение, требовательно к увлажнению, предпочитает кислые почвы, к богатству почвы мало требователен. В Приморском крае *P. japonica* произрастает на сфагновых болотах и на сырых лугах. На сфагновых болотах, где травяной покров несомкнутый (ОПП=20%), и его средняя высота составляет 10–15 см, доминирующими видами являются *Carex lasiocarpa*, *Eriophorum polystachion*, *Rhynchospora alba*, *Lobelia sessilifolia*. Скопления *P. japonica* приурочены к сфагновым кочкам, где аэрация субстрата несколько лучше, чем в межкочечных понижениях. Ортотропное нарастание корневища и длинные побегообразующие корни являются эволюционно закрепленным приспособлением вида к произрастанию на моховых субстратах (Tatarenko, 2000). На сырых лугах с дерново-глебовыми кислыми почвами (рН=4,9) сомкнутость и высота травяного покрова значительно выше. Проективное покрытие трав составляет 60–70% при средней высоте растений 25–35 см. Напочвенный покров обычно представлен слабо разложившейся ветошью злаков и осок, толщина слоя которой составляет 5–15 см. В таких ценозах наиболее обильны *Saussurea manshurica*, *Sanguisorba parviflora*, *Carex limosa*, *Calamagrostis langsdorfii*. В популяциях *P. japonica* на сырых приморских лугах насчитывалось от нескольких сотен до нескольких тысяч парциальных побегов, рассеянно размещенных по участку произрастания. Популяции, которые мы наблюдали на о. Кунашир, а также в Японии, более малочисленные, в них отмечалось от 30–50 до 100–200 генеративных и вегетативных побегов. Сфагновые болота особенно благоприятны для *P. japonica*, в этих условиях растения образуют многочисленные молодые побеги, переходящие в генеративное состояние через 1–2 года и цветущие в течение 2–3 лет (Tatarenko, Kondo, 2006). К орхидным, часто встречающимся вместе с *P. japonica*, относятся *Habenaria linearifolia*, *H. radiata*, *Platanthera hologlottis*, *P. tipuloides*, *Epipactis thunbergii*.

Морфология

P. japonica образует подземный моноподиально нарастающий, ортотропный побег, несущий двурядно расположенные, чередующиеся влагалищные и зеленые листья. На каждом междоузлии корневища имеется один придаточный корень. Длина междоузлий

может достигать 1–2,5 см на сфагновых субстратах, тогда как на сырых лугах всего 0,3–0,5 см. Лист одиночный ланцетный или линейно-ланцетный. У вегетативных особей лист прикорневой, а у генеративных расположен посередине цветоноса, 10 см длиной и 1,4 см шириной. Цветок одиночный, от розового до розово-пурпурного. Листочки наружного и внутреннего кругов околоцветника до 2,5 см длиной и 0,5 см шириной, тупо приостренные, яйцевидно-ланцетные. Губа до 2,8 см длиной, трехлопастная, средняя лопасть покрыта мясистыми волосками, до 0,9 см длиной, 2 боковые лопасти крыловидные. Колонка до 1,1 см длиной. Коробочка до 2 см длиной.

$2n = 19-23, 20, 24.$

Онтогенез

Семена до трех лет остаются в состоянии покоя, прорастают из них немногие (Tatarenko, Kondo, 2006). В природных условиях протокормы можно найти крайне редко. Протокормы семенного происхождения не были обнаружены нами в природных популяциях *P. japonica*, изученных на территории Приморского края и Курильских о-вов. Все онтогенетические стадии были прослежены на придаточных побегах, возникающих на корнях. Ювенильные побеги имеют один лист 2–3 см длиной и 2–3 мм шириной и образуют 1–3 корня длиной 1,5–3 см. Размерные характеристики побегов плавно меняются в ходе онтогенеза. Взрослый вегетативный побег имеет 1(2) прикорневой лист длиной 5–7 см, шириной 0,9–1,2 см, 5–6 придаточных корней длиной 10–20 см. Продолжительность возрастных состояний значительно варьирует в зависимости от жизненности особи и условий ее произрастания. Наиболее мощные побеги, соединенные посредством корней с другими парциальными побегами клона, могут переходить к цветению уже на второй-третий год жизни и цвести ежегодно в течение 3–4 лет. В неблагоприятных условиях местообитания продолжительность прегенеративных этапов онтогенеза парциального побега увеличивается до 3–5 лет, причем он часто отмирает после первого цветения, либо еще на вегетативной стадии.

Ритм сезонного развития и размножение

Моноподиальное нарастание вегетативного побега *P. japonica* ограничено в условиях сезонного климата, где за лето обычно образуется 1 зеленый лист и 1 влагалищный лист, в зимнее время закрывающий апекс побега с двумя листовыми примордиями. Зеленый лист следующего годичного побега может оставаться под защитой влагалищного листа до весны, либо начать рост еще осенью, и тогда к ноябрю длина листа составляет 1,5–2,5 см (Татаренко, Аверкова, 1998). В этот же период на корневище возникает молодой корень. Увеличение размеров листа происходит летом следующего года.

Генеративный побег закладывается на верхушке моноподиального побега за год до начала цветения, которое на Дальнем Востоке России происходит в июле–августе. В Японии вид цветет в начале июня. Надземные части растения отмирают в сентябре–октябре, после созревания семян.

Плодообразование у вида высокое — 80%. Семенная продуктивность генеративного побега, образующего один плод, составляет около 2 000 семян. Однако, протокормы в природных популяциях *P. japonica* обнаружены не были, несмотря на тщательные поиски (Татаренко, 2003). Для вида характерна очень высокая интенсивность вегетативного размножения, когда 100% особей в популяции размножаются вегетативно.

Вегетативное разрастание, сопровождающее вегетативное размножение, обеспечивает расселение особей на новые участки.

Уникальной особенностью растений *Pogonia* является формирование на корнях придаточных побегов, которое было описано у *P. ophioglossoides* еще в начале 20-го века (Holm, 1900, Carlsson, 1938). Образование корневых отпрысков начинается у *Pogonia* уже на стадии протокорма (Stoutamire, 1974), но наиболее интенсивно оно происходит у взрослых растений (Татаренко, 1996).

Консортивные связи

На территории Сихотэ-Алинского заповедника (Приморский край) в 1989–1990 гг. мы провели ряд наблюдений за процессом опыления цветков *P. japonica* (Татаренко, 1996). Цветки крупные, одиночные, розоватые, без шпорца, без запаха, без свободного нектара. Как и у близко родственного североамериканского вида *P. ophioglossoides* (Vogel, 1978), у *P. japonica* на губе присутствуют волоски высотой 2–3 мм. Эти волоски и сочная крышечка поллиниев имеют определенную питательную ценность и привлекают многих насекомых. Среди посетителей цветков также были отмечены некоторые Lepidoptera и Coleoptera, не производящие опыления. В качестве опылителей *P. ophioglossoides* указаны три вида шмелей (Thien, Marcks, 1972). Цветки *P. japonica* опылялись шмелями, посещавшими *Iris ensata* (Миронова, 1977). Сходство цветков приводило к обманной аттракции опылителей.

Микоризообразующими симбионтами *P. japonica* служат выделенные из ее корней *Ceratobasidium cornigerum*, а также смесь из *C. cornigerum* и *Rhizoctonia*, сходная с *R. repens* (Nishikawa, Ui, 1976). Интенсивность микоризной инфекции у *P. japonica* в отличие от тубероидных орхидных, обитающих на тех же болотах, чрезвычайно мала, С=0–10(25)% (Татаренко, 1995). Грибы в корневище растения нами не были обнаружены.

Охрана вида

Вид не устойчив к осушению, но хорошо переносит сенокосение и слабый выпас. Занесен в Красные книги РФ и 5 регионов. Охраняется на территории 9 заповедников России: Бастак, Большехехцирский, Дальневосточный морской, Комсомольский, Курильский, Лазовский, Норский, Сихотэ-Алинский, Хинганский.

Род Ладьян — *Corallorhiza* Rupp. ex Gagnebin

Род содержит около 15 видов, произрастающих в холодных и умеренных поясах Евразии и Сев. Америки. Во флоре России известен только 1 вид.

Ладьян трехнадрезный — *Corallorhiza trifida* Chatel.

Изменчивость и таксономический статус

Название рода происходит от гречески слов «кораллион» — коралл и «риза» — корень (Невский, 1935).

Изменчивость изучена слабо. Известна форма var. *ericetorum* (Drwj.) Rchb. f. — боковые лопасти губы незаметные, все растение отличается приземистым ростом и мелкими цветками (Невский, 1935).

Распространение

Ареал евразийско-североамериканский (голарктический), охватывает всю Европу, Крым, Кавказ, Средиземноморье, Малую Азию, Зап. и Вост. Сибирь, Дальний Восток, Среднюю Азию, Монголию, Сев.-Вост. Китай, Корейский п-ов, Аляску и Гренландию (Невский, 1935; Гроссгейм, 1940; Смольянинова, 1976; Иванова, 1987; Аверьянов, 1994; Вышин, 1996, и др.).

В России вид широко распространен в европейской и азиатской части от Калининградской обл. до Чукотки и Камчатки. Северная граница ареала проходит севернее Полярного Круга. На юге встречается только в горах. Карта 15.

Экология и фитоценология

Вид характеризуется широкой экологической амплитудой (Виноградова и др., 2014). Растения хорошо чувствуют себя в тенистых лесах и в полутени, при освещенности 3–10%, но при отсутствии конкурентов могут расти и на хорошо освещенных местах. Ладьян встречается при большой амплитуде увлажнения — на почвах от средне-сухих до влажных и сырых, но не переносит пересыхания или затопления (Narrap, Narrap, 2009). Нами вид был встречен как на сырых почвах в заболоченных хвойных и мелколиственных лесах, на окраинах сфагновых болот, на ключевых болотах в различных частях ареала (Амурская, Вологодская, Ивановская, Московская обл., Приморский край), так и на сухих, например, на каменистой почве на берегу горной реки (Сев. Осетия) или на крутом склоне в буковом мертвопокровном лесу (горный Крым). К богатству почвы азотом вид не требователен, встречается как на среднебогатых, так и на бедных почвах, но предпочитает почвы богатые гумусом. Может расти в широком диапазоне кислотности почвы (Landolt, 1977; Ellenberg et al., 1991). Обычно растет на почвах от слабо кислых до кислых, однако в Чехословакии был отмечен на почвах с pH 6,9–7,8 (Procházka, Velíšek, 1983).

Corallorhiza trifida встречается в разнообразных сообществах от зоны тундры до лесостепи — в хвойных, лиственных и смешанных лесах на влажной часто обнаженной почве или среди мхов, на заболоченных лужайках, в зарослях кустарников, по окраинам сфагновых болот, в кустарничково-моховой тундре, по руслам рек проникает в лесостепную и даже степную зоны (Невский, 1935; Бордиловский, 1950; Summerhayes, 1951; Собко, 1989; Delforge, 2006;)

Corallorhiza trifida — один из немногих видов орхидных способных выжить в суровых условиях тундры. На севере ареала вид растет на луговинах среди кустарников, на мало задернованных склонах, хорошо защищенных снежным покровом зимой и увлажненных летом (Алексеев и др., 2003). Следует отметить, что ладьян на территории России нередко встречается в лесах, образованных различными видами ольхи — *Alnus incana*, *A. glutinosa* на большей части ареала, *A. japonica* в восточной части ареала. В горах растет в лесном, а также поднимается до альпийского и субальпийского поясов.

Обычно *C. trifida* образует малочисленные популяции 5–30 генеративных особей, с плотностью 0,9–3,8 генеративных побега на 1 кв.м. Однако известны случаи, когда этот вид может создавать многочисленные популяции, например, в окр. г. Байкальска (Иркутская обл.) на техногенных субстратах по краям отстойников шлам-лигнина целлюлозно-бумажного комбината (Быченко, 1999).

Морфология

Растение «бесхлорофильное», с мясистым коралловидным корневищем, ветвящимся до 2–4 порядков. Подземные разветвленные побеги несут чешуевидные листья с широким основанием, располагающиеся по спирали (Виноградова, 2000). Корни редуцированы. От одного корневища может расти несколько надземных стеблей 10–20 (до 30) см высотой, светло-бурых, реже желто-зеленых, позже буреющих.

Соцветие — рыхлая кисть до 8 см длиной, из 2–10(13) поникающих цветков. Прицветники до 0,2 см длиной, ланцетные, короче завязи. Цветоножки до 0,25 см длиной.

Цветки голые, поникающие от желтовато-буроватых до зеленовато-белых. Листочки околоцветника до 0,5 см длиной, продолговато-ланцетные. Листочки наружного круга околоцветника с красновато-бурыми кончиками. Губа до 0,6 см длиной, обращена вниз из-за скручивания цветоножки, немного короче или равна другим листочкам околоцветника, овальная, ниже середины трехлопастная, беловатая, средняя лопасть губы близ основания с продольными красноватыми полосками и крапинками. Верхний наружный и два боковых внутренних листочка околоцветника шлемовидно сближены. Боковые наружные слегка отклоненные листочки сростаются под основанием губы, образуя подобие мешковидного шпорца. Плод — коробочка длиной до 1 см.

$2n = 38, 40, 42.$

Онтогенез

Семена *C. trifida* обычно прорастают в течение года после созревания (Виноградова, 1999). Протококорм формируется в первый год жизни, на второй год — микоризом, на 3-й год — первая боковая почка, которая дольше других сохраняет моноподиальное ветвление. На второй год продолжается моноподиальное нарастание главной оси и сохраняется акропетальный характер заложения боковых ветвей. У некоторых растений этот период роста заканчивается заложением апикальных генеративных почек на верхушке побегов первого порядка, у других растений они закладываются к концу третьего года и позже. К симподиальному ветвлению переходит после цветения. Некрупные особи после цветения отмирают, крупные — распадаются на несколько небольших самостоятельных растений, которые отмирают после цветения в следующем году. Таким образом, весь цикл развития занимает около 4–5 лет. Н. Ziegenspeck (1936) называет другие сроки: от прорастания семени и до появления над землей проходит около 6 лет. Ряд исследователей (Irmisch, 1853; Ziegenspeck, 1936; Виноградова, 1999, 2000) не исключают возможность повторного цветения *C. trifida*, однако требуются дополнительные исследования.

Многолетние наблюдения Т.Н. Виноградовой (1999б, 2000) за природными популяциями и эксперименты с посевом семян в пакетики из мельничного газа в природные условия позволяют говорить о почвенном банке протокормов и подземных ювенильных растений.

Ритм сезонного развития и размножение

Растение ведет подземный образ жизни и появляется над землей только во время цветения. В южных областях цветет в мае–июне, севернее — в июне–июле. Соцветия образуются через более или менее регулярные промежутки времени, хотя, вероятно, не каждый год (Summerhayes, 1951).

Размножение ладьяна происходит с помощью семян, а также путем партикуляции крупных подземных особей и генеративных особей после их отцветания.

Число цветков в соцветиях в различных регионах (Амурская, Ивановская, Иркутская, Московская, Свердловская обл.) колеблется в значительных пределах, но не превышает 12. Во всех случаях плодообразование интенсивное — около 100%, в Великобритании — 75–100% (Summerhayes, 1951), в Мурманской обл., по наблюдениям Т.Н. Виноградовой и Пеговой (2003), число семян в плоде от 1 500 до 3 400 (в среднем $2\,400 \pm 317$). Длина семян там же варьирует от 0,33 до 0,88 мм, ширина от 0,13 до 0,25 мм. Число семян, не содержащих зародыш, колеблется от 0 до 21,4% (Виноградова, 2004). Прорастание семян начинается после заселения клеток зародыша грибом со стороны суспензора (McKendrick et al., 2000a).

Консортивные связи

Хотя цветки не содержат нектар, они активно посещаются насекомыми, например, мелкими мухами и жуками, помогающими в опылении цветков (Nilsson, 1979). Однако, чаще у этого вида отмечают самоопыление (Summerhayes, 1951; Татаренко, 1996; Блинова, 2008).

Ладьян обычно описывают как «бесхлорофилльное» растение, однако ряд исследователей показывает, что генеративные побеги этого вида содержат некоторое количество хлорофилла а и b и могут ассимилировать углекислый газ (Nieuwdorp, 1972; Freudenstein, Doyle, 1994). Ладьян синтезирует около 23% необходимых углеводов, получая остальной углерод и до 52% азота от микоризных грибов (Zimmer et al., 2008).

Corallorhiza trifida относится к растениям, корневище которых в течение всей жизни интенсивно инфицировано грибом. Для него характерно холомикотрофное питание, т.е. за счет гриба, на протяжении всего онтогенеза (Татаренко, 1996; Куликов, Филиппов, 2003). Установлено, что ладьян связан с грибами из рода *Tomentella* (Thelephoraceae) (Zimmer et al., 2008). Экспериментально показано, что *Corallorhiza trifida* ассоциирована с грибами, образующими эктомикоризу с различными видами деревьев (Zelmer, Currah, 1995). Отмечены «мосты» из гиф между кончиками ризоидов *Corallorhiza trifida* и эктомикоризой сеянцев *Salix rosmarinifolia* и *Betula pendula* (McKendrick et al., 2000b).

Т.Н. Виноградова (1999в) показала, что можно определить возраст корневища, используя особенности локализации в нем микоризы.

Охрана вида

Вид плохо переносит зарастание местообитания подростом деревьев и кустарниками. Сплошные рубки леса приводят к его быстрому исчезновению. Растение не выносит осушение, вытаптывание и лесные пожары (Вахрамеева и др., 1997). В России вид занесен в красные книги 41 субъекта федерации. Охраняется на территории 49 заповедников и 11 национальных парков.

В культуре часто выпадает в первый же год (Собко, 1989). В Полярно-Альпийском ботаническом саду вырастает на моховых грядках самосевом из семян, принесенных ветром с прилегающей природной территории (Андреев, 1983).

Род Кремастра — *Cremastra* Lindl.

Известны 5 видов из этого рода, которые распространены в Гималаях и Вост. Азии. Это многолетние лесные растения. На территории России произрастает 1 вид.

Кремастра изменчивая — *Cremastra variabilis* (Blume) Nakai

Изменчивость и таксономический статус

Нет сведений.

Распространение

Ареал восточно-азиатский. Площадь ареала невелика, и охватывает в России — юг Сахалина, Юж. Курилы (Кунашир), вне изучаемой территории — Юж. Корею и Японию (Невский, 1935; Воробьев и др., 1974; Вышин, 1996). В России находится на северной границе распространения. Карта 4.

Экология и фитоценология

Вид теневыносливый, на открытых местах практически не встречается, растет на рыхлых, богатых гумусом почвах. Гумусовый горизонт в местах его произрастания достигает значительной мощности — более 50 см. Предпочитает хорошо увлажненные почвы, но выдерживает и средне сухие. Кислотность почвы — от слабо кислой до нейтральной (рН 5,5–7,5), иногда может расти и на слабо щелочных.

C. variabilis растет в темнохвойных, лиственных и смешанных лесах, а также в высокоствольных сообществах — под пологом белокопытника (*Petasites amplus*), лабазника (*Filipendula camtschatica*), какалии (*Cacalia* sp.) и других высокорослых растений. Крупных скоплений не образует. В популяциях обычно преобладают взрослые вегетативные растения (Татаренко, 1996). На о. Кунашир состояние популяций вида благополучное, цикл развития полный (Берзан, 1994). На юге Сахалина встречается изредка, популяции обычно малочисленные, но местами образует скопления.

Морфология

Растение с коротким корневищем, несущим яйцевидную клубнелуковицу, до 3 см длиной. Многочисленные длинные многолетние корни формируются на корневище, между клубнелуковицами. 1(2) прикорневой лист расположен на верхушке клубнелуковицы, 10–30 см длиной, 5–7 см шириной, эллиптический или узколанцетный, длинно заостренный, клиновидный при основании. Часто на листьях бывают беловатые или бледно-желтые пятна. Лист по жилкам складчатый. Генеративный побег боковой, до 40–50 см высотой. Соцветие — густая однобокая кисть до 20 см длиной, из 10–20 цветков. Прицветники 0,7–1,0 см длиной, тонко-пленчатые, линейно-ланцетные, заостренные. Цветки с приятным запахом, крупные, повисшие, от розовато-пурпурных до розовых, с буроватым оттенком. Листочки околоцветника до 3,5 см длиной и 0,5 см шириной, линейно-обратно-ланцетные, маленькие, прямые, верхняя лопасть до 0,9 см длиной, продолговатая, усеченная, слегка загнутая у верхушки. Губа слегка расширенная у основания, трехлопастная, без шпорца; боковые лопасти ланцетные, маленькие, прямые, средняя — продолговатая, усеченная, слегка отогнутая назад на верхушке. Коробочка эллипсоидальная, до 2,5 см длиной, на короткой ножке, повислая.

$$2n = 20, 22.$$

Онтогенез

Особенности прорастания семян данного вида в природе не изучены. Развитие растений нам удалось проследить лишь со стадии протокорма, которая, по-видимому, весьма непродолжительна, так как апекс побега быстро образует коралловидный микоризом. Дальнейшее развитие микоризома может происходить по двум «сценариям».

Некоторые микоризомы первого или второго года развития, имеющие по 2–4 боковые лопасти, образуют апикальный корневищный участок побега, несущий влагалищные листья и придаточные корни. Они образуют первый надземный побег с единственным прикорневым листом, длина которого составляет 2–6 см, а ширина 0,7–1,3 см. Пазушная почка на побеге начинает рост, в результате которого образуется ювенильное растение, уже имеющее клубнелуковицу и утрачивающее связь с микоризомом. Диаметр клубнелуковиц у ювенильных особей достигает 0,5–0,8 см, на корневищном участке образуется 1–3 корня до 7 см длиной.

Имматурные особи имеют цепочковидное корневище, несущее 3 клубнелуковицы диаметром до 1,3–1,6 см, число придаточных корней на одном годичном приросте уве-

личивается до 3–4, а их длина до 10–12 см, зеленый лист 12 см длиной и 3–3,5 см шириной.

Клубнелуковицы взрослых особей достигают 2,5–4 см в диаметре, ежегодно образуются 10–11 корней до 22 см длиной. Зеленый лист 30 см длиной и 5,5–6,7 см шириной.

Вторую группу составляют растения, у которых первичный микоризом длительно нарастает под землей, сильно разветвляясь и достигая размеров 3 × 4 см. Такие крупные микоризомы образуют надземные побеги, относящиеся к взрослому вегетативному возрастному состоянию. Образование генеративных побегов непосредственно из апексов крупных микоризомов мы не наблюдали (Tatarenko et al., 2004).

Ритм сезонного развития и размножение

Зимнезеленое растение. Сезонное развитие характеризуется летним перерывом в вегетации. Цветет с июня до начала августа. Семена созревают в сентябре–октябре. После цветения листья отмирают. Однако под землей в это время продолжается рост молодых побегов и корней. К середине августа появляются новые листья, которые зимуют под снегом. Вегетация начинается сразу после схода снега. Растение размножается семенами и вегетативно. Внутрипочечное развитие побега продолжается 2 года (Tatarenko, Kondo, 2003).

Консортивные связи

Висячие, трубковидные цветки были посещаемы тремя видами шмелей и двумя видами сирфид. Только самки *Bombus diversus diversus* переносили поллинии орхидеи. Пчела-плотник *Xylocopa appendiculata* регулярно воровала нектар, прогрызая цветки у их оснований (Sugiura, 1996a).

Слабо микотрофное растение. Установлено наличие микоризы в старых корнях (12%). Молодые корни остаются свободными от гриба на протяжении 1–2 лет (Tatarenko, 1996).

Среди грибов-симбионтов, образующих микоризу у *Cremastra*, были выделены различные сочетания двудерных *Rhizoctonia*, *R. solani*, *R. repens* (Nishikawa, Ui, 1976).

Охрана вида

Cremastra variabilis очень чувствительна к вырубке леса, лесным пожарам, нарушению почвенного покрова. Повреждение листовой пластинки грызунами, которое мы наблюдали при культивировании растения, оказало на него сильное отрицательное воздействие. На следующий год листовая пластинка была длиной около 3 см. Нормального размера она достигла лишь на третий год. Все это время растение не цвело.

Ареал вида небольшой, популяции его малочисленны. Вид занесен в Красные книги Российской Федерации и Сахалинской обл. Охраняется на территории Курильского заповедника.

Культивируется в ботанических садах Москвы, Новосибирска, Санкт-Петербурга (БИН РАН) и Южно-Сахалинска (Генофонд...., 2012).

По нашим наблюдениям хорошо чувствует себя в культуре в условиях среднего затенения. Отмечено слабое вегетативное размножение.

Род Дактилосталикс — *Dactylostalyx* Reichenb. fil.

Монотипичный род, известен из Японии, Сахалина, Курильских о-вов. Наземное лесное растение.

Дактилосталикс раскрытый — *Dactylostalyx ringens* Reichenb. fil.*(Pergamena uniflora* Finet; *Calypso japonica* Maxim. ex Komar.;*Dactylostalyx maculosa* Miyabe & Kudo)**Изменчивость и таксономический статус**

Нет сведений.

Распространение

Ареал восточно-азиатский. Единственный представитель рода *Dactylostalyx* — *D. ringens* встречается в пределах России только на южных островах Курильской гряды (острова Итуруп, Кунашир, Шикотан) и юге Сахалина. Большая часть ареала вида находится в Японии, где *D. ringens* отмечен на островах Хоккайдо, Хонсю, Сикоку (Ohwi, 1965; Вышин, 1996). Карта 5.

Экология и фитоценология

Теневыносливый вид, предпочитает умеренно-влажные участки. Растет на кислых и бедных почвах. *D. ringens* произрастает в горных темнохвойных и хвойно-широколиственных лесах, где сомкнутость крон деревьев составляет 0,7–0,8. Растения *D. ringens* поселяются на моховых субстратах, например, среди *Dicranum* sp. и *Drepanocladus* sp., либо на слегка уплотненном и измельченном опаде вдоль лесных тропинок. Отсутствие конкуренции с другими травянистыми растениями — одно из необходимых условий нормального развития популяций *D. ringens*. Проективное покрытие трав в местообитаниях *D. ringens* не превышает 5%, сопутствующие ему травянистые растения — *Majanthemum* sp. и *Athyrium* sp. В популяции обычно преобладают взрослые вегетативные растения (Татаренко, Кондо, 2003а).

Морфология

D. ringens — корневищная орхидея. На каждом годичном приросте образуется 1 корень 5–7 см длиной, развитие его строго синхронизировано с ростом побега. Растение имеет 1 прикорневой лист, у взрослой особи достигающий 5 см в длину и 4,5 см в ширину, сидячий, клиновидный в основании. Цветонос пазушный, 15–20 см высотой, цветок одиночный. Прицветник до 0,3 см длиной, пленчатый, тонкий. Листочки околоцветника до 2,5 см длиной, бледно-зеленые, от обратноланцетных до линейно-ланцетных, расходящиеся. Губа без шпорца, до 1,5 см длиной, яйцевидная, прямая, с 3 лопастями. Боковые лопасти до 0,4 см шириной, широкоовальные, тупые, в верхней половине пурпурные. Средняя лопасть до 0,9 см шириной, овально округлая, отогнутая немного вниз, белая, с пурпурными пятнами и волнистыми краями. Коробочка до 2 см длиной, булавовидно-веретеновидная, на короткой ножке.

2n = 42.

Онтогенез

Особенности развития протокормов *D. ringens* остаются неизученными. В природных популяциях нами были обнаружены только разновозрастные автотрофные растения. Ювенильные особи имеют маленькие листья: 0,8 см шириной и 1,4 см длиной, корень отсутствует, либо его длина составляет 0,5–0,7 см, диаметр корневища — 0,15–0,18 см. В ходе онтогенеза особи постепенно увеличивают размеры вегетативных органов, и взрослые растения имеют зеленый лист до 4–5 см шириной, длина корня составляет 3–4 см, а диаметр корневища — 0,4–0,5 см (Татаренко, Кондо, 2003а).

Ритм сезонного развития и размножение

D. ringens — зимнезеленая орхидея с непродолжительным летним перерывом в вегетации. Цветение наблюдается в июне, образование плодов — в августе–сентябре. В период созревания плодов растение обычно находится в безлистном состоянии, однако под землей происходит интенсивный рост почки возобновления, которая образует молодой зеленый лист в сентябре. Все структуры цветка полностью сформированы к концу лета в верхней пазушной почке молодого годичного побега. У вегетирующих, нецветущих растений появление над землей зеленого листа нового годичного побега может совпадать по времени с отмиранием зеленого листа старого побега, то есть перерыв в вегетации практически отсутствует (Татаренко, 1996; Татаренко, Кондо, 2003а).

Семенная продуктивность *D. ringens* до настоящего времени не изучена. Вегетативное размножение растений возможно за счет прорастания спящих почек, однако оно наблюдается редко, лишь в случае повреждения надземного побега текущего года. Интенсивность вегетативного размножения невелика (около 5%).

Консортивные связи

Подземные органы *D. ringens* одеты плотным чехлом, состоящим из эктогиф различных почвенных грибов, переплетающихся с густыми корневыми волосками и эпидермальными волосками корневища. Часть грибов, окружающих корень, образуют микоризу. В молодых и коротких корнях (0,5–1,5 см) микориза, как правило, отсутствует, либо ее интенсивность составляет не более 2%. Корень побега, несущего зеленый лист, инфицирован на 10–20%. Микориза наиболее развита в старых корнях 2–4-го года жизни (С=40–50%), где грибок присутствует в виде полупереваренных пелотонов.

Количество гриба в корнях увеличивается с увеличением возраста особей, а также возраста самих корней. В корневище *D. ringens* грибок не обнаружен (Tatarenko, 2002).

Охрана вида

В России вид находится на северной границе ареала. Встречается редко, популяции малочисленные. Занесен в Красные книги Российской Федерации и Сахалинской обл. Охраняется на территории Курильского заповедника.

Род Седлоцветник — *Ehippianthus* Reicheb. fil.

Представители этого рода обитают в Вост. Азии. В настоящее время принято считать, что в роде не 2, а 1 вид, т.к. *Ehippianthus schmidtii* и *Ehippianthus sachalinensis* считаются синонимами (Черепанов, 1995; Флора РДВ, 2006). Растет в хвойных лесах Дальнего Востока.

Седлоцветник сахалинский — *Ehippianthus sachalinensis* Reichenb. fil.

[*E. schmidtii* Reichenb. fil., *Liparis schmidtii* (Reichenb. fil.) Benth.]

Изменчивость и таксономический статус

Нет сведений.

Распространение

Ареал восточно-азиатский. Вид распространен в России на севере Приморского и Хабаровского краев, в Сахалинской обл. на о. Сахалин и Курильских о-вах (Кунашир,

Итуруп, Шикотан, Уруп, Расшуа), а также в Японии (о-ва Хоккайдо, Хонсю) (Невский, 1935, Ohwi, 1965, Вышин, 1996; КК Сахалинской обл.). Карта 9.

Экология и фитоценология

Морфологические, биологические и экологические особенности этого вида во многом обусловлены произрастанием на территориях с муссонным климатом. Экологическая амплитуда вида очень узкая. Вид теневынослив, требователен к хорошему увлажнению, растет на кислых почвах. Не выдерживает конкуренции с травянистыми растениями, поэтому обитает при низком проективном покрытии травяного покрова.

E. sachalinensis обитает во влажных темнохвойных лесах, а также в каменноберезниках на моховых кочках. Сомкнутость крон в местообитаниях составляет 0,7–0,8. *E. sachalinensis* — типичный бриофил, обитающий исключительно на моховых субстратах и имеющий к этому определенные приспособления. (Татаренко, 1996б, 1998; Tatarenko, 2000).

В Сахалинской обл. обычно растет на моховом покрове во влажных пихтовых и елово-пихтовых лесах, ельниках из ели Глена, каменноберезниках, бамбучниках, чаще по распадкам (КК Сахалинской обл., 2005).

Устойчивость популяций этого вида обусловлена интенсивным вегетативным размножением и способностью выдерживать кратковременное высыхание субстрата.

Эти особенности вегетативного размножения сказываются на возрастной структуре популяций *E. sachalinensis*, в которой преобладает иматурная возрастная группа (более 50% особей). Относительная численность ювенильных растений достигает 30%, что является высоким показателем для наземных орхидных. Популяции обычно крупные, насчитывающие от нескольких десятков до нескольких сотен особей, большая часть которых вегетативного происхождения.

Морфология

E. sachalinensis имеет длинное, тонкое, плагиотропное, последовательно ветвящееся корневище, покрытое эпидермальными волосками. Корни отсутствуют. Воздушный побег 1–3 см высотой. Стеблевой лист сидячий, до 3 см длиной и 2,5 см шириной, широкояйцевидный, с сетчатым жилкованием, расположен близ верхушки побега. Цветонос боковой, высотой 10–15 см (Татаренко, 1996, 1998б). Соцветие — рыхлая кисть, несущая 3–5 желтовато-зеленых небольших цветков. Прицветники до 0,12 см длиной, тупые, зазубренные на конце, полупрозрачные, короче цветоножек. Зигоморфность цветка не так ярко выражена, как у других орхидей. Наружные листочки околоцветника немного длиннее внутренних. Губа до 0,5 см длиной и 0,25 см шириной, продолговато-овальная, цельная, мало отличается по форме и размерам от боковых листочков околоцветника. Лишь у основания губы заметны 2 мозолистых утолщения и короткие усики. Тонкая, дуговидно изогнутая колонка длиной 0,4 см почти равна листочкам околоцветника и свободно выступает в центре цветка. Коробочка поникающая, 0,8–1,0 см длиной.

$2n = 36, 40, 42.$

Онтогенез

Для *E. sachalinensis* свойственна высокая скорость онтогенетических преобразований. Сведения о начальных этапах онтогенеза отсутствуют, т.к. протокормы в природных популяциях обнаружены не были. Ювенильные растения имеют маленькие листья 0,6 см длиной и 0,4 см шириной, высота надземного побега не превышает 1 см, так же как и длина годичного прироста корневища. Иматурные побеги в два раза, а взрослые

вегетативные и генеративные — в четыре раза крупнее, чем ювенильные. Ювенильный и имматурный периоды онтогенеза длятся 1, реже 2 года, а взрослый вегетативный и генеративный — 3–5 лет (Татаренко, 1996, 1998б).

Ритм сезонного развития и размножение

Развитие нового годичного побега *E. sachalinensis* начинается в июле, когда начинает прорастать почка возобновления. Она завершает рост в сентябре образованием надземного зимующего побега. Растения зимуют с зелеными листьями. К осени в пазушной почке полностью сформировано соцветие, однако появление надземного цветоноса и цветение растения происходит лишь в июле–августе следующего года. После завязывания плодов зеленый лист отмирает, и наступает непродолжительный (около 1 месяца) летний перерыв в вегетации, который совпадает с периодом созревания плодов. В сентябре уже развивается надземный побег следующего года. Внутрпочечное развитие побега длится около двух лет (Tatarenko, Kondo, 2003).

Вегетативное размножение у растений *E. sachalinensis* начинается рано, уже в имматурном возрастном состоянии. Около 70% особей в популяции образуют боковые побеги, которые вскоре (через 0,5–1 год) отделяются от материнских, что приводит к интенсивному вегетативному размножению. Вегетативное потомство бывает глубоко омоложенным, вплоть до ювенильного возрастного состояния.

Консортивные связи

Микориза *E. sachalinensis* была изучена нами в популяциях вида на Курильских овах (Татаренко, 1996). Растения *E. sachalinensis* не имеют корней, но тонкое корневище густо покрыто эпидермальными волосками до 5 мм длиной. Микоризные грибы проникают в эти волоски и прямо в них образуют клубки гиф. Небольшое число гиф грибов проникает и в корневище. Однако, интенсивность микоризной инфекции в корневище невысока (3–15%) на протяжении всего жизненного цикла орхидеи. Вместе с тем, корневище покрыто чехлом из многочисленных эктогиф почвенных грибов, густо переплетающихся с эпидермальными волосками. Роль этого грибного чехла в обеспечении растения питательными веществами и водой пока до конца не изучена. Он может иметь большое значение в обеспечении контактов орхидеи со сфагновыми мхами, как субстратом произрастания.

Охрана вида

Растения погибают при вытаптывании и других нарушениях мохового покрова, после вырубki леса, пожаров и осушительных работ. В настоящее время состояние большинства популяций *E. sachalinensis*, расположенных в труднодоступных районах Дальнего Востока, устойчивое. Однако прогрессирующее освоение дальневосточных лесов может привести к быстрому сокращению численности этой редкой орхидеи.

Вид занесен в Красные книги Российской Федерации, Сахалинской обл., Хабаровского и Приморского краев. Охраняется на территории 4 заповедников: Ботчинский, Курильский, Поронайский и Сихотэ-Алинский, а также в заказнике «Малые Курилы».

Род Горноятрышник — *Oreorchis* Lindl.

Содержит около 10 видов, распространенных в Сев. Индии и Вост. Азии. Лесные растения. 1 вид на Дальнем Востоке России.

Горноятрышник раскидистый — *Oreorchis patens* (Lindl.) Lindl.

Изменчивость и таксономический статус

Нет сведений.

Распространение

Ареал восточно-азиатский. Произрастает в Приморском и Хабаровском краях, Амурской обл. (6 местонахождений в Архаринском р-не), Камчатском крае, в Еврейской АО (по склонам долин рек Хинган, Соболиная, Дичун, Кузнечиха, Биджан и в окр. с. Радде) и Сахалинской обл. (о. Сахалин и Юж. Курилы). За пределами России распространен в Китае, Японии и на Корейском п-ове (Невский, 1935; Вышин, 1996, Ohwi, 1965). Карта 38.

Экология и фитоценология

O. patens — теневыносливое растение, предпочитает условия хорошего увлажнения, богатые рыхлые почвы. Растет в хвойно-широколиственных и широколиственных лесах с несомкнутым травяным покровом, общее проективное покрытие которого до 20%. Отсутствие конкуренции с другими травянистыми растениями является одним из определяющих факторов распространения вида. Травяной ярус слабо развит, составлен 5–6 видами растений. На юге Сахалина вид растет под пологом высокотравья в условиях сильного затенения и высокой влажности. На Камчатке он произрастает в зарослях высокотравья и каменноберезовых лесах вблизи горячих источников (КК Камчатки, 2007). Размещение особей в его популяциях обычно рассеянное. Везде растения встречаются небольшими группами на значительном удалении друг от друга, лишь изредка образуя крупные скопления, насчитывающие 100–250 побегов на один квадратный метр (Ракова, 1992).

Морфология

Растения *Oreorchis patens* имеют «цепочковидные» корневища, составленные из нескольких клубнелуковиц, соединенных короткими участками корневища, несущими длинные многолетние корни. Клубнелуковицы покрыты пленчатыми чешуевидными и влагалищными, быстро разрушающимися, листьями. Единственный зеленый лист, складчатый мечевидный, длиной 10–20 см и шириной 1,5–2 см, расположен на верхушке клубнелуковицы. Цветонос 20–30 см высотой, занимает боковое положение, имеет только влагалищные листья и брактей. Соцветие — многоцветковая рыхлая кисть из 10–30 цветков. Прицветники значительно короче завязей. Цветки поникающие, желтоватые, с буро-красными крапинами, 0,8–1,0 см длиной, распростертые. Листочки околоцветника, кроме губы, сходны по форме. Губа белая, с антоциановыми крапинами, по краю бахромчатая, без шпорца.

$2n = 48, 50.$

Онтогенез

Протокормы разной формы, в том числе коралловидные микоризомы, часто обнаруживаются в популяциях. Иногда они сохраняются и у автотрофных растений. Ювенильные особи имеют зеленый лист длиной до 3 см и шириной около 3 мм, клубнелуковица слабо утолщена, 1–2 корня длиной 2–4 см. Продолжительность жизни особей может варьировать. Отмечены случаи, когда растение переходило в генеративное состояние через год после образования первого надземного побега, сохраняя связь с протокормом. В обычных условиях онтогенез особи длится около 20 лет, растение переходит к цветению на 10-й год жизни и находится в генеративном состоянии еще около 10 лет (Ракова, 1992).

Растения *Oreorchis patens* часто переходят в состояние вторичного покоя и находятся в почве в виде отдельных клубнелуковиц с несколькими корнями (Татаренко, 1996).

Ритм сезонного развития и размножение

O. patens — зимнезеленое растение. Сезонное развитие особей вида характеризуется летним перерывом в вегетации, однако состояния покоя практически не наблюдается, так как под землей продолжается активный рост молодых побегов и корней. Старый зеленый лист отмирает в начале июля, а в августе уже появляется новый зеленый зимующий лист следующего годичного прироста. Во время летнего перерыва в вегетации под землей происходит заложение внучатых почек в дочерних почках на неутолщенных пока междоузлиях нового побега. Внучатые почки остаются недифференцированными в течение года. Образование первых листовых зачатков происходит в них весной следующего года. Лишь на третий год существования почки, в конце июня, она значительно ускоряет рост, и уже к концу июля из нее формируется новый побег. Молодой зеленый лист на нем разворачивается к концу августа. 5–6 молодых корней растут на этом побеге, начиная с июня, и к концу сентября достигают своей максимальной длины 5–7 см. Осенью происходит утолщение трех междоузлий побега и формирование клубнелуковицы, разрушаются покрывающие их влагалищные листья. В августе начинается рост генеративная почка, к ноябрю ее высота достигает 3 см, соцветие в ней полностью сформировано. Зимой растение находится в состоянии покоя, зеленый лист зимует над поверхностью почвы. Цветочная почка возобновляет рост в апреле, и в конце мая раскрываются первые цветки. В конце июня неопыленные цветки осыпаются, а цветонос засыхает одновременно с листом. Завязи опыленных цветков опускаются вниз и утолщаются. Цветонос у этих особей сохраняется зеленым до созревания плодов в сентябре.

Семена *O. patens* очень мелкие, в одном плоде их насчитывается 3–4 тысячи. Потенциальная семенная продуктивность особей достигает 50–100 тысяч семян. Однако недостаточность опыления приводит к тому, что реальная семенная продуктивность составляет менее 10 тысяч семян на одну особь (Ракова, 1992).

Вегетативное размножение посредством образования боковых побегов из спящих почек на клубнелуковицах наблюдается у 13% особей *Oreorchis patens* в Приморском крае. Генеративные и взрослые вегетативные растения размножаются вегетативно намного чаще по сравнению с молодыми растениями. Дочерние особи относятся к тому же возрастному состоянию, что и материнские, либо немного моложе. В процессе вегетативного размножения, в основном, пополняется группа взрослых вегетативных особей. Кроме того, генеративные растения имеют регулярные перерывы в цветении, при этом генеративная почка остается спящей или образует второй зеленый лист. Такие растения относятся к категории взрослых вегетативных. Этими факторами объясняется преобладание взрослых вегетативных особей в популяциях *O. patens* (Татаренко, 1996).

Консортивные связи

Наблюдения за поведением опылителей *O. patens* мы проводили в 1989 г. в долинном широколиственном лесу, в заповеднике «Кедровая Падь» (Приморский край). Цветение растений продолжалось с 5 по 25 июня. Доступность нектара, находящегося в основании колонки привлекает многих насекомых. Среди посетителей цветков *O. patens* отмечены представители Lepidoptera (*Parnassius stubbendorfi*), Coleoptera (*Epuraea mandibularis* Rtt.), Diptera (Sarcophagidae, Scatopsidae — *Anapausis* sp., Anthomyidae, Syrphidae — *Erisyrphus balteatus*), Hymenoptera (*Halicticus* sp.). Основные опылители — жуки *Acmaeops minuta*, *Meligethes shikizai*, *Oedemera amurensis*. Изредка поллинии переносили мухи рода *Empis*¹.

¹ Мы выражаем большую благодарность за определение насекомых сотрудникам Зоологического музея МГУ (Москва) Н.Б. Никитскому и А.И. Шаталкину.

Жуки были активны в любую погоду, но в туманные и дождливые дни в популяции орхидеи можно было увидеть лишь 2–3 особи за 1 час наблюдений, тогда как в солнечную погоду — до 25–30 особей. Жуки очень медлительны. От посещения одного цветка до следующего проходит 15–20 минут. Жуки переносят поллинии на верхней части надкрыльев или на груди. Эффективность опыления жуками не высока (7,6%). В опытах по искусственному опылению 22–33% цветков образовывали плоды. В соцветиях, изолированных от опылителей — 0% плодов. Таким образом, цветки *O. patens* слабо специализированы к опылителям, как и большинство других цветков с доступным нектаром. Самоопыление у этого вида отсутствует (Татаренко, 1996). Опыление этого вида было также изучено в Японии (Sugiura et al., 1997).

Протокормы *O. patens* сильно микотрофны (С=80%). В корнях автотрофных растений микориза развивается очень медленно. В молодых корнях интенсивность микоризной инфекции составляет 0–3%. По мере старения корней количество гриба в них возрастает до 22–27% (Татаренко, 1995; Tatarenko, 2002). Грибы — симбионты *Oreorchis patens* относятся к группе двуядерных *Rhizoctonia* (Nishikawa, Ui, 1976).

Охрана вида

O. patens относится к редким видам Дальнего Востока России (Харкевич, Качура, 1981). Популяции его немногочисленны и встречаются в ограниченном спектре местообитаний. Занесен в Красные книги Амурской обл., Еврейской АО, Камчатки и Хабаровского края. Вид растет на территории 6 заповедников: Большехехцирского, «Кедровая падь», Курильского, Лазовского, Уссурийского, Хинганского. Необходима организация специальных мер охраны на незаповедных территориях.

Хорошо растет и размножается в культуре в Ботанических садах Москвы, Санкт-Петербурга и других городов.

Таблица

Список видов семейства орхидных, произрастающих на территории России.
Надродовая систематика дана по: Genera Orchidacearum, 1999–2009, родовые
и видовые названия приведены по: Черепанов (1995), а также указаны изменения
в видовых и родовых названиях, предложенные в последующие годы разными авторами.

Видовые названия по: Черепанов (1995)	Изменения в видовых и родовых названиях предложенные: ^{4,5,6} Bateman et al. (1997, 2003, 2005) ^{1,2,3} Аверьянов (1994, 1999, 2000) ^{9,10,11} Ефимов (2006, 2007а,б) ⁷ Baumann, Künkele (1982) ⁸ Reinhammar, 1995 ¹² Вышин, 1996
Подсемейство Cypripedioideae	
Триба Cypripedieae	
<i>Cypripedium calceolus</i> L.	
<i>C. guttatum</i> Sw.	
<i>C. macranthos</i> Sw.	¹ <i>C. macranthos</i> Sw.
<i>C. × ventricosum</i> Sw.	
<i>C. yatabeanum</i> Makino	
	¹ <i>C. shanxiense</i> S.C. Chen
Подсемейство Orchidoideae	
Триба Orchideae	
<i>Amitostigma kinoshitae</i> (Makino) Schlechter	
<i>Anacamptis pyramidalis</i> (L.) Rich.	
<i>Chamorchis alpina</i> (L.) Rich.	
<i>Coeloglossum viride</i> (L.) C. Hartm.	⁴ <i>Dactylorhiza viridis</i> (L.) R.M. Bateman, Pridgeon & M.W. Chase
<i>D. amblyoloba</i> (Nevski) Aver	⁷ <i>D. urvilleana</i> (Steudel) H. Baumann et Künkele
<i>D. aristata</i> (Fisch.ex Lindl.) Soó	
<i>D. longifolia</i> (L. Neum.) Aver.	² <i>D. baltica</i> (Klinge) Orlova
<i>D. cruenta</i> (O.F. Muell.) Soó	² <i>D. traunsteineri</i> var. <i>curvifolia</i> (Nyl.) Aver.
<i>D. elodes</i> (Griseb.) Aver.	² <i>D. maculata</i> var. <i>elodes</i> (Griseb.) Aver.
<i>D. euxina</i> (Nevski) Czer.	
<i>D. flavescens</i> (C. Koch) Holub	
<i>D. fuchsii</i> (Druce) Soó	
<i>D. hebridensis</i> (Wilmott) Aver.	² <i>D. fuchsii</i> var. <i>meyeri</i> (Reichenb. fil.) Soó
<i>D. iberica</i> (M. Bieb. ex Willd.) Soó	
<i>D. incarnata</i> (L.) Soó	
<i>D. maculata</i> (L.) Soó	
<i>D. majalis</i> (Reichenb.) P.F. Hunt & Summerhayes	
<i>D. markowitschii</i> (Soó) Aver.	² <i>D. euxina</i> (Nevski) Czer.
<i>D. ruprechtii</i> Aver.	² <i>D. flavescens</i> C. Koch
<i>D. russowii</i> (Klinge) Holub	
<i>D. salina</i> (Turcz. ex Lindl.) Soó	
<i>D. sambucina</i> (L.) Soó'	

Таблица (продолжение)

<i>D. sudetica</i> (Poch ex Reichenb. fil.) Aver.	
<i>D. traunsteineri</i> (Saut.) Soó	
<i>D. umbrosa</i> (Kar. & Kir.) Nevski	
<i>D. urvilleana</i> (Steud.) H. Baumann & Künkele	
<i>Galearis cyclochila</i> (Franch.& Savat.)Soó'	
<i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Br.	
<i>G. odoratissima</i> (L.) Rich.	
<i>Habenaria linearifolia</i> Maxim.	
<i>H. radiata</i> (Thunb.) Spreng.	
<i>H. yezoensis</i> Hara	
<i>Herminium monorchis</i> (L.) R. Br.	
<i>Himantoglossum caprinum</i> (M. Bieb.) C. Koch	
<i>H. formosum</i> (Stev.) C. Koch	
<i>Leucorchis albida</i> (L.) E. Mey.	⁸ <i>Pseudorchis albida</i> (L.) A. Love & D. Love
<i>Lysiella oligantha</i> (Turcz.) Nevski	³ <i>Platanthera oliganta</i> Turcz.
<i>Neottianthe cucullata</i> (L.) Schlechter	
<i>Ophrys apifera</i> Huds.	
<i>O. caucasica</i> Woronow ex Grossh.	
<i>O. insectifera</i> L.	
<i>O. oestriifera</i> M. Bieb.	
<i>O. taurica</i> (Agg.) Nevski	
<i>Orchis caspia</i> Trautv.	
<i>Orchis coriophora</i> L.	⁵ <i>Anacamptis coriophora</i> (L.) R.M. Bateman, Pridgeon & M.W. Chase
<i>O. mascula</i> (L.) L.	
<i>O. maxima</i> C. Koch	² <i>Orchis. purpurea</i> Huds.
<i>O. militaris</i> L.	
<i>O. morio</i> L.	⁵ <i>Anacamptis morio</i> (L.) R.M. Bateman, Pridgeon & M.W. Chase
<i>O. pallens</i> L.	
<i>O. palustris</i> Jacq.	⁵ <i>Anacamptis palustris</i> (Jacq.) (L.) R.M. Bateman, Pridgeon & M.W.Chase
<i>O. picta</i> Loisel.	⁵ <i>Anacamptis picta</i> (Loisel.) R.M. Bateman
<i>O. provincialis</i> Balb. ex DC.	
<i>O. punctulata</i> Stev. ex Lindl.	
<i>O. purpurea</i> Huds.	
<i>O. schelkownikowii</i> Woronow	² <i>O. punctulata</i> Stev ex Lindl.
<i>O. simia</i> Lam.	
<i>O. tridentata</i> Scop.	⁵ <i>Neotinea tridentata</i> (Scop.) R.M. Bateman, Pridgeon & M.W. Chase
<i>O. ustulata</i> L.	⁵ <i>Neotinea ustulata</i> (L.) R.M. Bateman, Pridgeon & M.W. Chase
<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.	
<i>Platanthera camtschatica</i> (Cham. & Schlecht.) Makino	⁶ <i>Neolindleya camtschatica</i> (Cham. & Shlecht.) Nevski
<i>P. chlorantha</i> (Cust.) Reichenb.	

Таблица (продолжение)

<i>P. chorisiana</i> (Cham.) Reichenb. fil.	¹¹ <i>Limnorchis chorisiana</i> (Cham.) J.P. Anderson
<i>P. convallariifolia</i> Fisch. ex Lindl.	¹¹ <i>Limnorchis convallariifolia</i> (Fisch. ex Lindl.) Rydb. l.
<i>P. dilatata</i> (Pursh) Lindl. ex G. Beck	¹¹ <i>Limnorchis dilatata</i> (Pursh) Rydb.
<i>P. extremiorientalis</i> Nevski	¹⁰ <i>Platanthera metabifolia</i> F. Maek.
<i>P. freynii</i> Kraenzl.	¹⁰ <i>Platanthera densa</i> Freyn
<i>P. hologlottis</i> Maxim.	¹¹ <i>Tulotis hologlottis</i> (Maxim.) Efimov
<i>P. maximowicziana</i> Schlechter	¹⁰ <i>Platanthera mandarinorum</i> Reichb.f.
<i>P. ophrydioides</i> Fr. Schmidt	
<i>P. sachalinensis</i> Fr. Schmidt	
<i>P. tipuloides</i> (L. fil.) Lindl.	
<i>Ponerorchis pauciflora</i> (Lindl.) Ohwi	
<i>Serapias vomeracea</i> (Burm. fil.) Briq.	
<i>Steveniella satyrioides</i> (Stev.) Schlechter	
<i>Traunsteinera globosa</i> (L.) Reichenb.	
<i>T. sphaerica</i> (Bieb.) Schlechter	
<i>Tulotis fuscescens</i> (L.) Czer.	
<i>T. ussuriensis</i> (Regel & Maak) Hara	
Tribe Cranichideae	
<i>Goodyera maximowicziana</i> Makino	
<i>G. repens</i> (L.) R. Br.	
<i>G. schlechtendaliana</i> Reichenb. fil.	
<i>Myrmechis japonica</i> (Reichenb. fil.) Rolfe	
<i>Spiranthes sinensis</i> (Pers.) Ames	
<i>S. spiralis</i> (L.) Chevall.	
Subfamily Epidendroideae	
Tribe Neottieae	
<i>Cephalanthera damasonium</i> (Mill.) Druce	
	¹² <i>C. erecta</i> (Thunb.) Blume
<i>C. floribunda</i> Woronow	
<i>C. longibracteata</i> Blume	
<i>C. longifolia</i> (L.) Fritsch	
<i>C. rubra</i> (L.) Rich.	
<i>Epipactis atrorubens</i> (Hoff.ex Bernh.) Bess.	
<i>E. helleborine</i> (L.) Crantz	
<i>E. microphylla</i> (Ehrh.) Sw.	
<i>E. palustris</i> (L.) Crantz	
<i>E. papillosa</i> Franch. & Savat.	
<i>E. thunbergii</i> A. Gray	
<i>Limodorum abortivum</i> (L.) Sw.	
<i>Listera cordata</i> (L.) R. Br.	⁶ <i>Neottia cordata</i> (L.) L.C.M. Rich.
<i>L. nipponica</i> Makino	⁶ <i>Neottia nipponica</i> (Makino) Szlach.
<i>L. ovata</i> (L.) R. Br.	⁶ <i>Neottia ovata</i> (L.) Bluff & Fingerhuth
<i>L. pinetorum</i> Lindl.	⁶ <i>Neottia pinetorum</i> (Lindl.) Szlach.

Таблица (окончание)

<i>Neottia asiatica</i> Ohwi	
<i>N. camtschatea</i> (L.) Reichenb. fil.	
<i>N. nidus-avis</i> (L.) Rich.	
<i>N. papilligera</i> Schlechter	
<i>N. ussuriensis</i> (Kom. & Nevski) Soó'	
Tribe Gastrodieae	
<i>Gastrodia elata</i> Blume	
Tribe Malaxideae	
<i>Hammarbya paludosa</i> (L.) O. Kuntze	
<i>Liparis japonica</i> (Miq.) Maxim.	
<i>L. krameri</i> Franch. & Savat.	
<i>L. kumokiri</i> F. Maek.	
<i>L. loeselii</i> (L.) Rich.	
<i>L. makinoana</i> Schlechter	
<i>L. sachalinensis</i> Nakai	
<i>Malaxis monophyllos</i> (L.) Sw.	
Tribe Calypsoeae	
<i>Calypso bulbosa</i> (L.) Oakes	
<i>Corallorhiza trifida</i> Chatel.	
<i>Cremastra variabilis</i> (Blume) Nakai	
<i>Dactylostalyx ringens</i> Reichenb. fil.	
<i>Ephippianthus sachalinensis</i> Reichenb. fil.	
<i>Oreorchis patens</i> (Lindl.) Lindl.	
Tribe Aretuseae	
<i>Eleorchis japonica</i> (A. Gray) F. Maek.	
Триба Nervilieae	
<i>Epipogium aphyllum</i> Sw.	
Subfamily Vanillioideae	
Tribe Vanilleae	
<i>Pogonia japonica</i> Reichenb. fil.	

