

**Кириллова (Плотникова) Ирина Анатольевна** окончила Сыктывкарский государственный университет (2002). Кандидат биологических наук, научный сотрудник отдела флоры и растительности Севера Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Область научных интересов: семейство Orchidaceae, популяционная биология редких и исчезающих видов растений, вопросы охраны растительного мира. Автор более 40 опубликованных работ, в том числе соавтор двух монографий и Красной книги Республики Коми.

В монографии представлены сведения о морфологии, биологии, структуре ценопопуляций, распространении представителей сем. Orchidaceae в Печоро-Ильчском заповеднике. Уточнен видовой состав рода *Dactylorhiza* на основании данных морфолого-популяционного изучения, определены характерные признаки видов этого рода и составлен ключ для их определения. Дана оценка современного состояния орхидных в заповеднике.

Книга представляет интерес для ботаников, экологов, преподавателей биологических дисциплин, любителей орхидей, специалистов по охране природы.

ОРХИДНЫЕ ПЕЧОРО-ИЛЬЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА



И.А. КИРИЛЛОВА



# ОРХИДНЫЕ ПЕЧОРО-ИЛЬЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (СЕВЕРНЫЙ УРАЛ)



2010 Международный год биоразнообразия

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
КОМИ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ

ПРОЕКТ ПРООН/ГЭФ 00059042  
«УКРЕПЛЕНИЕ СИСТЕМЫ ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ  
ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ РЕСПУБЛИКИ КОМИ  
В ЦЕЛЯХ СОХРАНЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ПЕРВИЧНЫХ ЛЕСОВ  
В РАЙОНЕ ВЕРХОВЬЕВ РЕКИ ПЕЧОРА»

**И.А. Кириллова**

**ОРХИДНЫЕ  
ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА  
(СЕВЕРНЫЙ УРАЛ)**

Сыктывкар 2010

УДК: 582.594.2:502.72(470.13)

Кириллова И.А. **Орхидные Печоро-Илычского заповедника (Северный Урал)**. – Сыктывкар, 2010. – 144 с.

В монографии представлены сведения о морфологии, биологии, структуре ценопопуляций, распространении представителей сем. *Orchidaceae* в Печоро-Илычском заповеднике. Уточнен видовой состав рода *Dactylorhiza* на основании данных морфолого-популяционного изучения, определены характерные признаки видов этого рода и составлен ключ для их определения. Дана оценка современного состояния орхидных в заповеднике.

Книга представляет интерес для ботаников, экологов, преподавателей биологических дисциплин, специалистов по охране природы, любителей орхидей.

Табл. 43. Ил. 38. Вклейка 28 с. Библиограф.: 239 назв.

*Монография выпущена при финансовой поддержке Глобального экологического фонда и Программы развития ООН в рамках проекта ПРООН/ГЭФ «Укрепление системы особо охраняемых природных территорий Республики Коми в целях сохранения биоразнообразия первичных лесов в районе верховий реки Печора»*

Программа развития Организации Объединенных Наций (ПРООН) является глобальной сетью ООН в области развития, выступающей за позитивные изменения в жизни людей путем предоставления странам-участницам доступа к источникам знаний, опыта и ресурсов

Мнение авторов необязательно отражает точку зрения ПРООН, других учреждений системы ООН и организаций, сотрудниками которых они являются

Глобальный Экологический Фонд (ГЭФ) – это международный финансовый механизм предоставления грантов и льготных кредитов странам-получателям на осуществление проектов и деятельности, нацеленных на решение глобальных экологических проблем

Ответственный редактор  
доктор биологических наук **В.А. Мартыненко**

Рецензенты  
доктор биологических наук **С.В. Загирова**  
кандидат биологических наук **Н.В. Орловская**

ISBN 978-5-89606-430-5

© Программа развития ООН, 2010  
© Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2010

---

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение .....	4
Глава 1. Физико-географические условия района исследования .....	6
Глава 2. Материал и методы исследования .....	15
Глава 3. Общая характеристика орхидных Печоро-Илычского заповедника .....	18
Глава 4. Таксономический состав рода <i>Dactylorhiza</i> Neck. ex Nevski в Печоро-Илычском заповеднике .....	23
Глава 5. Распространение и эколого-фитоценотическая приуроченность орхидных в Печоро-Илычском заповеднике .....	38
Глава 6. Морфобиологические особенности и внутривидовая изменчивость орхидных Печоро-Илычского заповедника .....	55
Глава 7. Состояние и структура ценопопуляций орхидных в Печоро-Илычском заповеднике .....	98
Заключение .....	120
Литература .....	122
Приложение .....	136



## ВВЕДЕНИЕ

Сохранение биоразнообразия – важнейшая проблема современности. Одна из ее составляющих – сохранение отдельных видов и групп растений. Семейство *Orchidaceae* Juss. – крупнейшее среди однодольных растений, но вместе с тем его представители являются одними из самых редких растений умеренной зоны (Вахрамеева и др., 1994). На территории России произрастает около 130 видов орхидных из 42 родов (Варлыгина, 2007). Половина из них (66 видов из 30 родов) включена в Красную книгу Российской Федерации (2008). Причины редкости орхидных в основном связаны с особенностями их биологии, такими как микосимбиотрофизм, слабая конкурентоспособность, высокая специализация опыления, стенотопность, низкая реализация семян и др. Большинство орхидных чувствительны к изменениям среды обитания, они первыми выпадают из состава фитоценозов при любых антропогенных нагрузках (Вахрамеева, 1998; Вахрамеева и др., 1997б). Кроме того, виды семейства *Orchidaceae* – ценные декоративные (Лукс, 1977) и лекарственные (Шретер, 1972; Осетров, 1983; Гуринович и др., 1984; Растительные ресурсы..., 1994) растения, но их использование ограничено малыми запасами и сложностью восстановления популяций.

Огромная роль в сохранении редких видов принадлежит особо охраняемым природным территориям. На северо-востоке европейской части России расположен крупнейший в Европе Печоро-Илычский государственный природный биосферный заповедник. Специального изучения представителей семейства орхидные на его территории не проводили. Между тем, из 14 видов орхидных Республики Коми, включенных в региональную Красную книгу (2009), 10 встречаются в пределах этого резервата. Недостаточно изученным оставалось и распространение орхидных в заповеднике вследствие sporadicческой встречаемости и низкой численности популяций многих видов этого семейства, а также большой площади заповедника и труднодоступности большинства его районов. При определении представителей рода *Dactylorhiza*, произрастающих в заповеднике, возникла необходимость уточнения их видовых характеристик на основе разработок отечественных и зарубежных авторов (Soo, 1980; Baumann, Kinkele, 1988; Аверьянов, 1988–1990; Филиппов, 1997, 1998 и др.).

В монографии представлены результаты десятилетнего (1999–2008 гг.) изучения орхидных Печоро-Ильчского заповедника. Изложенные в ней сведения дают представление о современном состоянии ценопопуляций представителей этого семейства на территории резервата.

Автор выражает глубокую признательность А.В. Бобрецову за постоянное участие в работе и организацию выездов в Печоро-Ильчский заповедник. Благодарит Ю.А. Дубровского и В.А. Канева за помощь при проведении полевых исследований, В.А. Мартыненко, Л.В. Тетерюк, З.Г. Улле, С.В. Дегтеву за ценные советы и консультации при написании работы, а также всех сотрудников отдела флоры и растительности Севера за поддержку, советы и дружеское участие. Выражает признательность Е.Г. Филиппову и Н.Н. Цвелеву, оказавшим содействие при уточнении таксономического статуса некоторых видов семейства Орхидные.

## Глава 1.

### ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Печоро-Илычский заповедник расположен в юго-восточной части Республики Коми на северо-востоке европейской России. Территориально он состоит из двух разновеликих участков. Один из них, площадью 15,8 тыс. га, занимает самую восточную окраину Русской равнины, другой (705,5 тыс. га) – часть Уральской горной страны (Северный Урал). В направлении с запада на восток территория заповедника делится на три ландшафтных района: равнинный, предгорный и горный (рис. 1). Это было отмечено еще в прошлом веке первыми исследователями региона и легло в основу предложенных позднее разных схем районирования (Шенников, 1923; Варсанюфьева, 1932; Чернов, 1940; Леонтьев, 1963).

Равнинный район с господством основных лесов и сфагновых болот занимает западную часть заповедника, орографически он совпадает с Печорской низменностью. Предгорный район с доминированием темнохвойной тайги характеризуется увалистым рельефом, на востоке заповедника он переходит в горный.

**Рельеф.** Самая западная часть заповедника лежит в пределах Печорской низменности, которая представляет собой огромную покатую к северу равнину. Она отличается низкими высотами, не превышающими 150–175 м над ур. м., и большим однообразием рельефа. Такой характер рельефа обусловлен погребением неровностей древней равнины под огромной толщей четвертичных ледниковых наносов мощностью 100–150 м (Филенко, 1974). Она представлена флювиогляциальными песками, которые остались на территории после таяния и отступления последнего (валдайского) ледника, снизу они подстилаются суглинистой мореной (Варсанюфьева, 1940).

На формирование современного рельефа равнинного района большое воздействие оказали многочисленные реки и ручьи, благодаря которым поверхность приречных районов имеет ступенчатый (террасовидный) характер. Хорошо выражены пять террас: пойменная, надпойменная и три более древние террасы, различающиеся между собой по высоте, строению и расположению.

Дальше на восток в пределах предгорного района рельеф становится увалистым. В его основании лежат разнообразные палео-

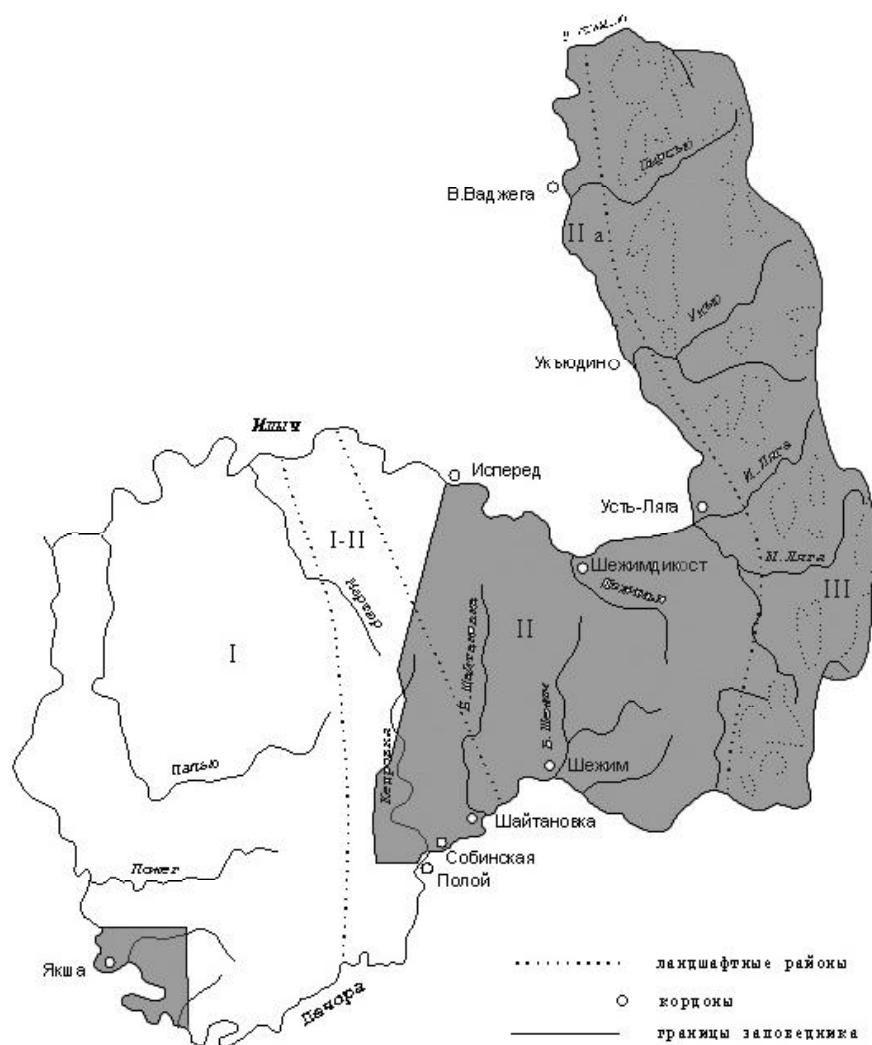


Рис. 1. Картограмма Печоро-Ильичского заповедника. I-III – ландшафтные районы заповедника: I – равнинный район, II – предгорный район (I-II – переходная зона между равнинным и собственно предгорным районом, IIa – верхнеильичский подрайон), III – горный район. Территория заповедника выделена темным цветом.

зойские осадочные породы (Варсанофьева, 1940). Западная часть предгорного района, сложенная известняками каменноугольного возраста, представляет собой относительно выровненную равнину. Приподнятая на 220–250 м над ур. м., она имеет общий уклон к западу. В этом же направлении текут основные реки резервата – Печора и Илыч. На склонах их коренных берегов поднимаются скалистые известняковые обнажения, на р. Илыч они более высокие и массивные.

В восточной части предгорного района расположены две меридионально вытянутые крупные гряды. Они поднимаются в местах развития плотных кварцевых песчаников. Между ними располагаются широкие низины, совпадающие с областями развития девонских и силурийских известняков и вытянутые также с севера на юг. Преобладающие высоты западной гряды (Большой Пармы) составляют 300–350 м над ур. м., она целиком покрыта лесом. Более приподнятая восточная гряда находится рядом с уральским хребтом, отдельные ее вершины достигают 857 м над ур. м. и безлесны. Она составлена массивами Эбельиз, Ляга-Чугра, Шежимиз, Тумбик и Манзские болваны.

Горная часть резервата относится к Северному Уралу. Уральские горы в пределах заповедника не представляют одного сплошного массива, а состоят из целого ряда отдельных вершин, разделенных глубокими продольными и поперечными долинами, по которым протекают речки и ручьи. Преобладающая высота их составляет 750–850 м, отдельные вершины поднимаются до 1000 м и чуть более. Тем не менее, в пределах заповедника Урал отчетливо расчленен на четыре горные цепи (Варсанофьева, 1940). Самая восточная горная цепь получила название Коренного Поясового Камня. Он начинается на севере за пределами заповедника и прослеживается почти на всем протяжении резервата. На севере его слагают горы Яныквотнер, Маньквотнер, далее на юг за небольшой вершиной Маньятальяхтумп тянется собственно Поясовый хребет. На западном склоне Поясового Камня берет свое начало р. Печора. Западная горная цепь (Ылызский Поясовый Камень) также начинается на севере за пределами заповедника. Он состоит из таких горных вершин, как Атертумп, Нейлентумп, Косиз, хребтов Маньпупунер, Яныпупунер, гор Койп и Медвежий камень.

Две другие горные цепи расположены в северной половине горного района и оканчиваются на юге на уровне р. Ыджыд-Ляга. Гряда западнее Ылызского Камня получила название центральной полосы возвышенностей. К ней относятся гранитные массивы Турыньянер, Липканер, Макариз, хребты Маньхамбо, Сотчемельиз, и заканчивается она на юге горой Торрепорреиз. Самая высокая вершина в этой горной цепи – Сотчемельиз (1040 м над ур. м.). Уральская

горная страна на западе ограничена небольшой горной цепью – Западным хребтом, состоящим из ряда высоких кварцитовых вершин. На севере заповедника она начинается самым высоким массивом Кожымиз, достигающим высоты 1195,4 м над ур. м. В него входят также вершины Кычилиз, Тумбализ, хребты Шука-Иольиз, Неримиз, гора Парусиз. Многие горные массивы в приильчской части отделены друг от друга глубокими поперечными долинами рек.

**Климат.** Климат заповедника умеренно континентальный со сложным ходом годовых климатических явлений. Он формируется под воздействием западного переноса воздушных масс и частого вторжения с севера вдоль горных хребтов холодного арктического воздуха. В результате такой циркуляции на Северном Урале отмечается интенсивная циклоническая деятельность и деформация воздушных потоков горами, что вызывает в данном регионе крайне неустойчивую и избыточно влажную погоду.

Среднегодовая температура воздуха в равнинной части заповедника составляет 0,8 °С. Сумма осадков – 627 мм. По направлению на восток температура воздуха несколько понижается, а сумма осадков, наоборот, увеличивается. В предгорьях она достигает 704 мм, а в горном районе повышается до 1000 мм.

Самый продолжительный сезон года в Печоро-Ильчском заповеднике – зима. Средние сроки начала его в равнинном районе приходятся на 23 октября. Снег лежит в течение 203 дней. Самый холодный месяц – январь, средняя температура этого месяца составляет –17,9 °С. Преобладающие в этот период западные, юго-западные и южные ветры приносят массу осадков, выпадающих на западных склонах Урала. Территория заповедника относится к самым многоснежным районам Европейской части страны. Средняя высота снежного покрова достигает на равнине 80,6 см, при продвижении на восток она увеличивается до 1,5 м (Бобрецов, Теплова, 2000).

В равнинном районе на открытых местах снег сходит 4 мая, в лесных местообитаниях он лежит примерно до 19 мая. Лето начинается в первой декаде июня, когда среднесуточные температуры воздуха устойчиво переходят рубеж +10 °С. Оно относительно короткое, гораздо короче его календарных сроков и, несмотря на преобладание северных ветров, сравнительно теплое. Июль – самый теплый месяц в году, средняя температура его составляет +16,6 °С.

Осенние утренние заморозки начинаются с середины третьей декады августа. Начало осени, средняя дата которой приходится на 3 сентября, часто сопровождается устойчивой ясной погодой, затем она сменяется пасмурной и дождливой. Осенью дождливых дней заметно больше, чем летом, но количество осадков за месяц уменьшается.

Среднегодовая температура воздуха в предгорной части заповедника достигает  $-1.1\text{ }^{\circ}\text{C}$ , что на  $0.3\text{ }^{\circ}\text{C}$  холоднее, чем на равнине. Близость Уральского хребта сказывается на увлажнении территории. Осадки здесь более обильны, большая часть их выпадает летом и в начале осени в виде дождей. Длительность зимы в предгорьях увеличивается. Снег покрывает землю в среднем 16 октября. Увеличивается и пребывание территории района под снежным покровом. Погода зимой, как и в равнинном районе, определяется в основном частотой и продолжительностью вторжения арктических воздушных масс. Весенний период характеризуется некоторой растянутостью, что связано с большей неустойчивостью погоды в переходный период, часты возвраты холодов. Лето также начинается позднее. Оно относительно короткое и теплое, несмотря на преобладание северных ветров. Уже с третьей декады августа возможны заморозки, а в середине сентября появляются первые снежинки (Бобрецов, Теплова, 2000).

Горный район выделяется более суровыми условиями. Среднегодовая температура воздуха на севере района составляет  $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Уральские горы, хотя и имеют в пределах заповедника относительно небольшую высоту, но все же задерживают на своих склонах много осадков. Суммарное их количество достигает здесь 1000 мм (Атлас..., 1964). Зима в горах самая продолжительная – она длится на 20 дней дольше, чем в равнинном районе. Весна наступает в северной половине горного района на 15 дней позже, чем на равнине – 29 апреля. Среднемесячная температура июля составляет  $+14.7\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Сумма осадков постепенно повышается в течение лета. Осень в горах наступает быстро, уже в середине августа по ночам здесь становится очень прохладно. Осень – самый дождливый период в горном районе. За сентябрь-октябрь выпадает 25% годовой нормы осадков. Устойчивый снежный покров образуется в среднем 8 октября.

**Почвы.** Почвообразующими породами на равнинном участке заповедника являются в основном древнеаллювиальные и флювиогляциальные (водно-ледниковые) пески. Первые слагают поверхность припечорской части равнины, вторые – водораздельные пространства (Забоева, 1975; Константинова, 1980). Наибольшее распространение в равнинном районе получили иллювиально-гумусово-железистые подзолистые почвы, развитые в основном под сосновыми лесами, иллювиально-гумусово-железистые глееватые и верховые болотные почвы.

В предгорном районе чаще встречаются глееподзолистые, дерново-карбонатные, горные глееподзолистые и аллювиальные почвы. Их распространение тесно связано с рельефом местности: на вершинах гряд и их склонах развиты горные глееподзолистые почвы,



равнинные участки в понижениях между грядами заняты глееподзолистыми почвами, а в местах с повышенным увлажнением формируются болотно-подзолистые почвы. В данном районе локально встречаются участки с дерново-карбонатными почвами. В хорошо развитых здесь поймах рек представлены аллювиальные (пойменные) почвы (Забоева и др., 1972).

Особенно разнообразен почвенный покров в горах. В нижней и средней части лесного пояса развиты горно-лесные подзолистые почвы, которые выше сменяются горно-лесными торфянисто-дерновыми. В межгорных понижениях, на плоских нагорных террасах встречаются горные болотные почвы (чаще всего торфяно-перегнойно-болотные). На высоте 550-650 м над ур. м. в пределах подгольцового пояса формируются горно-луговые дерновые почвы. Выше располагаются гольцы, крутые безлесные вершины которых покрыты россыпями камней. На вершинах гор развиты горно-тундровые почвы.

**Растительность.** Печоро-Илычский заповедник располагается в пределах Камско-Печорско-Западноуральской подпровинции Урало-Западносибирской провинции Евразийской таежной области (Исаченко, Лавренко, 1980).

Растительность равнинного района весьма однообразна (Корчагин, 1940; Боч и др., 1980). Леса занимают здесь 90.7% территории. Среди них господствуют сосновые боры. Вторым неотъемлемым элементом ландшафта данного района являются болота (9.0%). Широкое развитие болот в Припечорской низменности обусловлено равнинным характером территории, значительным количеством осадков и низкой испаряемостью (Боч, Оленская, 1980). Болота здесь олигомезотрофные. Ельники занимают подчиненное положение, обычно приурочены к долинам небольших речек, но кое-где покрывают широкие мысы на р. Печора. Наиболее обычны в равнинном районе заповедника ельники травяные и приручейные. Сосновые леса равнинного района довольно разнообразны. Преобладают сухие сосняки лишайниковые и брусничные, которые занимают 43% территории. Более влажные сосняки черничные покрывают 35.1% площади района. Относительно высока доля заболоченных сосняков – 21.8%.

Предгорный район – царство темнохвойной тайги. Древесный ярус этих лесов, как и горных, сложен из нескольких видов: *Picea obovata*, *Abies sibirica*, *Pinus sibirica*, *Betula pubescens*. Лишь изредка встречаются чистые насаждения из одной породы. Эти леса являются своеобразными форпостами сибирской темнохвойной полидоминантной тайги. Отличительной их чертой является господство сибирских видов в древостое и заметное участие видов этой группы в нижних ярусах наряду с распространением европейских видов, концентрирующихся в основном в травяном покрове и отчасти в

подлеске. Для лесов предгорий Северного Урала характерно развитие мощного мохового покрова, повышенная роль трав по сравнению с кустарничками и широкое распространение своеобразных папоротниковых лесов. Мощность мохового покрова, состоящего из обычных зеленых лесных мхов (*Hylacomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Ptilium crista-castrensis*, *Polytrichum commune* и др.), достигает в предгорных лесах 30–40 см. Такая «гипертрофия» мохового покрова в лесах является следствием высокой влажности на западных склонах Северного Урала и первобытности (девственности) самой тайги (Бобрецов, Теплова, 2000).

Наибольшую площадь занимают еловые леса (75.9%). Велика доля также березовых лесов (15.9%), имеющих в основном пирогенное происхождение. Сосна практически исчезает и произрастает здесь в основном лишь на болотах, формируя небольшие островки багульниковых и сфагновых сосновых лесов (Бобрецов, Теплова, 2000). В еловых лесах предгорного района в качестве примеси постоянно встречается пихта. На достаточно увлажненных и богатых почвах она нередко образует почти чистые насаждения, однако доля лесов этой формации составляет лишь 3.5% (Лавренко и др., 1995; Бобрецов, Теплова, 2000). Отдельными фрагментами встречаются леса с доминированием кедра в древостое (Ланина, 1963; Непомилуева, 1992).

Заболоченность предгорного района в целом ниже, чем равнинного (Боч, Василевич, 1980). Однако в западной части, которая отличается плоским рельефом и преобладанием водонепроницаемых суглинков и, как следствие, слабым дренированием, встречаются довольно крупные болотные массивы. Здесь господствуют грядово-мочажинные аапа-болота сточных котловин и подножий склонов и склоновые (висячие аапа-болота) (Боч, Василевич, 1980). По типу заболачивания весь предгорный район относится к провинции аапа-болот, отличающихся высоким видовым разнообразием. Встречаются также грядово-мочажинные верховые болота.

В долинах рек хорошо развита луговая растительность, представленная в основном высокотравьем. Встречаются крупнотравяные (вейниковые), злаково-высокотравяные, разнотравные и осоковые луга (*Carex acuta*, *C. cespitosa*). Здесь обычны и кустарниковые заросли с преобладанием ивы и черемухи, а также древовидные ивняки в основном из *Salix dasyclados*, *S. hastata* и *S. phylicifolia* (Лавренко и др., 1995).

Всю восточную часть заповедника занимает горный район. Характерной особенностью его растительного покрова является вертикальная (высотная) поясность. На Северном Урале четко выражены четыре высотных пояса: горно-лесной, подгольцовый, горно-тундровый и пояс холодных гольцовых пустынь (Горчаковский, 1966).

Наибольшую площадь из высотных поясов занимает горно-лесной пояс. Таежные леса покрывают горы от их подножий в среднем до высоты 550 м. Лесопокрытая площадь в общей сложности составляет 72.4%. Обычно нижние и средние части склонов гор покрыты еловыми лесами с примесью пихты, березы пушистой и кедра. С высотой доля пихты значительно увеличивается, и с отметки высот от 400 до 550 м над ур. м. в растительном покрове начинают господствовать горные пихтовые леса, которые особенно выражены в южной половине горного района (Корчагин, 1940; Дегтева, 1997, 2002). Ель сохраняет свои позиции лишь по ложбинам стока. Структура типов горных лесов своеобразна – здесь преобладают травяные леса, доля которых достигает 38.3%. Среди них чаще встречаются папоротниковые, аконитовые и вейниково-таволговые леса. На верхнем пределе горно-лесного пояса на высоте около 500 м над ур. м. полог лесов изреживается, и в древостоях, наряду с темнохвойными породами, существенную роль начинает играть *Betula pubescens* (Лавренко и др., 1995).

На высотах порядка 500-560 м над ур. м. горно-лесной пояс сменяется подгольцовым. Доминируют здесь редколесья и криволесья, сложенные *Betula pubescens* и принадлежащие лишайниковой, зеленомошной, долгомошной, травяной и сфагновой группам типов. Отмечены также пихтовые и лиственничные редколесья. В пределах увлажненных участков склонов на верхней границе леса в растительном покрове важную роль играют луга, которые могут проникать в горно-тундровый пояс (Корчагин, 1940; Дегтева, Дубровский, 2008; Дегтева и др., 2009).

С высот 600-650 м над ур. м. начинается горно-тундровый высотный пояс, где обширные площади занимают лишайниковые, ерничково-зеленомошные, кустарничково-зеленомошные, травяно-зеленомошные и долгомошные тундры. В нижней и средней частях этого пояса встречаются мелкотравные и высокотравные луговины. На пологих склонах и выровненных слабо дренированных плато развиты сфагновые торфяники. Верхние горные плато обычно заняты протяженными каменистыми россыпями, между которыми отмечены довольно бедные мохово-лишайниковые растительные группировки (Корчагин, 1940; Горчаковский, 1966; Лавренко и др., 1995; Дубровский, 2007).

Выше тундр лежит пояс холодных гольцовых пустынь. В заповетнике он представлен далеко не на всех вершинах гор, больше выражен в северной части этого ландшафтного района и представляет собой поля каменных глыб (Горчаковский, 1966).

Болота занимают в горах незначительную площадь – 2.1%. Они приурочены главным образом к горно-лесному поясу и представлены в основном эутрофными и мезотрофными аапа-комплексами из-

редка с фрагментами грядово-мочажинных олигомезотрофных. Их видовой состав во многом сходен с таковым предгорного района (Лавренко и др., 1995).

**Флора.** Обширность территории и разнообразие природных условий обусловили высокое богатство флоры сосудистых растений заповедника. В настоящее время в пределах резервата известно не менее 770 видов (Говорухин, 1929; Корчагин, 1940; Федотов, 1981, 1985; Ланина, 1940; Лавренко и др., 1995; Кучеров, 2001; Кучеров и др., 2002). В пятерку семейств, отличающихся наибольшим видовым разнообразием, входят *Asteraceae* (74 вида), *Poaceae* (66), *Cyperaceae* (64), *Rosaceae* (41) и *Caryophyllaceae* (36) (Лавренко и др., 1995). Лидирующее положение трех первых семейств характерно для всех бореальных флор Евразии. Высокое положение семейств *Cyperaceae* и *Caryophyllaceae* отражает положение территории в горной Уральской стране.

Территория заповедника чрезвычайно разнородна, и различные его районы характеризуются разным видовым составом. Менее всего видов зарегистрировано в горных районах, а лидирующее по этому показателю положение занимают приирычские предгорные районы, что связано с увеличением здесь числа различных экотопов и появлением многочисленных выходов карбонатных пород, которые служат убежищами реликтовых видов (Лавренко и др., 1995; Улле, 2005). Кроме того, повышается видовое разнообразие различных пойменных экотопов: галечников, лугов, стариц и др. Все это значительно перекрывает потерю специфических горных таксонов.

Ядро флоры заповедника составляют бореальные виды: в горных и предгорных районах на их долю приходится большая часть видового списка, и в горных районах их больше всего. Довольно значительно также присутствие подтаежных (бореально-неморальных) растений. Доля собственно неморальных видов относительно невысока. Значительное количество видов заповедника относится к гипоарктическим и гипоарктогорным, ряд видов – к арктической (*Arctagrostis latifolia*, *Arctophila fulva*, *Salix myrsinites* и др.) и арктоальпийской (*Dryas octopetala*, *Salix reticulata* и др.) группам. Таким образом, флора заповедника носит преимущественно бореальный характер. При этом значительная доля гипоарктических, арктических и арктоальпийских, а также горно-степных видов придает ей черты горной флоры (Лавренко и др., 1995).

Существенную долю флоры заповедника составляют эндемичные уральские виды. Наиболее распространенными эндемиками в резервате являются *Anemonastrum biarmense* и *Gagea samojedorum*, среди самых редких можно отметить *Oxytropis uralensis*, *Gypsophila uralensis*, *Pseudoregneria reflexiaristata* (Улле, 2005).

## Глава 2

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В работе обобщены результаты исследований видов семейства *Orchidaceae* в 1999–2008 гг. на территории Печоро-Ильчского заповедника и комплексного заказника «Уньинский», входящего в состав его буферной зоны. Для изучения распространения и фитоценотической приуроченности были использованы также материалы гербарной коллекции Института биологии Коми НЦ УрО РАН (СҮКО) и все имеющиеся литературные источники (Аверьянов и др., 1982; Федотов, 1984; Лавренко и др., 1995; Кучеров и др., 2002; Улле, 2005). На основании собственных исследований, критического изучения гербарного материала и данных литературы проведен таксономический анализ видового состава орхидных заповедника и составлены картосхемы их распространения.

Обследована 141 ценопопуляция (ЦП) 18 видов орхидных, часть ЦП – в течение ряда лет. Описания местонахождений обследованных ЦП приведены в приложении. При их изучении использовали общепринятые в популяционной биологии методики (Ценопопуляции растений, 1976, 1977, 1988; Злобин, 1989; Заугольнова, 1993) с учетом специфики изучения редких видов (Программа и методика..., 1986). Счетной единицей для корневищных орхидных был взят парциальный побег (на ранних стадиях онтогенеза – особь семенного происхождения), для орхидных со стеблекорневыми тубероидами – особь. В пределах исследуемых сообществ были заложены трансекты ( $1 \times 10 \text{ м}^2$ ), по пять для каждой ЦП. Трансекты разбивали на учетные площадки по  $1 \text{ м}^2$ . На каждой учетной площадке подсчитывали число особей изучаемого вида, определяли его встречаемость в сообществе, плотность и онтогенетическую структуру ЦП. Для ЦП с групповым размещением особей были измерены и площади скоплений.

Выделение онтогенетических состояний проводили по общепринятым методикам (Работнов, 1950; Уранов, 1975) с учетом специфических для орхидных особенностей (Вахрамеева, Денисова, 1983а, б, 1987; Блинова, 1998а и др.). Выделяли следующие онтогенетические состояния: ювенильное (j), имматурное (im), взрослое вегетативное (v) (куда включали виргинильные и временно не цветущие генера-

тивные растения, различить которые в природе очень сложно) и генеративное (г). Чтобы не нарушать местообитания орхидных и целостность ЦП, проростки, ведущие подземный образ жизни, не учитывали. Сенильные растения также не отмечали, так как в природе они встречаются крайне редко из-за того, что многие особи после последнего цветения отмирают (Вахрамеева, 2000). Выделение онтогенетических состояний прегенеративного периода проводили по морфометрическим параметрам надземных органов (число и размеры листьев, число жилок). Учитывая, что между параметрами надземных и подземных органов выявлена положительная корреляционная связь (Сизова, Вахрамеева, 1984 и др.), параметры подземных органов не изучали, так как это связано с изъятием значительного количества экземпляров редких охраняемых видов орхидных из природных популяций.

Для исследования морфометрических особенностей орхидных в каждой ЦП проанализировано по 30-40 растений, находящихся в генеративной фазе. В малочисленных ЦП промеряли все растения. Измеряли следующие показатели: высоту растения, длину соцветия, число цветков в соцветии, число листьев на растении, длину нижнего (первого) листа, ширину нижнего листа, расстояние от основания до расположения наибольшей ширины у нижнего листа, длину второго листа, ширину второго листа, расстояние от основания до расположения наибольшей ширины у второго листа, длину прицветника, длину губы, длину верхнего лепестка наружного круга околоцветника, длину нижнего лепестка наружного круга околоцветника, длину шпорца, ширину шпорца, длину боковой доли губы, длину от основания губы до выемки губы, ширину боковой доли губы, ширину губы, длину завязи, длину средней доли губы, индекс формы губы и некоторые отношения между признаками. Для башмачков измеряли также длину и ширину брактей, высоту губы, длину и ширину бокового лепестка, ширину верхнего и нижнего лепестков. При исследовании генеративной сферы с каждого растения для измерений брали по два-три цветка из центральной части соцветия, их фиксировали с помощью скотча на картон, затем сканировали и проводили измерения в программе Photoshop 7. В последующем данные усредняли и использовали как показатели размеров частей цветка для отдельного растения. На рис. 2 представлены показатели промеров частей цветка *Dactylorhiza hebridensis*. Цветки представителей рода *Surgipedium* измеряли прямо в природе. Кроме морфометрических признаков для рода *Dactylorhiza* использовали и качественный признак – наличие пятен на листьях.

Данные обработаны вариационно-статистическими методами с использованием пакетов программ STATISTICA 6 и MICROSOFT EXCEL. Для изучаемых морфометрических признаков определяли

среднее арифметическое значение ( $M$ ), ошибку средней ( $m$ ), коэффициент вариации ( $CV$ ). Уровни варьирования признаков приняты по Г.Н. Зайцеву (1973):  $CV < 10\%$  – низкий,  $CV = 11-20\%$  – средний,  $CV > 20\%$  – высокий. При изучении закономерностей внутривидовой изменчивости использовали методику С.А. Мамаева (1972, 1975). При сравнении арифметических средних применяли критерий Стьюдента ( $C_{st}$ ), достоверность которого оценивали при доверительном интервале 95% (Зайцев, 1984).

Наряду с одномерной статистикой применяли многомерные статистические методы – дискриминантный и кластерный анализы. Кластеризацию осуществляли на основании полученных в дискриминантном анализе квадратов расстояния Махаланобиса. Расстояние Махаланобиса обладает хорошими статистическими свойствами и широко используется в популяционных исследованиях (Животовский, 1999).

Для ряда ЦП рассчитывали индекс жизнненности ЦП –  $IVC$  (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004) методом выравнивания средних значений морфометрических параметров по ЦП и взвешиванием их по среднему значению параметра для всех ЦП с последующим усреднением полученного ряда. Наибольшее значение параметра соответствует наилучшим условиям произрастания. Отношение максимального значения  $IVC$  к минимальному значению показывает размерную пластичность вида –  $ISP$ .

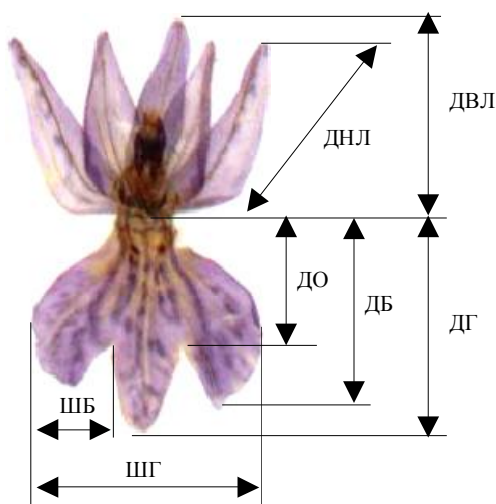


Рис. 2. Морфометрические показатели частей цветка (на примере цветка *Dactylo-rhiza hebridensis*). ДВЛ – длина верхнего лепестка наружного круга околоцветника, ДНЛ – длина нижнего лепестка наружного круга околоцветника, ДГ – длина губы, ДО – длина боковой доли губы, ДБ – длина от основания губы до выемки губы, ШГ – ширина губы, ШБ – ширина боковой доли губы.



### Глава 3

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОРХИДНЫХ ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Во флоре Республики Коми насчитывается 25 видов орхидных из 14 родов. На территории Печоро-Илычского заповедника семейство *Orchidaceae* представлено 20 видами (Лавренко и др., 1995; Кучеров и др., 2002; Плотникова, 2006), относящимися (по классификации Dressler, 1993) к четырем подсемействам, шести трибам и 12 родам. Орхидные резервата принадлежат к следующим подсемействам – *Cypripedioideae*, *Orchidoideae*, *Spiranθοideae* и *Epidendroideae*. Наиболее многочисленным из них является подсемейство *Orchidoideae*, включающее трибу *Orchideae* (9 видов), второе место по числу видов занимает подсемейство *Epidendroideae* (8), представленное тремя трибами – *Neottieae* (4 вида), *Malaxideae* (2) и *Calypsoeae* (2). Подсемейство *Cypripedioideae* (триба *Cypripedieae*) насчитывает два вида, подсемейство *Spiranθοideae* (триба *Cranichideae*) – один. Большинство родов в заповеднике (8) одновидовые, в трех родах (*Cypripedium*, *Epipactis* и *Listera*) содержится по два вида. Наибольшее число видов (6) свойственно роду *Dactylorhiza*.

#### Семейство *ORCHIDACEAE* JUSS.

##### Подсемейство *Cypripedioideae*

##### Триба *Cypripedieae*

Род *Cypripedium* L. – Башмачок

Виды: *Cypripedium calceolus* L. – башмачок настоящий

*C. guttatum* Sw. – б. пятнистый

##### Подсемейство *Orchidoideae*

##### Триба *Orchideae*

Род *Coeloglossum* C. Hartm – Пололепестник

Вид: *Coeloglossum viride* (L.) Hartm. – пололепестник зеленоц-ветковый

Род *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski – Пальчатокоренник

Виды: *Dactylorhiza cruenta* (O. F. Muell) Soó – пальчатокоренник кровавый

*D. hebridensis* (Wilmott) Aver. – п. гебридский

*D. incarnata* (L.) Soó – п. мясо-красный

*D. maculata* (L.) Soó – п. пятнистый

*D. russowii* (Klinge) Holub – п. Руссова

*D. traunsteineri* (Saut.) Soó – п. Траунштейнера

Род *Gymnadenia* R.Br. – Кокушник

Вид: *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. – кокушник комарниковый

Род *Platanthera* L.C. Rich – Любка

Вид: *Platanthera bifolia* (L.) Rich. – любка двулистная

#### **Подсемейство *Spirantheoideae***

##### **Триба *Cranichideae***

Род *Goodyera* R.Br. – Гудайера

Вид: *Goodyera repens* (L.) R.Br. – гудайера ползучая

#### **Подсемейство *Epidendroideae***

##### **Триба *Neottieae***

Род *Epipactis* Zinn – Дремлик

Виды: *Epipactis atrorubens* (Hoffm. ex Bernh.) Bess. – дремлик  
темно-красный

*E. helleborine* (L.) Crantz – д. широколистный

Род *Listera* R.Br. – Тайник

Виды: *Listera cordata* (L.) R.Br. – тайник сердцелистный

*L. ovata* (L.) R.Br. – т. овальнолистный

##### **Триба *Malaxideae***

Род *Hammarbya* O. Kuntze – Гаммарбия

Вид: *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze – гаммарбия болотная

Род *Malaxis* Soland. ex Sw. – Мякотница

Вид: *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. – мякотница однолистная

##### **Триба *Calypsoeae***

Род *Calypso* Salisb. – Калипсо

Вид: *Calypso bulbosa* (L.) Oakes – калипсо луковичная

Род *Corallorhiza* Rupp. ex Gagnebin – Ладьян

Вид: *Corallorhiza trifida* Chatel. – ладьян трехраздельный

Анализ видов орхидных по типам их ареалов (табл. 1) показал, что широко распространенными в заповеднике являются виды с голарктическими (8 видов) и евразийскими (6) ареалами. Четыре вида орхидных имеют евросибирские ареалы, по одному виду – европейский (*Dactylorhiza traunsteineri*) и европейско-малоазиатско-сибирский (*Platanthera bifolia*). По характеру широтного распространения среди орхидных заповедника преобладают бореальные и бореально-неморальные виды, два вида (*Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza incarnata*) имеют плюризональное распространение, по одному – бореально-монтанное (*Dactylorhiza cruenta*) и неморально-лесостепное (*Dactylorhiza russowii*).

По классификации жизненных форм (ЖФ), предложенной И.В. Татаренко (1996), спектр биоморф орхидных заповедника представлен девятью типами (табл. 1). Их можно разделить на четыре груп-

Таблица 1

## Характеристика орхидных Печоро-Илычского заповедника

Вид	Ареал	ЖФ
<i>Calypso bulbosa</i>	Голарктический бореальный	II
<i>Coeloglossum viride</i>	Голарктический плюризональный	V
<i>Corallorhiza trifida</i>	Голарктический бореальный	IX
<i>Cypripedium calceolus</i>	Евразийский бореально-неморальный	I
<i>C. guttatum</i>	Голарктический бореальный	III
<i>Dactylorhiza cruenta</i>	Евросибирский бореально-монтанный	V
<i>D. hebridensis</i>	Евросибирский бореальный	V
<i>D. incarnata</i>	Евразийский плюризональный	V
<i>D. maculata</i>	Евросибирский бореальный	V
<i>D. russowii</i>	Евросибирский неморально-лесостепной	V
<i>D. traunsteineri</i>	Европейский бореальный	V
<i>Epipactis atrorubens</i>	Евразийский бореально-неморальный	I
<i>E. helleborine</i>	Евразийский бореально-неморальный	I
<i>Goodyera repens</i>	Голарктический бореальный	VIII
<i>Gymnadenia conopsea</i>	Евразийский бореально-неморальный	V
<i>Hammarbya paludosa</i>	Голарктический бореальный	IV
<i>Listera cordata</i>	Голарктический бореальный	VII
<i>L. ovata</i>	Евразийский бореально-неморальный	I
<i>Malaxis monophyllus</i>	Голарктический бореально-неморальный	IV
<i>Platanthera bifolia</i>	Европейско-малоазиатско-сибирский бореально-неморальный	VI

*Примечание.* ЖФ – жизненная форма: I – короткорневищная многолетняя, II – короткорневищно-клубнелуковичная зимнезеленая, III – длиннокорневищная многолетняя, IV – корневищная с надземным побеговым клубнем, V – вегетативный однолетник с пальчато-раздельным стеблекорневым тубероидом, VI – вегетативный однолетник с утолщенным веретеновидным стеблекорневым тубероидом, VII – длиннокорневищная факультативно-корнеотпрысковая, VIII – ползучекорневищная, вечнозеленая, IX – бесхлорофильная, кораллоподобнокорневищная.

пы: корневищные (I–IV<sup>1</sup>), орхидные со стеблекорневыми тубероидами (V, VI), корнеотпрысковые (VII) и орхидные с полициклическими побегами (VIII, IX). Преобладают орхидные со стеблекорневыми тубероидами (9 видов) и корневищные виды (8).

По сезонному ритму развития побегов доминируют летнезеленые орхидеи с перерывом вегетации в зимнее время – 17 видов. Отмечено по одному виду с другими ритмами: бесхлорофильный, с подземной вегетацией в течение нескольких лет (*Corallorhiza trifida*), осенне-зимне-весеннезеленый с периодом летнего покоя (*Calypso bulbosa*) и вечнозеленый (*Goodyera repens*).

<sup>1</sup> Условные обозначения см. в примечании к табл. 1.

Три вида орхидных заповедника (*Calypso bulbosa*, *Dactylorhiza traunsteineri* s.l. и *Cypripedium calceolus*) включены в Красную книгу Российской Федерации (2008). В новое издание Красной книги Республики Коми (2009) вошли 10 видов орхидных, произрастающих на территории заповедника (табл. 2), еще четыре вида включены в список растений, популяции которых нуждаются в биологическом надзоре. Большинство охраняемых видов (7) относится к редким (статус редкости 3), они представлены небольшими популяциями, которые в настоящее время не находятся под угрозой исчезновения и не являются уязвимыми, но могут оказаться таковыми. Обыч-

Таблица 2

**Представители сем. *Orchidaceae* Печоро-Илычского заповедника, занесенные в Красные книги Республики Коми, Уральского региона и Российской Федерации**

Виды	Категория в Красной книге							
	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Calypso bulbosa</i>	3	3	—	—	—	—	1	—
<i>Coeloglossum viride</i>	—	—	3	+	+	3	1	2
<i>Corallorhiza trifida</i>	—	—	—	3	+	3	3	3
<i>Cypripedium calceolus</i>	3	3	—	—	—	—	3	3
<i>C. guttatum</i>	—	2	3	—	+	3	3	3
<i>Dactylorhiza cruenta</i>	—	2	—	—	+	—	—	—
<i>D. hebridensis</i>	—	+	—	+	3	3	3	+
<i>D. incarnata</i>	—	3	3	—	+	3	—	—
<i>D. maculata</i>	—	+	4	—	3	3	2	—
<i>D. russowii</i>	—	—	—	—	+	1	1	1
<i>D. traunsteineri</i>	3	3	2	0	—	—	—	—
<i>Epipactis atrorubens</i>	—	3	2	—	+	3	3	3
<i>E. helleborine</i>	—	2	—	—	+	3	—	—
<i>Goodyera repens</i>	—	—	—	2	+	3	3	—
<i>Gymnadenia conopsea</i>	—	+	3	3	+	3	—	—
<i>Hammarbya paludosa</i>	—	3	2	—	+	3	1	3
<i>Listera cordata</i>	—	—	3	2	+	3	3	3
<i>L. ovata</i>	—	—	2	—	+	3	3	3
<i>Malaxis monophyllos</i>	—	3	2	—	3	3	1	3
<i>Platanthera bifolia</i>	—	+	3	—	+	3	—	—

*Примечание.* Красные книги: 1 – Красная книга Российской Федерации (2008); 2 – Красная книга Республики Коми (2009); 3 – Красная книга Ханты-Мансийского автономного округа (2003); 4 – Красная книга Ненецкого автономного округа (2006); 5 – Красная книга Пермского края; 6 – Красная книга Свердловской области (2008); 7 – Красная книга Республики Башкортостан (2001); 8 – Красная книга Челябинской области (2005). Цифрами указаны категории редкости; «+» – бионадзор.

но они распространены на ограниченной территории или имеют узкую экологическую амплитуду, либо рассеянно распространены на значительной территории. Три вида (*Cypripedium guttatum*, *Dactylorhiza cruenta* и *Epipactis helleborine*) являются уязвимыми.

Все виды семейства *Orchidaceae*, известные в резервате, включены в Красные книги Уральских регионов (табл. 2). Сравнительный анализ списков охраняемых видов по этим территориям показал, что ряд видов, обычных для территории Республики Коми (*Coeloglossum viride*, *Corallorhiza trifida*, *Goodyera repens*, *Listera cordata*, *L. ovata*), становятся редкими на Южном Урале. И наоборот, довольно обычные на Южном Урале *Dactylorhiza incarnata*, *Epipactis helleborine*, *Gymnadenia conopsea*, *Platanthera bifolia* охраняются на Северном Урале.

С.А. Мамаевым с соавторами (Орхидные., 2004) для орхидных Урала было предложено пять категорий редкости. Согласно этому делению орхидные заповедника можно отнести к четырем категориям: *Dactylorhiza russowii* – к видам, находящимся под угрозой исчезновения; *Calypso bulbosa*, *Cypripedium calceolus*, *C. guttatum* и *Malaxis monophyllos* – к редким видам; два вида (*Dactylorhiza traunsteineri* и *Hammarbya paludosa*) имеют неопределенный статус – данные об их состоянии недостаточны; остальные виды нуждаются в региональной охране.

По разнообразию орхидных среди заповедников Урала Печоро-Илычский заповедник уступает только Ильменскому заповеднику. В этом старейшем на Урале резервате отмечено 22 вида данного семейства (Русяева, 1985; Куликов, 2001), что объясняется разнообразием ландшафтов и положением заповедника на границе лесной и лесостепной зон (Орхидные..., 2004). Такое же число видов орхидных, как и в Печоро-Илычском заповеднике, произрастает в Башкирском заповеднике (Жирнова, 1999). В остальных заповедниках Урала количество орхидных меньше (Орхидные..., 2004).