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамова Л.А., Варлыгина Т.И., Новиков В.С., Октябрева Н.Б., Филин В.Р., Черенков А.Е. 2009. Флористические находки на Соловецких островах (Белое море) // Бот. журн. Т.94. № 11. С.1710–1715.
- Аверкова Г.П. 2009. *Listera savatieri* Maxim. ex Kom. в Сихотэ-Алинском заповеднике // Сб. тр. региональной науч.-практ. конф. «Амурский заповедник», посвященный 45-летию образования гос. природн. заповед. «Комсомольский», «Большехехцирский», «Хинганский», «Зейский», Комсомольск-на-Амуре. Хабаровск. С.37–40.
- Аверьянов Л.В. 1977. О внутривидовом полиморфизме на примере *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó // Вестн. Ленингр. ун-та. № 9. С.127–129.
- Аверьянов Л.В. 1979. О внутривидовой структуре таксона *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó s.l. (*Orchidaceae*) // Бот. журн. Т.64. № 4. С.572–582.
- Аверьянов Л.В. 1981а. Эволюция и изменчивость видов *Gymnadenia* R.Br. в северной части ареала // Биол. проблемы Севера. Сыктывкар. С.10–11.
- Аверьянов Л.В. 1981б. Новый вид рода *Lysiella* (*Orchidaceae*) со среднего Тянь-Шаня // Бот. журн. Т.66. № 4. С.580–583.
- Аверьянов Л.В. 1982. *Dactylorhiza maculata* s.l. (*Orchidaceae*) на территории СССР // Бот. журн. Т.67. № 3. С.303–311.
- Аверьянов Л.В. 1983а. Род *Dactylorhiza* Nevski (*Orchidaceae* Juss.). Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Л.: Бот. ин-т АН СССР. 21 с.
- Аверьянов Л.В. 1983б. Происхождение и эволюция рода *Dactylorhiza* Nevski (*Orchidaceae*) // Охрана и культивирование орхидей. Киев. С.24–26.
- Аверьянов Л.В. 1983в. Род *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*) в СССР // Бот. журн. Т.68. № 7. С.889–895.
- Аверьянов Л.В. 1983г. Новые виды рода *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*) из Средней Азии и с Кавказа // Бот. журн. Т.68. № 4. С.534–539.
- Аверьянов Л.В. 1985. Числа хромосом представителей сем. *Orchidaceae* с Кавказа // Бот. журн. Т.70. № 7. С.999–1000.
- Аверьянов Л.В. 1988–1991. Конспект рода *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski // Нов. сист. высш. раст. 1988. Т.25. С.48–67; 1989. Т.26. С.47–56; 1990. Т.27. С.32–62; 1991а. Т.28. С.35–50; 1991б. Т.28. С.33–42.
- Аверьянов Л.В. 1991в. Происхождение и некоторые особенности эволюции, биологии и экологии орхидных (*Orchidaceae*) // Бот. журн. Т.76. № 10. С.1345–1359.
- Аверьянов Л.В. 1994. Обзор видов семейства *Orchidaceae* флоры Кавказа // Бот. журн. Т.79. № 10. С.108–127.
- Аверьянов Л.В. 1998а. Род *Spiranthes* (*Orchidaceae*) на территории России // Бот. журн. Т.83. № 10. С.104–110.
- Аверьянов Л.В. 1998б. Гибридные комплексы венериных башмачков (*Cypripedium*, *Orchidaceae*) на территории России // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков. Тез. докл. II(X) съезда РБО. 16–18 мая 1998. СПб. Т.2. С.158.
- Аверьянов Л.В. 1999. Род башмачок – *Cypripedium* (*Orchidaceae*) на территории России // Turczaninowia. № 2. С.5–40.
- Аверьянов Л.В. 2000. Орхидные (*Orchidaceae*) Средней России // Turczaninowia. № 1. С.30–53.

- Аверьянов Л.В. 2006а. Семейство *Orchidaceae* // П.Ф. Маевский. Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.162–174.
- Аверьянов Л.В. 2006б. Семейство *Orchidaceae* // Конспект флоры Кавказа. СПб.: Изд-во СПб. ун-та. Т.2. С.84–101.
- Алексеев Ю.Е., Баландин С.А., Вахрамеева М.Г. 2003. Растения тундры. М.: Классик стиль. 207 с.
- Алехин А.А. 1990. Дремлик болотный в условиях культуры // Охрана, обогащение, воспроизводство и использование растительных ресурсов. Ставрополь. С.302–303.
- Алехин А.А. 1992. Предварительные итоги интродукции орхидных флоры СССР в Ботаническом саду Харьковского университета // Вестн. Харьковск. ун-та. № 364. С.63–66.
- Алехин А.А. 1993. Особенности онтогенеза *Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich. (*Orchidaceae*) // Изучение онтогенеза видов природных флор в ботанических учреждениях Евразии. Киев. С.4–5.
- Алехин А.А. 1995. Особенности онтогенеза любки зеленоцветной *in situ* и *ex situ* // Изучение онтогенеза видов природных флор в ботанических учреждениях Евразии. Киев. С.7–8.
- Альбоха О.О., Алембец Т.М., Жук О.О., Загульскій М.М., Ковпак О.М., Хміль Т.С. 1999. Деякі особливості репродуктивної біології видів родів *Dactylorhiza*, *Gymnadenia* і *Traunsteinera* (*Orchidaceae*) на заході України // Т.М. Черевченко (ред.). Охорона і культивування орхідей. Київ. С.23–24.
- Амельченко В.П., Игнатенко Н.А., Агафонова Г.И. 1986а. Башмачок пятнистый – *Cypripedium guttatum* Sw. // К.А. Соболевская (ред.). Биологические особенности растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск. С.27–33.
- Амельченко В.П., Игнатенко Н.А., Агафонова Г.И., Полинцева Н.А., Утемова Л.Д. 1986б. Башмачок настоящий – *Cypripedium calceolus* L. // К.А. Соболевская (ред.). Биологические особенности растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск. С.18–27.
- Андреев Г.Н. 1983. Из опыта первичной интродукции орхидных природной флоры СССР на Кольский Север // А.М. Гродзинский (ред.). Охрана и культивирование орхидей. Киев. С.43–45.
- Андриевская Е.А. 2006. Разнообразие местообитаний *Calypso bulbosa* и *Platanthera bifolia* (*Orchidaceae*) в восточном Забайкалье // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Матер. 2-й Всеросс. науч. конф. С.233–234.
- Андропова Е.В. 1988. Эмбриогенез и постсеменное развитие орхидных (на примере *Dactylorhiza baltica*, *D. incarnata*, *Thunia marshalliana*, *Bletilla striata*). Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Л.: Бот. ин-т АН СССР. 17 с.
- Андропова Е.В. 1997. Эмбриогенез орхидных // Т.Б. Батыгина (ред.). Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб. Т.2. Семья. С.544–556.
- Андропова Е.В. 2003. Новые аспекты изучения семенного размножения северных видов орхидных // Биологический вестн. (Харьковск. ун-т). Т.7. № 1–2. С.67–69.
- Андропова Е.В. 2007. О биологическом разнообразии, семенном размножении *in vitro* и репатриации орхидных // Вестн. Тверск. ун-та. № 7(35). С.8–11.
- Андропова Е.В. 2008. Современные методы исследования и сохранения редких и исчезающих видов орхидных России // Биотехнология как инструмент сохранения биоразнообразия растит. мира: Матер. 2-й Всерос. науч.-практ. конф. Волгоград, 19–21 авг. Белгород. С.24–28.
- Андропова Е.В. 2011а. К вопросу о причинах формирования некачественных семян у некоторых орхидных умеренных широт // И.И. Шамров (ред.). Матер. 9-й Межд. науч. конф. «Охрана и культивирование орхидей», Санкт-Петербург, 26–30 сент. 2011 г. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.16–26.
- Андропова Е.В. 2011б. Летальные аномалии строения и развития зародыша у *Dactylorhiza fuchsii* (*Orchidaceae*) // Бот. журн. Т.96. № 7. С.858–863.
- Андропова Е.В., Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. 2000. Протокорм // Т.Б. Батыгина (ред.). Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб. Т.3. Системы репродукции. С.329–334.

- Андропова Е.В., Евдокимова Е.Е. 1999. Семена и проблемы репродукции видов и гибридная форма *Cypripedium* (*C. macranthos* Sw., *C. x ventricosum* Sw., *C. calceolus* L., *C. guttatum* Sw., *C. shanxiense* S.F. Chen) // Т.М. Черевченко (ред.). Охорона і культивування орхідей. Київ. С.24–25.
- Андропова Е.В., Золотухина Н.О., Батыгина Т.Б. 1999. Репродуктивная биология и биотехнологические методы размножения некоторых орхидных // Т.М.Черевченко (ред.). Охорона і культивування орхідей. Київ. С.26–27.
- Андропова Е.В., Ивасенко Ж.В. 2007. Выживаемость растений *Dactylorhiza maculata* s.l. (*Orchidaceae*) после высадки из культуры in vitro в природные условия // Вестн. Тверск. ун-та. № 7(35). С.11–16.
- Андропова Е.В., Ивасенко Ж.В., Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И. 2011. Опыт пересадки *Dactylorhiza maculata* s.l., полученной в культуре in vitro, в природные условия // Тр. Звенигородск. биостанции. Т.5. С.97–107.
- Андропова Е.В., Куликов П.В., Филиппов Е.Г., Васильева В.Е., Батыгина Т.Б. 2000. Проблемы и перспективы семенного размножения in vitro орхидных умеренной зоны // Т.Б. Батыгина (ред.). Эмбриология. Терминология и концепции. СПб. Т.3. Системы репродукции. С.513–524.
- Андропова Е.В., Филиппов Е.Г., Мельникова А.Б., Аверьянов Л.В. 2007. Морфологический анализ и соотношение типичных и уклоняющихся форм в популяциях *Cypripedium calceolus* на юге Хабаровского и Приморского краев // Вестн. Тверск. ун-та. № 7(35). С.17–19.
- Андропова Е.В., Филиппов Е.Г. 2007. Морфологические особенности цветка у самоопыляющихся растений *Cypripedium calceolus* и *C. shanxiense* (*Orchidaceae*) // Бот. журн. Т.92. № 3. С.360–364.
- Андропова Е.В., Филиппов Е.Г., Мельникова А.Б. 2009. Об особой генетической структуре фрагментов популяции *Cypripedium calceolus* L. в Хабаровском и Приморском краях // Сб. тр. региональной науч.-практ. конф. «Амурские заповедники», посвященной 45-летию образования гос. природ. запов. «Комсомольский», «Большехехцирский», «Хинганский», «Зейский». Комсомольск-на-Амуре. 7–9 окт. 2008. Хабаровск. С.122–126.
- Антонова В.И., Паланов А.В. 2005. Мониторинг популяций некоторых видов орхидных в национальном парке «Русский Север» // Многолетняя динамика популяций животных и растений на ООПТ и сопредельных территориях по материалам стационарных и тематических наблюдений: Материалы юбил. науч. конф., посвящ. 60-летию Дарвин. гос. природ. биосфер. заповедника. Череповец: «Порт-Апрель». 2005. С. 10–13.
- Антипова Е.М. 2007. О видах гнездовки (*Neottia Guett.*, *Orchidaceae*) во флоре северных лесостепей средней Сибири // Современ. проблемы науки и образования. № 5. С.7–12
- Афанасьева Е.А. 2007. Состояние ценопопуляций на юго-западе Якутии // Вестн. Тверск. ун-та. № 7(35). С.19–23.
- Ашуркова Л.Д. 2011. Семейство *Orchidaceae* на территории НП «Куршская коса»: условия местообитания и состояние популяций // И.И. Шамров (ред.). Матер. 9-й Межд. науч. конф. «Охрана и культивирование орхидей», Санкт-Петербург, 26–30 сент. 2011 г. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.38–42.
- Ахундов Г.Ф., Исаев Д.М., Прилипка Л.И., Рзазаде Р.Д. 1952. Семейство *Orchidaceae* // Флора Азербайджана. Баку. С.240–241.
- Байкалова А.С. 1994. *Epipogium aphyllum* and *Pulmonaria obscura* в Юганском заповеднике // Растения Красной книги в заповедниках России. М.: ЦНИЛ МСХ РФ. С.155–156.
- Байкалова А., Онипченко В.Г. 1988. Микосимбиотрофия альпийских растений в Тебердинском заповеднике // Изучение растительных сообществ в заповедниках. М. С.93–107.
- Байрамов А.А., Гасымов Ш.Н. 1999. Орхидные Азербайджана // Т.М. Черевченко (ред.). Охорона і культивування орхідей. Київ. С.28–30.
- Балахонова Н.С., Карпухина Е.А. 2006. Состояние ценопопуляций дремлика широколистного *Epipactis helleborine* (L.) Crantz на юго-западе г. Москвы // Вестн. РУДН. Серия Экология и безопасная жизнедеятельность. № 1(13). С.41–46.

- Баранова О.Г. 2000. Новые и редкие растения Вятско-Камского междуречья // Бот. журн. Т.85. № 9. С.129–131.
- Баранова О.Г. 2006. Особенности распространения представителей сем. орхидных (*Orchidaceae* Juss.) в Удмуртской республике и их охрана // Вестн. Удмуртск. ун-та, Биология. № 10. С.3–10.
- Баранова О.Г., Копанева Г.А., Куваев В.Б., Мусаев И.Ф. 1983. Род *Orchis* L. // Ареалы лекарственных и родственных им растений СССР. Л.: ЛГУ. 208 с.
- Баркалов В.Ю. 1984. Новые и редкие растения Курильских островов // Бот. журн. Т.69. № 12. С.1685–1690.
- Баркалов В.Ю., Еременко Н.А. 2003. Флора природного заповедника «Курильский» и заказника «Малые Курилы» (Сахалинская область). Владивосток: Дальнаука. 285 с.
- Баталов А.Е. 2007. О гемипопуляциях у орхидных // Вестн. Тверск. ун-та. № 7(35). С.30–34.
- Баталов А.Е. 1998а. Биоморфология, экология популяций и вопросы охраны орхидей Архангельской области. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М.: МГПИ им. В.И. Ленина. 16 с.
- Баталов А.Е. 1998б. О структуре ценопопуляций видов рода дремлик на территории Архангельской области // Бюл. Бот. сада им. И.С. Косенко (Краснодар). № 7. С.8–10.
- Баталов А.Е. 1998в. Охраняемые орхидеи Архангельской области // Пробл. Ботаники на рубеже XX–XXI веков. Тез. докл. II(X) съезда РБО. 16–18 мая 1998. СПб. Т.2. С.240.
- Баталов А.Е. 2000. Состояние популяций *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (*Orchidaceae*) в различных фитоценозах // Т.Б. Батыгина (ред.). Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб. Т.3. Системы репродукции. С.524–532.
- Баталов А.Е. 2000. Структура побега и морфогенез калипсо луковичной в условиях Архангельской области // Морфофизиология специализированных побегов многолетних травянистых растений. Сыктывкар. С.34–36.
- Батыгина Т.Б. 1998. Некоторые аспекты системы репродукции у орхидных // Бюл. Бот. сада им. И.С. Косенко (Краснодар). № 7. С.4–8.
- Батыгина Т.Б. 1993. Эмбриоидогения – новая категория способов размножения цветковых растений // Проблемы репродуктивной биологии семенных растений. Тр. Бот. ин-та РАН. СПб. Т.8. С.15–25.
- Батыгина Т.Б., Андропова Е.В. 1988. Есть ли семядоля у орхидных? // Докл. АН СССР. Т.30. № 4. С.1017–1019.
- Батыгина Т.Б., Андропова Е.В., Куликов П.В., Филиппов Е.Г. 1988. Эмбриокультура как способ репатриации и реинтродукции редких видов растений (на примере орхидных) // Тез. докл. межд. конф. «Биология культивируемых клеток и биотехнология». Новосибирск. Ч.2. С.231.
- Батыгина Т.Б., Брагина Е.А. 2011. Теория репродукции и сохранение естественного генофонда орхидных с позиций систем надежности // И.И. Шамров (ред.). Матер. 9-й Межд. науч. конф. «Охрана и культивирование орхидей», Санкт-Петербург, 26–30 сент. 2011 г. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.55–62.
- Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. 1980. Система воспроизведения у орхидных // В.В. Роост (ред.). Охрана и культивирование орхидей. Таллинн. С.107–110.
- Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. 1983. Развитие зародыша и проростка у некоторых орхидных // А.М. Гродзинский (ред.). Охрана и культивирование орхидей. Киев. С.73–75.
- Бенгус Ю.В., Бенгус Л.М. 2011. Некоторые виды и природные гибриды рода *Orchis* из окрестностей г. Севастополь // И.И. Шамров (ред.). Матер. 9-й Межд. науч. конф. «Охрана и культивирование орхидей», Санкт-Петербург, 26–30 сент. 2011 г. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.62–65.
- Берзан А.П. 1994. Редкие виды сосудистых растений острова Кунашир // Растения Красных книг в заповедниках России. М.: ЦНИЛ МСХ РФ. С.130–143.
- Беркутенко А.Н., Юкава Т. 2001. *Liparis kumokiri* F. Maekawa (*Orchidaceae*) — новый вид для материковой части российского Дальнего Востока // Флора и климатические условия Северной Пацифики. Магадан: ИБПС ДВО РАН. С.136–138.

- Блинова И.В. 1995а. Эколого-биологические особенности некоторых представителей семейства *Orchidaceae* Мурманской области. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М.: МГУ. 24 с.
- Блинова 1995б. Модель побегообразования и механизмы роста ряда орхидных Мурманской области // Науч.-техн. бюл. ВИР. СПб. Вып.234. С.101–104.
- Блинова И.В. 1995в. О жизненной форме *Leucorchis albida* (L.) E. Meу // Актуальные вопросы экологической морфологии растений. М.: Прометей. С.31–34.
- Блинова И.В. 1996. Особенности морфологического строения и побегообразования ряда орхидных на северном пределе их распространения // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.101. Вып.5. С.69–80.
- Блинова И.В. 1998а. Особенности морфогенеза некоторых корнеклубневых орхидных (*Orchidaceae*) // Бот. журн. Т.83. № 12. С.83–91.
- Блинова И.В. 1998б. Особенности онтогенеза некоторых корнеклубневых орхидных (*Orchidaceae*) Крайнего Севера // Бот. журн. Т.83. № 1. С.85–89.
- Блинова И.В. 2000. Морфология побегов *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. на Крайнем Севере России // Морфофизиология специализированных побегов многолетних травянистых растений. Тез. докл. Всерос. совещ. Сыктывкар. С.42–43
- Блинова И.В. 2001. Онтогенетическая структура популяций некоторых орхидных на нарушенных местообитаниях в Мурманской области // Бот. журн. Т.86. № 6. С.101–113.
- Блинова И.В. 2003а. Материалы к биологии *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze (*Orchidaceae*) в Мурманской области (Россия) // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. Биол. Т.108. Вып.6. С.47–51.
- Блинова И.В. 2003б. Онтогенетическая структура и динамика популяций *Cypripedium calceolus* L. (*Orchidaceae*) в разных частях ареала // Бот. журн. Т.88. № 6. С.36–46.
- Блинова И.В. 2008. Особенности опыления орхидных в северных широтах // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. Биол. Т.113. Вып.1. С.39–47.
- Блинова И.В. 2009. Биология орхидных на северо-востоке Фенноскандии и стратегии их выживания на северной границе распространения. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. д. биол. н. М.: ГБС РАН. 44 с.
- Блинова И.В. 2011. Особенности сезонного развития орхидных за Полярным кругом // Бот. журн. Т.96. № 1. С.396–411.
- Блинова И.В., Куликов П.В. 2006. Характеристика онтогенеза *Calypso bulbosa* (*Orchidaceae*) // Бот. журн. Т.91. № 6. С.904–916.
- Блинова И.В., Похилько А.А. 2001. Памятник природы «Северные орхидеи» в Мурманской области // Ботанические сады России, история, место и роль в развитии современного общества. Соликамск. С.131–133.
- Блинова И.В., Похилько А.А., Андреева В.Н. 2002. О новом местонахождении *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze (*Orchidaceae*) в Мурманской области // Бот. журн. Т.87. № 1. С.112–114.
- Богомолова Т.И., Олесинова Н.Д., Чепурная А.А. 1999. Распространение и состояние популяций орхидных на территории национального природного парка «Русский Север» // Т.Б. Черевченко (ред.). Охорона і культивування орхідей. Київ, С.33–35.
- Бордзіловський Е.І. 1950. Родина зозуленцеві *Orchidaceae* Juss. // Флора УРСР. Київ. Т.3. 312–405с.
- Борисова И.В. 1991. О понятиях “биоморфа”, “экобиоморфа” и “архитектурная модель” // Бот. журн. Т.76. № 10. С.1360–1367.
- Босек П.З. 1985. О распространении видов семейства *Orchidaceae* в Брянской области // Бот. журн. Т.70. № 8. С.1097–1100.
- Боч М.С., Смагин В.А. 1993. Редкие ассоциации болот Северо-Запада России и принципы их охраны // Тр. Бот. ин-та РАН. СПб.: Гидрометеиздат. Вып.7. 225 с.
- Брагина Е.А. 1999. Морфогенез вегетативных пропагул у *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze (*Orchidaceae*) // Тр. 6-й Межд. конф. по морфологии растений памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. М.: МПГУ. С.42–43.

- Брагина Е.А. 2001. Репродуктивная биология живородящих растений (*Bryophyllum pinnatum* (Lam.) Oken, *B. daigremontianum* (Hamet et Perr.) Berger и *Hammarbya paludosa* (L.) Ktze.). Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. СПб.: Бот. ин-т РАН. 25 с.
- Брагина Е.А., Вахрамеева М.Г. 2008. Гаммарбия болотная // Биол. флора Московской области. Тула: «Гриф и К». Вып.16. С.26–42.
- Бубенец В.Н., Похилько А.А., Царева В.Т. 1993. Биологическая флора Мурманской области. Апатиты: ПАБСИ. 134 с.
- Быченко Т.М. 1992. Особенности биологии некоторых видов орхидных Южного Прибайкалья в связи с вопросами их охраны. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М.: МГУ. 20 с.
- Быченко Т.М. 1998. Устойчивость некоторых видов орхидных южного Прибайкалья к антропогенным факторам среды // Бюл. Бот. сада им. И.С. Косенко (Краснодар). № 7. С.32–34.
- Быченко Т.М. 1999. Эколого-фитоценогическая характеристика орхидных Южного Прибайкалья // Т.М. Черевченко (ред.). Охорона і культивування орхідей. Київ. С.38–40.
- Быченко Т.М. 2003. Онтогенетические состояния двух редких видов *Cypripedium macranthon* и *Calypso bulbosa* (Orchidaceae) в Прибайкалье // Бот. журн. Т.88. № 6. С.48–58.
- Вавриш П.Е., Собко В.Г. 1984. Редкая популяция на Волынской возвышенности // Укр. бот. журн. Т.41. № 2. С.86–89.
- Ваньков И.В. 1914. Заметки об *Orchis satyrioides* Stev. // Тр. Бот. сада Юрьевск. ун-та. Т.15. С.242–245.
- Варлыгина Т.И. 1995. Род Тайник // Биол. флора Моск. обл. М.: МГУ, «Аргус». Вып.10. С.52–63.
- Варлыгина Т.И.1998. Орхидные умеренной зоны в Ботаническом саду МГУ // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков. Тез. докл. П(Х) съезда РБО. СПб. Т.2. С.280.
- Варлыгина Т.И. 2008. Аннотированный список растений, включенных в приложения Бернской Конвенции и Директивы по охране природных местообитаний и дикой фауны и флоры // Информационно-аналитические материалы по состоянию охраны растений, животных и их местообитаний в странах Западной Европы и России (на примере Бернской Конвенции, Директивы по охране птиц и Директивы по охране природных местообитаний и дикой фауны и флоры). М. С. 91–96.
- Варлыгина Т.И., Вахрамеева М.Г. 1998. Дремлик широколистный на территории Москвы // Бюл. Бот. сада им. И.С. Косенко (Краснодар). № 7. С.35–38.
- Варлыгина Т.И., Голубева М.А., Сорокин А.И. 2011. Состояние популяций некоторых видов орхидных Сусанинского болота в Костромской области // И.И. Шамров (ред.). Матер. 9-й Межд. науч. конф. «Охрана и культивирование орхидей», Санкт-Петербург, 26–30 сент. 2011 г. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.80–85.
- Варлыгина Т.И., Маценко А.Е. 1987. Сравнительная характеристика двух ценопопуляций башмачка настоящего в Московской области // Л.Н. Андреев (ред.). Охрана и культивирование орхидей. М. С.24–25.
- Варлыгина Т.И., Переладова Т.П. 1996. Редкие виды растений острова Монерон (Сахалинская область) // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока. Чтения памяти Л.М. Черепнина. Тез. докл. 2-й Российской конф. Красноярск: КГПУ. С.114–116.
- Васильченко З.А. 1994. Сосудистые растения из Красных книг в заповеднике «Азас» // Растения красных книг в заповедниках России. С.122–124.
- Вахрамеева М.Г. 1998. Динамика популяций наземных орхидных в различных условиях местообитания // Бюл. Бот. сада им. И.С. Косенко (Краснодар). № 7. С.38–40.
- Вахрамеева М.Г. 2000. Род Пальчатокоренник // Биол. флора Московской обл. М.: «Гриф и К». Вып.14. С.55–86.
- Вахрамеева М.Г. 2006. Онтогенез и динамика популяций *Dactylorhiza fuchsii* (Orchidaceae) // Бот. журн. Т.91. № 11. С.1683–1695.
- Вахрамеева М.Г.2007. Жизнь популяций евразийских наземных орхидных // Вестн. Тверск. ун-та. № 7(35). С.75–81.

- Вахрамеева М.Г., Богомолова Т.И. 2001. Редкие виды растений Звенигородской биостанции // Тр. Звенигородск. биол. станции. М.: МГУ. Т.3. С.137–151.
- Вахрамеева М.Г., Блинова И.В., Богомолова Т.И., Жирнова Т.В. 2003. Пололепестник зеленый // Биол. флора Московской обл. М.: «Гриф и К». Вып.15. С.62–77.
- Вахрамеева М.Г., Быченко Т.М., Татаренко И.В., Экзерцева М.В. 1993а. Мякотница однолистная // Биол. флора Московской обл. М.: МГУ. Вып. 9(1). С.40–50.
- Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И. 1996. Вопросы устойчивости и охраны и популяций орхидных на территории Московской области // Вестн. Моск. ун-та. Сер.16. Биология. № 3. С.30–35.
- Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Баталов А.Е., Тимченко И.А., Богомолова Т.И. 1997. Род Дремлик // Биол. флора Московской обл. М.: Полиэкс. Вып.13. С.50–87.
- Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Галкина М.А. 2010. Многолетняя динамика ценопопуляций некоторых видов семейства орхидных (*Orchidaceae*) в Одинцовском районе Московской области // Л.П. Рысин (ред.). Восстановление и мониторинг природной флоры. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.92–114.
- Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Куликов П.В. 1996. Пыльцеголовник длиннолистный // Биол. флора Московской обл. М.: Аргус. Вып.12. С.48–59.
- Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.А., Татаренко И.В., Загульский М.Н., Литвинская С.А., Блинова И.В. 1997. Виды евразийских наземных орхидных в условиях антропогенного воздействия и некоторые проблемы их охраны // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.102. Вып.4. С.35–43.
- Вахрамеева М.Г., Виноградова И.О., Татаренко И.В., Цепляева О.В. 1993б. Кокушник комарниковый // Биол. флора Московской обл. М.: МГУ. Вып.9(1). С.1–64.
- Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В. 1975. Гудайера ползучая // Биол. флора Московской обл. М.: МГУ. Вып.2. С.5–10.
- Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В. 1980а. Динамика численности ценопопуляций трех видов из семейства орхидных // Вестн. Моск. ун-та. Биология. № 1. С.75–81.
- Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В. 1980б. Особенности онтогенеза и динамики численности ценопопуляций двух видов рода *Dactylorhiza* // В.В. Роост (ред.). Охрана и культивирование орхидей. Таллинн. С. 22–23.
- Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В. 1983а. Любка двулистная (*Platanthera bifolia* (L.) Rich.) // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М.: Изд-во МГУ. С.16–18.
- Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В. 1983б. Оценка критического состояния популяций редких и исчезающих видов растений (на примере семейства орхидных) // Охрана генофонда природной флоры. Новосибирск. С.24–28.
- Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В. 1987. Особенности онтогенеза и динамика популяций двух видов рода *Dactylorhiza* // Л.Н. Андреев (ред.). Охрана и культивирование орхидей. М. С.22–24.
- Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В. 1988. Некоторые особенности биологии и динамика численности ценопопуляций двух видов рода *Platanthera* // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.93. Вып.3. С.87–92.
- Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В., Никитина С.В. 1987. Особенности структуры ценопопуляций видов семейства орхидных // Популяционная экология растений. М. С.147–153.
- Вахрамеева М.Г., Денисова Л.Ю., Никитина С.В., Самсонов С.К. 1991. Орхидеи нашей страны. М.: Наука. 222 с.
- Вахрамеева М.Г., Жирнова Т.В. 2003. Неоттианте клобучковая // Биол. флора Московской области. М.: «Гриф и К». Вып.15. С.50–61.
- Вахрамеева М.Г., Жирнова Т.В. 2008. Ятрышник обожженный // Биол. флора Московской области. Тула: «Гриф и К». Вып.16. С.55–66.
- Вахрамеева М.Г., Жирнова Т.В., Мельникова А.Б. 2011. К вопросу о необходимости многолетнего мониторинга популяций редких видов орхидных на особо охраняемых территориях // И.И. Шамров (ред.). Матер. 9-й Межд. науч. конф. «Охрана и культивирование орхидей», Санкт-Петербург, 26–30 сент. 2011 г. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.96–100.

- Вахрамеева М.Г., Загульский М.Н. 1995а. Ятрышник шлемоносный // Биол. флора Московской обл. М.: МГУ, Аргус. Вып.10. С.64–74.
- Вахрамеева М.Г., Загульский М.Н. 1995б. Любка зеленоцветная // Биол. флора Московской обл. М.: МГУ, Аргус. Вып.11. С.117–131.
- Вахрамеева М.Г., Пушай Е.С., Варлыгина Т.И., Ключикова И.С. 2014 (в печати). Бровник одно- клубневый // Биол. флора Московский обл. М. Вып.17.
- Вахрамеева М.Г., Татаренко И.В., Быченко Т.М. 1994. Экологические характеристики некото- рых видов евразийских орхидных // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.99. Вып.4. С.75–82.
- Вахрамеева М.Г., Татаренко И.В., Варлыгина Т.И. 2004. Основные направления изучения дико- растущих орхидных (*Orchidaceae* Juss.) на территории России и сопредельных государств // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.109. Вып.2. С.37–56.
- Вахрамеева М.Г., Татаренко И.В., Жирнова Т.И., Варлыгина Т.И., Тимченко И.А. 2008. Гнездов- ка обыкновенная // Биол. флора Московской обл. Тула: «Гриф и К». Вып.16. С.43–54.
- Вахрамеева М.Г., Фардеева М.Б., Варлыгина Т.И., Хомутовский М.И. 2014 (в печати). Лосняк Лезеля // Биол. флора Московской обл. М. Вып.17.
- Вахрушева Л.П. 2002. Морфологические критерии возрастных групп *Comperia comperiana* (*Orchidaceae*) // Матер. 2-й Межд. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб. С.33.
- Вахрушева Л.П. 2007. Некоторые аспекты вариабельности возрастной структуры и ритмики сезонного развития ценопопуляций *Orchis militaris* L. в лугово-степных фитоценозах горного Крыма // Вестн. Тверск. ун-та. № 7(35). С.82–86.
- Вахрушева Л.П., Алексеев А.А. 1998. Межвидовая гибридизация в популяциях видов рода *Orchis* L. // Бюл. Бот. сада им. И.С. Косенко (Краснодар). №7. С.41–44.
- Верещагина В.А., Шибанова Н.Л. 1995. Репродуктивная биология орхидных Урала. Цветение и опыление *Calypso bulbosa* (L.) Oakes // Вестн. Пермск. ун-та. Биология. Вып.1. С.23–27.
- Верещагина В.А., Шибанова Н.Л. 1997. Некоторые особенности биологии размножения *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (*Orchidaceae*) // Проблемы региональных Красных книг. Пермь. С.125–127.
- Верхолат В.П. 1998. Орхидные зеленой зоны г. Владивостока и проблемы их охраны // Бюл. Бот. сада им. И.С. Косенко (Краснодар). № 7. С.44–47.
- Ветлина В. 1981. Ускользящие жемчужины / науч. ред. А. А. Добровольский. – М.: Мысль. 173 с.
- Ветлужских Н.В., Лашинский Н.Н. 2007. Редкие растения Кемеровской области на отвалах зо- лотодобычи // Ботанический журнал. Т. 92, № 11. С. 92–96.
- Вилева Н.А. 2007. *Dactylorhiza baltica* (Klinge) Orlova в национальном парке «Смоленское По- озерье» // Вестн. Тверск. ун-та. № 7(35). С.82–85.
- Виноградова Т.Н. 1996. Ранние стадии развития тайника сердцевидного в природных условиях // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.101. Вып.4. С.82–92.
- Виноградова Т.Н. 1998. Проблема выделения возрастных состояний у орхидных на примере калипсо луковичной (*Calypso bulbosa* (L.) Oakes // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.103. Вып.1. С.47–55.
- Виноградова Т.Н. 1999а. Морфология и биология некоторых бореальных орхидных (*Orchidaceae* Juss.) на ранних стадиях развития. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М.: МГУ. 24 с.
- Виноградова Т.Н. 1996. Два варианта развития ювенильных растений в естественной популя- ции *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó s.l. (*Orchidaceae*) // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.104. Вып.4. С.40–45.
- Виноградова Т.Н. 1999в. Ранние стадии развития *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. (*Orchidaceae*) в природных условиях // Бюл. ГБС. Вып.178. С.106–112.
- Виноградова Т.Н. 1999г. Цикл развития и динамика численности *Corallorhiza trifida* // Бюл. ГБС. Вып.177. С.73–81.
- Виноградова Т.Н. 2000а. О некоторых тенденциях в морфоэкологической эволюции наземных орхидных на ранних стадиях развития // Бюл. ГБС. Вып.179. С.77–85.

- Виноградова Т.Н. 2000б. Особенности пространственного распределения протокормов и ювенильных растений в природных популяциях орхидных // Бюл. ГБС. Вып.180. С.39–46.
- Виноградова Т.Н. 2007. К вопросу о ветвлении подземных кораллоподобных корневищ на примере *Calypso bulbosa* (L.) Oakes, *Corallorhiza trifida* Chatel. и *Epipogium aphyllum* (F.W. Schmidt) Sw. // Вестн. Тверск. ун-та. №7 (35). С.90–94.
- Виноградова Т.Н., Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И. 2014 (в печати). Ладьян трехлиственный // Биол. флора Московской обл. Вып.17.
- Виноградова Т.Н., Виноградов Г.М. 2007. Находки неоттианте клубочковой (*Neottianthe cucullata* (L.) Schlr., *Orchidaceae*) в нетипичных биотопах // Вестн. Тверск. ун-та. № 7(35). С.94–95.
- Виноградова Т.Н., Кожевникова А.Д. 1999. Развитие протокормов и ювенильных растений *Epipactis palustris* (L.) Crantz в естественных условиях //Т.М. Червченко (ред.). Охорона і культивування орхідей. Київ. С.42–44.
- Виноградова Т.Н., Пегова А.Н. 2003. Изучение семенной продуктивности и гетерогенности семян *Corallorhiza trifida* Chatel. (*Orchidaceae*) // Тр. Беломорской биол. станции им. Н.А. Перцева. М.: Т-во науч. изданий КМК. Т.9. С.36–40.
- Виноградова Т.Н., Пегова А.Н. 2007. Варьирование доли беззародышевых семян у некоторых бореальных орхидных на индивидуальных уровнях // Бот. журн. Т.92. № 10. С.1554–1568.
- Виноградова Т.Н., Филин В.Р. 1993. О жизненных формах, протокормах и корневищах *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (*Orchidaceae*) // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.98. Вып.2. С.61–73.
- Воробьев Д.П., Ворошилов В.Н., Гурзенков Н.Н., Доронина Ю.А., Егорова Е.М., Нечаева Т.И., Пробатова Н.С., Толмачев А.И., Черняева А.М. 1974. Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. Л.: Наука. 372 с.
- Воробьева Е.Г., Москвичева Л.А., Торопова Г.Л. 1994. Калипсо луковичная (*Calypso bulbosa* (L.) Oakes на островах Кандалакшского заповедника // Растения Красных книг в заповедниках России. М.: ЦНИЛ МСХ РФ. С.49–56.
- Воронина Е.Ю. 2007. Микориза в наземных экосистемах: экологические, физиологические и молекулярно-генетические аспекты микоризных симбионтов // Микология сегодня. Т.1. С.142–222.
- Воронов Ю.Н. 1909. О трех новых для флоры Кавказа орхидеях // Изв. Кавказск. Музея. Тифлис. Т.4. С.1–5.
- Ворошилов В.Н. 1982. Определитель растений Советского Дальнего Востока. М.: Наука. 672 с.
- Ворошилов В.Н. 1985. Список сосудистых растений Советского Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. М. С.139–200.
- Вриц Д.Л. 1983. Размножение видов рода *Cypripedium* L. на юге Приморского края // А.М. Гродзинский (ред.). Охрана и культивирование орхидей. Киев. С.38–41.
- Вриц Д.Л. 1987. Динамика популяций видов *Cypripedium* L. // Л.Н. Андреев (ред.). Охрана и культивирование орхидей. М. С.47–48.
- Вульф Е.А. 1930. Сем. *Orchidaceae* // Флора Крыма. Т.3. С.77–127.
- Высоцкий Г.Н. 1915. Ергеня. Культурно-фитологический очерк // Тр. Бюро по прикл. ботан. Т.8. № 10–11. 331 с.
- Вышин И.Б. 1996. Сем. *Orchidaceae* // Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. Л.: Наука. Т.8. С.301–339.
- Гапоненко Н.Б. 1991. Эколого-ценотические условия произрастания ятрышника пурпурного (*Orchis purpurea* Huds.) // Интродукция и акклиматизация растений. Киев. Вып.15. С.79–83.
- Гаркави Э.А. 1924. *Ophrys muscifera* Huds. в Ярославской губернии // Бот. материалы Гербария. Т.5. С.88.
- Гатцук Л.Е. 1974. Гемаксилярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.79. Вып.1. С.100–113.
- Генофонд растений Красной книги Российской Федерации, сохраняемый в коллекциях ботанических садов и дендрариев // отв. редактор А.С. Демидов. - ФГБУ науки ГБС РАН.– М.: Товарищество научных изданий КМК. 2012.–220 с.

- Герасимова О.В., Ляшенко И.И. 2007. Динамика популяции, развитие и воспроизводство венерина башмачка (*Cypripedium calceolus* L.) в Клязьминском береговом ботаническом заказнике // Вестн. Тверск. ун-та. № 7(35). С.112–116.
- Герасимович Л.В. 2012. Орхидные (*Orchidaceae*) Горного Алтая. Новосибирск. 110 с.
- Голицын С.В. 1964. Сем. Орхидные (*Orchidaceae*) // П.Ф. Маевский. Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд. Л. С.673–684.
- Голубев В.Н. 1984. Биологическая флора Крыма. Ялта. Деп. ВИНТИ 5770-В84. 215 с.
- Голубев В.Н. 1996. Биологическая флора Крыма. Ялта. 87 с.
- Голубева М.А., Сорокин А.И., Варлыгина Т.И. 2007. Популяции орхидных Уткинского болота в Ивановской области // Вестн. Тверск. ун-та. № 7(35). С.120–123.
- Голяков П.В. 1994. Сосудистые растения из Красных книг в Олекминском заповеднике // Растения Красных книг в заповедниках России. М.: ЦНИЛ МСХ РФ. С.124–125.
- Горнов А.В. 2008. Состояние ценопопуляций *Dactylorhiza longifolia* (*Orchidaceae*) в Нерусско-Деснянском Полесье (Брянская область) // Бот. журн. Т.93. № 3. С.81–92.
- Григорьев Ю.С., Овчинников П.Н. 1963. Сем. *Orchidaceae* // Флора Таджикистана. Т.2. С.397–413.
- Гроссгейм А.А. 1940. Сем. *Orchidaceae* // Флора Кавказа. Баку. Т.2. 284 с.
- Гроссгейм А.А. 1949. Определитель растений Кавказа. М. 747 с.
- Губанов И.А. 1996. Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения). М. 136 с.
- Дарвин Ч. 1928. Приспособления орхидных к оплодотворению насекомыми // Полное собрание соч. Ч. Дарвина. М.-Л. Т.4. Кн.1. С.1–182.
- Дарвин Ч. 1950. Опыление орхидей насекомыми // Ч. Дарвин. Сочинения. М.-Л.: АН СССР. Т.6. 696 с.
- Дарман Г.Ф. 2009. Пальчатокоренник солончаковый // Красная книга Амурской области. Благовещенск: БПУ. С.265–266.
- Дементьева С.М. 1990. К экологии и биологии видов рода дремлик // Докл. МОИП. Зоология и ботаника. С.69.
- Демина О.Н. 2007. Орхидеи Ростовской области // Вестн. Тверск. ун-та. № 7(35). С.134–136.
- Денисова Л.В., Вахрамеева М.Г. 1978. Род Башмачок (Венерин башмачок) // Биол. флора Московской обл. М.: МГУ. Вып.4. С.62–70.
- Дидух Я.П. 1980. Вопросы фитоценотической активности видов орхидных Горного Крыма в связи с проблемой их охраны // В.В. Роост (ред.). Охрана и культивирование орхидей. Таллинн. С.49–53.
- Дорофеева И.В., Григорьева О.В., Шаульская Н.А. 1987. Орхидные Сихотэ-Алинского заповедника (размножение, экология, состав популяций) // Л.Н. Андреев (ред.). Охрана и культивирование орхидей. М. С.50–51.
- Дударь Ю.А. 1967. Морфогенез *Orchis tridentata* Scop. в условиях культуры // Бюл. ГБС. Вып.64. С.55–58.
- Ефимов П.Г. 2004. Род *Epipactis* Zinn (*Orchidaceae*) на территории России // Turczaninowia. Вып.3. С.8–42.
- Ефимов П.Г. 2006. Род *Platanthera* (*Orchidaceae*) во флоре России. 1. Виды подсекции *Platanthera* секции *Platanthera* // Бот. журн. Т.91. № 4. С.1713–1731.
- Ефимов П.Г. 2007а. Род *Platanthera* (*Orchidaceae*) во флоре России. 2. Виды из родства *P. mandarinorum*, *P. oligantha* и *P. sachalinensis* // Бот. журн. Т.92. № 3. С.402–419.
- Ефимов П.Г. 2007б. Роды *Tulotis* и *Limnorchis* (*Orchidaceae*) во флоре России // Бот. журн. Т.92. № 9. С.1443–1461.
- Ефимов П.Г. 2007в. Род *Platanthera* Rich. (*Orchidaceae* Juss.) и близкие роды во флоре России. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. СПб.: Бот. ин-т РАН. 22 с.
- Ефимов П.Г. 2008. Определение границ рода *Platanthera* (*Orchidaceae* – *Orchidinae*) и близких родов // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: матер. все-росс. конф. Ч.3. Петрозаводск. С.95–98.

- Ефимов П.Г. 2010. Род *Liparis* (*Orchidaceae*) на территории России // Бот. журн. Т.95. № 10. С.1458–1480.
- Ефимов П.Г. 2011а. Орхидные северо-запада Европейской России (Ленинградская, Псковская, Новгородская области). М.: Т-во науч. изданий КМК. 211 с.
- Ефимов П.Г. 2011б. Таксономия и систематика орхидных России // И.И. Шамров (ред.). Матер. 9-й Межд. науч. конф. «Охрана и культивирование орхидей», Санкт-Петербург, 26–30 сент. 2011 г. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.158–165.
- Ефимов П.Г. 2012. Исследования генетического полиморфизма *Dactylorhiza baltica*, *D. fuchsii* и *D. incarnata* (*Orchidaceae*) из северо-запада Европейской части России методом ISSR // Бот. журн. Т.97. № 6. С.751–760.
- Ефремов А.П., Антосяк В.М. 1990. Редкие растения Карпатского заповедника. Деп. ВИНТИ. 2791-В. 49 с.
- Железная Е.А. 2002. Структура ценопопуляций орхидных заказника «Журавлиная родина» // Сб. науч. тр. Гос. Музея им. К.А. Тимирязева. С.213–218.
- Железная Е.А. 2007. Влияние зарастания заболоченного луга на состояние ценопопуляций *Dactylorhiza incarnata* (L.) Соb в Рязанской области // Сб. науч. тр. Гос. Музея им. К.А. Тимирязева. Вып.3. С.118–124.
- Железная Е.Л. 2008. Особенности биологии некоторых видов орхидных в разных типах фитоценозов (на примере Московской и Брянской областей) // Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М.: МПГУ. 20 с.
- Железная Е.Л. 2009а. Изменение структуры популяции *Dactylorhiza incarnata* (L.) Соb в процессе зарастания лугово-болотного комплекса в Московской области // Экология. № 1. С.44–48.
- Железная Е.Л. 2009б. Особенности онтогенеза *Cypripedium calceolus* L. в хвойных лесах Московской области // Тр. 8-й межд. конф. по морфологии растений, посвящ. памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. М. Т.1. С.177–182.
- Железная Е.Л. 2011. Особенности структуры популяций *Cypripedium calceolus* L. в разных фитоценозах и частях ареала // И.И. Шамров (ред.). Матер. 9-й Межд. науч. конф. «Охрана и культивирование орхидей», Санкт-Петербург, 26–30 сент. 2011 г. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.170–176.
- Жирнова Т.В. 1994. Обзор видов растений Красных книг СССР и РСФСР в Башкирском заповеднике // Растения Красных книг в заповедниках России. Сб. науч. тр. ЦНИЛ. М. С.57–76.
- Жирнова Т.В. 1998. Любка двулистная в Башкирском заповеднике // Бюл. Бот. сада им. И.С. Косенко (Краснодар). № 7. С.59–62.
- Жирнова Т.В. 1999а. Башмачок пятнистый в Башкирском заповеднике (Южный Урал) // Т.М. Черевченко (ред.). Охорона і культивування орхідей. Київ. С.52–54.
- Жирнова Т.В. 1999б. Орхидные Башкирского заповедника // Изучение природы в заповедниках Башкортостана. Вып.1. С.141–160.
- Жирнова Т.В. 2003. *Cephalanthera rubra* в Башкирском заповеднике // Охрана и культивирование орхидей. Харьков. С.26–28.
- Жирнова Т.В. 2011. Особенности биологии *Epipactis atrorubens* в Башкирском заповеднике (Южный Урал) // И.И. Шамров (ред.). Матер. 9-й Межд. науч. конф. «Охрана и культивирование орхидей», Санкт-Петербург, 26–30 сент. 2011 г. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.177–181.
- Жирнова Т.В., Гайсина Р.К. 2005. Эколого-биологические особенности *Neottia nidus-avis* (*Orchidaceae*) в Башкирском заповеднике // Вклад особо охраняемых территорий в экологическую устойчивость региона. Уфа. С.71–74.
- Жирнова Т.В., Тляубаева Р.К. 2012. Некоторые особенности биологии *Calypso bulbosa* (*Orchidaceae*) в Башкирском заповеднике // Вопр. изучения биол. разнообразия и геологические памятники природы охраняемых природных территорий Южного Урала. Уфа. Сб. науч. тр. Вып.6. С.64–77.
- Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. 2005. Биоморфология растений. М.: «Гриф и К». 254с.

- Заверуха Б.В., Андриенко Т.Л., Протопопова В.В. 1983. Охраняемые растения Украины. Киев: Наук. думка. 175 с.
- Загульский М.Н. 1989. Некоторые особенности репродуктивной биологии орхидных в западных регионах Украины // Теоретическая и прикладная карпология. Тез докл. Всесоюзн. конф. Кишинев. С.179–180.
- Загульский М.Н. 1990а. Популяции *Cypripedium calceolus* L. в резерватах Гологор и Вороняк (Волино-Подолье, УССР) // Ресурсы живой природы, их использование и охрана. Докл. МОИП. Зоология и Ботаника. М. С. 87–90.
- Загульский М.Н. 1990б. Состояние популяций орхидных крупного города (на примере г. Львова) // Актуальн. вопросы ботаники и экологии. Каменец-Подольский. С.10–11.
- Загульський М.М. 1990в. Місцезростання орхідних у Вороняках (Волино-Поділля УРСР) // Укр. бот. журн. Т.47. № 3. С.60–93.
- Загульський М.М. 1994. Хорологія, структура популяцій та охорона орхідних (*Orchidaceae* Juss.) західних регіонів України. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд.биол. н. Київ. ЦРБС НАН України. 26 с.
- Загульський М.М. 1999. Зміни позицій орхідних (*Orchidaceae* Juss.) за останні 200 років на заході України і їх охорона // Т.М. Черевченко (ред.). Охорона і культивування орхідей. Київ. С.54–56.
- Загульський М.М. 2003. Поширення та охорона *Dactylorhiza sambucina* (L.) Soó (*Orchidaceae*) в Україні // Вісник Львів. ун-ту. Серія біологічна. Вип.27. С.70–77.
- Загульський М.Н., Басамак Г.М., Бушко Г.М., Р.М.Бушко. 1998. Экология и биология *Dactylorhiza sambucina* (L.)Soó в Украинских Карпатах. // Онтогенез растений в природных и нарушенных местообитаниях. Львов. С. 25–27.
- Загульський М.М., Жук О.О. 1994. Особливості онтогенезу і стан ценопопуляцій *Traunsteinera globosa* (L.) Reichenb. (*Orchidaceae*) у західних регіонах України // Вивчення онтогенезу рослин природних та культурних флор у ботанічних закладах Євразії. Київ – Львів. С.56–58.
- Захарченко Ю.В. 1992. Фенология орхидных в условиях карстового рельефа // Охрана и изучение редких видов в заповедниках. М.: ЦНИЛ МСХ РФ. С.63–70.
- Зденек Е. 2006. Орхидеи. Иллюстрированная энциклопедия. М.: Лабиринт-Пресс. 304 с.
- Зернов А.С. 1998. Семейство *Orchidaceae* в Северо-Западном Закавказье // Бюл. Бот. сада им. И.С. Косенко (Краснодар). № 7. С.62–68.
- Зернов А.С. 2000. Растения Северо-Западного Закавказья. М.: МПГУ. 130 с.
- Зернов А.С. 2002. Определитель сосудистых растений севера Российского Причерноморья. М.: Т-во науч. изданий КМК. 283 с.
- Зернов А.С. 2010. Растения Российского Западного Кавказа. Полевой атлас. М.: Т-во науч. изданий КМК. 448 с.
- Золотухина Н.О. 2000. Репродуктивная биология некоторых видов орхидных (*Dactylorhiza incarnata*, *Listera ovata*, *Epipactis atrorubens*, *Cypripedium calceolus*). Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. СПб.: Бот. ин-т РАН. 20 с.
- Иванов А.Л., Ковалева О.А. 2005. Орхидеи Северного Кавказа. Ставрополь: Изд-во Ставропольск. гос. ун-та. 122 с.
- Иванов С.П., Холодов В.В. 2002. Антэкология опыления орхидеи *Orchis picta* (*Orchidaceae*) в Крыму // Тр. 2-й межд. конф. по анатомии и морфологии растений СПб. С.147–148.
- Иванова Е.В. 1987. Сем. *Orchidaceae* // Флора Сибири. Новосибирск: Наука. С.125–147.
- Ивасенко Ж.В., Андронина Е.В. 2011. Особенности развития особей *Dactylorhiza maculata* s.l. (*Orchidaceae*) после их высадки из культуры in vitro в природные условия // И.И. Шамров (ред.). Матер. 9-й Межд. науч. конф. «Охрана и культивирование орхидей», Санкт-Петербург, 26–30 сент. 2011 г. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.194–204.
- Илларионова Н.С., Гусева Е.А. 1998. Орхидные Центрального лесного государственного биосферного заповедника // Бюл. Бот. сада им. И.С. Косенко (Краснодар). № 7. С.69–71.

- Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М., Жирнова Т.В. 2005. Стратегии жизни ценопопуляции *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. на территории Башкирского государственного заповедника // Вестн. Нижегородск. ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. Вып.1(9). С.85–98.
- Ишмуратова М.М., Суюндуков И.В., Жирнова Т.В., Магафуров А.М. 2002. Антэкология и консорты *Cypripedium calceolus* L. // Итоги биол. исследований Башкирского гос. ун-та. Уфа. С.120–121.
- Камелин Р.В., Губанов И.А., Буданцев А.Л., Ганболд Е., Дарижмаа Ш. 1991. Новые виды во флоре Монгольской республики // Бот. журн. Т.76. № 4. С.28–37.
- Каталог цветочно-декоративных травянистых растений ботанических садов СНГ и стран Балтии. 1997. / Совет ботанических садов России. Центральный ботанический сад АН Беларуси. Минск: Изд-во Э.С. Гальперин. 476 с.
- Кириллова И.А. 2010. Орхидные Печоро-Илычского заповедника (Северный Урал). Сыктывкар. 144 с.
- Кириллова И.А. 2011. Некоторые характеристики семян орхидных, произрастающих на северной границе распространения (Республика Коми) // И.И. Шамров (ред.). Матер. 9-й Межд. науч. конф. «Охрана и культивирование орхидей», Санкт-Петербург, 26–30 сент. 2011 г. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.210–214.
- Киртока В.А. 1998. Охрана луговых орхидных в республике Молдова // Бюл. Бот. сада им. И.С. Косенко.(Краснодар). № 7. С.63–64.
- Киселева Т.Г., Тимонин А.К. 2001.Эффективность опыления *Orchis militaris* в юго-восточной Мордовии // Бот. журн. Т.86. № 4. С.72–74.
- Клер О.Е. 1873. Материалы к флоре Урала. 1. Гербарий и каталог флоры Златоуста Ю.К. Нестеровского // Тр. Зап.-Уральск. о-ва любит. естествозн. Т.1. № 1. С.63–88.
- Клиноква Г.Ю., Варлыгина Т.И. 2007. Структура популяций видов рода *Orchis* в Волгоградской и Ростовской областях // Вестн. Тверск. ун-та. № 7(35). С.179–183.
- Клюйкова И.С. 2007. Орхидные природной флоры в коллекции Ботанического сада Тверского государственного университета // Вестн. Тверск. ун-та. № 7(35). С.183–187
- Клюйкова И.С. 2011. Культивирование орхидных умеренной зоны в условиях ботанического сада Тверского Г.У. // И.И. Шамров (ред.). Матер. 9-й Межд. науч. конф. «Охрана и культивирование орхидей», Санкт-Петербург, 26–30 сент. 2011 г. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.215–219.
- Князев М.С., Князева О.И. 1988. Особенности развития и методы интродукции *Neottia-nidus-avis* на Урале // Интродукция, акклиматизация, охрана и использование растений. Куйбышев. С.80–83.
- Князева О.И. 1986. Интродукция видов сем. *Orchidaceae* Уральской флоры и перспективы использования их для озеленения // С.А. Мамаев (ред.). Новые декоративные растения в культуре на Среднем Урале. Свердловск. С.31–38.
- Колаковский А.А. 1986. Флора Абхазии. Тбилиси: Мецниереба. Т.4. 362 с.
- Коломейцева Г.Л. 2003а. Структурные единицы роста орхидных // 11-е Межд. совещ. по филогении растений. М.: МГУ. С.50–52.
- Коломейцева Г.Л. 2003б. Морфологические типы орхидных // Бюл. ГБС РАН. Вып.185. С.112–137.
- Коломейцева Г.Л. 2005. Архитектурная модель с чередующимися детерминированными и недетерминированными побегами (подсемейство *Epidendroideae*, *Orchidaceae*) // Бюл. ГБС РАН. С.151–187.
- Коломейцева Г.Л., Антипина В.А., Широков А.И., Хомутовский М.И., Бабоша А.В., Рябченко А.С. 2012. Семена орхидей: развитие, структура, прорастание. М.: Геос. 352 с.
- Кондо К., Татаренко И.В. 2003. Биоморфологические особенности *Dactylosteinia ringens* (*Orchidaceae*) // Бот. журн. Т.88. № 4. С.62– 67.
- Коновалова Т.Ю., Шевырева Н.А. 2007. Интродукция и асимбиотическое размножение in vitro кремастры изменчивой (*Cremastra variabilis*) и ореорхиса раскидистого (*Oreorchis patens*) // Вестн. Тверск. ун-та. № 7(35). С.203–206.

- Коновалова Т.Ю., Шевырева Н.А. 2011. Опыт интродукции и размножения орхидей открытого грунта в Подмоскowie // И.И. Шамров (ред.). Матер. 9-й Межд. науч. конф. «Охрана и культивирование орхидей», Санкт-Петербург, 26–30 сент. 2011 г. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.235–240.
- Конспект флоры Азиатской России. 2012. Новосибирск: Сиб. отд. РАН. 631с.
- Конспект флоры Кавказа. Сем. Orchidaceae. 2006. Т.2. Спб. СПГУ. С. 84-101.
- Корженевский В.В., Иванов С.П., Фатерыга А.В., Квитницкая А.А. 2011. Виды рода *Cephalanthera* во флоре Крыма и их антропоэкологические особенности // И.И. Шамров (ред.). Матер. 9-й Межд. науч. конф. «Охрана и культивирование орхидей», Санкт-Петербург, 26–30 сент. 2011 г. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.204–209.
- Косых В.М., Голубев В.Н. 1983. Современное состояние популяций редких, исчезающих и эндемичных растений в горах Крыма. Ялта. 119 с.
- Котов М.И., Протопопова В.В. 1961. Знахідка кримської орхідеї – ремнелепестника козлиного на Кавказі // Укр. бот. журн. Т.27. №2. С.77–82.
- Красная книга Алтайского края. 2006. Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, изд.2., т.1. С. 261.
- Красная книга Амурской области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов: официальное издание. 2009. Благовещенск: Изд-во БГПУ. 446 с.
- Красная книга Архангельской области. 2008. / А.П. Новоселов (отв. ред.). Архангельск: Ком. по экологии Арханг. обл. 351 с.
- Красная книга Белгородской области. 2004. Редкие и исчезающие растения, грибы, лишайники и животные. Официальное издание // Общ. науч. ред. А.В. Присный. Белгород. 532.
- Красная книга Брянской области. Растения. Грибы. 2004. Брянск: ЗАО Изд-во Читай-город. 272 с.
- Красная книга Владимирской области. 2010. Владимир: Транзит-ИКС. 400 с.
- Красная книга Воронежской области. Т.1. Растения. Лишайники. Грибы 2011. / В.А. Агафонов (науч. ред.). Воронеж: МОДЭК. 472 с.
- Красная книга Вологодской области. Т.2. Растения и грибы. 2004. / Г.Ю. Конечная, Т.А. Сулова (отв. ред.). Вологда: ВГПУ, изд-во «Русь». 360 с.
- Красная книга Волгоградской области 2006. Т.2. Растения и грибы. Волгоград: Волгоград. 236с.
- Красная книга Еврейской автономной области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. 2006. // Т.А. Рубцова (отв. ред.). Новосибирск: Изд-во «АРТА». 247с.
- Красная книга Ивановской области. Т.2: Растения и грибы. 2010. // В.А. Исаев (ред.). Иваново: ИПК «ПресСто». 192с.
- Красная книга Иркутской области. 2010. Иркутск: ООО Изд-во «Время странствий». 480 с.
- Красная книга Кабардино-Балкарской Республики. Редкие, находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. 2000. // И.В. Иванов (отв. ред.). Нальчик: Эль-Фа. 308 с.
- Красная книга Калининградской области. 2010. // В.П. Дедкова, Г.В. Гришанова (ред.). Калининград: Изд-во РГУ им. И. Канта. 333 с.
- Красная книга Калужской области. 2006. Калуга: Золотая Аллея. 608 с.
- Красная книга Камчатки. Т.2. Растения, грибы, термофильные микроорганизмы. 2007. // О.А. Черныгина (ред.). Петропавловск-Камчатский: Камч. печ. двор. Книжное издательство. 341 с.
- Красная книга Кемеровской области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. 2000. Кемерово: Кемеровское книжное изд-во. 248с.
- Красная книга Кировской области. Животные, растения, грибы. 2001. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та. 288 с.
- Красная книга Костромской области. 2009. Кострома. 387 с.
- Красная книга Краснодарского края. (Растения и грибы). 2-е изд. 2007. / С.А. Литвинская (ред.). Краснодар: ООО «Дизайн Бюро №1». 640 с.
- Красная книга Красноярского края. Т.2. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений и грибов. 2- изд., перераб. и доп. 2012. / Н.В. Степанов (ред.). Красноярск: Сибирский пед. ун-т. 572с.

- Красная книга Курской области. Т.2. Редкие и исчезающие растения и грибы. 2002. Тула. 165 с.
- Красная книга Курганской области. 2-е изд. 2012. Курган: Изд-во Курганского ун-та. 448 с.
- Красная книга Липецкой области. Растения, грибы, лишайники. 2005. / В.С. Новиков (ред.). М.: Т-во науч. изданий КМК. 510 с.
- Красная книга Магаданской области. Редкие и находящиеся под угрозой уничтожения виды растений и животных. 2008. / И.А. Черешнева (ред.). Магадан. 430 с.
- Красная книга г. Москвы (2-е изд., доп. и перераб.). 2011. / Отв. ред. Б.Л. Самойлов, Г.В. Морозова. М. 928 с.
- Красная книга Московской области. 2-е изд., доп. и перераб. 2008. / Т.И. Варлыгина, В.А. Зубакин, Н.А. Соболев (ред.). М.: Т-во науч. изданий КМК. 827 с.
- Красная книга Мурманской области. 2003. Мурманск: Кн. изд-во. 400 с.
- Красная книга Ненецкого Автономного округа. 2006. / Н.В. Матвеева (ред.). Нарьян-Мар. 450 с.
- Красная книга Нижегородской области. Т.2. Сосудистые растения, водоросли, лишайники, грибы. 2005. Нижний Новгород. 328 с.
- Красная книга Новосибирской области. 2-е изд. 2008. Новосибирск: Арта. 528 с.
- Красная книга Омской области. Животные, растения, лишайники. 2005. / Г.Н. Сидоров, В.Н. Рузаков (ред.). Омск: Омский гос. пед. ун-т. 459 с.
- Красная книга Оренбургской области. 1998. Оренбург: Оренбургское кн. изд-во. 176 с.
- Красная книга Орловской области. Грибы. Растения. Животные. 2007. / О.М. Пригоряну (ред.). Орел: Издатель А.В. Воробьев. 264 с.
- Красная книга Пензенской области. Т.1. Грибы, лишайники, мхи, сосудистые растения. 2-е изд. 2013. / А.И. Иванов, Л.А. Новикова и др. Пенза. 300 с.
- Красная книга Пермского края. 2008. / А.И. Шепель (ред.). Пермь: Книжный мир. 256 с.
- Красная книга Приморского края: Растения. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. 2008. Владивосток: АВК «Апельсин». 688 с.
- Красная книга природы Ленинградской области. Т.2. Растения и грибы. 2000. СПб.: Мир и семья. 672 с.
- Красная книга природы Санкт-Петербурга. 2004. / Г.А. Носков (ред.). СПб. 416 с.
- Красная книга Республики Адыгея. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения объекты животного и растительного мира. 2-е издание. 2012. / А.С. Замотайлов (ред.). Майкоп: Качество. 340 с.
- Красная книга Республики Алтай, особо охраняемые территории и объекты. 2002. Горно-Алтайск. 272 с.
- Красная книга Республики Башкортостан. Т.1. Редкие и исчезающие виды высших сосудистых растений. 2001. / Е.В. Кучеров, А.А. Мулдашев, А.Х. Галеева (ред.). Уфа: Китап. 280 с.
- Красная книга республики Бурятия. Редкие и исчезающие виды растений и грибов. 3-е изд., перераб. и доп. 2013. / Т.Г. Бойков (ред.). Улан-Удэ: Изд-во Бурятск. науч. центра СО РАН. 688 с.
- Красная книга республики Дагестан. 2009. Махачкала. 552 с.
- Красная книга Республики Ингушетия. Растения. Животные. 2007. Мегас: Изд-во «Сердало». 368 с.
- Красная книга Республики Карачаево-Черкесии. Редкие и исчезающие виды фауны и флоры. 1988. / Д.С. Салпагаров (ред.). Ставрополь: Ставропольское кн. изд-во. 158 с.
- Красная книга Республики Карелия. 2007. Петрозаводск: Карелия. 368 с.
- Красная книга Республики Марий Эл. Том «Растения. Грибы». 2013. / Г.А. Богданов и др. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т. 324 с.
- Красная книга Республики Мордовия. Т.1. Редкие виды растений, лишайников и грибов. 2003. / Т.Б. Силаева (ред.). Саранск: Мордов. кн. изд-во. 288 с.
- Красная книга Республики Саха (Якутия). Т.1: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. 2000. / И.Н. Долинин и др. (ред.). Якутск: НИПК «Сахаполиграфиздат». 256 с.
- Красная книга республики Северная Осетия – Алания. 1999. / А.М. Амирханов, П.И. Вейнберг, Ю.Е. Комаров и др. (ред.). Владикавказ: Изд-во «Проект-Пресс». 248 с.

- Красная книга Республики Татарстан (животные, растения, грибы). 2-е изд. 2006. Казань: изд-во «Идел-Пресс». 832 с.
- Красная книга Республики Тыва: растения. 1999. / И.М. Красноборов, Д.Н. Шауло, В.М. Ханминчун и др. Новосибирск: Издательство СО РАН, Науч.-издат. центр ОИГТМ СО РАН. 149 с.
- Красная книга Республики Хакасия. Редкие и исчезающие виды растений и грибов. 2002. / И.М. Красноборов, Е.С. Анкипович, И.И. Вишневецкий и др. Новосибирск: Наука. 306 с.
- Красная книга Российской Федерации. Растения и грибы. 2008. / Р.В. Камелин и др. (ред.). М.: Т-во науч. изданий КМК. 855 с.
- Красная книга Ростовской области. Т.2. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения грибы, лишайники и растения. 2004. / В.А. Миноранский (ред.). Ростов-на-Дону: Малыш. 334 с.
- Красная книга Рязанской области. 2011. 2-е изд., перераб. и доп. / В.П. Иванчев, М.В. Казакова (ред.). Рязань: Голос губернии. 626 с.
- Красная книга Самарской области. Т.1. Редкие виды растений, лишайников и грибов. 2007. Тольятти: ИЭВБ РАН. 258 с.
- Красная книга Саратовской области. Грибы. Лишайники. Растения. Животные. 2006. / Комитет охраны окружающей среды и природопользования Саратовской области. Саратов: Изд-во Торг.-пром. палаты. 528 с.
- Красная книга Сахалинской области. 2005. / В.М. Еремин (ред.). Южно-Сахалинск: Сахалинское книжное изд-во. 347 с.
- Красная книга Свердловской области. 2008. Животные, растения, грибы. Екатеринбург: Баско. 256 с.
- Красная книга Сочи. Т.1. Растения и грибы. 2002. Сочи. 150 с.
- Красная книга Ставропольского края. Т.1. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. 2002. / Н.С. Панасенко (отв. ред.). Ставрополь: Полиграфсервис. 384 с.
- Красная книга Тамбовской области. 2002. Растения, лишайники, грибы. Тамбов: ИЦ Тамбовполиграфиздат. 348 с.
- Красная книга Тверской области. 2002. / А.С. Сорокин (ред.). Тверь: ООО «Вече Твери», Изд-во «АНТЭК». 256 с.
- Красная книга Томской области. Изд. 2-е, перераб. и доп. 2013. / А.М. Адам (ред.). Томск: Печатная мануфактура. 503 с.
- Красная книга Тюменской области: животные, растения, грибы. 2004. Екатеринбург: Изд-во Уральск. ун-та. 496 с.
- Красная книга Тульской области Растения и грибы. 2010. / А.В. Щербаков (ред.). Тула: Гриф и К. 393 с.
- Красная книга Удмуртской Республики. Сосудистые растения, лишайники, грибы. 2001. / В.В. Туганаев (ред.). Ижевск: Изд. дом Удмуртский ун-т. 290 с.
- Красная книга Ульяновской области. Т.2. Растения. 2005. / Н.С. Раков (ред.). Ульяновск: УлГУ. 220 с.
- Красная книга Хабаровского края: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. 2-е изд. 2008. Хабаровск: Изд. дом Приамурские ведомости. 632 с.
- Красная книга Ханты-Мансийского автономного округа: животные, растения, грибы. 2003. Екатеринбург: Изд. дом «Парус». 376 с.
- Красная Книга Челябинской области: животные, растения, грибы. 2005. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та. 450 с.
- Красная книга Чеченской Республики. 2007. Редкие и находящиеся под угрозой уничтожения виды растений и животных. Грозный. 432 с.
- Красная книга Читинской области и Агинско-Бурятского автономного округа. Растения. 2002. / А.П. Островский (предс. редколл.). Чита. 278 с.
- Красная книга Чувашской Республики. Т.1. Ч.1. Редкие и исчезающие растения и грибы. 2001. Чебоксары: РГУП «ИПК Чувашия». 275 с.

- Красная книга Чукотского АО. Т.2. Растения. 2008. Изд. дом «Дикий Север». 224 с.
- Красная книга Ямало-Ненецкого автономного округа: животные, растения, грибы. 2010. // С.Н. Эктова, Д.О. Замятин (ред.). Екатеринбург: изд-во Баско. 308 с.
- Красная книга Ярославской области. 2004. / Л.В. Воронин (ред.). Ярославль: Изд-во Александра Рутмана. 384 с.
- Кривошеев М.М. 2011. Жесткокрылые консорты орхидных умеренной зоны // И.И. Шамров (ред.). Матер. 9-й Межд. науч. конф. «Охрана и культивирование орхидей», Санкт-Петербург, 26–30 сент. 2011 г. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.245–249.
- Кривошеев М.М., Ишмуратова М.М. 2011. Особенности морфологии семян орхидных Южного Урала // И.И. Шамров (ред.). Матер. 9-й Межд. науч. конф. «Охрана и культивирование орхидей», Санкт-Петербург, 26–30 сент. 2011 г. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.249–252.
- Кривошеев М.М., Суондуков И.В., Шамигулова А.С. 2009. Некоторые особенности репродуктивной биологии *Orchis militaris* L. на Южном Урале // Вестн. Оренбургск. гос. ун-та. № 6. С.168–171.
- Криштофович А.Н. 1907. Заметки по русским орхидным // Естествозн. и геогр. Вып.9. С.1–6.
- Криштофович А.Н. 1908. Заметка об *Orchis comperiana* Stev. // Изв. СПб Бот. сада. Т.8. № 1. С.1–5.
- Крылов П.Н. 1929. Флора Западной Сибири. Томск. Вып.3. С.550-718.
- Крюгер Л.В., Шардакова О.Н. 1980. Микосимбиотрофизм орхидных и некоторые вопросы их биологии // Микориза и другие формы консортивных связей в природе. Пермь. С.20–28.
- Кузнецов Н.М., Павлов Н.В. 1958. Сем. *Orchidaceae* // Флора Казахстана. Алма-Ата. С.255–274.
- Кузьярин А.Т. 1998. Орхидные бассейна реки Западный Буг // Бюл. Бот. сада им. И.С. Косенко (Краснодар). № 7. С.91–93.
- Кукк Ю. 1980. Некоторые данные о культуре природных орхидных // В.В. Роост (ред.). Охрана и культивирование орхидей. Таллинн. С.75–79.
- Куликов П.В. 1991. Асимбиотическое семенное размножение редких орхидных Урала // Проблемы рационального использования, воспроизводства и экологического мониторинга лесов (Инф. матер.). Свердловск. С.83–85.
- Куликов П.В. 1994. К характеристике вторично-наземной жизненной формы у некоторых орхидных умеренной зоны // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М. С.28–29.
- Куликов П.В. 1995. Экология и репродуктивные особенности редких орхидных Урала. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Екатеринбург: Ин-т экологии растений и животных УрО РАН. 24 с.
- Куликов П.В. 1997а. Биологические особенности, воспроизведение и популяционная динамика *Calypso bulbosa* (L.) Oakes на Среднем Урале // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.102. Вып.5. С.61–67.
- Куликов П.В. 1997б. О распространении, категориях редкости и мерах охраны орхидных Пермской области // Проблемы региональной Красной книги. Пермь. С.80–82.
- Куликов П.В. 1998. Семенное и микроклональное размножение представителей рода *Sucripedium* в культуре in vitro // Бюл. Бот. сада им. И.С. Косенко (Краснодар). № 7. С.85–88.
- Куликов П.В. 2010. Определитель сосудистых растений Челябинской области. Екатеринбург: УрО РАН. 969 с.
- Куликов П.В., Филиппов Е.Г. 1991. Прорастание семян и развитие проростков in vitro у некоторых орхидных умеренной зоны // Экология и интродукция растений на Урале. Свердловск. УрО АН СССР. С.39–43.
- Куликов П.В., Филиппов Е.Г. 1996а. Некоторые особенности прорастания семян орхидных Урала // Проблемы репродуктивной биологии растений. Пермь. С.121–123.
- Куликов П.В., Филиппов Е.Г. 1996б. Семенное и микроклональное размножение in vitro как метод сохранения генофонда орхидных умеренной зоны // Консервация генетических ресурсов. Пушино. С.143–145.

- Куликов П.В., Филиппов Е.Г. 1997. О реликтовом характере фитоценозов известковых болот Южного Урала и распространение некоторых характерных для них редких видов // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд.биол. Т.102. Вып.3. С.54–57.
- Куликов П.В., Филиппов Е.Г. 1998. О методах размножения орхидных умеренной зоны в культуре *in vitro* // Бюл. ГБС. Вып.176. С.125–131.
- Куликов П.В., Филиппов Е.Г. 1999а. О наличии *Dactylorhiza baltica* (Klinge) Orlova во флорах Урала и Западной Сибири // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд.биол. Т.104. Вып.2. С.29–33.
- Куликов П.В., Филиппов Е.Г. 1999б. Таксономический состав и распространение представителей комплекса *Dactylorhiza aggr. traunsteineri* (Saut.) Soo (*Orchidaceae*) на Урале // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.104. Вып.1. С. 61–65.
- Куликов П.В., Филиппов Е.Г. 2000. Репродуктивная стратегия орхидных умеренной зоны // Т.Б. Батыгина.(ред). Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб. Т.3. С. 510–513.
- Куликов П.В., Филиппов Е.Г. 2001. Особенности становления микоризного симбиоза в онтогенезе орхидных умеренной зоны // Экология. № 6. С.442–446.
- Куликов П.В., Филиппов Е.Г. 2003. Особенности микоризообразования в онтогенезе орхидных умеренной зоны в природе и культуре *in vitro* // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.108. Вып.1. С. 51–59.
- Куликов П.В., Филиппов Е.Г.2011. Кокушник ароматнейший (*Gymnadenia odoratissima* (L.) Rich. в России // И.И. Шамров (ред.), Матер. 9-й Межд. науч. конф. «Охрана и культивирование орхидей», Санкт-Петербург, 26–30 сент. 2011 г. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.266–271.
- Куль Т.В. 1987. Вегетативное размножение *Cypripedium calceolus* L. в естественных условиях // Л.Н. Андреев (ред.). Охрана и культивирование орхидей. М. С.12–14.
- Кууск В.В. 1983. *Dactylorhiza baltica* (Klinge) Orlova // А.М. Гродзинский (ред.). Охрана и культивирование орхидей. Киев. С.29–31.
- Кучер Е.Н. 1998. Потенциальная семенная продуктивность крымских орхидей из родов *Dactylorhiza* Nevski и *Platanthera* Rich. и метод оценки эффективности их опыления // Уч. зап. Симферопольск. ун-та. № 5(44). С.18–24.
- Кучер Е.Н. 2002. Аутэкологические особенности репродуктивного усилия орхидных Горного Крыма. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Днепропетровск: Днепропетровск. нац. ун-т.23 с.
- Кучеров Е.В., Мулдашев А.А., Галеева А.Х. 1987. Охрана редких растений на Среднем Урале. М.: Наука. 205с.
- Лагутова О.И. 1995. Об опылении некоторых видов орхидных Южного берега Крыма // Матер. 8-й межд. конф. «Изучение онтогенеза в ботанических учреждениях Европы и Азии.». Киев. С.80.
- Ларин И.В. 1950. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. М.–Л. 950 с.
- Левицкая Г.Е. 2000. *Orchis ustulata* в Приокско-Террасном заповеднике // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Вып.105. Вып.1. С.64–66.
- Литвинская С.А. 1993. Охрана гено- и ценофонда Северо-Западного Кавказа. Ростов-на-Дону. 110 с.
- Литвинская С.А. 2006. О произрастании *Himantoglossum caprinum* (Bieb.) С. Koch на Северо-Западном Кавказе // Экологическое и ландшафтное разнообразие Северного Кавказа и особо охраняемых природных территорий. М. Вып.43. С.74–81.
- Литвинская С.А. 2011. Семейство *Orchidaceae* на Северо-Западном Кавказе: география, экология, охрана // И.И. Шамров (ред.), Матер. 9-й Межд. науч. конф. «Охрана и культивирование орхидей», Санкт-Петербург, 26–30 сент. 2011 г. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.272–279.
- Литвинская С.А., Тильба А.П. Филимонова Р.Г. 1983. Редкие и исчезающие растения Кубани. Краснодар.157 с.
- Лукс Ю.А. 1961. Берегите и вводите в культуру местные орхидеи // Цветоводство. № 10. С.
- Лукс Ю.А. 1970. К вопросу о естественном вегетативном размножении некоторых наземных орхидей// Тр. Никитск. бот. сада. Т.43. С.79–88.

- Лукс Ю.А. 1977. Сем. *Orchidaceae* Juss. // Декоративные травянистые растения для культивирования в открытом грунте в СССР. Л. Т.2. С.326–376.
- Лукс Ю.А. 1980. Результаты опытного культивирования крымских орхидей в Никитском Ботаническом саду // Охрана и культивирование орхидей. Таллинн. С. 70–75.
- Лукс Ю.А. 1987. Итоги пробной репатриации крымской орхидеи *Dactylorhiza romana* (Seb. et Mauri) Soó // Л.Н.Андреев (ред.). Охрана и культивирование орхидей. М. С.41–43.
- Любарский Е.Л. 1961. Об эволюции вегетативного возобновления и размножения травянистых поликарпиков // Бот. журн. Т.46. № 7. С.959–968
- Маевский П.Ф. 1964. Флора средней полосы европейской части СССР. Л.: Колос. 880 с.
- Мазинг В.В. 1980. Кого ловит венерин башмачок (*Cypripedium calceolus* L.) // В.В. Роост (ред.). Охрана и культивирование орхидей. Таллинн. С.56.
- Мазуренко М.Т. Хохряков А.П. 1989. Бриофилы – своеобразная экологическая группа растений // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.94. Вып.4. С.64–73.
- Макарова Е.Л., Шулаков А.А. 2011. *Comperia comperiana* (Stev.) Asch. et Graebn. (*Orchidaceae*) – новый вид для природной флоры России и Кавказа // И.И. Шамров (ред.). Матер. 9-й Межд. науч. конф. «Охрана и культивирование орхидей», Санкт-Петербург, 26–30 сент. 2011 г. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.286–289.
- Малиновський К.А. 1980. Рослинність високогір'я і Українських Карпат. Київ: Наук. думка. 194 с.
- Мамаев С.А., Князев М.С., Куликов П.В., Филиппов Е.Г. 2004. Орхидные Урала: систематика, биология, охрана. Екатеринбург: УрО РАН. 124 с.
- Мамаев С.А., Куликов П.В., Филиппов Е.Г. 1998. Распространение редких видов сем. *Orchidaceae* на Урале в связи с проблемами их охраны // С.А. Мамаев (ред.). Экология и акклиматизация растений. Екатеринбург. С.26–39.
- Мамаев С.А., Филиппов Е.Г. 1993. Внутривидовая изменчивость видов *Dactylorhiza* на Урале // Матер. 6-го Совещ. «Вид и его продуктивность в ареале». СПб.: Гидрометеиздат. С.318.
- Маракаев О.А. 1998. Эндотрофная микориза орхидных Ярославской области // Современные проблемы биологии и химии. Ярославль. С.37–42.
- Маракаев О.А. 2002. Эколого-физиологические особенности онтогенеза *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó (сем. *Orchidaceae*) в связи с микотрофией. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М.: МГУ. 27с.
- Маракаев О.А. 2011. Специфика фотосинтетического аппарата орхидных разных видов // И.И. Шамров (ред.). Матер. 9-й Межд. науч. конф. «Охрана и культивирование орхидей», Санкт-Петербург, 26–30 сент. 2011 г. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.290–294.
- Маракаев О.А., Николаева Т.Н., Алявина А.К., Загоскина Н.В. 2007. Содержание фенольных соединений и состояние микросимбионта в вегетативных органах зимующей орхидеи // Вестн. Тверск. ун-та. № 7(35). С.20–27.
- Маракаев О.А., Титова О.В. 2000а. Активность окислительных ферментов и особенности развития микоризы в подземных органах *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó на разных этапах онтогенеза // Бюл. ГБС РАН. Вып.180. С.77–84.
- Маракаев О.А., Титова О.В. 2000б. Характеристика фотосинтетического аппарата *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó на разных этапах онтогенеза // Современные проблемы биологии и химии. Ярославль. С.172–177.
- Марина Л.В., Марин Ю.Ф. 1997. Данные о редких видах сосудистых растений в информационной системе Висимского заповедника // Проблемы региональных Красных книг. Пермь. С.92–93.
- Марковская Н.В. 2004. Эколого-биологическая характеристика орхидных Заонежья (Средняя Карелия). Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М.: МГУ. 26 с.
- Марковская Н.В., Дьячкова Т.Ю., Марковская Е.Ф., Шредерс М.А. 2007. Орхидные Заонежья. Петрозаводск. 80 с.
- Мартыненко В.А. 1976. Сем. *Orchidaceae* // Флора Северо-Востока европейской части СССР. Л. Т.2. С.118–133.

- Мартыненко В.А., Груздев Б.А. 2008. Сосудистые растения республики Коми. Сыктывкар.–76с.
- Мельникова А.Б. 1987. Орхидные Большехехцирского заповедника // Л.Н. Андреев (ред.). Охрана и культивирование орхидей. М. С.53–55.
- Мельникова А.Б., Вахрамеева М.Г. 1998. Современное состояние башмачка настоящего в Большехехцирском заповеднике (Хабаровский край) // Бюл. Бот. сада им. И.С. Косенко (Краснодар). № 7. С.99–101.
- Мельникова А.Б., Вахрамеева М.Г., Махинова А.Ф. 2000. Некоторые черты биологии и состояние популяций *Galearis cyclochila* (Franch. et Savat.) Соб в заповеднике «Большехехцирский» // С.Д. Шлотгауэр. (ред.). Науч. исслед. в заповедниках Приамурья. Владивосток-Хабаровск: Дальнаука. С.125–135.
- Миронова Л.Н. 1977. Цветение и экология опыления *Iris ensata* (*Iris kaempferi* Sieb.) // Природная флора Дальнего Востока. Владивосток. С.49–52.
- Минева Т.И., Воронина Е.Ю. 2011. Качественная и количественная характеристика микофитосферы некоторых орхидных умеренных широт // И.И. Шамров (ред.). Матер. 9-й Межд. науч. конф. «Охрана и культивирование орхидей», Санкт-Петербург, 26–30 сент. 2011 г. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.272–279.
- Мирчинк Т.Г. 1988. Почвенная микология. М.: МГУ. 219 с.
- Мишкин Б.А. 1953. Флора Хибинских гор. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 112 с.
- Моисеева А.Б. 1970. О произрастании *Cypripedium calceolus* L. в Березинском заповеднике // Ботаника. Исследования. Минск. Вып.12. С.ХХ.
- Мосякин С.Л., Федорончук М.М. 1999. Сосудистые растения на Украине. Номенклатурный список. Киев. 345с.
- Мочалова О.А. 2000. Флористические находки и особенности растительного покрова о-ва Беринга (Командорский заповедник) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. регион. науч. конф. Петропавловск-Камчатский. С.31–33.
- Мочалова О.А. 2001. *Carex circinata* (Cyperaceae), *Listera convallarioides* (Orchidaceae) – новые виды для острова Беринга (Командорские острова) // Бот. журн. Т.87. № 1. С.130–132.
- Мочалова О.А. 2002. Флористические находки и особенности растительного покрова на о. Медном (Командорский заповедник) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. 3-й науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. С.263–265.
- Мочалова О.А., Якубов В.В. 2004. Флора Командорских островов. Владивосток: БПИ ДВО РАН. 120 с.
- Назаров В.В. 1984. О критериях выделения возрастных групп ценопопуляций ятрышника пурпурного // Природные комплексы Крыма, их оптимизация и охрана. Симферополь. С.74–75.
- Назаров В.В. 1986. О возникновении дочерних групп у ятрышника пурпурного // Природоохранные исследования экосистем Горного Крыма. Симферополь. С.23–25.
- Назаров В.В. 1987а. О повреждении плодов орхидных гусеницами листовертки *Lobesia crimea* Flkv. (Lepidoptera, Tortricidae) в Крыму // Энтомол. обозр. Т.66. № 3. С.519–520.
- Назаров В.В. 1987б. Семенная продуктивность некоторых орхидей, произрастающих в Крыму // Л.Н. Андреев (ред.). Охрана и культивирование орхидей. М. С.38–40.
- Назаров В.В. 1988. Определение реальной семенной продуктивности у *Dactylorhiza romana* и *D. incarnata* (Orchidaceae) // Бот. журн. Т.73. № 2. С.231–233.
- Назаров В.В. 1989. Методика подсчета мелких семян и семянчиков (на примере сем. *Orchidaceae*) // Бот. журн. Т.74. № 8. С.1194–1196.
- Назаров В.В. 1995. Репродуктивная биология орхидных Крыма. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. СПб.: Бот. ин-т РАН. 25 с.
- Назаров В.В., Вахрушева Л.П. 1997. Потенциальная и реальная семенная продуктивность некоторых видов р.*Orchis* L. в Крыму // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. Сб. тр. Киев. Вып.9. С.22–29.
- Назаров В.В., Ефетов К.А. 1993. Участие пестрянки (Lepidoptera, Zygaenidae) Крыма в опылении орхидеи *Anacamptis pyramidalis* (Orchidaceae) // Зоол. журн. Т.72. № 10. С.54–67.

- Назаров В.В., Иванов С.П. 1990. Участие пчел *Chelostoma* Latr. (Hymenoptera, Megachilidae) в опылении мимикрирующих видов *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. и *Campanula taurica* Juz. В Крыму // Энтомол. обозр. Т.69. № 3. С.534–537.
- Назаров В.В., Телепова-Тексье М.Н. 2011. Polorch – база данных поллиниариев орхидных // И.И. Шамров (ред.). Матер. 9-й Межд. науч. конф. «Охрана и культивирование орхидей», Санкт-Петербург, 26–30 сент. 2011 г. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.310–314.
- Невский С.А. 1935. Сем. Ятрышниковые – *Orchidaceae* // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР. Т.4. С.589–730.
- Некрасова В. 1929. Обзор орхидных Забайкалья // Бурятоведение. № 1–2. С.
- Нестерчук Т. 1997. Деякі аспекти вивчення агентів запилення *Dactylorhiza majalis* на Заході України // Вісник Українськ. т-ва охорони орхидей. № 1. С.19.
- Нефедова О.Н. 1985. Онтогенез, сезонный ритм развития и способы размножения любки зеленоцветной // Биол.-экол. особенности интродукции растений. Киев. С.30–32.
- Нечаев А.Р., Шретер А.И. 1974. Распространение и биологические особенности *Gastrodia elata* Blume // Бюл. ГБС. Т.93. С.41–48.
- Никитин Н.Д. 1864. Заметки о введении в культуру русских ятрышников (*Orchidaceae*) вообще и венерина башмачка (*Cypripedium*) в частности // Журн. Росс. о-ва любит. садоводства в Москве. Кн.4. С.353.
- Никитина Е.В. 1951. *Orchidaceae* // Флора Киргизии. Фрунзе. Т.3. С.134–142.
- Никитина С.В., Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В. 1987. К характеристике ценопопуляций орхидных Сахалина и Курильских островов // Л.Н. Андреев (ред.). Охрана и культивирование орхидей. М. С. 51–53.
- Нотов А.А., Шубинская Н.В., Маркелова Н.Р., Спирина У.Н. 2003. О новых для Тверской области находках сосудистых растений // Ботанические исследования в Тверском регионе: Сб. науч. тр. Бот. сад Тверск. ун-та. Тверь. Вып.1. С.32–37.
- Онтогенетический атлас лекарственных растений. 2002–2011. / Л.А. Жукова (ред.). Йошкар-Ола. Вып.3, 2002; вып.4, 2004; вып.5, 2007; вып.6, 2011.
- Определитель сосудистых растений Среднего Урала. 1994. М.: Наука. 525 с.
- Определитель сосудистых растений Центра европейской России. 1995. М.: 560 с.
- Орленко М.Л., Горбунов Ю.Н. 2007. Редкие орхидные природной флоры в ботанических садах // Вестн. Тверск. ун-та. № 8 (36). С.57–59.
- Орлова Н.И. 1954. Сем. *Orchidaceae* // Флора Мурманской области. М.-Л. С.214–238.
- Охрана и культивирование орхидей. 1980. / В.В. Роост (ред.). Таллин. 166 с.
- Охрана и культивирование орхидей. 1983. / А.М. Гродзинский (ред.). Киев. 84 с.
- Охрана и культивирование орхидей. 1987. / Л.Н. Андреев (ред.). М. 84 с.
- Охрана и культивирование орхидей. Краснодар. 1998. // Бюл. Бот. сада им. И.С. Косенко. № 7. 189 с.
- Охорона і культивування орхидей. 1999. / Т.М. Черевченко (ред.). Київ. 148 с.
- Охрана и культивирование орхидей. 2007. // Вестн. Тверск. ун-та. Тверь. № 7, 8.
- Охрана и культивирование орхидей. 2011. / И.И. Шамров (ред.). СПб. 499 с.
- Перебора Е.А. 1997. Биология развития и структура популяций орхидных Северо-Западного Кавказа. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Краснодар: КубГАУ. 16 с.
- Перебора Е.А. 1998а. Возрастная структура популяций видов рода *Orchis* L. на Северо-Западном Кавказе // Бюл. Бот. сада им. И.С. Косенко. № 7. С.115–125.
- Перебора Е.А. 1998б. Орхидные Северо-Западного Кавказа // Бюл. Бот. сада им. И.С. Косенко. № 6. С.123–124.
- Перебора Е.А. 2002. Размножение орхидных (*Orchidaceae*) в условиях Северо-Западного Кавказа // Бюл. ГБС РАН. Вып.184. С.95–101.
- Перебора Е.А. 2011. Экология орхидных Северо-Западного Кавказа. Краснодар: КубГАУ. 441 с.
- Пестов С.Н., Тетерюк Л.В. 1998. Состав консортов *Cypripedium calceolus* L. (*Orchidaceae*) на северной границе ареала // Бюл. Бот. сада им. И.С. Косенко. № 7. С.115–125.

- Петунников А.Н. 1912. *Ophrys myodes* Jacq. в Московской губернии // Тр. Бот. сада Юрьевск. ун-та. Т.13. Вып.3–4. С.189–190.
- Плотникова И.А. 2006. Эколого-биологические особенности и состояние ценопопуляций редких видов орхидных (*Orchidaceae*) в Печоро-Илычском заповеднике. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Сыктывкар. 18 с.
- По страницам Красной Книги. Растения. 1987. / В.Н. Парфенов (ред.). Минск. 248 с.
- Поддубная-Арнольди В.А. 1964. Общая эмбриология цветковых растений. М.: Наука. 482 с.
- Полынцева Н.А., Утемова Л.Д. 1982. Биологические особенности видов рода венерин башмачок в условиях Хакасской автономной области // Исчезающие и редкие растения и животные Алтайского края и проблемы их охраны. Барнаул. С.78–81.
- Полынцева Н.А., Утемова Л.Д., Амельченко В.П., Игнатенко Н.А., Агафонова Г.И. 1986. Башмачок крупноцветковый – *Cypripedium macranthos* Sw. // Биол. особенности растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск. С.7–17.
- Полякова Г.А., Швецов А.Н. 2004. Мониторинг популяций особо охраняемых видов растений Московского региона // Проблемы лесопаркового комплекса в свете сохранения и восстановления природного и культурного наследия в современных условиях. М. С.70–74.
- Попкова Л.Л. 1999. Редкие виды орхидных Крыма, их микроразмножение и поддержание биологического разнообразия. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Ялта: Гос. Никитский Бот. сад. 17 с.
- Попкова Л.Л. 2001а. Орхидные Крыма: биология, экология, охрана // Создание Крымской эко-сети для сохранения биоразнообразия. Сб. тр. Никит. Бот. сада. Ялта. Т.120. С.41–53.
- Попкова Л.Л. 2001б. Охрана редких орхидных мыса Сарыч (Крым) // Создание Крымской эко-сети для сохранения биоразнообразия. Сб. тр. Никит. Бот. сада. Ялта. Т.120. С.53–58.
- Попов М.Г. Флора Средней Сибири. 1957. М.-Л.: Изд. АН СССР. Т.1. 354 с.
- По страницам Красной книги. Растения // ред. В.Н. Парфенов. 1987. Минск. 248 с.
- Похилько А.А. 1993. Семейство *Orchidaceae* – орхидные // Биол. флора Мурманской области. Апатиты. С.35–47.
- Пояркова Л.В. 1987а. К изучению орхидных Раифского леса Волжско-Камского заповедника // Л.Н. Андреев (ред.). Охрана и культивирование орхидей. М. С.25–26.
- Пояркова Л.В. 1992. Семенная продуктивность любки двулистной в условиях заповедного режима, сенокосения и рекреации // Охрана и изучение редких видов растений в заповедниках. Сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты при МСХ России. М. С.73–80.
- Пояркова Л.В. 1996. Динамика ценопопуляций любки двулистной в различных биотопах Волжско-Камского заповедника // Популяции и сообщества: экология, биоразнообразие, мониторинг. Тез. докл. 5-й науч. конф. памяти А.А. Уранова. Кострома. Ч.2. С.20–21.
- Протопопова В.В. 1987а. Результаты хорологического изучения орхидных Украины // Л.Н. Андреев (ред.). Охрана и культивирование орхидей. М. С. 27–28.
- Протопопова В.В. 1987б. Сем. *Orchidaceae* // Определитель высших растений Украины. Киев. С.405–412.
- Пучнина Л.В. 1998а. Распространение орхидных на территории Пинежского заповедника // Бюл. Бот сада им. И.С. Косенко (Краснодар). № 7. С.130–133.
- Пучнина Л.В. 1998б. Возрастная структура и динамика численности ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. на северной границе ареала // Бюл. Бот сада им. И.С. Косенко (Краснодар). № 7. С.133–136
- Пучнина Л.В. 2003. Особенности эколого-фитоценотической приуроченности представителей семейства *Orchidaceae* в карстовых ландшафтах Архангельской области // Охрана и культивирование орхидей. Харьков. С.43–45.
- Пучнина Л.В., Захарченко Ю.В. 1994. Фенология и динамика численности популяции калипсо луковичной на северной границе ареала // Растения Красных книг в заповедниках России. М.: ЦНИЛ МСХ РФ. С.49–56.

- Пушай Е.С. 2006. Биология, экология и распространение видов сем. *Orchidaceae* в Тверской области в связи с вопросами охраны. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М.: Главн. Бот. сад РАН. 18 с.
- Пушай Е.С. 2007. Орхидные урбанизированных территорий г. Твери. // Вестн. Тверск. ун-та. № 7(35). С.97–100.
- Пушай Е.С., Дементьева С.М. 2008. Биология, экология и распространение видов сем. *Orchidaceae* Juss. в Тверской области. Тверь. 192 с.
- Работнов Т.А. 1947. Определение возраста и длительности жизни у многолетних растений // Усп. соврем. биол. Т.24. Вып.4.
- Работнов Т.А. 1950а. Жизненный цикл многолетних растений в луговых ценозах // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер.3. Геоботаника. Вып.6. Л. 204 с.
- Работнов Т.А. 1950б. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. Вып.1. С.465–483.
- Работнов Т.А. 1969. Некоторые вопросы изучения ценологических популяций // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.78. Вып.4. С.141–149.
- Раджи А.Д. 1981. Дикорастущие виды флоры Дагестана, нуждающиеся в охране. Махачкала. 84 с.
- Ракова М.В. 1987. Состояние популяций орхидных (сем. *Orchidaceae* Juss.) в заповеднике «Кедровая падь» // Л.Н. Андреев (ред.). Охрана и культивирование орхидей. М. С.48–50.
- Ракова М.В. 1990. *Liparis krameri* (*Orchidaceae*) – новый для флоры СССР вид из заповедника «Кедровая Падь» // Бот. журн. Т.75. № 12. С.1780–1782.
- Ракова М.В. 1992. Биология редких видов растений заповедника «Кедровая Падь». Владивосток. 175 с.
- Раменский Л.Г. 1938. Введение в комплексную почвенно-геоботаническую классификацию земель. М. 620 с.
- Раменская М.Л. 1983. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л.: Наука. 215 с.
- Раменская, М.Л., Андреева В.Н. 1982. Определитель высших растений Мурманской области и Карелии. Л. 432 с.
- Рассохина Л.И. 1998. Материалы по орхидным Камчатской области // Бюл. Бот сада им. И.С. Косенко (Краснодар). № 7. С.136–139.
- Растительные ресурсы России и сопредельных государств Семейства *Butomaceae* – *Typhaceae*. 1994. СПб: Наука. 271 с.
- Рачинский С.Н. 1855. Ятрышники (орхидеи) // Вестн. естеств. наук. С.289–301.
- Регель Э. 1866. Крупнолистный ятрышник *Orchis foliosa* Soland. // Вестн. Росс. о-ва садоводов. С.266–267.
- Решетникова Н.М., Крылов А.В. 2007. Орхидеи отвалов известняковых карьеров Калужской области // Вестн. Тверск. ун-та. № 8(36). С.111–115.
- Русская флора. Русские ятрышники (без подписи). 1856. // Журн. садоводства. Т.1. Март. С.155–159.
- Рябова Т.И., Саверкин А.П. 1937. Дикорастущие кормовые растения пятнистого оленя // Тр. Дальневост. ф-ла АН СССР. Сер. Ботаника. Т.2. С.533–674.
- Савина, Г.И. 1965. Оплодотворение у орхидных (*Orchidaceae*). Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Л. 17 с.
- Савина Г.И. 1972. Оплодотворение у *Ophrys insectifera* L. // Бот. журн. Т.57. С.82–392.
- Савина Г.И. 1979. Особенности эмбриологии сем. *Orchidaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Однодольные. Л.: Наука. С.19–28.
- Саксонов С.В., Терентьева М.Е. 1992. Орхидные Жигулевского заповедника. // Охрана и изучение редких видов в заповедниках. М. С.81–91.
- Селиванов И.А. 1981. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука. 231 с.
- Семенов А.В., Семенова О.Б., Филиппов Е.Г., Андропова Е.В. 2011. Особенности семенного размножения представителей рода *Orchis* на Кавказе // И.И. Шамров (ред.). Матер. 9-й Межд.

- науч. конф. «Охрана и культивирование орхидей», Санкт-Петербург, 26–30 сент. 2011 г. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.356–361.
- Семеренко Л.В., Швец И.В. 2005. Род пальчатокоренник (*Dactylorhiza*, *Orchidaceae*) во флоре Беларуси: история изучения, видовой состав, хорология, экология, число хромосом // Ботаника: исследования. Минск.: Право и экология. Вып.33. С.123–134.
- Сергиевская Л. 1929. Об *Orchis latifolia* и *O. incarnata* L. в Западной Сибири // Систематические заметки по материалам гербария Томского ун-та. №1. С.1–4.
- Серебряков И.Г. О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов // Вестн. Моск. ун-та. 1947. № 6. С.75–108.
- Серебряков И.Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука. 391 с.
- Серебряков И.Г. 1964. Жизненные формы высших растений // Полевая геоботаника М.-Л.: Наука. Т.3. С.146–205.
- Серебрякова Т.И. 1971. Типы большого жизненного цикла наземных побегов цветковых растений // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.74. Вып.1. С.105–119.
- Серебрякова Т.И. 1981. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М. С.161–179.
- Сизова Т.П., Вахрамеева М.Г. 1983. Некоторые вопросы микоризообразования у двух видов семейства *Orchidaceae* // А.М. Гродзинский (ред.). Охрана и культивирование орхидей. Киев. С.41–43.
- Сизова Т.П., Вахрамеева М.Г. 1984. Особенности микоризы любки двулистной и ятрышника Фукса в зависимости от их возрастного состояния // Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол. № 2. С.27–31.
- Сизова Т.П., Наумова О.Б., Вахрамеева М.Г. 1987. Особенности микоризообразования некоторых видов семейства орхидных флоры СССР // Л.Н. Андреев (ред.). Охрана и культивирование орхидей. М. С.12–13.
- Скворцов В.Э. 2004. Повторное нахождение *Neottia ussuriensis* (Kom. et Nevski) Soó (*Orchidaceae*) в locus classicus // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.109. Вып.5. С.70–73.
- Смирнов А.В. 1969. Об изменении позиций некоторых орхидных в лесах Средней Сибири, нарушенных антропогенными факторами // Биол. н. № 8. С. 318–320
- Смирнова Е.С. 1968. Характеристики вегетативных органов некоторых тропических и субтропических однодольных // Журн. общ. биол. Т.29. № 6. С.678–687.
- Смирнова Е.С. 1983. Форма роста и морфологические структуры орхидей // А.М. Гродзинский (ред.). Охрана и культивирование орхидей. Киев. С.59–61.
- Смирнова Е.С. 1986а. Морфологическая классификация побеговых систем орхидных // Журн. общей биол. Т.47. № 4. С.505–519.
- Смирнова Е.С. 1986б. Структурное побегообразование системы побегов орхидных // Бюл. ГБС АН СССР. Вып.139. С.57–64.
- Смирнова Е.С. 1987. Морфологическая классификация орхидных // Л.Н. Андреев (ред.). Охрана и культивирование орхидей. М. С.4–5.
- Смирнова Е.С. 1990. Морфология побеговых систем орхидных. М. 208 с.
- Смолянинова Л.А. 1976. *Orchidaceae* // Флора европейской части. Л.: Наука. Т.2. С.10–59.
- Собко В.Г. 1980. Ризореституционное размножение вегетативных малолетников семейства орхидных // В.В. Роост (ред.). Охрана и культивирование орхидей. Таллинн. С.82–85.
- Собко В.Г. 1983. Морфогенетические особенности орхидей трибы *Orchidae* флоры Украины // А.М. Гродзинский (ред.). Охрана и культивирование орхидей. Киев. С.27–29.
- Собко В.Г. 1989. Орхидеї України. Киев. Наук. думка. 190 с.
- Собко В.Г., Гапоненко Н.Б. 1996. Інтродукція рідксих і зникаючих рослин флори України. Київ.: Наук. думка. 281 с.
- Собко В.Г., Гапоненко М.Б. 1999. Вегетативне розмноження реліктових та ендемічних видів орхидей флори України // Т.М. Черевченко (ред.). Охрана и культивирование орхидей. Киев.: Наук. думка. С.76–79.

- Собко В.Г., Нефедова О.Н. 1983. *Epipactis palustris* L. в природе и первичной культуре // А.М. Гродзинский (ред.). Охрана и культивирование орхидей. Киев. С.45–48.
- Сосудистые растения Ботанического сада-института ДВО РАН: каталог. 2001. Владивосток: Дальнаука. 262 с.
- Ставровская Л.А. 1998. Венерин башмачок настоящий. Минск. 112 с.
- Суюндуков И.В. 2002. Особенности биологии, состояние ценопопуляций некоторых видов семейства *Orchidaceae* на Южном Урале (Башкортостан). Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Пермь. Перм. гос. ун-т. 19 с.
- Суюндуков И.В., Шамигулова А.С., Ишмуратова М.М., Ишбирдин А.Р. 2009. Эколого-фитоценологические и демографические характеристики ценопопуляций *Orchis militaris* L. на Южном Урале // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.114. Вып.5. С.30–35.
- Сырейщиков Д.П. 1906. Иллюстрированная флора Московской губернии. М. Ч.1. 274 с.
- Сырейщиков Д.П. 1927. Определитель растений Московской губернии. М. Изд. о-ва изуч. Моск. губернии. 294 с.
- Сюзев П.В. 1912. Конспект флоры Урала в пределах Пермской губернии // Матер. для изучения флоры и фауны Российской империи. Отд. Ботаники. М. 206 с.
- Сюзев П.В. 1926. Орхидеи Среднего Урала // Изв. Биол. ин-та и Биол. станции Пермск. ун-та. Т.4. № 9. С.435–436.
- Талла Б.П. 1979. К систематике рода *Dactylorhiza* (Neck.) Nevski // Флора и растительность Латвийской ССР. Рига. С.137–151.
- Танфильев Г.И., Кононов В.Н. Каталог дикорастущих растений Ставропольского края. 1987. Ставрополь: СНИИСХ. 116 с.
- Татаренко И.В. 1991. Орхидные Приморского края: биология, экология, вопросы охраны. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М.: МГУ. 24 с.
- Татаренко И.В. 1994а. Морфология побеговых систем и жизненные формы орхидных Приморского края // Бюл. ГБС. Вып.170. С.59–72.
- Татаренко И.В. 1994б. Эволюционные преобразования побеговых систем орхидных Приморского края // Успехи эколог. морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М. С.40–41.
- Татаренко И.В. 1995. Микориза орхидных (*Orchidaceae*) Приморского края // Бот. журн. Т.80. № 8. С.64–72.
- Татаренко И.В. 1996. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. 206 с.
- Татаренко И.В. 1997а. Биоморфологические особенности *Gastrodia elata* (*Orchidaceae*) // Бот. журн. Т.82. № 7. С.67–72.
- Татаренко И.В. 1997б. Особенности пространственной структуры ценопопуляций орхидных со стеблекорневыми тубероидами // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.102. Вып.2. С.54–58.
- Татаренко И.В. 1998а. Жизненные формы орхидных России // Бюл. Бот. сада им. И.С. Косенко (Краснодар). № 7. С.150–152.
- Татаренко И.В. 1998б. Экобиоморфологические особенности *Ehippianthus sachalinensis* (*Orchidaceae*) // Растения муссонного климата. Владивосток. С.111–113.
- Татаренко И.В. 2002. Биоморфологические особенности *Neottia nidus-avis* (*Orchidaceae*) // Бот. журн. Т.87. № 11. С.60–67.
- Татаренко И.В. 2003. Особенности прорастания семян и начальные фазы онтогенеза некоторых наземных орхидных // Охрана и культивирование орхидей. Харьков. С.56–58.
- Татаренко И.В. 2007. Биоморфология орхидных (*Orchidaceae* Juss.) России и Японии. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. д. биол. н. М.: МПГУ. 49 с.
- Татаренко И.В., Аверкова Г.П. 1998. Развитие годичных побегов и корневых систем некоторых видов дальневосточных орхидных // Бюл. Бот. сада им. И.С. Косенко. (Краснодар). № 7. С.153–154.
- Татаренко И.В., Баталов А.Е. 1999. Биоморфологические особенности *Leucorchis albida* (*Orchidaceae*) // Бот. журн. Т.84. № 12. С.74–80.

- Татаренко И.В., Варлыгина Т.И., Кондо К. 2005. Биоморфологические особенности *Cremastra variabilis* (Orchidaceae) // Бот. журн. Т.90. № 3. С.378–386.
- Татаренко И.В., Варывдина И.В. 2006. Экспериментальное изучение микоризы и морфогенеза побегов *Dactylorhiza fuchsii* (Orchidaceae) в зависимости от интенсивности фотосинтеза // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.111. Вып.4. С.46–51.
- Татаренко И.В., Вахрамеева М.Г. 1998. О вегетативном размножении орхидных. // Бюл. Бот. сада им. И.С. Косенко (Краснодар) № 7. С.155–158.
- Татаренко И.В., Вахрамеева М.Г. 1999. Жизненные стратегии евразийских наземных орхидных // Т.М. Черевченко (ред.). Охрана и культивирование орхидей. Киев. С.82–84.
- Татаренко И.В., Вахрамеева М.Г. 2001. О популяционной биологии *Goodyera repens* (Orchidaceae) // Тр. Межд. конф. по фитоценологии и систематике высших растений. М. С.40–41.
- Татаренко И.В., Кондо К. 2003а. Биоморфологические особенности *Dactylostalix ringens* (Orchidaceae) // Бот. журн. Т.88. № 4. С.62–67.
- Татаренко И.В., Кондо К. 2003б. Биоморфологические особенности *Goodyera schlechtendaliana* Reichenb. fil. и *G. maximowicziana* Makino (Orchidaceae) // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.108. Вып.5. С.70–74.
- Татаренко И.В., Кучер Е.Н., Попкова Л.Л., Куликов П.В. 2006. Биоморфологические особенности *Dactylorhiza iberica* (Orchidaceae) // Бот. журн. Т.91. №7. С.1041–1048.
- Татаренко И.В., Смирнов С.В., Кондо К. 2007. Биоморфологические особенности *Neottia camtschatea* (Orchidaceae) // Бот. журн. Т.92. № 12. С.1829–1835.
- Тахтаджян А.Л. 1978. Флористические области Земли. Л. Наука. 247с. Стр.382.
- Терехин Э.С. 1977. Паразитные цветковые растения: эволюция онтогенеза и образ жизни. Л.: Наука. 220 с.
- Терехин Э.С. 1991. Проблемы эволюции онтогенезов цветковых растений // Тр. Бот. ин-та им. Комарова. Вып.39. Комаровские чтения. Т.2. С.1–68.
- Терехин Э.С., Камелина О.П. 1969. Эндосперм *Orchidaceae* (к вопросу о редукции) // Бот. журн. Т.54. № 5. С.657–666.
- Терехин Э.С., Никитичева З.И. 1968. Постсеменное развитие паразитных Angiospermae. Мета-морфоз // Бот. журн. Т.53. № 1. С.39–57.
- Тимченко І.А. 1992. Стан вивченості популяцій видів родини *Orchidaceae* Juss. // Укр. бот. журн. Т.49. № 3. С.64–71.
- Тимченко І.А. 1994. *Epipactis palustris* (L.) Crantz. (Orchidaceae) в Україні // Тез. докл. конф. «Охрана генофонду рослин в Україні». Донецк. С.64–65.
- Тимченко І.А. 1996а. Структура ценопопуляцій видів триби *Neottieae* Lindl. (Orchidaceae Juss.) флори України і тенденції її зміни в умовах синатропізації. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Київ. Ін-т ботаники НАН України. 22 с.
- Тимченко І.А. 1996б. Структура популяцій видів роду *Epipactis* Zinn. (Orchidaceae) і тенденції її зміни під антропогенним впливом // Укр. бот. журн. Т.53. № 6. С.690–695.
- Тихонова М.Н. 1972. Строение и формирование побегов некоторых представителей сем. орхидных (Orchidaceae). Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Л.: Бот. ин-т АН СССР. 19 с.
- Тихонова М.Н. 1981. К вопросу о терминологии, касающейся специализированных утолщенных побегов корня // Бот. журн. Т.66. № 11. С.1628–1630.
- Тихонова М.Н. 1983. К вопросу о природе подземных органов некоторых представителей трибы *Orchideae* // Бот. журн. Т.68. № 5. С.648–652.
- Толмачев А.И. 1954. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.-Л. Академии Наук СССР. 1954г. 156с.
- Толмачев А.И. 1963. Семейство орхидные // Арктическая флора СССР. М.-Л. Изд. АН СССР. Вып.4. С.XX–XX.
- Торосян Г.К. 1987. Семейство *Orchidaceae* на Кавказе. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Ереван.: Ин-т ботаники АН Арм. ССР. 25 с.

- Торосян Г.К. 1991. Конспект ятрышниковых (*Orchidaceae* Juss.) Кавказа // Сб. науч. тр. АН Армении. Арм. отд. ВБО. №13. С.47–63.
- Трояновский И.И. 1912. Грунтовые орхидеи в саду // Прогрессивное садоводство и огородничество. № 15. С.9-10.
- Угринский К.А. 1912. Орхидеи, собранные в Сочи и Туапсе в 1911 г. // Вестн. Тифлисск. Бот. сада. Вып.22. С.17–19.
- Угринский К.А. 1913. *Orchis elegans* Neuff. и его помеси с *Orchis coriophora* L. в русской флоре // Тр. о-ва испыт. прир. при Харьковск. ун-те. Т.46. С.147–153.
- Уманец О.Ю. 1998. К вопросу о семенном размножении ятрышников на аренах Нижнего Днепра // Бюл. Бот. сада им. И.С. Косенко (Краснодар). № 7. С.164–166.
- Уранов А.А. 1967. Онтогенез и возрастной состав популяций (вместо предисловия) // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука. С.3–8.
- Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. шк. Биол. н. № 2. С.7–34.
- Фардеева М.Б. 1997. Орхидные республики Татарстан: биология, экология, вопросы охраны. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М.: МГУ. 27 с.
- Фардеева М.Б. 2006. Экологический анализ флоры сем. орхидных (*Orchidaceae*) Татарстана // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Матер. 2-й Всеросс. науч. конф. С.51–53.
- Фардеева М.Б. 2010. Диагнозы онтогенетических состояний *Liparis loeselii* (L.) Rich. (*Orchidaceae*) // Бот. заметки. Казан. Приволж. федер. ун-т. № 1. С.6–10.
- Фардеева М.Б. 2011. Онтогенез липариса Лезеля (*Liparis loeselii* L. Rich.) // Онтогенетический атлас растений. Йошкар-Ола. Т.6. С.188–192.
- Фатерыга А.А., Иванов С.П. 2012. Экология опыления видов рода *Epipactis* (*Orchidaceae*) в Крыму // Экосистемы, их оптимизация и охрана. Вып.6. С.136–150.
- Фегри К., Пейл Л. 1982. Основы экологии опыления. М.: Мир. 344 с.
- Федченко Б.А. 1899. Новые дополнения к флоре Московской губернии // Матер. к познанию фауны и флоры Российской империи. Отд. бот. Вып.3. С.1–34.
- Федченко Б.А. 1900. О некоторых орхидных Московской флоры // Bull. Soc. Natur. Moscou. Т.13. № 4. С.362–365.
- Федченко Е.А. 2010. Эколого-биологические особенности *Platanthera bifolia* (L.) Rich. и *Dactylorhiza hebridensis* (Wilmott.) Aver. на юге Тюменской области. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Пермь. 24 с.
- Филиппов Е.Г. 1991. Внутривидовая изменчивость морфологических признаков в комплексе *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó s.l. на Урале // Экология и интродукция растений на Урале. Свердловск. С.53–58.
- Филиппов Е.Г. 1995. Выращивание в культуре уральских видов рода *Dactylorhiza* // Биолог. разнообразие: культивирование растений. Спб. С.170–171.
- Филиппов Е.Г. 1996. К вопросу о распространении рода *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*) на Урале // Популяции и сообщества растений: экология, биоразнообразие, мониторинг. Тез. докл. 5-й науч. конф. памяти А.А. Уранова. Кострома. Ч.2. С.168–169.
- Филиппов Е.Г. 1997. Внутривидовая изменчивость и экология видов рода *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski (сем. *Orchidaceae*) на Урале. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Екатеринбург: Ин-т экологии растений и животных. 24 с.
- Филиппов Е.Г. 1998а. О таксономическом составе рода *Dactylorhiza* на Урале // Бюл. Бот. сада им. И.С. Косенко (Краснодар). № 7. С.171–175.
- Филиппов Е.Г. 1998б. Таксономический состав комплекса *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó s. l. на Урале // Экология и акклиматизация растений. Екатеринбург. С.67–86.
- Филиппов Е.Г. 2007. *Dactylorhiza ochroleuca* (Wust. ex Boll.) Holub на Урале // Вестн. Тверского ун-та. №8 (36). С.177–180.