## Глава 4

### ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ РОДА *DACTYLORHIZA* NECK. EX NEVSKI В ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

Род *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski (Пальчатокоренник) до сих пор остается сложным в систематическом отношении (Вахрамеева и др., 2004). Это связано с относительной молодостью видов этого рода, способностью к гибридизации, высокой амплитудой изменчивости признаков (Soo, 1980; Fuller, 1983; Bateman, Denholm, 1983; Baumann, Kunkele, 1988; Hedren, 2002 и др.). Сильная изоляция отдельных популяций в пределах ареала при широком распространении приводит к процессам дифференциации внутри видов. Значимые признаки (окраска цветков, пятнистость листьев) часто не сохраняются при гербаризации.

Большинство видов этого рода – диплоиды и тетраплоиды (Heslop-Harrison, 1954; Soo, 1980; Аверьянов, 1979б; Филиппов, 1997). Последние молекулярные исследования (Bateman, Denholm, 1983; Bateman et al., 1997, 2003; Hedren et al., 2001; Hedren, 2002) показали, что род *Dactylorhiza* родственен *Gymnadenia* s.l. и представлен пятью группами: группа *Dactylorhiza incarnata*, включающая *D. euxina* и *D. umbrosa* (диплоиды); группа *Dactylorhiza maculata* (*D. fuchsii*, *D. saccifera*, *D. foliosa* (диплоиды) и *D. maculata* (аутотетраплоид); группа *Dactylorhiza majalis*, включающая аллотетраплоидные виды *D. traunsteineri*, *D. baltica*, *D. russowii*, *D. praetermisssa*, *D. purpurella*; группа *Dactylorhiza sambucina* (диплоиды *D. romana*, *D. flavescens*) и группа *Dactylorhiza aristata* (диплоиды *D. aristata*, *D. virides* (= *Coeloglossum viride*), *D. iberica*).

Современные ботаники выделяют в данном роде от 12 до 75 видов в зависимости от объема их понимания (Pedersen, 1998). Например, одни исследователи (Аверьянов, 1988-1991а, 1992; Tyteca, Gathoe, 1999, 2000) принимают морфологически различные аллотетраплоидные формы за самостоятельные виды, другие (Bateman, Denholm, 1983; Hedren et al., 2001) считают их подвидами или разновидностями из группы *Dactylorhiza majalis* s. l. и т.д. Л.А. Смольянинова (1976) для Европейской части России приводит девять видов рода *Dactylorhiza*, Л.В. Аверьянов (1988, 1989) – 14, а в работе 2000 г. – семь. Последним автором проведена наиболее полная ревизи-

зия рода (Аверьянов, 1988-1991а, 1992) и предложена система видов-агрегатов, которые представляют собой группы близких и слабо обособленных друг от друга таксонов (Аверьянов, 1982). Данная система нашла отражение в определителях сосудистых растений для Среднего Урала (Горчаковский и др., 1994) и Северо-Запада европейской части России (Цвелев, 2000), а также в работах Е.Г. Филиппова (1997 и др.) по Уралу. В нашей работе мы также будем ее придерживаться.

Основные проблемы таксономии рода на сегодняшний день – отношения внутри комплекса *D. maculata* s. l., таксономический статус аллотетраплоидов (группа *D. traunsteineri* s. l., *D. baltica*), таксономический статус видов агрегата *D. incarnata* (Shipunov et al., 2004).

Во «Флоре Печоро-Илычского биосферного заповедника» (Лавренко и др., 1995) приводится четыре вида пальчатокоренников: *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó s. l., *D. traunsteineri* (Saut.) Soó s. l., *D. incarnata* (L.) Soó и *D. maculata* (L.) Soó. В публикации И.Б. Кучерова с соавт. (Кучеров и др., 2002), посвященной новым находкам сосудистых растений в заповеднике, указаны также *D. psychrophila* (Schlechter) Aver., *D. sudetica* (Poch ex Reichenb. f.) Aver., *D. elodes* (Griseb.) Aver., *D. curvifolia* (Nyl.) Czer. и *D. cruenta*.

Основная трудность при определении ряда видов рассматриваемого рода заключается в перекрывании признаков у особей разных таксонов из-за большого размаха изменчивости. Поэтому важно рассматривать признаки не отдельных растений, а их естественных групп – ценопопуляций (Gathoye, Tyteca, 1987). Сравнение признаков, присущих всей ЦП, выявление групп сходных и близких ЦП дает возможность более точно определить границы и ранг отдельных таксонов (Филиппов, 1997). Поэтому одной из задач нашей работы стало уточнение таксономического состава рода *Dactylorhiza* в Печоро-Илычском заповеднике на основе данных морфолого-популяционного изучения, выделение характерных признаков отдельных видов.

На территории резервата обследовано 46 ЦП пальчатокоренников. Кластерный анализ, проведенный для 43 ЦП с использованием всех изучаемых признаков, показал деление на три большие группы, соответствующие комплексам видов: группа ЦП 1-32 – *D. maculata* s. l., 33-36 – *D. aggr. traunsteineri* и 37-43 – *D. aggr. incarnata* (рис. 3). Три ЦП мы не включили в предварительный анализ, так как для них отсутствовали промеры цветков. Рассмотрим более подробно структуру отдельных групп.

### ***Dactylorhiza maculata* s. l.**

Группа таксонов *Dactylorhiza maculata* s. l. (в наиболее широком понимании объема этого вида) является наиболее сложной в роде



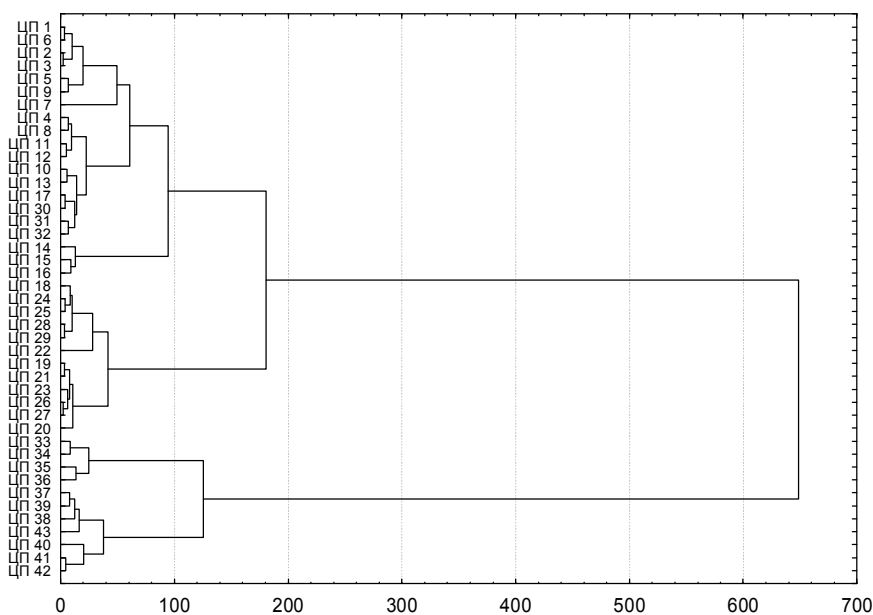


Рис. 3. Распределение ценопопуляций (ЦП) видов рода *Dactylorhiza* при проведении кластерного анализа.

*Dactylorhiza* (Филиппов, 1998). До сих пор нет единого мнения о числе и статусе таксонов, входящих в эту группу. Внутри нее выделяют две группы: диплоидную ( $2n = 40$ ) (*D. aggr. fuchsii*) и тетраплоидную ( $2n = 80$ ) (*D. aggr. maculata*) (Аверьянов, 1979; Аверьянов и др., 1982). При этом к диплоидам долгое время относили *D. fuchsii* (Druce) Soó, *D. meyeri* (Reichenb. fil.) Aver., *D. psychrophila* (Schlechter) Aver., к тетраплоидам – *D. maculata* (L.) Soó, *D. elodes* (Griseb.) Aver., *D. sudetica* (Poch ex Reichenb. f.) Aver. (Аверьянов, 1982; Иванова, 1987 и др.). Новейшие биохимические методы исследования диплоидных и тетраплоидных комплексов *D. maculata* s. l. доказывают необходимость объединения «мелких» видов в более «крупные» (Hedren et al., 1998).

По данным Е.Г. Филиппова (1998), изучавшего род *Dactylorhiza* на Урале, комплекс *D. maculata* s. l. представлен здесь одним тетраплоидным таксоном (собственно *D. maculata*) и двумя диплоидными – *D. fuchsii* и *D. hebridensis* (Wilmott) Aver. (= *D. meyeri*). Ареал *D. fuchsii* связан с распространением широколиственных, хвойно-широколиственных и южных горных темнохвойных лесов и охватывает в основном Южный Урал. Это теплолюбивое, неморальное растение в Республике Коми встречается очень редко, на террито-

рии Печоро-Ильчского заповедника отсутствует (Аверьянов и др., 1982). Таким образом, в резервате произрастают только два вида комплекса *D. maculata* s. l. – *D. maculata* и *D. hebridensis*.

Морфометрические признаки этих видов варьируют очень широко. Разные авторы предлагали для них свои отличительные признаки. Долгое время ими считались степень рассеченности губы цветка и относительная длина средней доли губы (Невский, 1935; Орлова, 1954; Смольянинова, 1976; Heslop-Harrison, 1951; Soo, 1980 и др.). Дальнейшие исследования (Аверьянов, 1979а; Филиппов, 1991, 1998) показали большой уровень изменчивости этих признаков и перекрывание их для диплоидных и тетраплоидных растений. Такие показатели, как длина, ширина и килеватость листьев, форма соцветия, высота растений, которые приводит ряд авторов (Аверьянов, 1982, 1989 и др.), зависят в большей степени от условий местобитаний и также сильно варьируют даже в пределах одного вида. Часто качественные и количественные признаки близких видов перекрывают друг друга, в этом случае очень трудно правильно идентифицировать растение (Филиппов, 1991, 1997, 1998).

Для анализа комплекса *D. maculata* s. l. в Печоро-Ильчском заповеднике мы более подробно обследовали 32 ЦП, которые выделились в отдельную большую группу при предварительной обработке (рис. 3). Кластерный анализ выявил две группы ЦП (рис. 4). При детальном рассмотрении признаков мы отнесли их к *D. maculata* (верхняя группа) и *D. hebridensis* (нижняя). По ряду признаков к *D. hebridensis* нами были отнесены также ЦП 30, 31 и 32, которые встали при кластерном анализе в группу *D. maculata*. Данные ЦП расположены в горном ландшафтном районе резервата, и, видимо, условия этого района накладывают отпечаток на габитус растений. К этим ЦП присоединились ЦП 17, также расположенная в горном районе, и ЦП 11, находящаяся на самом севере заповедника.

Сравнение средних показателей значений признаков этих групп показывает довольно сильное их перекрывание (табл. 3). При этом растения *D. maculata* имеют достоверно большую высоту, длину соцветия, более длинные, но узкие листья и более крупные цветки. Плотность соцветия несколько выше у *D. hebridensis*. Е.Г. Филиппов (1998) приводит для Урала аналогичные признаки для различения диплоидных и тетраплоидных видов *D. maculata* s. l.

Признак наличия пятен на листьях у растений в изученных ЦП довольно вариабелен. Иногда встречаются ЦП, состоящие из экземпляров только с пятнистыми листьями, но чаще в ЦП *D. maculata* s. l. присутствуют растения и с пятнистыми листьями, и листьями без пятен. Несколько больше растений с пятнистыми листьями отмечено нами в ЦП *D. maculata* (в ЦП этого вида половина растений и более имели листья с пятнами), при этом пятна у них в основном

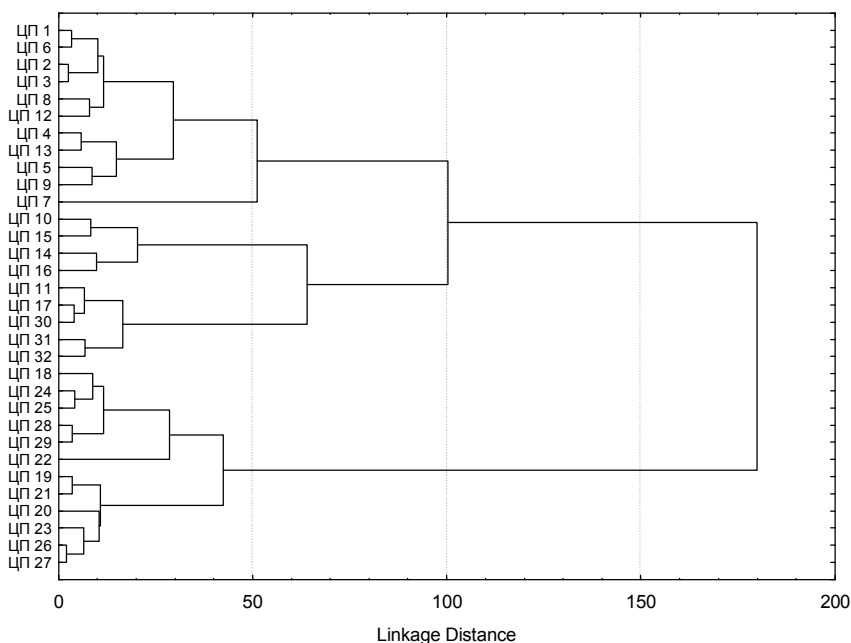


Рис. 4. Распределение ценопопуляций (ЦП) *Dactylorhiza maculata* s. l. при проведении кластерного анализа.

округлые, тогда как у *D. hebridensis* они чаще всего поперечно-вытянутые, продолговатые.

Дискриминантный анализ позволяет не только получить интегральные оценки по комплексу признаков, но и выбрать наиболее устойчивые признаки и их сочетания, которые максимально разделяют друг от друга сравниваемые группы (Жим и др., 1989). Он основан на максимизации отношения дисперсии, характеризующей межгрупповые различия по отношению к дисперсии внутригрупповых различий, поэтому на первое место выходят признаки, которые мало варьируют внутри групп, но максимально различают представителей этих групп. Такие признаки можно рассматривать в качестве «таксономических» (Васильев и др., 2003). В табл. 4 приведены стандартизированные коэффициенты по 17 морфометрическим признакам видов группы *D. maculata* s. l. По первой дискриминантной функции наиболее существенны различия, связанные с такими признаками, как ширина нижнего листа, длина соцветия, длина и ширина шпорца. По второй дискриминантной функции наибольший вклад вносят длина верхнего лепестка и прицветника, высота растения и число цветков. Эти признаки являются наиболее значимыми при разделении *D. maculata* и *D. hebridensis*.

Таблица 3

**Морфометрические признаки *Dactylorhiza maculata* и *D. hebridensis*  
в Печоро-Илычском заповеднике**

Признак	<i>D. maculata</i>	<i>D. hebridensis</i>	C <sub>St</sub>
	M±m (min-max)	M±m (min-max)	
Высота растения, см	33.3±0.3 (17.0-63.2)	31.7±0.2 (17.7-54.5)	3.9*
Длина соцветия, см	5.4±0.1 (2.4-13.6)	4.6±0.1 (2.0-11.0)	8.4*
Число листьев, шт.	2.8±0.1 (2-6)	2.9±0.1 (2-6)	0.7
Длина нижнего листа, см	7.9±0.1 (3.2-16.2)	6.8±0.1 (3.0-11.8)	8.9*
Ширина нижнего листа, см	1.4±0.1 (0.5-3.0)	1.7±0.1 (0.6-3.1)	8.4*
Расстояние до тах ширины нижнего листа, см	4.5±0.1 (1.3-11.0)	3.9±0.1 (1.1-8.0)	6.4*
Длина второго листа, см	9.4±0.1 (4.4-20.4)	8.7±0.1 (4.3-13.5)	5.8*
Ширина второго листа, см	1.3±0.1 (0.3-3.1)	1.5±0.1 (0.5-3.1)	6.6*
Расстояние до тах ширины второго листа, см	4.5±0.1 (1.3-11.0)	4.6±0.1 (1.0-9.5)	1.5
Число цветков, шт.	17.6±0.3 (5-49)	16.0±0.3 (6-48)	4.2*
Плотность соцветия	3.2±0.1 (1.2-6.7)	3.6±0.1 (1.8-8.2)	5.4*
Отношение			
длины к ширине первого листа	6.0±0.1 (1.8-17.5)	4.3±0.1 (1.9-14.3)	14.0*
длины к ширине второго листа	8.6±0.1 (2.1-33.3)	6.5±0.1 (2.8-16.7)	11.2*
Длина			
губы, мм	8.9±0.1 (6.4-12.3)	8.0±0.1 (5.5-10.8)	17.1*
верхнего лепестка наружного круга околоцветника, мм	9.0±0.1 (6.4-12.5)	7.8±0.1 (5.1-10.5)	20.3*
нижнего лепестка наружного круга околоцветника, мм	9.6±0.1 (6.7-13.0)	8.3±0.1 (5.7-11.4)	20.7*
шпорца, мм	6.7±0.1 (3.8-10.8)	5.2±0.1 (2.9-8.8)	22.7*
боковой доли губы, мм	7.7±0.1 (4.9-11.1)	6.8±0.1 (4.5-9.4)	16.1*
прицветника, мм	13.1±0.1 (5.3-25.0)	10.4±0.1 (5.3-17.7)	16.4*
завязи, мм	8.7±0.1 (5.9-17.5)	7.3±0.1 (4.8-12.1)	18.7*
средней доли губы, мм	2.8±0.1 (0.5-5.3)	2.7±0.1 (0.6-8.2)	2.6*
от основания до выемки губы, мм	6.1±0.3 (3.9-9.9)	5.3±0.1 (3.0-8.0)	15.1*
Ширина			
боковой доли губы, мм	3.6±0.1 (1.6-5.8)	3.0±0.1 (1.6-4.6)	16.1*
губы, мм	10.8±0.1 (7.2-14.6)	9.5±0.1 (6.0-13.7)	15.1*
шпорца, мм	1.9±0.1 (0.8-3.2)	1.4±0.1 (0.6-2.9)	21.2*
Отношение			
длины губы к длине шпорца	1.4±0.1 (0.8-2.4)	1.6±0.1 (0.8-2.9)	12.4*
длины губы к длине верхнего лепестка	1.0±0.1 (0.8-1.3)	1.0±0.1 (0.7-1.3)	4.7*
длины нижнего лепестка к длине верхнего	1.1±0.1 (0.9-1.3)	1.1±0.1 (0.8-1.5)	1.7
длины губы к ширине	0.8±0.1 (0.6-1.2)	0.8±0.1 (0.6-1.3)	2.8
длины средней доли губы к длине губы	0.3±0.1 (0.1-0.5)	0.3±0.1 (0.1-1.0)	4.5*
Индекс формы губы	1.3±0.1 (1.0-1.7)	1.3±0.1 (1.0-1.9)	8.9*
Пятнистость листьев, %	83.8±5.0 (46.7-100)	59.0±7.2 (17.5-100)	2.8*

*Примечание.* Здесь и в табл. 5 и 6 приведены среднее значение (M), стандартная ошибка (m), минимальное (min) и максимальное (max) значение признака, критерий Стьюдента для попарных сравнений признаков (C<sub>St</sub>). Звездочкой отмечены значения критерия Стьюдента, достоверные при 95%-ном доверительном интервале.

Таблица 4

**Результаты дискриминантного анализа морфометрических признаков *Dactylorhiza maculata* s. l. (стандартизированные коэффициенты для первых двух дискриминантных канонических функций)**

Признак	Дискриминантные канонические функции	
	I	II
Высота растения	0.012	-0.422
Длина соцветия	-0.507	-0.386
Число листьев	0.121	0.074
Длина нижнего (первого) листа	-0.259	-0.170
Ширина нижнего листа	0.617	0.312
Длина второго листа	-0.049	-0.318
Ширина второго листа	0.120	0.111
Число цветков	-0.090	0.404
Длина		
губы	0.240	-0.308
верхнего лепестка наружного круга околоцветника	-0.136	0.431
нижнего лепестка наружного круга околоцветника	-0.158	-0.096
шпорца	-0.389	0.022
боковой доли губы	-0.022	-0.035
прицветника	-0.205	0.655
Ширина		
шпорца	-0.451	0.080
боковой доли губы	-0.110	0.191
губы	0.002	0.018
Собственное число	3.56026	2.25514
Доля дисперсии, %	32.06	52.37

Отличаются виды и по фитоценотической приуроченности: *D. maculata* приурочен в заповеднике в основном к осоково-сфагновым болотам и заболоченным сфагновым соснякам с кислыми почвами (рН = 4.7-6.4)<sup>1</sup>; *D. hebridensis* – более пластичный вид, встречается на лугах, по берегам рек, в лесах и на болотах, предпочитает более щелочные почвы.

### ***Dactylorhiza aggr. incarnata***

В настоящее время ряд исследователей (Смольянинова, 1976; Иванова, 1987; Горчаковский и др., 1994; Аверьянов, 1989, 2000;

<sup>1</sup> Кислотность почв измеряли с помощью рН-метра.

Иллюстрированный..., 2000; Цвелев, 2000; Fuller, 1983 и др.) выделяют в данном комплексе два вида – *D. incarnata* (L.) Соó и *D. cruenta* (O. F. Muell) Соó В качестве их основного отличительного признака в большинстве работ приводится пятнистость листьев. Но ряд авторов признает наличие пятнистых листьев у *D. incarnata* (Филиппов, 1997; Fuller, 1983; Prochazka, Velisek, 1983) и листьев без пятен у *D. cruenta* (Fuller, 1983; Baumann, Kunkele, 1988). Кроме того, отличительными особенностями *D. cruenta*, по мнению некоторых исследователей (Аверьянов, 2000; Heslop-Harrison, 1956; Fuller, 1983; Baumann, Kunkele, 1988), являются темная окраска цветков и более мелкие их размеры, а также более короткие и широкие листья.

Ряд авторов (Bateman, Denholm, 1985; Lid, Lid, 1994; Hedren et al., 2001; Shipunov et al., 2004 и др.) считают *D. cruenta* подвидом *D. incarnata*. Уральские ботаники (Филиппов, 1997; Орхидные..., 2004; Куликов, 2005) также не выделяют для территории Урала *D. cruenta* как самостоятельный вид, считая его разновидностью *D. incarnata* var. *haematodes* (Reichenb.) Соó В обследованных ими ЦП данной группы растения с чисто зелеными и пятнистыми листьями встречались совместно, характер пятнистости листьев сильно варьировал у разных особей и имел переходные варианты – от единичных мелких пятен до полностью фиолетово окрашенных листьев, между растениями с разной степенью пятнистости практически не наблюдали и морфометрических различий. Настоящий *D. cruenta*, произрастающий в горах Северной и Центральной Европы, по данным П.В. Куликова (2005), отличается от *D. incarnata* не только пятнистостью листьев, но и иным соотношением их длины и ширины, более мелкими цветками и более поздним сроком цветения.

Группа *D. aggr. incarnata* четко выделилась при проведении кластерного анализа (рис. 3). Для изучения этой группы в заповеднике мы сравнивали ЦП растений с пятнистыми и непятнистыми листьями из этого комплекса. Сравнение средних морфометрических признаков и их пределы приведены в табл. 5. Растения с пятнистыми листьями в заповеднике достоверно более высокие, с большим числом более длинных листьев, с относительно более плотным соцветием и крупными прицветниками. В одних ЦП произрастали растения только с окрашенными листьями, в других – с зелеными. Поэтому мы считаем целесообразным рассматривать *D. cruenta* как самостоятельный вид.

*Dactylorhiza cruenta* – растение высотой около 38 см, с тремя-пятью (в среднем четыре) листьями, длиной 10-12 см, с антоциановыми пятнами. Соцветие около 5 см длиной из 11-34 темно-пурпурных цветков. *Dactylorhiza incarnata* – растение высотой около 28 см, с двумя-пятью листьями (в среднем три), 8-10 см длиной, без пятен. Соцветие около 5 см длиной из 7-42 мясо-красных цветков.

Таблица 5

**Морфометрические признаки пятнистых и непятнистых растений  
из группы *Dactylorhiza incarnata* s.l.**

Признак	<i>Dactylorhiza incarnata</i>	<i>Dactylorhiza cruenta</i>	C <sub>St</sub>
	M±m (min-max)	M±m (min-max)	
Высота растения, см	27.1±0.3 (16.0-46.0)	37.6±0.5 (27.8-55.8)	15.9*
Длина соцветия, см	5.2±0.1 (2.9-9.2)	5.0±0.1 (3.2-9.3)	0.9
Число листьев, шт.	3.2±0.1 (2-5)	3.6±0.1 (3-5)	5.8*
Длина первого листа, см	7.9±0.1 (3.4-15.0)	9.5±0.1 (5.0-14.3)	5.6*
Ширина первого листа, см	1.3±0.1 (0.6-2.3)	1.3±0.1 (0.8-1.8)	0.8
Длина второго листа, см	9.5±0.1 (5.2-17.4)	11.6±0.3 (7.5-18.6)	7.4*
Ширина второго листа, см	1.4±0.1 (0.6-2.3)	1.5±0.1 (1.0-2.4)	3.9*
Число цветков, шт.	19.4±0.4 (7-42)	22.1±0.6 (11-34)	3.5*
Плотность соцветия	3.6±0.1 (2.0-6.2)	4.5±0.1 (2.6-9.7)	5.8*
Длина			
губы, мм	6.6±0.4 (4.4-8.2)	6.4±0.1 (5.2-8.9)	1.3
верхнего лепестка наружного круга околоцветника, мм	7.3±0.1 (5.5-9.5)	7.5±0.1 (6.2-10.6)	2.5*
нижнего лепестка наружного круга околоцветника, мм	7.8±0.1 (5.6-10.6)	8.2±0.1 (6.4-11.2)	3.0*
шпорца, мм	6.6±0.1 (4.2-8.6)	7.2±0.1 (5.3-8.9)	7.2*
боковой доли губы, мм	5.5±0.1 (3.6-7.3)	4.0±0.2 (1.8-6.4)	10.6*
прицветника, мм	18.2±0.2 (10.8-26.1)	21.3±0.3 (16.2-28.0)	7.7*
завязи, мм	9.8±0.1 (6.5-15.1)	10.7±0.2 (8.3-13.0)	4.4*
Ширина			
боковой доли губы, мм	2.0±0.1 (0.8-3.0)	3.6±0.2 (1.4-7.8)	13.3*
губы, мм	6.3±0.1 (4.1-9.6)	6.5±0.1 (5.0-10.3)	1.8
шпорца, мм	2.2±0.1 (1.2-3.2)	2.4±0.1 (1.8-3.3)	4.6*

### ***Dactylorhiza aggr. traunsteineri***

Комплекс *Dactylorhiza aggr. traunsteineri*, по мнению Л.В. Аверьянова (1983 и др.), представлен на территории России тремя видами: *D. traunsteineri* (Saut.) Soó, *D. russowii* (Klinge) Holub и *D. curvifolia* (Nyl.) Czer. В настоящее время ряд исследователей (Аверьянов и др., 1979; Аверьянов, 2000 и др.) считают представителей этой группы морфологическими расами или подвидами *D. traunsteineri*, другие (Смолянинова, 1976; Куликов, Филиппов, 1999; Скворцов, 2000 и др.) принимают их за самостоятельные виды. В качестве отличительных признаков приводят форму, расположение и изогнутость листьев, их пятнистость, размеры цветков и форму губы. Кариологические исследования не обнаружили отличий между видами этого комплекса – они являются тетраплоидами (Аверьянов и др., 1979; Куликов, Филиппов, 1999; Jagiello et al., 1989). Последние



молекулярные и биохимические исследования (Hedren et al., 2001; Bateman et al., 2003 и др.) подтвердили выделение *D. traunsteineri* и *D. russowii* как самостоятельных видов. *D. curvifolia* считается одной из форм *D. traunsteineri* s. str., спорадически встречающейся в популяциях этого вида на севере Восточной Европы (от Финляндии до Северного Предуралья) (Куликов, Филиппов, 1999).

Обследованные нами ЦП этой группы в заповеднике образовали обособленный кластер (рис. 3). При более подробном его изучении в анализ были включены еще две ЦП, которые не вошли в предыдущий анализ, так как для них отсутствовал ряд признаков. Всего проанализировано шесть ЦП *D. traunsteineri* s. l. Кластерный анализ выявил две группы ЦП (1-3 и 4-6) (рис. 5). Первая была отнесена нами к *D. traunsteineri*, вторая – к *D. russowii*.

Результаты проведенной статистической обработки и сравнение морфометрических данных ЦП этих видов показали, что несмотря на перекрывание значений исследованных показателей, они достоверно различаются по ряду признаков (табл. 6). Растения *D. russowii* достоверно выше, с меньшим числом более широких листьев, с более длинным и расставленным соцветием с крупными цветками и короткими прицветниками. У *D. russowii* почти все растения име-

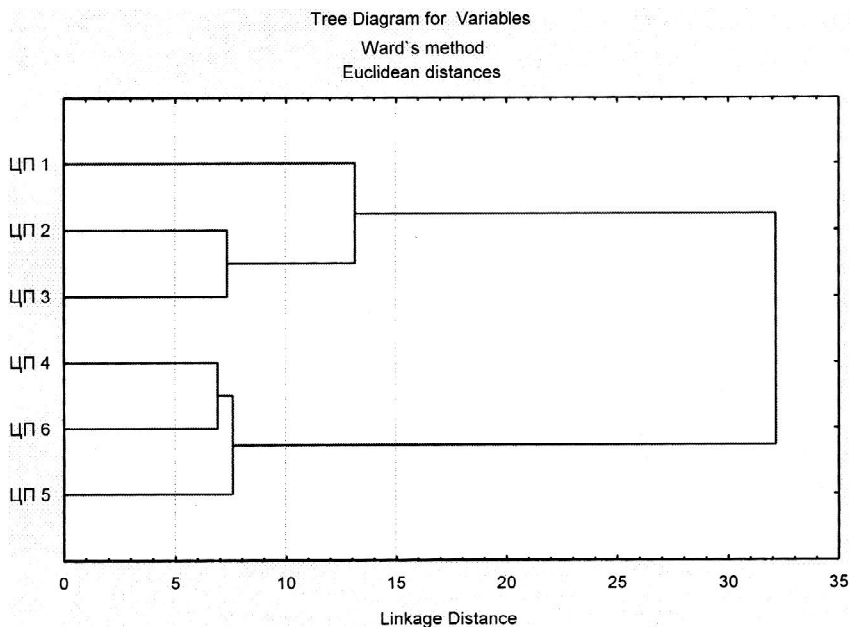


Рис. 5. Распределение ценопопуляций *Dactylorhiza traunsteineri* s. l. при проведении кластерного анализа.

ют листья с яркими круглыми пятнами, у *D. traunsteineri* около половины листьев без пятен, остальные – с бледными пятнами. Отличается и форма губы цветка: у *D. russowii* губа широкая (от слабо-трехлопастной до округлой), у *D. traunsteineri* более узкая, трехлопастная (рис. 6).

Дискриминантный анализ, проведенный для четырех ЦП, у особей которых были измерены цветки, также показал их разделение на две группы (рис. 7). В табл. 7 приведены стандартизированные коэффициенты по 18 морфометрическим признакам. По первой дискриминантной функции наиболее существенны различия, связанные с такими признаками, как число цветков и листьев, длина второго и ширина первого (нижнего) листа, длина соцветия и прицвет-

Таблица 6  
Морфометрические признаки *Dactylorhiza traunsteineri* и *D. russowii*  
в Печоро-Ильчском заповеднике

Признак	<i>D. traunsteineri</i>	<i>D. russowii</i>	C <sub>St</sub>
	M±m (min-max)	M±m (min-max)	
Высота растения, см	24.3±0.3 (13.5-37.4)	28.2±0.4 (18.4-38.0)	7.9*
Высота соцветия, см	4.0±0.1 (2.0-8.6)	5.2±0.2 (2.5-11.2)	6.2*
Число цветков, шт.	10.5±0.3 (3-18)	10.7±0.4 (4-25)	0.4
Число листьев, шт.	3.1±0.1 (2-4)	2.3±0.1 (2-3)	10.7*
Длина первого листа, см	8.4±0.2 (4.0-14.3)	8.5±0.2 (3.4-16.0)	0.4
Ширина первого листа, см	0.9±0.1 (0.3-1.7)	1.2±0.2 (0.5-2.4)	5.9*
Длина второго листа, см	9.4±0.2 (2.0-16.9)	9.5±0.2 (4.6-18.0)	0.5
Ширина второго листа, см	0.8±0.1 (0.2-1.6)	1.1±0.1 (0.5-2.4)	6.4*
Длина			
губы, мм	8.7±0.1 (7.0-14.1)	9.3±0.1 (7.7-11.5)	4.2*
верхнего лепестка наружного круга околоцветника, мм	9.4±0.1 (6.8-11.3)	9.0±0.1 (7.3-10.6)	2.7*
нижнего лепестка наружного круга околоцветника, мм	10.1±0.1 (7.8-12.8)	9.8±0.1 (7.5-11.8)	2.3*
шпорца, мм	7.9±0.1 (4.9-11.2)	7.7±0.1 (4.8-10.0)	1.3
прицветника, мм	19.1±0.4 (13.7-33.0)	15.8±0.2 (8.2-20.8)	7.3*
боковой доли губы, мм	7.2±0.1 (4.7-9.3)	8.1±0.1 (6.3-10.4)	6.4*
от основания до выемки губы, мм	6.7±0.1 (4.7-8.7)	7.3±0.1 (4.6-5.6)	4.7*
средней доли губы, мм	2.2±0.2 (0.6-9.2)	2.2±0.2 (0.9-10.2)	0.1
завязи, мм	9.5±0.2 (6.8-12.6)	9.6±0.3 (6.8-12.7)	0.6
Ширина			
шпорца, мм	2.7±0.1 (1.8-4.2)	2.9±0.1 (1.8-4.2)	1.6
боковой доли губы, мм	2.9±0.1 (1.4-4.0)	3.3±0.1 (1.2-4.6)	4.1*
губы, мм	8.7±0.1 (5.2-11.4)	9.7±0.2 (5.7-13.8)	5.3*

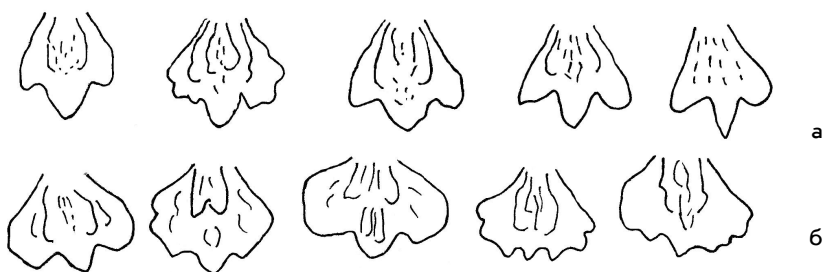


Рис. 6. Форма губы цветка видов комплекса *Dactylorhiza* aggr. *traunsteineri*: *D. traunsteineri* (а) и *D. russowii* (б).

ника. По второй дискриминантной функции наиболее значимыми являются высота растения и длина соцветия, длина губы и верхнего лепестка.

Таким образом, на территории Печоро-Илычского заповедника произрастают два вида комплекса *D. aggr. traunsteineri*: *D. traunsteineri* – растение около 24 см высотой, с двумя-четырьмя узкими, шириной до 1 см, килеватыми, вдоль сложенными листьями (без

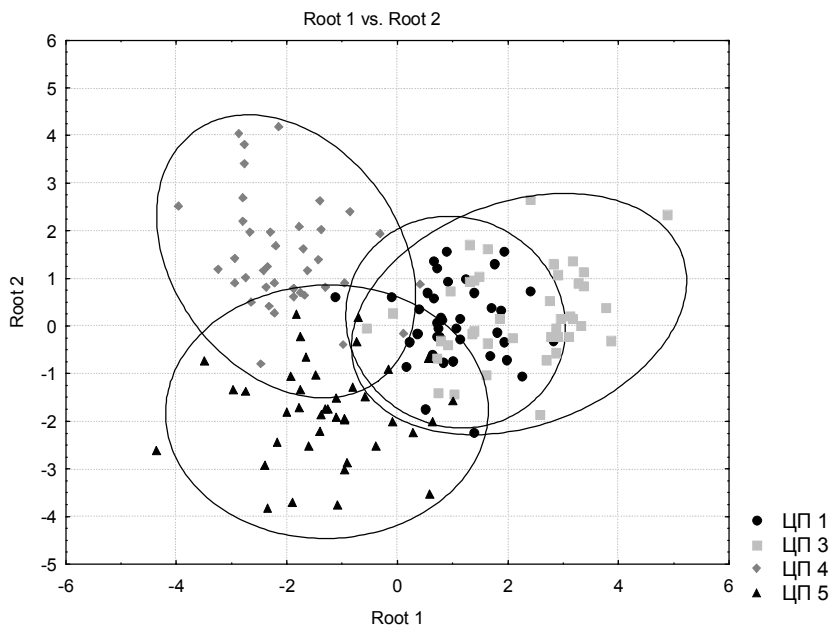


Рис. 7. Распределение ценопопуляций *Dactylorhiza traunsteineri* s. l. при проведении дискриминантного анализа.

Таблица 7

**Результаты дискриминантного анализа морфометрических признаков  
ценопопуляций комплекса *Dactylorhiza* aggr. *traunsteineri*  
(стандартизированные коэффициенты  
для первых трех дискриминантных канонических функций)**

Признак	Дискриминантные канонические функции		
	I	II	III
Высота растения	-0.239	-0.543	-0.174
Длина соцветия	-0.632	0.799	-0.272
Число листьев	0.571	-0.082	-0.375
Длина первого листа	0.281	-0.230	0.188
Ширина первого листа	-0.487	0.037	0.341
Длина второго листа	-0.523	0.102	0.160
Ширина второго листа	0.219	-0.480	0.300
Число цветков	0.712	0.053	0.108
Длина			
губы	0.062	-0.489	-0.180
верхнего лепестка наружного круга околоцветника	0.209	0.579	0.260
нижнего лепестка наружного круга околоцветника	0.044	0.200	0.291
шпорца	0.053	-0.275	-0.260
боковой доли губы	-0.415	-0.304	-0.611
прицветника	0.459	0.129	-0.145
Ширина			
боковой доли губы	-0.064	0.275	-0.494
губы	-0.054	0.335	0.400
шпорца	-0.139	0.460	-0.261
Собственное число	3.00398	1.39686	0.84901
Доля дисперсии, %	57.22	83.83	100

пятен или с редкими пятнами), которые могут достигать основания соцветия. Соцветие короткое, головчатое, около 4 см длиной. Губа слабо-трехлопастная, слегка согнута с боков, длиной и шириной около 9 мм. Кроме типичной формы, на территории резервата встречается *D. traunsteineri* var. *curvifolia* (Nyl.) Aver. Это высокое растение (свыше 40 см), отличается длинными вдоль сложенными изогнутыми листьями. *D. russowii* – растение высотой около 28 см. Листья, в числе двух-трех, более широкие (более 1 см ширины) и плоские, с многочисленными яркими круглыми мелкими пятнами. Соцветие более длинное, в среднем около 5 см. Цветки крупнее, губа 9 мм длиной и около 10 мм шириной, округлая до слабо-трехлопастной, широкая.

Виды рода *Dactylorhiza* отличаются и по срокам цветения: первыми, в середине июня, в заповеднике зацветает *D. traunsteineri* и

*D. russowii*, с конца июня (начала июля) начинают цвести *D. incarnata* и *D. cruenta*, в начале-середине июля – *D. hebridensis* и *D. maculata*.

Кроме вышеперечисленных видов на территории резервата нами были встречены следующие их гибриды: *D. incarnata* × *D. traunsteineri*; *D. incarnata* × *D. russowii*; *D. incarnata* × *D. maculata*; *D. incarnata* × *D. hebridensis*; *D. maculata* × *D. traunsteineri*; *D. hebridensis* × *D. traunsteineri*. В основном они произрастали единично в смешанных ЦП пальчатокоренников на ключевых болотах предгорного ландшафтного района.

Таким образом, в Печоро-Илычском заповеднике род *Dactylorhiza* представлен шестью видами: *D. incarnata*, *D. cruenta*, *D. hebridensis*, *D. maculata*, *D. traunsteineri* и *D. russowii*. Имеющиеся ранее указания *D. fuchsii* и *D. psychrophila* мы относим к *D. hebridensis*, *D. sudetica* и *D. elodes* рассматриваем в объеме *D. maculata*, а *D. curvifolia* считаем разновидностью *D. traunsteineri*.

Ниже приводится ключ для определения видов рода *Dactylorhiza* на территории заповедника.

### Род *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski – Пальчатокоренник

1. Стебель толстый, полый, листья с наибольшей шириной у основания, вверх направленные, верхние обычно достигают основания соцветия. Соцветие густое, 20-30-цветковое. Губа цельная, ромбовидная (фото 1, 2) ..... 2

– Стебель тонкий, выполненный или полый только в верхней части стебля, листья с максимальной шириной у середины или выше основания. Соцветие более расставленное, 9-18-цветковое. Губа трехлопастная или цельная округлая (фото 3-6) ..... 3

2. Растение высотой около 27 см, листья длиной 8-10 см, без пятен. Цветки мясо-красные (фото 1) ..... 1

#### ***Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó – П. мясо-красный** (фото 7а, б).

Открытые травяно-сфагновые, осоково-сфагновые болота, реже заболоченные бечевники предгорного и горного районов.

– Растение высотой свыше 30 см, листья длиной 10-12 см, с буровато-фиолетовыми пятнами. Цветки темно-пурпурные (фото 2)

#### ***D. cruenta* (O. F. Muell) Soó – П. кровавый** (фото 8а, б).

Осково-гипновые, травяно-гипново-сфагновые болота, открытые участки. Очень редко, известны два местонахождения в предгорном районе заповедника.

3. Корневищные клубни чаще двулопастные, с длинными тонкими корневыми окончаниями. Шпорец крупный, длиной около 8, шириной более 2 мм. Цветки темно-пурпурные. Прицветники длиннее цветков, 15-19 мм длиной ..... 4

– Корневищные клубни 3-5-лопастные. Шпорец меньших размеров, длиной 5-6 мм, шириной менее 2 мм. Цветки светло-фиолетовые, розово-фиолетовые, реже белые. Прицветники равны по длине или короче цветков, 10-13 мм длиной ..... 5

4. Растение около 24 см высотой. Листья узкие, шириной до 1 см, килеватые, вдоль сложены, без пятен или с редкими пятнами. Соцветие короткое, головчатое, около 4 см длиной. Губа слабо-трехлопастная, слегка согнута с боков, длиной и шириной около 9 мм (фото 3) .....

***D. traunsteineri* (Saut.) Soó – П. Траунштейнера** (фото 9).

Травяно-сфагновые, осоково-гипново-сфагновые болота равнинного, предгорного и горного районов (в основном в бассейне р. Печора).

Кроме типичной формы, встречается ***D. traunsteineri* var. *curvifolia* (Nyl.) Aver. – П. дуголистный**. Это высокие растения (свыше 40 см), отличаются длинными вдоль сложенными изогнутыми листьями.

– Растение около 28 см высотой. Листья более 1 см шириной, плоские, с многочисленными яркими круглыми мелкими пятнами. Соцветие более длинное, в среднем около 5 см. Цветки крупнее, губа 9 мм длиной и около 10 мм шириной, округлая до слабо-трехлопастной (фото 4) .....

***D. russowii* (Klinge) Holub – П. Руссова** (фото 10).

Осоково-ситниково-гипново-сфагновые, травяно-гипново-сфагновые болота предгорного и горного районов. Очень редко, известны четыре местонахождения.

5. Листья с максимальной шириной чуть выше середины, более 1.5 см шириной, хотя бы нижние – закругленные на конце, с поперечно-продолговатыми пятнами или без них. Соцветие плотное, цилиндрическое, около 4–5 см длиной. Длина завязи около 7 мм. Губа трехраздельная, с почти равными по ширине долями, около 8 мм длиной и 9–10 мм шириной (фото 5). Лепестки длиной в среднем 8 мм, шпорец около 5 мм, прицветники 10 мм длиной .....

***D. hebridensis* (Wilmott) Aver. – П. гебридский** (фото 11а, б).

Разнотравные луга, ключевые болота, леса, бечевники, горные луговины. Обычный вид, встречается по всей территории заповедника.

– Листья с максимальной шириной у середины или чуть ниже, более узкие, до 1.5 см шириной, островатые, с округлыми пятнами или без них. Соцветие более расставленное. Длина завязи около 9 мм. Цветки крупнее, иногда встречаются альбиносы. Губа чаще неглубоко трехлопастная, с широкими боковыми лопастями, около 9 мм длиной и 11 мм шириной (фото 6). Лепестки длиной в среднем 9–10 мм, шпорец около 7 мм, прицветники 13 мм длиной .....

***D. maculata* (L.) Soó – П. пятнистый** (фото 12).

Осоково-сфагновые болота с сосной, заболоченные сфагновые сосняки, по всей территории.

## Глава 5

### РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ ОРХИДНЫХ В ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

Распространение и эколого-фитоценотическая приуроченность орхидных в Печоро-Илычском заповеднике описаны по материалам коллекции гербария СУКО, литературным источникам (Ланина, 1940; Аверьянов и др., 1982; Федотов, 1981, 1984; Лавренко и др., 1995; Кучеров и др., 2002) и материалам, собранным автором в разных частях заповедника в 1999–2008 гг. В 1999–2006 гг. работали в равнинном ландшафтном районе; в 2000–2002 гг., 2004–2006 гг. – в Верхне-Печорском лесничестве, где обследовали прибрежные части Печоры от р. Большая Порожная до кордона Полой, а также бассейны рек Кедровка, Большая Шайтановка и Большой Шежым в их нижнем и среднем течении; в горном районе этого лесничества исследования проводили на горе Яньпупунер и на болотах, расположенных между этой горой и горой Медвежий Камень. Бассейн Илыча в пределах границы заповедника посещали в 2003, 2007–2008 гг., здесь были изучены орхидные на отрезке реки от кордона Изпыред до устья р. Кожымью, а также совершены экскурсии по рекам Кожымью и Укью. В Верхне-Илычском лесничестве обследовали отдельные горные массивы – Макариз, Турыньянер и Щука-Иольиз. В 2006 г. посетили р. Унья.

Ниже дана характеристика распространения представителей сем. *Orchidaceae* в заповеднике. Для редких видов приведены данные обо всех их местонахождениях и местообитаниях на территории резервата и его охранной зоны, для обычных видов – обобщенные географические и экологические характеристики.

Список сокращений фамилий коллекторов, встречающихся в тексте: Безг. – А.Г. Безгодов, Дул. – М.В. Дулин, Кан. – В.А. Канев, Куст. – А.А. Кустышева; Куч. – И.Б. Кучеров; Лавр. – А.Н. Лавренко; Непом. – Н.И. Непомилуева; Плот. – И.А. Плотникова; Серд. – Н.П. Сердитов; Ул. – З.Г. Улле.

***Calypso bulbosa***. Очень редкий в Печоро-Илычском заповеднике вид (рис. 8). Известен всего в нескольких точках предгорного района резервата: на р. Печора в окрестностях кордонов Шежым-Печорский и Собинская-Заостровка, где произрастает на карнизах

по скалистым известняковым склонам коренных берегов, под пологом елового леса, и ниже устья р. Большая Порожная, в еловом травяно-папоротничково-зеленомошном лесу. По устному сообщению Н.Д. Нейфельда, вид встречается на северо-восточном склоне горы Эбельиз (Лавренко и др., 1995, карта 51, 2). Найден на левом берегу р. Илыч, в 3,5 км на юго-запад от устья р. Ичетляга на возвышенности Ляга-Чугра, во влажном березово-еловом разнотравно-зеленомошном лесу (Дул., 13.06.2003).

***Coeloglossum viride***. В заповеднике спорадически встречается в предгорном и горном ландшафтных районах (рис. 9). В бассейне р. Илыч отмечен по рекам Ыджид-Анью, Шежымью, Ичет-Ляга, Ыджид-Ляга, Ичет-Сотчемъель, Укью, Неримью, Пырсью, на хребте Макариз; в долине р. Печора встречается в окрестностях кордона Собинская-Заостровка, по рекам Большая Шайтановка и Большой Шежым, на хребте Яныпупунер и западном макросклоне горы Янывондерсяхал (Ланина, 1940; Лавренко и др., 1995). В заказнике «Уньинский» найден в окрестностях урочища «Чамейный плес» (11.08.06).

По имеющимся в литературе сведениям (Ланина, 1940; Лавренко и др., 1995) в предгорном ландшафтном районе заповедника вид наиболее часто встречается по окраинам болотных массивов. Растет также в сырых травяно-моховых лесах, травяно-моховых сообществах среди зарослей кустарников, реже – по обнажениям известняков по берегам рек. В горах распространен до высоты 850 м над ур. м., отмечен на склонах различной экспозиции в травяно-мохо-

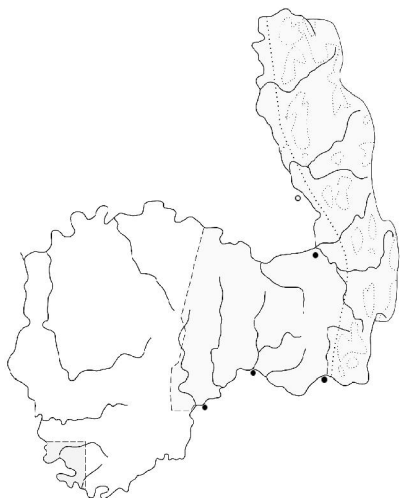


Рис. 8. Распространение *Calypso bulbosa*.

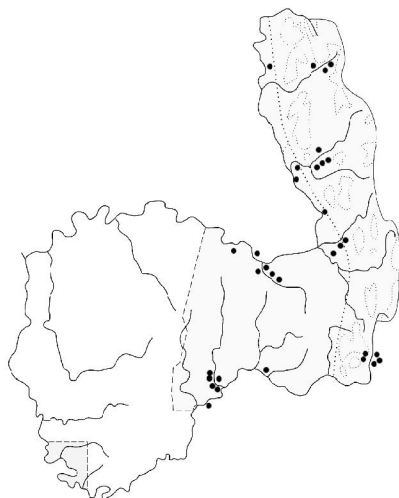


Рис. 9. Распространение *Coeloglossum viride*.



вых тундрах. По неопубликованным данным С.В. Дегтевой и Ю.А. Дубровского, в предгорьях Северного Урала в долинах рек Илыч и Унья данный вид встречается на склонах и выходах коренных пород, реже на плакорах под пологом ельников и пихто-ельников, а также производных от них березняков и осинников преимущественно зеленомошной, реже сфагновой и травяной групп типов леса. В горном ландшафтном районе произрастает в пределах подгольцового пояса на горных лугах и в сообществах ивняков, формирующихся по ложбинам стока.

***Corallorhiza trifida*** (= *C. innata* R. Br.: Ланина, 1940). Довольно обычный в заповеднике вид, встречается во всех его ландшафтных районах (рис. 10). Произрастает на болотных массивах в ерничково-ивнячково-осоково-сфагновых сообществах; в сфагновых лесах с кустарничково-травяным покровом по окраинам болот; на береговых террасах по заболачиваемым травяно-моховым участкам открыто или под пологом леса; в поясе горных редколесий (северный макросклон хребта Щука-Иольиз, южный макросклон хребта Яныпупунер) растет в заболоченных долинах ручьев в осоково-сфагновых сообществах (Лавренко и др., 1995).

***Cypripedium calceolus***. Редкий в заповеднике вид (рис. 11). Впервые был найден Л.Б. Ланиной (1940) на скалах Шантым-Прилук. В долине р. Илыч встречается также в 4,5 км к северу от устья р. Ыджыд-Ляга в основании склона коренного берега Илыча западной экспозиции, сложенного известняковыми сланцами, у края осиново-

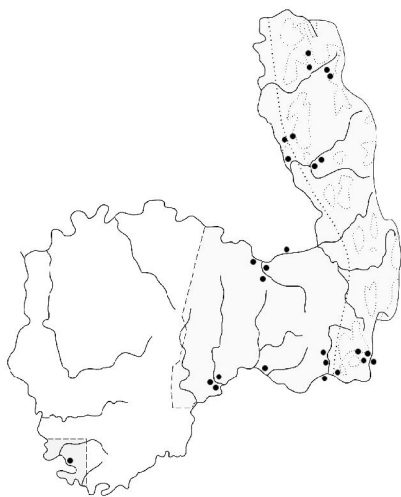


Рис. 10. Распространение *Corallorhiza trifida*.



Рис. 11. Распространение *Cypripedium calceolus*.

березового высокотравного леса (Лавренко и др., 1995, карта 51, 3). *S. calceolus* обнаружен на известняковых скалах под пологом елового и осиново-березового леса на р. Ыджыд-Сотчемъель (1.8 км выше устья) (Жан., 11.08.2008). Нами вид найден на облесенном известняковом склоне в 3 км к северу от устья р. Ыджыд-Ляга (12.07.2003), а также на левом берегу р. Печора, напротив устья р. Большая Порожная, в разнотравно-сфагновом ельнике на окраине болота (30.06.2004). Ранее вид для бассейна р. Печора на территории заповедника известен не был.

***S. guttatum.*** В заповеднике довольно редок, отмечен только в предгорном ландшафтном районе (рис. 12). В бассейне р. Илыч встречается в 14 и 4.5 км к северу от устья р. Ыджыд-Ляга и против ее устья, а также на скалах Лек-Из и Шантым-Прилук, где произрастает на облесенных известняковых скалах или щебнистых береговых склонах; на р. Печора известен в урочище «Лог Иорданского» на облесенных известняковых скалах у входа в «Ледяную» пещеру и на р. Большая Шайтановка в урочище «Тулым» (Ланина, 1940; Федотов, 1981; Лавренко и др., 1995, карта 52, 1). Отмечен на известняковых скалах на левом берегу р. Печора, напротив кордона Шежым-Печорский (Куч., Безг., 25.06.2000) и в урочище «Лог Иорданского» у входа в «Туфовую» пещеру (Куч., Безг., 05.07.2000).

Нами *S. guttatum* найден на левом берегу р. Илыч в 3 км к северу от устья р. Ыджыд-Ляга (12.07.2003), на правом берегу р. Илыч в 700 м выше скал Кобла-Кырта (09.08.2008), на левом берегу р. Илыч в окрестностях о-ва Бияизъяди (23.07.2008), на левом берегу р. Илыч напротив о-ва Молебен (27.07.2008) и напротив скал Лек-Из (29.07.2008), а также в 500 м выше кордона Изпыред (31.07.2008). В бассейне р. Печора – на левом берегу р. Печора напротив кордона Собинская-Заостровка (28.06.2006) и на левом берегу р. Большая Шайтановка в 9 км от устья (02.07.2005). В заказнике «Уньинский» обнаружен на правом берегу р. Унья в 1.5 км выше урочища «Чамейный плес» (08.08.2006) и на левом берегу р. Унья в 2 км выше данного урочища (08.08.2006). Произрастает на облесенных елью скалистых склонах в составе разнотравно-зеленомошных, кустянично-разнотравно-зеленомошных, папоротничково-зеленомошных, чернично-зеленомошных, разнотравно-кустарничково-лишайниково-зеленомошных сообществ.

***Dactylorhiza cruenta.*** Очень редкий в заповеднике вид (рис. 13). Впервые обнаружен А.В. Бобрецовым на правом берегу р. Печора, в 6 км выше устья р. Большой Шежым на кустарничково-осоково-травяно-гипновом болоте (Кучеров и др., 2002). Нами *D. cruenta* найден на левом берегу р. Печора напротив устья р. Большая Порожная на разнотравно-осоково-гипновом болоте (21.06.2005).

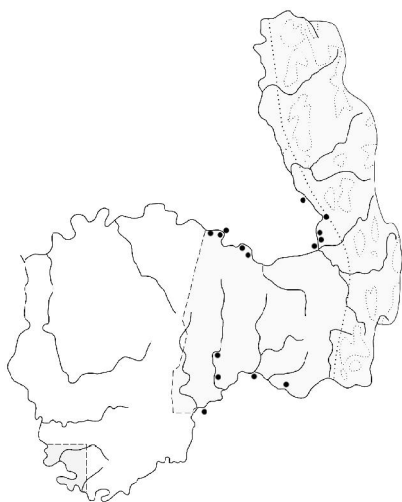


Рис. 12. Распространение *Cypripedium guttatum*.

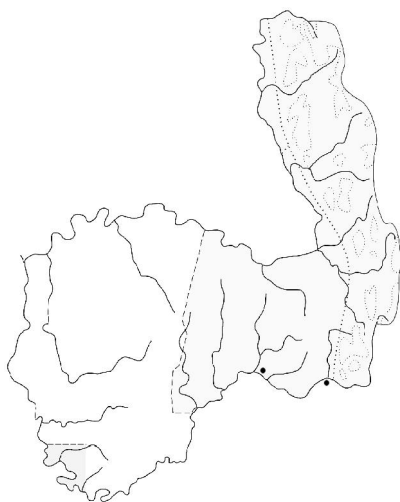


Рис. 13. Распространение *Dactylorhiza cruenta*.

***D. hebridensis*** (= *Orchis maculata* L.: Ланина, 1940; *D. fuchsii* (Druce) Soo s.l.: Лавренко и др., 1995). В заповеднике обычен (рис. 14), произрастает во всех ландшафтных районах в самых разных местообитаниях: в речных долинах на разнотравных и злаково-разнотравных лугах, травянистых бечевниках, в травяно-моховых сообществах, на ключевых болотах по береговым террасам и склонам; часто растет на водораздельных болотных массивах и в сфагновых сосновых и еловых лесах, изредка встречается в смешанных и мелколиственных лесах с травяно-моховым покровом; в горном районе отмечен в подгольцовом и нижней части горно-тундрового пояса, растет в редколесьях, на горных лугах и ключевых болотах (Лавренко и др., 1995; Плотникова, 2008).

Нами обнаружены следующие гибриды этого вида: *D. hebridensis* × *D. traunsteineri* – на болотном массиве на водоразделе рек Печора и Кедровка (07.07.2004); *D. hebridensis* × *D. incarnata* – на правом берегу р. Печора, в 2 км выше устья р. Большой Шежим на разнотравно-сфагновом болоте (01.07.2002).

***D. incarnata*** (= *Orchis latifolia* L.: Ланина, 1940). В заповеднике встречается в основном в предгорном ландшафтном районе, изредка заходя в горный (рис. 15). Во «Флоре Печоро-Ильчского заповедника» (Лавренко и др., 1995) приводится только для бассейна р. Ильч: отмечен на болотных массивах на водоразделе рек Кожымью и Пырсью к западу от хребта Кычилиз в осоковых сильно обводненных мочажинах; на водоразделе р. Пырсью и руч. Елперчукъель в

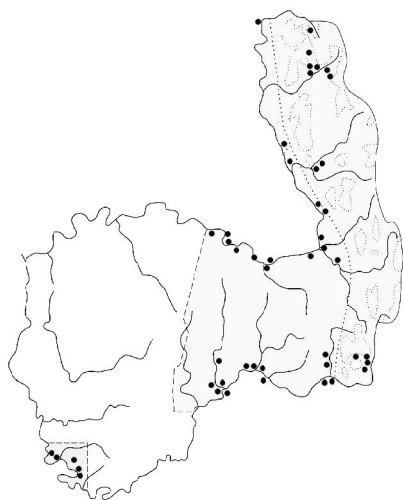


Рис. 14. Распространение *D. hebridensis*.

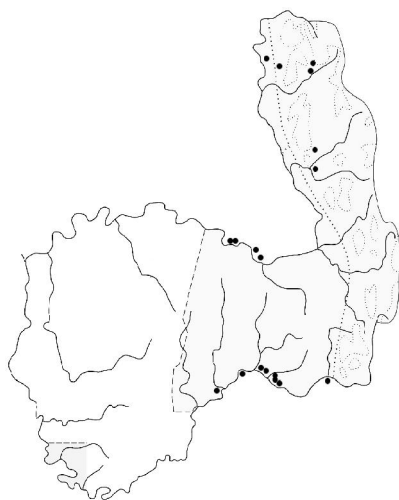


Рис. 15. Распространение *D. incarnata*.

травяно-сфагновом сообществе; на водоразделе рек Укью и Неримью в мочажинах в сообществах *Carex limosa*; на каменистых заболочиваемых береговых террасах в осоково-моховых сообществах на правом берегу р. Шежымью и на правом берегу р. Илыч против устья р. Ичет-Анью, а также у выхода ключей против устья р. Ыджыд-Анью (Лавренко и др., 1995, карта 52, 2). Позднее отмечен на правом берегу р. Печора, в 1.5 км к западу от впадения р. Большая Шайтановка на окраине болота в разнотравно-моховых сообществах (Ул., Куст., 07.08.1994). Найден на правом берегу р. Печора, в 6 км выше устья р. Большой Шежым на кустарничково-осоково-травяно-гипновом болоте (Куч., Безг., 29.06.2000) и в урочище «Широкий Затон» на ерниково-вахтово-гипново-сфагновом и осоково-сабельниково-сфагново-гипновом болоте (Куч., Безг., 07.07.2000).

Нами *D. incarnata* обнаружен на болотных массивах по правому берегу р. Печора в 2 км выше устья р. Большой Шежым со стороны Нижней (29.06.2002) и Верхней Курьи (01.07.2002); в 8 км выше устья р. Большой Шежым в урочище «Гаревской носок» (04.07.2004); в 10 км выше устья р. Большой Шежым (одиночно, в мочажинах по центру болотного массива) (28.06.2002); по р. Малый Шежым (19.06.2005) и по левобережью р. Печора напротив устья р. Большая Порожная (22.06.2005). Произрастает в данных местонахождениях на болотах и их облесенных окраинах в составе осоково-сфагновых, травяно-осоково-сфагновых, вахтово-хвощово-сфагновых, осоково-вахтово-гипново-сфагновых, разнотравно-осоково-гипновых, кустар-

ничково-осоково-травяно-гипновых сообществ. Отмечен в основном на открытых участках болот, часто в осоковых сильно обводненных мочажинах с рН почвы 6.5-6.9.

Обнаружены следующие гибриды этого вида: *D. incarnata* × *D. traunsteineri* – на правом берегу р. Печора, в 13 км выше пос. Якша на осоково-сфагновом болоте (09.07.2002; опр. Е.Г. Филиппов); *D. incarnata* × *D. maculata* – на правом берегу р. Печора, в 2 км выше впадения р. Большой Шежым на разнотравно-сфагновом болоте (29.06.2002; опр. Е.Г. Филиппов); *D. incarnata* × *D. russowii* – на левом берегу р. Печора, напротив устья р. Большая Порожная на разнотравно-гипново-сфагновом болоте (30.06.2004; опр. Е.Г. Филиппов).

***D. maculata*** (= *Orchis maculata* L.: Ланина, 1940; *D. sudetica* (Poch ex Reichenb. fil.) Aver.: Кучеров и др., 2002). Во «Флоре Печоро-Ильчского заповедника» (Лавренко и др., 1995) указан как редкий для резервата вид, встречающийся исключительно в равнинном ландшафтном районе, где произрастает на крупных болотных массивах в составе осоково-сфагновых сообществ и в сосновых сфагновых лесах на их окраинах. Приводится (как *D. sudetica*) для предгорного района (в 6 км выше устья р. Большой Шежым на осоково-травяно-гипновом болоте) (Кучеров и др., 2002).

Нами расширены сведения о распространении этого вида в заповеднике, он обнаружен во всех ландшафтных районах резервата (рис. 16). Произрастает в основном на осоково-сфагновых болотах и в заболоченных кустарничково-сфагновых и сфагновых сосняках (фото 13) в составе осоково-сфагновых, кустарничково-осоково-сфагновых, пушицево-сфагновых, осоково-вахтово-сфагновых, вахтово-голубично-сфагновых, голубично-багульниково-сфагновых, кустарничково-осоково-пухоносово-сфагновых сообществ с рН почвы от 4.6 до 6.4.

Образует гибриды с *D. traunsteineri*. Одиночные растения найдены на правом берегу р. Печора, в 2 км выше впадения р. Большой Шежым, на вахтово-хвощово-сфагновом болоте (29.06.02; опр. Е.Г. Филиппов).

***D. russowii*** (= *D. traunsteineri* (Saut.) Soó: Лавренко и др., 1995). Редкий вид (рис. 17). Сборы при устье р. Неримью и у истоков р. Малая Порожная (Лавренко и др., 1995, карта 53, 1) относятся к этому виду. В данных местонахождениях пальчатокоренник Руссова произрастает на эуτροφных болотных массивах в составе травяно-сфагново-моховых, травяно-осоково-мохово-сфагновых, ситниково-осоково-мохово-сфагновых сообществ. Нами *D. russowii* обнаружен на левом берегу р. Печора напротив устья р. Большая Порожная на ситниково-осоково-гипново-сфагновом болоте (рН = 6.45) (28.06.2004) и на левом берегу р. Ильч, в 4.5 км ниже устья р. Укью на осоково-гипново-сфагновом болоте (06.08.2008).

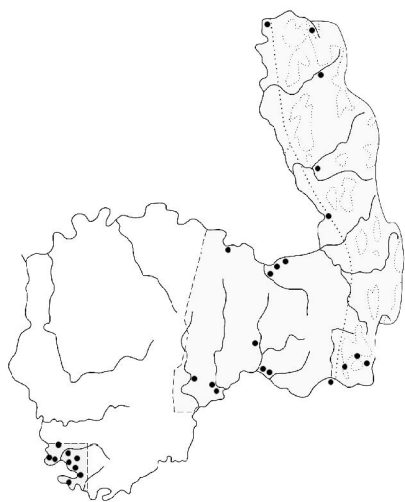


Рис. 16. Распространение *D. maculata*.

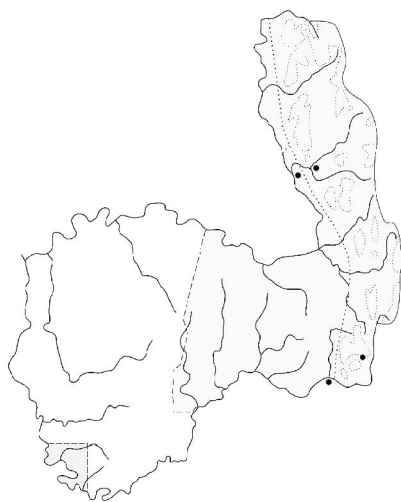


Рис. 17. Распространение *D. rusowii*.

*D. traunsteineri* (= *D. curvifolia* (Nyl.) Czer.: Кучеров и др., 2002). Довольно редок в заповеднике, распространен в основном в бассейне р. Печора (рис. 18). Для бассейна р. Илыч известно одно местонахождение – на водоразделе р. Пырсью и руч. Елперчукъель в редкоерниково-травяно-осоково-сфагновых сообществах (Лавр, Ул., Серд., 25.06.1991; опр. И.А. Плотникова). Известен в верхнем течении р. Печора возле устья р. Юргинская, в 5 км к юго-востоку и 5 км к северо-востоку от вершины горы Койп на эвтрофном болотном массиве по правобережному склону в травяно-осоково-мохово-сфагновых сообществах (Лавренко и др., 1995, карта 53, 1). Обнаружен на болотных массивах в 6 км выше устья р. Большой Шежым в составе осоково-гипновых и кустарничково-осоково-травяно-гипновых сообществ в ложбине стока по центру болота (Куч., Безг., 29.06.2000) и на правом берегу р. Печора, в 9 км ниже устья р. Большой Шежым в урочище «Широкий Затон» в ерниково-вахтово-вахтово-гипново-сфагновых, ерниково-вахтово-осоково-гипново-сфагновых и вахтово-осоково-сфагново-гипновых сообществах (Куч., Безг., 04.07.2000, 07.07.2000).

Нами вид найден в равнинном ландшафтном районе заповедника на предкоренной террасе правого берега р. Печора, в урочище «Желоба» (13 км вверх по р. Печора от пос. Якша) на осоково-ерниково-сфагновом болоте (14.06.2005); в предгорном районе – на правом берегу р. Печора, в 10 км выше устья р. Большой Шежым на вахтово-ситниково-сфагновом болоте (28.06.2002); в урочище «Га-

ревской носок» (8 км выше устья р. Большой Шежым) на травяно-осоково-сфагновом болоте (04.07.2004); на водоразделе рек Печора и Кедровка на вахтово-осоково-сфагновом болоте, где он произрастает совместно с *D. hybridensis*, образуя многочисленные гибриды (07.07.2004), и на левом берегу р. Малый Шежым на травяно-осоково-сфагновом болоте (19.06.2005).

***Epipactis atrorubens*** (= *E. rubiginosa* (Crantz) Gaudin ex Koch.: Ланина, 1940). Встречается в предгорном районе резервата, в долинах рек Печора и Илыч в местах выхода известняковых коренных пород (рис. 19). Растет на известняковых, доломитовых и сланцевых скалах, открытых обнажениях, щебнистых осыпях или под пологом разреженных лесов по береговым склонам (Лавренко и др., 1995). Довольно обычен в верхнем течении Илыча, где произрастает по скалам Шантым-Прилук, Татарское Вичко, Амбар-Кырта и др., а также по р. Ичет-Ляга в 5 км к востоку от ее устья; в верховьях р. Печора известен на облесенных известняковых обнажениях выше кордона Собинская-Заостровка и на правом берегу р. Печора, в урочище «Тургарь» (в 4-5 км к западу от устья р. Большая Порожная) на облесенных известняковых осыпях по обрывистому склону коренного берега (Ланина, 1940; Федотов, 1984; Лавренко и др., 1995, карта 53, 2). Обнаружен на левом берегу р. Большая Шайтановка, в 4,5 км к северо-западу от ее впадения в р. Печора в разнотравно-моховых сообществах у подножия скал (30.07.1994) и в урочище «Малая Чалма» на облесенных известняковых скалах (Ул., Куст., 16.08.1994).

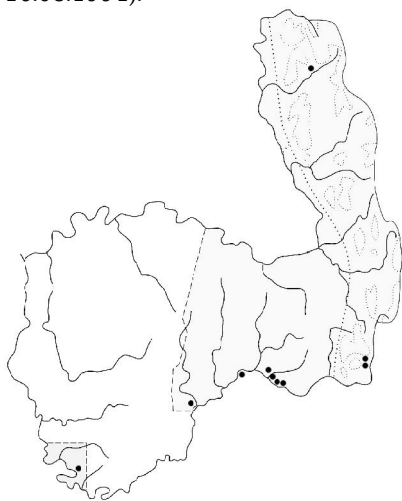


Рис. 18. Распространение *D. traunsteineri*.

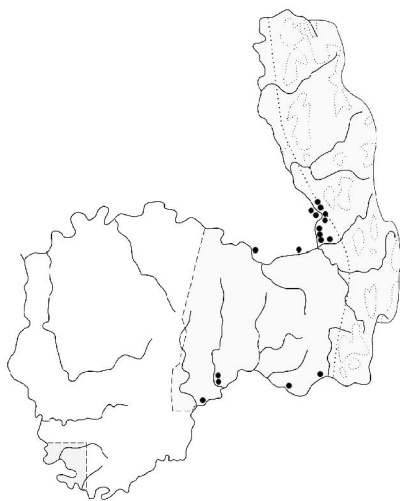


Рис. 19. Распространение *Epipactis atrorubens*.

Нами отмечен на выходах известняков по р. Ыджид-Сотчемъ-ель (11.08.2008) и в урочище «Лог Иорданского» (03.07.2004); в заказнике «Уньинский» – на правом берегу р. Унья в урочище «Чамейный плес» на облесенном елью склоне в костянично-зеленомошных сообществах (11.08.2006), в 2 км выше урочища на облесенном березой склоне в бруснично-моховых сообществах (08.08.2006) и на левом берегу р. Унья напротив урочища в костянично-чернично-зеленомошных сообществах (10.08.2006).

***E. helleborine*** (= *E. latifolia* (L.) All.: Ланина, 1940). Очень редкий для заповедника вид (рис. 20). Указан в старых границах заповедника в елово-пихтово-березовом лесу в долине р. Горевая, притока р. Пожег (Ланина, 1940). Встречается в ельнике осоково-сфагновом и сосняке кустарничково-сфагновом на правом берегу р. Печора по дороге на Гусиное болото (в 14 км восточнее и 10 км юго-восточнее пос. Якша) (Кучеров и др., 2002). Нами обнаружен в ельнике разнотравно-осоково-сфагновом на левом берегу р. Печора (буферная зона), в 7 км выше пос. Якша (18.07.2004).

***Goodyera repens*** (рис. 21). В заповеднике довольно обычна в равнинном и предгорном ландшафтных районах, в горной части и на севере резервата редка; отмечена здесь на водоразделе р. Пырью и руч. Елперчукъель, в нижней части северного и западного макросклонов хребта Неримиз, на восточном склоне горы Парусиз и в долине р. Большая Порожная (Ланина, 1940; Лавренко и др., 1995). Спорадически встречается на территории заказника «Уньинский»

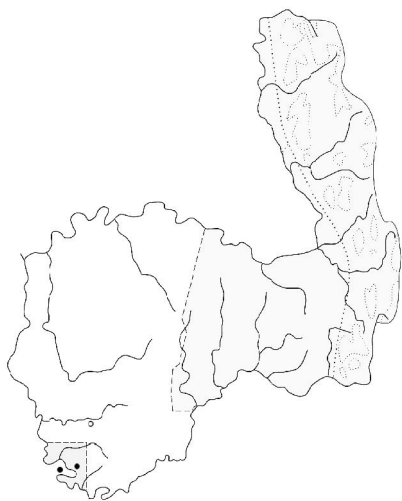


Рис. 20. Распространение *Epipactis helleborine*.

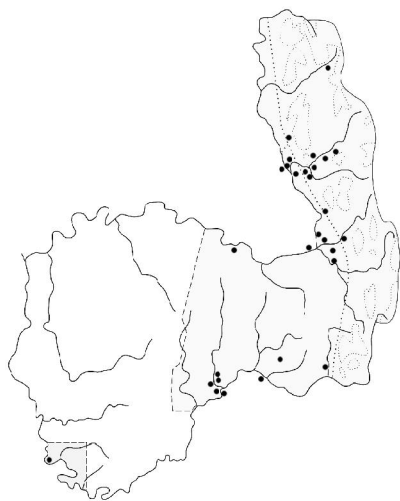


Рис. 21. Распространение *Goodyera repens*.



(Плотникова, 2007). Произрастает в основном в еловых и пихтово-еловых чернично-зеленомошных и травяно-зеленомошных лесах на водоразделах и береговых склонах (Лавренко и др., 1995). Реже растет в смешанных разнотравно-зеленомошных, березовых папоротничково-зеленомошных лесах, заболоченных еловых хвощово-сфагновых и хвощово-осоково-сфагновых лесах, иногда на облесенных скалистых склонах.

***Gymnadenia conopsea***. Довольно редкий в заповеднике вид, встречается в основном в предгорном ландшафтном районе (рис. 22). Л.Б. Ланиной (1940) приводятся два местонахождения *G. conopsea* – на скалах Шантым-Прилук и на болоте в верховьях р. Кедровка. Во «Флоре Печоро-Илычского заповедника» (Лавренко и др., 1995, карта 54, 1) указан на водоразделе рек Кожымью и Пырсью к западу от хребта Кычилиз в сфагновом смешанном лесу на окраине болота; на болотах на водоразделе рек Укью и Неримью к западу от хребта Неримиз в составе ерниково-осоково-сфагновых и травяно-осоково-сфагновых сообществ; на водоразделе рек Илыч и Укью в сосновом ерниково-травяно-осоково-сфагновом лесу; на левом берегу р. Печора напротив устья р. Большая Порожная в травяно-осоково-сфагновых сообществах. Найден на болоте на правом берегу р. Печора, в 1.5 км к западу от впадения р. Большая Шайтановка в разнотравно-осоково-сфагновых сообществах (Ул., Куст., 07.08.1994) и на левом берегу р. Большая Шайтановка в 2 км к северо-западу от ее впадения в Печору (Ул., Куст., 19.08.1994). Собран на болотном массиве в краевой части урочища «Широкий Затон» в ерниково-осоково-вахтово-сфагновых, ерниково-вахтово-сфагновых сообществах (Куч., Безг., 07.07.2000).

Нами обнаружен на правом берегу р. Печора в урочище «Гаревской носок» (8 км выше устья р. Большой Шежым) на вахтово-осоково-сфагновом болоте (04.07.2004), на левом берегу р. Илыч в 400 м выше о-ва Клепканды на разнотравно-осоково-сфагновом болоте (05.07.2003), на правом берегу р. Илыч, напротив устья р. Ичет-Аню на разнотравно-сфагновом болоте (19.07.2008) и на правом берегу р. Ыджыд-Сотчемъель (в 1.8 км от впадения в р. Илыч) на скалистом склоне (11.08.2008). Кислотность почв на болотах, где произрастал данный вид, составляла 5.9–6.8.

***Hammarbya paludosa***. Очень редкий в заповеднике вид (рис. 23). Известны лишь два его местонахождения в предгорном ландшафтном районе резервата: в приустьевом районе р. Большая Шайтановка в пухonosово-осоково-сфагновых мочажинах на редкооблесенном болоте и на левом берегу р. Печора в 4–5 км ниже устья р. Большой Шежым на пятнах торфа в пухonosово-осоково-гипново-сфагновом сообществе (Улле, 2000; Кучеров и др., 2002).

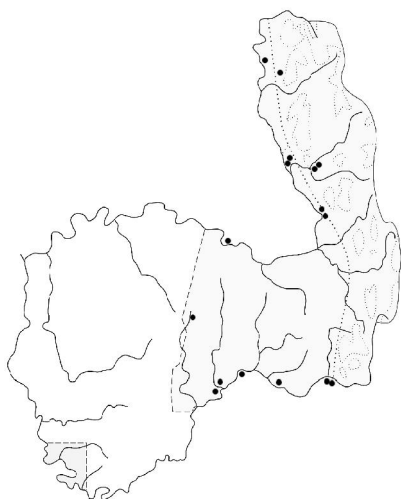


Рис. 22. Распространение *Gymnadenia conopsea*.

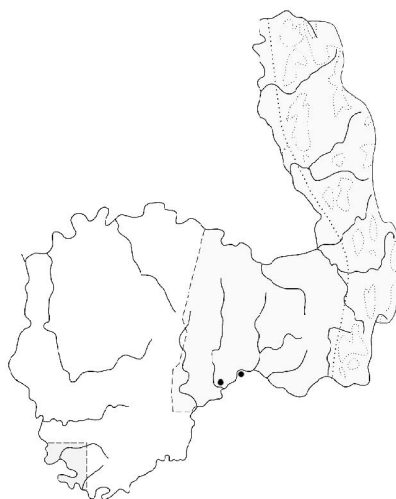


Рис. 23. Распространение *Hammarbya paludosa*.

*Listera cordata* (рис. 24). Обычный в заповеднике вид, встречается во всех его ландшафтных районах (Лавренко и др., 1995). Произрастает в еловых, березовых и сосновых заболоченных лесах, на болотах и их окраинах в составе травяно-сфагновых, хвощово-сфагновых, осоково-морозово-хвощово-сфагновых, осоково-сфагновых, кустарничково-пушицево-осоково-сфагновых, ситниково-осоково-морозово-сфагновых, чернично-зеленомошно-сфагновых, папоротничково-чернично-зеленомошных сообществ.

*L. ovata* (рис. 25). Вид спорадически встречается в предгорном, реже – горном районах заповедника (Лавренко и др., 1995). Указан близ пос. Якша в верховьях р. Пожег (Ланина, 1940). По Ильчу встречается в долине р. Шежымъю и напротив ее устья, на водоразделе рек Укью и Ильч, Укью и Неримъю, Укью и Пырсью, Кожымъю и Пырсью; в верховьях р. Печора – спорадически от кордона Полдой до р. Большая Порожная (Лавренко и др., 1995). Обнаружен по р. Большая Шайтановка (Ул., Куст., 21.07.1994). Найден напротив устья р. Ичет-Анью (19.07.2008). Произрастает на болотах с богатым минеральным питанием и их окраинах, а также на небольших облесенных травяно-моховых ключевых болотах по береговым склонам ручьев (Лавренко и др., 1995), в составе травяно-сфагновых, травяно-кустарничково-осоково-моховых, хвощово-травяно-мохово-сфагновых сообществ.

*Malaxis monophyllos*. Во «Флоре Печоро-Ильчского биосферного заповедника» (Лавренко и др., 1995) вид приводится (по сборам

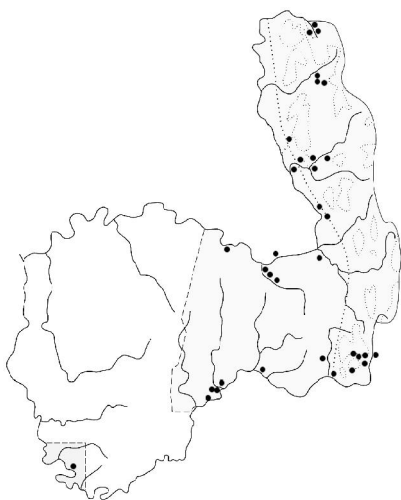


Рис. 24. Распространение *Listera cordata*.

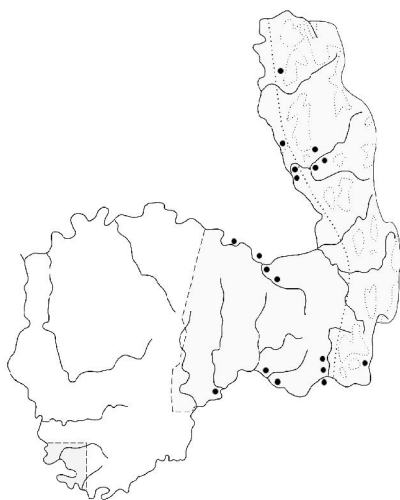


Рис. 25. Распространение *L. ovata*.

Куст., Непом., 1990) для равнинного района резервата: в 1 км к северу от пос. Якша в сосновом чернично-зеленомошном лесу (рис. 26). Нами при проведении полевых исследований в 2002 г. он там не обнаружен, возможно, эта популяция исчезла или особи находились в состоянии вторичного покоя под землей и существовали за счет симбиоза с грибами.

***Platanthera bifolia*.** Редкий в заповеднике вид (рис. 27). Указан для равнинного района близ пос. Якша (Федотов, 1981), а также в урочище «Перевалка» (15 км вверх по р. Печора от пос. Якша) в верхней части крутого склона боровой террасы в сосняке бруснично-зеленомошном и березняке кисличном (Куч., 02.08.1999). Нами обнаружен на левом берегу р. Печора в урочище «Свахина Коса» (7 км вверх по р. Печора от пос. Якша) в разнотравно-сфагновом ельнике (02.07.2006); на правом берегу р. Печора близ кордона Шежым-Печорский на разнотравном лугу на опушке леса (20.06.2000); на правом берегу р. Печора в 6 км выше устья р. Большой Шежым в сосняке разнотравно-сфагновом (рН = 6.6) (02.07.2004) и на левом берегу р. Малый Шежым на разнотравно-осоково-сфагновом болоте (рН = 7.1) (19.06.2005).

Таким образом, наиболее широко распространенными видами семейства *Orchidaceae* в Печоро-Илычском заповеднике являются *Dactylorhiza hebridensis*, *D. maculata*, *Goodyera repens*, *Corallorhiza trifida* и *Listera cordata*. Редкие для резервата виды – *Platanthera bifolia* (7 местонахождений), *Cypripedium calceolus* (5), *Dactylorhiza*

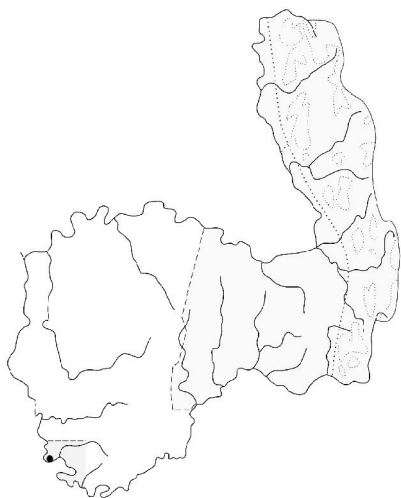


Рис. 26. Распространение *Malaxis monophyllos*.

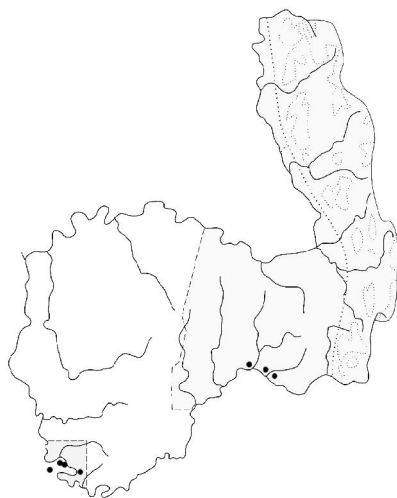


Рис. 27. Распространение *Platanthera bifolia*.

*russowii* и *Calypso bulbosa* (по 4), *Epipactis helleborine* (3), *Dactylorhiza cruenta* и *Hammarbya paludosa* (по 2), *Malaxis monophyllos* (1?).

Орхидные распространены по территории заповедника неравномерно. Равнинный район наиболее беден орхидными (табл. 8). Это, возможно, связано с тем, что в данном ландшафтном районе мало экотопов, пригодных для произрастания представителей этого семейства: здесь господствуют сосновые леса, ельники приурочены к речным долинам, болота большей частью олигомезотрофные. В этой части заповедника растут как обычные для резервата виды орхидных: *Dactylorhiza hebridensis*, *D. maculata*, *Goodyera repens*, *Coralorhiza trifida*, *Listera cordata*, так и редкие – *Dactylorhiza traunsteineri*, *Platanthera bifolia*, *Epipactis helleborine*. Распространение последних здесь ограничено (одиночные местонахождения), а *Epipactis helleborine* встречается исключительно в равнинном ландшафтном районе заповедника, при этом из трех его местонахождений одно расположено в охранной зоне. Наибольшее число видов орхидных произрастает на болотах и их облесенных окраинах и в ельниках разнотравно-сфагновых, два вида (*Dactylorhiza hebridensis*, *Platanthera bifolia*) отмечены в сосновых лесах. *Goodyera repens* обычна в ельниках чернично-зеленомошных. На травянистых бечевниках по берегам рек произрастает *Dactylorhiza hebridensis* (фото 14).

Наибольшее видовое разнообразие орхидных характерно для предгорий Северного Урала, где встречаются 18 видов (табл. 8). Это связано с тем, что в долинах верховий Печоры и Илыча, а также

Таблица 8

**Распространение орхидных в Печоро-Илычском заповеднике**

Виды орхидных	Ландшафтный район	Типы местообитаний							
		1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Calypso bulbosa</i>	ПР	2	2	–	–	–	–	–	–
<i>Coeloglossum viride</i>	ПР, ГР	4	14	4	4	–	–	3	4
<i>Corallorhiza trifida</i>	РР, ПР, ГР	5	–	12	15	–	–	–	–
<i>Cypripedium calceolus</i>	ПР	4	–	–	1	–	–	–	–
<i>C. guttatum</i>	ПР	17	–	–	–	–	–	–	–
<i>Dactylorhiza cruenta</i>	ПР	–	–	–	2	–	–	–	–
<i>D. hebridensis</i>	РР, ПР, ГР	2	10	5	18	17	13	2	–
<i>D. incarnata</i>	ПР, ГР	–	–	–	20	–	2	–	–
<i>D. maculata</i>	РР, ПР, ГР	–	–	11	27	–	–	–	–
<i>D. russowii</i>	ПР, ГР	–	–	–	4	–	–	–	–
<i>D. traunsteineri</i>	РР, ПР, ГР	–	–	–	10	–	–	–	–
<i>Epipactis atrorubens</i>	ПР	22	–	–	–	–	–	–	–
<i>E. helleborine</i>	РР	–	–	3	–	–	–	–	–
<i>Goodyera repens</i>	РР, ПР, ГР	4	28	3	–	–	–	–	–
<i>Gymnadenia conopsea</i>	ПР	1	–	3	12	–	–	–	–
<i>Hammarbya paludosa</i>	ПР	–	–	–	2	–	–	–	–
<i>Listera cordata</i>	РР, ПР, ГР	–	11	16	12	–	–	–	–
<i>L. ovata</i>	ПР, ГР	–	–	2	16	–	–	–	–
<i>Malaxis monophyllos</i>	РР	–	1	–	–	–	–	–	–
<i>Platanthera bifolia</i>	РР, ПР	–	2	3	1	1	–	–	–

*Примечание.* Ландшафтные районы: РР – равнинный район, ПР – предгорный район; ГР – горный район. Типы местообитаний: 1 – известняковые обнажения, скалы, 2 – водораздельные леса, 3 – заболоченные леса, 4 – болота, 5 – луга, 6 – бечевники, 7 – горные луговины, 8 – горная тундра. Приведено число местонахождений в данных типах местообитаний.

некоторых их притоков широко распространены выходы карбонатных пород (фото 15). Известняковые, доломитовые и сланцевые скалы служат ключевыми биотопами редких таксонов (Лавренко и др., 1995). На скальных выходах произрастают *Cypripedium calceolus*, *C. guttatum*, *Epipactis atrorubens*. Кроме того, здесь могут встречаться *Calypso bulbosa*, *Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza hebridensis*, *Goodyera repens*, *Gymnadenia conopsea* и *Corallorhiza trifida*. Особенно богаты орхидными скалы по берегам р. Илыч и его притоков (например, скалы по р. Ыджыд-Сотчембель, по левому берегу р. Илыч в 4-5 км выше устья р. Ыджыд-Ляга и др.).

Большое число орхидных отмечено также на водораздельных эвтрофных болотных массивах предгорного ландшафтного района

заповедника (фото 16). Это, в основном, грядово-мочажинные аапаболота сточных котловин и подножий склонов, а также склоновые (висячие) аапа-болота, которые отличаются большим видовым разнообразием (Боч, Василевич, 1980). Здесь произрастают все представители рода *Dactylorhiza*, а также *Gymnadenia conopsea*, *Hammarbya paludosa*, *Platanthera bifolia*, *Coeloglossum viride*, *Corallorhiza trifida*, *Listera ovata* и *L. cordata*. По р. Печора можно выделить болотные массивы на правом берегу в 6 км выше устья р. Большой Шешжым (у Гаревки-Левобережной), болото напротив устья р. Большая Порожная; в долине р. Илыч – болотный массив на водоразделе рек Укью и Неримью и т.п. Орхидные произрастают и в лесах предгорного района, в основном в заболоченных сосняках и ельниках, реже – во влажных смешанных лесах и заболоченных березняках. В еловых зеленомошных лесах встречается *Goodyera repens*. В долинах рек предгорного района на бечевниках и лугах довольно обычна *Dactylorhiza hebridensis*.

Десять видов орхидных заходят в горный район заповедника. В горно-лесном поясе отмечены *Dactylorhiza incarnata*, *D. russowii*, *D. traunsteineri*, *D. maculata*, *Listera ovata* и *Goodyera repens*. При этом первые пять видов произрастают на болотах, которые представлены здесь, в основном, эутрофными и мезотрофными аапакомплексами, последний – в еловых лесах. *Corallorhiza trifida* встречается в поясе горных редколесий, где растет в осоково-сфагновых сообществах, формирующихся в заболоченных местах. Выше поднимаются *Listera cordata*, *Dactylorhiza hebridensis* и *Coeloglossum viride*. Первый вид встречается преимущественно в заболоченных лесах и на окраинах болотных массивов, но отмечен и в горной тундре на высоте 750 м над ур. м. *Dactylorhiza hebridensis* проникает в подгольцовый и нижнюю часть горно-тундрового пояса (до 700 м над ур. м.), где произрастает в редколесьях, на болотах и луговинах (фото 17). Выше других видов в горы поднимается *Coeloglossum viride*, он отмечен в горных тундрах на высоте до 850 м над ур. м. (Лавренко и др., 1995) (фото 18).

Сравнительный анализ данных о местообитаниях орхидных в заповеднике, на территории Республики Коми (Мартыненко, 1976; Тетерюк, 2003а, б; Валуйских, 2009 и др.) и сведений для других регионов (Вахрамеева и др., 1997; Князева, Князев, 1998; Вахрамеева, 2000; Орхидные..., 2004; Баранова, 2006; Орхидные..., 2007 и др.) показал, что в резервате многие виды встречаются в типичных для них экотопах, но часть из них имеет здесь узкую экологическую амплитуду и произрастает только в определенных типах местообитаний. Так, виды рода *Dactylorhiza*, *Gymnadenia conopsea*, *Listera ovata*, *Hammarbya paludosa* встречаются в заповеднике преимущественно на болотах. Из типов болотных сообществ наиболее заселены

орхидными травяно-сфагновые и гипновые болота. Только в заболоченных лесах отмечен *Epipactis helleborine*, исключительно на выходах известняков – *Cypripedium guttatum* и *Epipactis atrorubens*. Наиболее широкую эколого-ценотическую приуроченность на территории Печоро-Илычского заповедника демонстрируют *Dactylorhiza hebridensis*, *Coeloglossum viride* и *Platanthera bifolia*.

Орхидные Печоро-Илычского заповедника относятся к экологическим группам мезофитов или гигрофитов, большинство из них произрастает на болотах и в заболоченных лесах, некоторые предпочитают умеренно, но устойчиво увлажненные местообитания. Только *Epipactis atrorubens*, *Cypripedium calceolus* и *C. guttatum* в заповеднике встречаются преимущественно на умеренно сухих субстратах. Многие виды способны переносить недостаток света, но сильное затенение выдерживает лишь *Goodyera repens*, произрастающая под пологом еловых лесов. Часть видов (представители рода *Dactylorhiza*, *Hammarbya paludosa*, *Coeloglossum viride*) растет при полном освещении. В резервате орхидные приурочены к почвам в основном от слабокислых до щелочных (pH = 6-7), на очень кислых почвах встречаются *Listera cordata* и *Dactylorhiza maculata*, на известковых субстратах – *Epipactis atrorubens* и *Cypripedium guttatum*.

Таким образом, большая часть видов орхидных в Печоро-Илычском заповеднике в суровых условиях существования, обусловленных близостью Урала и нахождением ценопопуляций вблизи северных границ ареалов, сужает число своих возможных местообитаний. Основная их часть здесь приурочена к местообитаниям с повышенным содержанием кальция – болотам с богатым минеральным питанием и известняковым обнажениям, остальные – к типичным для них лесным, болотным и тундровым сообществам.

## Глава 6

### МОРФОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОРХИДНЫХ ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

В Печоро-Илычском заповеднике, как уже было указано выше, произрастает 20 видов орхидных. Нами более подробно изучены 18 видов этого семейства. В данной главе приведены их морфометрические показатели, размах изменчивости признаков вегетативной и генеративной сферы, проанализирована внутривидовая изменчивость, а также приведены некоторые данные по биологии этих видов.

*Calypso bulbosa* (фото 19). Многолетнее травянистое зимнезеленое короткостебельно-клубнелуковичное растение. В основании стебля формируется псевдобульба – специфический запасующий орган, состоящий из одного или нескольких междоузлий. Стебель прямостоячий, его высота в Печоро-Илычском заповеднике составляет 10-20 см. Лист один, длиной 3-4 см, яйцевидный, на длинном черешке. Цветок одиночный, довольно крупный, до 2.5 см, с приятным ароматом. Листочки околоцветника почти равные, направленные вверх и лучевидно расходящиеся, узколанцетные, заостренные, 12-15 мм длиной, темно-розовые. Губа 15-20 мм длиной, в виде туфельки, суженной к верхушке, беловатая или желтоватая с красновато-бурыми полосками и крапинками, спереди с тремя пучками желтых волосков и плоским розовым отгибом.

Размножается *C. bulbosa* как семенным, так и вегетативным способом. В северной части ареала, по наблюдениям И.В. Блиновой (1995), преобладает вегетативное возобновление. Оно происходит при развитии двух почек возобновления на псевдобульбе последнего сезона (Виноградова, 1998), что приводит к образованию двух взрослых особей. На следующий год образовавшиеся особи разделяются после отмирания старого туберидия. Вегетативное размножение не сопровождается значительным омоложением потомства и разрастанием особи. На протокорме может образовываться до трех надземных побегов одновременно (Татаренко, 1996). П.В. Куликов (1997),



проводивший исследования на Среднем Урале, отмечает, что численность вновь возникших особей *C. bulbosa* вегетативного происхождения (5-6%) выше, чем ювенильных особей семенного происхождения (2-4%); вегетативное возобновление обеспечивает 36-50% ежегодного прироста. По данным Т.Н. Виноградовой (1998), вегетативный и семенной способы размножения вносят примерно равный вклад в воспроизводство.

Цветки *C. bulbosa* не содержат нектара и опыляются самками шмелей за счет обманной аттракции (Mosquin, 1970; Ackerman, 1981; Boyden, 1982). В Пермской области в качестве опылителей этого вида отмечены *Bombus agrorum* и *B. terrestris* (Верещагина, Шибанова, 1997). Интенсивность микоризной инфекции этого вида слабая –  $C = 11\%$  (Татаренко, 1996).

В заповеднике *C. bulbosa* цветет в начале июня. Затем наступает перерыв в вегетации, в августе появляется новый зеленый лист и отмирает старый. Под снег растение уходит с зелеными листьями.

***Coeloglossum viride*** (фото 20). Вегетативный однолетник с пальчатораздельным стеблекорневым тубероидом. Клубень продолговатый пальчато-рассеченный. Стебель прямостоячий, 15-28 (10-45) см высотой<sup>1</sup>. В его базальной части расположены буроватые чешуевидные и влагалищные листья. Листья срединной формации, в числе 2-3 (реже 4), очередные, яйцевидные или ланцетные, 3-7 (2-10) см длиной и 1.3-2.7 (0.8-4.5) см шириной. Соцветие – брактеозный простой открытый колос, 3-7 (1.5-12.0) см длиной, из 9-16 (3-28) цветков. Прицветники ланцетные, заостренные, их длина около 14 (8-17) мм. Цветки сидячие, желтовато-зеленоватые. Листочки околоцветника собраны в виде шлема. Листочки наружного круга яйцевидно-туповатые, 5-6 (7) мм длиной; внутреннего круга – линейные, туповатые, почти такой же длины, что и наружные. Губа неглубоко-трехлопастная, ее длина составляет около 7 (6-8) мм, ширина – 3 (2-4) мм. Шпорец короткий, мешковидный. Завязь скрученная, длиной около 5 (4-8) мм. Плод – коробочка.