- Филиппов Е.Г. 2008. Морфологический и изоферментный анализ некоторых представителей рода *Cypripedium* России // Биотехнология как инструмент сохранения биоразнообразия растит. мира: Матер. 2-й Всерос. Науч.-практ. конф., Волгоград, 19–21 авг. 2008. Белгород. С.51–55.
- Филиппов Е.Г., Андропова Е.В. 2010. Особенности генетической структуры некоторых видов рода *Dactylorhiza* в России // Матер. 3-й Всерос. Науч.-практ. конф. «Биотехн. инструмент сохр. биоразн. раст. мира». Волгоград. С.356–360.
- Филиппов Е.Г., Андропова Е.В. 2011. Генетическая дифференциация представителей рода *Cypripedium* по данным изоферментного анализа // Генетика. Т.47. № 5. С.615–623.
- Филиппова Л.Н., Вылегжанин Т.Н. 1980. К вопросу о цветении трех видов орхидных // Биолого-флорист. исслед. в связи с охраной природы в Заполярье. Апатиты. С.60–66.
- Флеров А.А. 1938. Список растений Северного Кавказа и Дагестана. Ростов-на-Дону: Ростиздат. 694 с.
- Флора Мурманской области. 1954. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т.2. 288 с.
- Флора и растительность Калининградской области. 1987. 129 с.
- Флора Российского Дальнего Востока. 2000. Владивосток. Дальнаука. 456 с.
- Фридолин В.Ю. 1936. Животно-растительные сообщества района Хибинских гор // Биоценологические исследования 1930–1935 гг. М.-Л. 295 с.
- Харкевич С.С., Качура Н.Н. 1981. Редкие растения Советского Дальнего Востока и их охрана. М.: Наука. 234 с.
- Хмиль Т.С., Данилык *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. (*Orchidaceae*) // Вестн. Тверского ун-та. №8 (36). С.180–183.
- Хомутовский М.И. 2011. Эффективность опыления некоторых видов орхидных Валдайской возвышенности // И.И. Шамров (ред.). Матер. 9-й Межд. науч. конф. «Охрана и культивирование орхидей», Санкт-Петербург, 26–30 сент. 2011 г. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.456–461.
- Хомутовский М.И. 2012. Антэкология, семенная продуктивность и оценка состояния ценопопуляций некоторых видов орхидных (*Orchidaceae* Juss.) Валдайской возвышенности. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М.: Гл. бот. сад РАН. 23 с.
- Цавкелова Е.А. 2003. Микроорганизмы, ассоциированные с оранжерейными орхидными. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М.: МГУ. 23 с.
- Царевская Н.В. 1975. Любка двулистная // Биол. флора Московск. обл. М.: МГУ. Вып.1. С.11–17.
- Цвелев Н.Н. 1969. О некоторых редких растениях европейской части СССР // Новости сист. высш. раст. Вып.6. С.294–301.
- Цвелев Н.Н. 2000. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб.: Изд-во СМПХФА. 781 с.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). 1976. М.: Наука. 214 с.
- Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). 1978. М.: Наука. 132 с.
- Цепурите Б. Страздиньш Ю. 1983. Орхидные Латвии, включенные в Красную книгу СССР // А.М. Гродзинский (ред.). Охрана и культивирование орхидей. Киев. С.49.
- Цыганов Д.Н. 1983. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука. 197 с.
- Чап. Т.Ф. 1999. Пыльцеголовник красный (*Cephalanthera rubra* (L.) Rich.) на Самарской Луке // Т.М. Червченко (ред.). Охорона і культивування орхідей. Київ. С.85–87.
- Червона книга України. Рослинний Світ. 2009. / Я.П. Дідух (ред.). Київ: Глобалконсалтинг. 911 с.
- Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 990 с.
- Черняковская Е.Г. 1928. De *Ophrys apifera* Huds // Изв. Гл. Бот. сада. Т.22. № 2. С.34–35.
- Черняковская Е.Г. 1932. Сем. *Orchidaceae* // Флора Туркмении. Л.: Наука. С. 330–338.
- Черняковская Е.Г. 1941. Сем. *Orchidaceae* // Флора Узбекистана. Л.: Наука. С.522–533.
- Чиркова Н.Ю., Егошина Т.Л. 2011. Появление черт эксплерентности у некоторых видов семейства *Orchidaceae* в антропогенно измененных экосистемах // И.И. Шамров (ред.). Матер. 9-й Межд. науч. конф. «Охрана и культивирование орхидей», Санкт-Петербург, 26–30 сент. 2011 г. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.466–460.

- Чупракова Е.И., Савиных Н.П. 2012. Биоморфология и особенности ценопопуляций *Calypso bulbosa* (L.) Oakes сем. *Orchidaceae* в подзоне южной тайги // Вестн. Тверск. ун-та. Сер. Биология и экология. № 28. С.102–118.
- Шалыт М.С. 1960. Вегетативное размножение и возобновление высших растений и методы его изучения // Полевая геоботаника. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т.2. С.163–208.
- Шведчикова Н.К. 1990. О распространении орхидных в Крыму // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.95. Вып.6. С.76–78.
- Шеховцева Н.В., Маракаев О.А., Первушина К.А., Холмогоров С.В. 2011. Динамика структуры сообщества эндотрофных бактерий подземных органов *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó (*Orchidaceae*) в течение вегетации // И.И. Шамров (ред.). Матер. 9-й Межд. науч. конф. «Охрана и культивирование орхидей», Санкт-Петербург, 26–30 сент. 2011 г. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.474–478.
- Шибанова Н.Л. 2006. Некоторые особенности репродуктивной биологии орхидей Среднего Урала // Бот. журн. Т.91. С.1354–1369.
- Шибанова Н.Л., Хворостяная О.В. 2003. Состояние ценопопуляций двух видов рода *Cypripedium* L. на территории учебно-научной базы «Предуралье» // Вопросы экологии и природопользования в аграрном секторе: Матер. Всерос. науч.-практ. конф. Ижевск. М.: АНК. С.290–294.
- Шибнева И.В. 2008. Виды рода *Liparis* (*Orchidaceae*) на юге материковой части Дальнего Востока России // Фунд. и прикл. проблемы ботаники в начале XXI века. Матер. XII съезда РБО. Петрозаводск. С.148–150.
- Шибнева И.В. 2011. Что такое *Liparis japonica* (Miq.) Maxim Schltr. (*Orchidaceae*) – заметки флориста // И.И. Шамров (ред.). Матер. 9-й Межд. науч. конф. «Охрана и культивирование орхидей», Санкт-Петербург, 26–30 сент. 2011 г. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.482–485.
- Широков А.И., Коломейцева Г.Л., Буров А.В., Каменева Е.В. 2005. Культивирование орхидей европейской России. Н. Новгород. 64 с.
- Широков А.И., Крюков Л.А., Коломейцева Г.Л. 2007. Морфометрический анализ изменчивости семян некоторых видов орхидных Нижегородской области. // Вестн. Тверск. ун-та. № 8(36). С.205–208.
- Широков А.И., Крюков Л.А., Сырова В.В., Коломейцева Г.Л. 2011. Поливариантность начальных стадий онтоморфогенеза тубероидных орхидных *in vitro* // И.И. Шамров (ред.). Матер. 9-й Межд. науч. конф. «Охрана и культивирование орхидей», Санкт-Петербург, 26–30 сент. 2011 г. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.486–492.
- Шлотгауэр С.Д., Крюкова М.В. 2005. Флора охраняемых территорий побережья Российского Дальнего Востока: Ботчинский, Джугджурский заповедники, Шантарский заказник. М.: Наука. 264 с.
- Шмейдт О. 1980. *Dactylorhiza baltica* в культуре // В.В. Роост (ред.). Охрана и культивирование орхидей. Таллинн. С.79–82.
- Шмейдт О.М., Ягомяэ Ы.А. 1987. Некоторые интересные формы орхидных в Эстонии // Л.Н. Андреев (ред.). Охрана и культивирование орхидей. М. С.18–19.
- Эбель А.Л. 2007. *Lysiella oligantha* (*Orchidaceae*) – редкий вид флоры Алтая // Turczaninowia. Т.10. № 2. С.18–22.
- Экзерцева В.В., Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В., Никитина С.В. 1987. Некоторые особенности структуры ценопопуляций орхидных на северной границе ареала // Л.Н. Андреев (ред.). Охрана и культивирование орхидей. М. С.14–16.
- Юдин Ю.П. 1963. Реликтовая флора известняков на северо-востоке Европейской части СССР // Матер. по истории флоры и растительности СССР. М.-Л. Вып.4. С.493–571.
- Юркевич И.Д., Ярошенко Э.Л., Козло З.И., Сироткина Р.Г. 1983. Сезонный ритм развития редких и охраняемых видов растений лесных фитоценозов Белоруссии. Тез. докл. делегатского съезда Всесоюзн. Бот. О-ва. Л. С.288–289.
- Якубов В.В., Чернягина О.А. 2004. Каталог флоры Камчатки (сосудистые растения). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 165 с.

- Abadie J.-C., Puttsepp U., Gebauer G., Faccio A., Bonfante P., Selosse M.-A. 2006. *Cephalanthera longifolia* (Neottieae, Orchidaceae) is mixotrophic: a comparative study between green and nonphotosynthetic individuals // Can. J. Bot. Vol.84. P.1462–1477.
- Ackerman J.D. 1986. Mechanisms and evolution of food-deceptive pollination systems in orchids // Lindleyana. Vol.1. No.2. P.108–113.
- Ackerman J. D., Mesler M.R. 1979. Pollination biology of *Listera cordata* (Orchidaceae) // Am. J. Bot. Vol.44. No.7. P.820–824.
- Alexander C., Alexander J. 1984. Seasonal changes in populations of the orchid *Goodyera repens* Br. and it's mycorrhizal development // Trans. Bot. Soc. Edinburgh. Vol.44. No.3. P.219–227.
- Alexander C., Hadley G. 1983. Variation in symbiotic activity of *Rhizoctonia* isolates from *Goodyera repens* mycorrhizas // Trans. British Mycol. Soc. Vol.80. P.99–106.
- Allan B., Woods P., Clarke S. 1993. Wild orchids of Scotland. Edinburgh: HMSO. 135 p.
- Alm T. 1992. Floraen i Finmark: 4. Marihandmamilien (*Orchidaceae*) // Polarflorfen. Vol.16. No.1. P.89–148.
- Arditti J., Ghani A.K.A. 2000. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications // New Phytol. Vol.145. P.367–421.
- Arditti J., Oliva A.P., Michaud J.D. 1985. Practical germination of North American and related orchids. III. *Calopogon tuberosus*, *Calypso bulbosa*, *Cypripedium* species and hybrids, *Piperia elegans* var. *elata*, *P. maritima*, *Platanthera hyperborea*, and *P. saccata* // Amer. Orchid Soc. Bull. Vol.54. P.859–866.
- Arditti J., Michaud J.D., Oliva A.P. 1981. Seed germination of North American orchids. I. Native California and related species of *Calypso*, *Epipactis*, *Goodyera*, *Piperia* and *Platanthera* // Bot. Gaz. Vol.142. No.4. P.442–453.
- Arditti J., Michaud J.D., Healey P.L. 1979. Morphometry of orchid seeds. I. *Paphiopedilum* and native California and related species of *Cypripedium* // Amer. J. Botany. Vol.66. P.1128–1137.
- Arditti J., Michaud J.D., Healey P.L. 1980. Morphometry of orchid seeds. II. Native California and related species of *Calypso*, *Cephalanthera*, *Corallorhiza* and *Epipactis* // Amer. J. Bot. Vol.67. P.347–361.
- Arditti J., Ernst R., Yam T.W., Glabe C. 1990. The contributions of orchid mycorrhizal fungi to seed germination: a speculative review // Lindleyana. Vol.5. No.4. P.249–255.
- Arnell S. 1911. *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. x *Orchis maculata* L. // Svensk. Bot. Notis. Bd.5. S.135–136.
- Arnold R.E. 1927. *Listera ovata* // Orchid review. Vol.35. P.249.
- Averyanov L. 1990. A review of the Genus *Dactylorhiza* // J. Arditti (ed.). Orchid biology: reviews and perspectives. Portland: Timber Press. Vol.5. P.159–206.
- Averyanov L.V. 2000. The genus *Cypripedium* (Orchidaceae) in Russia // Lindleyana. Vol.15. No.4. P.147–221.
- Averyanov L.V., Nersesyan A. 2001. Orchidaceae // A. Takhtadjan (ed.). Flora of Armenia. Liechtenstein: Ruggell. Vol.10. P.165–226.
- Ayasse M., Schiestl F.P., Paulus H.F., Lofstedt C., Hansson B., Ibarra F., Francke W. 2000. Evolution of reproductive strategies in the sexually deceptive orchid *Ophrys sphegodes*: how does flower-specific variation of odour signals influence reproductive success // Evolution. Vol.54. P.1995–2006.
- Bailarote B.C., Lievens B., Jacquemyn H. 2012. Does mycorrhizal specificity affect orchid decline and rarity // Am. J. Bot. Vol.99. No.10. P.1655–1665.
- Balogh M.A. 1969. *Liparis loeselii* (L.) Rich. Velencei-Tavon // Botanikai Közlemények. Vol.56. No.1. P.17–19.
- Balogh M., Patko A., Vari L. 1980–1981. An intensity *Liparis* presence and its ecological significance on lake Velencei, Hungary // Ann. Univ. Sci. Budapestiensis. Sect. Biol. Vol.22–23. P.49–55.
- Banzinger H., Sun H.Q., Luo Y.-B. 2005. Pollination of a slippery lady slipper orchid in south-west China: *Cypripedium guttatum* (Orchidaceae) // Bot. J. Linn. Soc. Vol.148. P.251–264.
- Barthlott W., Zeigler B. 1981. Mikromorphologie der Samenschalen als systematische Merkmal bei Orchideen // Ber. Dtsche Bot. Ges. Bd.94. S.267–273.

- Bateman R.M., Denholm I. 1983. *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó subsp. *ochroleuca* (Boll.) P.F. Hunt and Summerhayes // *Watsonia*. Vol.14. P.410–411.
- Bateman R.M., Hollingsworth P.M., Preston J., Luo Yi-Bo, Pridgeon, M.W. Chase. 2003. Molecular phylogenetics and evolution of *Orchidinae* and selected *Habenariidinae* (*Orchidaceae*) // *Bot. Journ. Linn. Soc.* No. 142. P.1–40.
- Bateman R.M., Pridgeon A.M., Chase M.W. 1997. Phylogenetics of subtribe *Orchidinae* (*Orchidoideae*, *Orchidaceae*) based on nuclear ITS sequences. 2. Infrageneric relationships and reclassification to achieve monophyly of *Orchis* sensu stricto // *Lindleyana*. Vol.12. P.113–141.
- Batygina T.B., Andronova E.V. 2000. The orchid protocorm: an opinion // K.G. Mukerji, B.P. Chamola, A.K. Sharma (eds.). *Glimpses in Botany (India)*. New Dehli: APH Publ. Corp. P.60–74.
- Batygina T.B., Bragina E.A. 1997. Embryology and reproductive biology of *Hammarbya paludosa* (L.) Kuntze (*Orchidaceae*) // *Bull. Acad. Sci. Polon.* Vol.45. No.2–4. P.107–118.
- Batygina T.B., Luks Yu.A., Andronova E.V., Bragina E.A., Korchagina I.A. 2000. Micropropagation and possibilities to create artificial populations of rare species of orchids // *Abstr. 4th Intern. Symp. on vitro culture and horticultural breeding*. 2–7 July, 2000. Tampere. P.108.
- Baumann H., Künkele S. 1982. *Die wildwachsenden Orchideen Europas*. Stuttgart: Kosmos, Gesellschaft der Naturfreunde, Frankh'sche Verlagshandlung. 432 S.
- Beauverd G. 1935/36. Un cas spontané le chimère observé chez un *Gymnadenia conopsea* typical et son lusus albinos // *Bull. Soc. Bot. Geneve*. Ser.2. No.28. P.213–214.
- Bell A.D. 1991. *Plant form: an illustrated guide to flowering plant morphology*. N.Y.: Oxford University Press Inc. 341 p.
- Bell A.D., Tomlinson P.B. 1980. Adaptive architecture in rhizomatous plants // *Bot. J. of Linn. Soc.* Vol.80. P.125–160.
- Bernacki L. 1990. A new natural intergeneric hybrid x *Rhizantha intermedia* (*Orchidaceae*) in the floristic reservation Gora tut near Cieszyn // *Acta Univ. Wratislaviensis*. No.1055. P.195–201.
- Bernard N. 1905. Nouvelles e especes d'endopyte d'Orchidees // *C.R. Acad. Sci. Paris*. Vol.140. P.1272–1273.
- Bernard N. 1909. L'evolution dans la symbiose des orchidées et leur champignons commensaux // *Ann. Sci. Nat. Bot. Sér.9*. Vol.9. P.1–96.
- Beyrle H.F., Smith S.E., Peterson R.L., Franco C.M.M. 1995. Colonization of *Orchis morio* protocorms by a mycorrhizal fungus: effects of nitrogen nutrition and glyphosate in modifying the responses // *Can. J. Bot.* Vol.73. P.1128–1140.
- Bidartondo M.I., Burghardt B., Gebauer G., Bruns T.D., Read D.J. 2004. Changing partners in the dark: isotopic and molecular evidence of ectomycorrhizal liaisons between forest orchids and trees // *Proc. Royal Soc. London. Ser.B. Biol. Sci.* Vol.271. P.1799–1806.
- Bidartondo M.I., Bruns T.D. 2002. Fine-level mycorrhizal specificity in the Monotropoideae (*Ericaceae*): specificity for fungal species groups // *Molecular Ecology*. Vol.11. P.557–569.
- Billy A., Alleizette C. 1964. *Orchis militaris* et ses hybrides en Bassin Auvergne // *Bull. Soc. Bot. France*. Vol.3. No.1. P.101–102.
- Bjerke L.W., Strano K.-B. 2009. Orkideen tettbrudespore *Gymnadenia densiflora* i Nord-Norge // *Blyttia. Nordes Botan. Annales*. Vol.67. No.2. P.126–133.
- Blinova I.V. 2002. Why does *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (*Orchidaceae*) have only one green leaf in the Extreme North // *Journ. Eur. Orch.* Vol.34. No.1. P.19–34.
- Blinova I.V., Uotila P. 2011. *Chamorchis alpina* and *Epipactis helleborine* in the Murmansk Region, Russia, and assessments of the orchids in the Region using the IUCN Red List Red List Categories // *Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica*. Vol.87. P.21–28.
- Bonnardeaux Y., Brundrett M., Batty A., Dixon K., Koch J., Sivasithamparam. 2007. Diversity of mycorrhizal fungi in terrestrial orchids: compatibility webs, brief encounters, lasting relationships and alien invasions // *Mycol. Res.* Vol.111. P.51–61.
- Borsos O., Soó R. 1959. Geobotanische Monographie der Orchideen der pannonischen und karpatischen Flora. *Cephalanthera* // *Ann. Univ. Sci. Budapest*. Vol.2. P.59–93.

- Borsos O., Soó R. 1960. Geobotanische Monographie der Orchideen der pannonischen und karpatischen Flora. *Dactylorhiza* // Ann. Univ. Sci. Budapest. Vol.3. P.93–129.
- Boyden T.C. 1982. The pollination biology of *Calypso bulbosa* var. *americana* (Orchidaceae): Initial deception of bumblebee visitors // Oecologia. Vol.55. No.2. P.178–184.
- Bragina E.A. 1998. The peculiarities in the reproductive biology of *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze (Orchidaceae) in the Leningrad region // Proc. 7th Int. Congr. Ecology, 19–25 July 1998. Firenze. P.56.
- Bragina E.A., Batygina T.B. 2007. Monitoring of natural and artificial orchid populations in Leningrad region // Вестн. Тверск. ун-та. No.7(35). P.38–46.
- Bragina E.A., Batygina T.B., Nazarov V.V. 1996. Reproduction system of the *Hammarbya paludosa* (Orchidaceae) // Abstr. Conf. Reproduction Biology. Kew. London. P.29.
- Brown P.M. 2005. Additions and emendations to the wild orchids of North America, North of Mexico // Contrib. Bot. SIDA. Vol.21. No.4. P.2297–2319.
- Brundrett M.C., Scade A., Batty A.L., Dixon K.W., Sivasithamparam K. 2003. Development of in situ and ex situ seed baiting techniques to detect mycorrhizal fungi from terrestrial orchid habitats // Mycol. Res. Vol.107. P.1210–1220.
- Brunton D.F. 1986. The helleborine, *Epipactis helleborine* (Orchidaceae), in Northern Ontario // Can. Field Natur. Vol.100. No.1. P.127–130.
- Bruns T.D., Read D.J. 2000. In vitro germination of nonphotosynthetic, myco-heterotrophic plants stimulated by fungi isolated from the adult plants // New Phytol. Vol.148. P.335–342.
- Burgeff H. 1932. Saprophytismus und Symbiose: Stubien an tropischen Orchideen. Jena: G. Fischer. 249 S.
- Burgeff H. 1936. Samenkeimung der Orchideen und Entwicklung ihrer Keimpflanzen. Jena: G. Fischer. 312 S.
- Burgeff H. 1959. Mycorrhiza of Orchids // C.L. Withner (ed.). The Orchids – a scientific survey. N.Y.: Ronald Press. P.361–395.
- Buttler K.P. 1986. Orchideen. Die wildwachsenden Arten und Unterarten Europas, Vorderasiens und Nordafrikas. Munich: Mosaik Verlag. 287 S.
- Buttler K.P. 2001. Taxonomy of *Orchidaceae* tribe *Orchideae*, a traditional approach // J. European Orchids. Vol.33. No.1. P.7–32.
- Cameron D.D., Leake J.R., Read D.J. 2006. Mutualistic mycorrhiza in orchids: evidence from plant–fungus carbon and nitrogen transfers in the green-leaved terrestrial orchid *Goodyera repens* // New Phytol. Vol.171. P.405–416.
- Carey P.D. 1998. Modelling the spread of *Himantoglossum hircinum* (L.) Spreng. at a site in the south of England // Bot. J. Linn. Soc. Vol.126. P.159–171.
- Carlson M.C. 1938. Origin and development of shoots from the tips of roots of *Pogonia ophioglossoides* // Bot. Gazette. No.100. P.215–225.
- Catling P.M. 1980. Rain-assisted autogamy in *Liparis loeselii* (Orchidaceae) // Bull. Torrey Bot. Club. Vol.107. No.4. P.6–9.
- Catling P.M. 1983. Autogamy in Eastern Canadian *Orchidaceae*: a review of current knowledge and some new observation // Natur. Can. Vol.110. No.1. P.37–53.
- Cauwet-Marc A.M., Balayer M. 1986. Les Orchidees du Bassin mediterraneen. Contribution a l’etude caryologique des especes des Pyrenees orientales (France) et contrees limitrophes. II - Tribu des Ophrydæ Lindl. pro parte // Bull. Soc. Bot. France, Lett. Bot. No.133. P.265–277.
- Chase M.W. 2001. The origin and biogeography of *Orchidaceae* // A.M. Pridgeon, P.J. Cribb, M.W. Chase, F.N. Rasmussen (eds.). Genera Orchidacearum. Vol.2. Orchidoideae (Part 1). N.Y.: Oxford Univ. Press. P.1–5.
- Chen S.C. 1982. The origin and early differentiation of the *Orchidaceae* // Acta Phytotax. Sinica. Vol.17. P.9–22.
- Cingel N.A., van der. 1995. An atlas of orchid pollination. European orchids. Rotterdam: A.A. Balkema. 192 p.

- Clapham A.R., Tutin T.G., Warburg E.F. 1951–1957. Flora of the British Isles. Cambridge: University Press.
- Clements M.A. 1988. Orchid mycorrhiza association // *Lindleyana*. Vol.3. No.2. P.73–86.
- Clements M.A., Muir H., Cribb P.J. 1986. A preliminary report on the symbiotic germination of European terrestrial orchids // *Kew Bull.* Vol.41. No.2. P.437–445.
- Clifford H.T., Smith W.K. 1969. Seed morphology and classification of *Orchidaceae* // *Phytomorphology*. Vol.19. No.2. P.133–139.
- Coleman E. 1933. Further notes on pollination of *Spiranthes snensis* // *Victoria Nat.* Vol.50. No.1. P.61–64.
- Correll D.S. 1950. Native orchids of North America. California: Stanford Univ. Press. 399 p.
- Cozzolino S., Widmer A. 2005. Orchid diversity: an evolutionary consequence of deception // *Trends in ecology and evolution*. Vol.20. No.9. P.487–494.
- Cribb P.J. 1997. The genus *Cypripedium*. London: Royal Bot. Gard. Kew. 301 p.
- Currah R.S., Smreciu E.A., Hambleton S. 1990. Mycorrhizae and mycorrhizal fungi of boreal species of *Platanthera* and *Coeloglossum* (*Orchidaceae*) // *Can. J. Bot.* Vol.68. P.1171–1181.
- Currah R.S., Hambleton S., Smreciu E.A. 1988. Mycorrhizae and mycorrhizal fungi of *Calypso bulbosa* // *Amer. J. Bot.* Vol.75. No.5. P.739–752.
- Currah R.S., Sigler L., Hambleton S. 1987. New records and new taxa of fungi from the mycorrhizae of terrestrial orchids of Alberta // *Can. J. Bot.* Vol.65. P.2473–2482.
- Curtis J.T. 1937. Non-specificity of orchid mycorrhizal fungi // *Proc. Soc. Exp. Bio. and Med.* Vol.36. P.43–44.
- Curtis J.T. 1939. The relation of the specificity of orchid mycorrhiza fungi to the problem of symbiosis // *Amer. J. Bot.* Vol.26. P.390–398.
- Curtis J.T. 1943. Germination and seedling development in five species of *Cypripedium* L. // *Amer. J. Bot.* Vol.30. P.199–206.
- D'Emerico S.D., Cozzolino S., Pellegrino G., Pignone D., Scrugli A. 2002. Karyotype structure, supernumerary chromosomes and heterochromatin distribution suggest a pathway of karyotype evolution in *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*) // *Bot. J. Linn. Soc.* Vol.138. P.85–91.
- Dafni A. 1983. Pollination of *Orchis caspia* – a nectarless plant which deceives the pollinators of nectariferous species from other plant families // *J. Ecol.* Vol.71. P.467–474.
- Dafni A. 1987. Pollination in *Orchis* and related genera: evolution from reward to deception // J. Arditti (ed.). *Orchid biology: reviews and perspectives*. Vol.4. N.Y.: Cornell University Press. P.79–104.
- Dafni A., Ivri Y. 1981. The Flower Biology of *Cephalanthera longifolia* (*Orchidaceae*) – pollen imitation and facultative floral mimicry // *Pl. Syst. Evol.* Vol.137. No.4. P.229–240.
- Darwin C. 1862. On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects. London. 365 p.
- Davies P., Davies T., Huxley A. 1983. Wild Orchids of Britain and Europe. London: The Horarth Press. 272 p.
- Delforge P. 1995. Orchids of Britain and Europe. London: Harper Collins Publishers. 480 p.
- Delforge P. 1999. Contribution taxonomique et nomenclaturale au genre *Himantoglossum* (*Orchidaceae*) // *Naturalistes Belges*. Vol.80. P.387–408.
- Delforge P. 2006. Orchids of Europe, North Africa and the Middle East. London: A&C Black. 640 p.
- Dickson C.A., Parks W. 1994. Ten years of population counts of orchids at Dumbrook Loch meadow, Stirlingshire, and problems of management // *Glasgow Naturalist*. Vol.22. No.4. P.349–360.
- Dixon K.W. 1991. Seeder/Clonal concepts in Western Australian Orchids // T.C.E. Wells, J.H. Willems (eds.). *Population ecology of terrestrial orchids*. The Hague: SPB Academic Publishing. P.111–123.
- Dorland E., Willems J.H. 2002. Light climate and plant performance of *Ophrys insectifera*; a four-year field experiment in The Netherlands 1998–2001 // P. Kindlmann, J.H. Willems, D.F. Whigham (eds.). *Trends and fluctuations and underlying mechanisms in terrestrial orchid populations*. Leiden: Backhuys Publishers. P.225–238.
- Dorland E., Willems J.H. 2006. High light availability alleviates the costs of reproduction in *Ophrys insectifera* (*Orchidaceae*) // *J. Eur. Orch.* Vol.38. No.2. P.369–386.

- Dörr I., Kollmann R. 1969. Fine structure of mycorrhiza in *Neottia nidus-avis* (L.) L.C. Rich. (*Orchidaceae*) // *Planta*. Vol.89. No.4. P.372–375.
- Dowden A.O. 1975. To pollinate an orchid // *Audubon*. Vol.77. No.5. P.40–47.
- Downie D.G. 1940. On the germination and growth of *Goodyera repens* // *Trans. Proc. Bot. Soc. Edinburgh*. Vol.33. P.36–51.
- Downie D.G. 1941. Notes on the germination of some British orchids // *Trans. Proc. Bot. Soc. Edinburgh*. Vol.33. P.94–103.
- Downie D.G. 1943a. The source of the symbiont of *Goodyera repens* // *Trans. Proc. Bot. Soc. Edinburgh*. Vol.33. P.383–390.
- Downie D.G. 1943b. Notes on the germination of *Corallorhiza innata* // *Trans. Proc. Bot. Soc. Edinburgh*. Vol.33. P.380–382.
- Downie D.G. 1949. The germination of *Listera ovata* (L.) R.Br. // *Trans. Proc. Bot. Soc. Edinburgh*. Vol.35. P.126–130.
- Downie D.G. 1959. *Rhizoctonia solani* and orchid seed // *Trans. Bot. Soc. Edinburgh*. Vol.37. P.279–285.
- Dressler R.L. 1981. *Orchids – natural history and classification*. Cambridge: Harvard University Press. 332 p.
- Dressler R.L. 1993. *Phylogeny and classification of the orchid family*. Portland: Timber Press. 314 p.
- Dupperex A. 1961. *Orchids of Europe*. London: Blandford Press. 235 p.
- Dykyjova D. 2003. *Ekologie stredoevropskych orchideji*. Ceske Budejovice: Kopp. 115 p.
- Eberle G. 1972. Prachtiger Frauenschuh (*Cypripedium calceolus* L.) // *Jahrb. Ver. Schutze Alpenpflanzen*. Bd.37. S.7–18.
- Efimov P.G. 2008. Notes on *Epipactis condensata*, *E. rechingeri* and *E. purpurata* (*Orchidaceae*) in the Caucasus and Crimea // *Wildenowia*. Vol.30. P.72–80.
- Efimov P.G., Lauri R.K., Bateman R.L. 2009. *Neolindleya* Kraenzl. (*Orchidaceae*), an enigmatic and largely overlooked autogamous genus from temperate East Asia // *Kew Bulletin*. Vol.64. P.661–671.
- Efimov P.G. 2011. An intriguing morphological variability of *Platanthera* s.l. // *European J. Environm. Sci.* Vol.1. No.2. P.125–136.
- Ehlers B.K., Olesen J.M. 1997. The fruit-wasp route to toxic nectar in *Epipactis* orchids // *Flora*. Vol.192. P.223–229.
- Eichner Ch. 1979. Orchideen im Alpenraum // *Sitzungsber. Ges. Naturforsch. Freunde*. Bd.19. S.49–69.
- Ellenberg H. 1974. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas // *Scripta Geobotanica*. Bd.9. S.1–97.
- Ellenberg H., Weber H.E., Dull R., Volkmar W., Willg W., Dirck P. 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // *Scripta Geobotanica*. Bd.18. S.1–248.
- Ellis W. 2007. *Bladmineerders van Europa / Leafminers of Europe*. Zoologisch Museum Amsterdam. <http://www.bladmineerders.nl>.
- Faegri K., Pijl, van der L. 1971. *The principles of pollination ecology*. 2nd ed. Oxford: Pergamon Press. 291 p.
- Farrell L. 1985. *Orchis militaris* L. (*O. galatea* Poir., *O. rivini* Gouan, *O. tephrosanthos* Willd. & Sw.) // *Biological flora of the British Isles*. No.160. *J. Ecol.* Vol.73. No.3. P.1041–1053.
- Fast G. 1978. Über das Keimverhalten europäischer Erdorchideen bei asymbiotischer Aussat // *Die Orchidee*. Bd.29. P.270–274.
- Fast G. 1982. European terrestrial orchids (Symbiotic and asymbiotic methods) // J. Arditti (ed.). *Orchid Biology. II. Reviews and perspectives. Orchid seed germination and seedling culture – a manual*. N.Y.: Cornell University Press. P.309–326.
- Fast G. 1985. Zur Ökologie einiger mitteleuropäischer Waldorchideen unter besonderer Berücksichtigung der Bodenverhältnisse in Bayern // *Die Orchidee*. Bd.36. S.148–152.
- Fay M.F., Chase M.W. 2009. *Orchid biology: from Linnaeus via Darwin to the 21st century* // *Annals of Botany*. Vol.104. P.359–364.
- Fedtschenko B. 1899. Einige Pflanzen des Gouv. Moskau // *Bot. Centrallblatt*. Bd.77. H.3–4. S.1–108.
- Feuerherdt L., Petit S., Jusatis M. 2005. Distribution of mycorrhizal fungus associated with

- the endangered pink-lipped spider orchid (*Arachnorchis* (syn. *Caladenia*) *behrii*) at Warren Conservation Park in South Australia // N.Z. J. Bot. Vol.43. P.367–371.
- Filipek M. 1956. *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter w Puszy Augustowskiej // Spraw. Poznansk. Towarz. Przyjac. Nauk. No.3. P.48–53.
- Finet A. 1909. Orchidees de l Ile Sakhalin // Not. Syst. P.90–91.
- Flora Europaea. 1980. Vol.5. / G. Tutin et al. (eds.). Cambrige: Univ. Press. 452 p.
- Flora of North America. 2003. Vol.26. 590 p. (www.eFloras.org).
- Foley M.J.Y. 1990. The current distribution and abundance of *Orchis ustulata* L. in southern England // *Watsonia*. Vol.18. No.1. P.37–48.
- Foley M.J.Y. 1994. *Orchis ustulata* L. // A. Stewart, D.A. Pearman, C.D. Preston (eds.). Scarce Plants in Britain. INCC. P.290.
- Frankland J.C. 1990. Ecological methods of observing and quantifying soil fungi // Trans. Mycol. Soc. Japan. Vol.31. P.89–101.
- Freudenstein J.V. 1994. Character transformation and relationship in *Corallorhiza* (*Orchidaceae: Epidendroidae*). 2. Morphological variation and phylogenetic analysis // Amer. J. Bot. Vol.81. No.11. P.1458–1467.
- Freudenstein J.V., Doyle J.J. 1994. Character transformation and relationship in *Corallorhiza* (*Orchidaceae: Epidendroidae*). 1. Plastid DNA // Amer. J. Bot. Vol.81. No.11. P.1449–1457.
- Freudenstein J.V., Rasmussen F.N. 1999. What does morphology tell us about orchid relationships – a cladistic analysis // Amer. J. Bot. Vol.86. No.2. P.225–248.
- Fuchs A. 1919. *Gymnadenia conopsea* R. Br. x *Orchis traunsteineri* Saut. nov. hybr. // Mitt. Bayer. Bot. Gee. Vol.3. S.529–530.
- Fuchs A., Ziegenspeck H. 1922. Aus der Monographie des *Orchis Traunsteineri* Saut. // Botanisches Archiv. Bd.2. S.238–248.
- Fuchs A., Ziegenspeck H. 1924. Aus der Monographie des *Orchis Traunsteineri* Saut. V. Die Pilzverdauung der Orchideen // Botanisches Archiv. Bd.5. S.120–132.
- Fuchs A., Ziegenspeck H. 1925. Bau und Form der Wurzeln der einheimischen Orchideen in Hinblick auf ihre Aufgaben // Botanisches Archiv. Bd.11. S.290–379.
- Fuchs A., Ziegenspeck H. 1926a. Entwicklungsgeschichte der Axen der einheimischen Orchideen und ihre Physiologie und Biologie. I. *Cypripedium*, *Helleborine*, *Limodorum*, *Cephalanthera* // Botanisches Archiv. Bd.14. S.165–260.
- Fuchs A., Ziegenspeck H. 1926b. Entwicklungsgeschichte der Axen der einheimischen Orchideen und ihre Physiologie und Biologie. II. *Listera*, *Neottia*, *Goodyera* // Botanisches Archiv. Bd.16. S.360–413.
- Fuchs A., Ziegenspeck H. 1927. Entwicklungsgeschichte der Axen der einheimischen Orchideen und ihre Physiologie und Biologie. III // Botanisches Archiv. Bd.18. S.378–475.
- Füller F. 1962. *Goodyera* und *Spiranthes*. Die Neue Brehm-Bucherei. Teil 4. Wittenberg Lutherstadt. 48 S.
- Füller F. 1966. *Malaxis*, *Hammarbya*, *Liparis*. Die Orchideen Deutschlands. Die Neue Brehm-Bücherei. Nr.6(360). Wittenberg Lutherstadt. 48 S.
- Füller F. 1970. Frauenschuh und Riemenzunge: Die Orchideen von Deutschland. Die Neue Brehm-Bucherei, Berlin. T.1.
- Füller F. 1972a. *Dactylorhiza* und *Orchis*. Die Orchideen Deutschland. Die Neue Brehm-Bücherei. Ed.2. Nr.286. Wittenberg Lutherstadt. 127 S.
- Füller F. 1972b. Alpine and nordish-alpine Orchideen. Die Neue Brehm-Bucherei. Wittenberg Lutherstadt. 80 S.
- Füller F. 1978. *Gymnadenia*, *Platanthera*. Die Orchideen Deutschlands. Die Neue Brehm-Bücherei. Nr.8(205). Wittenberg Lutherstadt.
- Füller F. 1982. *Ophrys*. Die Orchideen Deutschlands. Die Neue Brehm-Bucherei. Wittenber Lutherstadt. 62 S.
- Füller F. 1986. *Epipactis* und *Cephalanthera*. Orchideen Mitteleuropas. Die Neue Brehm-Bucherei. Leipzig. Bd.5.

- Gebauer G., Meyer M. 2003. ^{15}N and ^{13}C natural abundance of autotrophic and mycoheterotrophic orchids provides insight into nitrogen and carbon gain from fungal association // *New Phytol.* Vol.160. P.209–223.
- Gelbrecht J., Hamel G. 1987. Eine bisher unbeschrieben *Epipactis*-Sippe // *Gleditschia.* Vol.15. No.2. P.203–204.
- Genera Orchidacearum. 1999. Vol.1. General Introduction, Apostasioideae, Cyripedioideae. N.Y.: Oxford University Press Inc. 197 p.
- Genera Orchidacearum. 2001. Vol.2. Orchidoideae (Part 1). N.Y.: Oxford Univ. Press Inc. 416 p.
- Girlanda M., Selosse M.A., Cafasso D., Brilli F., Delfino S., Fabbian R., Ghignone S., Pinelli P., Segreto R., Loreto F., Cozzolino S., Perotto S. 2006. Inefficient photosynthesis in the Mediterranean orchid *Limodorum abortivum* is mirrored by specific association to ectomycorrhizal *Russulaceae* // *Molecular Ecology.* Vol.15. P.491–504.
- Godfery M.J., Godfery H.M. 1933. Monograph and Iconograph of native British *Orchidaceae*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 259 p., 68 pl.
- Goebel K. 1901. Zur Biologia der Malaxideen // *Flora.* Bd.88. P.94–104.
- Gudzinskas Z. 2001. Diversity, state, and protection of *Orchidaceae* species in Lithuania // *J. Eur. Orch.* Vol.33. No.1. P.415–441.
- Gudzinskas Z., Ryla M. 1997. *Dactylorhiza ochroleuca* in Lithuania // *Botanica Lithuanica.* Vol.3. No.2. P.135–145.
- Gudzinskas Z., Ryla M. 1998. *Ophrys insectifera* L. in Lithuania // *Botanica Lithuanica.* Vol.4. No.3. P.329–334.
- Hadley G. 1970. Non-specificity of symbiotic infection in orchid mycorrhiza // *New Phytologist.* Vol.69. P.1015–1023.
- Hadley G. 1983. Symbiotic germination of orchid seed // *Orchid Review.* Vol.91. P.44–47.
- Hadley G., Williamson B. 1971. Analysis of the post-infection growth stimulus in orchid mycorrhiza // *New Phytologist.* Vol.70. P.445–455.
- Haegstrom C.-A. 1994. Does *Platanthera bifolia* subsp. *bifolia* (Orchidaceae) occur in Finland // *Ann. Bot. Fenn.* Vol.31. P.215–221.
- Halle F., Oldeman R.A.A. 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropican. Mason. 178 p.
- Halle F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. 1978. Tropical trees and forest: an architectural analysis. Berlin: Springer-Verlag. 441 p.
- Hamel G., Walter H. 1986. Orchideen. Bildtafeln mitteleuropäischer Arten. T.2. Formen and Bastarde. Jena. 63 S.
- Hammel St. 2005. Das Brandknabenkraut (*Orchis ustulata* L., 1753) – die Orchidee des Jahres 2005 in Deutschland // *J. Europ. Orchid.* Vol.35. No.1. S.30–46.
- Harley J.L. 1969. Biology of mycorrhiza. 2nd ed. London: Leonard Hill. 334 p.
- Harrap A., Harrap S. 2009. Orchids of Britain and Ireland. A field and site guide. London: A&C Black. 480 p.
- Harvais C., Hadley G. 1967. The relations between host and endophyte in orchid mycorrhiza // *New Phytol.* Vol.66. No.2. P.205–215.
- Harvais G. 1974. Notes of the biology of some native orchids of Tunder Bay, their endophytes and symbionts // *Can. J. Bot.* Vol.52. No.3. P. 451–460.
- Hazeldon E., Naisblitt T., Richards A. 1991. Differential pollination efficiency within a hybrid swarm between *Dactylorhiza purpurella* (T. et T.A. Steph) Soó and *D. fuchsii* (Druce) Soó // *Watsonia.* Vol.18. No.4. P.391–393.
- Hegi G. 1936. Illustrierte Flora von Mittel Europa. Ed.3. Vol.2. München. 402 p.
- Hansen C., Heinrich W. 1980. Zur Verbreitung von *Orchis militaris* L. und *Orchis purpurea* Huds. im Gebiet um Jena (Thuringen) // *Wiss. Z.F. Schiller. Univ. Jena. Math-Naturwiss.* Bd.29. H.1. S.71–77.
- Heslop-Harrison J. 1951. A comparison of some Swedish and British forms of *Orchis macutata* s.l. // *Svensk. Bot. Tidskr.* Bd.45. T.4. P.608–635.

- Heslop-Harrison J. 1954/55. On the hybridization of the common spotted orchid, *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Vermln. with the marsh orchids *D. purpurella* (T. and Steph.) Vermln. // Proc. Linn. Soc. London. Vol.167. P.176–185.
- Hitchcock C.L., Cronquist A., Ownbey M., Thompson J.W. 1969. Vascular plants of the Pacific northwest. Pt. 1: vascular cryptogams, gymnosperms and monocotyledons. Seattle: University of Washington Press. 914 p.
- Holm T. 1900. *Pogonia ophioglossoides*, a morphological and anatomical study // Amer. J. Sci. Ser. 4. Vol.9. P.13–19.
- Hu S.Y. 1975. The *Orchidaceae* of China // Quart. J. Taiwan Museum Vol.28. P.144–145.
- Huber F.K., Kaiser R., Santer W., Schiestee. 2005. Floral scent emission and pollinator attraction in two species of *Gymnadenia* (*Orchidaceae*) // J. Oecologia. Vol.142. No.4. P.564–575.
- Hultén E. 1926. Flora of Kamtchatka and the adjacent islands. // Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. Tredje Ser. Bd.5. T.1. P.1–346.
- Hultén E. 1950. Atlas over vaxternas utbredning i Norden. Stockholm: Fanerogamer och ormbunks växter.
- Hultén E. 1968. Flora of Alaska and neighboring territories. Stanford: Stanford University Press. 1032 p.
- Hultén E., Fries M. 1986. Atlas of North European vascular plants. Königstein: Koeltz Scientific Books. Vol.1. 172 p.
- Hunt P.F., Summerhayes V.S. 1965. *Dactylorhiza* Nevski, the correct generic name of the *Dactylorhiza* // Watsonia. Vol.6. No.2. P.128–133.
- Inghe O., Tamm C.O. 1988. Survival and flowering of perennial herbs. V. Patterns of flowering // Oikos. Vol.51. P.203–219.
- Inoue K. 1983. Systematics of the genus *Platanthera* (*Orchidaceae*) in Japan and adjacent region with special referens to pollination // J. Fac. Sci. Uni. Tokyo. Vol.13. P.285–374.
- Irmisch T. 1853. Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen. Leipzig. 82 S.
- Irwin M.J., Bougoure J.J., Dearnaley J.D.W. 2007. *Pterostylis nutans* (*Orchidaceae*) has a specific association with two *Ceratobasidium* root associated fungi across its range in Eastern Australia // Mycoscience. Vol.48. P.231–239.
- Iturralde-Vinent M.E., MacPhee R.D.E. 1996. Age and paleogeography of Dominican amber // Science. No.273. P.1850–1852.
- IUCN Red List of Threatened Plants. 1998 // K.S. Walter, H.J. Gillett (eds.). IUCN Red List of Threatened Plants. Compiled by the World Conservation Monitoring Centre. Gland, Cambridge: IUCN - The World Conservation Union. 862 p.
- Ivanov S.P., Fateryga A.V., Kholodov V.V. 2011. Pollination ecology of lizard orchid (*Himantoglossum caprinum*) in Crimea // И.И. Шамров (ред.). Матер. 9-й Межд. науч. конф. «Охрана и культивирование орхидей», Санкт-Петербург, 26–30 сент. 2011 г. М.: Т-во науч. изданий КМК. P.187–194.
- Jaagomae O. 1994. Orchids in Alemae plant reserve // T. Kull (ed.). Orchid Ecology and protection in Estonia. Tartu: ELF. P.25–31.
- Jacquemyn H., Brys R., Venderpitte K., Honna O., Roland-Ruiz I. 2006. Fine-scale genetic structure of life history stages in the fooddeceptive orchid *Orchis purpurea* // Molecular Biology. Vol.15. P.2801–2808.
- Jacquemyn H., Honnay O., Cammue B.P.A., Brys R., Lievens B. 2010. Low specificity and nested subset structure characterize mycorrhizal associations in five closely related species of the genus *Orchis* // Mol. Ecol. Vol.19. Iss.18. P.4086–4095.
- Jagiello M. 1990. Variability and distribution of some species from genus *Dactylorhiza* Necker ex Nevski in Poland // Acta Univ. Wratislaviensis. No.1055. P.45–55.
- Jakubska-Busse A. 2011. The pollination of *Epipactis* Zinn., 1757 (*Orchidaceae*) species in Central Europe – the significance of chemical attractants, floral morphology and concomitant insects // Acta Soc. Bot. Pol. Vol.80. No.1. P.49–57.
- Jersáková J., Johnson S.D., Kindlmann P. 2006. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids // Biological Reviews. Vol.81. P.219–235.

- Jersáková J., Kindlmann P., Striteský M. 2002. Population dynamics of *Orchis morio* in the Czech Republic under human influence // P. Kindlmann, J.H. Willems, D.F. Whigham (eds.). Trends and fluctuations and underlying mechanisms in terrestrial orchid populations. Leiden: Backhuys Publishers. P.209–224.
- Jersáková J., Kindlmann P. 2004. Reproductive success and sex variation in nectarless and rewarding orchids // Int. J. Plant Sci. Vol.165. P.779–785.
- Jones P.S. 1998. Aspects of the population biology of *Liparis loeselii* (L.) Rich. var. *ovata* Ridd. ex Godfrey (*Orchidaceae*) in the dune slacks of South Wales, UK // Bot. J. Linn. Soc. Vol.126. P.123–139.
- Juskiewicz-Swarczyzna B., Endler Z., Slomka W. 2006. Secondary expansion of *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soo in formerly arable areas in Notheastern Poland // J. Eur. Orch. Vol.38. No.2. P.287–288.
- Judd W.W. 1972. Wasps (Vespidae) pollinating helleborine, *Epipactis helleborine* (L.) Crantz at Owen Sound, Ontario // Proc. Entomol. Soc. Ontario. V. 102: P.115–118.
- Kaminska E., Miernicka D., Mroz I., Sarosiek J. 1990. Ecological organization of the population of *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó // Acta Univ. Wratislaviensis. No.1055. P.77–93.
- Kaminski P., Sarosiek J. 1990. Consideration on the age structure of *Epipactis palustris* (Mill.) populations // Acta Univ. Wratislaviensis. No.1055. P.181–188.
- Kemp R.J. 1987. Reappearance of *Orchis purpurea* Hudson in Oxfordshire // Watsonia. Vol.16. No.4. P.435–436.
- Klinge J. 1898. *Dactylorchis* Orchides subgeneris. Monographiae prodromus.1 // Acta Horti Petropolit. T.17. Iss.1.
- Klinge J. 1899a. Die mono- und polyphyletischen Formenkreise der *Dactylorchis*- Arten // Acta Hort. Petropol. T.17. Iss.2. No.6. S.1–79.
- Klinge J. 1899b. Zur Orientierung der Orchis-Bastarde und zur Polymorphie der *Dactylorchis*-Arten // Acta Hort. Petropol. T.17. Iss.2. No.5. S.1–65.
- Klinge J. 1899c. Zur geographischen Verbreitung und Entstehung der *Dactylorchis*-Arten // Acta Hort. Petropol. T.17. Iss.2. No.7. S.147–250.
- Klinge J. 1899d. Zwei neue bigenere Orchiden-Hybriden: *Gymnadenia conopsea* R. Br. x *Orchis Russowii* und *Coeloglossum viride* Hartm. x *Orchis turcestanica* // Acta Hort. Petropol. T.17. Iss.2. S.203–221.
- Knyasev M.S., Kulikov P.V., Knyaseva O.I., Semerikov V.L. 2000. Interspecific hybridization in northern eurasian *Cypripedium*: morphometric and genetic evidence of the hybrid origin of *C. ventricosum* // Lindleyana. Vol.15. P.10–20.
- Kolon K. 1995. Dynamics of population number of *Dactylorhiza majalis* (Rchb.) Hunt. et Summerh. in Krzydłina Wielka near Wolow // Acta Univ. Wratislaviensis. No.1717. P.79–90.
- Kolon K., Dudzic J., Krawczyk J., Sadowska A. 1993. Ecological characteristic of *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch population from Lysa Gora near Rzasnik // Acta Univ. Wratislaviensis. No.1515. P.99–104.
- Kosiba P., Sarosiek J., Wiewiorka Z. 1993. Effect of high-tension system 400 kV on population of *Dactylorhiza majalis* (Rchb.) Hunt et Summerh // Acta Univ. Wratislaviensis. No.1515. P.193–214.
- Koszella M. 1990. Ecological characteristic of the populations *Dactylorhiza majalis* (Reich.) Hunt. et Summerhayes and its habitat conditions in Kizuchow Locality (district Zielona Gora) // Acta Univ. Wratislaviensis. No.1055. P.57–69.
- Kozhevnikova A.D., Vinogradova T.N. 1999. Pseudobulb structure in some boreal terrestrial orchids // Syst. Geogr. Pl. Vol.68. P.59–65.
- Kranzlin F. 1913. *Orchidaceae* Sibirae // Рус. Бот. ж. T.1–2. C.17–26; T.3–4. C.29–60.
- Kranzlin F. 1931. *Orchidacearum* Sibirae enumerative // Repert. Sp. Nov. Fedde Beih. Bd.65. S.1–103.
- Krukowski-Zdanowicz J., Sarosiek J. 1993. Ekologiczna struktura populacji *Epipactis helleborine* (L.) Crantz w Gorze Slaskie // Acta Univ. Wratislaviensis. No.1515. P.3–64.
- Kugler H. 1970. Blütenökologie. Jena. 345 S.
- Kull T. 1987. Population ecology of *Cypripedium calceolus* L. // L. Laasimer, T. Kull (eds.). The plant cover of the Estonia SSR. Flora, vegetation and ecology. Tallinn. P.77–83.

- Kull T. 1998. Fruit-set and recruitment in populations of *Cypripedium calceolus* L. In Estonia // Bot. Journ. Linn. Soc. Vol.126. P.27–38.
- Kull T. 1999. *Cypripedium calceolus* L. // Biological Flora of the British Isles. J. Ecol. Vol.87. P.913–924.
- Kull T. 2002. Population dynamics of North Temperate Orchids // T. Kull, J. Arditti (eds.). Orchid Biology: reviews and perspectives. Vol.8. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers. P.139–167.
- Kullenberg B. 1951. *Ophrys insectifera* L. et les insects // Oikos. Vol.3. No.1–2. P.53–70.
- Kullenberg B. 1956. On the scents and colours of *Ophrys* flowers and their specific pollinators among the aculeate Hymenoptera // Sw. Bot. Tidskr. Bd.50. T.1. S.25–46.
- Kumazawa M. 1956. Morphology and development of the sinker in *Pecteilis radiata* (Orchidaceae) // Bot. Mag. Tokyo. Vol.69. No.820–821. P.455–461.
- Kumazawa M. 1958. The sinker of *Platanthera* and *Perularia* it's morphology and development // Phytomorphology Vol.8. No.1–2. P.137–145.
- Kümpel H. 1978. Der Bastard x Gymeorchis // Feddes Repert. Bd.89. T.5–6. P.353–358.
- Kümpel H. 1988. Über neue Orchideen aus dem Gebiet des Schwarzmeer – Kaukasus // Ber. Arbeitsk. Heim. Orch. Bd.5. H.1/2. S.24–37.
- Künkele S. 1969. Bemerkungen zu den autogamen *Epipactis*-Sippen in Württemberg // Jahresberichte Naturwiss. Ver. Wuppertal. Bd.23. S.104–105.
- Künkele S. 1970. Bemerkungen zu den autogamen Sippen der *Epipactis helleborine* (L.) Crantz in Württemberg // Mitt. Bl. Arb. Kreis. Heim. Orchid. Baden-Wurt. Bd.1(3). S.16–18.
- Künkele S., Lorenz R. 1994. *Liparis loeselii* (L.) Rich – Die Orchidee des Jahres 1994 // J. Eur. Orch. Vol.96. No.1. S.17–36.
- Kusano S. 1911. *Gastrodia elata* and its symbiotic association with *Armillaria mellea* // J. Coll. Agrical. Univ. Tokyo. Vol.4. P.1–66.
- Kuusk V. 1994. Native orchids in Estonia with some respect to Latvia and Lithuania // T. Kull (ed.). Orchid ecology and protection in Estonia. Tartu: ELF. P.5–9.
- Lammi A., Kuitunen M. 1995. Deceptive pollination of *Dactylorhiza incarnata*: an experimental test of the magnet species hypothes // Oecologia. No.101. P.500–503.
- Landolt E. 1977. Okologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora // Veroff. Geobot. Inst. Rubel. H.64. Zurich: Stiftung Riibel. 208 S.
- Lang D. 1980. Orchids of Britain. A field guide. Oxford Univ. Press. 213 p.
- Leake J.R., McKendrick S.L., Bidartondo M., Read D.J. 2004. Symbiotic germination and development of the myco-heterotroph *Monotropa hypopitys* in nature and its requirement for locally distributed *Tricholoma* spp. // New Phytologist. Vol.163. P.405–423.
- Lee Y.N. 1996. Flora of Korea. Seoul. 992 p.
- Leeson E., Haynes C., Wells T.C.E. 1991. Studies of phenology and dry matter allocation on *Dactylorhiza fuchsii* // T.C.E. Wells, J.H. Willems (eds.). Population ecology of terrestrial orchids. The Hague: SPB Academic Publishing. P.125–138.
- Lewis L. 2006. A new form of *Ophrys insectifera* L. // J. Eur. Orch. Vol.38. No.1. P.187–194.
- Liebel H.T., Gebauer G. 2011. Stable isotope signatures confirm carbon and nitrogen gain through ectomycorrhizas in the ghost orchid *Epipogium aphyllum* Swartz // Plant Biology. Vol.13. Iss.2. P.270–275.
- Light M.H.S., MacConaill M. 1989. Albinism in *Platanthera hyperborea* // Lindleyana. Vol.4. No.3. P.158–160.
- Light M.H.S., MacConaill M. 1991. Patterns of appearance in *Epipactis helleborine* (L.) Crantz. // T.C.E. Wells, J.H. Willems (eds.). Population ecology of terrestrial orchids. The Hague: SPB Academic Publishing. P.77–87.
- Light M.H.S., MacConaill M. 1994. Climate correlations with patterns of appearance of *Epipactis helleborine* (L.) Crantz. // P. Brederoo, D.W. Kapteyn den Boumeester (eds.). Eurorchis 92. Utrecht/ Haarlem: Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereeniging. P.30–44.