Для оценки степени изменчивости признаков использован коэффициент вариации. Установлено, что морфометрические признаки генеративных особей *C. viride* варьируют на среднем и высоком уровнях, самые изменчивые признаки – длина соцветия и число цветков (табл. 9). В зависимости от условий произрастания растения этого вида заметно различаются между собой. На основе индекса жизнеспособности нами был выстроен ряд ухудшения условий для

<sup>1</sup> Здесь и далее по тексту приведены средние значения морфометрических параметров для разных ЦП. В скобках – минимальное и максимальное значения признака для вида в районе исследования.

Таблица 9  
**Морфометрические признаки генеративных особей *Soeoglossum virgide* различных ценопопуляций (ЦП) в Печоро-Ильцком заповеднике**

Признак	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 3	ЦП 4	ЦП 5	ЦП 6	ЦП 7	ЦП 8	ЦП 9	ЦП 10	ЦП 11	ЦП 12
Высота растения, см	21.6±0.8	26.3±1.9	28.1±2.9	21.9±1.2	28.4±2.6	24.4±1.3	21.7±0.8	19.0±1.2	16.6±0.6	17.3±1.1	14.7±0.5	15.9±0.4
Длина соцветия, см	16.5	23.1	30.8	13.6	27.2	24.4	17.1	18.9	17.4	17.8	17.2	13.9
	4.5±0.3	6.9±0.8	6.6±0.9	5.8±0.6	6.0±0.5	6.0±0.6	5.3±0.3	3.5±0.5	4.4±0.2	4.3±0.4	3.3±0.2	3.7±0.1
Число листьев, шт.	30.6	35.3	44.5	26.3	25.9	42.7	30.1	42.0	22.2	24.3	24.6	19.8
	2.9±0.1	3.0	3.0±0.2	2.8±0.2	3.0±0.3	2.9±0.1	2.8±0.1	2.9±0.1	3.0±0.1	3.1±0.1	3.1±0.1	2.9±0.1
Длина первого (нижнего) листа, см	10.1	16.7	14.4	28.9	10.3	14.0	11.5	7.3	11.3	11.9	12.1	12.1
	3.9±0.2	4.9±0.4	5.8±0.4	5.2±0.2	5.4±0.5	5.2±0.2	4.7±0.2	4.9±0.4	3.7±0.2	3.0±0.2	3.2±0.1	3.3±0.1
Ширина первого листа, см	25.8	24.1	20.6	9.6	30.0	22.1	24.0	24.0	20.0	16.8	24.3	17.9
	1.7±0.1	2.4±0.2	2.6±0.3	1.9±0.1	2.5±0.2	2.2±0.1	2.0±0.1	1.8±0.1	2.0±0.1	1.6±0.1	1.5±0.1	1.3±0.1
Длина второго листа, см	20.8	28.6	35.1	17.8	25.8	22.9	30.7	19.5	13.9	19.8	18.0	17.4
	4.6±0.2	5.8±0.4	6.5±0.4	5.6±0.4	7.1±0.6	5.8±0.2	5.5±0.3	5.8±0.3	4.3±0.2	3.8±0.2	3.8±0.1	3.8±0.1
Ширина второго листа, см	19.1	22.8	19.8	16.8	23.9	19.2	22.1	15.4	17.2	17.3	16.0	18.9
	1.8±0.1	2.7±0.2	2.7±0.2	2.0±0.2	2.7±0.3	2.3±0.1	2.0±0.1	1.9±0.1	2.0±0.1	1.6±0.1	1.5±0.1	1.3±0.1
Число цветков, шт.	21.1	24.1	24.0	19.3	31.1	22.1	27.8	18.8	14.8	16.0	21.3	21.0
	11.3±0.6	15.5±1.5	13.9±2.1	13.0±2.1	13.6±1.1	13.1±1.2	12.0±0.8	10.4±1.4	13.0±0.9	11.7±1.4	10.3±0.6	9.2±0.5
Плотность соцветия	26.0	30.9	46.6	40.1	24.8	41.9	30.4	39.2	31.5	33.7	30.0	29.2
	2.6±0.1	2.3±0.1	2.2±0.2	2.3±0.3	2.3±0.1	2.3±0.2	2.3±0.1	3.3±0.5	3.0±0.2	2.7±0.2	3.1±0.1	2.5±0.1
Длина губы, мм	24.6	15.4	23.9	32.8	19.9	43.8	26.6	48.5	22.8	21.5	18.3	17.1
	7.1±0.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Длина верхнего лепестка, мм	11.9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	5.6±0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Длина нижнего лепестка, мм	8.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	6.2±0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ширина губы, мм	8.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	2.8±0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Длина прицветника, мм	14.9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	13.8±0.4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Длина завязи, мм	13.9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	6.1±0.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
IVC	0.98	1.28	1.33	1.11	1.30	1.19	1.08	0.99	0.82	0.88	0.98	0.79

Примечание. Здесь и далее в таблицах 10-28 приведены среднее значение (M), стандартная ошибка (m); вторая строка – коэффициент вариации (CV). Проверок означает отсутствие данных.

роста и развития особей *C. viride* на исследуемой территории: ЦП 3-5-2-6-4-7-8-1-9-10-11-12. Наихудшие условия для реализации ростовых потенциалов данного вида складываются в горном районе заповедника (ЦП 9-12). Растения здесь достоверно мельче, чем в предгорьях Северного Урала (табл. 9). Их средняя высота составляет 15-17 см, длина листьев – 3-4 см при ширине 1-2 см. В предгорьях величины данных параметров составляют соответственно 19-28, 4-7 и 2-3 см. Самые крупные растения отмечены в заказнике «Уньинский» (ЦП 3, 5), расположенном в южной части исследованной территории. Полученные результаты достаточно закономерны и объясняются различиями климатических условий ландшафтных зон заповедника. Так, если в предгорном районе среднегодовая температура воздуха составляет  $-1.1^{\circ}\text{C}$ , то на севере горного  $-4^{\circ}\text{C}$  (Бобрецов, Теплова, 2000). Относительно стабильным признаком, мало зависящим от внешних условий, оказалось число листьев срединной формации (3 шт.). Из редких отклонений отмечено растение с двумя соцветиями.

*C. viride* размножается семенным путем. Энтомофил, опыляется мелкими двукрылыми, жуками и наездниками, которых привлекает запах цветков (Ziegenspeck, 1936; Summerhayes, 1951; Вахрамеева и др., 1991). Сильно микотрофное растение, интенсивность микоризной инфекции 40-90% (Татаренко, 1995). В заповеднике вид цветет в июле.

***Corallorhiza trifida*** (фото 21). Бесхлорофилльное коралловидно-корневищное растение. Корневище лишено корней, разветвлено на короткие туповатые веточки, напоминающие веточки кораллов. Стебель 14-17 (8-25) см высотой, тонкий, голый, желтоватый. Листья редуцированы, представлены перепончатыми влагаллицами. Соцветие – рыхлая кисть, 1.7-3.2 (1-6) см длиной, из 5-7 (2-11) цветков. Цветки поникающие, мелкие, зеленовато-бурые. Листочки околоцветника ланцетные, туповатые, 5-6 (4-7) мм длиной, желтовато-или зеленовато-белые; листочки наружного круга с красновато-бурыми кончиками. Губа овальная, без шпорца, ниже середины трехлопастная, беловатая, со средней лопастью вблизи основания с продольными красноватыми полосками и крапинками, около 4 (3.5-5.0) мм длиной и 2 (1.5-2.5) мм шириной. Завязь прямая, на скрученной цветоножке, около 6 (5-8) мм длиной. Плод – коробочка.

Особь *C. trifida*, произрастающие в заповеднике в сходных условиях – заболоченных лесах (ЦП 1 и 3), хотя и в разных ландшафтных зонах, по морфометрическим параметрам оказались очень близки (табл. 10). Высота растений составляет в них 16-17 см, длина соцветия – 3 см. Растения меньших размеров отмечены на болоте (ЦП 2), их высота составляет в среднем 14 см, длина соцветия – 2 см. В

Таблица 10

**Морфометрические признаки растений *Corallorhiza trifida* различных ценопопуляций (ЦП) в Печоро-Илычском заповеднике**

Признак	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 3
Высота растения, см	16.5±0.6	14.4±0.3	16.7±0.6
	24.4	15.6	18.9
Длина соцветия, см	2.8±0.2	1.7±0.1	3.2±0.2
	34.9	25.3	30.9
Число цветков, шт.	7.1±0.3	5.4±0.2	6.1±0.4
	30.5	29.1	36.5
Плотность соцветия	2.6±0.1	3.4±0.1	2.1±0.1
	28.3	26.1	27.6
Длина губы, мм	–	4.1±0.1	–
		10.7	
Ширина губы, мм	–	2.0±0.1	–
		12.0	
Длина верхнего лепестка, мм	–	5.9±0.1	–
		6.9	
Ширина верхнего лепестка, мм	–	1.4±0.02	–
		9.2	
Длина бокового лепестка, мм	–	5.1±0.1	–
		8.3	
Длина нижнего лепестка, мм	–	5.4±0.1	–
		9.1	
Длина завязи, мм	–	5.8±0.1	–
		12.4	

изученных ЦП на высоком уровне варьируют длина соцветия, его плотность и число цветков; на среднем – высота растения, ширина губы и длина завязи; на низком – остальные показатели размеров частей цветка.

Размножается *C. trifida* исключительно семенным способом. Является облигатно самоопыляемым растением (Блинова, 2008а). Холомикотроф, на протяжении всего жизненного цикла питается за счет гриба, интенсивность микоризной инфекции  $C = 70-98\%$  (Татаренко, 1996). Проростки и взрослые растения ассоциированы с одним и тем же микобионтом, представителем семейства *Thelephoraceae* (McKendrick et al., 2000). Цветет в июле.

***Cypripedium calceolus*** (фото 22). Многолетнее короткокорневищное растение. Корневище ползучее, толстое, покрыто извилистыми

Таблица 11

**Морфометрические признаки генеративных особей *Cypripedium calceolus* различных ценопопуляций (ЦП) в Печоро-Илычском заповеднике**

Признак	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 3	ЦП 4
Высота растения, см	26.9±0.9	26.6±1.3	21.1±0.9	23.4±0.7
	11.9	26.0	22.1	16.2
Число листьев, шт.	2.9±0.1	3.1±0.1	3.0±0.1	3.0±0.1
	10.4	11.9	13.1	10.9
Длина первого листа, см	12.1±0.3	10.2±0.4	9.8±0.4	9.7±0.3
	7.3	19.6	20.1	14.7
Ширина первого листа, см	8.1±0.4	5.5±0.2	4.9±0.2	5.1±0.2
	17.0	25.0	24.8	22.4
Длина второго листа, см	11.9±0.2	12.8±0.3	11.7±0.3	11.7±0.2
	6.3	15.0	13.7	10.6
Ширина второго листа, см	7.1±0.3	6.9±0.3	5.6±0.2	6.1±0.2
	14.8	26.1	18.7	21.2
Длина брактей, см	6.9±0.3	8.6±0.3	7.4±0.3	6.4±0.3
	13.0	17.9	23.1	21.5
Ширина брактей, см	3.7±0.3	4.0±0.2	3.3±0.2	3.3±0.2
	22.8	33.4	27.2	33.4
Число цветков, шт.	1.0	1.5±0.1	1.1±0.1	1.0±0.1
		34.6	28.8	18.2
IVC	1.1	1.1	0.9	0.9

корнями. Стебель прямостоячий, при основании несет буроватые влагаллица, опушен короткими волосками, его высота в Печоро-Илычском заповеднике составляет в среднем 21-27 (12-44) см (табл. 11). Листья очередные, спирально расположенные, сидячие, эллиптические, заостренные. На один побег приходится (2) 3-4 листа, 9-13 (7-16) см длиной и 5-8 (3-10) см шириной. Цветки одиночные, редко в числе двух. Прицветники (брактей) листовидные, 6-9 (4-12) см длиной и 3-4 (2-7) см шириной. Один из листочков околоцветника (губа) мешковидно вздут и имеет форму туфельки. Она ярко-желтая, вытянутая, яйцевидная, с узким отверстием. Два боковых наружных листочка срастаются в один зеленоватый, в основании яйцевидный, на верхушке оттянутый, двузубчатый листочек (синсепалум), находящийся под губой. Боковые внутренние листочки околоцветника узколанцетные, к верхушке оттянутые, позднее скрученные. Верхний листочек эллиптический, заостренный. Плод – коробочка.

По морфометрическим параметрам растения *C. calceolus* в заповеднике несколько отличаются между собой (табл. 11). Размеры листьев генеративных побегов этого вида на болоте (ЦП 1) несколько крупнее, чем на скальных выходах (ЦП 2-4), что связано с разными экологическими условиями. Для Республики Коми Л.В. Тетерюк (2003а) выделено две экотопические формы *C. calceolus*, отличающиеся своей экологической приуроченностью и морфологией. К первой отнесены растения избыточно увлажненных лесных и болотных биотопов (крупные), ко второй – сухих и светлых обнажений Тимана – мелкие растения. В ЦП 1 большинство признаков варьирует на низком уровне. В остальных ЦП на низком и среднем уровне варьируют число листьев и их длина, остальные признаки – в основном на высоком уровне. Самый изменчивый признак во всех ЦП – ширина брактей ( $CV = 22.8-33.4$ ).

*C. calceolus* размножается вегетативным путем, партикуляцией взрослых особей за счет ветвления корневища и отмирания его старых участков. Интенсивное вегетативное размножение ведет к образованию клонов (Куль, 1987). Реже размножается семенами. Является широко специализированным энтомофилом (Ишмуратова и др., 2005). Опыляется мелкими насекомыми из разных отрядов (королюжками, пчелами, мелкими жуками из семейства *Dasytidae*, двукрылыми, пауками) (Nilsson, 1979; Мазинг, 1980; Kull, 1999). На Южном Урале (Ишмуратова и др., 2005) основными опылителями этого вида являются двукрылые (*Musca corvina*, *Chrysotoxum festivum*, *Syrphus ribesi*) и перепончатокрылые (*Andrena albicans*, *A. cineraria*, *Colletes* sp.), в Мурманской области (Блинова, 2008а) – мухи-журчалки. В Республике Коми преобладающая группа посетителей цветков башмачка настоящего – мухи-журчалки (в основном виды рода *Dasysyrphus*), отмечен также один представитель группы перепончатокрылых – одиночные пчелы рода *Colletes* (Пестов, Тетерюк, 2007). В качестве консортов *C. calceolus* выявлены некоторые представители паукообразных, которые используют цветок этого растения в качестве субстрата для устройства паутиной сети или используют губу как ловушку, располагаясь внутри или у боковых выходов из цветка (Ишмуратова и др., 2005; Блинова, 2008а). И.В. Татаренко (1996) относит этот вид к слабо микотрофным растениям и отмечает низкую интенсивность микоризной инфекции (0.5%), которая не зависит от типа субстрата и характеристик местообитания. Цветет *C. calceolus* в заповеднике в конце июня – первой половине июля.

***Cypripedium guttatum*** (фото 23). Многолетнее травянистое длиннокорневищное растение. Корневище представляет собой достаточно сложную разветвленную симподиальную систему и состоит из

Таблица 12  
**Морфометрические признаки генеративных побегов *Surgipedium dilatatum* различных ценопопуляций (ЦП)**  
 в Печоро-Ильчском заповеднике

Признак	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 3	ЦП 4	ЦП 5	ЦП 6	ЦП 7	ЦП 8	ЦП 9	ЦП 11	ЦП 12	ЦП 13	ЦП 14	ЦП 15	ЦП 16
Высота растения, см	19,3±0.3	19,3±0.4	21,8±0.4	20,3±0.5	15,5±0.4	19,4±0.3	18,4±0.5	22,4±0.5	18,7±0.8	22,8±0.4	23,7±0.6	22,2±1.4	22,5±0.5	23,2±0.6	17,4±0.4
Длина первого листа, см	8,1±0.2	8,6±0.2	8,2±0.2	8,5±0.1	8,0±0.2	7,1±0.1	8,0±0.2	9,0±0.2	7,7±0.4	9,5±0.1	8,6±0.2	10,1±0.4	8,8±0.4	8,5±0.1	6,7±0.1
Ширина первого листа, см	4,5±0.1	4,5±0.1	3,4±0.1	4,9±0.1	3,7±0.1	4,5±0.1	4,6±0.1	5,2±0.1	4,6±0.3	4,7±0.1	5,4±0.1	5,5±0.2	5,6±0.4	4,5±0.2	4,1±0.1
Длина второго листа, см	9,5±0.2	9,9±0.2	8,9±0.1	9,1±0.2	8,2±0.1	9,4±0.1	8,6±0.2	10,2±0.2	9,0±0.5	10,3±0.1	9,4±0.1	11,1±0.4	7,6±1.2	9,5±0.2	8,4±0.2
Ширина второго листа, см	5,4±0.1	5,4±0.1	4,7±0.1	5,0±0.1	4,4±0.1	5,1±0.1	5,8±0.2	4,9±0.2	5,0±0.1	5,4±0.2	5,7±0.1	7,0±1.1	5,1±0.1	5,1±0.1	4,9±0.1
Длина брактен, см	2,8±0.1	3,2±0.1	3,3±0.1	2,6±0.1	2,5±0.1	2,5±0.1	2,6±0.1	-	16,5	11,4	13,5	8,3	30,5	12,4	12,0
Ширина брактен, см	1,3±0.1	1,3±0.1	1,2±0.1	1,3±0.1	1,2±0.1	1,3±0.1	1,3±0.1	-	2,6±0.1	2,5±0.1	3,1±0.2	3,4±0.6	2,4±0.2	3,4±0.1	
Ширина губы, см	1,5±0.1	1,5±0.1	1,4±0.1	1,5±0.1	1,5±0.1	1,6±0.1	1,6±0.1	-	-	1,9±0.2	1,0±0.1	1,1±0.2	1,0±0.1	1,3±0.1	
Ширина губы, см	2,1±0.1	2,1±0.1	1,9±0.1	1,9±0.1	1,9±0.1	2,0±0.1	2,0±0.1	-	-	43,3	23,0	19,0	32,3	35,2	
Ширина губы, см	7,1	7,6	14,3	12,3	8,0	9,6	-	-	-	-	-	-	-	-	
Ширина губы, см	1,3±0.1	1,3±0.1	1,3±0.1	1,2±0.1	1,3±0.1	1,3±0.1	1,3±0.1	-	-	-	-	-	-	-	
Ширина губы, см	7,2	7,4	14,4	13,6	6,7	5,8	-	-	-	-	-	-	-	-	
Ширина губы, см	1,5±0.1	1,5±0.1	1,4±0.1	1,5±0.1	1,5±0.1	1,6±0.1	1,6±0.1	-	-	-	-	-	-	-	
Ширина губы, см	7,2	9,7	12,1	11,8	7,3	7,2	-	-	-	-	-	-	-	-	
Ширина губы, см	2,6±0.1	2,3±0.1	2,3±0.1	2,5±0.1	2,5±0.1	2,4±0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	
Ширина губы, см	7,2	7,3	10,5	10,6	7,3	10,2	-	-	-	-	-	-	-	-	
Ширина губы, см	1,9±0.1	1,7±0.1	1,7±0.1	1,7±0.1	1,8±0.1	1,8±0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	
Ширина губы, см	13,2	6,9	14,6	10,6	9,0	11,5	-	-	-	-	-	-	-	-	
Ширина губы, см	1,9±0.1	1,8±0.1	1,7±0.1	1,9±0.1	1,8±0.1	1,7±0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	
Ширина губы, см	8,7	7,5	10,1	8,4	5,3	13,3	-	-	-	-	-	-	-	-	
Ширина губы, см	0,8±0.1	0,8±0.1	0,7±0.1	0,7±0.1	0,7±0.1	0,7±0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	
Ширина губы, см	11,5	12,1	16,6	12,4	10,7	13,3	-	-	-	-	-	-	-	-	
Ширина губы, см	1,5±0.1	1,5±0.1	1,5±0.1	1,5±0.1	1,5±0.1	1,5±0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	
Ширина губы, см	12,6	10,1	12,1	11,3	8,9	18,9	-	-	-	-	-	-	-	-	
Ширина губы, см	0,9±0.1	0,7±0.1	0,7±0.1	0,7±0.1	0,7±0.1	0,5±0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	
Ширина губы, см	20,5	10,1	11,3	16,5	22,9	18,9	-	-	-	-	-	-	-	-	
Ширина губы, см	1,5±0.1	1,4±0.1	1,2±0.1	1,3±0.1	1,4±0.1	1,5±0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	
Ширина губы, см	21,8	15,5	9,3	9,8	8,3	10,1	-	-	-	-	-	-	-	-	
Ширина губы, см	0,3±0.1	0,3±0.1	0,3±0.1	0,3±0.1	0,3±0.1	0,3±0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	
Ширина губы, см	21,8	12,0	10,9	5,2	5,2	8,4	-	-	-	-	-	-	-	-	
IVC	1,07	1,07	0,97	0,98	0,94	1,01	0,97	1,12	0,96	1,09	1,04	1,14	1,13	1,00	0,96

серии резидов. По данным Л.В. Тетерюк (2003б), ежегодный прирост корневища в Республике Коми зависит от условий произрастания: в хорошо увлажненных местообитаниях (сырые леса, болота) он составляет 5–6 см в год, а в светлых и сухих экотопах (береговые обнажения) – всего 2–3 см. Стебель 15–24 (10–30) см высотой, опушен короткими волосками (табл. 12). Листья, в числе двух, эллиптические или яйцевидно-эллиптические, сидячие, со стеблеобъемлющим основанием, заостренные. В заповеднике их длина составляет 7–11 (5–13) см, ширина – 4–6 (3–10) см. Цветки одиночные. Прицветники (брактеи) листовидные или продолговато-ланцетные, 2–3 (1.5–6) см длиной и 1–2 (0.3–2.3) см шириной. Губа – ярко-желтая, около 2 см длиной, 1.3 см шириной и 1.5 см высотой. Наружный верхний листочек околоцветника яйцевидный, заостренный, 2.3–2.6 (1.8–3.0) см длины и около 2 (0.8–2.5) см ширины, с фиолетово-розовыми пятнами. Два листочка внутреннего круга околоцветника продолговатые, голые, белые, с крупными фиолетово-розовыми крапинками, 1.7–1.9 (1.1–2.2) см длиной и 0.7–0.8 (0.4–1.3) см шириной. Синсепалум 1.3–1.5 (1–2) см длиной и 0.5–0.9 (0.3–1) см шириной. Завязь веретенообразная, густоопушенная, 1.2–1.5 (0.5–2) см длиной и 0.3 мм шириной. Плод – коробочка.

Анализ внутривидовой изменчивости морфометрических признаков *C. guttatum* в заповеднике значительных отличий в размере растений, обусловленных экологическими условиями произрастания, не выявил (табл. 12). Одна ценопопуляция (ЦП 1) была обследована в течение двух лет – в 2003 и 2007 гг. Установлено, что морфометрические признаки по годам также практически не менялись. Изменчивость признаков генеративных особей *C. guttatum* – средняя и низкая, самый вариабельный признак – ширина брактеи ( $CV = 18.2\text{--}43.3$ ). Наиболее стабильными являются показатели размеров частей цветка.

*C. guttatum* размножается в основном вегетативно. Имеет ползучее корневище, дающее один-два подземных побега, заканчивающихся почкой. В следующем за закладкой почки году из нее вырастают стебель и два-три корня, а на корневище образуется узел, из которого выходят новые подземные побеги. Каждый год формируются несколько междоузлий, но обычно на растении их сохраняется не больше трех-четырёх, так как старые отмирают (Денисова, Вахрамеева, 1978). Семенное размножение слабое. Для *C. guttatum* характерна специализированная энтомофилия (Ишмуратова и др., 2005). На Южном Урале опылителем этого вида является *Musca corvina* (Суюндукوف, 2002). По данным И.В. Татаренко (1995), по отношению к симбиозу с грибами этот вид является слабо микотрофным растением; интенсивность микоризной инфекции у *C. guttatum* увеличивается с возрастом, достигая в старых корнях взрослых растений 25–40%. Зацветает в заповеднике во второй половине июня.



*Dactylorhiza cruenta* (фото 8а, б). Вегетативный однолетник с пальчатораздельным стеблекорневым тубероидом. Клубень расщеплен на три-шесть долей. Стебель толстый, полый, фиолетово-окрашенный, доверху облиственный, 32-38 (24-55) см высотой. Листья, в числе 3-4 (6), слегка отклоненные или косо вверх стоячие, широколанцетные или продолговато-ланцетные, туповато-заостренные, пятнистые. Буровато-лиловые пятна лучше выражены на верхней поверхности листа, к его верхушке часто между собой сливаются. Нижние и средние листья 8-14 (5-20) см длиной и 1.2-1.6 (0.7-2.4) см шириной, верхние – более мелкие, превышающие основание соцветия. Соцветие – густой многоцветковый колос, около 5 (3-9) см длиной, из 15-22 (8-36) цветков. Прицветники – длинные, ланцетные, более или менее пятнистые или фиолетово окрашенные, около 20 (16-28) мм длиной. Цветки мелкие, темно-пурпурные или фиолетово-пурпурные. Верхний наружный листочек околоцветника на верхушке башлычковидный, вместе с двумя боковыми внутренними листочками образует шлем. Листочки околоцветника яйцевидно-продолговатые, 7-9 (6-11) мм длиной. Губа 6-7 (5-10) мм длиной и шириной, ромбически-округлая, цельная или со средней лопастью в виде зубчика, по краю чуть городчато-зубчатая. Шпорец конический или цилиндрически-конический, около 7 мм длиной и 2-3 мм шириной. Завязь сидячая, скрученная, около 10 (8-13) мм длиной. Плод – коробочка.

Наименее вариабельными признаками генеративных особей *D. cruenta* являются параметры частей цветка ( $CV = 5.7-13.3$ ), кроме ширины боковой доли губы. Признаки вегетативной сферы варьируют в основном на среднем и высоком уровнях (табл. 13), самые изменчивые признаки – длина соцветия ( $CV = 20.8-27.6$ ) и число цветков ( $CV = 21.7-34.6$ ).

Размеры растений *D. cruenta* изменяются в зависимости от погодных условий. Одна ЦП обследовалась нами в течение четырех лет – с 2000 по 2002 гг. и в 2006 г. (табл. 13). 2001 г. был менее благоприятным по погодным условиям, чем предыдущий, что отразилось на габитусе: уменьшилась высота растений (с 35 до 32 см) и увеличилось число цветков (с 15 до 21 шт.). Это связано с тем, что генеративная сфера закладывается у орхидных в год, предшествующий цветению. Вегетационный сезон 2002 г. был холодным и сухим: число цветков оставалось стабильным, но уменьшились размеры листьев. В 2006 г. отмечены повышенные температуры в мае и июне, благодаря чему размеры листьев и цветков растений в исследуемой ЦП несколько увеличились. Некоторые признаки (длина соцветия, шпорца и прицветника) оставались стабильными во все годы наблюдений.

Таблица 13  
**Морфометрические признаки генеративных особей *Dactyloctenia aegyptia* в разные годы наблюдения в Печоро-Ильичском заповеднике**

Признак	2000 г.	2001 г.	$C_{St}$ 2000-2001	2002 г.	$C_{St}$ 2001-2002	2006 г.	$C_{St}$ 2002-2006
Высота растения, см	34.9±0.7 13.8	32.3±0.7 14.5	2.7*	36.9±0.8 14.1	4.4*	38.3±0.7 11.3	1.3
Длина соцветия, см	4.8±0.2 26.7	4.7±0.1 23.1	0.4	4.8±0.2 27.6	0.1	5.3±0.2 20.8	2.0
Число цветков, шт.	15.5±0.8 34.6	20.8±0.9 32.0	4.4*	22.2±0.9 27.8	1.0	22.1±0.8 21.7	0.1
Число листьев, шт.	4.0±0.1 7.9	4.1±0.1 20.3	0.5	4.0±0.1 13.9	0.5	3.1±0.1 10.9	8.3*
Длина первого листа, см	10.9±0.3 20.6	12.6±0.3 15.1	3.9*	8.8±0.3 19.4	9.9*	10.3±0.4 22.1	3.4*
Ширина первого листа, см	1.4±0.04 21.6	1.4±0.04 21.8	0.3	1.2±0.04 22.1	2.2*	1.4±0.03 17.0	2.8*
Длина второго листа, см	13.6±0.2 12.3	13.0±0.3 17.6	1.4	10.9±0.4 20.7	4.3*	12.4±0.3 17.0	3.0*
Ширина второго листа, см	1.6±0.04 16.9	1.5±0.05 25.1	2.2*	1.5±0.1 24.3	0.1	1.6±0.04 13.9	2.0
Плотность соцветия	3.2±0.1 13.9	4.3±0.1 14.5	10.6*	4.8±0.2 26.7	2.2*	4.2±0.1 18.4	2.3*
Длина губы, мм	—	—	—	6.1±0.1 9.9	—	6.8±0.1 7.6	4.8*
Длина верхнего лепестка наружного круга околоцветника, мм	—	—	—	7.3±0.1 10.3	—	7.8±0.1 6.4	3.5*
Длина нижнего лепестка наружного круга околоцветника, мм	—	—	—	7.8±0.1 10.9	—	8.5±0.1 5.7	4.1*
Длина шпорца, мм	—	—	—	7.2±0.1 9.1	—	7.2±0.1 7.1	0.2
Ширина шпорца, мм	—	—	—	2.5±0.1 11.7	—	2.3±0.04 12.1	3.2*
Длина прицветника, мм	—	—	—	21.4±0.4 13.3	—	21.2±0.2 7.2	0.3
Длина боковой доли губы, мм	—	—	—	4.9±0.1 12.4	—	5.5±0.1 7.7	4.9*
Ширина боковой доли губы, мм	—	—	—	1.9±0.1 18.7	—	2.2±0.1 15.9	3.4*
Ширина губы, мм	—	—	—	6.2±0.2 12.9	—	6.9±0.1 10.6	3.8*

\* Отмечены значения критерия Стьюдента ( $C_{St}$ ), достоверные при 95%-ном доверительном интервале.

Морфометрические признаки генеративных особей *Dactylorhiza hybridensis*

Признак	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 3	ЦП 4	ЦП 5	ЦП 6	ЦП 7
Высота растения, см	36.1±1.1 18.9	34.8±1.1 17.4	34.6±1.4 22.5	33.1±0.9 16.2	32.6±0.8 16.1	28.7±0.8 15.9	35.3±1.2 19.2
Длина соцветия, см	4.6±0.2 33.0	4.5±0.2 18.5	5.4±0.3 33.5	4.7±0.2 22.1	4.2±0.2 25.4	3.8±0.1 17.9	5.1±0.2 25.4
Число цветков, шт.	19.8±1.5 48.4	17.1±0.9 30.1	17.2±1.4 43.4	16.9±0.9 31.2	21.6±1.1 31.1	14.3±0.7 27.7	16.0±0.9 33.3
Число листьев, шт.	3.6±0.1 15.6	2.7±0.1 19.8	2.8±0.1 22.9	2.7±0.1 17.3	4.4±0.1 17.7	2.7±0.1 22.7	3.0±0.1 15.2
Длина первого листа, см	6.9±0.3 23.8	7.0±0.3 22.7	8.0±0.3 18.6	6.2±0.3 25.4	7.9±0.2 18.8	5.9±0.2 20.7	6.9±0.3 25.4
Ширина первого листа, см	1.7±0.1 28.4	1.8±0.1 20.9	2.0±0.1 27.6	1.5±0.1 22.8	2.1±0.1 22.1	1.8±0.1 24.3	1.8±0.1 25.5
Расстояние от основания до расположения тах ширины у нижнего листа, см	4.02±0.2 27.9	4.5±0.2 26.4	5.0±0.2 25.4	3.7±0.2 31.1	4.3±0.2 22.2	3.6±0.1 23.4	4.3±0.2 28.3
Длина второго листа, см	8.6±0.3 18.9	9.6±0.3 19.1	10.4±0.3 15.2	8.4±0.3 19.7	9.6±0.2 15.9	7.8±0.3 20.1	9.2±0.3 16.1
Ширина второго листа, см	1.5±0.1 35.5	1.6±0.1 25.8	1.8±0.1 31.3	1.3±0.1 26.2	1.9±0.1 23.8	1.5±0.1 25.9	1.6±0.1 30.1
Расстояние от основания до расположения тах ширины у второго листа, см	5.2±0.2 26.5	5.6±0.3 24.5	6.4±0.2 20.6	4.8±0.3 28.7	5.3±0.2 23.8	4.4±0.2 23.5	5.3±0.2 20.5
Плотность соцветия	4.2±0.2 26.6	3.8±0.2 25.0	3.2±0.1 22.3	3.6±0.1 23.0	5.1±0.2 21.1	3.7±0.1 21.6	3.2±0.1 24.3
Длина губы, мм	8.2±0.1 8.0	7.9±0.1 9.8	7.1±0.1 9.3	7.9±0.1 9.8	7.2±0.1 11.6	7.6±0.1 8.2	8.1±0.2 11.2
Длина верхнего лепестка наружного круга околоцветника, мм	7.5±0.1 9.4	8.4±0.1 9.2	7.4±0.1 8.9	7.8±0.1 10.1	7.5±0.1 10.7	7.9±0.1 8.6	7.2±0.2 13.2
Длина нижнего лепестка наружного круга околоцветника, мм	8.2±0.1 8.9	8.8±0.2 10.1	7.9±0.1 9.9	8.2±0.2 9.9	7.8±0.2 12.0	8.2±0.2 11.2	7.9±0.2 12.6
Длина шпорца, мм	5.8±0.1 12.7	5.7±0.1 14.1	4.7±0.1 16.3	5.7±0.1 14.1	4.5±0.1 14.1	4.4±0.1 13.2	5.3±0.1 12.8
Ширина шпорца, мм	1.5±0.1 23.0	1.6±0.1 17.2	1.2±0.1 18.3	1.4±0.1 15.9	1.1±0.1 20.5	1.3±0.1 13.8	1.2±0.1 19.7
Длина прицветника, мм	10.3±0.3 16.3	11.3±0.3 12.4	9.2±0.3 17.1	9.8±0.3 14.7	11.9±0.4 19.5	11.1±0.4 17.5	9.8±0.4 21.6
Длина боковой доли губы, мм	7.1±0.1 10.5	6.5±0.1 11.8	6.4±0.1 10.7	6.6±0.1 9.7	6.0±0.1 11.5	6.7±0.2 11.9	7.1±0.2 12.9

Таблица 14

## различных ценопопуляций (ЦП) в Печоро-Ильчском заповеднике

ЦП 8	ЦП 9	ЦП 10	ЦП 11	ЦП 12	ЦП 13	ЦП 14	ЦП 15	ЦП 16
28.9±0.6 12.9	30.0±0.7 12.8	29.4±0.6 11.7	29.5±0.8 15.4	34.6±0.8 14.4	29.1±0.7 14.8	24.8±0.6 13.0	33.6±0.8 12.9	31.0±0.7 13.2
4.7±0.2 22.3	3.4±0.1 23.1	3.6±0.1 21.5	4.4±0.2 26.9	4.4±0.1 22.4	3.3±0.1 19.4	4.9±0.2 26.0	7.1±0.3 20.6	5.7±0.2 15.0
15.5±0.9 39.4	12.2±0.5 23.5	11.2±0.6 28.0	14.0±0.8 32.3	15.5±0.5 19.9	13.2±0.5 24.4	13.4±0.6 26.2	19.9±0.9 30.0	15.7±0.6 21.6
2.8±0.1 15.8	2.7±0.1 16.4	2.3±0.1 20.5	2.2±0.1 18.5	2.8±0.1 17.3	2.8±0.1 15.8	2.3±0.1 20.3	2.7±0.1 19.8	2.2±0.1 19.3
6.8±0.2 17.5	6.7±0.4 30.1	7.6±0.3 19.3	7.4±0.3 21.2	6.4±0.3 27.3	6.3±0.2 21.7	6.1±0.2 18.1	7.1±0.2 14.9	5.9±0.2 21.4
1.6±0.1 24.4	1.5±0.1 20.7	1.3±0.1 21.1	1.3±0.1 32.5	1.8±0.05 18.3	1.7±0.1 23.9	1.4±0.1 23.2	2.1±0.1 19.2	1.4±0.1 19.0
4.3±0.1 20.4	3.5±0.2 37.3	4.5±0.2 21.3	4.2±0.2 26.1	4.1±0.2 33.4	4.1±0.2 27.7	2.9±0.1 26.2	3.0±0.1 24.7	2.3±0.1 29.6
8.4±0.2 12.9	9.0±0.3 17.0	9.4±0.2 11.8	9.0±0.3 15.5	8.3±0.2 18.7	8.0±0.2 14.3	7.1±0.2 16.8	8.6±0.3 18.3	7.1±0.2 17.9
1.4±0.1 28.4	1.2±0.1 26.8	1.1±0.1 25.3	1.1±0.1 36.7	1.6±0.1 21.1	1.4±0.1 29.7	1.0±0.1 28.9	1.7±0.1 23.7	1.2±0.1 25.8
4.9±0.1 19.7	4.4±0.2 24.0	5.2±0.2 20.3	4.1±0.2 29.5	4.9±0.2 26.1	4.8±0.1 19.9	2.7±0.2 30.4	3.0±0.2 29.4	2.2±0.2 38.3
3.2±0.1 20.4	3.7±0.1 21.6	3.0±0.1 16.7	3.2±0.1 22.4	3.6±0.1 20.4	4.0±0.1 21.6	2.7±0.1 15.7	2.8±0.1 18.3	2.8±0.1 17.4
7.5±0.1 9.5	7.7±0.1 10.1	7.6±0.1 10.1	—	8.7±0.1 8.5	8.1±0.1 7.1	9.1±0.1 7.7	8.8±0.1 9.6	7.9±0.2 12.6
6.7±0.1 10.8	8.3±0.1 8.9	8.0±0.1 10.6	—	7.6±0.1 8.3	7.6±0.1 8.6	9.1±0.1 7.4	8.8±0.1 8.1	7.9±0.1 9.7
7.4±0.1 0.1	8.4±0.1 9.1	8.2±0.2 11.2	—	8.3±0.1 9.1	8.3±0.1 7.5	9.7±0.1 7.8	9.6±0.1 7.1	8.9±0.2 9.7
4.9±0.1 14.8	4.9±0.1 12.8	5.1±0.1 11.5	—	4.7±0.1 16.8	4.3±0.1 14.2	5.4±0.1 10.5	7.1±0.2 12.8	6.5±0.2 12.2
1.4±0.1 15.2	1.4±0.1 14.3	1.3±0.1 17.6	—	1.5±0.1 11.0	1.4±0.1 18.3	1.7±0.1 13.0	2.1±0.1 15.2	1.8±0.1 12.5
8.2±0.1 11.2	11.0±0.4 17.8	9.9±0.2 14.2	—	10.7±0.2 14.5	10.5±0.2 14.4	11.4±0.4 17.0	11.3±0.3 12.5	9.8±0.2 13.1
6.5±0.1 9.23	6.9±0.1 10.0	7.1±0.1 9.3	—	7.3±0.2 13.9	6.9±0.1 7.8	7.6±0.1 7.6	7.5±0.1 10.3	6.4±0.1 12.6

Признак	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 3	ЦП 4	ЦП 5	ЦП 6	ЦП 7
Длина от основания губы до выемки губы, мм	5.1±0.1 14.1	4.9±0.1 12.3	4.7±0.1 11.6	4.9±0.1 11.6	4.3±0.1 15.9	5.1±0.1 14.7	5.7±0.1 14.9
Ширина боковой доли губы, мм	3.3±0.1 13.4	3.0±0.1 14.5	2.9±0.1 17.2	3.1±0.1 15.3	2.7±0.1 17.9	3.1±0.1 14.2	2.9±0.1 16.4
Ширина губы, мм	9.6±0.2 11.6	9.9±0.2 9.6	9.4±0.2 12.2	10.0±0.2 11.3	7.9±0.2 13.3	9.7±0.2 10.2	9.1±0.2 11.9
Длина средней доли губы, мм	3.1±0.1 22.0	3.0±0.1 22.3	2.4±0.1 28.8	3.0±0.1 21.9	2.9±0.1 21.5	2.6±0.1 30.5	2.3±0.1 30.6
Длина завязи, мм	—	7.0±0.1 12.1	7.1±0.1 11.9	7.1±0.2 11.5	—	6.8±0.2 13.8	7.5±0.2 12.4
Пятнистость, %	100	76.7	40.0	100	—	20.0	53.3
IVC	1.06	1.03	0.99	0.98	1.05	0.95	0.99

*D. cruenta* возобновляется семенным путем (Орхидеи..., 1991). Энтомофил, опыляется пчелиными за счет обманной аттракции. Микосимбиотроф. Цветет в заповеднике в конце июня – начале июля.

***Dactylorhiza hebridensis*** (фото 11а, б). Вегетативный однолетник с пальчатораздельным стеблекорневым тубероидом. Стебель прямостоячий, плотный, 25–36 (18–54) см высотой (табл. 14). Листьев 2–4 (до 6). Нижние листья от широколанцетных до обратнойцевидных, без килля или едва килеватые, на верхушке закругленные, с наибольшей шириной выше середины, 6–10 (4–13) см длиной, 1–2 (0.5–3) см шириной, чаще пятнистые. Пятна обычно хорошо различимые, яркие, поперечно вытянутые. Соцветие – плотный, многоцветковый колос, 4–7 (2–11) см длиной, из 11–22 (6–48) цветков. Прицветники – линейно-ланцетные, заостренные, короче цветков, 8–12 (6–17) мм. Цветки крупные, лилово-малиновых оттенков, реже белые, с пестрым рисунком из лилово-малиновых точек и штрихов. Листочки наружного круга околоцветника – ланцетные или широколанцетные, туповатые; верхний длиной 7–9 (5–10) мм, боковые – 7.4–9.6 (6–11) мм. Губа цветка немного или очень глубоко трехрассеченная, средняя доля губы клиновидная, выдается вперед, 7–9 (6–10) мм длиной и 8–12 (6–13) мм шириной. Рисунок на губе из многочисленных темных лилово-малиновых концентрических полос и длинных штрихов. Шпорец цилиндрический, прямой, 4.5–7 (3–8) мм длиной и 1.2–2.1 (0.6–3) мм шириной. Завязь 6–9 (5–12) мм длиной. Плод – вытянутая коробочка.

Оценка изменчивости признаков, проведенная по всей совокупности изученных ЦП этого вида в заповеднике, показала, что на высоком уровне в большинстве ЦП варьируют длина соцветия, число

Окончание табл. 14

ЦП 8	ЦП 9	ЦП 10	ЦП 11	ЦП 12	ЦП 13	ЦП 14	ЦП 15	ЦП 16
4.9±0.1 10.5	5.3±0.1 13.3	5.3±0.1 10.5	—	5.9±0.1 13.4	5.6±0.1 10.9	6.3±0.1 7.1	6.0±0.1 10.2	5.3±0.1 12.9
2.8±0.1 10.1	3.4±0.1 15.9	3.5±0.1 12.7	—	2.9±0.1 19.6	2.5±0.1 13.6	3.1±0.1 15.9	3.7±0.1 12.4	3.0±0.1 19.6
8.3±0.1 9.5	10.1±0.2 13.0	10.3±0.2 9.2	—	9.3±0.2 14.1	8.3±0.1 7.6	10.0±0.2 10.8	11.6±0.2 8.3	10.0±0.2 12.3
2.5±0.1 17.7	2.4±0.1 32.3	2.3±0.1 23.4	—	2.8±0.2 38.1	2.5±0.1 23.1	2.8±0.1 21.2	2.8±0.1 24.3	2.6±0.1 27.2
6.7±0.1 10.7	6.8±0.1 10.9	7.2±0.1 10.2	—	7.2±0.1 11.9	6.3±0.1 11.5	7.6±0.2 11.2	9.4±0.2 10.3	8.4±0.2 14.1
100	33.3	43.3	43.3	55.0	17.5	86	57	60
0.92	0.95	0.93	0.87	1.00	0.93	0.98	1.15	0.98

цветков, ширина листа, расстояние до наибольшей ширины листа и длина средней доли губы, на низком – длина лепестков цветка и губы, остальные признаки имеют в основном средний уровень (табл. 14).

По морфометрическим параметрам растения *D. hebridensis* в зависимости от условий произрастания несколько отличаются между собой, но четкой зависимости их габитуса от расположения в разных ландшафтных зонах или определенных биотопах заповедника не обнаружено. Так, средняя высота растений в равнинном районе заповедника составляет 33–36 см, в предгорном – 29–35, горном – 24–34 (табл. 14). Самые мелкие цветки отмечены для ЦП 8, которая подвержена сильному антропогенному стрессу (ежегодное сенокосение и вытаптывание из-за близости кордона), наиболее крупные цветки – для горных ЦП.

Размножается *D. hebridensis* почти исключительно семенами, является перекрестно-опыляемым растением, опыляется пчелами, шмелями, сирфидами и некоторыми другими мухами (Summerhayes, 1951). Микосимбиотроф, тип микоризы – эумицетная толипофаговая эндомикориза (Крюгер, Шардакова, 1980). Интенсивность микоризной инфекции зависит от возраста, она максимальна у ювенильных растений (до 95%) и минимальна у взрослых (30–50%) (Сизова, Вахрамеева, 1983; Татаренко, 1996). В заповеднике цветет в июле.

***Dactylorhiza incarnata*** (фото 7а, б). Вегетативный однолетник с пальчатораздельным стеблекорневым тубероидом. Клубень расщеплен на три-шесть долей. Стебель толстый, полый по всей длине, 23–31 (16–46) см высотой, доверху облиственный. Листья, в числе 3–4 (2–5) вверх направленные, прижатые к стеблю, узколанцетные, несно килеватые. Нижние – с рыхло прилегающими к стеблю влага-

лищами, с наибольшей шириной при основании, кверху постепенно сужающиеся, туповато-заостренные, на верхушке стянутые башлычком, без пятен, 5-11 (4-17) см длиной и 1-1.6 (0.6-2.3) см шириной. Верхние листья – более мелкие и узкие, обычно превышают основание соцветия. Соцветие – густой многоцветковый колос, 4-6 (3-9) см длиной, из 15-23 (7-42) цветков. Прицветники – длинные, ланцетные, заостренные, превышающие цветок, по краю и срединной жилке лилово окрашенные, 15-23 (11-26) мм длиной. Цветки – мелкие, мясо-красные, губа с темным рисунком из пятнышек и линий. Наружные листочки околоцветника – продолговато-яйцевидные, тупые; верхний – 6-8 (5.5-9.5) мм длиной, с башлычкообразно загнутой верхушкой; боковые – неравнобокие, 7-9 (5.6-10.6) мм длиной, обычно с немногочисленными более темными пятнышками. Два листочка внутреннего круга – неравнобокие, яйцевидно-ланцетные, тупые. Губа вдоль сложенная, ромбически-продолговатая, цельная или неясно трехлопастная, со средней лопастью в виде зубчика, по краю чуть городчатая, 5.5-7 (5-8) мм длиной и 5-7 (4-9.5) мм шириной. Шпорец – цилиндрически-конический, более бледный, чем листочки околоцветника, немного согнутый, вниз направленный, 6-7 (4-9) мм длиной и около 2-3 мм толщиной. Завязь скрученная, 9-11 (7-15) мм длиной. Плод – коробочка с многочисленными семенами.

Установлено, что наиболее изменчивыми признаками *D. incarnata* являются число цветков ( $CV = 20.7-37.1$ ) и длина первого листа ( $CV = 18.5-23.5$ ), показатели размеров частей цветка варьируют в основном на низком уровне, остальные признаки вегетативной сферы – на среднем.

Морфометрические признаки генеративных особей *D. incarnata* приведены в табл. 15. На основе индекса жизненности был построен ряд ухудшения условий для реализации ростовых потенциалов вида в резервате: ЦП 2-3-1-4-5-6. Индекс жизненности больше 1 отмечен для ЦП, расположенных в бассейне р. Печора (ЦП 1-3), растения Илычских ЦП (4-6) отличаются меньшими размерами, что связано и их находждением на севере заповедника. Самые мелкие особи отмечены для ЦП 5 и 6, расположенных на бечевниках, в основном за счет более мелких размеров цветков.

Влияние погодных условий прослежено на примере ЦП 1, которую изучали в течение четырех лет (табл. 16). В 2001 г., после благоприятного по погодным условиям 2000 г., увеличилось число цветков (с 16 до 23 шт. на растение). В 2002 г. в обследованной ЦП уменьшились размеры листьев, что связано с ухудшением погодных условий этого года (температуры мая и июня были несколько ниже нормы).

Размножается *D. incarnata* почти исключительно семенами. Крайне редко возможно и вегетативное возобновление (Собко, 1980).