- Light M.H.S., MacConaill M. 1998. Factors affecting germinable seed yield in *Cypripedium calceolus* var. *pubescens* (Willd.) Correll and *Epipactis helleborine* (L.) Crantz (Orchidaceae) // Bot. J. Linn. Soc. Vol.126. P.3–26.
- Light M.H.S., MacConaill M. 2006. Appearance and disappearance of weedy orchid *Epipactis helleborine* // Folia Geobotanica. No.41. P.77–93.
- Light M.H.S., MacConaill M. 2011. Potential impact of insect herbivores on orchid conservation // Eur. J. Environmental Sci. Vol.1. No.2. P.115–124.
- Leitch I.J., Kahandawala I., Suda J., et al. 2009. Genome size diversity in orchids: consequences and evolution // Ann. Bot. Vol.104. P.469–481.
- Lind H., Franzen M., Pettersson B., Nilsson A. 2008. Metapopulation pollination in the deceptive orchid *Anacamptis pyramidalis* // Nordic J. Bot. Vol.25. Iss.3–4. P.176–182.
- Lindén B. 1980 Aseptic germination of seeds of northern terrestrial orchids // Ann. Bot. Fenn. Vol.17. P.174–182.
- Loy V.V., Gaponenko M.B. 2007. Features of population biology of *Spiranthes spiralis* Chevall. in Transcarpathia // Вестн. Тверского ун-та. №7 (35). С.216–220.
- Lojtnant B. 1978. Nomenclatural notes upon Scandinavian orchids // Feddes Repert. Vol.89. No.1. P.13–18.
- Lucke E. 1984. Samenstruktur und Samenkeimung europäischer Orchideen nach Veyret sowie weitere Untersuchungen. V. // Die Orchidee. Bd.35. S.153–158.
- Luer C.A. 1975. The Native Orchids of the United States and Canada excluding Florida. N.Y.: N.Y. Bot. Gard. 361 p.
- Maekawa F. 1975. The wild orchids of Japan in colour. Tokyo. 495 p.
- Makino T. 1944. An illustrated flora of Nippon. Tokyo. 688 p.
- Marczonek A. 1990. Environmental variability of *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch in Lower Silesia // Acta Univ. Wratislaviensis. No.1055. P.161–172.
- Marczonek A., Masluk A., Sarosiek J., Szymanska E. 1989. Ekologiczna organizacja populacji *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch w Chwaliszowie na PogorzuWalbrzyskim // Acta Univ. Wratislaviensis. No.973. P.3–16.
- Masuhara G., Katsuya K. 1992. Mycorrhizal differences between genuine roots and tuberous roots of adult plants of *Spiranthes sinensis* var. *amoena* (Orchidaceae) // Bot. Mag. Tokyo. Vol.105. P.453–460.
- Masuhara G., Kimura S., Katsuya K. 1988. Seasonal changes in the mycorrhiza of *Bletilla striata* (Orchidaceae) // Trans. Mycol. Soc. Japan. Vol.29. P.25–32.
- Mazzola P., Miceli G., Not R. 1982. Numeri cromosomici per la Flora Italiana // Inform. Bot. Italiana. No.14. P.275–279.
- McCormick M.K., Whigham D.F., Sloan D., O'Malley K., Hodkinson B. 2006. Orchid-fungus fidelity: a marriage meant to last // Ecology. Vol.87. P.903–911.
- McKendrick S.L., Leake J.R., Taylor D.L., Read D.J. 2000a. Symbiotic germination and development of myco-heterotrophic plants in nature: ontogeny of *Corallorhiza trifida* and characterization of its mycorrhizal fungi // New Phytol. Vol.145. P.523–537.
- McKendrick S.L., Leake J.R., Read D.J. 2000b Symbiotic germination and development of myco-heterotrophic plants in nature: transfer of carbon from ectomycorrhizal *Salix repens* and *Betula pendula* to the orchid *Corallorhiza trifida* through shared hyphal connections // New Phytol. Vol.145. P.539–548.
- McKendrick S.L., Leake J.R., Taylor D.L., Read D.J. 2002. Symbiotic germination and development of the myco-heterotrophic orchid *Neottia nidus-avis* in nature and its requirement for locally distributed *Sebacina* spp. // New Phytol. Vol.154. P.233–247.
- Meusel J.T., Jager E., Weinert B. 1965. Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora. Jena: Gustav Fisher.
- Miyabe K., Kudo Y. 1932. Flora of Hokkaido and Sachalin // J. Fac. Agr. Hokkaido Imp. Univ. Vol.26. No.3. P.1–315.

- Möller O. 1987. Die subterrane Innovation und der Wachstumszyklus einiger Erdorchideen // Die Orchidee. Bd.38. S.13-22.
- Möller O. 1988. Der Wuchs und die Innovation der *Spiranthes spiralis* // Die Orchidee. Bd.39. S.15–19.
- Mollison J.E. 1943. *Goodyera repens* and its endophyte // Trans. Proc. Bot. Soc. Edinburgh. Vol.33. P.391–403.
- Molvray M., Kores P.J., Chase M.W. 2000. Polyphyly of mycoheterotrophic orchids and functional influence on floral and molecular characters // K.L. Wilson, D.A. Morrison (eds.). Monocots: systematics and evolution. Melbourne: CSIRO. P.441–447.
- Mondrago'n-Palomino M., Theißen G. 2009. Why are orchid flowers so diverse Reduction of evolutionary constraints by paralogues of class B floral homeotic genes // Ann. Bot. Vol.104. P.583–594.
- Montfort C., Küsters G. 1940. Saprophytismus und Photosynthese. I. Biochemische und physiologische Studien an Humus-Orchideen // Botanisches Archiv. Bd.40. S.571–633.
- Mosquin T. 1970. The reproductive biology of *Calypso bulbosa* (Orchidaceae) // Can. Field. Nat. Vol.84. No.3. P.291–296.
- Mousley H. 1924. *Calypso* // J. N. Y. Bot. Gard. Vol.25. P.25–32.
- Mrkvicka A.C. 1990. Neue Beobachtungen zu Samenkeimung und Entwicklung von *Liparis loeselii* (L.) Rich. // Mitteilungsblatt, Arbeitskreis heimische Orchideen Baden-Wurtenberg. Bd.22. S.172–180.
- Mroz L. 1993. Ecological structure of *Dactylorhiza sambucina* (L.) Soó population from Jagoda Mt. (Rudawy Janowickie) // Acta Univ. Wratislawiensis. No.1515. P.167–178.
- Mroz L. 1994. Ecology of *Dactylorhiza sambucina* (L.) Soó in Sudety mountains // Acta Univ. Wratislawiensis. No.1605. P.103–160.
- Müller-Schneider P. 1977. Verbreitungsbiologie (Diasporologie) der Blütenpflanzen // Veroffn. Geob. Inst. der ETH. Zurich: Stiff. Rubel. H.61. 226 S.
- Nagayoshi T. 1996. Multiplication and breeding of Japanese wild orchid *Habenaria radiata* (Thunb.) Spreng. // Proc. APOC5. Fukuoka. P.225–227.
- Nakai T.A. 1952. Synoptical sketch of Korean Flora // Bull. Nat. Sci. Museum Tokyo. Vol.31. P.1–152.
- Nazarov V. 1995. Pollination of *Steveniella satyrioides* (Orchidaceae) by wasps (Hymenoptera, Vespoidea) in the Crimea // Lindleyana. Vol.10. No.2. P.109–114.
- Neiland M.R.M. 1994. Reproductive ecology of British and Mediterranean orchids. Ph.D. thesis. University of Aberdeen, Aberdeen, Scotland.
- Neiland M.R.M., Wilcock C.C. 1995. Maximisation of reproductive success by European Orchidaceae under conditions of infrequent pollination // Protoplasma. Vol.187. P.39–48.
- Neiland M.R.M., Wilcock C.C. 1998. Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae // Am. J. Bot. Vol.85. No.12. P.1657–1671.
- Nieschalk A., Nieschalk C. 1970. Die Gattung *Epipactis* (Zinn.) Sw. emend. L. C. Rich. in Nordhessen // Abh. Ver. Naturk., Kassel. Bd.43. S.1–40.
- Nieuwdorp P.J. 1972. Some observations with light and electron microscope on the endotrophic mycorrhiza of orchids // Acta Bot. Neerl. Vol.21. No.2. P.128–144.
- Nilsson L.A. 1978a. The pollination ecology of *Epipactis palustris* (Orchidaceae) // Bot. Notiser. Vol.131. P.355–368.
- Nilsson L.A. 1978b. Pollination ecology and adaptation in *Platanthera chlorantha* (Orchidaceae) // Bot. Notiser. Vol.131. P.35–51.
- Nilsson L.A. 1979a. The pollination ecology of *Herminium monorchis* (Orchidaceae) // Bot. Notiser. Vol.132. P.537–549.
- Nilsson L.A. 1979b. Anthecological studies on the Lady's Slipper *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) // Bot. Notiser. Vol.132. P.329–347.
- Nilsson L.A. 1980. The pollination ecology of *Dactylorhiza sambucina* (Orchidaceae) // Bot. Notiser. Vol.133. P.367–385.
- Nilsson L.A. 1981. The pollination ecology of *Listera ovata* (Orchidaceae) // Nord. J. Bot. Vol.1. No.4. P.461–480.

- Nilsson L.A. 1983a. Anthecology of *Orchis mascula* (*Orchidaceae*) // Nord. J. Bot. Vol.3. P.157–179.
- Nilsson L.A. 1983b. Mimesis of bellflower (*Campanula*) by the red helleborine orchid *Cephalanthera rubra* // Nature. Vol.305. No.5937. P.799–800.
- Nilsson L.A. 1984. Anthecology of *O. morio* (*Orchidaceae*) and its outpost in the North // Nova Acta Regiae Soc. Sci. Upsaliensis. Vol.3. P.167–180.
- Nilsson L.A. 1985. Characteristics and distribution of intermediates between *Platanthera bifolia* and *P. chlorantha* (*Orchidaceae*) in the Nordic countries // Nord. J. Bot. Vol.5. No.5. P.407–419.
- Nilsson L.A. 1992a. Orchid pollination biology // Tree. Vol.7. No.8. P.255–259.
- Nilsson L.A. 1992b. Animal pollinators adjust plant gender in relation to floral display: evidence from *Orchis morio* (*Orchidaceae*) // Evol. Trends in Plants. Vol.6. No.1. P.33–40.
- Nilsson S. 1979. Orchids of Northern Europe. Harmondsworth (Middlesex, England) etc: Penguin Books Ltd. 146 p.
- Nishikawa T., Ui T. 1976. Rhizoctonia's isolated from wild orchids in Hokkaido // Trans. Mycol. Soc. Japan. Vol.17. P.77–84.
- Nishimura G. 1991. Comparative morphology of cotyledonous orchid seedlings // Lindleyana. Vol.6. P.140–146.
- Nordhagen R. 1943. Sikkilsdalen og Norges fjellbeiter; en plantesosiologisk monografi // Bergens Museum Skrifter. Bd.22. S.1–607.
- Ogura Y. 1953. Anatomy and morphology of the subterranean organs in some *Orchidaceae* // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo. Vol.3. No.6. P.135–157.
- Ogura-Tsujita Y., Yukawa T. 2008. *Epipactis helleborine* shows strong mycorrhizal preference towards ectomycorrhizal fungi with contrasting geographic distributions in Japan // Mycorrhiza. Vol.18. No.6–7. P.331–338.
- Oh G.S., Chung M.Y., Chung S.G., Chung M.G. 2001. Contrasting breeding systems *Liparis kumokiri* and *L. makinoana* (*Orchidaceae*) // Ann. Bot. Fenn. Vol.38. P.281–284.
- Ohwi J. 1965. Flora of Japan. Washington: Smithsonian Institution. 1067 p.
- Okuyama H., Averyanov L. 1995. *Cypripedium* orchids of the Russian Far East // Wild Orchid J. Vol.9. P.62–71.
- Oryu M., Kondo K. 2001. Relationship between *Pogonia japonica* of East Asia and *Pogonia ophioglossoides* of Southeastern North America // H. Nagata, S. Ichihashi (eds.). Proceedings of 7th Asia Pacific Orchid Conference. Aichi: Secretariat of APOC7. P.91–92.
- Pauw A. 2006. Floral syndromes accurately predict pollination by a specialized oil-collecting bee (*Rediviva peringueyi*, Melittidae) in a guild of South African orchids (*Coryciinae*) // Am. J. Bot. Vol.93. P.917–926.
- Peakall R., Beattie A.J. 1996. Ecological and genetic consequences of pollination by sexual deception in the orchid *Caladenia tentaculata* // Evolution. Vol.50. P.2207–2220.
- Peakall R., Schiestl F.P. 2004. A mark-recapture study of male *Colletes cunicularius* bees: implications for pollination by sexual deception // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol.56. P.579–584.
- Pedersen H.Æ., Faurholdt N. 1997. Baltisk Gøgeurt (*Dactylorhiza majalis* ssp. *baltica*) – første sikre fund i Danmark // Flora og Fauna. Vol.103. No.4. P.95–105.
- Pedersen H.Æ. 1994. Hjertebladet Fliglaebe (*Listera cordata* (L.) R. Br.) - sociologi og økologisk amplitude i Danmark // Flora og Fauna. Vol.100. No.2. P.63–72.
- Peitz E. 1962. *Coeloglossum viride*. Dhauner Echo. 11.
- Peitz E. 1972. Zusammenstellung aller bisher Deutschland Bastarde der in Deutschland verbreiten Orchideen // Jb. Natur. Ver. Wuppertal. Bd.25. S.167–200.
- Perner H., Averyanov L. 1995. *Cypripedium shanxiense* Chen im Fernen Osten Russland // Die Orchidee. Bd.46. S.196–197.
- Perring F. 1962. Hints in the determination of some critical species, microspecies, varieties and hybrids in the British flora // Proceed. Bot. Soc. Brit. Isles. P. 78–93.
- Perttula V. 1941. Untersuchungen über die generative und vegetative Vermehrung der Blütenpflanzen // Ann. Sci. Fenn. Ser.A. Bd.58. S.1–388.

- Petterson B. 1947. On some hybrid populations of *Orchis incarnata* x *maculata* // Svensk. Bot. Tidskr. Vol.41. No.1. P.115–140.
- Pijl L., van der, Dodson C. 1966. Orchid flowers. Their pollination and evolution. Coral Gables: Univ. Miami Press. 214 p.
- Pitkin B., Ellis W., Plant C., Edmunds R. 2011. The leaf and stem mines of British flies and other insects. [http:// www.ukflymines.co.uk/](http://www.ukflymines.co.uk/).
- Porsh B. 1958. Wild fodder plants of sika deer. 98 p.
- Potůček O. 1990. The Czechoslovak orchids and their endangerment // Acta Univ. Wratislaviensis. No.1055. P.203–210.
- Pridgeon A.M., Chase M.W. 1995. Subterranean axes in tribe Diurideae (Orchidaceae): morphology, anatomy and systematic significance // Amer. J. Bot. Vol.82. No.12. P.1473–1495.
- Pridgeon A.M., Cribb P.J., Chase M.W., Rasmussen F.N. (eds.) 2001. Genera Orchidacearum. Vol.2. Orchidoideae (Part 1). Oxford Univ. Press. 416 p.
- Prillieux E. 1856. De la structure anatomique et du mode de vegetation du *Neottia nidus-avis* // Ann. Sci. Nat. Bot. Ser.3. No.5. P.267–279.
- Pritchard H.W., Prendergast F.G. 1990. Viability testing in terrestrial orchid seed // Acta Univ. Wratislaviensis. No.1055. P.11–16.
- Procházka F. 1980. Naše orchideje. Pardubice. 296 p.
- Procházka F., Velisek V. 1983. Orchideje naší přírody. Praha: Academia. 279 p
- Ramírez S.R., Gravendeel B., Singer R.B., Marshall C.R., Pierce N.E. 2007. Dating the origin of the Orchidaceae from a fossil orchid with its pollinator // Nature. Vol.448. P.1042–1045.
- Rasmussen H.N. 1986. The vegetative architecture of orchids // Lindleyana. Vol.1. No.1. P.42–50.
- Rasmussen H.N. 1992. Seed dormancy patterns in *Epipactis palustris* (Orchidaceae): requirements for germination and establishment of mycorrhiza // Physiologia Plantarum. Vol.86. P.161–167.
- Rasmussen H.N. 1995. Terrestrial orchids from seed to mycotrophic plant. N.Y.: Cambridge Univ. Press. 444 p.
- Rasmussen H.N., Johansen B., Andersen T.F. 1991. Symbiotic in vitro culture of immature embryos and seeds from *Listera ovata* // Lindleyana. Vol.6. P.134–139.
- Rasmussen H.N., Rasmussen F.N. 1991. Climatic and seasonal regulation of seed plant establishment in *Dactylorhiza majalis* inferred from symbiotic experiments in vitro // Lidleyana. Vol.6. P.221–227.
- Rasmussen H.N., Whigham D.F. 1993. Seed ecology of dust seeds in situ: a new study technique and its application in terrestrial orchids // Am. J. Bot. Vol.80. P.1374–1378.
- Rasmussen H.N., Whigham D.F. 2002. Phenology of roots and mycorrhiza in orchid species differing in phototropic strategy // New Phytol. Vol.154. P.797–807.
- Ravnik V. 1972. Nekoje o problematiki orchideje *Dactylorhiza maculata* (L.) Soč' s.lat. // Biol. Vestnik. Vol.20. P.31–37.
- Reeves L., Reeves T. 1984. Life history and reproduction of *Malaxis paludosa* in Minnesota // Amer. Orchid. Soc. Bull. Vol.53. No.12. P.122–141.
- Reinhammar L.G. 1998. Systematics of *Pseudorchis albida* s. l. (Orchidaceae) in Europe and North America // Bot. J. Linn. Soc. Vol.126. P.363–382.
- Reinhard H.R., Goltz P., Peter R., Wildermuth H. 1991. Die Orchideen der Schweiz und angrenzender Gebiete. Fotorotar AG, Egg. 348 S.
- Renz J. 1978. Orchidaceae Juss. // K.H. Rechinger (ed.). Flora Iranica. No.126. P.1–220.
- Renz J., Taubenheim G. 1984. Orchidaceae // P.H. Davis (ed.). Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Vol.8. Edinburgh. P.450–552.
- Rose F. 1948. *Orchis purpurea* // J. Ecol. Vol.36. P.366–377.
- Rothmaler W. 1982. Exkursionflora für die Gebiete der DDR und BRD. Berlin. 613 S.
- Rothmaler W. Exkursionflora von Deutschland. 1999. D.2. Berlin. 640 p.
- Roy M., Yagame T., Yamato M., et al. 2009. Ectomycorrhizal *Inocybe* species associate with the mycoheterotrophic orchid *Epipogium aphyllum* but not its asexual propagules // Ann. Bot. Vol.104. P.595–610.

- Rudecki A.L., Sporek K. 1995. Ecological characteristic of *Dactylorhiza majalis* (Rchb.) Hunt et Summerh. population from Hutytowa in Zywiecki Landscape Park // Acta Univ. Wratislaviensis. No.1717. P.33–44.
- Ruppert J. 1918–1919. Zwei neue Farbenspielarten von *Cephalanthera ensifolia* Rich. // Allg. Bot. Bd.10. S.24–25.
- Rybak I. 1993. Ecology of selected *Dactylorhiza majalis* (Reichenb.) Hunt et Summerhayes populations from Makolno near Zloty Stok // Acta Univ. Wratislaviensis. No.1515. P.131–154.
- Ryla M. 2001. Diversity, state and protection of *Dactylorhiza* species in Lithuania // J. Eur. Orch. Vol.33. No.1. P.495–516.
- Salisbury E.J. 1942. The reproductive capacity of plants: studies in Quantitative biology. London. 244 p.
- Salisbury R.A. 1804. On the germination of seeds of Orchideae // Trans. Linn. Soc. London. Vol.7. P.1–29.
- Saliva M., Widmer A. 1999. Genetic and floral divergence among sympatric populations of *Gymnadenia conopsea* s. l. (*Orchidaceae*) with different flowering phenology // Int. J. Plant Sci. Vol.160. No.5. P.897–905.
- Salmia A. 1989. Features of endomycorrhizae infection of chlorophyllfree and green forms of *Epipactis helleborine* (*Orchidaceae*) // Ann. Bot. Fenn. Vol.26. No.1. P.15–26.
- Sanford W.W. 1974. The ecology of orchids // C. Witner (ed.). The Orchids: scientific studies. P.1–100.
- Sarosiek J., Szymanska E. 1986. Ecological organisation of population *Dactylorhiza majalis* (Rchb.) Hunt et Summerh. in Chwalisewa near Pogozu Walbrysky // Prace Bot. Vol.33. No.775. P.55–70.
- Sarosiek J., Kolon K., Giza G., Wojcik G. 1990a. Ecological characteristic of populations of *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter in Augustow Forest // Acta Univ. Wratislaviensis. No.1055. P.95–102.
- Sarosiek J., Krukowski-Zdanowicz J., Woroniecka G. 1990. The ecological organization of *Epipactis palustris* (Mill.) Cr. population in Augustow Forest // Acta Univ. Wratislaviensis. No.1055. P.173–180.
- Sato K., Tanaka R., Taniguchi K., Miyagawa H., Okada M. 1987. Clonal mass-propagation of orchids by means of tissue cultured primordia // K. Kondo, K. Hashimoto (ed.). Proceedings of the World Orchid Hiroshima Symposium. Hiroshima: The Executive Committee of the WOHS. P.129–139.
- Schmeidt O. 1996. Estonia Orchideed. Tallinn: Varrak. 144 p.
- Schmid W., Reinhard H., Golz P. 1974. *Coeloglossum viride* (L.) Hartm. x *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó s.l. – erst Fund in der Schweiz // Die Orchidee. Bd.25. S.69–74.
- Schremmer F. 1959. Blütenbiologische Beobachtungen in Istrien // Osterr. Bot. Z. Bd.106. S.177–202.
- Schulze M. 1894. Die Orchideen Deutschlands. Deutsch-Österreich und der Schweiz. Gera.
- Schumacher T., Bendiksen E., Halvorsen R. 1982. Sjeldne og sarbare pkantearter i Sor-Norge. IV. Knottblom (*Malaxis monophyllos*) // Blyttia. Vol.40. No.2. P.85–93.
- Scopece G., Musacchio A., Widmer A., Cozzolino S. 2007. Patterns of reproductive isolation in Mediterranean deceptive orchids // Evolution. Vol.61. P.2623–2342.
- Selosse M.-A., Burghardt B., Gebauer G., Julou T., Berveiller D., Damesin C. 2005. Mixotrophy in orchids: insights from a comparative study of green individuals and nonphotosynthetic individuals of *Cephalanthera damasonium* // New Phytol. Vol.166. No.2. P.639–653.
- Selosse M.-A., Faccio A., Scappatica G., Bonfante P. 2004. Chlorophyllous and achlorophyllous specimens of *Epipactis microphylla* (Neottieae, *Orchidaceae*) are associated with ectomycorrhizal Septomycetes, including Truffles // Microbial ecology. Vol.47. P.416–426.
- Selosse M.-A., Weib M., Jany J.-L., Tillier A. 2002. Communities and populations of sebacinoïd basidiomycetes associated with the achlorophyllous orchid *Neottia nidus-avis* (L.) L.C.Rich. and neighbouring tree ectomycorrhizae // Molecular Ecology. Vol.11. P.1831–1844.
- Senghas K., Sundermann H. (ed.) 1970. Probleme der Orchideengattung *Epipactis*. Tamtéz. 23. 132 p.
- Sharman B.C. 1939. The development of the sinker of *Orchis mascula*. Bot. J. Linn. Soc. Vol.52. No.342. P.145–158.
- Shefferson R.P., Weiß M., Kull T., Taylor D.L. 2005. High specificity generally characterises mycorrhizal association in rare lady's slipper orchids, genus *Cypripedium* // Mol. Ecol. Vol.14. P.613–626.

- Sheviak C.J. 1999. The identities of *Platanthera hyperborea* and *P. huronensis*, with the description of a new species from North America // *Lindleyana*. Vol.14. No.4. P.193–203.
- Sheviak O.L. 1974. An introduction to the ecology of Illinois Orchidaceae III. St. Mus. Sci. Paper. 14.
- Shipunov A.B., Fay M.F., Chase M.W. 2005. Evolution of *Dactylorhiza baltica* (Orchidaceae) in European Russia: evidence from molecular markers and morphology // *Bot. J. Linn. Soc.* P.147–164.
- Skogen A. 1974. Autecological studies of *Hammarbya paludosa* at Hitra, Central Norway // *Norw. J. Bot.* Vol.21. No.1. P.53–68.
- Smreciu E.A., Currah R.S. 1989. Symbiotic germination of seeds of terrestrial orchids of North America and Europe // *Lindleyana*. Vol.1. P.6–15.
- Somsak L. 1982. *Gymnadenio-Nardetum* Moravec 1965 in Knilek-Flusetal (Slovenske Podohorie-Gebirge) // *Acta Fac. rer. natur. Univ. Comen. Bot.* Vol.29. P.27–38.
- Soó R. 1960. Synopsis generic *Dactylorhiza* (*Dactylorchis*) // *Ann. Univ. Sci. Budapest. Sect. Biol.* Vol.3. P.335–367.
- Soó R. 1969. A short survey of the orchid of the Soviet Union // *Ann. Univ. Sci. Budap.* Vol.11. P.53–74.
- Soó R., Borsos O. 1966. Geobotanische Monographie der pannonischen und karpatischen Flora // *Ann. Univ. Sci. Budapest. Sect. Biol.* Vol.8. P.315–336.
- Soó R., Javorka S. 1951. *A Magyar Növényvilág Kézikönyve*. Budapest: Akad. Kiado.
- Soyrinki N. 1987. Über die Periodizität im Blüten von *Epipogium aphyllum* (Orchidaceae) // *Mem. Soc. Fauna Flora Fenn.* Vol.63. No.2. P.63–72.
- Squirrel J., Hollingsworth P.M., Bateman R.M., Dickson H.S., Light M.H.S., MacConaill M., Tebbitt M.C. 2001. Partitioning and diversity of nuclear and organelle markers in native and introduced populations of *Epipactis helleborine* (Orchidaceae) // *Amer. J. Bot.* Vol.88. No.8. P.1409–1418.
- Stark C., Babik W., Durka W. 2009. Fungi from the roots of the common terrestrial orchid *Gymnadenia conopsea* // *Mycological research*. Vol.113. P.952–959.
- Steiner K.E., Whitehead V.B., Johnson S.D. 1994. Floral and pollinator divergence in 2 sexually deceptive South African orchids // *Amer. J. Bot.* Vol.81. P.185–194.
- Stephan G. 1988. Ergebnisse der asymbiotischen Samenvermehrung von *Spiranthes spiralis* (L. C. Rich.) und einige darüber hinausgehende Betrachtungen // *Die Orchidee*. Bd.39. S.19–25.
- Stern W.L. 1997. Vegetative anatomy of subtribe Orchidinae (Orchidaceae) // *Bot. J. Linn. Soc.* Vol.124. P.121–136.
- Stojanoff N. 1917. Über die vegetative Fortpflanzung der Ophrydineen // *Flora. N.S.* Bd.9. S.1–39.
- Stoutamire W.P. 1991. Annual growth cycle of *Cypripedium candidum* Muhl. root system in an Ohio Prairie // *Lindleyana*. Vol.6. P.235–240.
- Stoutamire W.P. 1964. Seed and seedling of native orchids // *Michigan Bot.* Vol.3. P.107–119.
- Stoutamire W.P. 1974. Terrestrial Orchid Seedlings // C.L. Withner (ed.). *The orchids: Scientific studies*. N.Y.: Wiley Interscience. P.101–129.
- Stuckey J.H. 1967. Environmental factors and the growth of native orchids // *Amer. J. Bot.* Vol.54. P.232–241.
- Sugiura N. 1996b. Pollination of the orchid *Epipactis thunbergii* by syrphid flies (Diptera: Syrphidae) // *Ecological Research*. Vol.11. P.249–255.
- Sugiura N., Yamaguchi T. 1997. Pollination of *Goodyera foliosa* var. *maximowicziana* (Orchidaceae) by the Bumblebee *Bombus diversus diversus* // *Plant Species Biol.* Vol.12. P.9–14.
- Sugiura N., Okajima Y., Maeta Y. 1997. A note on the pollination of *Oreorchis patens* (Orchidaceae) // *Ann. Tsukuba Bot. Gard.* Vol.16. P.69–74.
- Sugiura N., Goubara M., Kitamura K., Inoue K. 2002b. Bumblebee pollination of *Cypripedium macranthos* var. *rebunense* (Orchidaceae) a possible case of floral mimicry of *Pedicularis schistostegua* (Orobanchaceae) // *Plant Syst. Evol.* Vol.235. P.198–195.
- Sugiura N., Miyazaki S., Nagaiishi S. 2006. A supplementary contribution of ants in the pollination of an orchid, *Epipactis thunbergii* usually pollinated by hover flies // *Plant Syst. Evol.* Vol.258. No.1–2. P.17–26.

- Summerhayes V. 1951. Wild Orchids of Britain. London: Collins. 366 p.
- Sun M., Wong K.C. 2001. Genetic structure of three orchid species with contrasting breeding system using RAPD and allozyme markers // Amer. J. Bot. Vol.88. No.12. P.2180–2188.
- Sundermann H. 1961. Standorte europäischer Orchideen. I. Gliederung in Standorttypen // Die Orchidee. Bd.12. S.131–137.
- Sundermann H. 1962. Standorte europäischen Orchideen // Die Orchideen. Bd.3. Nr.3.
- Sundermann H. 1975. Europäische und mediterrane Orchideen. Hildelheim. 243 S.
- Suneson S. 1951. Fynd av dikotimiskt forgrenad *Orchis mascula* Sverige // Bot. Notis. No.3.
- Takahashi C. 2001. Axenic seed germination of Japanese *Pogonia japonica*, *P. minor* and their F and F hybrids // H. Nagata, S. Ichihashi (eds.). Proceedings of 7th Asia Pacific Orchid Conference. Aichi: Secretariat of APOC7. P.93–94.
- Takahashi K. 2001. Symbiotic association between several orchid mycorrhiza and Japanese terrestrial orchid *Habenaria radiata* Spreng. in seedling growth // H. Nagata, S. Ichihashi (eds.). Proceedings of 7th Asia Pacific Orchid Conference. Aichi: Secretariat of APOC7. P.51–53.
- Tali K. 1996. Spring-flowering and summer-flowering populations of *Orchis ustulata* L. (Orchidaceae) in Estonia: their comparison and distribution // J. Eur. Orchids. Vol.28. No.3. P.573–572.
- Tali K. 2002. Dynamics of *Orchis ustulata* populations in Estonia // P. Kindlmann, J.H. Willems, D.F. Whigham (eds.). Trends and fluctuations and underlying mechanisms in terrestrial orchid populations. The Netherlands, Leiden: Backhuys Publishers. P.3–42.
- Tamm C.O. 1972. Survival and flowering of some perennial herbs. II. The behaviour of some orchids on permanent plots // Oikos. Vol.23. P.23–28.
- Tanaka R. 1969. Speciation and karyotypes in *Spiranthes sinensis* // J. Sci. Hiroshima Univ. Ser.B. Div.12. No.2. P.165–198.
- Tanaka Ch., Kondo K., Tanaka R. 1996. Chromosome complements at mitotic metaphase in artificial hybrids between *Pogonia japonica* (2n=20) and *Pogonia minor* (2n=18) (Orchidaceae) // La Kromosomo. Vol.81. P.2778–2784.
- Tanaka R., Kondo K., Sato K. 1997. Micropropagation of *Spiranthes sinensis* (Pers.) Ames (Orchidaceae) // Y.P.S. Bajaj (ed.). Biotechnology in Agriculture and forestry. Vol.40. High-Tech and Micripropagation VI. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag. P.289–295.
- Tatarenko I.V. 2000. Orchids with moss habitats in Russia // K. Kondo (ed.). Conservation and propagation of Endangered Wild Orchids of the World. Osaka. P.63–68.
- Tatarenko I.V. 2002. Intensity of mycorrhizal infection in some orchid population in Japan // P. Kindlmann, J.H. Willems, D.F. Whigham (eds.). Trends and fluctuations and underlying mechanisms in terrestrial orchid populations. The Netherlands, Leiden: Backhuys Publishers. P.167–183.
- Tatarenko I.V., Kondo K. 2002a. Vegetative morphology of *Habenaria radiata* (Orchidaceae) in nature and axenic culture // Матер. II межд. Конгр. по анат. и морф. растений. СПб. С.326–327.
- Tatarenko I.V., Kondo K. 2002b. Reproductive strategies of *Habenaria radiata* in nature and tissue culture // Abstr. Lecture and Posters of 17-th World Orchid Conference and Show. Kuala Lumpur. P.25.
- Tatarenko I.V., Kondo K. 2003. Seasonal development of annual shoots in some terrestrial orchids from Russia and Japan // Plant Species Biology. Vol.18. P.43–55.
- Tatarenko I.V., Kondo K. 2006. Population biology of *Pogonia japonica* in Russia and Jaqpan // Plant Species Biology. Vol.21. P.185–192.
- Tatarenko I.V., Kondo K. 2007. Population of *Spiranthes sinensis* along its ecological and geographical ranges // Вестн. Тверск. ун-та. No.7(35). P.148–152.
- Tatarenko I.V., Kondo K., Futagawa K., Suzuki R. 2002. Experimental studies of orchid seed germination in nature // Биоразнообразии и биоресурсы Урала и прилегающих территорий. Матер. II межд. Конф. Оренбург, 17–18 декабря 2002. P. 80–82.
- Tatarenko I.V., Vakhrameeva M.G. 2001. Demography and reproduction strategy of some terrestrial orchids of Russia // H. Nagata, S. Ichihashi (eds.). Proceedings of 7th Asia Pacific Orchid Conference. Aichi: Secretariat of APOC7. P.42–44.

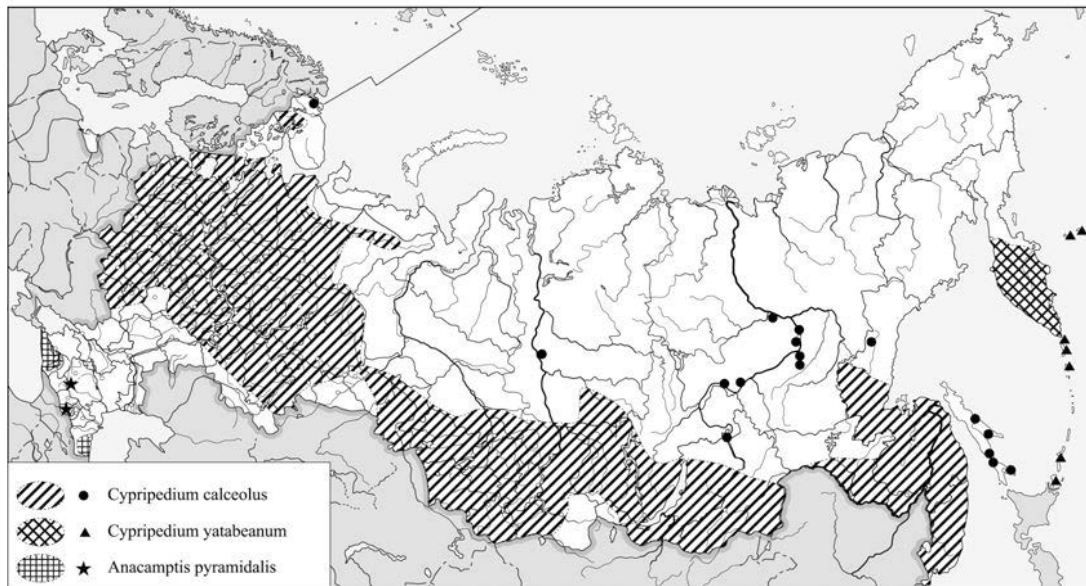
- Tatarenko I.V., Verkhohat V.P., Kondo K. 2004. Populations of three wetland orchids in the South of Primorye Territory, Russia and Hiroshima Prefecture, Japan // K. Kondo (ed.). The International Conference on “Evolutionary Botany of Certain Plant-Groups of the East Eurasian Floristic Elements Related to Japanese Flora on the Basis of Chromosomes”. Higashi-Hiroshima. P.56–57.
- Taylor D.L., Bruns T.D., Leake J.R., Read D.J. 2002. Mycorrhizal specificity and function in myco-heterotrophic plants // *Ecological Studies*. Vol.157. P.375–413.
- Taylor L., Roberts D.L. 2011. *Epipogium aphyllum* Sw. // *Biological Flora of British Isles*. No.261. J. Ecol. Vol.99. P.878–890.
- Taylor R.L. 1967. The foliar embryos of *Malaxis paludosa* // *Can. J. Bot.* Vol.45. No.9. P.1553–1556.
- Terashita T. 1982. Fungi inhabiting wild orchids in Japan. 2. Isolation of symbionts from *Spiranthes sinensis* var. *amoena* // *Trans. Mycol. Soc. Japan*. Vol.23. P.319–328.
- Těšitelova T., Tesitel J., Jersakova J., Rinova G., Selosse M.-A. 2012. Symbiotic germination capability of four *Epipactis* species (Orchidaceae) broader than expected from adult ecology // *Amer. J. Bot.* Vol.99. No.6. P.1020–1032.
- Thien L.B., Marcks B.G. 1972. The floral biology of *Arethusa bulbosa*, *Calopogon tuberosus* and *Pogonia ophioglossoides* (Orchidaceae) // *Can. J. Bot.* Vol.50. No.11. P.2319–2325.
- Thlustak V., Jongepierova-Hlobilova I. 1990. Orchideje Bilych Karpat. Olomouc: Krajske vlastivedne museum. 128 p.
- Tohda H. 1968. Development of the embryo of *Bletilla striata* // *Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ. Ser.4. Biol.* Vol.34. P.125–131.
- Tohda H. 1983. Seed morphology in Orchidaceae: *Dactylorhiza*, *Orchis*, *Ponerorchis*, *Chondradenia* and *Galeorchis* // *Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ. Ser.4. Biol.* Vol.38. P.253–268.
- Tohda H. 1985. Seed morphology in Orchidaceae. II. Tribe Cranichideae. *Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ. Ser.4. Biol.* Vol.39. P.21–43.
- Tohda H. 1986. Seed morphology in Orchidaceae. III. Tribe Neottieae // *Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ. Ser.4. Biol.* Vol.39. P.101–119.
- Toju H., Yamamoto S., Sato H., Tanabe A.S., Gilbert G.S., Kadowaki K. 2013. Community composition of root-associated fungi in a *Quercus*-dominated temperate forest: “codominance” of mycorrhizal and root-endophytic fungi // *Ecology and Evolution*. Vol.3. No.5. P.1281–1293.
- Tokunaga Y., Nakagawa T. 1974. Mycorrhiza of orchids in Japan // *Trans. Mycol. Soc. Japan*. Vol.15. P.121–133.
- Tomita M., Konno S. 1998. Preliminary report on the symbiotic germination of nine Japanese terrestrial orchids // *J. Jap. Soc. Hort. Sci.* Vol.67. No.5. P.696–698.
- Tremblay R.L., Ackerman J.D., Zimmerman J.K., Calvo R.N. 2005. Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification // *Biol. J. Linn. Soc.* Vol.84. P.1–54.
- Traub M. 1879. Notes sur l’embryogenie de quelques Orchidees // *Verh. Kon. Ned. Acad. Wetensch. Afd. Natuurk. Tweede Sect.* Vol.19. P.1–50.
- Troll W. 1928. *Organization und Gestalt im Bereich der Blute*. Berlin: Springer. 413 S.
- Tsutsui K., Tomita M. 1988. Differences in the symbiotic capacity among isolates of mycorrhizal fungi on some terrestrial orchids // *J. Fac. Agriculture Hokaido Univ.* Vol.63. P.345–353.
- Vakhrameeva M.G., Denissova L.V. 1990. Biology and dynamics in two species of genus *Platanthera* coenopopulations // *Acta Univ. Wratislaviensis*. No.1055. P.111–117.
- Vakhrameeva M.G., Tatarenko I.V. 1998a. The life forms of orchid and age structure of their populations // *Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков. Тез докл. II(V) съезда РБО. Т.1. СПб.* P.20.
- Vakhrameeva M.G., Tatarenko I.V. 1998b. Age structure of populations of orchids with different life-form // *Acta Univ. Wratislaviensis*. No.2037. P.124–139.
- Vakhrameeva M.G., Tatarenko I.V. 2001. Ecological characteristics of orchids of European Part of Russia // *Acta Univ. Wratislaviensis*. No.2317. P.49–54.
- Vakhrameeva M.G., Tatarenko I.V., Varlygina T.I., Torosyan G.K., Zagulskii M.N. 2008. Orchids of Russia and adjacent countries. Ruggell: A.R.G. Gantner Verlag K.G. 690 p.

- Vallius E. 2001. Factors affecting fruit and seed production in *Dactylorhiza maculata* (Orchidaceae) // Bot. J. Linn. Soc. Vol.135. P.89–95.
- Vallius E., Lammi A., Kuitunen M. 2008a. Reproductive success of *Dactylorhiza incarnata* ssp. *incarnata* (Orchidaceae): the effects of population size and plant visibility // Nord. J. Bot. Vol.25. Iss.3–4. P.183–189.
- Vallius E., Salonen V., Kull T. 2008b. Pollen floral post-pollination barriers in two variety of *Dactylorhiza incarnata* s.l. (Orchidaceae) // Plant. Syst. Evol. Vol.274. P.171–178.
- Van der Kinderen G. 1995a. A method for the study of field germinated seeds of terrestrial orchids // Lindleyana. Vol.10. P.68–73.
- Van der Kinderen G. 1995b. Observations on in situ germination of *Epipactis helleborine* (L.) Craz. // Lindleyana. Vol.10. P.223–231.
- Van der Pijl L., Dodson C.H. 1966. Orchid flowers: their pollination and evolution. University of Maimi Press, Coral Gables. 214 p.
- Van Waes J.M., Debergh P.C. 1986. In vitro germination of some Western European orchids // Physiol. Plant. Vol.67. No.2. P.253–261.
- Varivdina I.V., Tatarenko I.V. 2007. Influence of photosynthesis on mycorrhiza and morphogenesis of *Dactylorhiza fuchsii* (experimental study) // Вестн. Тверского ун-та. №7 (35). С. 66–70.
- Velenovsky I. 1907. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Prag: F. Rivinac. T.2.
- Vermeulen P. 1947. Studies on *Dactylorchis*. F. Schoturius and Jens. Utrecht. 180 p.
- Veyret Y. 1956. Embryogenie des Orchidacees. Les lois du developpement chez le *Goodyera repens* R. Br. // Bull. Soc. Bot. France. Vol.103. No.9–10. P.577–581.
- Veyret Y. 1965. Embryogenie comparee et blastogenie chez les Orchidaceae – Monandreae. Paris: O.R.S.T.O.M. 106 p.
- Veyret Y. 1969. La structure des semences des Orchidaceae et leur aptitude á la germination in vitro en cultures parers // Musée d' Histoire Naturelle de Paris, Trauvaux du Laboratoire La Jaysinia. Vol.3. P.89–98.
- Veyret Y. 1974. Development of the embryo and young seedling stages of orchids // C.L. Withner (ed.). The orchids: Scientific studies. N.Y.: Wiley Interscience. P.223–265.
- Vij S.P., Sharma M., Datta S.S. 1985. Mycorrhizal endophyte of *Spiranthes lancea* (Sw.) Baker – white flowered taxon (Orchidaceae) // J. Indian Bot. Soc. Vol.64. P.175–179.
- Vinogradova T., Andronova E. 2002. Development of orchid seeds and seedlings // T. Kull, J. Arditti (eds.). Orchid Biology: reviews and perspectives. Vol.8. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers. P.167–235.
- Vogel S. 1978. Evolutionary shifts from reward to deception in pollen flowers // A.J. Richards (ed.). The Pollination of Flowers by Insects. London: Acad. Press. P.89–97.
- Vöth W. 1980. Können Serapiasblüten nesttauschblumen sein Orchidee // Die Orchidee. Vol.31. No.4. S.154–162.
- Vöth W. 1982. Die ausgebornen Besräuber von *Orchis pallens* L. // Die Orchidee. Bd.33. H.5. S.196–203.
- Vöth W. 1987. Bestäubungsbiologische Beobachtungen an *Orchis militaris* // Die Orchidee. Bd.38. H.2. S.77–84.
- Vöth W. 1994. Bestauber und Besucher der Blüten von *Traunsteinera globosa* (L.) Rchb., Orchidaceae, in Niederosterreich // Linzer Biologische Beiträge. Bd.26. H.1. S.133–148.
- Waes J.M., van, Debergh P.C. 1986. In vitro germination of some Western European orchids // Physiol. Plant. Vol.67. No.2. P.253–261.
- Waite S., Hopkins N., Hitchings S. 1991. Levels of pollinia export, import and fruit set among plants of *Anacamptis pyramidalis*, *Dactylorhiza fuchsii* and *Epipactis helleborine* // T.C.E. Wells, J.H. Willems (eds.). Population Ecology of Terrestrial Orchids. The Hague: SPB Acad. Publ. bv. P.103–110.
- Waterman R.J., Bidartondo M.I. 2008. Deception above, deception below: linking pollination and mycorrhizal biology of orchids // J. Experim. Bot. Vol.59. No.5. P.1085–1096.

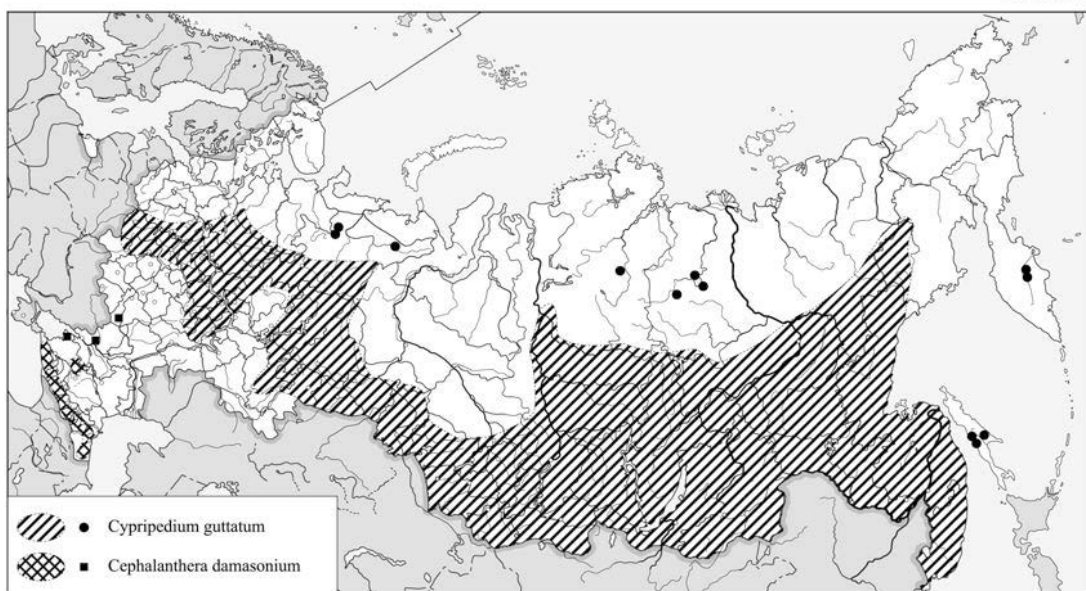
- Watt L., Renwick J. 1915. Notes on the occurrence of *Goodyera repens* R.Br. in Scotland // Glasgow Nat. V.7. No. 4. P. 98–102.
- Warcup J.H. 1975. Factors affecting symbiotic germination of orchid seeds // F.E.Sanders, B. Mosse, P.B. Tinker (eds.). Endomycorrhizae. N.Y., London: Academic Press. P.87–104.
- Wells T.C.E., Rothery R., Cox R., Bamford S. 1998. Flowering dynamics of *Orchis morio* L. and *Herminium monorchis* (L.) R. Br. At two situ in eastern England // Bot. J. Linn. Soc. Vol. 126. P.39–49.
- Wells T.C.E. 1967. Changes in a population of *Spiranthes spiralis* (L.)Chevall at knocking Hoe National Nature Reserv, Bedfordshire, 1962–1965 // J. Ecol. Vol.55. No.1. P.83–99.
- Wells T.C.E. 1981. Population ecology of terrestrial orchids // H. Syngé (ed.). The Biological Aspects of Rare Plant Conservation. Chichester: Wiley & Sons. P.281–295.
- Wells T.C.E., Cox R. 1989. Predicting the probability of the bee orchid (*Ophrys apifera*) flowering or remaining vegetative from the size and number of leaves // H.W. Pritchard (ed.). Modern methods in orchid conservation: the role of physiology, ecology and management. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P.127–139.
- Wells T.C.E., Cox R. 1991. Demographic and biological studies on *Ophrys apifera*: some results from a 10 year study // T.C.E. Wells, J.H. Willems (eds.). Population Ecology of Terrestrial Orchids. The Hague: SPB Acad. Publ. bv. P.47–61.
- Wells T.C.E., Kretz R. 1987. Asymbiotische Anzucht von *Spiranthes spiralis* (L.) Cheval. vom Samen bis zur Blüte in fünf Jahren // Die Orchidee. Bd.38. S.245–247.
- Wennerberg A. 1978. Ett fynd av *Coeloglossum viride* x *Dactylorhiza maculata* // Svensk. Bot. Tidskr. Bd.72. H.2. S.101–102.
- Wheeler B.D., Lambley P.W., Geeson J. 1998. *Liparis loeselii* (L.) Rich. in eastern England: constraints on distribution and population development // Bot. J. Linn. Soc. Vol.126. P.141–158.
- Whigham D.F. 1990. The effect of experimental defoliation on the growth and reproduction of a woodland orchid, *Tipularia discolor* // Can. J. Bot. Vol.68. No.8. P.1812–1816.
- Whitlow C.E. 1983. *Cypripedium* culture // E.H. Plaxton (ed.). North American terrestrial orchids. Symp.2. Proceedings and lectures. Ann Arbor: Michigan Orchid Society. Wilkinson. P.25–31.
- Wiefelspitz W. 1970. Zur Verbreitung der europäischen alogamen *Epipactis*-Arten // Jahrber. Naturwiss. Ver. Wuppertal. H.23. S.38–42.
- Wildhaber O. 1970. Beitrag zur Karpologie von *Epipactis*-Arten // Jahrber. Naturwiss. Ver. Wuppertal. H.23. S.109–113.
- Willems J.H. 1982. Establishment and development of a population of *Orchis simia* Lamk. in The Netherlands, 1972-1981 // New Phytol. Vol.91. P.757–765.
- Willems J.H. 1989. Population dynamics of *Spiranthes spiralis* in South-Limburg, the Netherland // Mem. Soc. Roy. Bot. Belg. Vol.11. P.115–121.
- Willems J.H. 2002. A founder population of *Orchis simia* in The Netherlands: a 30-year struggle for survival // P. Kindlmann, J.H. Willems, D.F. Whigham (eds.). Trends and fluctuations and underlying mechanisms in terrestrial orchid populations. Leiden: Backhuys Publishers. P.23–32.
- Willems J.H., Melser C. 1998. Population dynamics and life-history of *Coeloglossum viride* (L.) Hartm.: an endangered orchid species in The Netherlands // Bot. J. Linn. Soc. Vol.126. P.83–93.
- Willems J.H., Dorland E. 2000. Flowering frequency and plant performance and their relation to age in the perennial orchid *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. // Plant Biol. Vol.2. P.344–349.
- Willems J.H., Bik L. 1991. Population biology of *Orchis simia* in the Netherlands 1970-90 // T.C.E. Wells, J.H. Willems (eds.). Population Ecology of Terrestrial Orchids. The Hague: SPB Academic Publishing. P.33–46.
- Willems J.H., Lahtinen M.L. 1997. Impact of pollination and resource limitation on seed production in a border population of *Spiranthes spiralis* (Orchidaceae) // Acta Bot. Neerl. Vol.46. P.365–375.
- Willems J.H., Balounová Z., Kindlmann P. 2001. The effect of experimental shading on seed production and plant survival of *Spiranthes spiralis* (Orchidaceae) // Lindleyana. Vol.16. P.31–37.

- Wisniewski N. 1969. Einige Bemerkungen zu *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter. Mitt. Arbeitskr. zur Beobachtungen und zum Schutz heimische Orchideen. Bd.5. S.52–57.
- Wisniewski N. 1976. Zum Verhalten von *Neottianthe cucullata* (L.) Schlecht. und der Westgrenze ihrer Verbreitung in Europa // Feddes Rep. Bd.87. H.9–10. S.587–609.
- Wolff J. 1951. Ecological investigation on the fly orchid *Ophrys insectifera* L. in Allindelille Fredscov, Denmark // Oikos. Vol. 3. No.1. P.71–97.
- Xu J.-T., Ran Y.-Z. 1993. Cultivation of *Gastrodia elata* in China. Beijing: United Press of Beijing Medicinal University and Beijing Concors Medicinal University. P.14–146 (in Chinese).
- Xu S., Schlüter P.M., Schiest F.P. 2012. Pollinator-driven speciation in sexually deceptive orchids // Int. J. Ecol. Vol. 2012 (2012), Article ID 285081, 9 p.
- Zagulskii M.N. 1988. Orchids of the Ukraine Carpathians and their protection // Carpathian Flora. Bratislava. P.136–138.
- Zagulskii M.N. 1990. The study of the structure and the reproduction peculiarities of the orchid populations in the Ukrainian Carpathians // Bull. Slov. Bot. spol. Vol.12. No.3. P.52–55.
- Zahulskyy M. 2000. Distribution et protection des orchidees dans l' Ouest de l'Ukraine // Cahiers de la Societe Francaise d' Orchidophilie. Actes du 14-e Colloque. Paris. 20–21 Novembre 1999. No.6. P.151–161.
- Zelmer C.D., Currah R.S. 1995. Evidence for a frungal liaison between *Corallorhiza trifida* (Orchidaceae) and *Pinus contorta* (Pinaceae) // Can. J. Bot. Vol.73. P.862–866.
- Ziegenspeck H. 1936. Orchidaceae // O. Kirchner, E. Loew, C. Schroeter (eds.). Lebensgeschichte Blütenpflanzen Mitteleuropas. Stuttgart: Verlagsbuchhandlung Eugen Ulmer. Bd.1. Lfg.4. P.1–740.
- Zimmer K., Meyer C., Gebauer G. 2008. The ectomycorrhizal specialist orchid *Cortallorhiza trifida* is a partial mycoheterotroph // New Phytol. Vol.153. P.1–6.

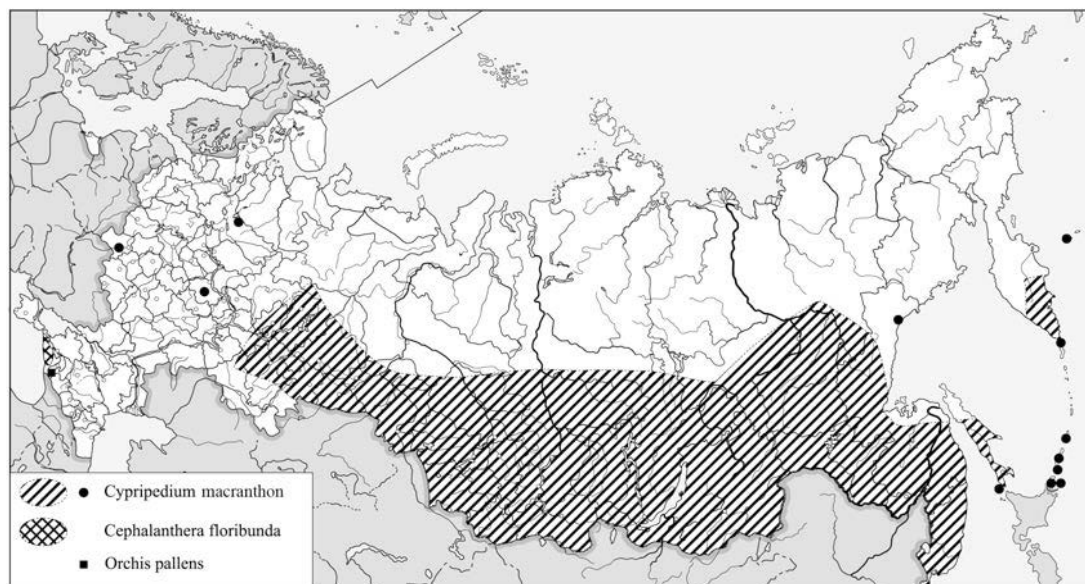
Карта 1



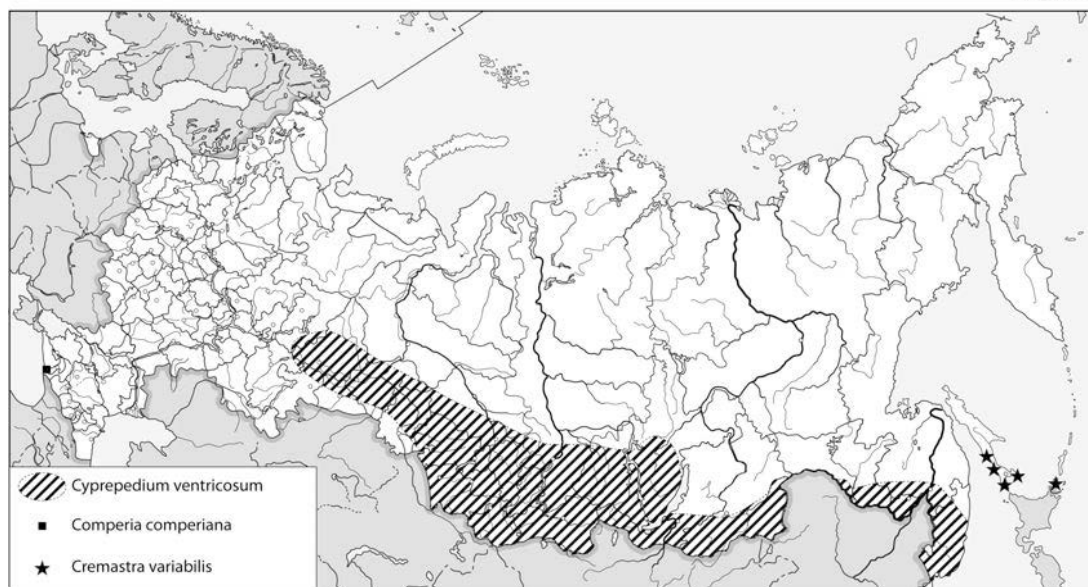
Карта 2



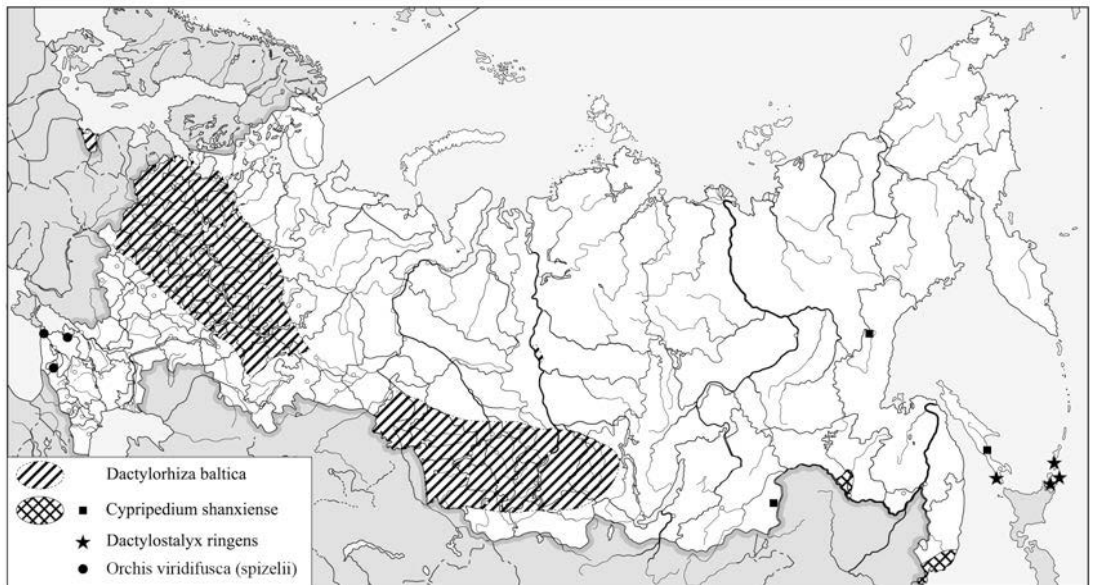
Карта 3



Карта 4



Карта 5



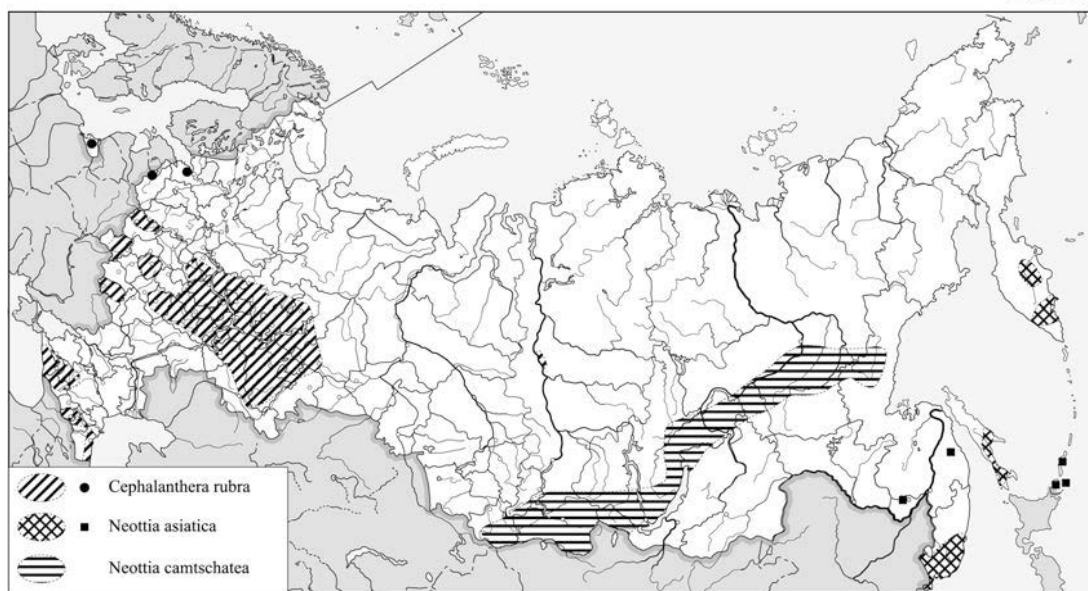
Карта 6



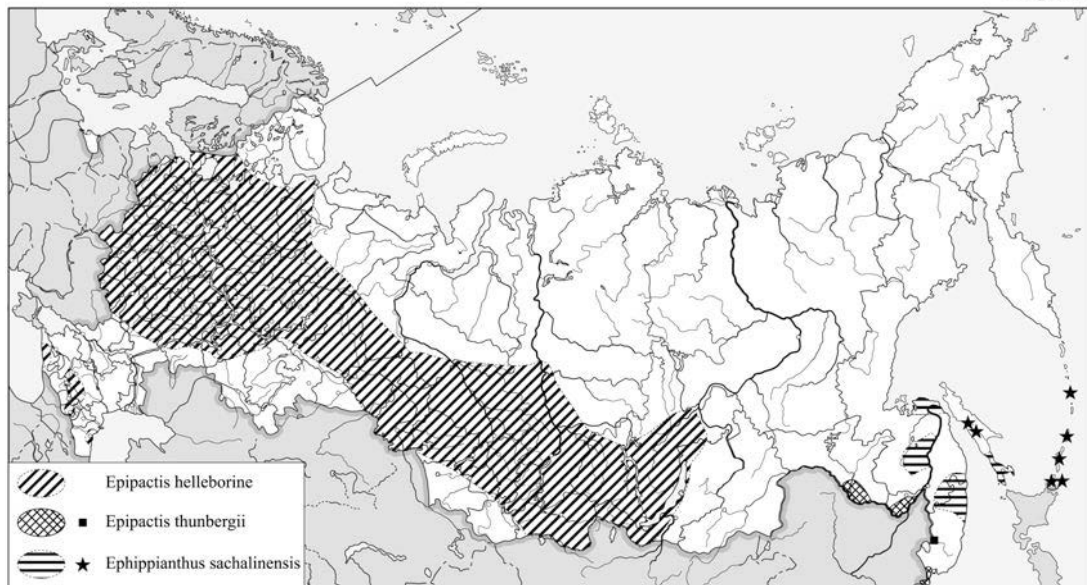
Карта 7



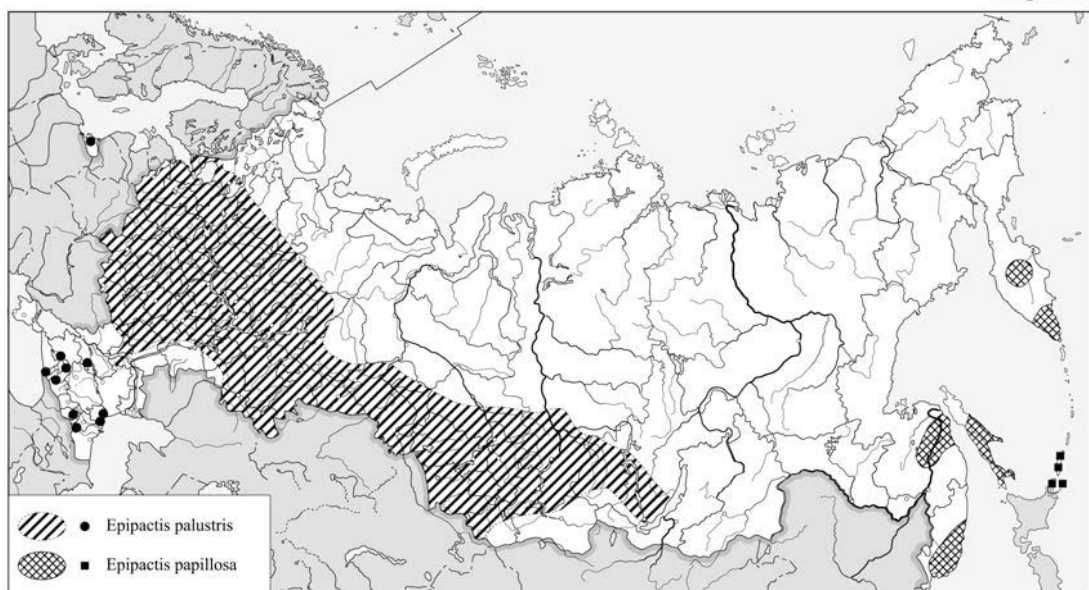
Карта 8



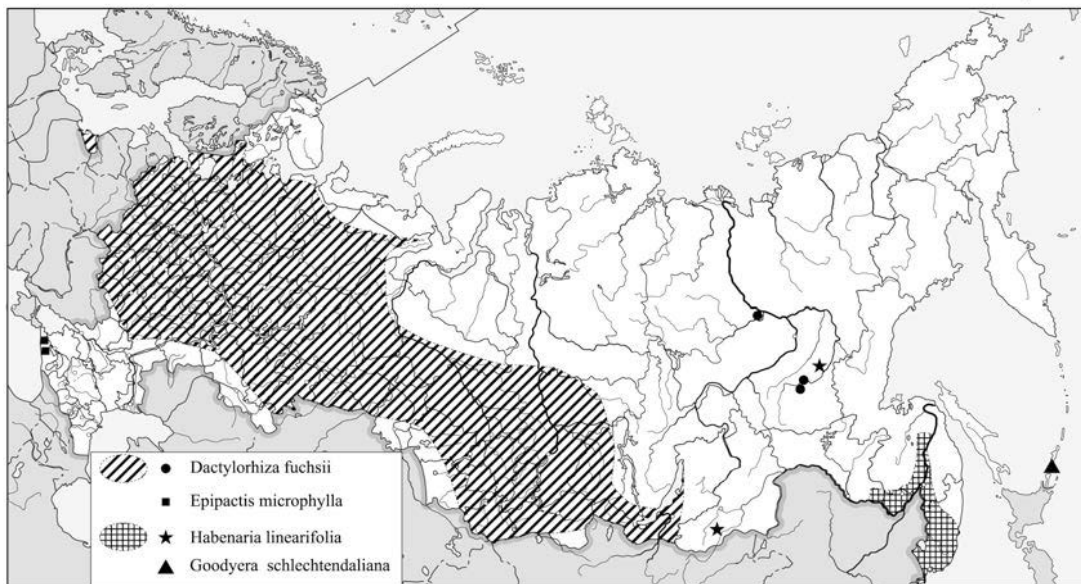
Карта 9



Карта 10



Карта 11



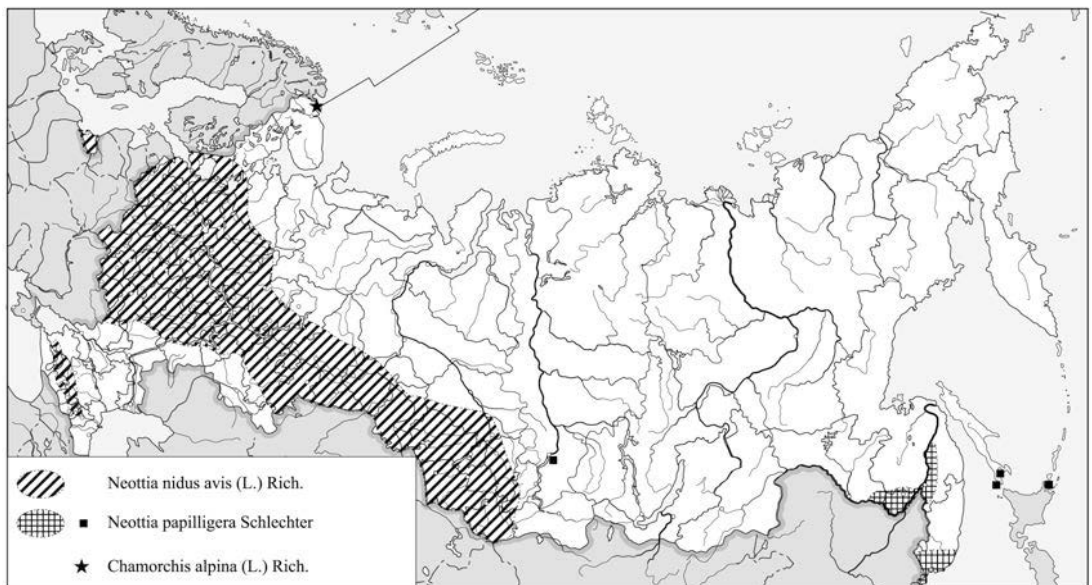
Карта 12



Карта 13



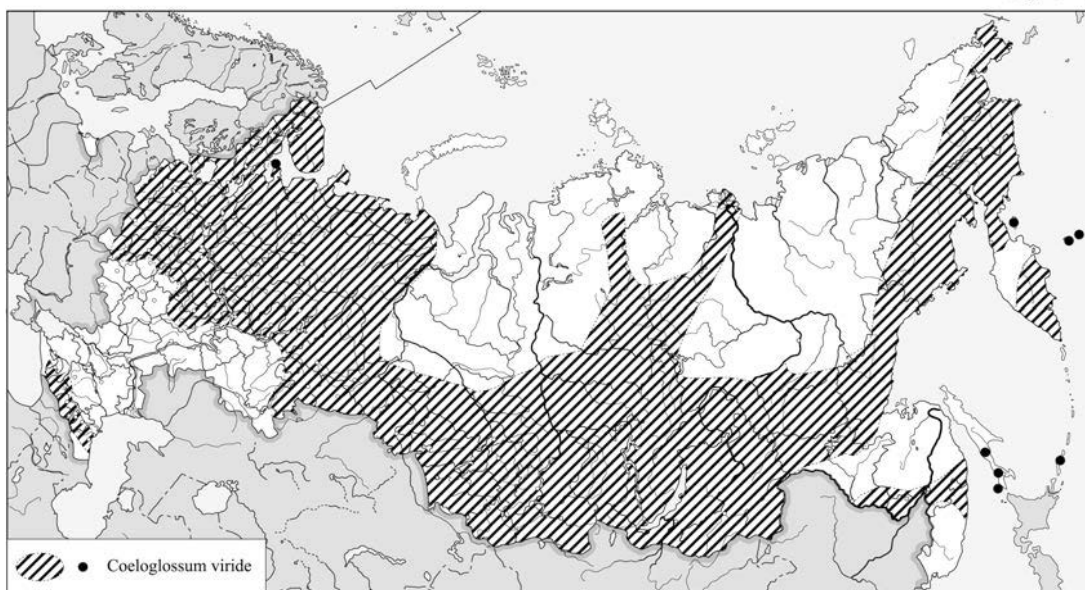
Карта 14



Карта 15



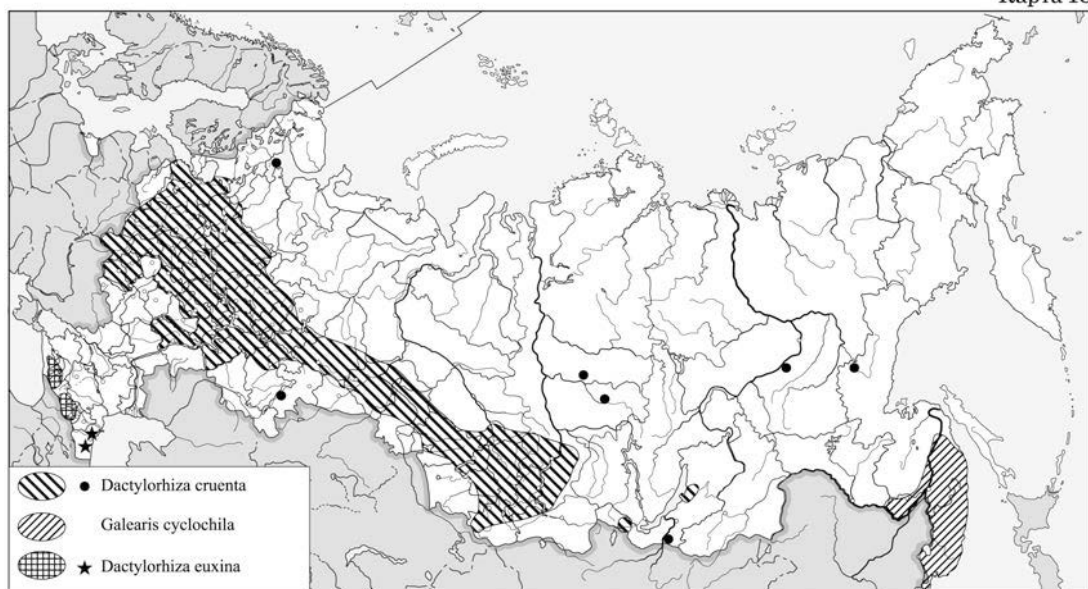
Карта 16



Карта 17



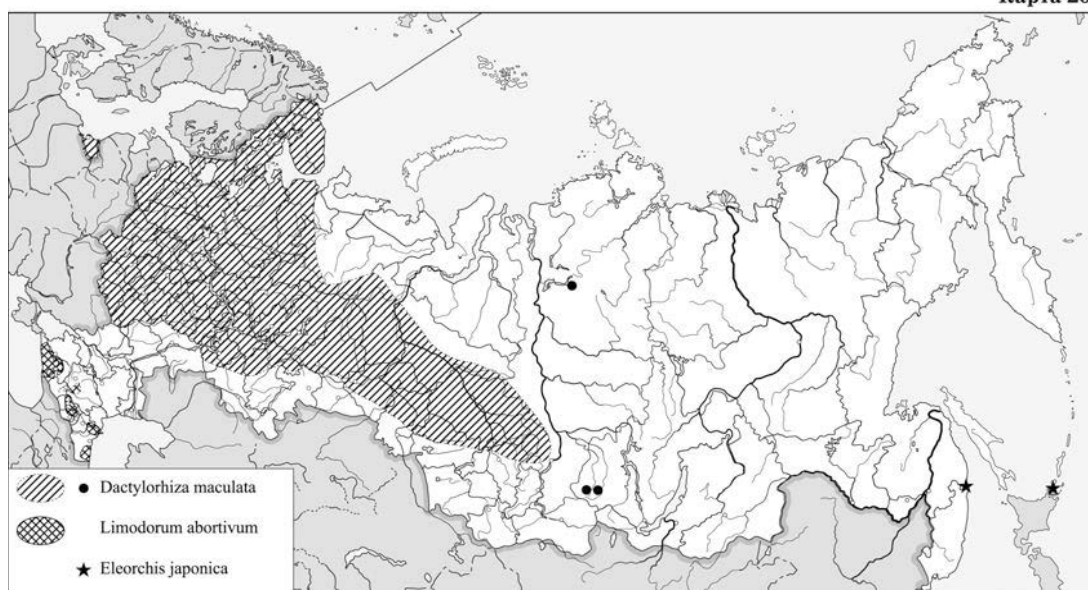
Карта 18



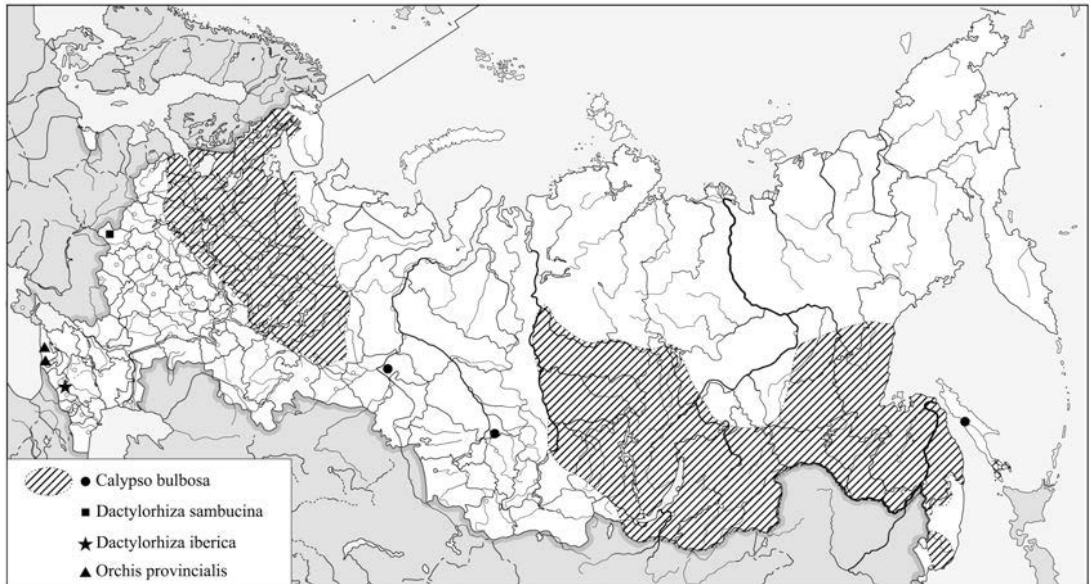
Карта 19



Карта 20



Карта 21



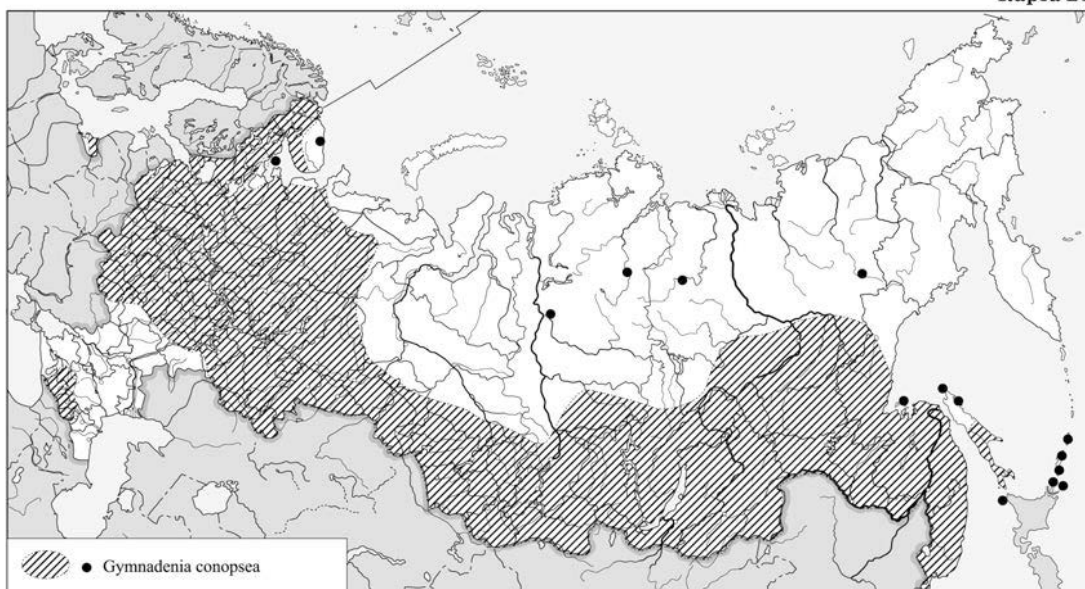
Карта 22



Карта 23



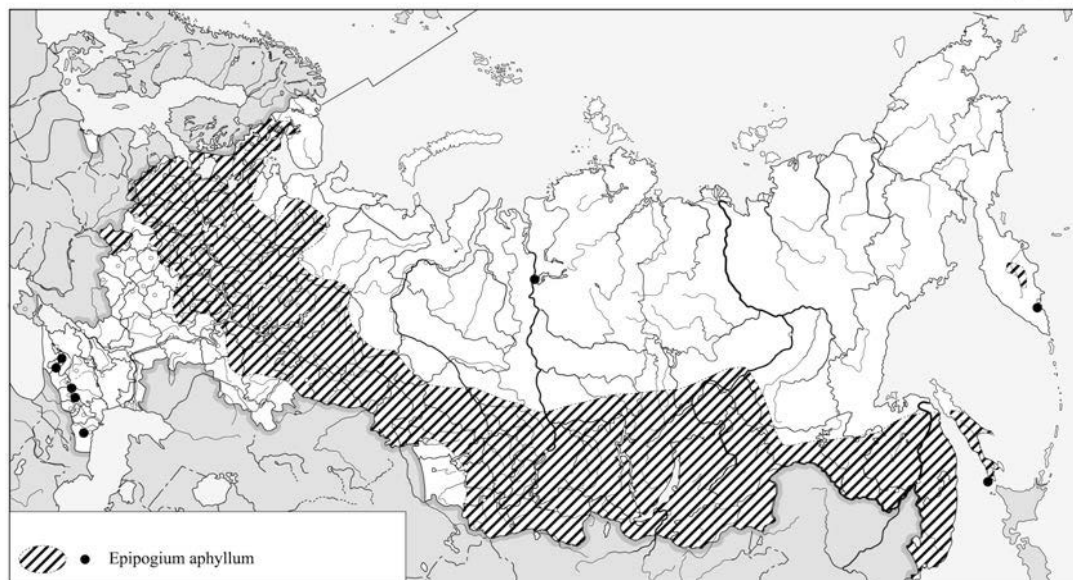
Карта 24



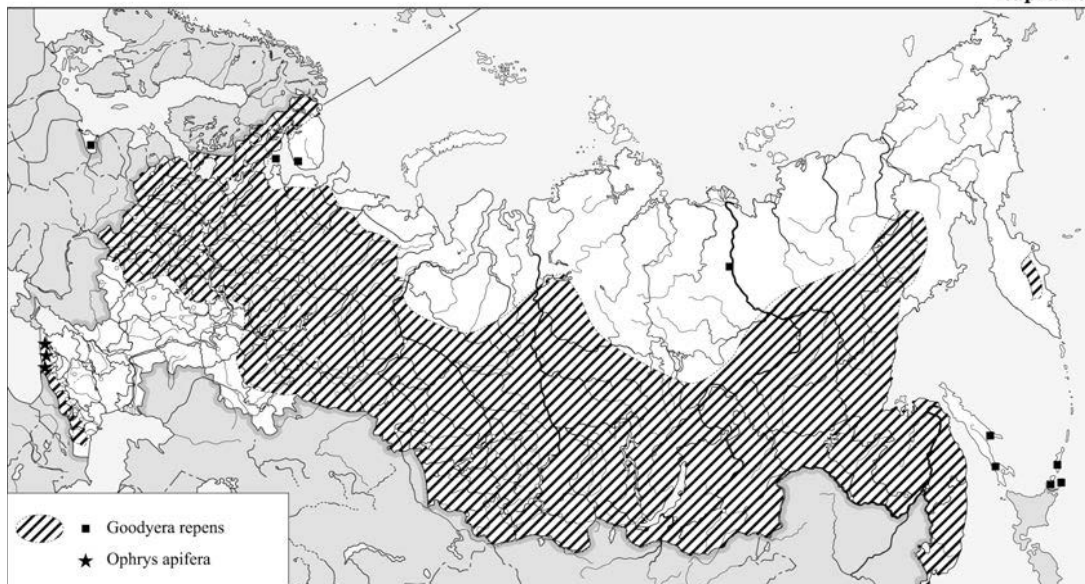
Карта 25



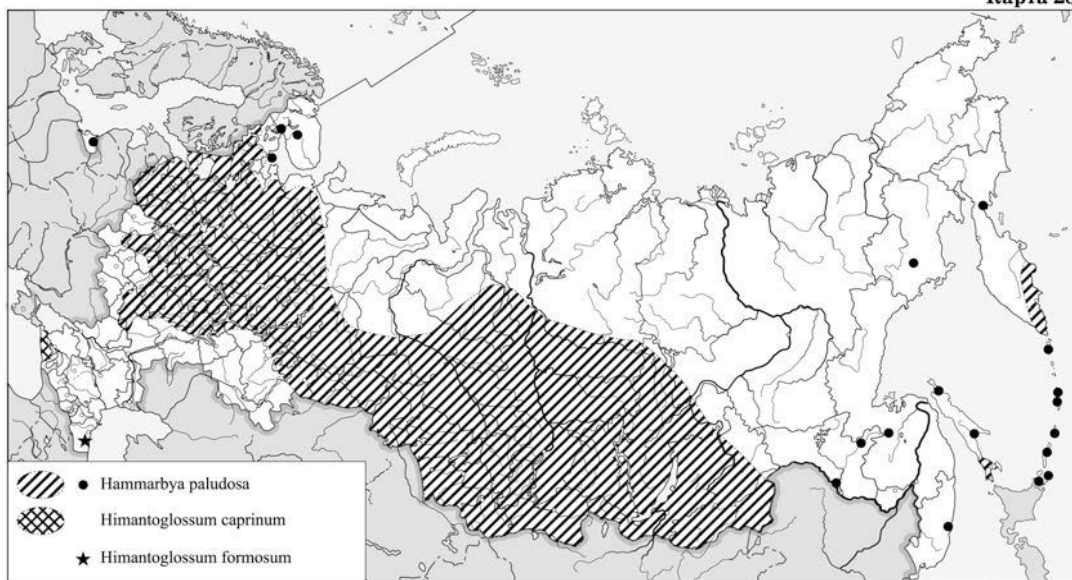
Карта 26



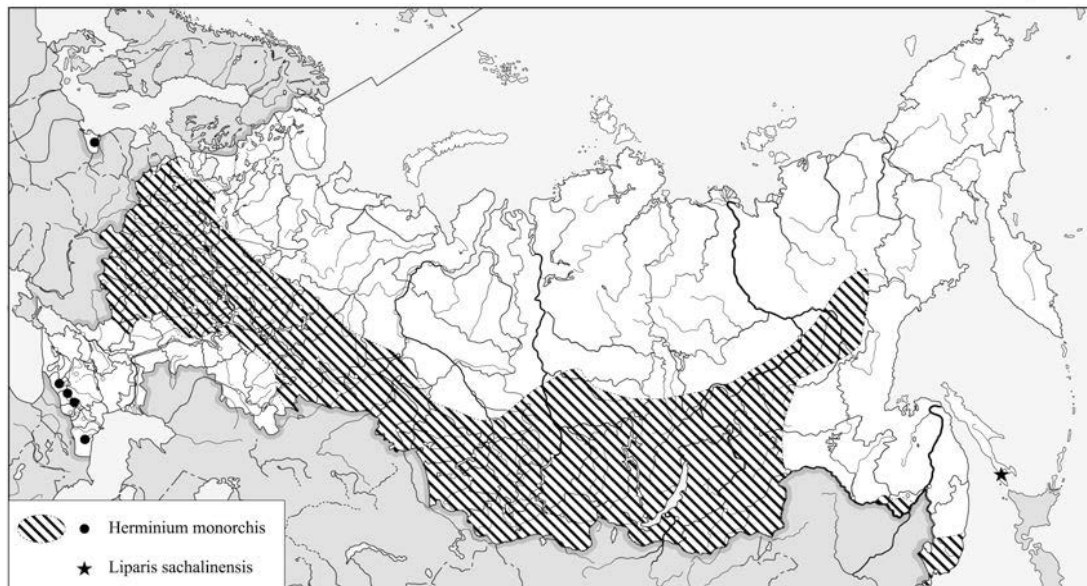
Карта 27



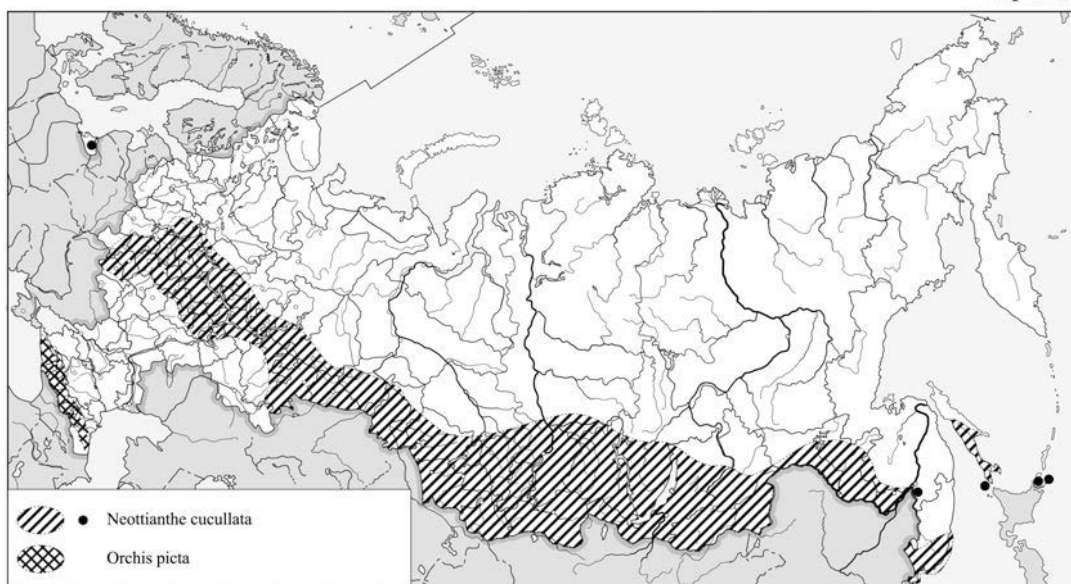
Карта 28



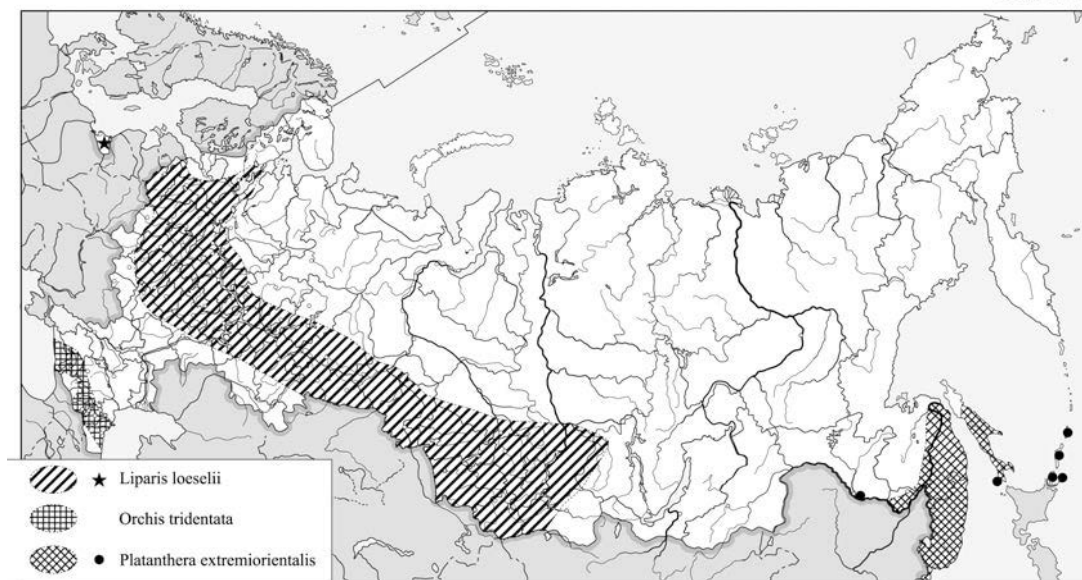
Карта 29



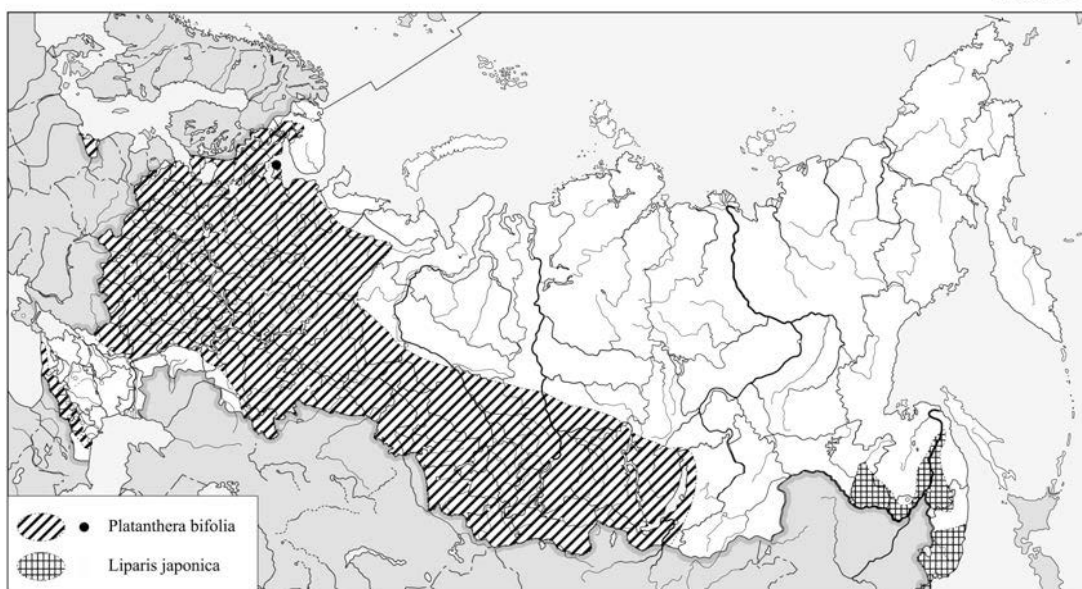
Карта 30



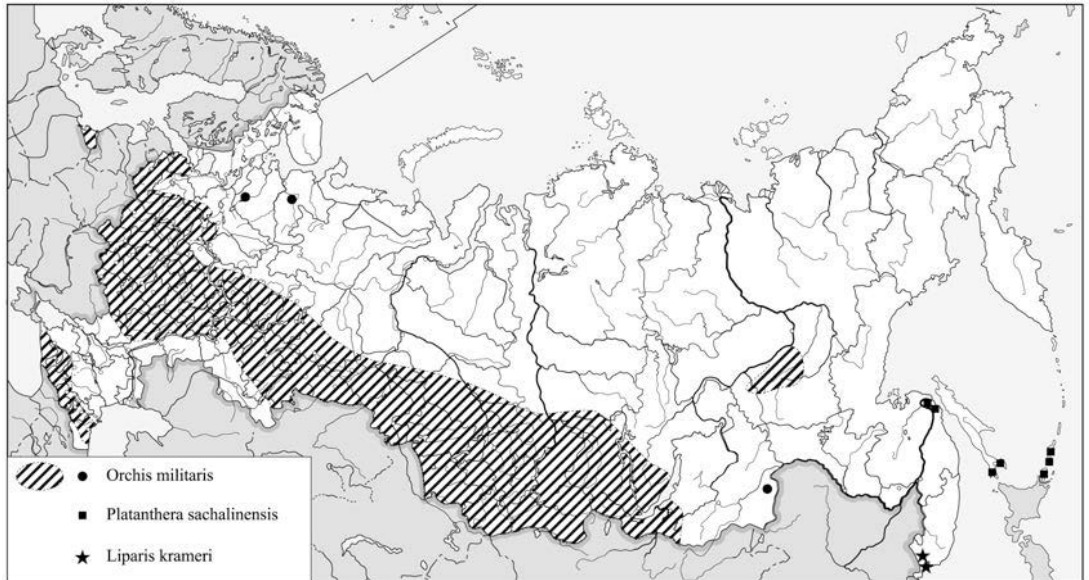
Карта 31



Карта 32



Карта 33



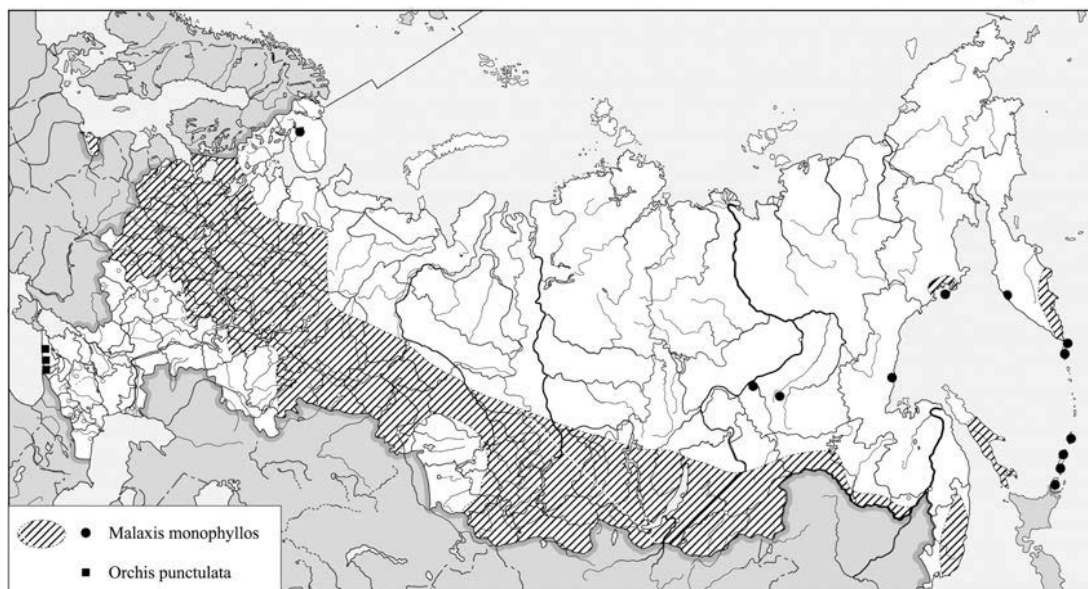
Карта 34



Карта 35



Карта 36



Карта 37



Карта 38



Карта 39



Карта 40



Карта 41



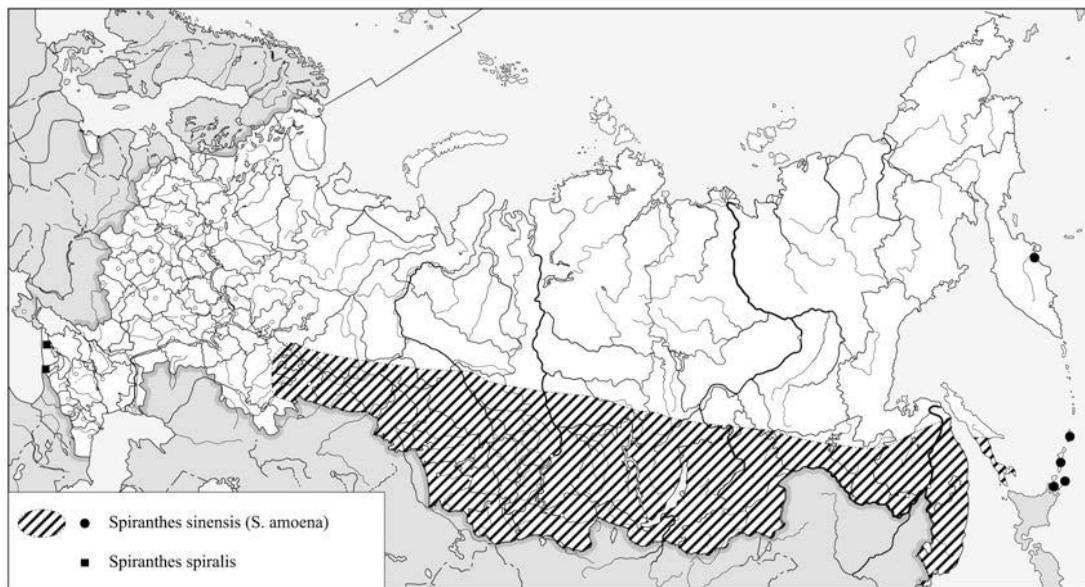
Карта 42



Карта 43



Карта 44



Карта 45



Карта 46



Карта 47



УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ

- Amitostigma*.....151
 – *hisamatsui*151
 – *kinoshitae* 12,20,21,30,36,151–153, карта с.413, фото с.XII
Anacamptis26,30,36,153
 – *coriophora*.....236
 – *morio*244
 – *palustris*.....247
 – *pyramidalis*51,82,153–155, карта с.406, фото с.XII
Arethusa japonica308
Bletilla japonica308
Calypso26,309
 – *borealis*.....310
 – *bulbosa* 11,21,22,26,30,34, 43,51,53,61, 62,82,310–313, карта с.416, фото с.XLIII
 – *japonica*.....345
Cephalanthera20,22,26,28,29,30,34,43,45,61, 62,63,67,77,102
 – *damasonium*102–103, карта с.406, фото с.IV
 – *cucullata*
 – – *subsp. floribunda*105
 – *ensifolia*.....108
 – *epipactoides*105
 – *erecta* ..12,79,80,104–105, карта с. 408, фото с.IV
 – *floribunda*79,80,105–106, карта с.407, фото с.IV
 – *kurdica*
 – – *subsp. floribunda*105
 – *grandiflora*102
 – *longibracteata*31,34,65,73,74,78,106–108, карта с.408, фото с.IV
 – *longifolia* ..13,26,34,73,108–112, карта с.408, фото с.V
 – *rubra* 6,13,112–114, карта с.409, фото с.V
Chamorchis155
Chamorchis alpina 12,22,80,155–156, карта с.412, рис. с.XIII
Chusua
 – *pauciflora*284
 – *secunda*284
Coeloglossum.....64,66,156
 – *bracteatum*156
 – *viride* ..11,12,21,22,45,52,63,156–159, карта с.413, фото с.XIII
Comperia.....6,159,161
 – *comperiana*. 9,11,51,62,80,82,160–161, карта с.407, фото с.XIII
 – *taurica*160
Corallorhiza.....14,20,148,339
 – *trifida*..... 11,12, 22,26,33,34, 38,52,53, 61,81,339–342, карта 413, фото с.XLVII
Cremastra342
 – *variabilis*.....22,30,34,43,50,61,62,63,342–344, карта с.407, фото с.XLVII
Cypripedium8,14,22,25,26,27,29,30, 34,43,45,61,62,63,77,83
 – *x alaskanum*89,100
 – *bulbosum*310
 – *calceolus*.....12,20,29,34,50,51,52, 63,65,77,79,81,83–89, карта с.406, фото с.I
 – *guttatum* 11,12,14,20,23,34,67, 74,76,77, 82,89–92, карта с.406, фото с.I
 – *macranthon*12,22,31,73,82,92–95, карта с.407, фото с.II
 – *parviflorum*.....83
 – *shanxiense* 80, 98–100, карта с.408, фото с.III
 – *x microsaccos*.....98
 – *ventricosum*.....79, 95–98, карта с.407, фото с.III
 – *yatabeanum* 12,79,100–101, карта с.406, фото с.III
Dactylorhiza.....6,8,20,26,30,36,43,45, 51,61,64,66,161–162
 – *amblyoloba*198
 – *aristata*6,12,21,31,162–163, карта с.414, фото с.XIV

- *baltica*.....13,15,163–166, карта с.408, фото с.XV
- *cruenta*13,20,21,166–167, карта с.414, фото с.XV
- *euxina*21,80,81,167–16, карта с.414, фото с.XVI
- *flavescens*20,21,30,169–170, карта с.414, фото с.XVI
- *fuchsii*.....13,20,21,25,36,51, 52,55,56,57, 58, 59,72,170–176, карта с.411, фото с.XVII
- subsp. *hebridensis*171
- subsp. *psychrophila*.....171
- *iberica*..22,80,81,176–178, карта с.416, фото с.XIV
- *incarnata* 13,20,21,22,55,56,57,58,82,178–183, карта с.415, фото с.XV
- *latifolia*.....163,187
- *longifolia*163
- *maculata*10,22,51,52,53,63,77,183–187, карта с.415, фото с.XVII
- *elodes*183
- *majalis*12,21,22,82, 187–189, карта с.414, фото с.XVIII
- *marckowitschii*167
- *merovensii*.....196
- *russowii*20,21,80,190–191, карта с.416, фото с.XVIII
- *salina*11,12,13,80,191–192, карта с.417, фото с.XIX
- *sambucina* 72,80,192–194, карта с.416, фото с.XX
- *sanasunitensis*191
- *sudetica*81
- *traunsteineri*20,22,194–196, карта с.417, фото с.XIX
- subsp. *curvifolia*194
- *triphylla*198
- *umbrosa*.....11,12,81,196–198, карта с.414, фото с.XX
- *urvilleana*.....23, 198–199, карта с.416, фото с.XX
- Dactylostalyx*12,20,29,344
- *ringens*..21,29,30,35,36,45,61,62,63,344–346, карта с.408, фото с.XLVIII
- Eleorchis*308
- *japonica*20,21,30,35,66,308–309, карта с.415, фото с.XLII
- Ephippianthus*346
- *sachalinensis*20,26,30,32,35,43,45,61,62, 63,66,67,68,70,346–348, карта с.410, фото с.XLVIII
- *schmidtii*.....346
- Epipactis*..8,22,26,28, 29,30,43, 45,63,67,77,115
- *atrorubens*34,63,73,115–118, карта с.409, фото с.VI
- *condensata*115
- *erecta*.....104
- *helleborine*21,63,67,118–123, карта 410, фото с.VII
- *latifolia* (L.) All.118
- *microphylla*20,22,50,81,123–124, карта с.411, фото с.VI
- *palustris*20.34.67.125–128, карта с.410, фото с.VIII
- *papillosa* ..23,73,128–129, карта с.410, фото с.VII
- *purpurata*12,115,121
- *rubiginosa*115
- *thunbergii*22,31,34,67,74,76,77,80, 130–131, карта с.410, фото с.VIII
- Eriopogium*.....313
- *aphyllum*...12,14,20,21,26,29,33,38,43, 50,52, 61,75,81, 313–315, карта с.418, фото с.XLIV
- Galearis*37,64,75,200
- *cyclochila*20,21,37,45,67, 200–202, карта с.414, фото с.XXI
- Galeorchis*
- *cyclochila*200
- Gastrodia*.....315
- *elata*21,22,26,33,38,65, 66,75,315–317, карта с.415, фото с.XLIV
- Goodyera*.....30,32,33,61,300
- *maximowicziana*.33,74,80,81,300–301, карта с.413
- *repens* ...11,20,21,22,29,33,38,43,52, 53,62,65, 66, 67, 72,73,74,77,302–304, карта с.419, фото с.XLII
- *schlechtendaliana*33,38,74,80,81,304–306, карта с.411, фото с.XLII
- Gymnadenia*27,30,37,45,66,75,202
- *camtschatea*265
- *conopsea*21,22,27,52,63, 77,82,202–206, карта с.417, фото с.XXI
- *cucullata*223
- *kinoshitae*151
- *odoratissima*12,13,27,62,79,80,207–208, карта с.418, фото с.XXI
- *pauciflora*281
- Habenaria*.....20,27,36,75,208
- *dianthoides*210
- *linearifolia*.....36,59,64,76,77,208–210, карта с.411, фото с.XXII

- radiata20,30,36,64,65, 67,76,77,**210–212**,
карта с.417, фото с.XXII
- yezeensis80,**212–213**, **карта с.417, фото с.XXII**
- Hammarbya.....27, **317**
- paludosa 11,14,20,21,22,29,33,
34,35,53,61,62, 63,65,67,68,74, 76,**318–321**,
карта с.419, фото с.XLIV
- Herminium26,30,75,**213**
- monorchis.....20,21,36,67,76,77,82,**213–215**,
карта с.420, фото с.XXIII
- Himantoglossum36,66,215
- caprinum 11,20,28,51,62,79,80,82,**215–217**,
карта с.419, фото с.XXIV
- formosum 11,79,80,**217–218**, **карта с.419**,
фото с.XXIII
- Holopogon*
- ussuriensis150
- Leucorchis.....**218**
- albida 11,22,36,37,45,66,171,**218–221**,
карта с.429, фото с.XXV
- albida subsp. *straminea*218
- Limnorchis*
- *convallariifolia*.....271
- *dilatata*272
- *hologlottis*276
- Limodorum38,35,**131**
- abortivum . 20,29,38,43,61,75,**132–134**, **карта с.415, фото с.IX**
- Liparis8,26,30,32,43,66,74,**321**
- *auriculata*325
- japonica .. 21,34,63,66,74,76,**321–323**, **карта с.421, фото с.XLIV**
- krameri34,63,**324–325**, **карта с.422, фото с.XLV**
- kumokuri 34,63,**325–327**, **карта с.422, фото с.XLV**
- loeselii ... 11,22,51,79,82,190,**327–330**, **карта с.421, фото с.XLV**
- makinoana34,35,63,74,76,**330–332**, **карта с.423, фото с.XLIII**
- sachalinensis ...34,80,**332–333**, **карта с.420, рис. с.XLVI**
- *schmidtii*.....346
- Listera27,30,32,**134**
- *brevidens*138
- *convallarioides* 9,12,80,**134–135**, **карта с.412**
- *cordata*... 11,14,22,35,53,65,66,67,75,**135–138**,
карта с.411, фото с.IX
- *nipponica* 75,81,**138–139**, **карта с.412, фото с.X**
- *ovata*..... 21,50,51,72,**139–141**, **карта с.412, фото с.X**
- *pinetorum*12,**141–142**, **карта с.409, фото с.X**
- *savatieri*141
- *yatabei*141
- *Loroglossum caprinum*215
- Lysiella.....**221**
- *nevskii*222
- *oligantha* 11,33,45,80,**222–223**, **карта с.418, фото с.XXV**
- *obtusata*
- – subsp. *oligantha*222
- Malaxis.....27,32,**333**
- *loeselii*.....327
- *monophyllos* 11,14,20,22,29,33, 34,35,58,
63,66,74, 190,**333–336**, **карта с.423, фото с.XLVI**
- *paludosa*.....318
- Microstylis*
- *japonica*.....321
- *monophyllos*333
- Myrmechis32,**306**
- *japonica* 12,20,21,22,30,33,
38,61,72,74,**306–308**, **карта с.424, фото с.XLIII**
- Neolindleya
- *camtschatica* **265–266**, **карта с.427, фото с.XXXIV**
- Neottia.....20,22,26,29,30,38,75,**142**
- *asiatica*.....21,33,**143–144**, **карта с.409, фото с.XI**
- *camtschatea* ..38,**144–145**, **карта с.409, фото с.XI**
- *krasnojaraica*149
- *nidus-avis* 12,21,33,38,61,75,**145–149**,
карта с.412, фото с.XI
- *papilligera*12,21,61,75,145,**149–150**, **карта с.412, фото с.XII**
- *ussuriensis* 11,79,**150–151**, **карта с.411, рис. с.XII**
- Neotinea ustulata*258
- Neottianthe.....**223**
- *cucullata* 12,21,22,36,59,64,66,82,**223–226**,
карта с.420, фото с.XXV
- Ophrys.....20,27,30,36,61,64,66,**226**
- *apifera*6,29,**226–228**, **карта с.419, фото с.XXVI**
- *caucasica* ..11,79,**228–229**, **карта с.424, фото с.XXVI**
- – subsp. *caucasica*228