Таблица 15

**Морфометрические признаки генеративных особей *Dactylorhiza incarnata* различных ценопопуляций (ЦП) в Печоро-Илычском заповеднике**

Признак	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 3	ЦП 4	ЦП 5	ЦП 6
Высота растения, см	27.6±0.7 15.3	27.9±0.6 11.0	23.6±0.6 15.0	30.8±0.7 14.2	26.4±1.0 20.0	24.0±0.8 17.0
Длина соцветия, см	4.3±0.1 15.2	4.8±0.1 12.8	4.9±0.1 18.6	5.4±0.1 16.9	5.7±0.3 25.2	5.2±0.2 24.1
Число цветков, шт.	21.5±1.1 32.0	23.4±0.9 20.7	19.7±0.7 21.8	18.5±0.8 26.9	20.3±1.4 37.1	14.8±0.9 31.6
Число листьев, шт.	4.1±0.1	3.3±0.1	3.0±0.02	3.5±0.11	2.9±0.1	2.9±0.1
Длина первого листа, см	6.9±0.2 20.9	7.9±0.3 23.5	7.8±0.3 23.0	10.1±0.3 18.5	7.8±0.3 21.5	5.4±0.2 20.3
Ширина первого листа, см	1.2±0.03 17.4	1.4±0.1 20.2	1.5±0.03 14.2	1.5±0.04 15.9	1.5±0.1 19.5	1.1±0.1 22.1
Длина второго листа, см	9.5±0.3 18.3	11.4±0.3 15.2	8.9±0.2 17.0	9.8±0.3 18.9	10.0±0.4 21.0	7.8±0.3 20.5
Ширина второго листа, см	1.5±0.1 17.9	1.6±0.1 13.3	1.4±0.1 17.9	1.3±0.1 14.9	1.5±0.1 19.5	1.2±0.1 21.1
Плотность соцветия	5.1±0.2 27.1	4.9±0.1 13.2	4.0±0.1 14.0	3.4±0.1 19.6	3.5±0.1 17.0	2.8±0.1 14.3
Длина губы, мм	6.4±0.3 9.2	6.9±0.1 5.6	7.0±0.1 6.2	6.8±0.1 5.6	5.7±0.1 8.9	5.5±0.1 10.8
Длина верхнего лепестка наружного круга околоцветника, мм	7.4±0.1 8.6	7.7±0.1 6.6	8.1±0.1 6.0	6.7±0.1 6.1	6.8±0.1 9.1	6.4±0.1 9.2
Длина нижнего лепестка наружного круга околоцветника, мм	7.9±0.1 7.2	8.4±0.1 6.9	8.6±0.1 6.3	7.3±0.1 7.2	7.2±0.1 7.9	6.9±0.1 10.8
Длина шпорца, мм	6.2±0.1 12.3	6.9±0.1 10.5	6.9±0.1 10.6	6.3±0.1 6.9	6.5±0.1 8.8	6.4±0.1 7.0
Ширина шпорца, мм	2.5±0.1 11.1	2.6±0.1 8.3	2.5±0.1 8.9	1.9±0.1 11.5	1.9±0.1 14.9	1.7±0.1 17.9
Длина прицветника, мм	19.8±0.5 15.4	23.1±0.4 8.7	19.7±0.3 10.7	16.5±0.2 9.0	16.3±0.4 12.7	15.4±0.5 15.2
Длина боковой доли губы, мм	5.3±0.1 10.8	5.7±0.1 7.1	5.7±0.1 5.9	5.1±0.1 10.0	4.7±0.1 9.8	4.5±0.2 14.9
Ширина боковой доли губы, мм	2.1±0.1 18.9	2.2±0.1 12.8	2.3±0.03 9.5	1.4±0.1 23.6	1.5±0.1 18.4	1.3±0.1 20.6
Ширина губы, мм	6.3±0.1 13.2	7.1±0.1 6.8	7.2±0.1 6.1	5.5±0.1 13.9	5.5±0.1 9.9	5.1±0.1 12.3
Длина завязи, мм	9.4±0.2 12.4	10.1±0.2 11.2	10.8±0.2 12.4	9.9±0.1 8.9	9.0±0.1 9.1	9.4±0.3 14.6
IVC	1.03	1.10	1.05	0.98	0.96	0.84

В отличие от других видов данного рода, имеет четко выраженный покой семян (Куликов, Филиппов, 1991). Энтмофил, опыляется шмелями и пчелами (Summerhayes, 1951). Микосимбиотроф (Вахрамеева, 2000). П.В. Куликов и Е.Г. Филиппов (1996) отмечают наличие микосимбионтов у протокормов пальчатокоренника мясо-красного и их практически полное отсутствие у взрослых растений. Цветет в конце июня – июле.



Таблица 16  
**Морфометрические признаки генеративных особей *Dactylorhiza incarnata* ЦП 1  
 в различные годы наблюдений**

Признак	2000 г.	2001 г.	C <sub>St</sub> 2000-2001	2002 г.	C <sub>St</sub> 2001-2002	2006 г.	C <sub>St</sub> 2002-2006
Высота растения, см	26.3±0.6 17.1	25.9±0.5 13.2	0.4	27.6±0.7 15.3	2.1*	28.9±0.8 17.9	1.1
Длина соцветия, см	4.4±0.2 10.1	4.9±0.2 25.9	2.3*	4.2±0.1 15.2	3.0*	5.0±0.1 19.6	4.0*
Число цветков, шт.	16.4±0.9 41.8	22.7±0.9 30.7	4.5*	21.5±1.0 32.0	0.8	19.5±1.2 38.7	1.2
Число листьев, шт.	4.0±0.1 10.1	3.7±0.1 18.3	2.3*	4.1±0.1 15.4	2.9*	3.2±0.1 13.5	6.9*
Длина первого (нижнего) листа, см	8.5±0.2 16.8	9.1±0.3 22.5	1.6	7.0±0.2 20.9	5.4*	7.6±0.2 18.1	1.9
Ширина первого (нижнего) листа, см	1.3±0.04 20.2	1.3±0.04 19.5	0.9	1.2±0.03 17.4	2.1*	1.0±0.1 28.2	3.4*
Длина второго листа, см	10.6±0.2 16.2	10.3±0.3 19.7	0.9	9.5±0.3 18.3	1.9	9.1±0.3 23.6	0.8
Ширина второго листа, см	1.6±0.05 23.5	1.4±0.1 22.7	2.4*	1.5±0.04 17.9	1.3	1.2±0.1 31.4	3.2*
Плотность соцветия	3.7±0.1 28.1	4.7±0.2 27.8	4.2*	5.1±0.2 27.1	1.2	3.9±0.2 27.9	4.3*
Длина губы, мм	-	-	-	6.4±0.1 9.2	-	7.0±0.1 8.4	4.3*
Длина верхнего лепестка наружного круга околоцветника, мм	-	-	-	7.4±0.1 8.6	-	7.7±0.1 7.0	2.3*
Длина нижнего лепестка наружного круга околоцветника, мм	-	-	-	8.0±0.1 7.2	-	8.1±0.1 7.0	1.4
Длина шпорца, мм	-	-	-	6.2±0.1 12.3	-	6.3±0.1 13.6	0.5
Ширина шпорца, мм	-	-	-	2.5±0.04 11.0	-	2.3±0.1 12.7	3.3*
Длина прицветника, мм	-	-	-	19.8±0.5 15.4	-	17.8±0.4 16.2	2.9*
Длина боковой доли губы, мм	-	-	-	5.3±0.1 10.8	-	5.9±0.1 10.0	4.6*
Ширина боковой доли губы, мм	-	-	-	2.1±0.1 18.9	-	2.2±0.1 15.5	1.8
Ширина губы, мм	-	-	-	6.3±0.1 13.2	-	6.9±0.1 10.1	3.4*

\* Отмечены значения критерия Стьюдента (C<sub>St</sub>), достоверные при 95%-ном доверительном интервале.

*Dactylorhiza maculata* (фото 12). Вегетативный однолетник с пальчатораздельным стеблекорневым тубероидом. Стебель 26-42 (17-63) см высотой, прямостоячий, плотный. Листья в числе 2-4 (6), отклоненные или дуговидно отклоненные, почти плоские или слегка вдоль сложенные, заостренные, пятнистые. Пятна круглые, крупные, иногда сливаются между собой к основанию листа. Нижние листья от широколанцетных до ланцетных, килеватые, на верхушке островатые, два следующих листа – крупные, сильно килеватые, продолговато-ланцетные, заостренные. Самые верхние листья – линейные, часто слегка извилистые, заостренные, не достигают основания соцветия. Средняя длина листьев составляет 5-14 (3-20) см, ширина – 0.8-2 (0.5-3) см. Соцветие – густой цилиндрический колос, 4-7 (3-13) см длиной, из 10-25 (5-49) цветков. Прицветники – ланцетные, заостренные, 10-17 (5-25) мм длиной. Цветки фиолетово-розовые, розовато-лиловые до белых. Наружные листочки околоцветника – ланцетные или широко ланцетные, туповатые; верхний – 8-10 (7-12) мм длиной, на верхушке башлычковидный, боковые неравнобокие, 9-11 (7-13) мм длиной. Два листочка внутреннего круга околоцветника – ланцетные, неравнобокие, с рисунком из темных концентрических полос и штрихов на светлом фоне. Губа – обратнопочковидная, 8-10 (6-12) мм длиной и 9-12 (7-14) мм шириной, на конце коротко-трехлопастная, сверху с мелкими фиолетовыми пятнышками и полосками. Шпорец – цилиндрический, прямой, немного короче завязи, 6-7 (4-10) мм длиной и 1.7-2.3 (0.8-3.0) мм толщиной. Завязь 8-10 (6-12) мм длиной. Плод – коробочка.

Растения *D. maculata*, произрастающие в разных ландшафтных районах заповедника, отличаются между собой (табл. 17). Несколько крупнее особи из равнинного района, в направлении к горам их размеры уменьшаются. Так, в равнинном районе средняя высота генеративных особей *D. maculata* составляет 35-42 см, длина листьев – 8-14 см; в горном эти показатели равны соответственно 26-27 и 5-8 см. Минимальные размеры растений ( $IVC = 0.87$ ) отмечены на севере заповедника, в бассейне р. Кожьямью (ЦП 11, 17), где условия для произрастания растений наиболее суровые. Самые крупные цветки отмечены для ЦП 14, 15, 16, при этом две из них (ЦП 15 и 16) находятся в горном ландшафтном районе заповедника на хребте Яныпупунер.

Наиболее вариабельными признаками являются число цветков, длина соцветия и размеры листьев, наименее изменчивы показатели размеров частей цветка, кроме длины средней доли губы (табл. 17). Варьирует и окраска цветков – от розово-фиолетовой до белой. Признак наличия пятен на листьях также изменчив, но во всех ЦП около половины растений имели на листьях пятна (чаще округлой формы), в некоторых ЦП их количество доходило до 100%.

Морфометрические признаки генеративных особей *Dactylorhiza maculata*

Признак	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 3	ЦП 4	ЦП 5	ЦП 6	ЦП 7	ЦП 8
Высота растения, см	34.6±0.9 15.9	38.4±0.9 15.6	37.3±0.8 14.5	34.8±1.2 18.5	41.9±1.1 14.6	36.8±1.1 16.0	41.1±1.0 15.6	34.2±0.8 14.5
Длина соцветия, см	6.0±0.2 25.1	6.8±0.2 22.2	7.0±0.3 27.7	4.7±0.2 21.1	6.7±0.4 30.1	6.2±0.3 25.2	5.1±0.2 26.1	5.7±0.2 24.2
Число цветков, шт.	14.8±0.6 25.9	17.6±0.9 32.0	20.2±1.1 34.6	13.8±0.9 39.2	22.1±1.2 28.7	21.7±1.0 26.2	23.6±1.2 33.5	17.0±0.9 35.9
Число листьев, шт.	2.7±0.1 15.9	2.8±0.1 17.3	2.6±0.1 22.7	2.3±0.1 20.5	3.1±0.1 16.9	3.4±0.1 14.6	4.6±0.1 20.7	2.1±0.1 14.5
Длина первого листа, см	9.0±0.4 24.4	8.7±0.4 32.3	9.4±0.3 19.8	9.8±0.4 23.5	10.8±0.4 21.5	7.8±0.4 25.5	7.2±0.2 20.4	7.8±0.3 23.9
Ширина первого листа, см	1.1±0.1 30.2	1.3±0.1 21.6	1.1±0.1 23.4	1.4±0.1 18.9	1.7±0.1 20.7	1.3±0.1 25.2	1.6±0.1 29.3	1.1±0.04 24.5
Расстояние от основания до тах ширины у нижнего листа, см	5.4±0.3 33.4	4.9±0.3 44.9	5.3±0.2 29.3	6.1±0.3 28.0	6.8±0.3 22.5	3.6±0.2 25.3	4.2±0.1 20.8	4.7±0.2 30.1
Длина второго листа, см	9.7±0.3 19.2	10.6±0.4 22.6	10.5±0.3 19.7	10.6±0.4 20.3	13.6±0.4 17.6	10.4±0.3 17.0	9.3±0.2 16.1	7.8±0.3 23.4
Ширина второго листа, см	0.8±0.1 36.4	1.1±0.1 28.8	1.0±0.1 27.8	1.0±0.1 31.3	1.6±0.1 21.9	1.2±0.1 23.9	1.6±0.1 28.3	0.8±0.1 33.7
Расстояние от основания до тах ширины у второго листа, см	4.7±0.2 34.4	5.1±0.3 42.4	5.2±0.2 28.8	5.3±0.3 32.8	7.7±0.3 24.4	4.3±0.2 26.2	4.9±0.2 23.2	3.3±0.3 52.0
Плотность соцветия	2.6±0.1 24.1	2.6±0.1 23.3	2.9±0.1 19.4	2.9±0.2 35.3	3.4±0.1 23.8	3.5±0.1 20.8	4.6±0.1 20.2	2.9±0.1 25.3
Длина губы, мм	8.8±0.2 12.9	9.2±0.2 10.3	8.8±0.1 8.7	9.0±0.1 8.8	9.2±0.2 10.9	8.8±0.1 9.2	9.0±0.1 9.7	8.3±0.1 9.8
Длина верхнего лепестка наружного круга околоцветника, мм	7.7±0.2 12.8	8.6±0.2 10.9	8.5±0.1 9.1	8.9±0.2 10.3	9.1±0.2 10.2	9.3±0.1 8.2	9.4±0.2 10.2	7.9±0.1 8.9
Длина нижнего лепестка наружного круга околоцветника, мм	8.7±0.2 15.3	9.4±0.2 11.3	9.2±0.1 8.1	9.6±0.2 9.23	10.0±0.2 11.3	10.0±0.1 7.8	9.6±0.2 9.8	8.6±0.1 9.7
Длина шпорца, мм	6.8±0.1 14.1	7.3±0.1 10.5	7.2±0.2 14.5	6.0±0.2 17.6	6.4±0.2 15.4	7.2±0.1 9.6	6.3±0.1 11.4	6.4±0.1 12.1
Ширина шпорца, мм	1.7±0.1 14.5	1.9±0.1 19.5	1.9±0.1 15.2	1.7±0.1 19.3	2.0±0.1 17.1	2.0±0.1 14.4	1.9±0.1 17.1	1.7±0.1 17.4
Длина прицветника, мм	11.7±0.3 15.9	12.8±0.4 17.4	11.3±0.3 15.0	12.4±0.3 14.4	15.3±0.6 20.9	13.4±0.3 11.9	15.9±0.4 14.7	10.2±0.2 15.7

Таблица 17

## различных ценопопуляций (ЦП) в Печоро-Ильчском заповеднике

ЦП 9	ЦП 10	ЦП 11	ЦП 12	ЦП 12	ЦП 14	ЦП 15	ЦП 16	ЦП 17
35.9±1.0 13.7	29.6±0.8 15.4	27.5±0.6 13.9	34.3±0.8 14.9	27.7±0.7 13.0	27.8±1.2 24.2	26.9±0.6 14.7	26.4±0.9 19.8	26.7±0.7 14.3
5.7±0.3 28.5	5.1±0.3 28.7	3.6±0.1 20.8	5.3±0.2 19.9	4.6±0.2 24.6	5.1±0.2 22.3	4.7±0.2 25.6	3.8±0.1 18.6	4.5±0.2 20.4
16.7±1.1 34.6	17.2±1.2 37.4	10.1±0.4 27.1	12.1±0.6 32.88	14.7±0.9 32.5	25.1±1.4 31.8	18.2±1.0 38.2	16.4±0.8 30.8	11.8±0.7 32.2
2.8±0.1 17.9	2.4±0.1 20.8	2.6±0.1 21.3	2.6±0.1 18.2	2.7±0.1 24.8	3.2±0.1 17.6	2.4±0.1 24.7	3.0±0.1 18.6	2.5±0.1 23.2
10.9±0.6 23.9	7.5±0.3 23.8	6.9±0.3 23.9	8.0±0.3 21.9	8.8±0.3 21.2	6.2±0.3 22.8	6.9±0.2 20.9	6.0±0.2 23.6	5.1±0.2 19.2
1.5±0.1 24.4	1.7±0.1 27.9	1.1±0.1 20.1	1.3±0.1 30.6	1.3±0.1 27.3	1.8±0.1 18.2	2.0±0.1 25.3	2.0±0.1 27.8	1.4±0.1 20.7
5.8±0.4 31.5	4.3±0.2 28.9	4.3±0.2 28.2	4.8±0.2 29.2	4.9±0.2 20.3	2.8±0.1 24.9	4.2±0.2 23.7	3.5±0.2 28.7	2.5±0.1 25.6
13.5±0.4 13.2	8.2±0.3 19.7	8.0±0.2 18.3	9.5±0.3 17.1	9.9±0.3 17.9	8.1±0.3 19.6	8.2±0.3 21.1	7.8±0.2 18.9	6.3±0.2 16.7
1.4±0.1 28.6	1.3±0.1 37.1	0.9±0.1 26.5	1.1±0.1 34.9	1.1±0.1 29.6	1.8±0.2 21.0	1.5±0.1 29.2	1.8±0.1 27.8	1.1±0.1 27.2
6.5±0.2 19.6	4.0±0.2 27.6	3.9±0.2 30.6	4.3±0.2 34.5	4.2±0.2 28.4	3.1±0.2 30.5	4.3±0.2 25.6	4.1±0.2 26.1	2.4±0.1 24.4
2.9±0.1 18.9	3.3±0.1 23.4	2.9±0.1 24.1	2.3±0.1 22.8	3.2±0.2 25.4	4.9±0.2 20.7	3.8±0.1 20.5	4.3±0.2 22.3	2.5±0.1 17.4
8.3±0.2 11.6	9.1±0.2 9.0	8.9±0.2 11.8	9.0±0.1 8.1	8.7±0.1 8.3	9.1±0.1 8.3	9.8±0.1 9.1	8.6±0.2 11.7	8.6±0.1 9.2
8.9±0.2 11.2	8.8±0.1 9.0	8.6±0.1 9.2	8.8±0.1 7.1	9.0±0.1 8.7	10.0±0.1 7.4	9.7±0.1 10.1	9.5±0.1 8.9	8.7±0.1 7.7
9.4±0.2 9.9	9.5±0.2 9.1	9.5±0.2 10.3	9.5±0.1 8.9	9.6±0.1 8.1	10.7±0.2 8.9	10.3±0.1 9.2	10.3±0.2 9.9	9.2±0.1 8.4
6.8±0.2 11.9	6.9±0.2 15.0	5.9±0.1 15.2	6.7±0.1 11.6	6.3±0.2 13.1	6.8±0.2 12.5	6.9±0.2 15.3	6.0±0.2 14.9	6.4±0.2 15.1
1.7±0.1 14.0	1.9±0.1 16.0	1.7±0.1 15.6	1.7±0.1 18.9	1.8±0.1 15.5	2.3±0.1 15.5	2.0±0.1 13.8	2.0±0.1 13.7	1.8±0.1 14.2
13.0±0.4 14.3	12.4±0.3 14.3	11.4±0.3 18.1	11.5±0.3 16.9	13.5±0.4 15.9	16.7±0.6 10.1	16.1±0.4 14.4	17.3±0.5 16.8	10.4±0.3 15.2

Признак	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 3	ЦП 4	ЦП 5	ЦП 6	ЦП 7
Длина от основания губы до выемки губы, мм	5.1±0.1 14.1	4.9±0.1 12.3	4.7±0.1 11.6	4.9±0.1 11.6	4.3±0.1 15.9	5.1±0.1 14.7	5.7±0.1 14.9
Ширина боковой доли губы, мм	3.3±0.1 13.4	3.0±0.1 14.5	2.9±0.1 17.2	3.1±0.1 15.3	2.7±0.1 17.9	3.1±0.1 14.2	2.9±0.1 16.4
Ширина губы, мм	9.6±0.2 11.6	9.9±0.2 9.6	9.4±0.2 12.2	10.0±0.2 11.3	7.9±0.2 13.3	9.7±0.2 10.2	9.1±0.2 11.9
Длина средней доли губы, мм	3.1±0.1 22.0	3.0±0.1 22.3	2.4±0.1 28.8	3.0±0.1 21.9	2.9±0.1 21.5	2.6±0.1 30.5	2.3±0.1 30.6
Длина завязи, мм	—	7.0±0.1 12.1	7.1±0.1 11.9	7.1±0.2 11.5	—	6.8±0.2 13.8	7.5±0.2 12.4
Пятнистость, %	100	76.7	40.0	100	—	20.0	53.3
IVC	1.06	1.03	0.99	0.98	1.05	0.95	0.99

Одну ценопопуляцию *D. maculata* (ЦП 1) обследовали с 1999 г. по 2003 г. и в 2006 г. По годам изменялись в основном высота растений, длина соцветий и число цветков (табл. 18). Размеры листьев оставались практически стабильными. В 2000 г., по сравнению с 1999 г., уменьшилось количество цветков на растение (с 21.3 до 16 шт.). Это связано с тем, что 1999 г. был прохладным с возвратами холодов летом (14 июня выпал снег) и поздней весной. Также заметное снижение количества цветков отмечали в 2002 г. (с 22.3 до 17.1). Благоприятные по погодным условиям годы (2002, 2006) характеризовались увеличением высоты растений и длины соцветия.

Вид размножается семенами (Вахрамеева, 2000). Вегетативное размножение в природных условиях наблюдается крайне редко, но на севере ареала, по данным И.В. Блиновой (1995), оно происходит значительно чаще. Энтотофил, опыляется пчелами, шмелями, бабочками, мухами (Nilsson, 1979). Микосимбиотроф, интенсивность микоризной инфекции, по данным И.В. Татаренко (1996) – 30-50%. Не видоспецифичен в отношении грибного симбионта (Куликов, 1995). Цветет в июле.

***Dactylorhiza russowii*** (фото 10). Вегетативный однолетник с пальчатораздельным стеблекорневым тубероидом. Корневищные клубни двураздельные. Стебель полый, в заповеднике его высота составляет 27-30 (18-38) см (табл. 19). Листья, в числе 2-3 (4), узколанцетные до линейных, прямостоячие до отстающих, неявно килеватые, слабо пятнистые, 8-11 (4-18) см длиной и 0.9-1.3 (0.5-2.4) см шириной. Соцветие – колос, 4-6 (3-11) см длиной, из 8-13 крупных пурпурно-фиолетовых цветков. Прицветники 15-16 (8-21) мм длиной. Листочки наружного круга околоцветника; верхний 8-9 (7-11) мм

Окончание табл. 17

ЦП 8	ЦП 9	ЦП 10	ЦП 11	ЦП 12	ЦП 13	ЦП 14	ЦП 15	ЦП 16
4.9±0.1 10.5	5.3±0.1 13.3	5.3±0.1 10.5	—	5.9±0.1 13.4	5.6±0.1 10.9	6.3±0.1 7.1	6.0±0.1 10.2	5.3±0.1 12.9
2.8±0.1 10.1	3.4±0.1 15.9	3.5±0.1 12.7	—	2.9±0.1 19.6	2.5±0.1 13.6	3.1±0.1 15.9	3.7±0.1 12.4	3.0±0.1 19.6
8.3±0.1 9.5	10.1±0.2 13.0	10.3±0.2 9.2	—	9.3±0.2 14.1	8.3±0.1 7.6	10.0±0.2 10.8	11.6±0.2 8.3	10.0±0.2 12.3
2.5±0.1 17.7	2.4±0.1 32.3	2.3±0.1 23.4	—	2.8±0.2 38.1	2.5±0.1 23.1	2.8±0.1 21.2	2.8±0.1 24.3	2.6±0.1 27.2
6.7±0.1 10.7	6.8±0.1 10.9	7.2±0.1 10.2	—	7.2±0.1 11.9	6.3±0.1 11.5	7.6±0.2 11.2	9.4±0.2 10.3	8.4±0.2 14.1
100	33.3	43.3	43.3	55.0	17.5	86	57	60
0.92	0.95	0.93	0.87	1.00	0.93	0.98	1.15	0.98

длиной, боковые – 9-10 (7-12) мм длиной. Губа коротко-трехлопастная или цельная с оттянутым средним зубчиком, около 9 (8-11) мм длиной и 9-10 (6-14) мм шириной. Шпорец 7-8 (5-10) мм длиной и около 3 (2-4) мм шириной. Завязь 9-10 (7-12) мм длиной. Плод – коробочка.

Самыми изменчивыми признаками *D. russowii* являются длина соцветия, число цветков, размеры листьев и длина средней доли губы (табл. 19). На низком уровне, согласно принятой классификации, варьируют длина лепестков и губы, остальные признаки – на среднем уровне.

Биология *D. russowii* в настоящее время практически не изучена, что связано с его редкостью и сложным систематическим положением. В ходе полевых исследований нами было выявлено вегетативное размножение особей данного вида (фото 24а). В целом, для орхидных со стеблекорневыми тубероидами это не характерно. Основным способом их размножения является семенной, вегетативное возобновление в природе наблюдается крайне редко (Вахрамеева, 2000), но потенциальная способность к нему у пальчатокоренников сохраняется, так как они располагают резервом спящих почек. Случаи замещения старого тубероида двумя молодыми были отмечены И.В. Блиновой (1995) у *Dactylorhiza maculata* в Мурманской области, Т.М. Быченко (2006) у *Platanthera bifolia*, *D. fuchsii* и *Gymnadenia conopsea* в Иркутской области, О.Е. Валуйских (2007) у *G. conopsea* на известняках Тимана в Республике Коми. По данным И.В. Татаренко (1997), вегетативное размножение орхидных со стеблекорневыми тубероидами возможно только у взрослых вегетативных и генеративных растений и происходит при определенных условиях: в случае повреждения или гибели молодого тубероида; при сохране-

Морфометрические признаки генеративных особей *Dactylorhiza maculata* ЦП 1 в разные годы исследований

Признак	1999 г.	2000 г.	C <sub>SI</sub> 1999-2000	2001 г.	C <sub>SI</sub> 2000-2001	2002 г.	C <sub>SI</sub> 2001-2002	2003 г.	C <sub>SI</sub> 2002-2003	2006 г.	C <sub>SI</sub> 2003-2006
Высота растения, см	34.4±0.9	35.7±0.8	0.9	29.4±0.7	5.8*	39.1±0.9	8.3*	34.6±0.9	3.4*	37.0±0.7	2.1*
Длина соцветия, см	6.1±0.3	5.6±0.2	1.5	4.7±0.2	3.1*	5.4±0.2	2.4*	5.9±0.2	1.7	6.4±0.2	1.4
Число цветков, шт.	21.3±1.4	16.0±0.7	3.6*	22.3±1.1	4.8*	17.1±0.9	3.5*	14.8±0.6	2.0*	22.0±0.8	6.9*
Число листьев, шт.	4.3±0.2	3.6±0.1	4.1*	3.5±0.1	0.4	3.6±0.1	0.9	2.7±0.1	6.9*	2.8±0.1	0.4
Длина первого листа, см	10.0±0.5	8.9±0.3	2.2*	8.8±0.3	0.3	8.4±0.3	1.1	9.0±0.4	1.5	7.9±0.3	2.4*
Ширина первого листа, см	1.4±0.1	1.3±0.1	1.4	1.4±0.1	0.7	1.3±0.1	0.7	1.1±0.1	3.1*	1.3±0.04	2.9*
Длина второго листа, см	11.5±0.4	10.6±0.2	1.9	10.6±0.3	0.1	9.6±0.3	2.8*	9.7±0.3	0.3	9.3±0.2	1.1
Ширина второго листа, см	1.2±0.1	1.1±0.1	2.3*	1.2±0.1	1.4	1.1±0.1	0.4	0.8±0.1	4.8*	1.2±0.1	5.5*
IVC	1.03	0.92		0.92		0.91		0.85		0.93	

\* Отмечены значения критерия Стюдента (C<sub>SI</sub>), достоверные при 95%-ном доверительном интервале.

нии достаточного запаса питательных веществ в старом тубероиде при малых затратах на репродукцию; довольно регулярно у орхидных со сферическими клубнями на длинных столонах и со столоновидными вытынутыми тубероидами. Одни исследователи (Вахрамеева и др., 1993) считают, что вегетативное размножение в природе происходит при особо благоприятных условиях роста растений, другие (Блинова, 1995; Быченко, 2006) напротив, предполагают, что чаще всего оно связано с экстремальными условиями существования.

Развитие двух молодых тубероидов отмечено нами у 24% растений в ЦП *D. russowii*, расположенной на осоково-гипново-сфагновом болоте на левом берегу р. Илыч. При этом вегетативно размножались не только взрослые, но и молодые особи (фото 24а). Омоложение происходило до взрослого вегетативного, имматурного и ювенильного онтогенетических состояний. Кроме того, случаи образования двух молодых тубероидов отмечены нами и у 27% растений в ЦП этого вида на разнотравно-вахтово-хвощово-сфагновом болоте на правом берегу р. Щугор в национальном парке «Югыд ва» (Приполярный Урал). Растения в обследованных ЦП часто располагались плотными группами (фото 24б). Возможно, они представляют собой совокупность особей, возникшую в результате вегетативного возобновления, но доказать это нельзя, так как связь между материнским и дочерним растением теряется к следующему вегетационному периоду. Мы считаем, что ве-

Таблица 19

**Морфометрические признаки генеративных особей *Dactylorhiza russowii* различных ценопопуляций (ЦП) в Печоро-Илычском заповеднике**

Признак	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 3
Высота растения, см	27.3±0.7	28.0±0.6	29.5±0.6
	15.6	14.6	12.0
Длина соцветия, см	5.9±0.3	4.2±0.2	5.5±0.2
	36.2	31.9	22.5
Число цветков, шт.	11.0±0.8	8.3±0.4	13.4±0.8
	43.6	28.9	32.0
Число листьев, шт.	2.4±0.1	2.4±0.1	2.1±0.1
	20.7	20.6	17.5
Длина первого листа, см	7.7±0.3	8.2±0.3	10.0±0.5
	21.9	25.4	25.0
Ширина первого листа, см	1.3±0.05	1.0±0.04	1.1±0.1
	25.5	23.5	26.9
Длина второго листа, см	9.2±0.3	8.9±0.3	10.7±0.4
	23.4	22.6	18.9
Ширина второго листа, см	1.1±0.1	0.9±0.05	1.1±0.1
	36.8	32.8	24.3
Плотность соцветия	1.9±0.1	2.0±0.1	2.4±0.1
	18.9	23.2	24.7
Длина губы, мм	9.2±0.1	9.4±0.1	–
	7.7	9.3	
Длина верхнего лепестка наружного круга околоцветника, мм	9.4±0.1	8.6±0.1	–
	9.4	8.8	
Длина нижнего лепестка наружного круга околоцветника, мм	10.2±0.1	9.5±0.1	–
	10.2	9.3	
Длина шпорца, мм	7.7±0.2	7.6±0.1	–
	13.6	12.7	
Ширина шпорца, мм	3.2±0.1	2.6±0.1	–
	11.4	14.8	
Длина прицветника, мм	16.3±0.3	15.4±0.4	–
	11.1	15.7	
Длина боковой доли губы, мм	8.1±0.1	8.0±0.1	–
	10.0	11.0	
Длина от основания губы до выемки губы, мм	7.4±0.1	7.2±0.1	–
	11.1	13.2	
Ширина боковой доли губы, мм	3.6±0.1	2.9±0.1	–
	14.4	19.6	
Ширина губы, мм	10.4±0.2	9.0±0.2	–
	12.0	14.2	
Длина средней доли губы, мм	1.9±0.1	2.6±0.3	–
	30.8	72.6	
Длина завязи, мм	9.9±0.2	9.4±0.2	–
	10.4	12.7	
Индекс формы губы	1.2±0.1	1.3±0.1	–
	6.8	20.5	



гетативное размножение, наряду с семенным, характерно для данного вида.

Цветет *D. russowii* в заповеднике в конце июня – начале июля.

***Dactylorhiza traunsteineri*** (фото 9). Вегетативный однолетник с пальчатораздельным стеблекорневым тубероидом. Корневищные клубни двураздельные с длинными корневидно-утонченными лопастями, в свою очередь иногда тоже двураздельными. Стебель 24–25 (14–37) см высоты, тонкий, почти выполненный, стоячий, иногда волнисто изогнут. Листья, в числе 2–3(4), линейноланцетные до узколанцетных, часто вдоль сложенные, вверх или косо вверх направленные, пятнистые или без пятен с наибольшей шириной близ середины или у основания. Два нижних листа обычно 8–11 (3–17) см длиной и 0.7–1.1 (0.2–1.7) см шириной, отклоненные. Верхние – более мелкие и заостренные, ланцетные. Соцветие рыхлое, около 4 (2–9) см длиной и малоцветковое, состоящее из 10–11 (13–18) цветков. Прицветники ланцетные или линейно-ланцетные, 18–20 (14–33) мм длиной. Цветки косо вверх стоящие, довольно крупные, темно-розово-лиловые до фиолетово-пурпурных, губа у основания с неясным рисунком. Наружные листочки околоцветника иногда с более темными пятнышками, ланцетные, заостренные, верхний – около 9 (7–11) мм длиной, боковые – около 10 (8–13) мм длиной. Два листочка внутреннего круга околоцветника значительно короче наружных, яйцевидно-ланцетные, заостренные. Губа 8–9 (7–14) мм длиной, 8–9 (5–9) мм шириной, часто почти цельная, по краю неправильно городчатая или неясно трехлопастная с тупой средней лопастью, с рисунком из темных штрихов. Шпорец прямой, к концу немного суженный, коротко цилиндрический или конический, 7–8 (5–11) мм длиной и около 3 (2–4) мм шириной. Плод – коробочка.

Растения изученных нами ЦП *D. traunsteineri* в заповеднике по морфометрическим признакам очень близки (табл. 20). Установлено, что признаки особей в ЦП варьируют в основном на высоком и среднем уровнях, наименее изменчивые признаки – длина лепестков цветка.

***Epipactis atrorubens*** (фото 25). Многолетнее короткокорневищное растение. Стебель прямой, в Печоро-Илычском заповеднике его длина составляет 23–38 (15–50) см. В верхней половине опушен и обычно окрашен в красно-фиолетовый цвет. Листья, в числе 4–5 (2–9), очередные, темно-зеленые, жесткие, овальные или овально-ланцетные, заостренные, 4–6 (2–9) см длиной и около 3 (1.5–6) см шириной. Соцветие – прямая однобокая кисть, 7–13 (3–20) см длиной, с густо опушенной осью. Прицветники – ланцетные, 10–16 (6–24) мм длиной, нижние немного длиннее цветков. Цветки, в числе 10–18 (до

Таблица 20

**Морфометрические признаки генеративных особей *Dactylorhiza traunsteineri* различных ценопопуляций (ЦП) в Печоро-Илычском заповеднике**

Признаки	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 3
Высота растения, см	24.1±0.6 14.7	24.7±0.5 13.5	24.1±0.5 14.3
Длина соцветия, см	3.9±0.1 22.9	4.3±0.2 29.8	3.8±0.10 17.8
Число цветков, шт.	10.5±0.5 28.9	10.0±0.5 33.1	11.2±0.4 25.1
Число листьев, шт.	2.8±0.1 17.5	3.2±0.1 18.9	3.4±0.1 17.3
Длина первого листа, см	8.5±0.3 21.3	8.8±0.3 23.6	7.8±0.6 21.2
Ширина первого листа, см	1.1±0.05 27.9	0.8±0.02 20.8	0.9±0.03 19.6
Расстояние от основания до расположения наибольшей ширины у нижнего листа, см	2.8±0.2 36.4	—	—
Длина второго листа, см	8.9±0.3 20.6	10.7±0.3 21.5	8.1±0.3 21.2
Ширина второго листа, см	0.9±0.1 29.6	0.7±0.2 23.1	0.8±0.02 17.2
Расстояние от основания до расположения наибольшей ширины у второго листа, см	2.4±0.2 43.5	—	—
Плотность соцветия	2.7±0.1 22.3	—	2.9±0.1 23.9
Длина губы, мм	8.4±0.1 10.1	—	8.9±0.2 11.6
Длина верхнего лепестка наружного круга околоцветника, мм	9.3±0.1 10.1	—	9.4±0.1 8.3
Длина нижнего лепестка наружного круга околоцветника, мм	10.1±0.2 9.6	—	10.2±0.1 8.7
Длина шпорца, мм	7.3±0.2 13.4	—	8.4±0.1 11.1
Ширина шпорца, мм	2.6±0.1 15.3	—	2.9±0.1 15.9
Длина прицветника, мм	18.1±0.4 13.8	—	20.0±0.6 18.5
Длина боковой доли губы, мм	6.8±0.1 11.9	—	7.6±0.1 9.1
Длина от основания губы до выемки губы, мм	6.4±0.1 12.9	—	6.9±0.1 9.7
Ширина боковой доли губы, мм	2.7±0.1 16.8	—	3.1±0.1 12.7
Ширина губы, мм	8.5±0.2 13.2	—	8.9±0.1 9.2
Длина средней доли губы, мм	2.1±0.1 26.7	—	2.3±0.3 79.7
Длина завязи, мм	9.5±0.2 12.7	—	—
Индекс формы губы	1.3±0.1 6.7	—	1.3±0.1 19.4

30), темно-пурпурные или красновато-пурпурные, на скрученных цветоножках. Наружные листочки околоцветника – яйцевидные, заостренные, снаружи рассеянно опушенные, около 8 мм длиной (7–10 мм) и около 3 (2–4) мм шириной, боковые – неравнобокие. Листочки внутреннего круга – эллиптические, немного короче, около 7 (6–9) мм длиной. Все листочки околоцветника, кроме губы, – сходящиеся, собранные колокольчато. Губа – без шпорца, перетяжкой разделена на две части. Задняя ее часть (гипохилий) – чашевидно-вогнутая, с широким передним входом. Передняя доля (эпихилий) – сердцевидно-почковидная, на верхушке с коротким отогнутым книзу острием, по краю зазубренная, при основании с двумя складчато-морщинистыми буграми. Завязь прямая, густо опушенная, вместе с цветоножкой 7–9 (6–11) мм длиной. Плод – коробочка.

Морфометрические признаки генеративных особей *E. atrorubens* варьируют в основном на высоком и среднем уровнях, только размеры лепестков цветка – на низком (табл. 21). Самые изменчивые признаки – длина соцветия ( $CV = 18.3-33.1$ ), число цветков (26.4–42.5) и ширина листьев (18.6–32.5).

Наиболее крупные особи с максимальным количеством цветков отмечены для ЦП 9, расположенной на юге исследуемой территории (облесенный склон юго-восточной экспозиции), где, вероятно, складываются наилучшие условия для реализации ростовых потенциалов этого вида ( $IVC = 1.2$ ). Самые мелкие особи произрастают в ЦП 3, что возможно объясняется условиями данного местообитания. Эта ЦП *E. atrorubens*, в отличие от других изученных, расположенных по берегам рек, находится на небольшом удалении от коренного берега, в глубине лесного массива.

*E. atrorubens* размножается и семенным, и вегетативным путем. Однако основную роль играет семенное возобновление (Похилько, 1993). Энтотофил, цветки содержат нектар и имеют запах ванили, привлекающий насекомых (Nilsson, 1979; Schmeidt, 1996). Для дремлика темно-красного характерна слабоспециализированная энтотофилия (Татаренко, 1996). Среди опылителей отмечены шмели, осы, мухи, пчелы (Cingel van der, 1995; Блинова, 2008а). Вегетативно размножаются генеративные и взрослые вегетативные особи, происходит партикуляция, приводящая к образованию клонов (Вахрамеева и др., 1997а). На ранних стадиях развития вид является облигатным микосимбиотрофом, во взрослом состоянии интенсивность микоризной инфекции – от слабой до средней (Татаренко, 1996). Цветет в конце июля – августе.

***Epipactis helleborine*** (фото 26). Многолетнее короткокорневищное растение. Стебель прямой, около 43 (27–75) см высотой, сверху – рассеянно опушенный, иногда пурпуровый в нижней части. Листья,

Таблица 21  
**Морфометрические признаки генеративных особей *Eriopalis atrogibens* различных ценопопуляций (ЦП) в Печоро-Ильицком заповеднике**

Признак	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 3	ЦП 4	ЦП 5	ЦП 6	ЦП 7	ЦП 8	ЦП 9
Высота растения, см	28.2±1.2 22.4	31.8±0.9 15.1	22.8±0.8 18.7	23.9±0.9 19.9	26.6±1.0 21.2	28.7±0.8 15.4	27.9±1.2 24.6	27.3±1.8 23.2	38.2±1.3 18.7
Длина соцветия, см	10.3±0.6 33.1	10.5±0.5 26.0	7.4±0.3 25.6	6.7±0.3 28.4	10.6±0.7 34.1	11.5±0.4 18.3	9.5±0.6 32.2	9.5±0.8 32.3	13.3±0.7 30.8
Число листьев, шт.	4.7±0.1 14.9	4.4±0.1 15.3	4.4±0.1 11.4	4.7±0.1 14.2	3.7±0.1 20.6	3.9±0.1 13.2	5.4±0.2 23.2	4.1±0.3 29.1	4.7±0.2 18.9
Длина первого листа, см	4.6±0.2 20.2	4.4±0.2 20.9	4.4±0.1 19.1	4.7±0.2 18.8	3.6±0.1 21.2	4.5±0.1 14.0	3.6±0.1 17.8	4.1±0.2 21.5	4.5±0.2 24.1
Ширина первого листа, см	3.2±0.1 26.2	3.1±0.1 19.0	2.6±0.1 25.3	2.6±0.1 21.1	2.5±0.1 22.1	2.7±0.1 19.1	2.3±0.1 28.9	2.5±0.2 29.2	3.1±0.1 20.1
Длина второго листа, см	5.9±0.2 19.9	6.3±0.2 18.0	5.4±0.1 12.7	6.0±0.2 17.2	4.7±0.1 15.3	5.8±0.1 12.9	5.0±0.1 14.2	5.5±0.3 21.0	6.4±0.2 17.5
Ширина второго листа, см	3.2±0.2 32.5	3.2±0.1 18.6	2.7±0.1 25.9	2.5±0.1 22.6	2.4±0.1 24.9	2.6±0.1 20.8	2.4±0.1 28.4	2.6±0.2 29.4	3.2±0.1 20.8
Число цветков, шт.	9.9±0.7 40.7	11.1±0.6 27.7	10.4±0.5 27.1	10.6±0.5 26.4	12.4±0.9 40.5	13.3±0.6 27.0	12.0±0.9 42.4	11.8±1.0 31.2	17.9±1.1 34.6
Длина верхнего лепестка, мм	8.1±0.2 11.5	—	—	—	7.9±0.2 9.3	—	8.2±0.1 8.9	—	—
Ширина верхнего лепестка, мм	3.2±0.1 14.5	—	—	—	3.2±0.1 13.7	—	3.2±0.1 12.7	—	—
Длина бокового лепестка, мм	7.2±0.2 12.0	—	—	—	7.2±0.1 9.0	—	7.5±0.1 9.7	—	—
Ширина бокового лепестка, мм	3.3±0.1 17.6	—	—	—	3.4±0.1 10.8	—	3.5±0.1 13.1	—	—
Длина нижнего лепестка, мм	8.2±0.2 11.1	—	—	—	7.8±0.2 10.6	—	8.4±0.2 9.9	—	—
Ширина нижнего лепестка, мм	3.4±0.1 11.9	—	—	—	3.3±0.1 19.9	—	3.2±0.1 12.9	—	—
Длина прицветника, мм	15.9±0.6 20.2	—	—	—	11.1±0.7 29.2	—	9.7±0.4 24.5	—	—
Длина завязи, мм	9.0±0.3 17.2	—	—	—	8.8±0.3 14.7	—	7.2±0.2 13.4	—	—
IVC	1.04	1.05	0.90	0.92	0.91	1.01	0.94	0.94	1.20

в числе 4 (3-6), овальные или эллиптически-ланцетные, тупые или туповато-заостренные, 5-8 (3-9) см длиной, 3-4 (2-6) см шириной, спирально расположенные. Соцветие – прямая, однобокая кисть, 13-14 (4-31) см длиной, из 14-15 (5-35) цветков. Прицветники – ланцетные, зеленые, 22-28 (13-40) мм, нижние превышают цветки. Цветки – без запаха, зеленовато-пурпурные. Наружные листочки околоцветника – овальные или овально-ланцетные, заостренные, обычно голые, зеленоватые, 11-12 (8-14) мм длиной и около 4 (3-6) мм шириной. Внутренние – немного короче, около 10 (8-12) мм длиной и 4-5 (3-6) мм шириной, эллиптически-овальные, бледнозеленые, в нижней половине розовато-фиолетовые. Гипохилий – округлый, чашевидно-вогнутый, снаружи зеленоватый, внутри – красновато-бурый. Эпихилий – широкообратнояцевидный, зеленовато-светло-фиолетовый, заостренный, цельнокрайний. Завязь – голая или слабо опушенная, вместе с цветоножкой 11-12 (8-17) мм длиной, постепенно суженная к основанию. Плод – коробочка.

Обследованы генеративные растения *E. helleborine*, произрастающие в сходных условиях (заболоченные ельники) в равнинном районе заповедника (ЦП 1, 2). По морфометрическим параметрам они незначительно отличаются между собой (табл. 22). У растений ЦП 1 достоверно длиннее листья, верхний лепесток, прицветник, крупнее нижний лепесток и более короткая завязь. Изменчивость морфометрических признаков особей в этих ЦП довольно сходна. На высоком уровне варьируют значения таких показателей, как высота растения, длина соцветия, ширина второго листа, число цветков, плотность соцветия, а также длина прицветника. Число листьев и их размеры варьируют на среднем уровне. Генеративная сфера менее изменчива, показатели размеров частей цветка варьируют в основном на низком уровне.

Размножается *E. helleborine* преимущественно семенным путем (Вахрамеева и др., 1997а). Энтомофил, привлекает насекомых нектаром, стекающим по губе цветка (Ziegenspeck, 1936). Опыляется, в основном, осами, но в опылении могут участвовать шмели и пчелы (Nilsson, 1979). Вегетативное размножение происходит реже. Оно осуществляется путем деления и отмирания старого участка корневища при образовании двух и более надземных побегов, но так как расстояние между этими побегами незначительное, то расходятся вновь возникшие особи в стороны очень медленно (Summerhayes, 1951). По наблюдениям М.Г. Вахрамеевой с соавторами (1997а), число особей, имеющих более одного побега, в разных частях ареала невысоко (не более 5%), а расстояние между побегами составляет от 0.5 до 1.2 см. Микосимбиотроф, интенсивность микоризной инфекции весьма изменчива в зависимости от возрастного состояния особи и качества субстрата, на котором растет растение (Ziegenspeck,

Таблица 22

**Морфометрические признаки генеративных особей *Epipactis helleborine* различных ценопопуляций (ЦП) в Печоро-Илычском заповеднике**

Признак	ЦП 1	ЦП 2	$C_{St}$ ЦП 1-ЦП 2
Высота растения, см	42.9±1.4	43.1±1.5	0.09
	21.4	22.7	
Длина соцветия, см	13.1±0.8	13.6±0.8	0.42
	40.4	38.9	
Число листьев, шт.	3.9±0.1	3.7±0.1	1.49
	20.7	18.2	
Длина первого листа, см	6.0±0.2	4.6±0.1	6.43*
	19.5	17.8	
Ширина первого листа, см	3.6±0.1	3.3±0.1	1.95
	20.8	19.6	
Длина второго листа, см	7.7±0.2	6.1±0.1	8.23*
	12.5	12.4	
Ширина второго листа, см	3.0±0.1	3.2±0.1	0.66
	27.0	23.4	
Число цветков, шт.	14.8±0.9	14.2±1.1	0.14
	40.6	47.4	
Плотность соцветия	1.2±0.1	1.1±0.1	1.31
	33.1	30.0	
Длина верхнего лепестка, мм	11.9±0.2	11.2±0.2	2.59*
	10.4	9.5	
Ширина верхнего лепестка, мм	4.2±0.1	4.1±0.1	0.96
	11.5	13.3	
Длина бокового лепестка, мм	10.4±0.2	10.0±0.1	1.81
	9.9	7.9	
Ширина бокового лепестка, мм	4.7±0.1	4.5±0.1	1.40
	15.2	11.9	
Длина нижнего лепестка, мм	12.2±0.2	11.4±0.2	3.97*
	7.9	8.1	
Ширина нижнего лепестка, мм	4.1±0.1	3.7±0.1	3.94*
	8.8	11.9	
Длина прицветника, мм	28.1±1.1	21.9±0.7	4.82*
	23.8	20.3	
Длина завязи, мм	10.9±0.2	12.5±0.3	4.15*
	13.1	15.3	

\* Отмечены значения критерия Стьюдента ( $C_{St}$ ), достоверные при 95%-ном доверительном интервале.

1936; Summerhayes, 1951). В Печоро-Илычском заповеднике цветет во второй половине июля – августе.

***Goodyera repens*** (фото 27). Многолетнее вечнозеленое ползуче-корневищное растение. Корневище шнуровидное, горизонтально растущее, с немногочисленными придаточными корнями, расположенными в лесной подстилке. Листья в числе 2-5 (до 8), эллиптически заостренные, 2.5-4 (1.5-5) см длиной и 1-1.4 (0.5-2) см шириной, собраны в прикорневую розетку. Соцветие – однобокий колос, 4-7 (2-9) см длиной, из 8-19 (4-33) цветков. Цветки мелкие, белые, снаружи коротко железисто-опушенные. Наружные листочки околоцветника овальные, средний сростается вместе с двумя листочками внутреннего круга, образуя шлем. Губа без шпорца, на конце с треугольным носиком. Завязь почти сидячая, железисто-коротковолосистая, при основании слегка скрученная. Плод – одногнездная коробочка.