- *cornuta*231
- *sphogodes*
- – subsp. *caucasica*228
- – subsp. *taurica*.....233
- *insectifera*12,13,20,79,80,190,**229–231, карта с.424, фото с.XXVII**
- *mammosa*
- –subsp. *caucasica*228
- –subsp. *taurica*.....233
- *muscifera*.....229
- *myodes*.....229
- *oestrifera* 51,62,79,**231–233, карта с.425, фото с.XXVII**
- *taurica* 11,51,62,79,80, **233–234, карта с.415, фото с.XXVII**
- Orchis6,20,22,26,30,36,43,61, 64,66,153,157,**234**
- *caspia*..... **235–236, карта с.427, фото с.XXVIII**
- *coriophora*12,**236–237, карта с.425, фото с.XXVIII**
- *caucasica*.....167
- *chlorotica*235
- *comperiana*160
- *cruenta*166
- *curvifolia*.....194
- *cyclochila*200
- *elegans*247
- *euxina*167
- *flavescens*169
- *fuchsi*.....170
- *formosa*217
- *georgica*169
- *incarnata*178
- *laxiflora*.....247
- *longifolia*163
- *maculata*.....183
- *majalis*187
- *mascula*12,13,45,60,72, 132,193,**237–240, карта с.426, фото с.XXIX**
- – subsp. *mascula*237
- – subsp. *pinetorum*237
- – subsp. *signifera*237
- – subsp. *wanjkowii*.....237
- *maxima*.....253
- *militaris* ...6,45,50,60,82,154,**240–244, карта с.422, фото с.XXIX– с.XXX**
- *morio*12,50,52,80,153,187, 193,**244–245, карта с.425, фото с.XXVIII**
- –subsp. *picta*.....248
- *pallens*193,**245–247, карта с.407, фото с.XXX**
- *palustris*153,187,**247–248, карта с.426, фото с.XXX**
- *picta*62,**248–250, карта с.420, фото с.XXXI**
- *provincialis*20,79,**250–251, карта с.416, фото с.XXXI**
- *punctulata* 79,80,102,132,**251–253, карта с.423, фото с.XXXI**
- *purpurea* 60,102,160,187,**253–255, карта с.429, фото с.XXXII**
- *russowii*190
- *satyrioides*287
- *salina*191
- *sambucina*192
- *schelkownikowii*.....251
- *secunda*284
- *shirvanica*.....235
- *simia*..... 160,**255–257, карта с.418, фото с.XXXIII**
- *spizelii*80,260
- *stevenii*240
- *traunsteineri*.....194
- *tridentata*62,63,**257–258, карта с.421, фото с.XXXIII**
- – subsp. *commutata*.....257
- – subsp. *tridentata*257
- *triphylia*198
- *umbrosa*196
- *ustulata* 52,60,72,**258–260, карта с.422, фото с.XXXII**
- – subsp. *aestivalis*.....258
- – subsp. *ustulata*258
- *viridifusca* **260–261, карта с.408, рис. с.XXXII**
- *vomeracea*285
- *yooiokiana*284
- Oreorchis.....**348**
- *patens* .20,22,29,30,34,43,45, 62,63, 73,76, 78, **349–351, карта с.424, фото с.XLVIII**
- Perularia*
- *fuscescens*291
- *ussuriensis*293
- Platanthera.....8,27,30,32,36,37,43,61,66, 75,157,**261**
- *bifolia*21,28,32,33,37,45,51,52,53, 58,59,63, 64,72,82,153,171,183,199,**261–265, карта с.421, фото с.XXXIV**
- – subsp. *bifolia*261
- – subsp. *latiflora*261
- *camtschatica*265, **265–266, карта с.427, фото с.XXXIV**

- *chlorantha* 12,21,28,
32,37,45, 51, 58,154,**266–269, карта с.428,
фото с.XXXIV**
- – *subsp. orientalis* 275
- *chorisiana* 12,37,**269–271, карта с.428,
фото с.XXXV**
- *convallariifolia* 12,**271–272, карта с.423,
фото с.XXXV**
- *cornu-bovis* 278
- *densa* 275
- *dilatata* 12,37,80,**272–273, карта с.425,
фото с.XXXVI**
- *ditmariana* 269
- *extremiorientalis* 23,27,**273–275, карта
с.421, фото с.XXXV**
- *freyinii* 12,275–
276, карта с.428, фото с.XXXVI
- *hologlottis* 12,20,37,43,45,59,64,67,
81,**276–277, карта с.425, фото с.XXXVI**
- *hyperborea* 271
- *mandarinorum*
- – *subsp. ophrydioides* 279,280
- – – *var. maximowicziana* 278
- *maximowicziana* 32,**278–279, карта с.428,
фото с.XXXVII**
- *metabifolia* 273
- *oligantha* 222
- *ophrydioides* 32,37,45,88,**279–281, карта
с.426, фото с.XXXVII**
- – *subsp. takedae* 279,280
- *radiata* 210
- *sachalinensis* 27,45,80,**281–282, карта
с.422, фото с.XXXVIII**
- *tipuloides* 12,32,37,**282–284, карта с.426,
фото с.XXXVII**
- Pogonia* **336**
- *japonica* 20,26,30,35,62,63,65,66,68,75,
76,88,**337–339, карта с.416, фото с.XLVI**
- *minor* 337
- Ponerorchis* **284**
- *pauciflora* 30,36,**284–285, карта с.424, фото
с.XXXVIII**
- Pseudodiphryllum*
- *chorisianum* 269
- Pseudorchis*
- *albida* 218
- – *subsp. straminea* 218
- Serapias* 30,36,66,**285**
- *atrorubens* 115
- *damasonium* 102
- *erecta* 104
- *vomeracea* **285–286, карта с.427, фото
с.XXXVIII**
- – *subsp. flava* 285
- – *subsp. vomeracea* 285
- Spiranthes* 8,30,37,61,63,75,**295,**
- *amoena* 295
- *australis* 295
- *autumnalis* 295
- *sinensis* 12,20,33,37,43,45,
62,60, 63,67,75,76,**295–298, карта с.427,
фото с.XLI**
- *spiralis* 20,29,33,37,51,60,63,**298–300, карта
с.427, фото с.XLI**
- Steveniella* 36,66,**286**
- *satyrioides* 20,79,82,154,**287–288, карта
с.428, фото с.XL**
- Traunsteinera* 36,**288**
- *globosa* 20,21,193,**288–289, карта с.423,
фото с.XXXIX**
- – *subsp. sphaerica* 289
- *sphaerica* 21,79,**289–290, карта с.424,
фото с.XXXIX**
- Tulotis* 2,32,37,64,75,**291**
- *fuscescens* 6,20,21,37,43,67,76,**291–292,
карта с.425, фото с.XL**
- *ussuriensis* 21,32,37,43,61,67,76,77,**293–294,
карта с.418, фото с.XXXIX**

УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ

- Амитостигма..... 151
 – Киноситы151–153, **карта с.413, фото с.XII**
- Анакамптис.....153
 – пирамидальный153–155, **карта с.406, фото с.XII**
- Бровник 213
 – одноклубневый213–215, **карта с.420, фото с.XXIII**
- Бородатка336
 – японская 337–339, **карта с.416, фото с.XLVI**
- Венерин башмачок..... 83
 – вздутоцветковый .95–98, **карта с.407, фото с.III**
 – крапчатый 89–92, **карта с.406, фото с.I**
 – крупноцветковый . 92–95, **карта с.407, фото с.II**
 – настоящий 83–89, **карта с.406, фото с.I**
 – шансийский ...98–100, **карта с.408, фото с.III**
 – Ятабе..... 100–101, **карта с.406, фото с.III**
- Галеарис200
 – круглогубый... 200–202, **карта с.414, фото с.XXI**
- Горноятрышник.....348
 – раскидистый 349–35, **карта с.424, фото с.XLVIII**
- Гнездовка 142
 – азиатская143–144, **карта с.409, фото с.XI**
 – камчатская... 144–145, **карта с.409, фото с.XI**
 – настоящая... 145–149, **карта с.412, фото с.XI**
 – сосочконосная.. 149–150, **карта с.412, фото с.XII**
 – *красноярская*..... 149
 – *уссурийская* 150–151, **карта с.411, рис. с.XII**
- Гудайера 300
 – Максимовича 300–301, **карта с.413**
 – ползучая 302–304, **302–304, карта с.419, фото с.XLII**
 – шлехтендаля 304–306, **карта с.411, фото с.XLII**
- Дактилосталикс 344
 – раскрытый 345–346, **карта с.408, фото с.XLVIII**
- Дремлик 115
 – болотный125–128, **карта с.410, фото с.VIII**
 – мелколистный....123–124, **карта с.411, фото с.VI**
 – сосочковый..... 128–129, **карта с.410, фото с.VII**
 – тёмно-красный..115–118, **карта с.409, фото с.VI**
 – Тунберга.130–131, **карта с.410, фото с.VIII**
 – широколистный . 118–123, **карта 410, фото с.VII**
- Калипсо 309
 – луковичная 310–313, **карта с.416, фото с.XLIII**
- Кокушник.....202
 – длиннорогий 202–206, **карта с.417, фото с.XXI**
 – ароматнейший . 207–208, **карта с.418, фото с.XXI**
- Комперия.....159
 – Компера .160–161, **карта с.407, фото с.XIII**
- Кремастра342
 – изменчивая..... 342–344, **карта с.407, фото с.XLVII**
- Ладьян339
 – трехнадрезный. ...339–342, **карта 413, фото с.XLVII**
- Леукорхис..... 218
 – беловатый..... 218–221, **карта с.429, фото с.XXV**
- Лизиелла221
 – малоцветковая..222–223, **карта с.418, фото с.XXV**
- Лимодорум..... 131
 – недоразвитый.. 132–134, **карта с.415, фото с.IX**
- Лосняк 321
 – Крамера 324–325, **карта с.422, фото с.XLV**
 – Кумокири 325–327, **карта с.422, фото с.XLV**
 – Лёзеля... 327–330, **карта с.421, фото с.XLV**
 – Макино 330–332, **карта с.423, фото с.XLIII**

- сахалинский.....332–333, **карта с.420, рис. с.XLVI**
- японский 321–323, **карта с.421, фото с.XLIV**
- Любка 261
- дальневосточная.....273–275, **карта с.421, фото с.XXXV**
- двулистная.....261–265, **карта с.421, фото с.XXXIV**
- зеленоцветковая.....266–269, **карта с.428, фото с.XXXIV**
- камчатская..... 265–266, **карта с.427, фото с.XXXIV**
- комарниковая ...282–284, **карта с.426, фото с.XXXVII**
- ландышеволистная...271–272, **карта с.423, фото с.XXXV,**
- Максимовича ...278–279, **карта с.428, фото с.XXXVII**
- офрисовидная ..279–281, **карта с.426, фото с.XXXVII**
- расширенная 272–273, **карта с.425, фото с.XXXVI**
- сахалинская.... 281–282, **карта с.422, фото с.XXXVIII**
- Фрейна..... 275–276, **карта с.428, фото с.XXXVI**
- Хориса269–271, **карта с.428, фото с.XXXV**
- цельногубая ...276–277, **карта с.425, фото с.XXXVI**
- Мирмехис..... 306
- японский306–308, **карта с.424, фото с.XLIII**
- Мякотница.....333
- однолистная ...333–336, **карта с.423, фото с.XLVI**
- Надбородник..... 313
- безлистный..... 313–315, **карта с.418, фото с.XLIV**
- Неоттианте..... 223
- клубочковая..... 223–226, **карта с.420, фото с.XXV**
- Офрис 226
- кавказская 228–229, **карта с.424, фото с.XXVI**
- крымская233–234, **карта с.415, фото с.XXVII**
- насекомоносная229–231, **карта с.424, фото с.XXVII**
- оводоносная..... 231–233, **карта с.425, фото с.XXVII**
- пчелоносная.226–228, **карта с.419, фото с.XXVI**
- Пальчатокоренник 161–162
- балтийский ...163–166, **карта с.408, фото с.XV**
- бузинный...192–194, **карта с.416, фото с.XX**
- Дюрвилля ... 198–199, **карта с.416, фото с.XX**
- желтеющий169–170, **карта с.414, фото с.XVI**
- иберийский176–178, **карта с.416, фото с.XIV**
- кровавый .166–167, **карта с.414, фото с.XV**
- майский187–189, **карта с.414, фото с.XVIII**
- мясокрасный. ...178–183, **карта с.415, фото с.XV**
- остистый162–163, **карта с.414, фото с.XIV**
- пятистый 183–187, **карта с.415, фото с.XVII**
- Руссова190–191, **карта с.416, фото с.XVIII**
- солончаковый .191–192, **карта с.417, фото с.XIX**
- теневой....196–198, **карта с.414, фото с.XX**
- Траунштейнера194–196, **карта с.417, фото с.XIX**
- Фукса ...170–176, **карта с.411, фото с.XVII**
- черноморский ..167–169, **карта с.414, фото с.XVI**
- Поводник..... 208
- иезский ...212–213, **карта с.417, фото с.XXII**
- линейнолистный.....208–210, **карта с.411, фото с.XXII**
- лучистый210–212, **карта с.417, фото с.XXII**
- Пололепестник156
- зеленый.....156–159, **карта с.413, фото с.XIII**
- Понерорхис.....284
- малоцветковый 284–285, **карта с.424, фото с.XXXVIII**
- Пузатка 315
- высокая.315–317, **карта с.415, фото с.XLIV**
- Пыльцеголовник.....102
- длиннолистный...108–112, **карта с.408, фото с.V**
- длинноприцветниковый.....106–108, **карта с.408, фото с.IV**
- красный112–114, **карта с.409, фото с.V**
- крупноцветковый102–103, **карта с.406, фото с.IV**
- прямой.....104–105, **карта с.408, фото с.IV**
- пышноцветущий...105–106, **105–106, карта с.407, фото с.IV**
- Ремнелепестник.....215
- козий.....215–217, **карта с.419, фото с.XXIV**
- прекрасный217–218, **карта с.419, фото с.XXIII**
- Седлоцветник346
- сахалинский.....346–348, **карта с.410, фото с.XLVIII**
- Серапиас285
- сошниковый285–286, **карта с.427, фото с.XXXVIII**

- Скрученник..... 295
 – китайский 295–298, **карта с.427, фото с.XLI**
 – спиральный..... 298–300, **карта с.427, фото с.XLI**
- Стевениелла.....286
 – сатировидная ... 287–288, **карта с.428, фото с.XI**
- Тайник.....134
 – ландышевообразный.. 134–135, **карта с.412**
 – nipпонский.... 138–139, **карта с.412, фото с.X**
 – сердцелистный..135–138, **карта с.411, фото с.IX**
 – сосновый (Т. Саватье).....141–142, **карта с.409, фото с.X**
 – яйцевидный.... 139–141, **карта с.412, фото с.X**
- Траунштейнера..... 288
 – сферическая ... 289–290, **карта с.424, фото с.XXXIX**
 – шаровидная.... 288–289, **карта с.423, фото с.XXXIX**
- Тулотис..... 291
 – буреющий.291–292, **карта с.425, фото с.XL**
 – уссурийский.... 293–294, **карта с.418, фото с.XXXIX**
- Хамарбия..... 317
 – болотная318–321, **карта с.419, фото с.XLIV**
- Элеорхис.....308
 – японский308–309, **карта с.415, фото с.XLII**
- Ятрышник..... 234
 – бледный ... 245–247, **карта с.407, фото с.XXX**
 – болотный 247–248, **карта с.426, фото с.XXX**
 – дремлик 244–245, **карта с.425, фото с.XXVIII**
 – зеленобурый.....260–261, **карта с.408, рис. с.XXXII**
 – каспийский..... 235–236, **карта с.427, фото с.XXVIII**
 – клопоносный ...236–237, **карта с.425, фото с.XXVIII**
 – мелкоточечный 251–253, **карта с.423, фото с.XXXI**
 – мужской..... 237–240, **карта с.426, фото с.XXIX**
 – обезьяний 255–257, **карта с.418, фото с.XXXIII**
 – обожжённый ... 258–260, **карта с.422, фото с.XXXII**
 – прованский.... 250–251, **карта с.416, фото с.XXXI**
 – пурпуровый.... 253–255, **карта с.429, фото с.XXXII**
 – точечный 248–250, **карта с.420, фото с.XXXI**
 – трехзубчатый ... 257–258, **карта с.421, фото с.XXXIII**
 – шлемоносный .. 240–244, **карта с.422, фото с.XXIX– с.XXX**
- Ятрышничек 155
 – альпийский 155–156, **карта с.412, рис. с.XIII**



Венерин башмачок настоящий — *Cypripedium calceolus* L. Фото: Е.Л. Железная



Венерин башмачок крапчатый — *Cypripedium guttatum* Sw. Фото: Е.Л. Железная



Венерин башмачок крупноцветковый — *Cypripedium macranthos* Sw.
Фото: Е.Л. Железная (л.), Т.И. Варлыгина (пр.)



Венерин башмачок крупноцветковый — *Cypripedium macranthos* Sw. Фото: Е.И. Казакова



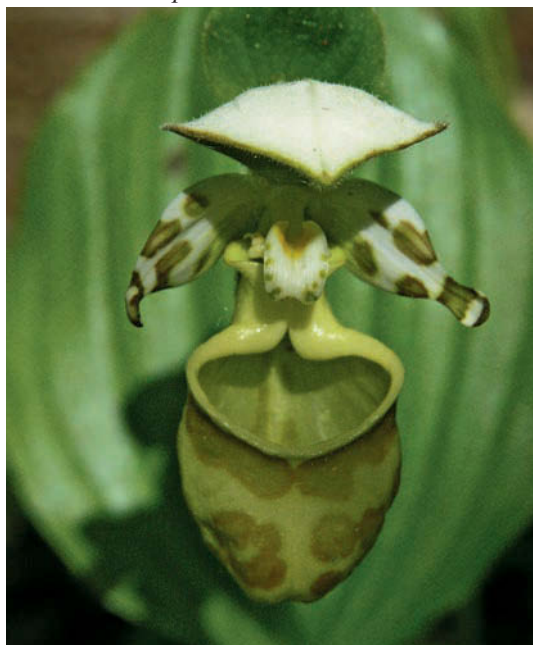
Венерин башмачок вздутоцветковый —
Cypripedium × ventricosum Sw.
Фото: Т.И. Варлыгина



Венерин башмачок шансийский —
Cypripedium shanxiense S.C. Chen
Фото: Е.В. Андропова



Венерин башмачок Ятабе — *Cypripedium yatabeanum* Makino Фото: Н.А. Шевырева





Пыльцеголовник крупноцветковый —
Cephalanthera damasonium (Mill.) Druce
Фото: Е.А. Аверьянова



Пыльцеголовник прямой — *Cephalanthera erecta* (Thunb.) Blume
Фото: Н. Shimai



Пыльцеголовник пышноцветущий —
Cephalanthera floribunda Woronow
Фото: Е.А. Аверьянова



Пыльцеголовник длинноприцветниковый —
Cephalanthera longibracteata Blume
Фото: Н. Shimai



Пыльцеголовник длиннолистный —
Cephalanthera longifolia (L.) Fritsch.
Фото: Н.М. Решетникова



Пыльцеголовник красный —
Cephalanthera rubra (L.) Rich.
Фото: Е.А. Аверьянова



Пыльцеголовник красный — *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. Фото: Е.А. Аверьянова



Дремлик темно-красный — *Epipactis atrorubens* (Hoffm. ex Bernh.) Bess. Фото: М.Н. Сергеева



Дремлик мелколистный — *Epipactis microphylla* (Ehrh.) Sw. Фото: Е.А. Аверьянова



Дремлик широколистный — *Eripectis helleborine* (L.) Crantz
 Фото: M. Dodd (л.) Е.А. Аверьянова (пр.)



Дремлик сосочковый —
Eripectis papillosa Franch. et Savat.
 Фото: H. Shimai



Дремлик широколистный — *Eripectis helleborine*
 (L.) Crantz, бесхлорофильная форма.
 Фото: М.Г. Вахрамеева

VIII



Дремлик болотный — *Eipactis palustris* (L.) Crantz
Фото: Г.А.Полякова (л.), Т.И. Варлыгина (пр.)



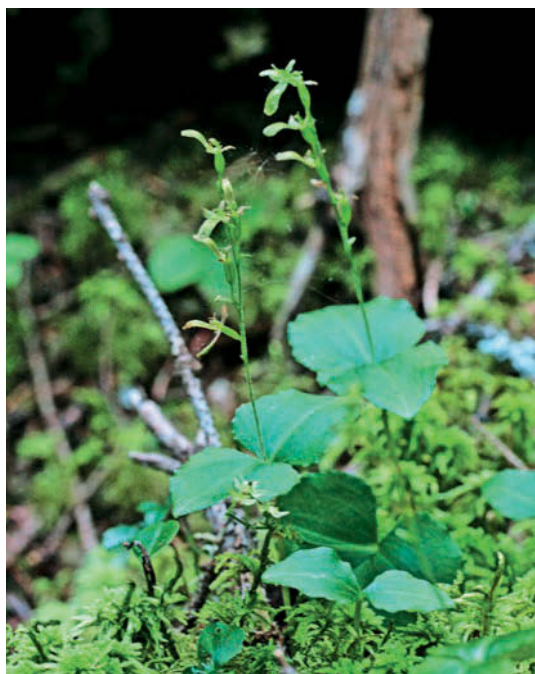
Дремлик Тунберга — *Eipactis thunbergii* A. Gray Фото: К. Kondo



Лимодорум недоразвитый — *Limodorum abortivum* (L.) Sw. Фото: С.Р. Майоров



Тайник сердцелистный — *Listera cordata* (L.) R. Br. Фото: А.Е. Баталов (л.), Т.И. Варлыгина (пр.)



Тайник сосновый (Саватъе) — *Listera pinetorum* Lindl. Фото: Н. Лукакова



Тайник ниппонский — *Listera nipponica* Makino Фото: Н. Shimai



Тайник яйцевидный — *Listera ovata* (L.) R. Br. Фото: М. Dodd (л.), Т.И. Варлыгина (пр.)





Гнездовка азиатская — *Neottia asiatica* Ohwi
Фото: Е.А. Тарасов



Гнездовка камчатская — *Neottia camtschatea* (L.) Reichenb. fil. Фото: Г.А. Лазьков



Гнездовка настоящая — *Neottia nidus-avis* (L.) Rich. Фото: Е.А. Аверьянова (л.), В. Горбатовский (пр.)





Гнездовка сосочконосная — *Neottia papilligera* Schlechter Фото: Е.А. Тарасов



Гнездовка уссурийская — *Neottia ussuriensis* (Kom. et Nevski) Soó Рис: М.Н. Сергеева



Амитостигма Киноситы — *Amitostigma kinoshitae* (Makino) Schltdl. Фото: К. Karasawa



Анакамптис пирамидальный — *Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich. Фото: Н.А. Шевырева



Пололепестник зеленый — *Coeloglossum viride* (L.) C. Hartm. Фото: Т.И. Варлыгина



Ятрышничек альпийский — *Chamorchis alpina* (L.) Rich. Рис: Г.А. Бойко



Комперия Компера — *Comperia comperiana* (Stev.) Aschers. et Graebn.
Фото: А.А. Давиденко (л.), А.А. Шулаков (пр.)





Пальчатокоренник остистый — *Dactylorhiza aristata* (Fisch. ex Lindl) Soó Фото: Т.И. Варлыгина



Пальчатокоренник остистый —
Dactylorhiza aristata (Fisch. ex Lindl) Soó
Фото: Н. Татаренкова



Пальчатокоренник иберийский —
Dactylorhiza iberica (Bieb. ex Willd.) Soó
Фото: Н.К. Шведчикова



Пальчатокоренник кровавый — *Dactylorhiza cruenta* (O.F. Muell) Soó Фото: А.Е. Баталов



Пальчатокоренник балтийский —
Dactylorhiza baltica (Klinge) Orlova
Фото: В. Коротков



Пальчатокоренник мясокрасный —
Dactylorhiza incarnata (L.) Soó
Фото: В. Коротков



Пальчатокоренник желтеющий — *Dactylorhiza flavescens* (C. Koch) Holub. Фото: Н.А. Шевырева



Пальчатокоренник черноморский — *Dactylorhiza euxina* (Nevski) Czer. Фото: Е.А. Перебора



Пальчатокоренник Фукса — *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó Фото: Т.И. Варлыгина



Пальчатокоренник Фукса — *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó Фото: Т.И. Варлыгина



Пальчатокоренник пятнистый — *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó Фото: А.Е. Черенков



Пальчатокоренник майский — *Dactylorhiza majalis* (Reicheinb.) P.F. Hunt et Summerhayes
Фото: Т.И. Варлыгина



Пальчатокоренник Руссова — *Dactylorhiza russowii* (Klinge) Holub.
Фото: А.И. Сорокин (л.), Т.И. Варлыгина (пр.)



Пальчатокоренник солончаковый — *Dactylorhiza salina* (Turcz. ex Lindl.) Soó
 Фото: А.В. Андропова



Пальчатокоренник Траунштейнера — *Dactylorhiza traunsteineri* (Saut.) Soó
 Фото: Т.И. Варлыгина



Пальчатокоренник бузинный —
Dactylorhiza sambucina (L.) Soó Фото: M. Dodd



Пальчатокоренник теневой — *Dactylorhiza umbrosa* (Kar. et Kir.) Nevski Фото: Г.К. Торосян



Пальчатокоренник Дюрвилля — *Dactylorhiza urvilleana* (Steud.) H. Baumann et Künkele
Фото: Е.А. Перебора





Кокушник ароматнейший —
Gymnadenia odoratissima (L.) L.C. Rich.
Фото: Н.А. Шевырева



Галеарис круглогубый —
Galearis cyclochila (Franch. et Savat.) Soó
Фото: Е.К. Спирин



Кокушник длиннорогий — *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Вг. Фото: В. Горбатовский





Поводник лучистый — *Habenaria radiata* (Thunb.) Spreng. Фото: К. Kondo (л.), И.В. Татаренко (пр.)



Поводник линейнолистный — *Habenaria linearifolia* Maxim. Фото: К. Karasawa



Поводник иезский — *Habenaria yezoensis* Hara
Рис: М.Н. Сергеева



Бровник одноклубневый — *Herminium monorchis* (L.) R. Br. Фото: М. Dodd (л.), Т.И. Варлыгина (пр.)



Ремнелепестник прекрасный — *Himantoglossum formosum* (Stev.) C. Koch. Фото: P. A. Муртазалыев



Ремнелепестник козий — *Himantoglossum caprinum* (Bieb.) С. Koch Фото: А.В. Семенов



Лизиелла малоцветковая — *Lysichiton oligantha* (Turcz.) Nevski Фото: Н. Татаренкова



Леукорхис беловатый — *Leucorchis albida* (L.) E. Mey. Фото: М.Г. Вахрамеева



Неоттианте клубочковая — *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter Фото: Т.И. Варлыгина





Офрис пчелоносная — *Ophrys apifera* Huds. Фото: Е.А. Аверьянова



Офрис кавказская — *Ophrys caucasica* Woronow ex Grossh. Фото: Е.А. Аверьянова



Офрис оводоносная — *Ophrys oestriifera* Vieb.
Фото: Е.А. Аверьянова



Офрис крымская — *Ophrys taurica* (Agg.)
Nevski Фото: Л.Л. Попкова



Офрис насекомоносная — *Ophrys insectifera* L. Фото: А.И. Сорокин (л.), Т.И. Варлыгина (пр.)





Ятрышник клопоносный — *Orchis coriophora* L.
Фото: Т.И. Варлыгина

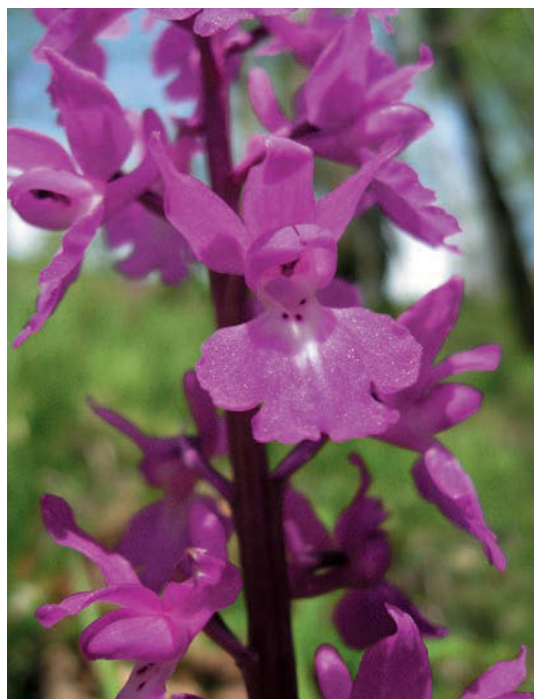


Ятрышник-дремлик — *Orchis morio* L.
Фото: М. Dodd



Ятрышник каспийский — *Orchis caspia* Trautv. Фото: Р. А. Муртазалиев





Ятрышник мужской — *Orchis mascula* (L.) L. Фото: А.В. Семенов (л.), Е.А. Аверьянова (пр.)



Ятрышник шлемоносный — *Orchis militaris* L. Фото: Т.И. Варлыгина



Ятрышник шлемоносный —
Orchis militaris L. Фото: А.П. Громов



Ятрышник бледный —
Orchis pallens L. Фото: М.Г. Вахрамеева



Ятрышник болотный — *Orchis palustris* Jacq. Фото: С.Р. Майоров





Ятрышник точечный — *Orchis picta* Loisel.
Фото: Е.Г. Сулова



Ятрышник прованский — *Orchis provincialis*
Balb. ex DC. Фото: Е.А. Аверьянова



Ятрышник мелкоточечный — *Orchis punctulata* Stev. ex Lindl. Фото: Е.А. Аверьянова





Ятрышник обожженный — *Orchis ustulata* L.
Фото: Н. Шевырева



Ятрышник зеленобурый —
Orchis viridifusca Albov Рис: М.Н. Сергеева



Ятрышник пурпуровый — *Orchis purpurea* Huds. Фото: Е.Г. Суслова





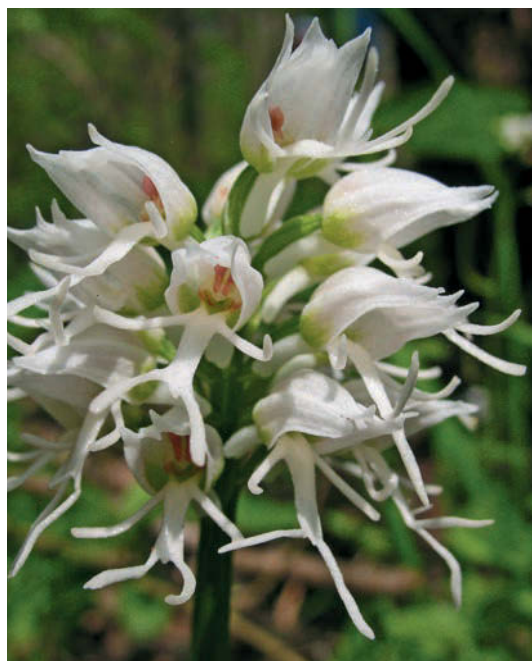
Ятрышник трехзубчатый —
Orchis tridentata Scop. Фото: Е.А. Аверьянова



Ятрышник обезьяний —
Orchis simia Lam. Фото: Е.Г. Суслова



Ятрышник обезьяний — *Orchis simia* Lam. Фото: Е.Г. Суслова (л.), А.В. Семенов (пр.)





Любка двулистная — *Platanthera bifolia* (L.) Rich. Фото: М.Н. Сергеева



Любка камчатская (неолиндлея камчатская) — *Platanthera camtschatica* Cham. et Schlecht.) Makino
Фото: А.А. Таран



Любка зеленоцветковая — *Platanthera chlorantha* (Custer) Reichenb. Фото: Н.А. Шевырева





Любка Хориса — *Platanthera chorisiana*
(Cham.) Reichenb. fil. Фото: В.В. Якубов



Любка ландышеволистная — *Platanthera convallariifolia* Fisch. ex Lindl.
Фото: Н.А. Татаренкова



Любка дальневосточная — *Platanthera extremiorientalis* Nevski Фото: Т.И. Варлыгина





Любка расширенная — *Platanthera dilatata*
(Pursh) Lindl. ex G. Beck Фото: Н.А. Татаринова



Любка цельногубая — *Platanthera hologlottis*
Maxim. Фото: К. Karasawa



Любка Фрейна — *Platanthera freynii* Kraenzlin Фото: Н.А. Шевырева





Любка Максимовича — *Platanthera maximowicziana* Schlechter Фото: *H. Shimai*

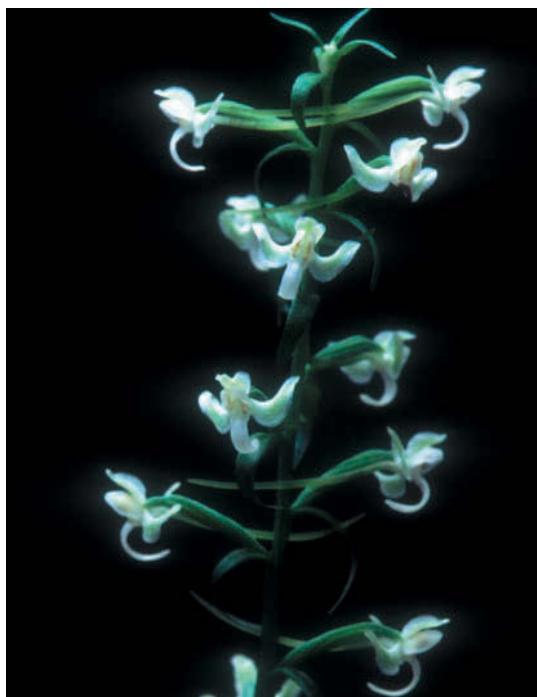


Любка офрисовидная — *Platanthera ophrydioides* Fr. Schmidt Фото: *K. Karasawa*



Любка комарниковая — *Platanthera tipuloides* (L. fil.) Lindl. Фото: *Т.И. Варлыгина*





Любка сахалинская — *Platanthera sachalinensis* Fr. Schmidt Фото: К. Karasawa

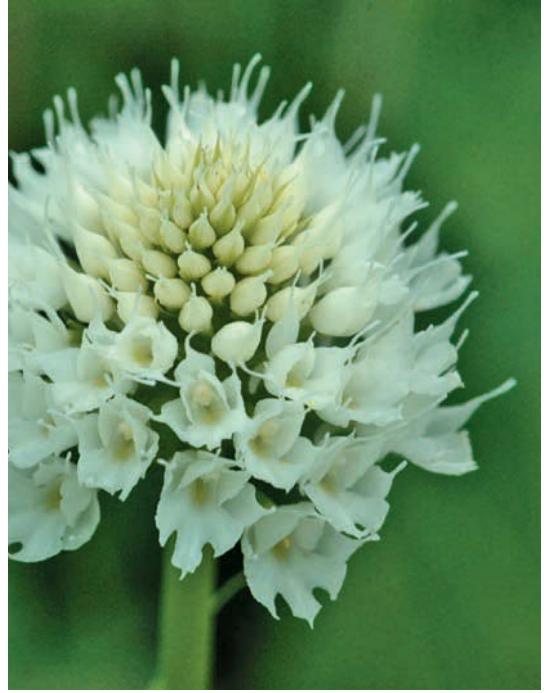


Понерорхис малоцветковый — *Ponerorchis pauciflora* (Lindl.) Ohwi Фото: К. Karasawa



Серапиас сошниковый — *Serapias vomeracea* (Burm. f.) Briq. Фото: Е.А. Аверьянова





Траунштейнера сферическая — *Traunsteinera sphaerica* (Bieb.) Schlechter
 Фото: В. Горбатовский



Траунштейнера шаровидная — *Traunsteinera globosa* (L.) Reichenb. Фото: М.Г. Вахрамеева



Тулотис уссурийский — *Tulotis ussuriensis* (Regel et Maack) Hara Фото: В. Волкотруб

XL



Тулотис буреющий — *Tulotis fuscescens* (L.) Czer. Фото: К. Кондо (л.), В.В. Якубов (пр.)



Стевениелла сатириовидная — *Steveniella satyrioides* (Stev.) Schlechter Фото: Е.А. Аверьянова



Скрученник китайский — *Spiranthes sinensis* (Pers.) Ames Фото: И.В. Татариенко



Скрученник спиральный — *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. Фото: Е.А. Аверьянова



Гудайера ползучая — *Goodyera repens* (L.) R. Вг. Фото: Т.И. Варлыгина



Гудайера Шлехтендаля — *Goodyera schlechtendaliana* Reichenb. fil.
Фото: К. Karasawa



Элеорхис японский — *Eleorchis japonica*
(A. Gray) F. Maek. Фото: К. Karasawa



Калипсо луковичная — *Calypso bulbosa* (L.) Oakes Фото: Н.А. Шевырева (л.), В.Х. Крюков (пр.)



Мирмехис японский — *Mirmechis japonica* (Reichenb. fil.) Rolfe Фото: Н. Shimai



Лосняк Макино — *Liparis makinoana* Schlechter (L. lilifolia auct. fl. jap.)
Фото: Н.А. Шевырева



Надбородник безлистный —
Eriopogon aphyllum Sw. Фото: Л.А. Абрамова



Пузатка высокая — *Gastrodia elata* Blume
Фото: И.В. Татаренко



Хаммарбия болотная — *Hammarbya*
paludosa (L.) O. Kuntze Фото: M. Dodd



Лосняк японский — *Liparis japonica* (Miq.)
Maxim. Фото: М.Г. Вахрамеева



Лосняк Крамера — *Liparis krameri* Franch.
et Savat. Фото: К. Karasawa



Лосняк Лезеля — *Liparis loeselii* (L.) L.C.
Rich. Фото: Т.И. Варлыгина



Лосняк Кумокири — *Liparis kumokiri* F. Maek. Фото: К. Karasawa





Лосняк сахалинский — *Liparis sachalinensis*
Nakai Рис: М.Н. Сергеева



Мякотница однолистная — *Malaxis monophyllos* (L.) Swartz Фото: Т.И. Варлыгина



Бородатка японская — *Pogonia japonica* Reichenb. fil. Фото: М.Г. Вахрамеева (л.), И.В. Татаренко (пр.)





Кремастра изменчивая — *Cremastra variabilis* (Blume) Nakai Фото: Н.А. Шевырева



Ладьян трехнадрезный — *Corallorhiza trifida* Chatel. Фото: А.Е. Черенков



Дактилосталикс раскрытый —
Dactylostalyx ringens Reichenb. fil.
Фото: Т.И. Варлыгина



Седлоцветник сахалинский — *Ehippianthus sachalinensis* Reichenb. fil. Фото: Н. Shimai



Горноятрышник раскидистый — *Oreorchis patens* (Lindl.) Lindl. Фото: Н.А. Шевырева



УДК 582.594(470+571)

ББК 28.592.7(2)

В 22

Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В. Орхидные России (биология, экология и охрана). — Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2014. 437 с., ил., 48 цв.вкл.

В книге изложены результаты более чем тридцатилетнего изучения дикорастущих орхидных (*Orchidaceae*) в различных регионах России (от Калининградской области до Дальнего Востока, от Кольского п-ова до Кавказа) и за её пределами. Исследованы различные аспекты жизни орхидных — морфология и онтогенез, экология и фитоценология, микоризообразование, сезонный ритм, способы и интенсивность размножения, возрастная структура, устойчивость и динамика популяций, реакция на различные формы антропогенного воздействия, состояние их охраны. Обобщён большой объём отечественной и иностранной литературы.

Полученные результаты легли в основу характеристик свыше 125 видов семейства *Orchidaceae*, отмеченных на территории России. Приведены карты ареалов и цветные изображения каждого вида.

Книга может быть полезна ученым-ботаникам, преподавателям высших учебных заведений и использована при разработке практических мер по сохранению видов этого семейства.

Vakhrameeva M.G., Varlygina T.I., Tatarenko I.V. Orchids of Russia (biology, ecology and protection). — Moscow: KMK Scientific Press. 2014. 437 p., il., 48 color pl.

The book presents the results of long-term (over 30 years) study of the family *Orchidaceae* across Russia: from Kaliningrad Province to the Far East and from the Cola peninsula to the Caucasus, as well as in surrounding countries.

Along with an insight into a history of orchid researches in Russia, the book provides a review of modern knowledge in orchid morphology, habitats, individual and seasonal developments and reproduction strategies, mycorrhiza, pollination and species geographic range and conservation status in Russia. The book includes descriptions of more than 125 orchid species illustrated with colour images and maps.

© Коллектив авторов, текст, иллюстрации, 2014

© Товарищество научных изданий КМК, издание, 2014

ISBN 978-5-87317-997-8

регионах России и сопредельных государств в пределах бывшего СССР (от Калининградской области и стран Балтии, Украинских Карпат, Крыма, Кавказа до Урала, Сибири, Дальневосточного Приморья, Сахалина, Курильских островов и стран Центральной Азии). Определение освещенности и влажности проводили в конкретных местообитаниях, кислотность почвы и содержание питательных веществ в почве определяли в лабораторных условиях. Все сведения представлены в виде шкал. Оригинальные материалы, полученные авторами настоящей книги, были дополнены имеющимися литературными сведениями (Summerhayes, 1951; Stuckey, 1967; Landolt, 1977; Procházka, Velisek, 1983; Ellenberg et al., 1991; Быченко, 1992; Вахрамеева и др., 1994; Куликов, 1995; Schmeidt, 1996; Тимченко, 1996а; Филиппов, 1997; и др.).

Практика составления экологических шкал (Раменский, 1938; Ellenberg, 1974; Landolt, 1977; Ellenberg et al., 1991) показала значительное удобство такой формы информации. Поскольку каждый вид способен расти при некотором диапазоне действия того или иного фактора, то отражение этого диапазона в виде формализованных ступеней для анализа многочисленных конкретных обозначений весьма наглядно и удобно. При составлении шкал удачно сочетаются количественные и качественные характеристики отдельных факторов и местообитаний в целом. Для характеристики экологических особенностей отдельных видов мы использовали достаточно четкие описания ступеней экологических факторов, предложенные Е. Landolt (1977). Отношение орхидных к абиотическим факторам, таким как освещенность, увлажнение, кислотность (реакция) и богатство почвы отражено в форме шкал в табл. 3.1. Для многих изученных видов орхидных диапазон абиотических факторов оказался довольно широким, не укладывающимся в пределы одной ступени. В то же время эти значения весьма сходны в разных частях ареала, что позволило поместить в одной таблице результаты исследования по разным регионам. Представленные в таблице сведения отражают современный уровень знаний об экологии абсолютного большинства видов наших орхидных. Неполнота сведений объясняется, по крайней мере, двумя причинами. Первая — систематическое положение некоторых видов не всегда достаточно ясно, поэтому сведения об особенностях их произрастания в природных условиях недостаточны или отсутствуют. Второе — некоторые четко отграниченные в систематическом отношении виды в природных условиях до настоящего времени мало изучены (вследствие крайней редкости или малой доступности их местонахождений).

Таблица 3.1.

Некоторые эколого-фитоценотические характеристики местообитаний орхидных

№	Вид	Экологические факторы				Фитоценозы
		L	F	R	N	
1	2	3	4	5	6	7
1	<i>Amitostigma kinoshitae</i>	5	5	1-2	1-2	Болота, сырые луга
2	<i>Anacamptis pyramidalis</i>	4	2	4	2	Светлые широколиственные леса, опушки, кустарники
3	<i>Calypso bulbosa</i>	2	3	3	2-3	Темнохвойные мшистые леса
4	<i>Cephalanthera damasonium</i>	2-3	3	4	2-3	Светлые широколиственные леса, кустарники

Таблица 3.1. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7
5	<i>Cephalanthera floribunda</i>	4	2	4	2	Светлые широколиственные леса, опушки, кустарники
6	<i>Cephalanthera longibracteata</i>	3	3	2	4	Светлые широколиственные леса, опушки, кустарники, высокоотравье
7	<i>Cephalanthera longifolia</i>	3–4	2	4	2	Светлые широколиственные леса, опушки, кустарники
8.	<i>Cephalanthera rubra</i>	3	2	4	2	Светлые широколиственные леса, опушки, кустарники
9.	<i>Chamorchis alpina</i>	5	2	4	2	Горные луга, тундра
10.	<i>Coeloglossum viride</i>	4	2–3	2–3	2	Тундра, светлые леса, опушки, кустарники, луга, горные луга
11.	<i>Comperia comperiana</i>	4	2	4	2	Светлые леса, опушки, кустарники
12.	<i>Corallorhiza trifida</i>	2–5	2–4	2–3	2	Тундра, светлые леса, опушки, кустарники, болота, заболоченные и сырые луга
13.	<i>Cremastra variabilis</i>	1–2	3	3–4	4	Тенистые лиственные и хвойные леса, высокоотравье
14.	<i>Cypripedium calceolus</i>	3	2–4	3–4	2–4	Светлые лиственные и хвойные леса, опушки, кустарники
15.	<i>Cypripedium guttatum</i>	3	2–4	3–4	3–4	Светлые леса, опушки, кустарники
16.	<i>Cypripedium macranthon</i>	3–4 (5)	2–3 (4)	3	2–4	Светлые лиственные и хвойные леса, опушки, кустарники, горные луга
17.	<i>Cypripedium ventricosum</i>	3	2–3	3–4	2–4	Светлые леса, опушки, кустарники
18.	<i>Dactylorhiza aristata</i>	4	3	3	4	Светлые леса, опушки, кустарники, луга, горные луга, заросли бамбука курильского
19.	<i>D. baltica (D. longifolia)</i>	4–5	4	3–4	3	Светлые леса, опушки, кустарники, болота, сырые луга
20.	<i>D. cordigera</i>	5	4	3	3	Болота, заболоченные и сырые луга, горные луга
21.	<i>D. cruenta</i>	5	5	3	2	Болота, заболоченные и сырые луга
22.	<i>D. euxina</i>	5	2	3–4	2	Горные луга
23.	<i>D. flavescens</i>	4	2–3	2–4	–	Светлые леса, опушки, кустарники, луга
24.	<i>D. fuchsii</i>	3–5	3	3–5	2–3	Светлые леса, опушки, кустарники, луга
25.	<i>D. iberica</i>	5	4	–	–	Заболоченные и сырые луга, горные луга
26.	<i>D. incarnata</i>	4–5	4–5	3–5	2	Болота, заболоченные и сырые луга
27.	<i>D. maculata</i>	4–5	4	2–3	2	Тундра, светлые леса, опушки, кустарники, болота, сырые луга
28.	<i>D. majalis</i>	5	4–5	3–5	2	Болота, заболоченные и сырые луга
29.	<i>D. russowii</i>	5	5	3–4	2	Болота разных типов, заболоченные луга
30.	<i>D. sambucina</i>	5	3	2–4	2–3	Светлые леса, опушки, кустарники, луга
31.	<i>D. traunsteineri</i>	3–4	5	3	2	Тундра, болота разных типов, опушки, кустарники, заболоченные луга,
32.	<i>D. urvilleana</i>	4–5	3	3–4	2	Светлые леса, опушки, кустарники, сырые, заболоченные и горные луга
33.	<i>Dactylostalyx ringens</i>	2	4	1–2	1–2	Тенистые леса
34.	<i>Eleorchis japonica</i>	5	5	1–2	3	Болота разных типов

Таблица 3.1. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7
35.	<i>Ehippianthus sachalinensis</i>	2–3	4	–	2–3	Светлые и тенистые леса, опушки, кустарники
36.	<i>Epipactis atrorubens</i>	3–4	2	4–5	1	Светлые леса, опушки, кустарники, луга, каменистые склоны
37.	<i>E. helleborine</i>	2–3	3	3–4	2	Светлые леса, опушки, кустарники, луга
38.	<i>E. microphylla</i>	1–2	2–3	4	1–2	Тенистые леса
39.	<i>E. palustris</i>	4–5	4–5	4–5	2	Болота разных типов, заболоченные и сырые луга
40.	<i>E. papillosa</i>	3	3	–	4	Тенистые и светлые леса, опушки, кустарники, луга, заросли бамбука
41.	<i>E. thunbergii</i>	4	4	–	5	Болота разных типов и сырые луга
42.	<i>Epipogium aphyllum</i>	1–2	3–4	3–4	2	Тенистые леса
43.	<i>Galearis cyclochila</i>	1–2	4–5	2	3	Сырые тенистые леса
44.	<i>Gastrodia elata</i>	1–2	3–4	–	5	Леса, опушки, кустарники, болота
45.	<i>Goodyera repens</i>	1–2	2–3	3	1	Леса, опушки, кустарники
46.	<i>G. schlechtendaliana</i>	1–3	3–4	–	3–4	Леса, опушки, кустарники
47.	<i>Gymnadenia conopsea</i>	4	3	4	2	Тундра, светлые леса, опушки, кустарники, болота, луга разных типов, включая горные
48.	<i>G. odoratissima</i>	4	3–4	5	2	Болота и луга разных типов
49.	<i>Habenaria linearifolia</i>	3–4	4	–	–	Болота и сырые луга
50.	<i>H. radiata</i>	5	4	2	4	Болота и сырые луга
51.	<i>Hammarbya paludosa</i>	5	5	2–3	1–2	Болота, луга заболоченные и сырые
52.	<i>Herminium monorchis</i>	3–5	2–4	4–5	2	Болота, луга разных типов
53.	<i>Himantoglossum caprinum</i>	4–5	1	4–5	2	Светлые леса, опушки, кустарники
54.	<i>Leucorchis albida</i>	5	3–4	2–4	1–2	Тундра, светлые леса, опушки, кустарники, болота, заболоченные и сырые луга
55.	<i>Limodorum abortivum</i>	3	2	4–5	2	Светлые леса, опушки, кустарники
56.	<i>Liparis japonica</i>	1–2	3	–	4	Тенистые леса
57.	<i>L. krameri</i>	1–3	2–3	–	4	Тенистые леса
58.	<i>L. loeselii</i>	4	4–5	4–5	1	Болота разных типов, сырые луга
59.	<i>L. makinoana</i>	3	2–3	2	4	Светлые леса, опушки, кустарники, болота, сырые и заболоченные луга
60.	<i>Listera cordata</i>	2–4	3–5	1	1–2	Тундра, тенистые леса, болота, разных типов, сырые луга
61.	<i>L. nipponica</i>	2	3–4	1	3	Тенистые леса
62.	<i>L. ovata</i>	3–5	3	3	3	Светлые леса, опушки, кустарники, болота
63.	<i>L. pinetorum</i>	2	3	–	2–3	Тенистые леса
64.	<i>Lysiella oligantha</i>	2–5	3	3	2	Тундра, тенистые и светлые леса, опушки, кустарники, луга, равнинные и горные
65.	<i>Malaxis monophyllos</i>	2–3	3–4	2–4	2–3	Светлые леса, опушки, кустарники, болота, сырые луга, высокогорье
66.	<i>Myrmechis japonica</i>	1	3	–	–	Тенистые леса

Таблица 3.1. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7
67.	<i>Neottia asiatica</i>	1	3	3	4	Леса, опушки, кустарники
68.	<i>N. nidus-avis</i>	2	3	4	3	Тенистые и светлые леса, опушки, кустарники
69.	<i>N. papilligera</i>	1–2	3	3–4	4	Тенистые и светлые леса, опушки, кустарники
70.	<i>Neottianthe cucullata</i>	2–3	3	2–4	2–3	Тенистые и светлые леса, опушки, кустарники, горные луга
71.	<i>Ophrys apifera</i>	4	2	4–5	2	Светлые леса, опушки, кустарники, луга
72.	<i>O. caucasica</i>	4	2	4–5	2	Светлые леса, опушки, кустарники, луга, каменистые склоны
73.	<i>O. insectifera</i>	4–5	3–5	4–5	1	Болота и луга, кустарники, светлые леса, опушки
74.	<i>O. oestriifera</i>	4	2	4–5	2	Светлые леса, опушки, кустарники
75.	<i>O. taurica</i>	4–5	2	4–5	-	Светлые леса, опушки, кустарники, горные луга
76.	<i>O. coriophora</i>	4	3	4	2	Кустарники, сырые и влажные луга, светлые леса, опушки, по западинам в степи
77.	<i>O. mascula</i>	4	3	4	3	Светлые леса, опушки, кустарники
78.	<i>O. militaris</i>	4–5	2–3	4–5	2	Светлые леса, опушки, кустарники
79.	<i>O. morio</i>	4–5	2–3	3–4	2	Луга, кустарники
80.	<i>O. pallens</i>	4	3	4	3	Светлые леса, опушки, кустарники, горные луга
81.	<i>O. palustris</i>	5	4–5	4	2	Болота, заболоченные и сырые луга
82.	<i>O. picta</i>	4	2	4	2	Луга, кустарники
83.	<i>O. provincialis</i>	4	1–2	4	2	Светлые леса, опушки, кустарники, горные луга
84.	<i>O. punctulata</i>	4–5	2	4	2	Светлые леса, опушки, кустарники, луга
85.	<i>O. purpurea</i>	4	2–3	4–5	3	Светлые леса, опушки, кустарники
86.	<i>O. simia</i>	4	2	4	2	Светлые леса, опушки, кустарники, горные луга
87.	<i>O. tridentata</i>	4–5	2–3	4	2	Светлые леса, опушки, кустарники, луга
88.	<i>O. ustulata</i>	4	3	4–5	2	Светлые леса, кустарники, опушки, луга
89.	<i>Oreorchis patens</i>	2–3	3	1–2	4–5	Тенистые леса, высокотравье
90.	<i>Platanthera bifolia</i>	2–4	2–4	3–5	2	Светлые леса, опушки, кустарники, луга
91.	<i>P. camtschatica</i> (<i>Neolindleya camtschatica</i>)	3–5	2–4	3–4	4–5	Светлые леса, опушки, кустарники, болота, сырые луга
92.	<i>P. chlorantha</i>	2–3	2–3	4–5	2	Светлые леса, опушки, кустарники
93.	<i>P. chorisiana</i>	4–5	4–5	4	4	Болота, заболоченные и сырые луга, горные луга
94.	<i>P. convallariifolia</i>	4–5	4	2–4	4	Болота, заболоченные и сырые луга
95.	<i>P. extremiorientalis</i>	3–5	3–4	1–3	3	Светлые леса, опушки, кустарники, луга
96.	<i>P. hologlottis</i>	5	4	1–3	4	Болота, заболоченные и сырые луга и пойменные луга

Таблица 3.1. (окончание)

1	2	3	4	5	6	7
97.	<i>P. maximowicziana</i>	3–4	3–4	1–3	3–4	Светлые леса, опушки, кустарники, болота, заболоченные и сырые луга
98.	<i>P. ophrydioides</i>	3–5	3	2	2	Светлые леса, опушки, кустарники, горные луга
99.	<i>P. sachalinensis</i>	4–5	3	–	–	Светлые леса, опушки, кустарники, луга
100	<i>P. tipuloides</i>	4	4–5	3–4	4	Светлые леса, опушки, кустарники, болота, заболоченные и сырые луга
101	<i>Pogonia japonica</i>	5	5	1	2	Болота разных типов, заболоченные и сырые луга
102	<i>Serapias vomeracea</i>	5	1–2	3–5	2	Светлые леса, опушки, кустарники, луга
103	<i>Spiranthes sinensis</i> (включая <i>S. amoena</i>)	4–5	2–5	2–5	–	Светлые леса, опушки, кустарники, болота, луга разных типов, включая пойменные
104	<i>S. spiralis</i>	3–4	2–3	3–5	1	Светлые леса, опушки, кустарники, луга
105	<i>Steveniella satyrioides</i>	3	2	4–5	2	Светлые леса, опушки, кустарники, горные луга
106	<i>Traunsteinera globosa</i>	5	3	4	3	Луга равнинные и горные
107	<i>T. sphaerica</i>	5	2	4	3	Луга равнинные и горные
108	<i>Tulotus fuscescens</i>	2–4	2–3	2–5	2–4	Тенистые и светлые леса, опушки, кустарники, луга
109	<i>T. ussuriensis</i>	2–4	2–3	2	3–4	Тенистые и светлые леса, опушки, кустарники, луга

Примечание к обозначениям ступеней экологических шкал (Landolt, 1977).

L — шкала освещенности: **1** — полностью теневое растение (часто растущее в условиях менее 3 % от полной освещенности); **2** — главным образом теневое растение (чаще при 10% от полной освещенности); **3** — полутеневое растение (при относительной освещенности более 10%); **4** — полусветовое (часто на полном свету, но иногда при некотором затенении); **5** — полностью световое растение, неспособное выносить затенение.

F — шкала влажности: **1** — на очень сухих почвах, индикатор сухих местообитаний; **2** — на сухих почвах, избегает очень сухие и очень влажные почвы; **3** — на почвах от средней сухости до влажных; **4** — на почвах от влажных до сырых; **5** — на почвах, пропитанных водой, избегает среднеувлажненные местообитания; **5w** — на почвах очень сырых после дождя; **5u** — на затопляемых участках; **5s** — растения с листьями, плавающими в воде; **5i** — растения, живущие в воде, но большая часть их листьев находятся над водой.

R — шкала кислотности почвы: **1** — на очень кислых почвах (рН менее 4,5); **2** — на кислых почвах (рН 3,5–5,6); **3** — на слабокислых почвах (рН 4,5–7,5), никогда на очень кислых, но иногда на нейтральных и слабощелочных почвах; **4** — на щелочных почвах (рН 5,5–8,0); **5** — только на щелочных почвах (рН выше 6,5); **x** — на очень кислых и на щелочных почвах, часто избегает средние условия, так как не выдерживает конкуренции с другими видами.

N — шкала богатства почвы питательными веществами (особенно азотом): **1** — на очень богатых почвах; **2** — на бедных почвах; **3** — на почвах от среднебедных до среднебогатых; **4** — на богатой почве; **5** — на почве богатой (особенно азотом), никогда не встречаются на бедных.