Изучены растения из бассейнов разных рек – Унья, Илыч и Печора, их морфометрическая характеристика приведена в табл. 23. Определенной зависимости размеров растений *G. repens* от положения ЦП в разных частях заповедника не выявлено. Самые крупные особи (IVC = 1.11-1.20) отмечены в ЦП 13 и 16 (бассейны рек Ыд-

**Морфометрические признаки генеративных особей *Goodyera repens***

	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 3	ЦП 4	ЦП 5	ЦП 6	ЦП 7	ЦП 8	ЦП 9	ЦП 10
1	24.3±1.3 14.7	17.8±2.5 28.4	19.9±0.8 20.9	19.2±0.7 16.5	21.6±0.5 11.3	21.5±0.5 12.7	19.2±0.8 18.3	19.3±0.4 11.8	19.0±0.5 14.1	20.3±0.5 14.3
2	4.9±0.6 31.9	3.6±0.9 51.7	4.8±0.2 23.3	4.6±0.2 20.4	5.8±0.1 8.0	5.7±0.2 20.8	5.1±0.3 28.7	5.0±0.2 21.6	4.8±0.2 26.2	5.2±0.2 17.1
3	2.7±0.3 27.8	4.0±0.7 35.3	2.6±0.1 22.1	2.8±0.2 26.3	2.5±0.1 20.0	3.5±0.2 30.4	3.0±0.1 18.7	3.3±0.1 21.3	3.1±0.1 12.0	2.6±0.1 22.1
4	3.4±0.3 21.5	3.0±0.2 14.6	2.8±0.1 25.1	2.8±0.1 18.9	3.1±0.1 12.0	3.0±0.1 18.7	3.3±0.1 17.4	2.7±0.1 18.7	3.1±0.1 23.4	3.2±0.1 19.1
5	1.3±0.1 10.9	1.2±0.1 6.8	1.2±0.1 17.1	1.3±0.1 12.4	1.3±0.1 9.5	1.4±0.1 13.9	1.3±0.1 16.5	1.2±0.1 16.3	1.1±0.1 18.8	1.3±0.1 17.7
6	2.7±0.4 36.4	3.1±0.2 10.8	2.5±0.1 26.7	2.4±0.1 16.0	2.9±0.1 11.9	2.7±0.1 20.2	3.1±0.2 24.2	2.5±0.1 20.3	2.7±0.1 25.0	2.9±0.1 20.7
7	1.1±0.1 22.2	1.2±0.1 20.1	1.3±0.1 14.1	1.2±0.1 10.0	1.3±0.1 9.5	1.4±0.1 14.6	1.2±0.1 15.0	1.2±0.1 16.3	1.1±0.1 17.8	1.2±0.1 18.8
8	14.4±2.3 41.7	8.5±3.1 73.5	15.8±0.7 25.4	19.0±1.6 36.5	17.8±0.4 9.3	19.4±1.0 29.2	14.9±1.2 35.2	15.4±0.9 31.1	13.9±0.7 27.6	13.8±0.7 28.3
9	0.99	0.92	0.94	0.96	1.03	1.09	0.88	0.95	0.93	0.97

*Примечание.* 1 – высота растения, см; 2 – длина соцветия, см; 3 – число листьев, шт.; 4 – длина первого (нижнего) листа, см; 5 – ширина первого листа, см; 6 – длина второго листа, см; 7 – ширина второго листа, см; 8 – число цветков, шт.; 9 – индекс жизнненности (IVC).

жыд-Ляга и Ичет-Ляга), мелкие ( $IVC = 0.88-0.92$ ) – в ЦП 2 и 7, расположенных на р. Унья и в окрестностях кордона Ужьюдин. Морфометрические признаки особей варьируют во всех обследованных ЦП (кроме ЦП 5) на среднем и высоком уровнях, самыми изменчивыми оказались длина соцветия и число цветков. Сходные данные получены при исследовании этого вида Л.В. Поярковой и Б.Д. Хасаншиным (1987) на территории Волжско-Камского заповедника. Только в ЦП 5 признаки стабильны, уровень варьирования, в основном, низкий ( $CV = 8-11.9$ ).

*G. repens* – зимнезеленая орхидея. Растение уходит под снег с зелеными листьями, которые продолжают функционировать в начале следующего вегетационного сезона, до появления новых (Орхидеи..., 1991). Размножается как вегетативным, так и семенным путем. Энтомофил, опыляется в основном шмелями, привлекая их слабым сладковатым запахом (Вахрамеева, Денисова, 1975; Kallunki, 1981). Возможно и самоопыление (Блинова, 2008а). В качестве консортов генеративной сферы отмечены мелкие муравьи, питающиеся нектаром цветков (Жирнова и др., 2008). Вегетативное возобновление происходит при помощи подземных побегов, развивающихся из почек на корневище (Вахрамеева, Денисова, 1975). Микосимбиотроф, микотрофные грибы содержатся не только в корнях, но и в осевой ча-

Таблица 23  
различных ценопопуляций (ЦП) в Печоро-Ильчском заповеднике

ЦП 11	ЦП 12	ЦП 13	ЦП 14	ЦП 15	ЦП 16	ЦП 17	ЦП 18	ЦП 19	ЦП 20
20.0±0.6 16.5	19.4±0.5 15.5	25.9±0.6 11.9	19.9±0.5 14.2	19.3±0.5 15.3	18.7±0.9 15.3	18.6±0.4 10.7	21.2±1.5 24.5	18.7±0.5 15.7	20.2±0.5 9.8
4.9±0.2 26.6	5.4±0.2 22.9	6.7±0.2 18.8	5.5±0.2 18.2	5.4±0.2 19.7	4.2±0.5 33.1	3.9±0.2 23.3	5.3±0.6 36.8	4.4±0.2 25.7	4.8±0.2 17.1
2.5±0.1 20.0	3.3±0.1 18.0	3.3±0.1 24.1	2.7±0.1 22.1	2.5±0.1 20.3	4.9±0.2 12.3	3.5±0.1 16.2	3.4±0.2 23.2	4.1±0.2 29.4	2.8±0.2 30.0
3.1±0.1 22.3	3.4±0.1 16.8	4.4±0.1 14.0	3.5±0.1 12.6	3.6±0.1 15.6	3.5±0.3 26.2	3.2±0.1 20.9	3.7±0.2 14.8	3.2±0.1 17.8	3.3±0.1 16.9
1.1±0.1 14.2	1.2±0.1 23.0	1.3±0.1 12.8	1.4±0.1 17.0	1.3±0.1 16.6	1.4±0.1 9.2	1.0±0.1 22.4	1.3±0.1 16.3	1.1±0.1 13.8	1.1±0.1 19.3
2.8±0.1 26.0	3.4±0.1 21.4	4.0±0.1 13.6	3.1±0.1 22.1	2.7±0.1 21.9	3.3±0.3 27.3	3.1±0.1 18.6	3.3±0.1 15.3	3.1±0.1 20.9	2.9±0.2 19.7
1.1±0.1 20.8	1.2±0.1 19.0	1.3±0.1 13.2	1.3±0.1 21.2	1.3±0.1 20.1	1.4±0.1 13.8	1.1±0.1 16.6	1.3±0.1 13.9	1.1±0.1 17.1	1.2±0.1 20.2
15.9±0.8 28.0	16.4±0.9 30.0	17.5±0.6 18.3	18.6±0.6 19.1	16.1±0.6 19.9	15.9±0.9 14.3	14.0±0.6 23.0	14.9±1.5 35.2	15.7±1.1 34.9	15.8±1.1 26.7
0.94	1.04	1.20	1.06	1.00	1.11	0.93	1.07	1.00	0.97



сти побега вплоть до розетки листьев, интенсивность микоризной инфекции высокая – 40-60% (Татаренко, 1995). Отмечена строгая видоспецифичность *G. repens* и ее грибного симбионта (Alexander, Hadley, 1983; Куликов, Филиппов, 1996). Цветет *G. repens* в августе.

***Gymnadenia conopsea*** (фото 28). Вегетативный однолетник с пальчатораздельным стеблекорневым тубероидом. Клубень пальчатораздельный, 4-6-лопастной. Стебель 25-39 (20-54) см высотой, при основании одет буроватыми влагалищами. Листья, в числе 3-4 (2-6), линейно-ланцетные, на верхушке колпачковидно-стянутые и образующие «башлычок», несколько вдоль сложенные, снизу килеватые, 7-15 (4-22) см длиной и 0.6-1.1 (0.3-1.6) см шириной. Соцветие – густой многоцветковый колос, 6-9 (3-15) см длиной, из 21-32 (6-53) цветков. Прицветники эллиптически-ланцетные, длиннозаостренные, в среднем 10-15 (7-18) мм длиной. Нижние прицветники обычно немного длиннее цветков или равны им, верхние – короче. Цветки – сидячие, лилово-розовые или светло-лилово-пурпурные до белых. Верхний листочек наружного круга околоцветника продолговатояйцевидный, тупой, на конце с «колпачком», 5.3-6.5 (4-8) мм длиной. Боковые наружные листочки эллиптические, отогнутые, неравнобокие, вдоль свернутые, отклонены несколько в стороны и вниз, 5.3-6.8 (4-8) мм длиной. Боковые листочки внутреннего круга короче, неравнобокие, широкояйцевидные с одной стороны и ланцетные с другой, постепенно суженные, тупые; вместе с верхним листочком наружного круга обращены вверх и образуют шлем. Губа трехлопастная, с тупыми лопастями, из которых средняя длиннее расходящихся боковых, 5-6 (4-8) мм длиной, 5-7 (4-8.5) мм шириной. Шпорец серповидно-изогнутый, длинный – 13-15 (до 18) мм длиной и около 1 мм шириной. Завязь сильно скрученная, 6-8 (5-10) мм длиной. Плод – удлинённая коробочка.

Самые изменчивые признаки генеративных особей *G. conopsea* – длина соцветия (CV = 19.8-30.5), число цветков (23.2-35.0) и размеры листьев. Высота растения, длина прицветника и число листьев варьируют на среднем уровне, размеры частей цветка – на низком.

По морфометрическим параметрам растения, произрастающие в разных условиях, отличаются между собой (табл. 24). Самые мелкие особи отмечены в ЦП 5 и 8. ЦП 8 – это единственная ЦП *G. conopsea* в заповеднике, расположенная на скалистом обнажении, все остальные обследованные нами ЦП находились на болотах. ЦП 5 располагается на границе предгорного и горного ландшафтных районов, и условия для произрастания растений здесь более суровые из-за близости Уральских гор. Отличаются также растения кокушника комарникового из ЦП бассейнов рек Илыч и Печора в основном по признакам генеративной сферы. Растения, произра-

Таблица 24  
**Морфометрические признаки генеративных особей *Gutierrezia solorzae* различных ценопопуляций (ЦП) в Печоро-Ильицком заповеднике**

Признак	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 3	ЦП 4	ЦП 5	ЦП 6	ЦП 7	ЦП 8
Высота растения, см	31.8±0.7 14.3	32.6±0.8 15.8	28.4±0.7 13.3	36.2±0.8 13.3	28.6±0.7 15.4	39.3±1.4 18.7	38.4±1.1 15.2	24.8±0.5 11.0
Длина соцветия, см	7.1±0.2 21.6	7.4±0.2 20.4	6.9±0.2 19.8	6.1±0.2 25.9	6.6±0.2 23.6	9.1±0.5 30.5	8.6±0.4 29.0	6.8±0.3 25.0
Число цветков, шт.	30.2±1.3 27.6	31.7±1.2 23.2	31.5±1.4 24.1	21.6±1.1 33.4	21.4±1.0 28.7	25.1±1.5 32.1	27.5±1.6 31.7	19.4±1.3 35.0
Число листьев, шт.	4.1±0.1 9.6	3.7±0.1 12.5	4.0±0.1 16.1	3.9±0.1 16.6	3.4±0.1 18.5	3.7±0.1 14.7	4.1±0.1 13.4	3.6±0.1 20.4
Длина первого листа, см	7.9±0.3 21.6	7.7±0.3 22.7	6.8±0.3 26.2	9.1±0.4 25.6	7.4±0.3 26.7	11.1±0.6 28.7	11.9±0.5 23.0	9.8±0.5 27.1
Ширина первого листа, см	0.7±0.1 4.2	0.9±0.1 28.3	0.8±0.1 20.3	0.9±0.1 26.7	0.7±0.1 24.7	0.8±0.1 26.4	1.1±0.1 22.6	0.8±0.1 27.0
Длина второго листа, см	10.6±0.3 15.3	10.2±0.3 15.9	9.4±0.4 20.8	11.6±0.4 23.4	8.7±0.3 21.1	13.0±0.5 19.2	15.3±0.5 18.1	12.3±0.5 20.1
Ширина второго листа, см	0.7±0.1 22.0	0.8±0.1 29.2	0.8±0.1 21.7	0.9±0.1 30.6	0.6±0.1 25.4	0.7±0.1 20.3	1.1±0.1 24.4	0.7±0.1 25.1
Плотность соцветия	4.3±0.2 22.0	4.3±0.1 17.2	4.6±0.2 19.9	3.6±0.1 25.9	3.2±0.1 18.3	2.8±0.1 18.1	2.8±0.1 18.1	2.9±0.1 19.6
Длина губы, мм	6.1±0.1 8.5	6.3±0.1 10.1	5.9±0.1 6.9	6.0±0.1 11.1	5.9±0.1 7.8	4.9±0.1 11.0	—	—
Длина верхнего лепестка, мм	6.2±0.1 7.1	6.5±0.1 8.1	6.1±0.1 8.3	5.3±0.1 8.7	5.3±0.1 10.5	5.4±0.1 9.8	—	—
Длина нижнего лепестка, мм	6.5±0.1 6.8	6.7±0.1 8.5	6.8±0.1 6.8	5.9±0.1 9.3	5.8±0.1 8.1	5.3±0.1 11.7	—	—
Длина шпорца, мм	14.0±0.2 9.5	15.3±0.2 8.5	14.6±0.2 8.9	13.4±0.2 11.1	13.9±0.2 8.9	13.7±0.2 7.7	—	—
Ширина шпорца, мм	1.2±0.1 9.9	1.1±0.1 8.5	1.3±0.1 10.4	1.1±0.1 9.9	0.9±0.1 14.9	0.9±0.1 12.2	—	—
Длина прицветника, мм	13.1±0.2 10.7	12.5±0.3 15.1	13.2±0.3 14.1	12.7±0.3 12.8	10.9±0.2 11.6	10.1±0.3 15.6	—	—
Ширина губы, мм	5.9±0.1 10.1	6.8±0.1 21.5	6.3±0.1 9.8	4.7±0.1 13.7	4.7±0.1 10.8	5.2±0.1 12.4	—	—
Длина завязи, мм	7.7±0.1 9.9	7.4±0.1 9.6	7.5±0.2 12.4	6.4±0.1 11.3	6.3±0.1 9.9	7.3±0.2 10.7	—	—
IVC	1.01	1.05	1.02	0.98	0.88	0.99	1.11	0.93

стающие в бассейне Ильча (ЦП 4-8), характеризуются меньшим количеством цветков в соцветии (на растение здесь приходится в среднем по 19-28 цветков, тогда как на Печоре (ЦП 1-3) – 30-32 шт.), более узкой губой цветка (4.7-5.2 и 5.9-6.8 мм соответственно), меньшими размерами лепестков (5.3-5.9 и 6.1-6.8 мм), шпорца (13.4-13.9 и 14-15.3 мм), длиной завязи (6.3-7.3 и 7.4-7.7 мм) и прицветников.

*G. conopsea* размножается преимущественно семенным путем (Вахрамеева и др., 1993). Вегетативное размножение выражено очень слабо: наблюдается при удалении первого дочернего тубероида менее чем у 5% особей в популяции (Татаренко, 1996). На северной границе ареала этот процесс протекает более интенсивно (Блинова, 1995). Вид относится к высокоспециализированным энтомофилам, его опылителями являются дневные и ночные насекомые – бабочки, мухи, пчелы, мотыльки (Ziegenspeck, 1936; Summerhayes, 1951; Nilsson, 1979; Фегри, Пейл, 1982). Цветки имеют приятный запах и содержат нектар (Вахрамеева и др., 1993). Микотрофное растение, интенсивность микоризной инфекции высокая – 48-75% (Татаренко, 1996). Цветет в июле.

***Listera cordata*** (фото 29). Многолетнее длиннокорневищное растение. Корневище тонкое, ползучее. Стебель в Печоро-Ильчском заповеднике 9-16 (6-20) см высотой. Листья сидячие, супротивные, в числе двух, расположены в центральной части стебля, треугольно-яйцевидные, с сердцевидным основанием, 1.6-3 (1-5) см длиной и 1.4-2.3 (0.7-3) см шириной. Соцветие – редкая малоцветковая кисть, 2-3 (1-5) см длиной, из 5-9 (3-15) цветков. Листочки околоцветника почти одинаковые, отклоненные, тупые, продолговато-эллиптические, наружные – зеленые, внутренние листочки и губа – фиолетово-пурпурные. Губа продолговатая, плоская, без шпорца, длиннее остальных листочков околоцветника, рассеченная до середины на две узколанцетные лопасти. Завязь – веретенообразная, голая. Плод – продолговато-овальная коробочка.

Нами обследованы морфометрические особенности генеративных побегов *L. cordata* из разных частей заповедника (табл. 25). На основе индекса жизнестойкости составлен ряд ухудшения условий для произрастания тайника сердцевидного: ЦП 8-4-5-3-6-2-7-11-9-10-11-1. Лучшие условия для реализации ростовых потенциалов складываются в предгорьях Северного Урала, несколько мельче растения этого вида в равнинном и горном ландшафтных районах резервата. Все признаки варьируют в обследованных ЦП на высоком и среднем уровнях. Самыми изменчивыми параметрами являются число цветков и длина соцветия.

Размножается *L. cordata* и семенным, и вегетативным путем. Цветки опыляются мелкими насекомыми (двукрылыми и перепон-

Таблица 25  
 Морфометрические признаки генеративных растений *Listera cordata* различных ценопопуляций (ЦП) в Печоро-Ильицком заповеднике

Признак	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 3	ЦП 4	ЦП 5	ЦП 6	ЦП 7	ЦП 8	ЦП 9	ЦП 10	ЦП 11
Высота растения, см	13.3±0.3 14.7	10.4±0.4 23.5	16.1±0.5 15.8	16.1±0.4 14.8	14.9±0.4 13.3	13.9±0.8 12.2	14.5±0.4 14.0	15.1±0.5 18.0	12.9±0.5 18.9	9.3±0.3 15.7	11.7±0.4 20.8
Длина листа, см	1.6±0.1 16.8	1.8±0.1 22.4	1.9±0.1 20.5	2.1±0.1 31.4	2.8±0.1 24.4	1.8±0.2 19.7	1.7±0.1 18.8	1.9±0.1 20.9	2.5±0.2 33.2	2.1±0.1 23.3	2.9±0.2 33.0
Ширина листа, см	1.4±0.1 16.3	1.6±0.1 22.7	1.6±0.1 20.8	1.8±0.1 14.9	2.0±0.1 12.9	1.6±0.1 15.9	1.7±0.1 18.5	1.7±0.1 17.0	2.0±0.1 12.7	2.1±0.1 17.1	2.3±0.1 11.3
Длина соцветия, см	2.2±0.1 22.6	2.1±0.1 24.9	3.0±0.1 22.3	3.2±0.1 25.9	1.9±0.1 15.9	1.7±0.3 32.1	2.0±0.1 33.4	2.2±0.2 47.1	2.0±0.1 14.3	1.7±0.1 18.3	2.3±0.1 15.9
Число цветков, шт.	6.8±0.3 22.3	9.0±0.5 32.8	6.2±0.3 26.5	7.0±0.3 22.1	5.5±0.2 21.2	6.5±0.6 19.9	5.0±0.3 26.5	5.2±0.3 27.8	6.0±0.2 18.3	7.4±0.3 21.2	7.6±0.3 25.0
IVC	0.92	0.98	1.07	1.15	1.09	1.05	0.98	1.18	0.93	0.92	0.97

чатокрылыми), которых привлекают неприятный запах и нектар (Ackerman, Mesler, 1979), реже наблюдается самоопыление (Варлыгина, 1995). Вегетативное возобновление осуществляется побегами, образующимися из почек на придаточных корнях – корневыми отпрысками (Виноградова, 1996; Ziegenspeck, 1936; Summerhayes, 1951 и др.). Почki закладываются на корнях прошлого года, и отпрыски развиваются аналогично сеянцам; они могут возникать на корнях как фотосинтезирующих экземпляров, так и подземных ювенильных растений (Виноградова, 1999а). Микосимбиотроф, интенсивность микоризообразования средняя – 30% (Татаренко, 1996). В заповеднике цветет в июле.

*Listera ovata* (фото 30). Многолетнее короткочеренное растение. Корневище толстоватое с многочисленными длинными шнуровидными корнями. Стебель 27-44 (17-61) см высотой, снизу – голый, сверху – железисто-опушенный. Листья широкояйцевидные, сидячие, со стеблеобъемлющим основанием, 7-10 (4-14) см длиной и 3.4-5.7 (2-9) см шириной. Листьев чаще два, реже встречаются трехлистные растения (в одной из обследованных нами ЦП около половины всех генеративных особей имели по три листа) (фото 31). Они сближены, по-

чти супротивные, расположены в центральной части стебля. Соцветие – многоцветковая кисть, 9-14 (4-24) см длиной, из 17-28 (8-46) цветков. Цветки мелкие, желтовато-зеленые. Листочки околоцветника почти одинаковой длины, сложены шлемом, три наружных листочка – яйцевидные, два внутренних – более узкие, линейно продолговатые. Губа более длинная, 0.8 (0.6-1.1) см, почти до половины надрезанная на две продолговатые лопасти, желтоватая. Завязь веретенообразная или почти шаровидная, нескрученная, опушенная. Плод – овальная коробочка, раскрывающаяся шестью щелями.

По морфометрическим параметрам растения в зависимости от условий произрастания несколько отличаются друг от друга (табл. 26). Самые крупные особи отмечены в ЦП 3 (IVC = 1.17) – единственной обследованной нами ЦП, расположенной в лесу (заболоченный ельник), остальные изученные ЦП этого вида находятся на болотах. Отличаются и экземпляры из бассейнов разных рек, в основном по высоте растения и длине соцветия. Так, генеративные особи *L. ovata* из верховий р. Печора (ЦП 1, 2) мельче (средняя высота побега составляет здесь 27-30 см, тогда как на Ильче – 38-44 см), с меньшей длиной (8-9 и 13-15 см соответственно) и большей плотностью соцветия (3 и 1-2 см). Морфометрические признаки варьируют в обследованных ЦП в основном на среднем и высоком уровнях.

Таблица 26

**Морфометрические признаки генеративных особей *Listera ovata* различных ценопопуляций (ЦП) в Печоро-Ильчском заповеднике**

Признак	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 3	ЦП 4	ЦП 5	ЦП 6
Высота растения, см	27.3±0.5 12.6	30.4±0.7 15.0	43.4±1.7 15.1	38.5±1.3 18.2	40.9±1.1 15.4	39.2±1.1 15.5
Длина соцветия, см	8.7±0.3 23.3	8.9±0.4 26.7	14.5±0.9 23.5	13.7±0.7 28.0	13.4±0.6 24.4	14.6±0.5 20.0
Длина первого листа, см	6.9±0.2 15.8	8.1±0.3 22.3	9.9±0.5 20.1	6.7±0.2 20.8	9.0±0.3 20.5	7.8±0.2 16.7
Ширина первого листа, см	4.0±0.1 17.3	4.3±0.1 21.5	5.7±0.2 16.5	3.4±0.1 19.7	5.2±0.3 27.3	3.9±0.1 18.6
Длина второго листа, см	7.6±0.2 16.6	8.4±0.3 22.6	9.9±0.5 21.9	6.7±0.2 19.6	8.6±0.3 21.4	8.2±0.2 14.3
Ширина второго листа, см	4.0±0.1 20.5	4.2±0.1 23.0	5.0±0.2 19.5	3.4±0.1 18.0	4.6±0.2 22.2	4.0±0.1 20.0
Число цветков, шт.	25.2±1.1 27.1	26.7±1.1 27.0	17.2±1.1 23.7	24.3±1.1 24.1	25.5±1.2 25.5	28.4±1.1 22.0
Длина губы, см	0.8±0.1 14.8	0.8±0.1 13.4	–	0.7±0.1 8.4	–	–
Плотность соцветия	3.0±0.1 30.1	3.1±0.1 22.3	1.2±0.1 19.2	1.8±0.1 29.3	1.9±0.1 18.7	2.0±0.1 16.5
IVC	0.90	0.97	1.17	0.92	1.12	1.05

Размножается *L. ovata* семенным и вегетативным путем. Энтомофил, опыляется мелкими двукрылыми и перепончатокрылыми (наездники, пилильщики), которых привлекает сладкий запах и открытый нектар в центральной бороздке цветка (Варлыгина, 1995). Возможно и самоопыление (Назаров, 1995; Блинова, 2008а; Prochazka, Velisek, 1983). Слабомикотрофное растение, прорастает и первые годы жизни проводит в присутствии грибов, затем полностью свободно от них (Татаренко, 1996). Цветет в конце июня – июле.

***Platanthera bifolia*** (фото 32). Вегетативный однолетник с утолщенным веретеновидным стеблекорневым тубероидом. Корневищные клубни продолговато-яйцевидные, на конце оттянутые в шнуroidное окончание. Стебель голый, ребристый, 32-44 (20-62) см высотой, при основании одет буроватыми влагалищами. Листья – в числе двух, 8-16 (4-21) см длиной и 2-4 (1-7) см шириной, яйцевидные, зеленые, к основанию суженные в черешок. Соцветие довольно рыхлое, многоцветковое, из 9-17 (4-30) цветков, цилиндрическое, 7-12 (4-19) см длиной. Прицветники ланцетные или узколанцетные, заостренные, 10-12 (8-16) мм длиной. Цветки белые, с сильным запахом. Средний листочек наружного круга – широкояйцевидный, выемчатый, 7-8 (4-10) мм длиной, вместе с двумя листочками внутреннего круга образует шлем. Два боковых листочка наружного круга отклоненные в стороны, неравносторонние, 8-10 (7-12) мм длиной. Листочки внутреннего круга – ланцетные, неравносторонние. Губа линейная, тупая, 9-12 (7-14) мм длиной и 1.7-1.9 (1.2-2.6) мм шириной. Шпорец тонкий, слегка изогнутый, на конце зеленоватый, 22-24 (19-29) мм длиной и около 1 мм шириной. Завязь сидячая, скрученная, 10-11 (8-14) мм длиной. Плод – коробочка, раскрывающаяся шестью продольными щелями.

Морфометрические признаки генеративных особей любки двулистной в Печоро-Илычском заповеднике даны в табл. 27. В равнинном районе (ЦП 1 и 2) растения более крупные, чем в предгорном (ЦП 3 и 4). Высота растений *P. bifolia* на равнине составляет 41-43 см, размер соцветия – 10-12 см, длина листьев 10-16 см, ширина – около 4 см. В предгорьях средняя высота растения – 33-40 см, длина соцветия – 7-9 см, длина листа – 8-12 см, ширина – около 3 см. Самые мелкие особи с наименьшим количеством цветков (в среднем по 9 шт. на растение) произрастают в ЦП 3, которая подвергается воздействию сенокосения. Размеры цветков любки двулистной в ЦП 2 и 4, которые расположены в сходных условиях (влажные леса), очень похожи, в ЦП 1 цветки более мелкие.

Во всех ЦП наиболее сильно варьируют длина соцветия (24.3-29.1%), число цветков (21.6-24.4%) и размеры второго листа. Размеры частей цветка варьируют на низком и среднем уровнях (7.9-18.9%).

Таблица 27

**Морфометрические признаки генеративных особей *Platanthera bifolia* различных ценопопуляций (ЦП) в Печоро-Ильчском заповеднике**

Признак	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 3	ЦП 4
Высота растения, см	40.5±1.4	43.2±1.1	33.9±0.8	40.1±1.0
	13.4	16.1	17.1	16.1
Длина соцветия, см	12.2±0.9	10.1±0.4	7.3±0.3	8.7±0.3
	27.5	26.1	29.1	24.3
Длина первого листа, см	15.9±0.6	13.6±0.4	9.2±0.2	11.8±0.3
	14.3	19.4	19.5	17.9
Ширина первого листа, см	4.1±0.2	4.1±0.1	3.4±0.1	2.9±0.1
	21.1	19.1	24.3	22.7
Длина второго листа, см	13.5±0.9	10.4±0.5	8.3±0.3	9.1±0.4
	24.1	29.6	21.7	30.5
Ширина второго листа, см	2.8±0.2	2.8±0.2	2.6±0.1	1.9±0.1
	26.1	37.0	29.1	37.3
Число цветков, шт.	16.1±0.9	15.3±0.5	9.2±0.2	17.1±0.6
	22.6	21.6	23.8	24.4
Плотность соцветия	1.4±0.1	1.6±0.1	2.4±0.1	2.0±0.1
	20.1	29.0	23.9	19.8
Длина губы, мм	9.3±0.3	11.8±0.2	–	11.3±0.2
	13.6	9.1		11.3
Длина верхнего лепестка наружного круга околоцветника, мм	6.9±0.1	8.5±0.1	–	8.2±0.1
	7.9	9.2		11.0
Длина нижнего лепестка наружного круга околоцветника, мм	8.3±0.2	10.4±0.1	–	9.9±0.1
	10.7	8.5		8.2
Ширина губы, мм	1.7±0.1	1.8±0.1	–	1.9±0.04
	18.9	17.1		12.2
Длина шпорца, мм	22.3±0.5	24.0±0.4	–	23.5±0.3
	9.2	9.9		8.1
Ширина шпорца, мм	0.9±0.04	1.1±0.02	–	1.1±0.2
	16.2	12.4		12.9
Длина прицветника, мм	9.8±0.3	11.6±0.3	–	12.4±0.2
	12.6	13.9		12.9
Длина завязи, мм	10.0±0.2	11.4±0.2	–	10.2±0.2
	9.8	11.9		9.9
IVC	1.03	1.06	0.92	0.98

По годам морфометрические признаки в изученных ЦП менялись незначительно (табл. 28). В 2000 г. в ЦП 1 достоверно увеличилась по сравнению с предыдущим годом высота растений (с 32 до 35 см) и длина соцветия (с 8 до 10 см), остальные признаки оставались стабильными. Вероятно, это связано с более ранней и теплой весной этого года, а также более теплым началом лета. В 2001 г. отмечено уменьшение размеров растений в обеих исследованных ЦП, так как лето этого года было более холодным, а 11 июня еще были заморозки. В этом же году в ЦП 1 наблюдали небольшое по-

Таблица 28  
**Морфометрические признаки генеративных растений *Platanthera bifolia* ЦП 1 и 3 в разные годы исследования**

Признак	ЦП 1					ЦП 3				
	1999 г.	2000 г.	C <sub>95</sub> 1999-2000	2001 г.	C <sub>95</sub> 2000-2001	2004 г.	C <sub>95</sub> 2001-2004	2000 г.	2001 г.	C <sub>95</sub> 2000-2001
Высота растения, см	31.6±0.9	35.3±1.3	2.3*	33.9±0.7	0.9	40.5±1.4	4.3*	37.1±0.6	33.9±0.8	3.0*
Длина соцветия, см	8.0±0.5	10.0±0.6	2.5*	9.4±0.3	2.7*	12.2±0.9	4.1*	7.6±0.3	7.3±0.3	0.8
Длина первого листа, см	14.9±0.4	14.7±0.6	0.2	12.7±3.1	2.7*	15.9±0.6	4.6*	10.8±0.3	9.2±0.2	4.0*
Ширина первого листа, см	3.5±0.1	3.7±0.2	0.7	3.1±0.1	3.1*	4.1±0.2	3.4*	4.1±0.1	3.4±0.1	4.3*
Длина второго листа, см	12.5±0.5	13.0±0.6	1.1	10.6±0.4	2.7*	13.5±0.9	2.5*	9.8±0.3	8.3±0.3	3.8*
Ширина второго листа, см	2.6±0.1	2.8±0.2	0.8	2.2±0.1	0.8	2.8±0.2	3.5*	3.1±0.1	2.6±0.1	2.9*
Число цветков, шт.	11.5±0.6	10.3±0.6	1.3	12.3±0.8	2.1*	16.1±0.9	3.8*	16.6±0.5	17.1±0.6	0.7
IVC	1.00	1.06		0.95		1.21		1.03	0.92	

\* Отмечены значения критерия Стьюдента (C<sub>95</sub>), достоверные при 95%-ном доверительном интервале.

вышение числа цветков (с 10 до 12 шт.). Наибольших размеров растения достигли в 2004 г., который характеризуется наиболее оптимальными погодными условиями (теплый год с достаточным увлажнением).

Размножается *P. bifolia* почти исключительно семенами. Энтомофил, опыляется ночными бабочками (Фегри, Пейл, 1982). Вегетативное размножение, вследствие развития двух почек на материнской особи, наблюдается очень редко (Быченко, 1992; Перебора, 2002). Любка двулистная – сильно микотрофное растение, интенсивность микоризной инфекции 75% (Татаренко, 1996). Выявлена высокая видоспецифичность этой орхидеи и ее грибного симбионта (Куликов, Филиппов, 1998). Цветет во второй половине июня – июле.

Анализ внутривидовой изменчивости орхидных на территории Печоро-Ильчского заповедника показал сходный уровень варьирования одноименных признаков растений. На высоком уровне варьируют длина соцветия, число цветков, а также ширина брактей у башмачков. Размеры листьев, их число, высота растений изменяются, в основном, на среднем, реже – на высоком уровнях. Наименее лабильными оказались признаки частей цветка (длина лепестков, размеры губы, шпорца и т.д.), за исключением длины средней доли губы у некоторых видов рода *Dactylorhiza*. По окраске



цветков самым вариабельным является *Dactylorhiza maculata*, в ЦП этого вида встречаются растения с разной интенсивностью окраски цветка (от лиловой до белой). У *D. hebridensis* фон губы цветка также бывает белым, но всегда присутствует рисунок из ярких лилово-малиновых или фиолетовых полос. Из редких отклонений нами было встречено растение *D. maculata*, все цветки которого были с тремя губами (фото 6).

У видов, произрастающих в различных биотопах, наблюдается изменчивость морфометрических признаков, обусловленная различиями в экологических условиях. Так, растения *Corallorhiza trifida* и *Listera ovata* из лесных местообитаний оказались крупнее особей этих видов, растущих на болотах. Отличались и растения *Dactylorhiza incarnata* из болотных местообитаний и с бечевников, прежде всего большей высотой побегов и более крупными размерами цветков. Особи *Gymnadenia conopsea* и *Cypripedium calceolus*, растущие на болотах, несколько крупнее, чем растения, произрастающие на известняках.

Для видов орхидных, имеющих в заповеднике довольно широкое распространение, отмечена географическая (ландшафтная) изменчивость. Например, у *Coeloglossum viride* наблюдается постепенное уменьшение габитуса растений по градиенту от предгорий к горно-тундровому поясу. Растения *Platanthera bifolia*, произрастающие в равнинном районе, крупнее, чем особи из предгорного ландшафтного района резервата. У ряда видов рода *Dactylorhiza* (*D. maculata*, *D. incarnata*) растения на севере резервата, в бассейне р. Ильч, мельче, у *Gymnadenia conopsea* это касается прежде всего генеративной сферы (уменьшается число цветков и их размеры). Цветки *D. maculata* и *D. hebridensis*, напротив, крупнее в горном ландшафтном районе заповедника.

Погодные условия оказывают на габитус растений меньшее влияние, чем экологические. Более изменчивы морфометрические признаки стеблекорневых видов. При ухудшении погодных условий уменьшаются размеры листьев и высота растений. На число цветков влияют погодные условия предыдущего вегетационного сезона, когда закладывается генеративная сфера орхидных. Мало изменяются по годам размеры цветков.

Для видов, у которых было изучено более шести ЦП, вычислен индекс размерной пластичности – ISP (табл. 29). Максимальный показатель ISP отмечен для *Coeloglossum viride*, который произрастает в самых разнообразных условиях. Минимальное значение индекса выявлено для *Cypripedium guttatum*, у растений которого морфометрические признаки очень консервативны и практически не меняются в зависимости от нахождения в различных частях заповедника и погодных условий. У остальных видов величина данного показателя находится примерно на уровне 1.3.

Таблица 29

**Индекс размерной пластичности некоторых видов орхидных  
Печоро-Ильчского заповедника**

Виды орхидных	Число обследованных ценопопуляций вида	Индекс размерной пластичности (ISP)
<i>Coeloglossum viride</i>	12	1.68
<i>Cypripedium guttatum</i>	15	1.21
<i>Dactylorhiza hebridensis</i>	16	1.32
<i>D. incarnata</i>	6	1.31
<i>D. maculata</i>	17	1.30
<i>Epipactis atrorubens</i>	9	1.33
<i>Goodyera repens</i>	20	1.36
<i>Gymnadenia conopsea</i>	8	1.26
<i>Listera cordata</i>	11	1.28
<i>L. ovata</i>	6	1.30

Таким образом, наиболее изменчивыми являются морфометрические параметры у орхидных со стеблекорневыми тубероидами, их внешний облик меняется в зависимости от особенностей ландшафта, экологических и погодных условий. Корневищные виды в этом отношении более консервативны.

## Глава 7

### СОСТОЯНИЕ И СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ОРХИДНЫХ В ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

#### *Calypso bulbosa*

Единственная изученная нами ЦП калипсо луковичной в Печоро-Илычском заповеднике в 2006 г. была представлена 24 растениями, которые располагались на площади 12 м<sup>2</sup>. В 2008 г., по данным А.В. Бобрецова (устное сообщение), она насчитывала 33 растения. Ценопопуляции этого вида малочисленны и в других частях его ареала (Татаренко, 1996; Пучнина, 1999а). Онтогенетический спектр обследованной нами ЦП (рис. 28) нормальный полночленный с максимумом на взрослых вегетативных растениях (54.2%). В целом для вида характерны правосторонние спектры (Пучнина, Захарченко, 1994; Блинова, 1995; Куликов, 1997).

#### *Coeloglossum viride*

Обследовано 12 ЦП *C. viride*, их характеристика приведена в табл. 30. Численность ЦП пололепестника зеленого в Печоро-Илычском заповеднике низкая – несколько десятков растений. Такие небольшие ЦП характерны для данного вида и в других районах его произрастания (Экзерцова

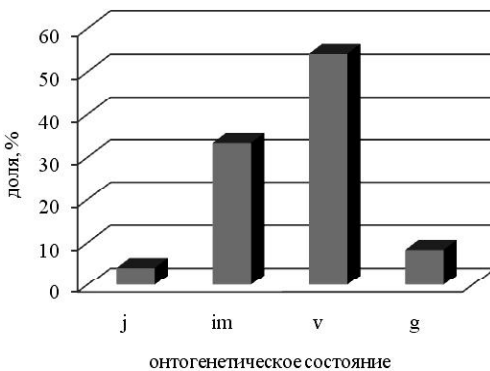


Рис. 28. Онтогенетический спектр ЦП *Calypso bulbosa* в Печоро-Илычском заповеднике.

и др., 1987; Вахрамеева и др., 2003; Блинова, 2009; Orchids..., 2008). Средняя плотность размещения особей в ЦП вида в заповеднике составляет 0.4-2.2 экз. на 1 м<sup>2</sup>. Иногда вокруг цветущих экземпляров наблюдаются небольшие скопления молодых растений. Это связано с тем, что *C. viride* – микосимбиотроф, его семена прорастают только в присутствии микоризообразующих грибов, а рядом

с материнском растением активность микоризных грибов выше (Татаренко, 1996, 1997).

Анализ онтогенетических спектров изученных ЦП показал, что они различаются незначительно (табл. 30). В большинстве случаев спектры правосторонние, с максимумом на генеративных растениях. Это связано с более длительным нахождением особей в данной фазе онтогенеза и, как следствие, их накоплением в ЦП. Такая особенность свойственна ЦП *S. viride* по всему его ареалу (Вахрамеева и др., 2003). Большая доля молодых растений отмечена только в ЦП 8: ювенильные и имматурные особи в сумме составляют более 60%. Кроме того, ЦП 8 характеризуется самой высокой численностью и плотностью среди изученных ЦП. Можно предположить, что данное явление связано с «волнами возобновления», которые наступают у орхидных после одного или нескольких лет, особенно благоприятных для плодоношения и прорастания семян, но для окончательного решения данного вопроса необходимо проведение мониторинговых исследований. Высокое число молодых растений в отдельных ЦП этого вида было отмечено ранее другими исследователями (Антонова, Паланов, 1999; Жирнова, 1999).

Пять изученных ЦП – неполночленные. В ЦП 2 отсутствуют взрослые вегетативные особи. Это, возможно, объясняется тем, что некоторые растения этого вида пропускают в своем развитии данное онтогенетическое состояние. Нами обнаружены особи *S. viride* со всеми признаками имматурных растений, но с зачатком соцветия в почке возобновления дочернего тубероида. Т.В. Жирновой (1999)

Таблица 30  
Характеристика ценопопуляций *Coeloglossum viride*  
в Печоро-Илычском заповеднике

№ ЦП	Численность ЦП, растений	Плотность ЦП, экз. на 1 м <sup>2</sup>	Онтогенетический спектр ЦП, %			
			j	im	v	g
1	40	0.8	12.9	22.6	9.7	54.8
2	18	0.4	22.2	22.2	0	55.6
3	20	0.6	5.3	31.6	15.8	47.4
4	7	0.4	0	0	25.0	75.0
5	12	0.4	0	0	8.3	91.7
6	47	1.2	19.6	19.6	15.2	45.7
7	Около 100	1.1	8.5	38.3	2.1	51.1
8	Более 100	2.2	22.7	31.8	22.7	22.7
9	23	1.1	0	8.7	17.4	73.9
10	12	1.2	0	8.3	25.0	66.7
11	60	1.7	11.8	7.8	25.5	54.9
12	36	1.2	2.8	16.7	27.8	52.8

на Южном Урале также отмечены случаи перехода растений *C. viride* из имматурного состояния в генеративное. В ЦП 10 и 11 нет ювенильных растений, в ЦП 4, 5 – ювенильных и имматурных. По данным J.H. Willems, C. Melser (1998), многие особи этого вида проводят значительную часть онтогенеза (включая имматурную и ювенильную стадии) под землей.

На рис. 29 представлен базовый онтогенетический спектр *C. viride* на Северном Урале (правосторонний с максимумом на генеративных особях).

Он соответствует характерному спектру вида – правосторонний, с максимумом на генеративных, реже взрослых вегетативных особях (Вахрамеева и др., 2003). Это определяется биологическими потенциями *C. viride* и свидетельствует о благоприятных условиях для произрастания данного вида на обследованной территории и устойчивом состоянии его ЦП.

### *Corallorhiza trifida*

В заповеднике изучены три ЦП вида, их характеристика приведена в табл. 31. Численность обследованных ЦП небольшая – от 32 до 73 растений со средней плотностью размещения 0.8–1.5 особей на 1 м<sup>2</sup>. ЦП 2, расположенная в заболоченном лесу, несколько крупнее ЦП 1 и 3, находящихся на болотах. Встречаемость составила 34.0–37.5%. Низкая численность свойственна ЦП этого вида и в других регионах. Так, Н.В. Марковской с соавторами (Орхидные..., 2007)

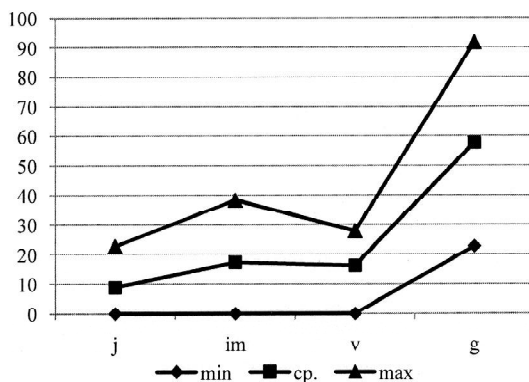


Рис. 29. Базовый онтогенетический спектр *Coeloglossum viride* на Северном Урале. Здесь и далее: по горизонтали – онтогенетическое состояние особей; по вертикали – минимальные, средние и максимальные доли особей различных онтогенетических состояний, %.

Таблица 31

### Характеристика ценопопуляций *Corallorhiza trifida* в Печоро-Илычском заповеднике

№ ЦП	Численность ЦП, растений	Плотность ЦП, экз. на 1 м <sup>2</sup>	Встречаемость, %
1	32	0.8	37.5
2	73	1.5	34.0
3	41	1.4	33.3

для Карелии, И.В. Блиновой (2009) для Мурманской области приводятся сведения о ЦП этого вида, насчитывающих до 21 растения, П.Л. Горчаковским и Н.И. Игошевой (2003) для Среднего Урала – 20-30 особей, Т.Н. Виноградовой (1999б) для п-ова Киндо – до 80 экз. Растения этого вида ведут подземный образ жизни, питаются за счет гриба, появляясь на поверхности только во время цветения. Весь жизненный цикл *C. trifida* длится 3-5 лет (Виноградова, 1999б).

### *Cypripedium calceolus*

Обследовано четыре ЦП вида (табл. 32). ЦП 1 представлена все-го одним клоном, состоящим из 13 растений. Численность ЦП 2 и 3 – несколько десятков растений, ЦП 4 – около 500, они распространены отдельными куртинами, находящимися на некотором удалении друг от друга, насчитывающими от двух до 50 побегов. *C. calceolus* относится к видам короткокорневищной жизненной формы (Татаренко, 1996), для которых характерны такие довольно компактные скопления. Средняя плотность размещения особей в ЦП башмачка настоящего в заповеднике составляет 7.6-19.7 побегов на 1 м<sup>2</sup> (максимальная – до 52 побегов). Сходные данные о численности ЦП этого вида получены Л.В. Пучниной (1999б) для Архангельской области. Л.В. Тетерюк (2003а, 2007) для Республики Коми приводит численность ЦП *C. calceolus* в 100-500 побегов для известняковых склонов Южного и Среднего Тимана и до 1500 экз. – для заболоченных лесов (заказники «Важъелью» и «Сыктывкарский»). В Московской области численность ЦП этого вида также сильно варьирует – от одиночных растений до 1500 особей (Orchids..., 2008).

Онтогенетические спектры изученных нами ЦП – правосторонние, с максимумом на взрослых растениях, что согласуется с данными исследований других авторов, проведенных в разных районах произрастания *C. calceolus*: в Республике Коми (Тетерюк, 2003а), на Среднем и Южном Урале (Куликов, 1995; Ишмуратова и др., 2003б), в Мурманской (Блинова, 1995), Архангельской (Пучнина, 1999б) и Московской областях (Денисова, Вахрамеева, 1978), в Карелии (Дьяч-

Таблица 32

**Характеристика ценопопуляций *Cypripedium calceolus*  
в Печоро-Илычском заповеднике**

№ ЦП	Численность ЦП, побегов	Плотность ЦП, экз. на 1 м <sup>2</sup>	Онтогенетический спектр ЦП, %			
			j	im	v	g
1	13	–	0	0	15.4	84.6
2	Более 100	8.5	8.8	17.6	26.5	47.1
3	Более 200	7.6	6.6	33.6	42.1	17.8
4	Около 500	19.7	3.0	39.6	42.6	14.7

кова и др., 1997), Приморье (Татаренко, 1996), во Владивостоке (Врищ, 1987) и в Беларуси (Михальчук, 2003). Для вида более характерно вегетативное возобновление (Кулль, 1987). Вегетативное потомство обычно относится к тому же онтогенетическому состоянию, что и материнское, или немного омоложено и образовано от вегетативных и генеративных особей (Татаренко, 1996).

Онтогенетический спектр ЦП 1 – неполночленный, с максимумом на генеративных побегах и отсутствием ювенильных и имматурных особей. В данной ЦП затруднено семенное размножение, так как молодые растения появляются только благодаря ему и развиваются при наличии грибов – микоризообразователей. По данным И.В. Блиновой (Blinova, 2002), на северной границе ареала существуют два основных фактора, неблагоприятно воздействующих на ЦП *S. calceolus* – короткий и холодный вегетационный сезон и недостаток специфических опылителей. Возможно, именно второй фактор препятствует семенному размножению в данной ЦП. Онтогенетический спектр ЦП 2 – полночленный, с доминированием генеративных побегов (47.1%). В ЦП 3 и 4 максимум приходится на взрослые вегетативные побеги (42.1-42.6%). Довольно значительна в них и доля имматурных особей. Наличие ювенильных растений семенного происхождения в ЦП 2-4 (3.0-8.8%) свидетельствует о том, что численность в них поддерживается не только вегетативным возобновлением.

Таким образом, ЦП 2-4 находятся в устойчивом состоянии, о чем свидетельствуют высокая плотность, наличие молодых особей семенного происхождения и преобладание в онтогенетических спектрах взрослых растений. Опасение вызывает лишь состояние ЦП 1 – она малочисленна и в ней отсутствует семенное возобновление.

### *Cypripedium guttatum*

Обследовано 15 ЦП вида, их характеристика приведена в табл. 33. *S. guttatum* образует в резервате довольно крупные ЦП, насчитывающие от нескольких сотен до тысяч побегов. Исключение составляют две ЦП из бассейна р. Унья (ЦП 8, 9) с несколькими десятками побегов. В ЦП 3 в 1986 г. насчитывалось 450 растений (Федотов, 1987). За последние 18 лет количество особей в данной ЦП возросло до 1100 при увеличении занимаемой ими площади, что говорит об ее устойчивом состоянии с тенденцией к расширению. Самая крупная ЦП башмачка пятнистого в Печоро-Илычском заповеднике расположена на скалах напротив устья р. Большой Шежым и насчитывает свыше 5000 побегов.

*S. guttatum* размножается в основном вегетативно, за счет интенсивного ветвления корневища формируются обширные клоны-куртины (фото 33), насчитывающие десятки или сотни побегов (Бы-

Характеристика ценопопуляций *Cypripedium guttatum*  
в Печоро-Ильчском заповеднике

Таблица 33

№ ЦП	Численность ЦП, побегов	Плотность ЦП, экз. на 1 м <sup>2</sup>	Онтогенетический спектр ЦП, %			
			j	im	v	g
1	800	31.9	9.0	55.4	25.0	10.6
	Около 1000	58.0	0.6	47.7	40.8	10.9
2	2000	59.0	4.5	57.6	33.9	4.0
3	Более 1000	12.9	9.6	54.8	29.1	6.5
4	Более 5000	55.6	4.3	68.0	23.0	4.7
5	2000	102.5	11.0	61.5	16.1	11.5
6	Более 2000	92.0	6.5	51.1	29.9	12.5
7	Более 100	20.7	7.0	48.9	33.3	10.8
8	60	7.0	3.8	38.5	34.6	23.1
9	140	20.0	4.1	45.5	35.0	15.4
10	1920	64.0	0.5	33.9	30.2	35.4
11	905	181	1.6	43.3	42.5	12.6
12	183	16.6	2.7	45.9	43.7	7.7
13	330	21.7	4.6	48.5	40.8	6.2
14	2500	73.5	15.6	69.4	10.9	4.1
15	Несколько тысяч	53.0	9.9	46.2	30.7	13.2

ченко, 2009; Орхидные..., 2004). Башмачок пятнистый относится к видам длиннокорневищной жизненной формы (Татаренко, 1996), и для него, в отличие от башмачка настоящего, характерны большие по площади куртины, которые могут достигать размера нескольких десятков квадратных метров. Средняя плотность таких скоплений в Печоро-Ильчском заповеднике составляет 12-102 побега на 1 м<sup>2</sup>. Подобная плотность скоплений этого вида (18-100 побегов на 1 м<sup>2</sup>) отмечена и Л.В. Тетерюк (2003б) для обнажений Среднего и Южного Тимана.

Онтогенетические спектры обследованных нами ЦП *C. guttatum* имеют сходный характер, максимум в них приходится на группу имматурных растений (табл. 33). В других частях ареала этого вида в ЦП преобладают взрослые вегетативные побеги (Денисова, Вахрамеева, 1976; Виноградова, Цепляева, 1991; Татаренко и др., 1999; Тетерюк, 2003б; Ишмуратова и др., 2003б). Это свидетельствует об активном вегетативном размножении. Оно происходит у этого вида с частичным омоложением потомства до взрослого вегетативного и имматурного состояний (Татаренко, 1996). Высокое число имматурных побегов в обследованных нами ЦП, возможно, связано и с их нахождением на границе ареала вида и суровыми условиями из-за близости гор Урала. ЦП 1 была изучена в 2003 и 2007 гг., за это



время несколько выросли показатели ее численности и плотности, в онтогенетических спектрах максимум приходится на имматурные побеги.

Базовый онтогенетический спектр башмачка пятнистого в заповеднике представлен на рис. 30. Он полночленный левосторонний с доминированием имматурных побегов. Присутствие ювенильных особей в изученных нами ЦП (0.5-15.6%) свидетельствует и о наличии в них семенного размножения.

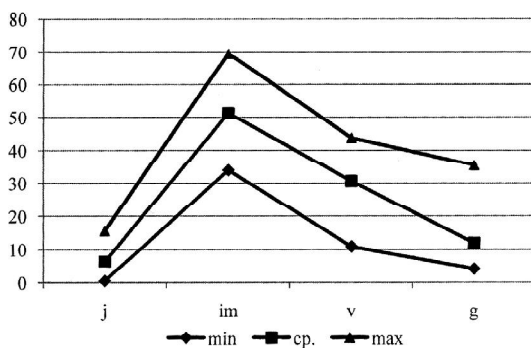


Рис. 30. Базовый онтогенетический спектр *Cypripedium guttatum* в Печоро-Илычском заповеднике.

### *Dactylorhiza cruenta*

В резервате обследована одна ЦП вида. Исследования проводили в течение четырех лет с – 2000 по 2002 г. и в 2006 г. ЦП довольно многочисленная (несколько сотен особей). Ее плотность невелика – 0.9-1.5 особей на 1 м<sup>2</sup> (табл. 34). На юге Республики Коми в заказнике «Важьелью» обнаружена более крупная ЦП этого вида с численностью в несколько тысяч растений при плотности 8-10 особей на 1 м<sup>2</sup>.

В 2000 и 2001 гг. в онтогенетическом спектре обследованной нами ЦП в заповеднике преобладали генеративные растения. Правосторонний онтогенетический спектр отмечен у *D. cruenta* в Вологодской (Orchids..., 2008), Иркутской (Виноградова, Цепляева, 1991) областях и Забайкалье (Казаева, 2009). Это связано с более длительным нахождением растений видов рода *Dactylorhiza* в данной фазе онтогенеза (Татаренко, 1996; Вахрамеева, 2000 и др.). В 2002 г. после холодного и избыточно влажного лета 2001 г. доля генеративных особей уменьшилась.

Таблица 34

#### Характеристика ценопопуляций *Dactylorhiza cruenta* в разные годы

Год изучения	Плотность ЦП, экз. на 1 м <sup>2</sup>	Онтогенетический спектр ЦП, %			
		j	im	v	g
2000	0.9		50.0		50.0
2001	0.9		40.0		60.0
2002	1.5	19.0	33.0	28.0	20.0
2006	0.8	9.5	26.2	35.7	28.6

***Dactylorhiza hebridensis***

Обследовано 16 ЦП *D. hebridensis*. Пальчатокоренник гебридский образует в заповеднике довольно крупные ЦП, численностью до нескольких сотен особей. Это согласуется с литературными данными о формировании в природе многочисленных ЦП этого вида (Вахрамеева, 2000). Плотность размещения растений в изученных нами ЦП колеблется от 1.2 до 11.2 экз. на 1 м<sup>2</sup> (табл. 35). Особи размещены в пределах ЦП неравномерно, молодые растения иногда образуют небольшие скопления вокруг цветущих особей. ЦП открытых травянистых местообитаний характеризуются высокой встречаемостью *D. hebridensis* – 64-97% (фото 34), в ЦП 1 и 4, расположенных в сосняках, встречаемость ниже – 32-40%.

Онтогенетические спектры изученных ЦП *D. hebridensis* несколько различаются между собой (табл. 35). Так, в ЦП 5 и 8, находящихся на лугах, подвергающихся ежегодному сенокосению, спектры правосторонние, с максимумом на генеративных растениях и низким содержанием ювенильных особей. Это результат антропогенного воздействия: семенное возобновление здесь ослаблено, так как при сенокосении повреждаются генеративные побеги орхидных в тот период, когда семена еще не созрели. Онтогенетические спек-

Таблица 35

**Характеристика ценопопуляций *Dactylorhiza hebridensis*  
в Печоро-Илычском заповеднике**

№ ЦП	Плотность ЦП, экз. на 1 м <sup>2</sup>	Встречаемость, %	Онтогенетический спектр ЦП, %			
			j	im	v	g
1	1.9	40.0	14.0	33.0	18.0	34.0
2	5.7	72.0	27.9	21.0	18.8	32.3
3	2.7	64.0	8.2	24.6	34.3	32.8
4	1.2	32.0	38.7	30.6	14.5	16.1
5	2.8	96.7	4.5	12.5	7.0	76.0
6	2.5	93.3	42.7	23.4	11.3	22.6
7	3.0	80.0	24.0	28.0	14.7	33.3
8	5.0	85.0	4.0	17.5	9.2	69.3
9	4.3	85.7	32.3	40.3	4.8	22.6
10	9.2	94.1	33.8	42.0	8.3	15.9
11	6.9	75.0	18.9	38.7	8.1	34.2
12	6.9	78.0	22.7	51.1	13.0	13.0
13	4.5	93.3	30.1	49.3	9.6	11.0
14	8.1	90.0	9.9	16.9	15.3	57.9
15	11.2	86.7	8.6	27.0	14.8	49.6
16	5.5	93.3	14.0	35.4	20.7	29.9

ры ЦП 4, 6, 9, 10, 12 и 13 левосторонние, максимум в них приходится на молодые растения (ювенильные и имматурные особи в сумме составляют более 65%). Остальные обследованные ЦП *D. hebridensis* являются нормальными, полночленными, двухвершинными, с преобладанием генеративных и имматурных растений.

Базовый онтогенетический спектр вида в заповеднике полночленный

двухвершинный, с максимумами на имматурных и генеративных особях (рис. 31). Полученные нами данные несколько отличаются от данных других авторов. В Московской области (Татаренко, 1996) и Прибайкалье (Виноградова, Цепляева, 1991) в ЦП этого вида преобладают генеративные особи, в Карелии (Орхидные..., 2007) – взрослые вегетативные растения. Базовый спектр *D. hebridensis* в заповеднике близок к таковому в Ленинградской области (Ивасенко, 2003): 14:36:20:30 (j:im:v:g), однако отличается от него повышенной долей ювенильных растений (21%). Мы связываем большую долю молодых особей в изученных ЦП *D. hebridensis* с довольно суровыми условиями произрастания. Преобладание молодых растений в составе ЦП стеблекорневых орхидных в экстремальных условиях существования отмечено ранее и другими исследователями (Вахрамеева и др., 1987; Экзерцева и др., 1987).

### *Dactylorhiza incarnata*

Изучено шесть ЦП пальчатокоренника мясо-красного. Обследованные ЦП *D. incarnata* небольшие по численности, насчитывают несколько десятков, реже сотен растений. Особи размещены неравномерно, молодые растения иногда образуют небольшие скопления вокруг цветущих экземпляров, что связано с преимущественным прорастанием молодых растений рядом с материнским. Средняя плотность размещения особей в ЦП – 1-4 экз. на 1 м<sup>2</sup> (табл. 36). Небольшие ЦП со средней плотностью 1-5 особей на 1 м<sup>2</sup> свойственны этому виду по всему ареалу, лишь изредка *D. incarnata* образует ЦП из нескольких сотен растений (Вахрамеева, 2000). Например, в Московской и Брянской областях ЦП этого вида насчитывают 100-300 особей (Железная, 2009), в Карелии – 200-300 (Орхидные..., 2007),

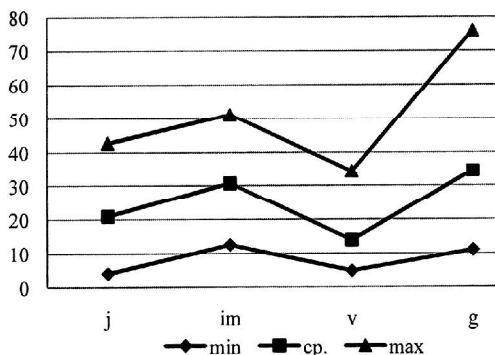


Рис. 31. Базовый онтогенетический спектр *Dactylorhiza hebridensis* в Печоро-Илычском заповеднике.

на территории Республики Коми (в заказнике «Белая Кедва») – до 100 (Тетерук, 2007).

Онтогенетические спектры изученных ЦП – нормальные, полночленные, с преобладанием молодых особей, а также высоким числом генеративных растений. Средний спектр всех исследованных нами ЦП в заповеднике составил 23:36:11:30 (j:im:v:g). Он двухвершинный, с максимумами на имматурной и генеративной онтогенетических группах. Базовый спектр вида для европейской части России составляет 12:24:40:24 (Вахрамеева, 2000). Большой процент молодых особей, по сравнению с ЦП, произрастающими в более южных регионах России, указывает на некоторую растянутость онтогенеза, обусловленную положением обследованных нами ЦП вблизи северной границы распространения вида.

Многолетние наблюдения за ЦП 1 показали, что численность и плотность этой ЦП оставались стабильными (табл. 36). В онтогенетическом спектре преобладали имматурные и генеративные растения, их соотношение несколько менялось. Например, доля цветущих растений повысилась в 2001 г. после благоприятного по погодным условиям 2000 г. и снизилась в 2002 г. после холодного и избыточно влажного лета 2001 г.

### *Dactylorhiza maculata*

Изучено 17 ЦП *D. maculata*, их характеристика приведена в табл. 37. Численность ЦП пальчатокоренника пятнистого варьирует в разных частях его ареала. В Печоро-Ильчском заповеднике она составляет от нескольких десятков до сотен растений со средней плотностью размещения от 0.8 до 50 экз. на 1 м<sup>2</sup>. В Московской области ЦП этого вида немногочисленные – до 40-60 особей (Вахра-

Таблица 36  
Характеристика ценопопуляций *Dactylorhiza incarnata*  
в Печоро-Ильчском заповеднике

№ ЦП	Год наблюдений	Плотность ЦП, экз. на 1 м <sup>2</sup>	Онтогенетический спектр ЦП, %			
			j	im	v	g
1	2000	0.7	25.6	30.0	13.3	31.1
	2001	1.0	10.6	26.5	12.9	50.0
	2002	1.0	12.0	51.0	14.0	23.0
	2006	1.3	30.3	31.8	12.1	25.8
2	2005	3.7	33.7	38.5	13.9	13.9
3	2005	1.7	11.9	29.8	10.7	47.6
4	2003	1.1	14.3	51.8	10.7	23.2
5	2008	3.1	27.0	20.0	14.0	39.0
6	2008	1.6	18.4	46.9	2.0	32.7

Таблица 37

Характеристика ценопопуляций *Dactylorhiza maculata* в Печоро-Илычском заповеднике

№ ЦП	Плотность ЦП, экз. на 1 м <sup>2</sup>	Онтогенетический спектр ЦП, %			
		j	im	v	g
1	4.2	10.0	37.0	29.0	25.0
2	2.6	12.4	31.0	17.1	39.5
3	2.2	7.2	27.9	25.2	39.6
4	9.3	23.3	39.3	19.6	17.7
5	2.5	19.1	26.9	8.7	45.2
6	0.6	6.5	9.7	22.6	61.3
8	7.1	21.9	33.4	7.6	37.1
9	1.1	9.4	12.5	28.1	50.0
10	50.1	35.8	31.8	17.2	15.2
11	0.8	5.1	33.3	17.9	43.6
12	5.0	32.7	45.6	6.9	14.3
13	6.2	21.9	35.4	19.9	22.8
14	2.5	1.6	11.8	22.0	64.6
15	14.0	27.9	34.7	18.5	18.8
16	12.1	22.8	38.0	15.7	23.5
17	4.1	8.1	26.6	23.4	41.9

меева, 2000), в Мурманской области их численность составляет от 25–60 (Блинова, 2009) до 600 растений (Экзерцова и др., 1987), в Карелии – от единичных особей до 500 растений и более (Дьячкова, 1998; Орхидные..., 2007).

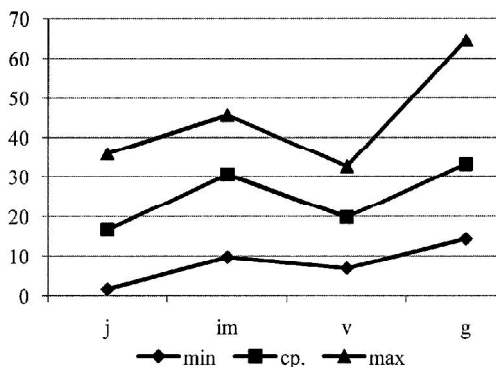


Рис. 32. Базовый онтогенетический спектр *Dactylorhiza maculata* в Печоро-Илычском заповеднике.

Онтогенетические спектры ЦП *D. maculata* в Печоро-Илычском заповеднике характеризуются преобладанием имматурных и/или генеративных растений. В ряде ЦП, особенно находящихся в горном ландшафтном районе резервата и на его границе, доминируют молодые особи, так как более суровые условия обитания обуславливают замедленное развитие растений на ранних стадиях онтогене-

за. Левосторонние спектры отмечены и в Мурманской области (Экзерцова и др., 1987). В целом, ЦП этого вида по ареалу очень лабильны по онтогенетической структуре. В литературе приводятся все типы онтогенетических спектров *D. maculata*: с преобладанием молодых экземпляров (Экзерцова и др., 1987), генеративных растений (Орхидные..., 2007), с высоким числом и имматурных, и генеративных особей (Дьячкова, 1998).

Базовый онтогенетический спектр вида в Печоро-Илычском заповеднике нормальный, двухвершинный, с преобладанием имматурных (31.3%) и генеративных (32.8) растений (рис. 32).

### *Dactylorhiza russowii*

Изучено три ЦП вида в заповеднике. Они довольно многочисленны – несколько сотен растений со средней плотностью размещения – 4.0-5.5 экз. на 1 м<sup>2</sup>. Онтогенетические спектры обследованных ЦП полночленные (рис. 33). В ЦП 2 максимум приходится на имматурные особи (47.8%), в остальных – на генеративные (33.8-41.8%) при большом количестве имматурных растений (26.2-31.6%). ЦП 2 находится на севере резервата на границе предгорного и горного ландшафтных районов заповедника, а у орхидных в экстремальных условиях в онтогенетических спектрах могут преобладать молодые растения вследствие более медленного развития особей на ранних стадиях онтогенеза. Кроме того, во всех ЦП отмечена высокая доля ювенильных особей (16.5-20.6%), что свидетельствует о благоприятных условиях для семенного возобновления.

Данных о структуре ЦП этого вида очень немного. Есть сведения о нахождении небольшой (около 100 растений) ЦП на хвощово-осоково-маршанциево-гипново-моховом болоте в Ивановской области (Голубева и др., 2007). В онтогенетическом спектре этой ЦП максимум приходился на генеративные растения (55.1%), молодые растения составили 10%.

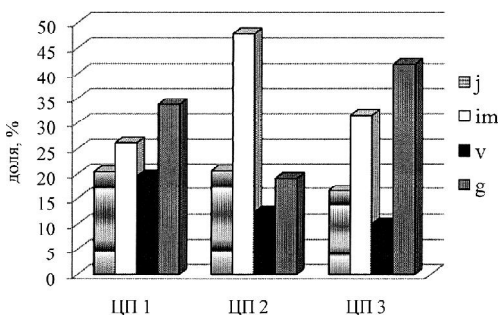


Рис. 33. Онтогенетические спектры ЦП *Dactylorhiza russowii* в Печоро-Илычском заповеднике.

### *Dactylorhiza traunsteineri*

Изучено две ЦП вида. Их численность составляет несколько десятков растений, плотность – 0.6-1.5 особей на 1 м<sup>2</sup>. Небольшие по числу особей ЦП характерны для этого вида и в других регионах

(Пучнина, 2006; Orchids..., 2008). Онтогенетические спектры обследованных нами ЦП приведены на рис. 34. Они полночленные правосторонние с максимумом на генеративных растениях. Подобные спектры *D. traunsteineri* с доминированием генеративных растений (34-39%), но с большим количеством взрослых вегетативных особей (около 30%) приводят Т.Н. Дьячкова (1998) и Н.В. Марковская и др. (Орхидные..., 2007) для Карелии. М.Г. Вахрамеевой с соавторами (Orchids..., 2008) были проведены длительные наблюдения за ЦП этого вида в Московской области, в ее онтогенетическом спектре преобладали генеративные растения (более 50%), доля ювенильных особей в разные годы варьировала от 0 до 22%.

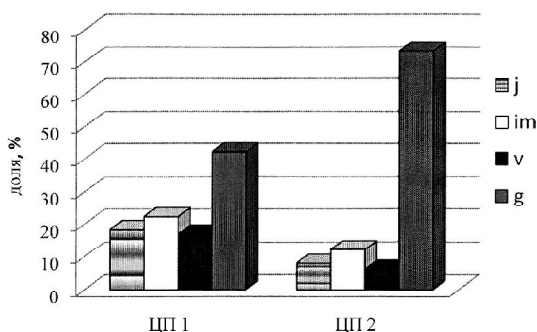


Рис. 34. Онтогенетические спектры ЦП *Dactylorhiza traunsteineri* в Печоро-Илычском заповеднике.

приводят Т.Н. Дьячкова (1998) и Н.В. Марковская и др. (Орхидные..., 2007) для Карелии. М.Г. Вахрамеевой с соавторами (Orchids..., 2008) были проведены длительные наблюдения за ЦП этого вида в Московской области, в ее онтогенетическом спектре преобладали генеративные растения (более 50%), доля ювенильных особей в разные годы варьировала от 0 до 22%.

### *Epipactis atrorubens*

Обследовано девять ЦП дремлика темно-красного, их характеристика приведена в табл. 38. ЦП небольшие – несколько десятков растений со средней плотностью размещения 0.8-6.0 особей на 1 м<sup>2</sup>. На Южном Урале (Набиуллин, 2008) численность ЦП *E. atrorubens* не превышает 50 побегов с максимальной плотностью 6 экз. на 1 м<sup>2</sup>.

Таблица 38  
Характеристика ценопопуляций *Epipactis atrorubens* в Печоро-Илычском заповеднике

№ ЦП	Численность ЦП, побегов	Плотность ЦП, экз. на 1 м <sup>2</sup>	Онтогенетический спектр ЦП, %			
			j	im	v	g
1	100	1.4	4.6	24.5	38.5	32.4
2	Более 100	2.4	2.7	24.7	38.4	34.2
3	Более 100	4.3	6.2	22.3	53.1	18.5
4	Более 100	4.5	1.5	17.6	56.6	24.3
5	Более 100	2.5	11.5	11.5	14.1	62.8
6	Более 100	5.1	7.9	11.9	7.9	72.3
7	92	1.8	5.5	26.4	33.0	35.2
8	41	0.8	7.3	22.0	24.4	46.3
9	150	6.0	0.8	5.8	19.2	74.2

В целом, такие небольшие ЦП (в 50-150 побегов) характерны для этого вида по всей России (Блинова, 2009).

Изученные ЦП *E. atrorubens* относятся к нормальному полночленным. В их онтогенетических спектрах преобладают взрослые вегетативные или генеративные растения. Это связано с большей длительностью данных онтогенетических периодов и вегетативным размножением, в результате которого из почек возобновления развиваются побеги с признаками уже взрослых особей.

Присутствие ювенильных растений и довольно большого количества имматурных особей (до 26.4%) указывает и на наличие семенного размножения. Подобные онтогенетические спектры отмечены для этого вида в Архангельской области (Вахрамеева и др., 1997а) и Республике Татарстан (Фардеева, 2002). В Мурманской области, по данным А.А. Похилько (1993), онтогенетические спектры *E. atrorubens* также правосторонние, но в них отсутствуют ювенильные растения и доля имматурных особей очень незначительна (до 5%). Несколько отличаются ЦП дремлика темно-красного на известняках Тимана (Тетерюк, 2007) – они неполночленные (отсутствуют ювенильные растения), бимодальные, с максимумами на имматурных и генеративных растениях, что, вероятно, связано со спецификой конкретного экотопа (подвижностью субстрата и пр.).

Базовый онтогенетический спектр *E. atrorubens* в резервате правосторонний с максимумом на генеративных побегах (рис. 35). Он соответствует характерному спектру вида (Татаренко, 1996), что свидетельствует об устойчивом состоянии его ЦП на исследуемой территории.

### *Epipactis helleborine*

Нами обследованы две ЦП вида. Численность особей в них небольшая (60 и 100 экз.) и плотность их низкая – 1.4-2.2 экз. на 1 м<sup>2</sup>. Растения расположены одиночно или небольшими группами по 2-7 особей. Такие небольшие ЦП характерны для этого вида (Вахрамеева и др., 1997а; Шибанова, Михеева, 2003). Онтогенетические спектры ЦП *E. helleborine* в заповеднике полночленные, правосторонние (рис. 36), с максимумом на генеративных растениях (71.4-79.2%). Ре-

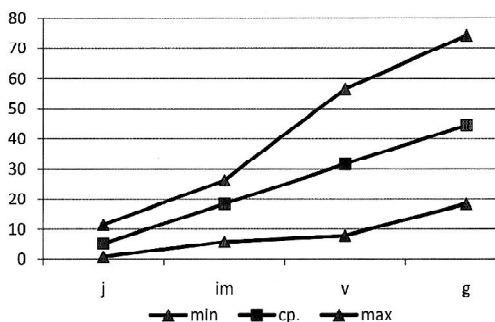


Рис. 35. Базовый онтогенетический спектр *Epipactis atrorubens* в Печоро-Илычском заповеднике.



зультаты, полученные нами, совпадают с данными исследований других авторов, проведенных в иных районах произрастания этого вида (Вахрамеева и др., 1997а; Стецук, 2008; Орхидные..., 2007). Доля ювенильных особей в изученных ЦП низкая – 2.8-4.5%. Небольшое количество или отсутствие ювенильных растений свойственно данному виду (Тимченко, 1993), так как его проростки около восьми лет ведут подземный образ жизни и только на девятый год появляются облиственные побеги (Орхидные..., 1991).

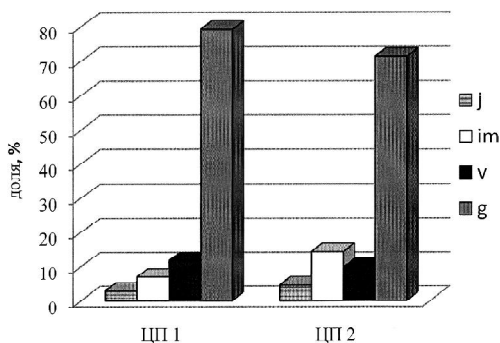


Рис. 36. Онтогенетические спектры ЦП *Eriactis helleborine* в Печоро-Илычском заповеднике.

### *Goodyera repens*

Изучено 20 ЦП гудайеры ползучей, их характеристика приведена в табл. 39. ЦП довольно многочисленны – от нескольких десятков до сотен особей, но занимают небольшие площади. Самая крупная ЦП этого вида в резервате насчитывает свыше 500 растений. Т.В. Жирновой с соавторами (2008) для Южного Урала были описаны ЦП подобной численности – от 40 до 500 побегов. Пространственная структура *G. repens* определяется наличием хорошо выраженных обособленных скоплений, что объясняется преимущественно вегетативным способом возобновления этого вида. В Печоро-Илычском заповеднике такие скопления площадью от 1 до 3-6 м<sup>2</sup>

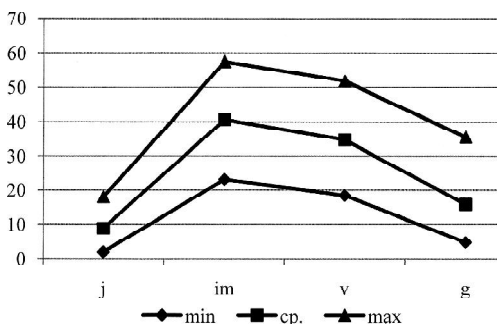


Рис. 37. Базовый онтогенетический спектр *Goodyera repens* в Печоро-Илычском заповеднике.

состоят их нескольких десятков или сотен растений со средней плотностью размещения от 8.6 до 223.7 побегов на 1 м<sup>2</sup>.

Онтогенетические спектры обследованных нами ЦП *G. repens* довольно сходны, в них преобладают имматурные (23.1-57.5%) и взрослые вегетативные (18.4-51.8%) растения. Это характерно для вида и в других точках ареала (Vakhrameeva, Та-

Таблица 39

**Характеристика ценопопуляций *Goodyera repens*  
в Печоро-Илычском заповеднике**

№ ЦП	Численность ЦП, побегов	Плотность ЦП, экз. на 1 м <sup>2</sup>	Онтогенетический спектр ЦП, %			
			j	im	v	g
1	150	30.0	9.3	40.0	46.0	4.7
2	37	12.3	10.8	37.8	40.5	10.8
3	150	11.5	7.1	57.5	24.4	11.0
4	140	23.2	12.9	46.8	25.2	15.1
5	240	79.0	12.7	46.0	33.3	8.0
6	110	8.6	1.9	32.0	43.7	22.3
7	250	49.6	6.9	48.8	37.1	7.3
8	360	42.4	3.8	38.1	41.0	17.1
9	Более 100	40.3	6.0	56.8	18.4	18.9
10	250	21.0	6.7	45.2	23.3	24.8
11	220	39.6	11.6	54.5	26.3	7.6
12	Около 100	16.2	4.1	36.1	32.0	27.8
13	Более 500	223.7	9.7	27.0	27.8	35.5
14	Около 300	61.5	6.5	29.3	42.3	22.0
15	Около 400	70.0	7.1	51.4	25.0	16.4
16	140	45.7	10.2	26.3	51.8	11.7
17	140	22.2	15.8	26.3	48.1	9.8
18	Около 100	13.0	7.7	23.1	49.2	20.0
19	Около 100	15.6	18.0	48.0	24.0	10.0
20	Около 200	37.4	6.4	50.8	33.2	9.6

тarenko, 1998; Татаренко и др., 1999; Орхидные..., 2007) и определяется его биологическими характеристиками. По данным И.В. Татаренко (1996), вегетативное размножение наблюдается у 75% взрослых вегетативных и генеративных особей в ЦП этого вида и сопровождается омоложением в основном до иматурного онтогенетического состояния.

На рис. 37 представлен базовый онтогенетический спектр *G. repens* в заповеднике. Он соответствует характерному (Вахрамеева, Татаренко, 2001), что свидетельствует о том, что условия для произрастания *G. repens* в заповеднике оптимальные.

### ***Gymnadenia conopsea***

ЦП *G. conopsea* в Печоро-Илычском заповеднике небольшие, численностью до нескольких сотен растений. Средняя плотность размещения особей в ЦП – 1.2-3.8 экз. на 1 м<sup>2</sup> (табл. 40). Распределение особей рассеянное, что свойственно видам, размножающимся пре-

имуущественно семенным путем. В литературе есть данные о формировании довольно крупных ЦП этого вида на богатых известью почвах (Вахрамеева и др., 1993). О.Е. Валуйских (2009), изучавшей ЦП этого вида в другой части Республики Коми, на известняках Среднего и Южного Тимана, отмечены более многочисленные ЦП (до 1000 экз. и более) с плотностью до 48.6 особей на 1 м<sup>2</sup>. Вероятно, выявленные различия связаны с разными условиями произрастания – в заповеднике ЦП *G. conopsea* приурочены в основном к болотным сообществам.

В онтогенетических спектрах исследованных нами ЦП кокушника комарникового в заповеднике преобладают в основном генеративные, реже взрослые вегетативные особи (табл. 40). Это согласуется с данными исследователей по другим районам ареала вида (Никитина, Денисова, 1980; Татаренко, 1996; Баталов, 2000; Перебора, 2002; Ишмуратова и др., 2003а) и объясняется биологическими особенностями *G. conopsea* – большей длительностью данных фаз онтогенеза. В онтогенетическом спектре ЦП 5 максимум приходится на молодые растения, которые составляют более 50%. Это связано с задержкой в онтогенезе из-за того, что данная ЦП находится на границе горного района, где погодные условия наиболее суровые. Увеличение доли молодых растений в ЦП этого вида в экстремальных условиях отмечено и другими исследователями (Экзерцова и др., 1987; Блинова, 1995; Вахрамеева и др., 1987, 1993; Валуйских, 2009).

Усредненный спектр ЦП *G. conopsea* в заповеднике: 19.5:22.8:26.8:30.8 (j:im:v:g). Он соответствует характерному спектру этого вида, что свидетельствует об устойчивом существовании его в резервате. Несколько большая доля молодых растений, по сравнению с ЦП в центре ареала, обусловлена нахождением обследованных ЦП близ северной границы ареала кокушника комарникового.

Таблица 40

**Характеристика ценопопуляций *Gymnadenia conopsea*  
в Печоро-Ильчском заповеднике**

№ ЦП	Плотность ЦП, экз. на 1 м <sup>2</sup>	Онтогенетический спектр ЦП, %			
		j	im	v	g
1	2.6	17.8	22.5	24.8	34.9
2	1.2	22.0	15.3	15.3	47.5
3	3.8	20.5	25.8	22.1	31.6
4	1.3	23.8	23.8	23.8	28.6
5	2.2	24.4	32.8	15.3	27.5
6	2.1	12.3	12.3	27.4	47.9
7	3.0	15.6	22.2	44.4	17.8
8	2.8	19.8	27.9	41.4	10.8

*Listera cordata*

Обследовано 11 ЦП вида, их характеристика приведена в табл. 41. ЦП небольшие, численностью около 100 растений и плотностью в скоплениях до 34,2 особей на 1 м<sup>2</sup>. По данным Т.И. Варлыгиной (1995), на территории России этот вид чаще встречается небольшими группами, но иногда образует скопления до нескольких тысяч побегов. Такие многочисленные ЦП, например, обнаружены на Южном Урале (Ишмуратова и др., 2003в).

Таблица 41

**Характеристика ценопопуляций *Listera cordata*  
в Печоро-Ильичском заповеднике**

№ ЦП	Плотность ЦП, экз. на 1 м <sup>2</sup>	Онтогенетический спектр ЦП, %			
		j	im	v	g
1	19.4	14.7	43.1	13.8	28.4
2	3.2	6.3	44.2	13.7	35.8
3	5.5	16.2	31.5	21.6	30.6
4	12.8	6.3	49.2	31.3	13.3
5	11.0	6.4	33.6	35.5	24.5
6	5.0	5.0	30.0	15.0	50.0
7	13.4	19.1	27.7	22.3	30.9
8	8.1	12.5	28.6	50.0	8.9
9	5.6	12.8	45.7	19.1	22.3
10	20.4	7.8	17.6	15.7	58.8
11	34.2	7.3	38.5	20.0	34.1

В онтогенетических спектрах изученных нами ЦП *L. cordata* преобладают в основном имматурные и генеративные растения, в двух ЦП (5 и 8) максимум приходится на взрослые вегетативные особи. В литературе встречаются сведения о доминировании в онтогенетических спектрах этого вида как взрослых вегетативных побегов (для Приморья (Татаренко, 1996) и Мурманской области (Экзерцова и др., 1987), так и молодых особей (для Южного Урала (Ишмуратова и др., 2003в)).

Базовый спектр этого вида для изученной нами территории представлен на рис. 38. Он двухвершинный с максимумами на имматурных и генеративных растениях. Наличие ювенильных особей (5.0-19.7%), а также большая доля генеративных растений свидетельствует об успешном семенном возобновлении растений в этих ЦП наряду с вегетативным. По данным Т.Н. Виноградовой (2000), число подземных экземпляров *L. cordata* примерно вдвое превышает число растений с зелеными листьями. Благодаря такому подземному резерву растений, которые более устойчивы к температурно-

му фактору, ЦП этого вида отличаются большой стабильностью.

### *Listera ovata*

Обследовано шесть ЦП тайника овальнолистного в Печоро-Ильчском заповеднике. Численность ЦП – несколько десятков или сотен растений, плотность размещения особей в них низкая – 1.1-2.0 экз. на 1 м<sup>2</sup> (табл. 42).

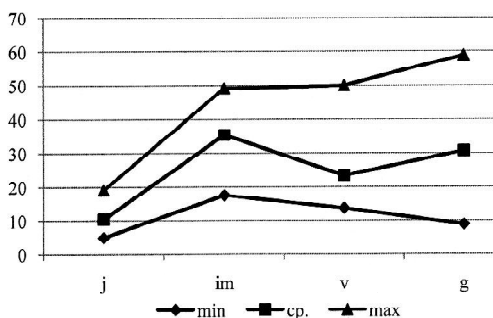


Рис. 38. Базовый онтогенетический спектр *Listera cordata* в Печоро-Ильчском заповеднике.

Онтогенетические спектры изученных ЦП, расположенных на болотах, полночленные, правосторонние, с максимумом на генеративных растениях (41.9-79.2%). Подобные онтогенетические спектры с преобладанием цветущих особей характерны для этого вида и в других частях ареала: в Заонежье (Орхидные..., 2007), Мурманской области (Блинова, 2006) и на Кавказе (Перебора, 2002). Однако в ЦП *L. ovata* в данных регионах чаще всего отсутствуют молодые (ювенильные) растения. В изученных нами ЦП тайника овальнолистного доля ювенильных особей составляет 1.9-24.8%. В онтогенетическом спектре ЦП 3 (единственной ЦП, расположенной в лесу) максимум приходится на взрослые вегетативные побеги (48.1%). Вероятно, это связано с разными условиями произрастания растений. В литературе (Варлыгина, 1995 и др.) описаны случаи, когда в лесу в ЦП этого вида преобладали вегетативные особи, а на открытых участках – генеративные.

Присутствие ювенильных особей в ЦП тайника овальнолистного свидетельствует о довольно благоприятных условиях для семенного возобновления на территории заповедника.

Таблица 42

### Характеристика ценопопуляций *Listera ovata* в Печоро-Ильчском заповеднике

№ ЦП	Плотность ЦП, экз. на 1 м <sup>2</sup>	Онтогенетический спектр ЦП, %			
		j	im	v	g
1	2.0	24.8	16.8	5.9	52.9
2	1.1	7.5	18.9	9.4	64.2
3	1.6	1.9	24.1	48.1	25.9
4	1.6	2.1	4.2	14.6	79.2
5	1.2	10.8	18.9	10.8	59.5
6	2.0	14.5	24.2	19.4	41.9

***Platanthera bifolia***

Обследовано четыре ЦП любки двулистной в заповеднике, их характеристика приведена в табл. 43. Численность изученных ЦП – несколько десятков растений, средняя плотность размещения особей в ЦП – не более 3 экз. на 1 м<sup>2</sup>. Такие небольшие ЦП характерны для этого вида по всему ареалу (Татаренко, 1996). Однако в литературе приводятся данные и о довольно многочисленных ЦП *P. bifolia*, насчитывающихся до 200-300 (Дьячкова, 1998; Орхидные..., 2007), 750 (Ишмуратова и др., 2003а) и даже более 1000 особей (Тетерюк и др., 2001).

По годам численность ЦП *P. bifolia* колебалась незначительно. Только в ЦП 1 в 2000 г. отмечено резкое ее уменьшение (с 98 растений в 1999 г. до 23 в 2000 г.). Это, вероятно, связано со способностью орхидных переходить в состояние вторичного покоя. На численность орхидных, по данным И.В. Блиновой (2008б), отрицательно влияют заморозки в вегетационный период предшествующего вегетационного сезона. В 1999 г. отмечены поздняя весна и заморозки в середине июня (Летопись природы..., 1999).

Онтогенетический спектр ЦП 1 – полночленный, за годы наблюдений в ней преобладали имматурные (30.4-42.0%) и взрослые вегетативные (27.5-39.1%) растения, также высока была доля генеративных особей. Онтогенетический спектр ЦП 2 – левосторонний, с максимумом на ювенильных растениях, что свидетельствует о хорошем семенном возобновлении и высокой выживаемости молодых особей. В ЦП 3, расположенной на опушке сенокосного луга, отмечено минимальное количество ювенильных растений, что является критическим для орхидных. В 2000 г. они отсутствовали, в 2001 г. появилось лишь 6 экз. Это связано с антропогенным влиянием на данную ЦП и сильным задернением почвы, затрудняющим прорастание семян и вызывающим гибель проростков *P. bifolia*. Онтоге-

Таблица 43

**Характеристика ценопопуляций *Platanthera bifolia*  
в Печоро-Ильчском заповеднике**

№ ЦП	Год обследования	Плотность ЦП, экз. на 1 м <sup>2</sup>	Онтогенетический спектр ЦП, %			
			j	im	v	g
1	1999	—	5.8	42.0	27.5	24.6
	2000	0.5	4.3	30.4	39.1	26.1
	2001	1.6	12.2	32.7	28.3	26.8
2	2006	0.8	46.0	14.3	17.5	22.2
3	2000	2.6	0	37.7	26.0	27.3
	2001	3.0	4.8	30.0	22.3	42.9
4	2004	1.4	26.5	25.0	16.2	32.4

нетический спектр ЦП 4 – полночленный двухвершинный с доминированием молодых и генеративных растений. В целом по ареалу онтогенетические спектры этого вида очень лабильны, в них могут доминировать как взрослые особи (Поляркова, 1987; Вахрамеева, Денисова, 1988; Блинова, 1993; Татаренко, 1996), так и молодые растения (Дьячкова, 1998; Тетерюк и др., 2001; Орхидные..., 2007).

Соотношение онтогенетических групп в обследованных ЦП в годы исследований варьировало незначительно (табл. 43). В 2001 г. в ЦП 1 повысилась доля ювенильных растений с 4.3 до 12.2%, в ЦП 3 они появились. Вероятно, это связано с «волнами возобновления». В этом же году отмечено увеличение числа генеративных особей, что связано с особенностями побегообразования любки двулистной. Соцветие у растений этого вида формируется в почке в вегетационный сезон, предшествующий цветению, а 2000 г. был благоприятным по погодным условиям (теплый год с достаточным увлажнением).

Наиболее благоприятные условия для семенного возобновления любки двулистной складываются во влажных лесных сообществах – ЦП 2 (ельник разнотравно-сфагновый) и 4 (заболоченный сосняк), где отмечена высокая доля молодых растений и достаточно представлены цветущие особи.

Таким образом, орхидные представлены в Печоро-Илычском заповеднике в основном небольшими ЦП. Численность их составляет десятки, реже сотни экземпляров. Это связано с биологическими особенностями этих видов. Большинство из них по жизненной стратегии относятся к пациентам, кроме того, многие орхидные находятся здесь вблизи границы своего ареала. Самые малочисленные ЦП отмечены для *Calypso bulbosa*, *Coeloglossum viride* и *Corallorhiza trifida*. Крупные ЦП (до 5000 побегов и более) образует только *Cypripedium guttatum*.

Пространственную структуру ЦП орхидных определяет, в основном, способ их самоподдержания. Для стеблекорневых видов, основным способом размножения которых служит семенное возобновление, характерно рассеянное распределение особей в ЦП. Особи размещены в пределах ЦП неравномерно, иногда молодые растения образуют небольшие скопления вокруг цветущих особей, что связано с преимущественным прорастанием молодых особей рядом с материнскими, а также неоднородностью рельефа. Для корневищных видов, размножающихся вегетативно, отмечен компактно-локальный тип пространственного размещения особей в ЦП. Для короткокорневищных видов характерны небольшие куртины, находящиеся на некотором удалении друг от друга. Для видов длиннокорневищной жизненной формы характерны большие по площади куртины, которые могут достигать десятков квадратных метров.

Виды разных жизненных форм характеризуются определенными соотношениями онтогенетических групп в ЦП (Ценопопуляции растений, 1976). Для группы орхидных со стеблекорневыми тубероидами характерны динамичные онтогенетические спектры с максимумом на генеративных растениях и достаточно большим количеством молодых особей. Онтогенетические спектры изученных нами ЦП орхидных этой группы в заповеднике в целом соответствуют таковым в других точках ареала, однако отмечено увеличение доли имматурных особей (по сравнению с ЦП в более южных регионах России). Это связано с северным положением ЦП и как следствие – более растянутым онтогенезом этих видов. Данная закономерность прослеживается и на территории самого резервата. В его северной части и в горном районе, где условия для произрастания растений более суровые, в ЦП увеличивается доля молодых особей.

Онтогенетические спектры корневищных видов, размножающихся в основном вегетативно, более стабильны в разных частях ареала. В ЦП короткокорневищных видов (*Cypripedium calceolus*, *Epipactis atrorubens*, *E. helleborine*, *Listera ovata*) в Печоро-Ильчском заповеднике преобладают в основном генеративные и взрослые вегетативные особи, что обусловлено большей длительностью этих онтогенетических периодов, а также вегетативным размножением генеративных особей, которое происходит у них с неглубоким омоложением потомства. В ЦП ползучекорневищного вида (*Goodyera repens*) отмечено высокое число имматурных растений, что является следствием вегетативного размножения, сопровождающегося более глубоким омоложением потомства. В ЦП длиннокорневищного вида *Cypripedium guttatum* в заповеднике максимум приходится на группу имматурных растений, что не характерно для этого вида в других частях ареала, где преобладают взрослые вегетативные особи. Вероятно, это связано как с активным вегетативным размножением, так и с суровыми условиями из-за близости Урала и нахождения ЦП на границе ареала вида. Присутствие ювенильных особей семениного происхождения в ЦП изученных видов корневищных орхидных свидетельствует о том, что численность в них поддерживается не только вегетативным способом.

Комплексные исследования орхидных в Печоро-Ильчском заповеднике выявили, что большинство изученных ЦП находится в устойчивом состоянии. Исключение составляют лишь отдельные ЦП *Dactylorhiza hebridensis* и *Platanthera bifolia*, которые из-за близости населенных пунктов подвергаются антропогенному воздействию.



## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В Печоро-Илычском заповеднике семейство *Orchidaceae* представлено 20 видами, относящимися к четырём подсемействам, шести трибам и 12 родам. Такое высокое разнообразие орхидных во флоре резервата объясняется широким спектром ландшафтов, а также обширностью и слабой освоенностью его территории. Орхидные распространены по заповеднику неравномерно, основная их часть произрастает в предгорном ландшафтном районе, где сосредоточены ключевые местообитания этих видов – эутрофные болотные массивы и выходы известняков. Большинство орхидных заповедника – стенобионтные виды, эврибионтными являются только *Dactylorhiza hebridensis*, *Coeloglossum viride* и *Platanthera bifolia*.

В ходе полевых исследований на территории заповедника нами был зарегистрирован новый для резервата вид – *Dactylorhiza russowii*. Выявлено более 50 новых местонахождений других видов семейства *Orchidaceae*, в том числе таких редких для заповедника, как *Cypripedium calceolus*, *C. guttatum*, *Dactylorhiza cruenta*, *D. traunsteineri*, *Epipactis helleborine* и *Platanthera bifolia*, что позволило расширить представление об их распространении и фитоценотической приуроченности. Составлены точечные карты ареалов этих видов на территории заповедника.

Уточнены данные о видовом составе рода *Dactylorhiza* в заповеднике, определение которого представляло значительные трудности в связи с разной трактовкой объема отдельных видов. Привлечение методов морфолого-популяционного исследования позволило подтвердить произрастание на территории заповедника шести представителей данного рода: *Dactylorhiza cruenta*, *D. hebridensis*, *D. incarnata*, *D. maculata*, *D. russowii* и *D. traunsteineri*. Уточнены их характерные признаки, составлен ключ для определения этих видов.

Впервые выполнен анализ состояния ценопопуляций 18 видов орхидных, определены их морфометрические показатели и размах изменчивости признаков вегетативной и генеративной сферы растений. Исследованы численность, плотность, онтогенетическая структура ценопопуляций, специфика их онтогенетических спектров в зависимости от расположения в разных ландшафтных зонах запо-

ведника, погодных особенностей вегетационного периода и антропогенного воздействия. Полученные данные о характере изменчивости и взаимосвязи признаков изученных видов орхидных позволили определить как их адаптивные возможности на северном пределе распространения, так и таксономическую значимость морфометрических показателей.

Ценопопуляции орхидных имеют в заповеднике небольшую численность – несколько десятков или сотен растений. Онтогенетическая структура ценопопуляций в резервате в целом соответствует таковой в других точках ареала. Для ряда видов (*Cypripedium guttatum*, *Dactylorhiza hebridensis*, *D. incarnata*, *D. maculata*, *Gymnadenia conopsea*) отмечено увеличение доли молодых особей в ценопопуляциях, что связано с задержкой в онтогенезе в суровых климатических условиях из-за близости Уральских гор и нахождения их вблизи северной границы ареала. Большинство ценопопуляций находится на территории Печоро-Ильчского заповедника в устойчивом состоянии.

Половина видов сем. *Orchidaceae* заповедника включена в Красную книгу Республики Коми (2009), три вида (*Calypso bulbosa*, *Dactylorhiza traunsteineri* s.l. и *Cypripedium calceolus*) – в Красную книгу Российской Федерации (2008), все 20 видов резервата в той или иной степени охраняются на Урале. По богатству орхидными среди ООПТ Урала он уступает только Ильменскому заповеднику.

Таким образом, Печоро-Ильчский заповедник можно рассматривать как уникальный резерват, где в неизменном виде сохраняются местонахождения таких редких и уязвимых растений, как орхидные, и существуют стабильные условия для развития и сохранения их ценопопуляций.