листе (Брагина, 2001). Пропагулы отделяются от материнского растения и начинают развиваться аналогично протокормам семенного происхождения. Другие виды этой жизненной формы не образуют множества пропагул на листьях, но одна пропагула способна развиться из апикальной почки, расположенной на псевдобульбе вегетативной особи. Причем, строение этой пропагулы идентично таковым, развивающимся на листьях *Hammarbya paludosa* (Брагина, 2001). Развитие пропагул из апексов псевдобульб было отмечено у *Malaxis monophyllos* (Ziegenspeck, 1936, Татаренко, неопубл. данные), *Liparis makinoana* (Татаренко, 1996), *Hammarbya paludosa* (Брагина, 2001). Развитие боковых побегов из пазушных почек, расположенных на нитевидном корневище, происходит крайне редко.

К категории вегетативных малолетников можно отнести и некоторые другие орхидеи России. Например, *Pogonia japonica* и *Listera cordata* характеризуются недолгоживущими (2–4 года) вертикальными корневищами и длинными тонкими корнями, несущими придаточные побеги. Растения *Pogonia japonica* образуют придаточные побеги регулярно, во всех изученных популяциях. *Listera cordata* образует такие побеги в большинстве популяций (Виноградова, 1996; Татаренко, 1996), однако в некоторых популяциях вегетативное размножение не отмечено совсем (Ackerman, Mesler, 1979; Татаренко, 1996).

Вегетативными малолетниками также являются редкие дальневосточные орхидные: *Eleorchis japonica*, *Ephippianthus sachalinensis* и *Dactylostalyx ringens*. Подробные характеристики их необычных морфологических особенностей приведены в соответствующих видовых описаниях.

Большинство видов орхидных России, представители трибы *Orchideae*, имеют специализированный зимующий и запасающий орган. Точнее сказать, растение представлено лишь этим органом в неблагоприятный для вегетации период. Самые разные термины были использованы для обозначения этих весьма специфичных органов: «Knollenstiel» (Irmisch, 1853), «Stolonen und Knolle» (Ziegenspeck, 1936), «корневой клубень» (Серебряков, 1952; Лукс, 1970; Тихонова, 1972, 1983; Блинова, 1996; Stern, 1997), «special organs» (Ogura, 1953), «sinker» (Sharman, 1939; Kumazava, 1956, 1958; Inoue, 1983), «dropper» (Bell, 1991), «root-stem tuberoid» (Dressler, 1981, 1993; Татаренко, 1991, 1996). При всем многообразии терминов, использовавшихся для обозначения этого органа, среди авторов никогда не было принципиальных разногласий в понимании его природы и строения.

Эти сложные органы орхидных содержат элементы как побеговой, так и корневой структуры, что было установлено вышеперечисленными авторами в ходе специальных морфолого-анатомических исследований. Исследования морфогенеза этого органа, показали, что к его образованию приводит развитие пазушной почки, в базальной части которой рано развивается запасающий корень (корневой клубень), зимующий вместе с ней. То есть эта структура гомологична зимующей почке возобновления, образующейся у всех симподиальных орхидей умеренного климата к концу сезона вегетации. На русском языке наиболее точно этот зимующий орган можно назвать «клубнепочкой» (Шалыт, 1960).

Принципиально неверна трактовка данного органа как «корневого клубня — утолщенного запасающего корня, несущего корневые почки» («root tubers», «swollen storage roots bearing root buds» — Pridgeon, Chase, 1995, p. 1476). «Корневыми почками» называют придаточные почки, возникающие на корнях растений (Bell, 1991). У растений трибы *Orchideae* придаточный корневой клубень образуется на развивающейся пазушной почке, то есть именно почка образует корневой клубень, а не наоборот.

Мы рассмотрели некоторые морфологические особенности орхидных России. Очевидно, что с морфологией вегетативных органов связано и их функционирование, т.е. жизнь растения. Именно поэтому вегетативная морфология была положена в основу выделения жизненных форм растений в классификации И.Г. Серебрякова (1964) и Т.И. Серебряковой (1972), получившей в странах бывшего Советского Союза очень широкое распространение. В 1996 г. нами была предложена классификация жизненных форм орхидных России (Татаренко, 1996), которая впоследствии была доработана и несколько модифицирована для отражения более широкого спектра жизненных форм, встречающихся не только у орхидных в России, но и за ее пределами (Татаренко, 2007). Последняя классификация жизненных форм орхидных разработана с учетом следующих признаков: цикличность побегов, терминальное или боковое положение соцветий, продолжительность жизни годичного побега или его части, продолжительность жизни листьев на надземном побеге, наличие или отсутствие корней, продолжительность жизни корней, длина метамеров корневища или моноподиального многолетнего побега, степень утолщенности запасующих органов (корней или побегов), участие запасующих органов в фотосинтезе. Признаки имеют по 2–4 градации, отраженные в форме буквенно-цифровых кодов. Это облегчает сортировку и группировку жизненных форм у большого числа рассматриваемых видов. Названия жизненных форм даны по типовым (модельным) видам. Список жизненных форм орхидных России, сделанный в соответствии с последней классификацией (Татаренко, 2007) приведен в табл. 4.1. При использовании несколько другого подхода к выбору классификационных признаков, число жизненных форм орхидных России увеличилось до 24, по сравнению с 20 типами в классификации 1996 г.

Таблица 4.1.

Жизненные формы орхидных России

№	Тип жизненной формы (модельный вид)	Виды	Коды признаков
1	2	3	4
1	<i>Cephalanthera longibracteata</i>	<i>Cephalanthera damasonium</i>	A.I.1.3 ₁ л ₃ к ₁
		<i>Cephalanthera erecta</i>	A.I.1.3 ₁ л ₃ к ₁
		<i>Cephalanthera floribunda</i>	A.I.1.3 ₁ л ₃ к ₁
		<i>Cephalanthera longibracteata</i>	A.I.1.3 ₁ л ₃ к ₁
		<i>Cephalanthera longifolia</i>	A.I.1.3 ₁ л ₃ к ₁
		<i>Cephalanthera rubra</i>	A.I.1.3 ₁ л ₃ к ₁
		<i>Cypripedium calceolus</i>	A.I.1.3 ₁ л ₃ к ₁
		<i>Cypripedium macranthon</i>	A.I.1.3 ₁ л ₃ к ₁
		<i>Cypripedium shanxiense</i>	A.I.1.3 ₁ л ₃ к ₁
		<i>Cypripedium ventricosum</i>	A.I.1.3 ₁ л ₃ к ₁
		<i>Epipactis atrorubens</i>	A.I.1.3 ₁ л ₃ к ₁
		<i>Epipactis helleborine</i>	A.I.1.3 ₁ л ₃ к ₁
		<i>Epipactis microphylla</i>	A.I.1.3 ₁ л ₃ к ₁
		<i>Epipactis papillosa</i>	A.I.1.3 ₁ л ₃ к ₁
		<i>Listera ovata</i>	A.I.1.3 ₁ л ₃ к ₁

Таблица 4.1. (продолжение)

1	2	3	4
2	<i>Cypripedium guttatum</i>	<i>Cypripedium guttatum</i>	A.I.2.3, л ₃ к ₁
		<i>Cypripedium yatabeanum</i>	A.I.2.3, л ₃ к ₁
		<i>Epipactis palustris</i>	A.I.2.3, л ₃ к ₁
		<i>Epipactis thunbergii</i>	A.I.2.3, л ₃ к ₁
3	<i>Ehippianthus sachalinensis</i>	<i>Ehippianthus sachalinensis</i>	C.I.2.3, л ₂ к ₀
4	<i>Dactylostalyx ringens</i>	<i>Dactylostalyx ringens</i>	C.I.2.3, л ₂ к ₂
5	<i>Oreorchis patens</i>	<i>Oreorchis patens</i>	C.I.1.3, л ₂ к ₁
		<i>Cremastra variabilis</i>	C.I.1.3, л ₂ к ₁
6	<i>Calypso bulbosa</i>	<i>Calypso bulbosa</i>	C.I.1.3, л ₂ к ₂
7	<i>Eleorchis japonica</i>	<i>Eleorchis japonica</i>	A.I.1.3, л ₃ к ₂
8	<i>Liparis japonica</i>	<i>Hammarbya paludosa</i>	A.I.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Liparis japonica</i>	A.I.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Liparis krameri</i>	A.I.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Liparis kumokiri</i>	A.I.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Liparis loeselii</i>	A.I.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Liparis makinoana</i>	A.I.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Liparis sachalinensis</i>	A.I.1.3, л ₃ к ₂
<i>Malaxis monophyllos</i>	A.I.1.3, л ₃ к ₂		
9	<i>Spiranthes sinensis</i>	<i>Spiranthes sinensis</i>	B-A.I.1.3, л ₂ к ₂
		<i>Spiranthes spiralis</i>	B-A.I.1.3, л ₂ к ₂
10	<i>Gymnadenia conopsea</i>	<i>Coeloglossum viride</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Dactylorhiza aristata</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Dactylorhiza cruenta</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Dactylorhiza baltica</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Dactylorhiza euxina</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Dactylorhiza flavescens</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Dactylorhiza incarnata</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Dactylorhiza maculata</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Dactylorhiza majalis</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Dactylorhiza russowii</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Dactylorhiza salina</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Dactylorhiza sambucina</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Dactylorhiza traunsteineri</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Dactylorhiza umbrosa</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Dactylorhiza urvilleana</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Gymnadenia conopsea</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Gymnadenia odoratissima</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Platanthera bifolia</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Neolindlea camtschatica</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Platanthera chlorantha</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Platanthera extremiorientalis</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
		<i>Platanthera maximowicziana</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂
<i>Platanthera ophrydioides</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂		
<i>Platanthera sachalinensis</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂		
<i>Leucorchis albida</i>	A.II.1.3, л ₃ к ₂		

Таблица 4.1. (продолжение)

1	2	3	4
11	<i>Dactylorhiza iberica</i>	<i>Dactylorhiza iberica</i>	A.II.1-2.з ₁ л ₃ к ₂
12	<i>Lysiella oligantha</i>	<i>Lysiella oligantha</i>	A.II.1.з ₁ л ₃ к ₂
		<i>Platanthera chorisiana</i>	A.II.1.з ₁ л ₃ к ₂
		<i>Platanthera dilatata</i>	A.II.1.з ₁ л ₃ к ₂
		<i>Platanthera tipuloides</i>	A.II.1.з ₁ л ₃ к ₂
13	<i>Tulotis fuscescens</i>	<i>Platanthera convallariifolia</i>	A.II.2.з ₁ л ₃ к ₂
		<i>Tulotis fuscescens</i>	A.II.2.з ₁ л ₃ к ₂
		<i>Platanthera hologlottis</i>	A.II.2.з ₁ л ₃ к ₂
14	<i>Galearis cyclochila</i>	<i>Galearis cyclochila</i>	A.II.2.з ₁ л ₃ к ₂
		<i>Tulotis ussuriensis</i>	A.II.2.з ₁ л ₃ к ₂
15	<i>Orchis mascula</i>	<i>Amitostigma kinoshitae</i>	A.II.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Anacamptis pyramidalis</i>	A.II.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Chamorchis alpina</i>	A.II.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Comperia comperana</i>	A.II.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Habenaria linearifolia</i>	A.II.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Himantoglossum caprinum</i>	A.II.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Himantoglossum formosum</i>	A.II.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Neottianthe cucullata</i>	A.II.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Ophrys apifera</i>	A.II.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Ophrys caucasica</i>	A.II.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Ophrys insectifera</i>	A.II.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Ophrys oestifera</i>	A.II.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Ophrys taurica</i>	A.II.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Orchis caspia</i>	A.II.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Orchis coriophora</i>	A.II.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Orchis mascula</i>	A.II.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Orchis militaris</i>	A.II.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Orchis morio</i>	A.II.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Orchis pallens</i>	A.II.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Orchis palustis</i>	A.II.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Orchis picta</i>	A.II.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Orchis provincialis</i>	A.II.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Orchis punctulata</i>	A.II.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Orchis purpurea</i>	A.II.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Orchis simia</i>	A.II.1.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Orchis tridentata</i>	A.II.1.з ₁ л ₃ к ₃
<i>Orchis ustulata</i>	A.II.1.з ₁ л ₃ к ₃		
<i>Ponerorchis pauciflora</i>	A.II.1.з ₁ л ₃ к ₃		
<i>Serapias vomeracea</i>	A.II.1.з ₁ л ₃ к ₃		
<i>Stevieniella satyrioides</i>	A.II.1.з ₁ л ₃ к ₃		
<i>Traunsteinera globosa</i>	A.II.1.з ₁ л ₃ к ₃		
<i>Traunsteinera sphaerica</i>	A.II.1.з ₁ л ₃ к ₃		
16	<i>Herminium monorchis</i>	<i>Herminium monorchis</i>	A.II.2.з ₁ л ₃ к ₃
		<i>Habenaria radiata</i>	A.II.2.з ₁ л ₃ к ₃
17	<i>Listera cordata</i>	<i>Listera cordata</i>	A.I.2.з ₁ л ₃ к ₂
		<i>Listera nipponica</i>	A.I.2.з ₁ л ₃ к ₂
		<i>Listera pinetorum</i>	A.I.2.з ₁ л ₃ к ₂
18	<i>Pogonia japonica</i>	<i>Pogonia japonica</i>	B-A.I.1.з ₁ л ₃ к ₂

Таблица 4.1. (окончание)

1	2	3	4
19	<i>Goodyera repens</i>	<i>Goodyera repens</i>	В.1.2.3 ₁ л ₂ к ₂
		<i>Goodyera maximowicziana</i>	В.1.2.3 ₁ л ₂ к ₂
		<i>Goodyera schlechtendaliana</i>	В.1.2.3 ₁ л ₂ к ₂
20	<i>Myrmechis japonica</i>	<i>Myrmechis japonica</i>	В.1.2.3 ₁ л ₂ к ₀
21	<i>Neottia nidus-avis</i>	<i>Neottia asiatica</i>	В.1.1.3 ₁ л ₃ к ₁
		<i>Neottia nidus-avis</i>	В.1.1.3 ₁ л ₃ к ₁
		<i>Neottia papilligera</i>	В.1.1.3 ₁ л ₃ к ₁
		<i>Neottia ussuriensis</i>	В.1.1.3 ₁ л ₃ к ₁
22	<i>Gastrodia elata</i>	<i>Gastrodia elata</i>	В.1.1.3 ₁ л ₃ к ₀
23	<i>Epipogium aphyllum</i>	<i>Epipogium aphyllum</i>	В.1.1.3 ₁ л ₃ к ₀
		<i>Corallorhiza trifida</i>	В.1.1.3 ₁ л ₃ к ₀
24	<i>Galeola septentrionalis</i>	<i>Neottia camtschatea</i>	В-А.1.1.3 ₁ л ₃ к ₁

Коды признаков жизненных форм:

А–D — типы нарастания систем побегов (рис. 2): А — симподиально нарастающие, с моноциклическими вегетативно-генеративными побегами, В — моноподиально нарастающие, с полициклическими вегетативно-генеративными побегами, С — симподиально нарастающие, с пазушными моноциклическими генеративными побегами, D — моноподиально нарастающие, с пазушными моноциклическими генеративными побегами;

Продолжительность жизни скелетных осей побегов:

I — побеги или их части многолетние, II — побеги однолетние, ежегодно полностью замещаемые;

Длина междоузлий скелетных осей побегов:

1 — короткие (короткокорневищные, с короткими стеблевыми частями стеблекорневых тубероидов, с короткими междоузлиями моноподиально нарастающих побегов);
2 — длинные (длиннокорневищные, с длинными стеблевыми частями стеблекорневых тубероидов, с длинными междоузлиями моноподиально нарастающих побегов).

Наличие специализированных запасующих органов:

з₁ — специализированные запасующие органы отсутствуют,
з₂ — подземные утолщенные запасующие органы: стеблевые клубни, клубнелуковицы, корневые клубни,
з₃ — надземные фотосинтезирующие утолщенные запасующие органы: псевдобульбы, листья, корни;

Продолжительность жизни листьев на надземном побеге:

л₁ — вечнозеленые листья
л₂ — продолжительность жизни листьев на надземном побеге 10–12 мес.
л₃ — продолжительность жизни листьев на надземном побеге 3–5 мес.

Продолжительность жизни корней:

к₁ — продолжительность жизни корней более 3 лет
к₂ — продолжительность жизни корней 1–2 года
к₃ — продолжительность жизни корней 0,5 года
к₀ — корни отсутствуют

Орхидные — высокоспециализированная группа растений, отличающаяся рядом уникальных черт своей биологии, в том числе и онтогенеза. Однако изучение онтогенеза наземных орхидных в природных условиях представляет собой значительные трудности. Это объясняется по меньшей мере двумя причинами: 1) прорастание семян происходит подземно при участии грибов и первое время (у некоторых видов до 5–11 лет) растение развивается подземно; 2) определить календарный возраст у корневищных видов трудно, а у клубневых видов — невозможно. В связи с этим данные об онтогенезе многих видов наземных орхидных неполны или отсутствуют.

Впервые подземное прорастание семян *Orchis morio* было описано в 1804 г. R.A. Salisbury (цит. по: Burgeff, 1936). Подробные сведения об онтогенезе, включая подземные стадии, приведено в известной работе Th. Irmisch (1853), где даны изображения этапов онтогенеза многих европейских видов — *Cypripedium calceolus*, *O. militaris*, *Epipogium aphyllum*, *L. ovata*, *E. microphylla*. В дальнейшем в этом направлении проводили исследования N. Stojanoff (1917), A. Fuchs и H. Ziegenspeck (1922, 1924, 1926a, b, 1927 и др.). Наиболее подробные и достоверные сведения об онтогенезе многих европейских видов даны в монографии Ziegenspeck (1936). Многие исследователи при описании онтогенеза европейских орхидных ссылаются на эту работу. Сведения о ранних этапах онтогенеза наземных орхидных обобщены в фундаментальной монографии H. Rasmussen (1995).

Таблица 5.1.

Размеры семян некоторых видов европейских орхидных (по Arditti, Ghani, 2000)

Вид	Длина (мм)	Ширина (мм)
<i>Calypso bulbosa</i>	0,8±0,03	0,14±0,01
<i>Cypripedium calceolus</i>	0,94±0,29	0,2±0,03
<i>Cephalanthera damasonium</i>	0,94±0,2	0,23±0,04
<i>Epipactis atrorubens</i>	0,9±0,06	0,23±0,04
<i>Epipactis palustris</i>	1,38±0,42	0,26±0,8
<i>Goodyera repens</i>	0,73±0,23	0,14±0,03
<i>Limodorum abortivum</i>	0,78±0,63	0,29±0,23
<i>Listera cordata</i>	0,69±0,17	0,19±0,07
<i>Neottia nidus-avis</i>	0,90±0,15	0,27±0,09
<i>Orchis coriophora</i>	0,46±0,06	0,18±0,05
<i>Orchis mascula</i>	0,39±0,13	0,18±0,03
<i>Orchis morio</i>	0,56±0,16	0,18±0,05
<i>Orchis purpurea</i>	0,38±0,04	0,15±0,08
<i>Orchis simia</i>	0,38±0,09	0,15±0,08

Таблица 5.2.

Классификация онтогенетических (возрастных) состояний особей
(Т.А. Работнов. 1950)

Период (фаза) онтогенеза	Возрастное состояние
I латентный	Покоящиеся семена — s
II виргинильный	Проросток (всход) seedling (plantlet, germ) — p ювенильное juvenile — j имматурное immature — im взрослое виргинильное adult virginile — v
III генеративный	Генеративное generative — g
IV сенильный	Сенильное senescent — s

Иногда выделяют подгруппы генеративных растений — молодые (g 1), средневозрастные (g 2) и старые (g 3), и две подгруппы сенильных — субсенильные (ss) и сенильные (s).

Орхидные представляют собой группу растений с оригинальной биологией, в связи с чем эта классификация применительно к орхидным нуждается в некотором уточнении. К группе проростков мы относим и микоризомы и протокормы (p). Эту группу особей невозможно исследовать без существенного нарушения природной популяции. Поэтому изучают подземную часть популяций, как правило, лишь у широко распространенных неохраняемых видов, образующих многочисленные популяции (Баталов, 1998а, 2000; Виноградова, 1999а, б). Кроме того, приходится объединять взрослые виргинильные и временно не цветущие генеративные особи в одну группу взрослых вегетативных (vv), т.к. во многих случаях невозможно определить цвело ли это растение прежде. Сенильные (s) растения находят очень редко, т.к. многие особи отмирают сразу после последнего цветения.

Возрастные группы различают, используя преимущественно морфологические признаки (размер и число листьев, число жилок, размер клубня, число корней, число цветков и пр.). В последнее время в природных условиях проводят работы по изучению и других важных параметров — анатомических (Фардеева, 1997), физиологических и биохимических особенностей, интенсивности микоризообразования (Татаренко, 1995, 1996; Маракаев, Титова, 2000а, б; Маракаев, 2002; и др.).

Возрастной состав популяций большинства наших орхидей можно определить лишь на основе состояния надземных частей растений, т.к. коэффициент корреляции между состоянием надземных и подземных органов обычно довольно высок $r = 0,7$ (Вахрамеева, Денисова, 1980а). Онтогенез наземных орхидных до сих пор изучен недостаточно полно. Однако в последнее время работы в этом направлении ведутся все более активно (Вахрамеева, Денисова, 1980б, 1988; Собко, 1989; Ракова, 1992; Блинова, 1995а; Татаренко, 1996, 2000 и др., Баталов, 1998а, 2000; Вахрамеева, 2000; и др.). Современные сведения об онтогенезе отдельных видов орхидей приведены далее в описаниях.

Чтобы выяснить соотношение между онтогенетическим состоянием и абсолютным возрастом, а также определить длительность отдельных возрастных (онтогенетических) состояний и всего жизненного цикла некоторых наземных орхидных, мы на территории Московской области закладывали постоянные пробные площади в типичных для каждого вида условиях местообитания. На этих площадях проводили многолетние (20 и более лет) наблюдения за конкретными (маркированными и картированными) особями (Вахрамеева,

Денисова, 1988; Вахрамеева, 2000, 2006, 2007; и др.). Два вида — *Dactylorhiza fuchsii* и *D. incarnata* — приведены в качестве примера таких исследований (табл. 5.3). Изображения возрастных групп этих видов даны на рис. 3 (*D. fuchsii*) и рис. 4 (*D. incarnata*).

Таблица 5.3.

Морфологическая характеристика онтогенетических состояний
Dactylorhiza fuchsii и *Dactylorhiza incarnata*

Параметры	Онтогенетическое состояние			
	Ювенильное	Имматурное	Взрослое виргинильное	Генеративное
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>				
Число листьев	1	1–2	2–3	4–6(7)
Длина листа, см*	6,80±0,6	9,00±0,4	10,2±0,19	11,0±1,87
Ширина листа, см	1,06±0,09	1,2±0,18	1,8±0,7	2,0±0,09
Число жилок нижнего листа**	2–4	6–8	10	10–14
Длина клубня, см***	0,70±0,12	0,9±0,18	1,0±0,13	1,2±0,05
Ширина клубня, см	0,30±0,08	0,7±0,08	1,0±0,14	2,5±0,21
Отношение длины к ширине клубняг	1:0,5	1:0,8	1:1,4	1:2
Число корней	1	2	3–4	5–6(8)
Длина корней, см	1,0–2,5	3–5	5–7(10)	9–14(15)
<i>Dactylorhiza incarnata</i>				
Число листьев	1–2	3	4	(4)5–6
Длина листа, см*	9–11	10–15	14–18	14–17
Ширина листа, см	0,2–0,5	0,8–1,4	1,6–1,9	2,0–2,4
Число жилок нижнего листа**	2–4	6–8	10	12
Длина клубня, см***	0,3–0,4	0,5–0,7	0,7–0,9	1,0–1,2
Ширина клубня, см	0,3–0,4	0,6–0,9	1,1–1,8	1,4–2,2
Число корней	1	2	3–4	4–6(8)
Длина корней, см	1,0–2,3	2,5–4,5	5,7–7,5	7,0–9,8

* нижний лист; ** без средней жилки, *** неразделенная часть клубня, ±, стандартная ошибка среднего.

Наблюдая за жизненным циклом отдельных растений, мы выявили длительность различных онтогенетических состояний. Продолжительность всех онтогенетических состояний, кроме генеративного, у обоих видов сходная (табл. 5.4). Ювенильное длится около 2 лет, имматурное и взрослое виргинильное по 2 года каждое, генеративное состояние у *D. fuchsii* длится 9 лет и более, у *D. incarnata* меньше — 6–7 лет. Сенильное состояние наблюдается редко, длительность его не более 1–2 лет. Стадия протокорма согласно данным Ziegenspeck (1936) и Summerhayes (1951) в природных условиях продолжается 2 года. Оба рассматриваемых вида имеют 3 типа жизненного цикла (Вахрамеева, Денисова, 1987) — ускоренный, средний и замедленный. Особи

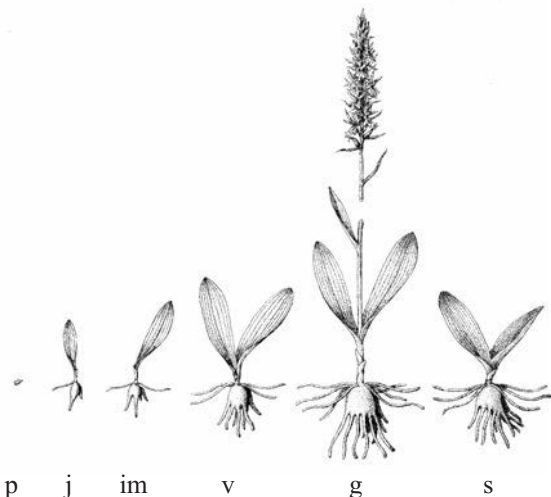


Рис. 3 (Г.А. Бойко). Онтогенетические состояния *Dactylorhiza fuchsii*:

р — проросток, j — ювенильное, im — имматурное, v — взрослое виргинильное, g — генеративное, s — сенильное.

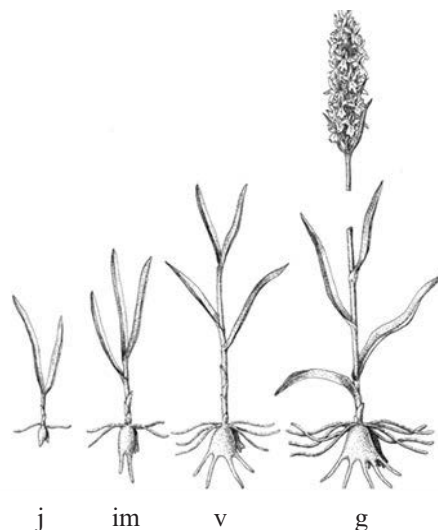


Рис. 4 (Г.А. Бойко). Онтогенетические состояния *Dactylorhiza incarnata*:

j — ювенильное, im — имматурное, v — взрослое виргинильное, g — генеративное.

D. fuchsii при ускоренном развитии зацветают на 4-й год, при среднем — на 8-й, при замедленном — на 13–14-й (год после первого появления над землей, а *D. incarnata* соответственно на 4-й, 7-й и 11-й год. Длительность жизненного цикла *D. fuchsii* равна 25–30(40) годам, *D. incarnata* — 20–25 годам (Вахрамеева, 2006, 2007).

Таблица 5.4.

Длительность (годы) онтогенетических состояний
Dactylorhiza fuchsii и *Dactylorhiza incarnata*

Онтогенетическое состояние	M	m	n	δ	CV	max	Min
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>							
Ювенильное	2,6	0,14	95	1,39	53,5	6	1
Имматурное	1,97	0,13	92	1,29	65,4	5	1
Взрослое виргинильное	2,05	0,12	85	1,08	52,7	4	1
Генеративное	9,2	0,54	213	7,92	52,3	21	1
<i>Dactylorhiza incarnata</i>							
Ювенильное	1,8	0,17	27	0,74	41,1	5	1
Имматурное	1,76	0,12	44	0,76	43,2	5	1
Взрослое виргинильное	2,11	0,2	44	1,22	57,8	6	1
Генеративное	6,9	0,19	61	1,51	21,9	9	1

Не выявлено четкой корреляции между продолжительностью и регулярностью цветения. Большинство генеративных растений цветет 1–3 раза в течение своей жизни, а некоторые 5–7 и более раз. Одно растение *D. fuchsii* цвело 11 раз (максимум, который нам пришлось наблюдать). После цветения большинство растений обычно в течение нескольких лет вегетирует (Вахрамеева, 2006).

Изучение онтогенеза корневищных растений представляет собой значительную трудность, что объясняет необходимость оценивать возрастную структуру популяций по побегам (условным особям), как это предлагают авторы монографии «Ценопопуляции растений» (1976). В природе очень редко можно найти у корневищных видов молодые особи семенного происхождения (генеты) с достаточной достоверностью, поэтому в литературе описания онтогенеза корневищных орхидных практически нет.

Огромную роль в жизни, как отдельных особей, так и целых популяций играет способность орхидных переходить в состояние вторичного покоя (табл. 5.5). Растения переходят во вторичный покой по разным причинам (неблагоприятные погодные условия, весенняя или летняя засуха, нападение листогрызущих насекомых, ослабление после первого цветения и т.д.). Иногда растения после вторичного покоя могут появиться над поверхностью почвы уже в следующем онтогенетическом состоянии. Например, ювенильные растения становятся иматурными, а изредка даже взрослыми виргинильными. До 20–30% вообще не имеют вторичного покоя (Вахрамеева, 2006, 2007; Vakhrameeva et al., 2008). Обычно вторичный покой продолжается 1–2 года, реже 3–4 года. Очень редко растение дважды в течение жизни находится в состоянии вторичного покоя. В отдельные особо благоприятные годы ни одно растение в ценопопуляции не переходит в состояние вторичного покоя. Иногда после благоприятных для плодоношения и прорастания семян погодных условий появляется необычно много ювенильных растений, т.е. отмечается «волна возобновления» по А.А. Уранову (Ценопопуляции растений, 1976). Обычно через 2–3 года после этого число ювенильных растений уменьшается, приближаясь к средним многолетним показателям.

Таблица 5.5.

Длительность и средний % особей, находящихся во вторичном покое в различных онтогенетических состояниях за 20 лет наблюдений

Онтогенетическое состояние	Длительность пребывания во вторичном покое (годы)			средний % особей, переходящих во вторичный покой (%)
	M±m	Max	Min	
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>				
Ювенильное	1,50±,07	4	1	29
Иматурное	1,70±,09	3	1	21
Взрослые вегетативное	1,8±0,16	3	1	33
Генеративное	1,3±0,12	3	1	32
<i>Dactylorhiza incarnata</i>				
Ювенильное	1,7±0,35	4	1	21
Иматурное	1,70±,28	5	1	24
Взрослое вегетативное	1,2±0,12	2	1	28
Генеративное	1,7±0,21	3	1	27

У орхидных (пальчатокоренники, любки, мякотница и др.) выявлены два критических периода в наземной жизни: 1) переход от ювенильного состояния к имматурному (средняя смертность около 30%) и 2) переход из взрослого виргинильного состояния в генеративное (средняя смертность около 40%). (Вахрамеева, 2006, 2007, и др.). При многолетнем мониторинге одних и тех же ценопопуляций установлено, что из числа ювенильных доживают до генеративного состояния у *Dactylorhiza fuchsii* — 27%, *D. incarnata* — 9%, *Platanthera bifolia* — 14%, *P. chlorantha* — 9%, *Malaxis monophyllos* — 14%.

Соотношение численности возрастных групп в процентах представляет собой возрастной (онтогенетический) спектр ценопопуляции (популяции). Статистически обработанные данные спектров 10 ценопопуляций и более — базовый спектр популяций вида (Ценопопуляции..., 1976). Наши наблюдения показали, что базовый спектр в значительной мере определяется морфологическими и биологическими особенностями видов — длительностью онтогенеза и его стадий, интенсивностью вегетативного и генеративного размножения, структурой побеговых систем и некоторыми другими чертами (Ценопопуляции..., 1976). С другой стороны, все эти признаки определяют жизненную форму растения, т.е. базовый спектр зависит от жизненной формы растения (Vakhrameeva, Tatarenko, 1998a, b; Татаренко, Вахрамеева, 1998, 1999). Мы исследовали возрастную структуру более, чем 50 видов орхидных в различных условиях местообитания (табл. 5.6).

Таблица 5.6.

Базовые спектры некоторых видов орхидных

Вид	Относительная численность особей разных возрастных состояний (в %)			
	Ювенильное	Имматурное	Взрослое вегетативное	Генеративное
<i>Anacamptis pyramidalis</i>	17	19	30	34
<i>Cephalanthera longibracteata</i>	2	3	12	83
<i>Cephalanthera longifolia</i>	4	6	37	53
<i>Cypripedium calceolus</i>	7	16	40	37
<i>Dactylorhiza baltica</i>	22	15	33	30
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	17	22	41	20
<i>Dactylorhiza incarnata</i>	12	22	39	27
<i>Epipactis helleborine</i>	5	11	39	45
<i>Epipactis palustris</i>	15	12	49	24
<i>Goodyera repens</i>	15	38	35	12
<i>Habenaria linearifolia</i>	29	28	24	19
<i>Liparis japonica</i>	31	21	18	30
<i>Listera cordata</i>	28	25	40	7
<i>Listera ovata</i>	7	12	30	51
<i>Malaxis monophyllos</i>	35	17	23	25
<i>Neottianthe cucullata</i>	15	23	35	27
<i>Oreorchis patens</i>	6	30	46	18
<i>Orchis mascula</i>	29	16	32	23
<i>Orchis purpurea</i>	38	22	23	17
<i>Orchis simia</i>	34	18	33	15
<i>Platanthera bifolia</i>	23	24	32	21
<i>Platanthera chlorantha</i>	20	15	39	26
<i>Platanthera hologlottis</i>	12	25	45	18
<i>Spiranthes sinensis</i>	13	22	21	44

В базовом спектре отражаются такие биологические черты: 1) преобладание и успех семенного размножения так же, как и вегетативного размножения с глубоким омоложением ведет к значительному участию молодых возрастных групп в популяциях; 2) преобладание вегетативного размножения с низким омоложением приводит к увеличению численности взрослой вегетативной группы в спектре; 3) относительно длинный генеративный период приводит к максимуму генеративной возрастной стадии; 4) большинство орхидных с длительным жизненным циклом имеют более устойчивые популяции.

Значительное отклонение от базового спектра может указывать на критический период в жизни популяции, вызванный экологическими или антропогенными нарушениями (табл. 5.7). Так, например, молодые группы особей *Platanthera hohlottis* исчезают в результате возникновения вирусного заболевания. В ценопопуляции *Habenaria linearifolia* после усиления конкуренции со стороны других видов растений сохранились только взрослые особи. Если влияние человека (рубка, выпас, рекреация и пр.) интенсивно, численность ценопопуляции снижается особенно быстро. Первыми исчезают ювенильные и иммагурные, а затем и взрослые растения, а через 3–5 лет ценопопуляция может полностью исчезнуть. В условиях постепенного естественного изменения экологических и фитоценологических условий (например, естественной сукцессии фитоценоза) этот процесс может длиться 10–15 и даже более лет.

Таблица 5.7.

Возрастные спектры популяций при различных формах воздействий

Вид	Тип нарушения	Относительная численность особей разных возрастных состояний (в %)			
		j	im	V	g
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	рекреация	2	14	27	57
<i>Neottianthe cucullata</i>	рекреация	0	21	47	37
<i>Habenaria linearifolia</i>	влияние конкуренции с другими видами растений	0	0	50	50
<i>Platanthera bifolia</i>	выпас	3	12	61	24
<i>Platanthera hohlottis</i>	вирусное заболевание	0	0	67	33

Изучение возрастного спектра популяций орхидных (особенно редких и исчезающих видов) и его многолетней динамики способствует выявлению главных факторов, влияющих на присутствие вида в тех или иных местонахождениях. Это представляет большой научный и практический интерес, поскольку позволяет сделать прогноз состояния популяций и своевременно выявить опасность исчезновения вида на определенной территории и принять необходимые меры по его охране.

несколько степеней омоложения вегетативного потомства: 1 — омоложения не происходит, дочерние растения имеют то же возрастное состояние, что и материнские, 2 — омоложение происходит на 1 возрастное состояние, 3 — глубокое омоложение до ювенильной либо до протокормо-подобной стадии (Татаренко, Вахрамеева, 1998). Среди изученных нами видов, у *Ehippianthus sachalinensis*, *Eleorchis japonica*, *Liparis japonica*, *Listera cordata*, *Pogonia japonica*, *Goodyera repens*, *Gastrodia elata*, часто наблюдается омоложение рамет до ювенильного возрастного состояния.

Под интенсивностью вегетативного размножения мы понимаем число вегетативно размножающихся особей относительно общей численности популяции (Татаренко, Вахрамеева, 1998). Интенсивность и способ вегетативного размножения, степень омоложения и продолжительность жизни побегов вегетативного происхождения играют существенную роль в репродуктивной стратегии у целого ряда видов. Оценка вклада семенного и вегетативного размножения в эффективность размножения того или иного вида позволила нам разработать классификацию репродуктивных стратегий орхидных России (Tatarenko, Vakhrameeva, 2001; табл. 6.1).

Таблица 6.1.

Типы репродуктивных стратегий (РС) орхидных

Тип РС	Характеристика репродуктивной стратегии
G	Стойкое преобладание семенного размножения, вегетативное размножение наблюдается менее чем у 5% особей в популяциях
G1	Семена быстро и легко прорастают после очень короткого периода покоя
G2	Семена прорастают после выраженного периода покоя, процент прорастающих семян невелик
V	Стойкое преобладание вегетативного размножения, семенное размножение наблюдается редко.
V1	Растения с глубоким омоложением вегетативного потомства, до протокормо-подобной стадии
V2	Омоложение вегетативного потомства до ювенильного или имматурного возрастного состояния.
V3	Вегетативное потомство принадлежит к тому же возрастному состоянию, что и материнское растение (побег), обычно взрослые растения.
G-V	Равный баланс семенного и вегетативного размножения в репродуктивной стратегии вида.

Большинство орхидных трибы *Orchideae*: роды *Dactylorhiza*, *Gymnadenia*, *Coeloglossum*, *Leucorchis*, большинство видов рода *Platanthera*, *Orchis*, *Ophrys*, *Neottianthe*, *Himantoglossum*, *Serapias* и *Stevensiella* имеют G1-тип репродуктивной стратегии. Популяции этих видов характеризуются дисперсной пространственной структурой и невысокой плотностью (Vakhrameeva, Tatarenko, 1998; Татаренко и др., 1999). Довольно плотные скопления могут возникать в результате вегетативного размножения некоторых особей, однако наиболее частой причиной их образования является большая вероятность прорастания семян вблизи материнских растений, благодаря локальной повышенной численности и активности микоризных грибов (Татаренко, 1996; Баталов, 1998). Репродуктивная тактика орхидей со стеблекорневыми тубероидами характеризуется большим вкладом фитомассы в репродуктивные органы и высокой потенциальной семенной продуктивностью (Кучер, 2002).

Виды рода *Liparis* и *Malaxis monophyllos* имеют G1-тип репродуктивной стратегии. Многочисленные семена быстро прорастают, зачастую на поверхности отмирающих органов материнских растений (Ракова, 1992; Jones, 1998). Вегетативное размножение

части побега у *Goodyera repens* (Татаренко, 1995). Крайне малоизученным аспектом функционирования микоризы остаются способы контроля распространения грибов-симбионтов в микоризных органах орхидных. Согласно нашим наблюдениям, грибы никогда не проникают в зоны с повышенной меристематической активностью, а также в клетки, заполненные крахмалом или друзами оксалата кальция. Ограничение распространения грибов за пределы коровой паренхимы может быть связано с накоплением фенольных соединений (Beyrle et al., 1995), а также с выработкой специальных фунгицидных веществ (Shimura et al., 2007). Согласно нашим наблюдениям, наличие большого числа свежих гиф грибов в отмирающих корнях тубероидных орхидных в самом конце вегетации растений в октябре-ноябре (Татаренко, 1996) свидетельствует об участии грибов в «поедании» клеток корней, утративших активный защитный механизм.

На протяжении более 20 лет приоритетным направлением в России было количественное изучение микоризы растений различных систематических групп (Селиванов, 1981). Более 80 видов орхидных были исследованы по данной методике в различных регионах (Крюгер, Шардакова, 1980; Байкалова, Онопченко, 1988; Татаренко, 1991, 1995, 1996; Быченко, 1992; Маракаев, 1998; Перебора, 1998б). Основным показателем микосимбиотрофизма растений — интенсивность микоризной инфекции (С)¹ — был оценен для разных видов, жизненных форм и онтогенетических групп в разных местообитаниях и частях ареалов.

Корневищные автотрофные орхидеи в целом являются слабыми микотрофами. У изученных нами короткокорневищных орхидных: *Cypripedium macranthon*, *Epipactis papillosa*, *Cephalanthera longibracteata*, *Oreorchis patens* и некоторых других, микориза формируется медленно, выражена слабо или совсем отсутствует на автотрофной стадии. В молодых слабо инфицированных корнях гриб находится в форме гиф, которые проходят через клетки, не образуя пелотонов или формируя рыхлые клубки. В темноокрашенных участках старых корней, где микориза развита лучше всего, преобладают переваренные остатки гиф, что наблюдалось и другими исследователями (Nieuwdorp, 1972; Stoutamire, 1991). Грибы проникают в многолетние корни на 2–3-й год жизни корней и продолжают медленно распространяться по ним в течение нескольких лет. Этим объясняется отсутствие грибов в корнях молодых растений и увеличение инфицированности взрослых особей.

У корневищных орхидных микориза может быть сосредоточена в боковых ответвлениях корней, которые иногда утолщаются в булавовидные окончания. Такие видоизменения корней мы наблюдали у *Cephalanthera longibracteata* (рис. 7), *C. longifolia*, *Epipactis atrorubens*. У некоторых особей на длинных тонких старых корнях, интенсивность микоризной инфекции (С) в которых обычно невелика (С=7–12%), образу-

¹ Интенсивность микоризной инфекции определялась по формуле (Селиванов, 1981):

$$C = \frac{\sum_{i=1}^5 n_i \times i}{N \times K} \times 100\%$$

где N — общее число просмотренных полей зрения; K = 5 — высший балл шкалы учета; n_i — число полей зрения с баллом i; i — балл шкалы учета;

0 — гриб отсутствует; 1 — гриб присутствует в 1–2 клетках; 2 — гриб присутствует в ¼ всех клеток поля зрения; 3 — гриб присутствует в половине всех клеток поля зрения; 4 — грибы занимают более ¾ всех клеток; 5 — грибы присутствуют во всех клетках поля зрения.

Ритм сезонного развития и размножение

O. patens — зимнезеленое растение. Сезонное развитие особей вида характеризуется летним перерывом в вегетации, однако состояния покоя практически не наблюдается, так как под землей продолжается активный рост молодых побегов и корней. Старый зеленый лист отмирает в начале июля, а в августе уже появляется новый зеленый зимующий лист следующего годичного прироста. Во время летнего перерыва в вегетации под землей происходит заложение внучатых почек в дочерних почках на неутолщенных пока междоузлиях нового побега. Внучатые почки остаются недифференцированными в течение года. Образование первых листовых зачатков происходит в них весной следующего года. Лишь на третий год существования почки, в конце июня, она значительно ускоряет рост, и уже к концу июля из нее формируется новый побег. Молодой зеленый лист на нем разворачивается к концу августа. 5–6 молодых корней растут на этом побеге, начиная с июня, и к концу сентября достигают своей максимальной длины 5–7 см. Осенью происходит утолщение трех междоузлий побега и формирование клубнелуковицы, разрушаются покрывающие их влагалищные листья. В августе начинается рост генеративная почка, к ноябрю ее высота достигает 3 см, соцветие в ней полностью сформировано. Зимой растение находится в состоянии покоя, зеленый лист зимует над поверхностью почвы. Цветочная почка возобновляет рост в апреле, и в конце мая раскрываются первые цветки. В конце июня неопыленные цветки осыпаются, а цветонос засыхает одновременно с листом. Завязи опыленных цветков опускаются вниз и утолщаются. Цветонос у этих особей сохраняется зеленым до созревания плодов в сентябре.

Семена *O. patens* очень мелкие, в одном плоде их насчитывается 3–4 тысячи. Потенциальная семенная продуктивность особей достигает 50–100 тысяч семян. Однако недостаточность опыления приводит к тому, что реальная семенная продуктивность составляет менее 10 тысяч семян на одну особь (Ракова, 1992).

Вегетативное размножение посредством образования боковых побегов из спящих почек на клубнелуковицах наблюдается у 13% особей *Oreorchis patens* в Приморском крае. Генеративные и взрослые вегетативные растения размножаются вегетативно намного чаще по сравнению с молодыми растениями. Дочерние особи относятся к тому же возрастному состоянию, что и материнские, либо немного моложе. В процессе вегетативного размножения, в основном, пополняется группа взрослых вегетативных особей. Кроме того, генеративные растения имеют регулярные перерывы в цветении, при этом генеративная почка остается спящей или образует второй зеленый лист. Такие растения относятся к категории взрослых вегетативных. Этими факторами объясняется преобладание взрослых вегетативных особей в популяциях *O. patens* (Татаренко, 1996).

Консортивные связи

Наблюдения за поведением опылителей *O. patens* мы проводили в 1989 г. в долинном широколиственном лесу, в заповеднике «Кедровая Падь» (Приморский край). Цветение растений продолжалось с 5 по 25 июня. Доступность нектара, находящегося в основании колонки привлекает многих насекомых. Среди посетителей цветков *O. patens* отмечены представители Lepidoptera (*Parnassius stubbendorfi*), Coleoptera (*Epuraea mandibularis* Rtt.), Diptera (Sarcophagidae, Scatopsidae — *Anapausis* sp., Anthomyidae, Syrphidae — *Erisyrphus balteatus*), Hymenoptera (*Halicticus* sp.). Основные опылители — жуки *Acmaeops minuta*, *Meligethes shikizai*, *Oedemera amurensis*. Изредка поллинии переносили мухи рода *Empis*¹.

¹ Мы выражаем большую благодарность за определение насекомых сотрудникам Зоологического музея МГУ (Москва) Н.Б. Никитскому и А.И. Шаталкину.

Таблица

Список видов семейства орхидных, произрастающих на территории России.
Надродовая систематика дана по: Genera Orchidacearum, 1999–2009, родовые
и видовые названия приведены по: Черепанов (1995), а также указаны изменения
в видовых и родовых названиях, предложенные в последующие годы разными авторами.

Видовые названия по: Черепанов (1995)	Изменения в видовых и родовых названиях предложенные: ^{4,5,6} Bateman et al. (1997, 2003, 2005) ^{1,2,3} Аверьянов (1994, 1999, 2000) ^{9,10,11} Ефимов (2006, 2007а,б) ⁷ Baumann, Künkele (1982) ⁸ Reinhammar, 1995 ¹² Вышин, 1996
Подсемейство Cypripedioideae	
Триба Cypripedieae	
<i>Cypripedium calceolus</i> L.	
<i>C. guttatum</i> Sw.	
<i>C. macranthos</i> Sw.	¹ <i>C. macranthos</i> Sw.
<i>C. × ventricosum</i> Sw.	
<i>C. yatabeanum</i> Makino	
	¹ <i>C. shanxiense</i> S.C. Chen
Подсемейство Orchidoideae	
Триба Orchideae	
<i>Amitostigma kinoshitae</i> (Makino) Schlechter	
<i>Anacamptis pyramidalis</i> (L.) Rich.	
<i>Chamorchis alpina</i> (L.) Rich.	
<i>Coeloglossum viride</i> (L.) C. Hartm.	⁴ <i>Dactylorhiza viridis</i> (L.) R.M. Bateman, Pridgeon & M.W. Chase
<i>D. amblyoloba</i> (Nevski) Aver	⁷ <i>D. urvilleana</i> (Steudel) H. Baumann et Künkele
<i>D. aristata</i> (Fisch.ex Lindl.) Soó	
<i>D. longifolia</i> (L. Neum.) Aver.	² <i>D. baltica</i> (Klinge) Orlova
<i>D. cruenta</i> (O.F. Muell.) Soó	² <i>D. traunsteineri</i> var. <i>curvifolia</i> (Nyl.) Aver.
<i>D. elodes</i> (Griseb.) Aver.	² <i>D. maculata</i> var. <i>elodes</i> (Griseb.) Aver.
<i>D. euxina</i> (Nevski) Czer.	
<i>D. flavescens</i> (C. Koch) Holub	
<i>D. fuchsii</i> (Druce) Soó	
<i>D. hebridensis</i> (Wilmott) Aver.	² <i>D. fuchsii</i> var. <i>meyeri</i> (Reichenb. fil.) Soó
<i>D. iberica</i> (M. Bieb. ex Willd.) Soó	
<i>D. incarnata</i> (L.) Soó	
<i>D. maculata</i> (L.) Soó	
<i>D. majalis</i> (Reichenb.) P.F. Hunt & Summerhayes	
<i>D. markowitschii</i> (Soó) Aver.	² <i>D. euxina</i> (Nevski) Czer.
<i>D. ruprechtii</i> Aver.	² <i>D. flavescens</i> C. Koch
<i>D. russowii</i> (Klinge) Holub	
<i>D. salina</i> (Turcz. ex Lindl.) Soó	
<i>D. sambucina</i> (L.) Soó'	

Таблица (продолжение)

<i>D. sudetica</i> (Poch ex Reichenb. fil.) Aver.	
<i>D. traunsteineri</i> (Saut.) Soó	
<i>D. umbrosa</i> (Kar. & Kir.) Nevski	
<i>D. urvilleana</i> (Steud.) H. Baumann & Künkele	
<i>Galearis cyclochila</i> (Franch.& Savat.)Soó'	
<i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Br.	
<i>G. odoratissima</i> (L.) Rich.	
<i>Habenaria linearifolia</i> Maxim.	
<i>H. radiata</i> (Thunb.) Spreng.	
<i>H. yezoensis</i> Hara	
<i>Herminium monorchis</i> (L.) R. Br.	
<i>Himantoglossum caprinum</i> (M. Bieb.) C. Koch	
<i>H. formosum</i> (Stev.) C. Koch	
<i>Leucorchis albida</i> (L.) E. Mey.	⁸ <i>Pseudorchis albida</i> (L.) A. Love & D. Love
<i>Lysiella oligantha</i> (Turcz.) Nevski	³ <i>Platanthera oliganta</i> Turcz.
<i>Neottianthe cucullata</i> (L.) Schlechter	
<i>Ophrys apifera</i> Huds.	
<i>O. caucasica</i> Woronow ex Grossh.	
<i>O. insectifera</i> L.	
<i>O. oestriifera</i> M. Bieb.	
<i>O. taurica</i> (Agg.) Nevski	
<i>Orchis caspia</i> Trautv.	
<i>Orchis coriophora</i> L.	⁵ <i>Anacamptis coriophora</i> (L.) R.M. Bateman, Pridgeon & M.W. Chase
<i>O. mascula</i> (L.) L.	
<i>O. maxima</i> C. Koch	² <i>Orchis. purpurea</i> Huds.
<i>O. militaris</i> L.	
<i>O. morio</i> L.	⁵ <i>Anacamptis morio</i> (L.) R.M. Bateman, Pridgeon & M.W. Chase
<i>O. pallens</i> L.	
<i>O. palustris</i> Jacq.	⁵ <i>Anacamptis palustris</i> (Jacq.) (L.) R.M. Bateman, Pridgeon & M.W.Chase
<i>O. picta</i> Loisel.	⁵ <i>Anacamptis picta</i> (Loisel.) R.M. Bateman
<i>O. provincialis</i> Balb. ex DC.	
<i>O. punctulata</i> Stev. ex Lindl.	
<i>O. purpurea</i> Huds.	
<i>O. schelkownikowii</i> Woronow	² <i>O. punctulata</i> Stev ex Lindl.
<i>O. simia</i> Lam.	
<i>O. tridentata</i> Scop.	⁵ <i>Neotinea tridentata</i> (Scop.) R.M. Bateman, Pridgeon & M.W. Chase
<i>O. ustulata</i> L.	⁵ <i>Neotinea ustulata</i> (L.) R.M. Bateman, Pridgeon & M.W. Chase
<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.	
<i>Platanthera camtschatica</i> (Cham. & Schlecht.) Makino	⁶ <i>Neolindleya camtschatica</i> (Cham. & Shlecht.) Nevski
<i>P. chlorantha</i> (Cust.) Reichenb.	

Таблица (продолжение)

<i>P. chorisiana</i> (Cham.) Reichenb. fil.	¹¹ <i>Limnorchis chorisiana</i> (Cham.) J.P. Anderson
<i>P. convallariifolia</i> Fisch. ex Lindl.	¹¹ <i>Limnorchis convallariifolia</i> (Fisch. ex Lindl.) Rydb. l.
<i>P. dilatata</i> (Pursh) Lindl. ex G. Beck	¹¹ <i>Limnorchis dilatata</i> (Pursh) Rydb.
<i>P. extremiorientalis</i> Nevski	¹⁰ <i>Platanthera metabifolia</i> F. Maek.
<i>P. freynii</i> Kraenzl.	¹⁰ <i>Platanthera densa</i> Freyn
<i>P. hologlottis</i> Maxim.	¹¹ <i>Tulotis hologlottis</i> (Maxim.) Efimov
<i>P. maximowicziana</i> Schlechter	¹⁰ <i>Platanthera mandarinorum</i> Reichb.f.
<i>P. ophrydioides</i> Fr. Schmidt	
<i>P. sachalinensis</i> Fr. Schmidt	
<i>P. tipuloides</i> (L. fil.) Lindl.	
<i>Ponerorchis pauciflora</i> (Lindl.) Ohwi	
<i>Serapias vomeracea</i> (Burm. fil.) Briq.	
<i>Steveniella satyrioides</i> (Stev.) Schlechter	
<i>Traunsteinera globosa</i> (L.) Reichenb.	
<i>T. sphaerica</i> (Bieb.) Schlechter	
<i>Tulotis fuscescens</i> (L.) Czer.	
<i>T. ussuriensis</i> (Regel & Maak) Hara	
Tribe Cranichideae	
<i>Goodyera maximowicziana</i> Makino	
<i>G. repens</i> (L.) R. Br.	
<i>G. schlechtendaliana</i> Reichenb. fil.	
<i>Myrmechis japonica</i> (Reichenb. fil.) Rolfe	
<i>Spiranthes sinensis</i> (Pers.) Ames	
<i>S. spiralis</i> (L.) Chevall.	
Subfamily Epidendroideae	
Tribe Neottieae	
<i>Cephalanthera damasonium</i> (Mill.) Druce	
	¹² <i>C. erecta</i> (Thunb.) Blume
<i>C. floribunda</i> Woronow	
<i>C. longibracteata</i> Blume	
<i>C. longifolia</i> (L.) Fritsch	
<i>C. rubra</i> (L.) Rich.	
<i>Epipactis atrorubens</i> (Hoff.ex Bernh.) Bess.	
<i>E. helleborine</i> (L.) Crantz	
<i>E. microphylla</i> (Ehrh.) Sw.	
<i>E. palustris</i> (L.) Crantz	
<i>E. papillosa</i> Franch. & Savat.	
<i>E. thunbergii</i> A. Gray	
<i>Limodorum abortivum</i> (L.) Sw.	
<i>Listera cordata</i> (L.) R. Br.	⁶ <i>Neottia cordata</i> (L.) L.C.M. Rich.
<i>L. nipponica</i> Makino	⁶ <i>Neottia nipponica</i> (Makino) Szlach.
<i>L. ovata</i> (L.) R. Br.	⁶ <i>Neottia ovata</i> (L.) Bluff & Fingerhuth
<i>L. pinetorum</i> Lindl.	⁶ <i>Neottia pinetorum</i> (Lindl.) Szlach.

Таблица (окончание)

<i>Neottia asiatica</i> Ohwi	
<i>N. camtschatea</i> (L.) Reichenb. fil.	
<i>N. nidus-avis</i> (L.) Rich.	
<i>N. papilligera</i> Schlechter	
<i>N. ussuriensis</i> (Kom. & Nevski) Soó'	
Tribe Gastrodieae	
<i>Gastrodia elata</i> Blume	
Tribe Malaxideae	
<i>Hammarbya paludosa</i> (L.) O. Kuntze	
<i>Liparis japonica</i> (Miq.) Maxim.	
<i>L. krameri</i> Franch. & Savat.	
<i>L. kumokiri</i> F. Maek.	
<i>L. loeselii</i> (L.) Rich.	
<i>L. makinoana</i> Schlechter	
<i>L. sachalinensis</i> Nakai	
<i>Malaxis monophyllos</i> (L.) Sw.	
Tribe Calypsoeae	
<i>Calypso bulbosa</i> (L.) Oakes	
<i>Corallorhiza trifida</i> Chatel.	
<i>Cremastra variabilis</i> (Blume) Nakai	
<i>Dactylostalyx ringens</i> Reichenb. fil.	
<i>Ephippianthus sachalinensis</i> Reichenb. fil.	
<i>Oreorchis patens</i> (Lindl.) Lindl.	
Tribe Aretuseae	
<i>Eleorchis japonica</i> (A. Gray) F. Maek.	
Триба Nervilieae	
<i>Epipogium aphyllum</i> Sw.	
Subfamily Vanillioideae	
Tribe Vanilleae	
<i>Pogonia japonica</i> Reichenb. fil.	