## ЛИТЕРАТУРА

- Аверьянов Л.В. О внутривидовой структуре таксона *Dactylorhiza maculata* s. l. (*Orchidaceae*) // Бот. журн., 1979а. Т. 64, № 4. С. 572-582.
- Аверьянов Л.В. Хромосомные числа некоторых видов сем. *Orchidaceae* с территории северо-запада СССР // Бот. журн., 1979б. Т. 64, № 6. С. 863-877.
- Аверьянов Л.В. *Dactylorhiza maculata* s. l. (*Orchidaceae*) на территории СССР // Бот. журн., 1982. Т. 67, № 3. С. 303-311.
- Аверьянов Л.В. Род *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*) в СССР // Бот. журн., 1983. Т. 68, № 9. С. 1160-1167.
- Аверьянов Л.В. Конспект рода *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski (*Orchidaceae*). Ч. 1 // Нов. сист. высш. раст. Л., 1988. Т. 25. С. 48-67.
- Аверьянов Л.В. Конспект рода *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski (*Orchidaceae*). Ч. 2 // Нов. сист. высш. раст. Л., 1989. Т. 26. С. 47-56.
- Аверьянов Л.В. Конспект рода *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski (*Orchidaceae*). Ч. 3 // Нов. сист. высш. раст. Л., 1990. Т. 27. С. 32-62.
- Аверьянов Л.В. Конспект рода *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski (*Orchidaceae*). Ч. 4 // Нов. сист. высш. раст. Л., 1991а. Т. 28. С. 33-42.
- Аверьянов Л.В. Происхождение и некоторые особенности эволюции, биологии и экологии орхидных (*Orchidaceae*) // Бот. журн., 1991б. Т. 76, № 10. С. 1345-1359.
- Аверьянов Л.В. Конспект рода *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski (*Orchidaceae*). Ч. 5 // Нов. сист. высш. раст. Л., 1992. Т. 29. С. 14-25.
- Аверьянов Л.В. Орхидные (*Orchidaceae*) Средней России // Turczaniowia. Барнаул, 2000. Вып. 1. С. 30-53.
- Аверьянов Л.В., Аверьянова Е.Л., Лавренко А.Н. Кариосистематическая характеристика рода *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*) на территории Среднего Тимана // Бот. журн., 1979. Т. 65, № 7. С. 983-989.
- Аверьянов Л.В., Аверьянова Е.Л., Лавренко А.Н. Кариосистематическая характеристика орхидей (*Orchidaceae*) Печоро-Ильчского заповедника // Бот. журн., 1982. Т. 67, № 7. С. 945-951.
- Антонова В.И., Паланов А.В. Структура популяций некоторых орхидных на территории национального парка Русский Север // Охорона і культуривання орхідей: Матеріали міжнародної наукової конференції. Київ, 1999. С. 27-28.
- Атлас Коми АССР. М., 1964. 112 с.
- Баранова О.Г. Особенности распространения представителей семейства Орхидные (*Orchidaceae* Juss.) в Удмуртской Республике и их охрана // Вестн. Удмуртского ун-та, 2006. № 10. С. 3-10.

Баталов А.Е. Состояние популяций *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. (*Orchidaceae*) в различных фитоценозах // Эмбриология цветковых растений: Терминология и концепции. СПб., 2000. Т. 3. С. 524-532.

Блинова И.В. Эколого-биологические особенности *Platanthera bifolia* (L.) Rich на северной границе ареала // Флористические и геоботанические исследования в Мурманской области. Апатиты, 1993. С. 107-114.

Блинова И.В. Эколого-биологические особенности некоторых представителей семейства *Orchidaceae* Мурманской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1995. 24 с.

Блинова И.В. Особенности онтогенеза некоторых корнеклубневых орхидных (*Orchidaceae*) Крайнего Севера // Бот. журн., 1998а. Т. 83, № 1. С. 85-94.

Блинова И.В. Особенности морфогенеза некоторых корнеклубневых орхидных // Бот. журн., 1998б. Т. 83, № 12. С. 83-92.

Блинова И.В. Индивидуальные стратегии развития орхидных Мурманской области // Особь и популяция – стратегии жизни: Матер. IX Всерос. популяц. семинара. Ч. 1. Уфа, 2006. С. 27-30.

Блинова И.В. Особенности опыления орхидных в северных широтах // Бюл. МОИП. Отд. биол., 2008а. Т. 113, № 1. С. 39-47.

Блинова И.В. Популяции орхидных на северном пределе их распространения в Европе (Мурманская область): влияние климата // Экология, 2008б. Т. 39, № 1. С. 28-35.

Блинова И.В. Численность популяций орхидных и их динамика на северном пределе распространения в Европе // Бот. журн., 2009. Т. 94, № 2. С. 212-240.

Бобрецов А.В., Теплова В.П. Природные условия Печоро-Илычского заповедника // Закономерности полувековой динамики биоты девственной тайги Северного Предураля. Сыктывкар, 2000. С. 6-21.

Боч М.С., Василевич В.И. Болота верховьев рек Печоры и Илыча (Северное Приуралье) // Болота Европейского Севера СССР. Петрозаводск, 1980. С. 42-75.

Боч М.С., Василевич В.И., Бибикова Т.В. Растительные ассоциации Якшинского профиля // Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем средней тайги Приуралья. Л., 1980. С. 32-61.

Боч М.С., Оленская Н.М. Болота Якшинского участка // Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем средней тайги Приуралья. Л., 1980. С. 65-86.

Быченко Т.М. Особенности биологии некоторых видов орхидных южного Прибайкалья в связи с вопросами их охраны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1992. 20 с.

Быченко Т.М. Разнообразии жизненных форм и особенности вегетативного размножения орхидных Прибайкалья // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы: Матер. междунар. конф. Казань, 2006. С. 153-157.

Быченко Т.М. Особенности биологии развития и онтогенетические состояния редкого вида Прибайкалья *Cypripedium guttatum* (*Orchidaceae*) // Бот. журн., 2009. Т. 94, № 3. С. 352-359.

Валуйских О.Е. О вегетативном размножении *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. (*Orchidaceae*) // Вестник ТвГУ. Сер. Биол. и экол., 2007. Вып. 6. С. 129-134.

Валуйских О.Е. Популяционная биология *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. (*Orchidaceae*) на северной границе ареала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2009. 18 с.

Варлыгина Т.И. Род Тайник // Биологическая флора Московской области. М., 1995. Вып. 10. С. 52-63.

Варлыгина Т.И. Охрана орхидных (*Orchidaceae*) в России // Вестник ТвГУ. Сер. Биол. и экол., 2007. Вып. 3, № 7 (35). С. 70-74.

Варсанюфьева В.А. Геоморфологические наблюдения на Северном Урале // Известия Географического об-ва, 1932. Т. 64. Вып. 2-3. С. 105-171.

Варсанюфьева В.А. Геологическое строение территории Печоро-Илычского государственного заповедника // Труды Печоро-Илычского государственного заповедника. М., 1940. Вып. 1. С. 5-214.

Васильев А.Г., Фалеев О.И., Галактионов Ю.К., Ковалева В.Ю. Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. Новосибирск, 2003. 232 с.

Вахрамеева М.Г. Динамика ценопопуляций некоторых наземных орхидных под воздействием различных природных и антропогенных факторов // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола, 1998. Ч. 2. С. 77-78.

Вахрамеева М.Г. Род Пальчатокоренник // Биологическая флора Московской области. М., 2000. Вып. 14. С. 55-86.

Вахрамеева М.Г., Блинова И.В., Богомолова Т.И., Жирнова Т.В. Поллестник зеленый // Биологическая флора Московской области. М., 2003. Вып. 15. С. 62-77.

Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Баталов А.Е., Тимченко И.А., Богомолова Т.И. Род Дремлик // Биологическая флора Московской области. М., 1997а. Вып. 13. С. 50-87.

Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В., Литвинская С.А., Заугольский М.Н., Блинова И.В. Виды евразийских наземных орхидных в условиях антропогенного воздействия и некоторые проблемы их охраны // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1997б. Т. 102, № 4. С. 35-43.

Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В. Основные направления изучения дикорастущих орхидных (*Orchidaceae* Juss.) на территории России и сопредельных государств // Бюл. МОИП. Отд. биол., 2004. Т. 109, № 2. С. 37-56.

Вахрамеева М.Г., Виноградова И.О., Татаренко И.В., Цыпляева О.В. Кокушник комарниковый // Биологическая флора Московской области. М., 1993. Вып. 9, ч. 1. С. 51-64.

Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В. Гудайера ползучая // Биологическая флора Московской области. М., 1975. Вып. 2. С. 5-11.

Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В. Динамика численности ценопопуляций трех видов из семейства орхидных // Вестник МГУ. Сер. Биология, 1980. Вып. 16. № 1. С. 58-63.

Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В. Онтогенез и динамика численности ценопопуляций ятрышника Фукса // Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений. М., 1982. С. 115-119.

Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В. Любка двулистная (*Platanthera bifolia* (L.) Rich.) // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М., 1983а. С. 16-18.

Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В. Ятрышники (пальчатокоренники) пятнистый и Фукса // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М., 1983б. С. 12-16.

Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В. Некоторые особенности биологии и динамики численности ценопопуляций двух видов рода *Platanthera* // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1988. Т. 93, № 3. С. 87-92.

Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В., Никитина С.В. Особенности структуры ценопопуляций видов семейства орхидных // Популяционная экология растений. М., 1987. С. 147-150.

Вахрамеева М.Г., Татаренко И.В. О популяционной биологии *Goodyera repens* (*Orchidaceae*) // Труды Международной конференции по фитоценологии и систематике высших растений, посвященной 100-летию со дня рождения А.А. Уранова. М., 2001. С. 40-41.

Вахрамеева М.Г., Татаренко И.В., Быченко Т.М. Экологические характеристики некоторых видов евразийских орхидных // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1994. Т. 99, № 4. С. 75-82.

Верещагина В.А., Шибанова Н.Л. Некоторые особенности биологии размножения *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (*Orchidaceae*) // Проблемы региональных Красных книг: Матер. конф. «Красная книга Пермской области и проблемы биоразнообразия». Пермь, 1997. С. 125-127.

Виноградова И.О., Цепляева О.В. Некоторые особенности биологии и структуры ценопопуляций орхидных в Прибайкалье // Биол. науки, 1991. № 4. С. 69-76.

Виноградова Т.Н. Ранние стадии развития тайника сердцевидного в природных условиях // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1996. Т. 101, № 4. С. 82-92.

Виноградова Т.Н. Проблемы выделения возрастных состояний у орхидных на примере каллипсо луковичной (*Calypso bulbosa* (L.) Oakes) в связи с проблемами ее охраны // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1998. Т. 103, № 1. С. 47-55.

Виноградова Т.Н. Морфология и биология некоторых бореальных орхидных (*Orchidaceae* Juss.) на ранних стадиях их развития: Автореф дис. ... канд. биол. наук. М., 1999а. 24 с.

Виноградова Т.Н. Цикл развития и динамика численности *Corallorhiza trifida* (*Orchidaceae*) в Мурманской области // Бюл. ГБС, 1999б. Вып. 177. С. 73-81.

Виноградова Т.Н. Особенности пространственного распределения протокормов и ювенильных особей орхидных в природных популяциях // Бюл. ГБС, 2000. Вып. 180. С. 39-46.

Вриц Д.Л. Динамика популяций видов *Cypripedium* L. // Охрана и культивирование орхидей: Тез. докл. III Всесоюз. совещ. М., 1987. С. 47-48.

Говорухин В.С. Растительность бассейна р. Ылыча (Северный Урал) // Труды общества по изучению Урала, Сибири и Дальнего Востока. М., 1929. Т. 1. С. 1-106.

Голубева М.А., Сорокин И.А., Варлыгина Т.И. Популяции орхидных Уткинского болота в Ивановской области // Вестник ТвГУ. Серия Биол. и экол., 2007. Вып. 3, № 7 (35). С. 120-124.

Горчаковский П.Л. Флора и растительность высокогорий Урала. Свердловск, 1966. 268 с.

Горчаковский П.Л., Шурова Е.А., Князев М.С. Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М., 1994. 525 с.

Горчаковский П.Л., Игошева Н.И. Мониторинг популяции орхидных в уникальном месте их скопления на Среднем Урале // Экология, 2003. № 6. С. 403-409.

Гуринович Л.К., Скворцова А.Б., Войцеховская А.Л., Коральник С.И. Фитопрепараты для косметических изделий // Пищевая промышленность. Обзор. информация. Сер. 21. Парфюм.-космет. и эфирномасличная промышленность. М., 1984. Вып. 3. 44 с.

Дарвин Ч. Опыление орхидей насекомыми // Собрание сочинений. М.-Л., 1950. Т. 6. 696 с.

Дегтева С.В. Растительность ключевого участка в верховьях р. Печора // Флора и растительность Печоро-Ильчского биосферного заповедника. Екатеринбург, 1997. С. 94-171.

Дегтева С.В. Исследование растительного покрова Печоро-Ильчского заповедника: ретроспективный взгляд и задачи дальнейших исследований // Перспективы исследования девственных лесов Печоро-Ильчского заповедника: Матер. науч.-метод. семинара. Сыктывкар, 2002. С. 35-41.

Дегтева С.В., Дубровский Ю.А. Лесная растительность северной части Печоро-Ильчского биосферного заповедника // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения: Матер. междунар. науч. конф. Пенза, 2008. Ч. I. С. 193-194.

Дегтева С.В., Дубровский Ю.А., Шубина Т.П. Ценоотическое и флористическое разнообразие березовых криволесий и редколесий северной части Печоро-Ильчского заповедника // Бот. журн., 2009. Т. 94. № 7. С. 1037-1056.

Денисова Л.В., Вахрамеева М.Г. Род Башмачок (Венерин башмачок) // Биологическая флора Московской области. М., 1978. Вып. 4. С. 62-70.

Дубровский Ю.А. Видовое разнообразие и структура растительного покрова в высотном градиенте в пределах западного макросклона Северного Урала // Сибирский ботанический вестник, 2007. Т. 2. Вып. 2. С. 3-8.

Дьячкова Т.Ю. Структура ценопопуляций видов семейства орхидных (сем. *Orchidaceae*) в Карелии // Биоразнообразие, динамика и охрана болотных экосистем Восточной Фенноскандии. Петрозаводск, 1998. С. 87-96.

Дьячкова Т.Ю., Милевская С.Н., Скороходова С.Б. Распространение и состояние ценопопуляций *Cypripedium calceolus* (*Orchidaceae*) в заповеднике Кивач (Карелия) // Бот. журн., 1997. Т. 82, № 2. С. 90-96.

Железная Е.Л. Особенности популяционной биологии некоторых видов орхидных в разных типах фитоценозов (на примере Московской и Брянской областей): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2009. 20 с.

Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М., 1999. 598 с.

Жирнова Т.В. Орхидные Башкирского заповедника (Южный Урал) // Изучение природы в заповедниках Башкортостана. Миасс, 1999. С. 141-160.

Жирнова Т.В., Мартыненко В.Б., Гайсина Р.К. Эколого-ценотические особенности *Goodyera repens* (*Orchidaceae*) в Башкирском заповеднике // Биологическое разнообразие, спелеологические объекты и историко-культурное наследие охраняемых природных территорий Республики Башкортостан: Сборник научных трудов. Уфа, 2008. Вып. 3. С. 57-66.

- Забоева И.В. Почвы и земельные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар, 1975. 344 с.
- Забоева И.В., Беляев С.В., Попов В.А., Кремер А.М., Казаков В.Г. Почвы Печоро-Илычского государственного заповедника. Объяснительная записка к почвенной карте. Рукопись. 1972. 86 с.
- Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов // Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1973. 256 с.
- Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984. 424 с.
- Заугольнова Л.Б., Денисова Л.В., Никитина С.В. Подходы к оценке состояния ценопопуляций растений // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1993. Т. 98, № 5. С. 100-108.
- Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Казань, 1989. 146 с.
- Иванова Е.В. Сем. *Orchidaceae* Juss. – Ятрышниковые, или Орхидные // Флора Сибири. *Araceae-Orchidaceae*. Новосибирск, 1987. С. 125-145.
- Ивасенко Ж.В. Результаты изучения возрастной структуры и численности ценопопуляций пальчатокоренника Фукса (*Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó) в Ленинградской области // Биологический вестник, 2003. Т. 7, № 1-2. С. 70-74.
- Иллюстрированный определитель растений Карельского перешейка / Л.В. Аверьянов, А.Л. Буданцев, Д.В. Гельтман, Г.Ю. Конечная и др. СПб., 2000. 478 с.
- Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 10-20.
- Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. К оценке виталитета ценопопуляций *Rhodiola iremelica* Boriss. по размерному спектру // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии: Матер. VI Всерос. популяц. семинара. Нижний Тагил, 2004. С. 80-85.
- Ишмуратова М.М., Суюндуков И.В., Ишбирдин А.Р., Жирнова Т.В. Состояние ценопопуляций некоторых видов сем. *Orchidaceae* на Южном Урале. Сообщение 1. Виды со стеблекорневыми тубероидами // Растительные ресурсы, 2003а. Т. 39, № 2. С. 1-17.
- Ишмуратова М.М., Суюндуков И.В., Ишбирдин А.Р., Жирнова Т.В., Набиуллин М.И. Состояние ценопопуляций некоторых видов сем. *Orchidaceae* на Южном Урале. Сообщение 2. Корневищные виды // Там же, 2003б. С. 18-37.
- Ишмуратова М.М., Суюндуков И.В., Ишбирдин А.Р. Состояние ценопопуляций некоторых видов сем. *Orchidaceae* на Южном Урале. Сообщение 3. Корнеотпрысковые виды // Там же, 2003в. С. 38-41.
- Ишмуратова М.М., Жирнова Т.В., Ишбирдин А.Р., Суюндуков И.В., Магафуров А.М. Антэкология, фенология и консорты *Cypripedium calceolus* L. и *Cypripedium guttatum* Sw. на Южном Урале // Бюл. МОИП. Отд. биол., 2005. Т. 110, № 6. С. 40-46.
- Казаева М.Т. Эколого-биологические особенности и разнообразие орхидных Западного Забайкалья: анализ структуры и состояние генофонда: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ, 2009. 16 с.



Ким Дж.-О., Мюллер Ч.У., Клекка У.Р. Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М., 1989. 215 с.

Князева О.И., Князев М.С. Некоторые особенности распространения и численность видов *Surgipedium* L. на Урале и в Западной Сибири // Экология и акклиматизация растений. Екатеринбург, 1998. С. 40-49.

Константинова Т.П. Почвы Якшинского профиля // Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем средней тайги Приуралья. Л., 1980. С. 101-141.

Корчагин А.А. Растительность северной половины Печоро-Илычского заповедника // Труды Печоро-Илычского заповедника. М., 1940. Вып. 2. С. 54-15.

Красная книга Ненецкого автономного округа. Нарьян-Мар, 2006. 450 с.

Красная книга Пермского края. [http:// www.permecology.ru/redbook](http://www.permecology.ru/redbook).

Красная книга Республики Башкортостан. Т. 1. Редкие и исчезающие виды высших сосудистых растений. Уфа, 2001. 280 с.

Красная книга Республики Коми. Сыктывкар, 2009. 791 с.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М., 2008. 855 с.

Красная книга Свердловской области: животные, растения, грибы. Екатеринбург, 2008. 255 с.

Красная книга Ханты-Мансийского автономного округа: животные, растения, грибы. Екатеринбург, 2003. 376 с.

Красная книга Челябинской области: животные, растения, грибы. Ч. 2: Растения и грибы. Екатеринбург, 2005. 450 с.

Крюгер Л.В., Шардакова О.Н. Микосимбиотрофизм орхидных и некоторые особенности их биологии // Микориза и другие формы консортивных связей в природе. Пермь, 1980. С. 20-28.

Куликов П.В. Экология и репродуктивные особенности редких орхидных Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1995. 24 с.

Куликов П.В. Биологические особенности, воспроизведение и популяционная динамика *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (*Orchidaceae*) на Среднем Урале // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1997. Т. 102, № 5. С. 61-67.

Куликов П.В. Дополнение к списку сосудистых растений Ильменского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала. Екатеринбург, 2001. С. 111-118.

Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург-Миасс, 2005. 537 с.

Куликов П.В., Филиппов Е.Г. Прорастание семян и развитие проростков *in vitro* у некоторых орхидных умеренной зоны // Экология и интродукция растений на Урале. Свердловск, 1991. С. 39-43.

Куликов П.В., Филиппов Е.Г. Некоторые особенности прорастания семян орхидных Урала // Проблемы репродуктивной биологии растений. Пермь, 1996. С. 121-123.

Куликов П.В., Филиппов Е.Г. О методах размножения орхидных умеренной зоны в культуре *in vitro* // Бюл. ГВС, 1998. Вып. 176. С. 125-131.

Куликов П.В., Филиппов Е.Г. Таксономический состав и распространение представителей комплекса *Dactylorhiza* aggr. *traunsteineri* (Saut.) Soó (*Orchidaceae*) на Урале // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1999 Т. 104, № 1. С. 61-65.

Куль Т.В. Вегетативное размножение *Cypripedium calceolus* L. в естественных условиях // Охрана и культивирование орхидей: Тез. докл. III Всесоюз. совещ. М., 1987. С. 13-14.

Кучеров И.Б. Новый вид Роа (*Roaceae*) с западных предгорий Северного Урала // Бот. журн., 2001. Т. 86, № 11. С. 132-134.

Кучеров И.Б., Улле З.Г., Безгодов А.Г., Сенников А.Н. Флористические находки в верховьях реки Печоры (Печоро-Ильчский заповедник) // Бот. журн., 2002. Т. 87, № 2. С. 98-113.

Лавренко А.Н., Улле З.Г., Сердитов Н.П. Флора Печоро-Ильчского биосферного заповедника. СПб., 1995. 256 с.

Ланина Л.Б. Флора цветковых и сосудистых споровых растений Печоро-Ильчского заповедника // Труды Печоро-Ильчского государственного заповедника, 1940. Вып. 3. С. 5-149.

Ланина Л.Б. Сибирский кедр в Печоро-Ильчском заповеднике // Труды Печоро-Ильчского государственного заповедника. Сыктывкар, 1963. Вып. 10. С. 88-219.

Леонтьев А.М. Плодоношение ели сибирской на Верхней Печоре // Труды Печоро-Ильчского государственного заповедника. Сыктывкар, 1963. Вып. 10. С. 5-87.

Летопись природы Печоро-Ильчского заповедника. Якша, 1999.

Лукс Ю.А. Сем. *Orchidaceae* Juss. – Орхидные, или Ятрышниковые // Декоративные травянистые растения для открытого грунта СССР. Л., 1977. Т. 2. С. 326-376.

Мазинг В. Кого ловит башмачок *Cypripedium calceolus* // Охрана и культивирование орхидей: Тез. докл. I Всесоюз. совещ. Таллин, 1980. С. 56.

Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., 1972. 284 с.

Мамаев С.А. Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости растений // Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений. Свердловск, 1975. С. 3-14.

Мартыненко В.А. Сем. *Orchidaceae* Juss. – Ятрышниковые // Флора Северо-Востока европейской части СССР. Л., 1976. Т. 2. С. 118-133.

Михальчук Н.В. К вопросу о выделении онтогенетических групп в ценопопуляциях *Cypripedium calceolus* L. // Биологический вестник, 2003. Т. 7, № 12. С. 46-48.

Набиуллин М.И. Биология и охрана некоторых корневищных видов семейства *Orchidaceae* на охраняемых (Башгосзаповедник) и сопредельных территориях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 2008. 16 с.

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

Невский С.А. Сем. *Orchidaceae* Juss. – Ятрышниковые // Флора СССР. Л., 1935. Т. 4. С. 589-730.

Непомилуева Н.И. Темнохвойные леса предгорной ландшафтной зоны в бассейне среднего течения Ильча // Труды Коми НЦ УрО РАН. Сыктывкар, 1992. № 126. С. 5-20.

Никитина С.В., Денисова Л.В. К характеристике популяций *Gymnadenia conopsea* в условиях Карелии // Охрана и культивирование орхидей: Тез. I Всесоюз. совещ. Таллин. 1980. С. 65-67.

Орлова Н.И. Сем. Ятрышниковые – *Orchidaceae* Lindl. // Флора Мурманской области. М.-Л., 1954. С. 214-238.

Орхидеи нашей страны / М.Г. Вахрамеева, Л.В. Денисова, С.В. Никитина, С.К. Самсонов. М., 1991. 224 с.

Орхидные Урала: систематика, биология, охрана / С.А. Мамаев, М.С. Князев, П.В. Куликов, Е.Г. Филиппов. Екатеринбург, 2004. 124 с.

Орхидные Заонежья / Н.В. Марковская, Т.Ю. Дьячкова, Е.Ф. Марковская, М.А. Шредерс. Петрозаводск, 2007. 82 с.

Осеторов В.Д. Орхидеи как лекарственные растения // Охрана и культивирование орхидей. Киев, 1983. С. 9-11.

Перебора Е.А. Орхидные Северо-Западного Кавказа. М., 2002. 253 с.

Перечень объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации, утвержден 25.10.2005 г. приказом по МПР РФ № 289 и зарегистрирован Минюстом РФ 29.11.2005 г. (регистрационный номер № 7211).

Пестов С.Н., Тетерюк Л.В. Состав консортов *Cypripedium calceolus* L. (*Orchidaceae*) на северной границе ареала // Вестник ТвГУ. Сер. Биол. и экол., 2007. Вып. 4, № 8(36). С. 66-68.

Плотникова И.А. Эколого-биологические особенности и состояние ценопопуляций редких видов орхидных (*Orchidaceae*) в Печоро-Илычском заповеднике: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2006. 18 с.

Плотникова И.А. Ценопопуляции орхидных на территории комплексного заказника «Уньинский» (Республика Коми) // Перспективы развития и проблемы современной ботаники: Матер. I Всерос. молодеж. науч.-практ. конф. ботаников. Новосибирск, 2007. С. 64-67.

Плотникова И.А. Состояние ценопопуляций двух видов рода *Dactylorhiza* (сем. *Orchidaceae*) в Печоро-Илычском заповеднике // Вестник ТвГУ. Сер. Биол. и экол., 2008. Вып. 8, № 20 (80). С. 113-121.

Похилько А.А. Семейство *Orchidaceae* - орхидные // Биологическая флора Мурманской области. Апатиты, 1993. С. 35-47.

Пояркова Л.В., Хасаншин Б.Д. Гудайера ползучая в Рифском лесу Волжско-Камского заповедника // Редкие виды растений в заповедниках. М., 1987. С. 134-136.

Пояркова Л.В. Эколого-морфологическая характеристика и состояние популяций редких видов растений Волжско-Камского заповедника // Редкие виды растений в заповедниках. М., 1987. С. 125-131.

Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР / Л.В. Денисова, С.В. Никитина, Л.Б. Заугольнова. М., 1986. 33 с.

Пучнина Л.В. Динамика численности ценопопуляций *Calypso bulbosa* (L.) Oakes и *Cypripedium calceolus* L. в пойме реки Сотки // Охорона і культивування орхідей: Матер. Міжднар. наук. конф. Київ, 1999а. С. 69-70.

Пучнина Л.В. Состояние ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. (*Orchidaceae*) в карстовых ландшафтах Севера европейской России // Бот. журн., 1999б. Т. 84, № 9. С. 75-81.

Пучнина Л.В., Захарченко Ю.В. Динамика популяций *Calypso bulbosa* (L.) Oakes на северной границе ее ареала // Редкие виды растений в заповедниках. М., 1994. С. 49-57.

Пучнина Л.В. Роль заповедника «Пинежский» в сохранении редких видов сосудистых растений // Современные экологические проблемы севера: Матер. междунар. конф. Апатиты, 2006. Ч. 2. С. 173-174.

Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 72-04.

Растительные ресурсы России и сопредельных государств. Сем. *Butomaceae* – *Typhaceae*. СПб., 1994. 271 с.

Русяева Г.Г. Дополнение к флоре Ильменского государственного заповедника // Ботанические исследования на Урале. Свердловск, 1985. С. 35.

Сизова Т.П., Вахрамеева М.Г. Некоторые вопросы микоризообразования у двух видов семейства *Orchidaceae* // Охрана и культивирование орхидей. Киев, 1983. С. 41-43.

Сизова Т.П., Вахрамеева М.Г. Особенности микоризы любки двулистной и ятрышника Фукса в зависимости от их возрастного состояния // Вестн. МГУ. Сер. Биол., 1984. № 2. С. 27-31.

Скворцов В.Э. Атлас-определитель сосудистых растений таежной зоны Европейской России. М., 2000. 587 с.

Смолянинова Л.А. Сем. *Orchidaceae* Juss. – Ятрышниковые // Флора европейской части СССР. Л., 1976. Т. 2. С. 10-59.

Собко В.Г. Ризореституционное размножение вегетативных малолетников семейства орхидных // Охрана и культивирование орхидей. Таллин, 1980. С. 82-85.

Стецук Н.П. Биологические особенности и состояние ценопопуляций *Epipactis helleborine* (L.) Crantz на территории Южного Приуралья // Вестник Оренбургского государственного ун-та, 2008. № 87. С. 134-137.

Суюндуков И.В. Особенности биологии, состоянии ценопопуляций некоторых видов семейства *Orchidaceae* на Южном Урале (Башкортостан): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 2002. 19 с.

Татаренко И.В. Микориза орхидных (*Orchidaceae*) Приморского края // Бот. журн., 1995. Т. 80, № 8. С. 64-72.

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

Татаренко И.В. Особенности пространственной структуры ценопопуляций орхидных со стеблекорневыми тубероидами // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1997. Т. 102. № 2. С. 54-58.

Татаренко И.В., Верхолат В.П., Ракова М.В. Возрастная структура и динамика популяций орхидных Приморского края // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1999. Т. 104, № 1. С. 54-58.

Тетерюк Л.В. Башмачок настоящий // Мартыненко В.А., Полетаева И.И., Тетерюк Б.Ю., Тетерюк Л.В. Биология и экология редких растений Республики Коми. Екатеринбург, 2003а. С. 28-42.

Тетерюк Л.В. Башмачок пятнистый // Мартыненко В.А., Полетаева И.И., Тетерюк Б.Ю., Тетерюк Л.В. Биология и экология редких растений Республики Коми. Екатеринбург, 2003б. С. 43-58.

Тетерюк Л.В. Охраняемые виды сосудистых растений и их ценопопуляции // Биологическое разнообразие особо охраняемых территорий Республики Коми. Вып. 4: Охраняемые природные комплексы Тимана. Ч. 2.

Комплексный ландшафтный заказник «Белая Кедва» / С.В. Денева, Л.В. Тетерюк, Т.Н. Пыстина и др. Сыктывкар, 2007. С. 71-101.

Тетерюк Л.В., Тетерюк Б.Ю., Перемотина Л.Л. Состояние ценопопуляций некоторых орхидных в заказнике «Сыктывкарский» // Ботанические исследования на охраняемых природных территориях европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 2001. С. 155-165.

Тимченко І.А. Стан ценопопуляцій видів роду *Epipactis* Zinn. (*Orchidaceae*) флори України // Укр. бот. журн., 1993. Т. 50, № 3. С. 102-107.

Улле З.Г. Редкие и охраняемые растения в Печоро-Илычском биосферном заповеднике // Состояние и динамика природных комплексов особо охраняемых природных территорий Урала: Тез. докл. науч.-практ. конф. Сыктывкар, 2000. С. 91-93.

Улле З.Г. Флористическая изученность территории Печоро-Илычского заповедника // Труды Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар, 2005. Вып. 14. С. 34-46.

Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки., 1975. № 2. С. 7-34.

Фардеева М.Б. Онтогенез дремлика темно-красного (ржавого) (*Epipactis atrorubens* (Hoffm. ex Bernh.) Bess.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 2002. Т. III. С. 134-138.

Фегри К., Пейл Л. Основы экологии опыления. М., 1982. 344 с.

Федотов В.В. Список редких растений Печоро-Илычского заповедника // Флора и растительность заповедников РСФСР. М., 1981. 148 с.

Федотов В.В. Редкие и исчезающие виды общесоюзного списка во флоре Печоро-Илычского государственного заповедника // Общие проблемы охраны растительности. Сыктывкар, 1984. Т. 1. С. 11-122.

Федотов В.В. Новые виды флоры северо-востока европейской части СССР // Тезисы 9-й Коми республиканской молодежной научной конференции. Сыктывкар, 1985. С. 3.

Федотов В.В. Состояние популяций редких видов // Летопись природы Печоро-Илычского биосферного заповедника. Книга 40. 1986. Якша, 1987. С. 26-33.

Филенко Р.А. Страна Русская равнина // Гидрологическое районирование Севера европейской части СССР. Л., 1974. С. 50-133.

Филиппов Е.Г. Внутривидовая изменчивость морфологических признаков в комплексе *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó s. l. на Урале // Экология и интродукция растений на Урале. Свердловск, 1991. С. 53-58.

Филиппов Е.Г. Внутривидовая изменчивость и экология видов рода *Dactylorhiza* ex Nevski (сем. *Orchidaceae*) на Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1997. 24 с.

Филиппов Е.Г. Таксономический состав комплекса *Dactylorhiza maculata* L. Soó s. l. на Урале // Экология и акклиматизация растений. Екатеринбург, 1998. С. 67-87.

Цвелев Н.Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России. СПб., 2000. 781 с.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / О.В. Смирнова, Л.Б. Заугольнова, И.М. Ермакова. М., 1976. 217 с.

- Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения) / А.А. Уранов, Л.Б. Заугольнова, О.В. Смирнова и др. М., 1977. 131 с.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова, А.С. Команов и др. М., 1988. 182 с.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 990 с.
- Чернов Г.А. Аллювиальные отложения верхней Печоры и Илыча // Труды Печоро-Илычского государственного заповедника. М., 1940. Вып. 1. С. 215-291.
- Шенников А.П. Краткий ботанический очерк района в верховьях р. Печоры // Журн. «Север», 1923. № 3-4. С. 1-12.
- Шибанова Н.Л., Михеева О.В. Состояние и перспективы сохранения ценопопуляций орхидей Предуралья // Биологический вестник, 2003. Т. 7, № 1-2. С. 23-25
- Шретер Г.К. Лекарственные растения и растительное сырье, включенные в отечественные фармакопеи. М., 1972. 119 с.
- Экзерцева Л.В., Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В. Некоторые особенности структуры ценопопуляций орхидных на северной границе ареала // Охрана и культивирование орхидей: Тез. докл. III Всесоюз. совещ. М., 1987. С. 46-47.
- Ackerman J.D. Pollination biology of *Calypso bulbosa* var. *occidentalis* (Orchidaceae): a food-deception system // Madrono, 1981. V. 28, № 3. P. 101-110.
- Ackerman J.D., Mesler M.R. Pollination biology of *Listera cordata* (Orchidaceae) // Amer. J. Bot., 1979. V. 44, № 7. P. 820-824.
- Alexander C., Hadley G. Variation in symbiotic activity of *Rhizoctonia isolates* from *Goodyera repens* mycorrhizas // Trans. of the British Mycological Society. 1983. № 80. P. 99-106.
- Bateman, R.M., Denholm I. A reappraisal of the British and Irish dactylorchids, 1. The tetraploid marsh-orchids. *Watsonia*, 1983. 14. P. 347-376.
- Bateman, R. M., I. Denholm. A reappraisal of the British and Irish dactylorchids, 2. The diploid marsh-orchids. *Watsonia*, 1985. 15. P. 321-355.
- Bateman R. M., Pridgeon A. M., Chase M. W. Phylogenetics of subtribe Orchidinae (Orchidoideae, *Orchidaceae*) based on nuclear ITS sequences. 2. Infragenetic relationships and reclassification to achieve monophyly of *Orchis* sensu lato. *Lindleyana*, 1997. 12. P. 113-141.
- Bateman R.M., Hollingsworth P.M., Preston J., Luo Y.B., Pridgeon A.M., Chase M.W. Molecular phylogenetics and evolution of Orchidinae and selected Habenariinae (*Orchidaceae*) // Botanical Journal of Linnnean Society, 2003. V. 142. P. 1-40.
- Baumann H., Kunkel S. Die Orchideen Europas. Stuttgart: Franckh, 1988. 192 S.
- Blinova I.V. A northernmost population of *Cypripedium calceolus* L. (*Orchidaceae*): demography, flowering, pollination // Selbyana, 2002. V. 23, № 1. P. 111-120.
- Boyden T.C. The pollination biology of *Calypso bulbosa* var. *americana* (*Orchidaceae*): initial deception of bumblebee visitors // *Oecologia*, 1982. V. 55, № 2. P. 178-184.

Dressler R.L. Phylogeny and classification of the orchid family. Timber Press, Portland, Oregon, 1993. 314 p.

Fuller F. Die Gattungen *Orchis* und *Dactylorhiza* // *Orchideen Mitteleuropas*. 3. Teil. 3. Aufl. Wittenberg-Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag, 1983. 132 S.

Gathoe J.L., Tyteca D. Etude biostatistique des *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*) de Belgique et des territoires voisins // *Bull. Jard. bot. nat. Belg.* 1987. V. 57, № 34. P. 389-424.

Hedren M., Fay F., Chase M.W. AFLPs elucidate relationships in the *Dactylorhiza* polyploid complex (*Orchidaceae*) / *Abstr. Ann. Meet. Bot. Soc. Amer.*, Baltimore // *American Journal of Botany*, 1998. V. 85, № 6. P. 135.

Hedren M., Fay M.F., Chase M.W. Amplified fragment length polymorphisms (AFLP) reveal details of polyploid evolution in *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*) // *American Journal of Botany*, 2001. V. 88. P. 1868-1880.

Hedren M. Systematics of the *Dactylorhiza euxina/incarnata/maculata* polyploid complex (*Orchidaceae*) in Turkey: evidence from allozyme data // *Pl. Syst. Evol.*, 2002. 229. P. 23-44.

Heslop-Harrison J. A comparison of some Swedish and British form of *Orchis maculata* L. s. l. // *Swensk. Bot. Tidskr.*, 1951. Bd. 15, № 4. S. 608-635.

Heslop-Harrison J. Some observation on *Dactylorhiza incarnata* (L.) Vermln. in the British Isles // *Proc. Linn. Soc.* 1956. V. 166, № 12. P. 51-82.

Jagiello M. Analysis of population variability and distribution of species from the *Dactylorhiza maculata* group (*Orchidaceae*) in Poland // *Fragm. Florist. et Geobot. Ann.*, 1986-1987. V. 3132, № 34. P. 338-384.

Jagiello M. *Dactylorhiza cruenta* (*Orchidaceae*), nowy dla flory Polski gatunek stoczyka // *Fragm. Florist. et Geobot. Ann.*, 1991. V. 35, № 12. P. 385-394.

Jagiello M., Kuusk V., Lankosz Mroz M. Karyological investigations on orchids of the Estonian SSR. Part 1. Genus *Dactylorhiza* Necker ex Nevski (*Orchidaceae*) // *Fragm. Florist. et Geobot. Ann.*, 1989. V. 34, № 34. P. 315-327.

Kallunki J.A. Reproductive biology of mixed-species populations of *Goodyera* (*Orchidaceae*) in Northern Michigan // *Brittonia*, 1981. V 33, № 2. P. 137-155.

Kull T. *Cypripedium calceolus* L. // *Biological flora of the British Isles. J. Ecol.*, 1999. V. 87. P. 913-924.

Lid J., Lid D.T. Norsk flora. *Orchidaceae*. Oslo, 1994. P. 723-741.

McKendrick, S. L., J. R. Leake, D. L. Taylor, and D. J. Read. 2000. Symbiotic germination and development of myco-heterotrophic plants in nature: ontogeny of *Corallorhiza trifida* Chatel and characterisation of its mycorrhizal fungi // *New Phytologist*, 2000. №145. P. 523-537.

Mosquin T. The reproductive biology of *Calypso bulbosa* // *Canad. Field-Natur.*, 1970. V. 84, № 3. P. 291-296.

Nillson S. Orchids of Northern Europe. Harmondsworth (Middlesex, England) etc.: Penguin Books Ltd, 1979. 146 p.

Orchids of Russia and adjacent countries (within the borders of the former USSR) / M.G. Vakhrameeva, I.V. Tatarenko, T.I. Varlygina, G.K. Torosyan, M.N. Zagulskii. Germany, 2008. 690 p.

Pedersen H. A. Species concept and guidelines for infraspecific taxonomic ranking in *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*) // *Nordic Journal of Botany*, 1998. V. 18. P. 289-310.

- Prochazka F., Velisek V. Orchideje nasi prirody. Praha, 1983. 284 p.
- Schmeidt O. Eestimaa orchideed. Tallin, 1996. 144 p.
- Shipunov A.B., Fay M.F., Pillon Y., Bateman R.M., Chase M.W. Dactylorhiza (*Orchidaceae*) in European Russia: combined molecular and morphological analysis // *American Journal of Botany*, 2004. V. 91, № 9. P. 1419-1426.
- Soo R. Dactylorhiza Necker ex Nevski in Tutin T.G, Heywood V.H., Burges N.A., Moore D.M., Valentine D.H., Walters S.M., Webb D.A. // *Flora Europaea*. Vol. 5. Cambridge, 1980. P. 333-337.
- Summerhayes V.S. Wild orchids of Britain. London, 1951. 290 p.
- Tyteca D., Gathoe J.L. Morphometric analysis of *Dactylorhiza occitanica* and related populations from eastern France (*Orchidaceae*) // *Belgian Journal of Botany*, 1999. V. 132. P. 158-174.
- Tyteca D., Gathoe J.L. Morphometric analysis of the *Dactylorhiza majalis* group in France and western Europe, with a description of *Dactylorhiza parvimajalis* Tyteca et Gathoe, spec. nov. // *Journal Europaischer Orchideen*, 2000. V. 32. P. 471-511.
- Vakhrameeva M.G., Tatarenko I.V. Age structure of populations of orchids with different life forms // *Acta Univ. Wratislaviensis*, 1998. V. 2037. P. 129-139.
- Van Der Cingel N.A. An Atlas of Orchid Pollination: European orchids. Balkema, Rotterdam. 1995.
- Willems J.H., Melsers C. Population dynamics and life-history of *Coeloglossum viride* (L.) Hartm.: an endangered orchid species in the Netherlands // *Bot. J. Linn. Soc.*, 1998. V. 126. P. 83-93.
- Ziegenspeck H. *Orchidaceae* - Stuttgart: Ulmer. Verlag für Landwirtschaft und Naturwissenschaften, 1936. 740 S. (Lebensgeschichte Blütenpflanzen Mitteleuropas / O. Kirchner, E. Loew, C. Schroeter; Bd. 1, Lfg. 4).



## Приложение

**Местонахождения изученных ценопопуляций орхидных  
в Печоро-Илычском заповеднике и заказнике «Уньинский»**

№ ЦП	Дата обследования	Местонахождение	Местообитание
<i>Calypso bulbosa</i> (L.) Oakes			
1	18.06.06	ПР, лев. берег р. Печора, напротив устья р. Большой Шежым	Скалистый известняковый склон, ельник зеленомошный
<i>Coeloglossum viride</i> (L.) Hartm.			
1	25.06.06	ПР, пр. берег р. Печора, 6 км выше устья р. Большой Шежым	Надпойменная терраса, ельник разнотравно-зеленомошный на окраине болота
2	28.06.06	ПР, лев. берег р. Печора, устье р. Собинская	Верхняя часть крутого облесенного склона, березово-осиновый с елью лес
3	09.08.06	ПР, пр. берег р. Унья, 400 м от русла	Склон юго-восточной экспозиции, осинник кисличный
4	10.08.06	ПР, лев. берег р. Унья, 30 км выше устья, напротив урочища "Чамейный плес"	Склон северной экспозиции, ельник костянично-зеленомошный
5	11.08.06	ПР, пр. берег р. Унья, 30 км выше устья, урочище "Чамейный плес"	Склон к реке, березняк разнотравный
6	17.07.08	ПР, лев. берег р. Илыч, р. Ыждыд-Аню	Надпойменная терраса, осинник чернично-зеленомошный
7	12.08.08	ПР, лев. берег р. Илыч, р. Ичет-Сотчемьель	Склон северной экспозиции, ельник костянично-зеленомошный
8	06.08.08	ПР, лев. берег р. Илыч, 4,5 км ниже впадения р. Укью	Долина ручья, березняк разнотравный
9	30.07.07	ГР, хр. Макариз, подгольцовый пояс, 600 м над ур. м	Пологий склон нагорной террасы, разнотравно-пижмовый луг
10	15.07.07	ГР, хр. Макариз, подгольцовый пояс	Пологий склон нагорной террасы, разнотравно-черевицевый луг
11	13.07.07	ГР, хр. Макариз, подгольцовый пояс	Пологий склон нагорной террасы, разнотравно-пижмовый луг
12	01.08.07	ГР, хр. Макариз, подгольцовый пояс	Пологий склон нагорной террасы, разнотравно-горцево-гераниевый луг
<i>Corallorhiza trifida</i> Chatel.			
1	01.07.06	ПР, лев. берег р. Печора, 9 км выше пос. Якша, урочище "Свахина коса"	Смешанный разнотравно-сфагновый лес
2	23.06.06	ПР, пр. берег р. Печора, 6 км выше впадения р. Большой Шежым, урочище "Гаревка-Левобережная"	Осоково-сфагновое болото
3	09.08.07	ПР, лев. берег р. Илыч (профиль на г. Щукаелиз, 3,5 км)	Березняк осоково-сфагновый по границе облесенного болота на водоразделе
<i>Cypripedium calceolus</i> L.			
1	30.06.04	ПР, лев. берег р. Печора, устье р. Большая Порожная	Ельник разнотравно-сфагновый на окраине болота
2	14.08.07	ПР, лев. берег р. Илыч, 4,5 км к северу от устья р. Ыждыд-Ляга	Каменистый облесенный склон у края осиново-березового высокотравного леса

№ ЦП	Дата обследования	Местонахождение	Местообитание
3	16.08.07	ПР, лев. берег р. Илыч, 5.5 км ниже устья р. Ыджыд-Сотчемьель, скалы "Шантым-Прилук"	Скалистая облесенная березой и елью разнотравно-зеленомошная осыпь
4	11.08.08	ПР, пр. берег р. Ыджыд-Сотчемьель, 1,8 км выше устья	Облесенный склон южной экспозиции, скальные растительные группировки с преобладанием <i>Rubus saxatilis</i> и <i>Antennaria dioica</i> <i>Cypripedium guffatum</i> Sw.
1	02.07.03	ПР, пр. берег р. Илыч, напротив	Облесенный разнотравно-
	17.08.07	устья р. Ыджыд-Ляга	зеленомошный склон
2	14.08.07	ПР, лев. берег р. Илыч, 4.5 км к северу от устья р. Ыджыд-Ляга	Костянично-разнотравно-зеленомошный склон
3	03.07.04	ПР, пр. берег р. Печора, 17 км выше устья р. Большой Шежим, урочище "Лог Иорданского"	Облесенные известняковые скалы, ельник зеленомошный
4	20.06.05	ПР, лев. берег р. Печора, напротив устья р. Большой Шежим	Скалистый склон, ельник башмачково-голокучниково-зеленомошный
5	30.06.05	ПР, лев. берег р. Большая Шайтановка, 27-й км от ее впадения в р. Печора	Облесенные скалы (крутые террасы у отвесной скалы), ельник разнотравно-костяничково-башмачково-зеленомошный
6	02.07.05	ПР, лев. берег р. Большая Шайтановка, 9-й км от ее впадения в р. Печора	Скалистый склон, ельник зеленомошный
7	28.06.06	ПР, лев. берег р. Печора, напротив кордона Собинская-Заостровка	Облесенный скалистый склон, ельник травянисто-зеленомошный
8	10.08.06	ПР, пр. берег р. Унья, 30 км выше устья, урочище "Чамейный плес"	Облесенные скалы, ельник разнотравно-зеленомошный
9	08.08.06	ПР, лев. берег р. Унья, 32 км выше устья	Облесенный скалистый склон, березняк костянично-разнотравный
10	23.07.08	ПР, лев. берег р. Илыч, 14 км выше устья р. Изпыредью, 200 м выше о-ва Бияизьяди	Облесенный склон, березняк костянично-зеленомошный
11	27.07.08	ПР, лев. берег р. Илыч, 14 км выше устья р. Изпыредью, напротив о-ва Молебен	Облесенный скалистый склон, ельник костянично-зеленомошный
12	29.07.08	ПР, лев. берег р. Илыч, 8 км выше устья р. Изпыредью, урочище "Лек-из"	Выходы скальных пород, березняк костянично-зеленомошный
13	31.07.08	ПР, лев. берег р. Илыч, окр. кордона Изпыред	Склон северной экспозиции, ельник костянично-зеленомошный
14	31.07.08	ПР, лев. берег р. Илыч, окр. кордона Изпыред, пологий склон к реке	Ельник костянично-зеленомошный
15	09.08.08	ПР, пр. берег р. Илыч, 20 км выше устья р. Ыджыд-Ляга, скалы Кыбла-Кырта	Облесенный скалистый склон, ельник чернично-зеленомошный

№ ЦП	Дата обследования	Местонахождение	Местообитание
<i>Dactylorhiza cruenta</i> (O. F. Muell) Soo			
1	27.06.00 29.06.01 02.07.02 26.06.06	ПР, пр. берег р. Печора, 6 км выше устья р. Большой Шежим	Травяно-осоково-гипново-сфагновое болото
<i>D. hebridensis</i> (Wilmott) Aver.			
1	11.07.02	РР, пр. берег р. Печора, 10 км на северо-восток от пос. Якша, окрестности Гусино болота	Сосняк чернично-зеленомошный
2	08.07.05	РР, пр. берег р. Печора, 16 км выше пос. Якша	Травянистый бечевник
3	12.07.05	РР, пр. берег р. Печора, 8 км ниже пос. Якша, урочище "Малиновая Ластва"	Разнотравный луг
4	13.07.05	РР, пр. берег р. Печора, 15 км выше пос. Якша, урочище "Перевалка"	Сосняк чернично-зеленомошный
5	04.07.02	ПР, пр. берег р. Печора, у стационара на р. Гаревка, бывший аэродром	Разнотравный луг
6	29.06.05	ПР, лев. берег р. Большая Шайтановка, 20-й км от ее впадения в р. Печора	Разнотравный луг
7	13.07.03	ПР, лев. берег р. Илыч, в 1 км выше кордона Изпыред	Травянистый бечевник
8	12.07.03	ПР, лев. берег р. Илыч, устье р. Ыджыд-Ляга	Разнотравный луг
9	12.07.08	ПР, лев. берег р. Илыч, 200 м выше устья р. Ыджыд-Ляга	Травянистый бечевник
10	16.07.08	ПР, лев. берег р. Илыч, 500 м выше устья р. Ыджыд-Ляга	Злаково-разнотравный луг
11	27.07.08	ПР, лев. берег р. Илыч, 14 км выше устья р. Изпыредью, напротив о-ва Бияизьяди	Травянистый бечевник
12	06.07.03	ПР, лев. берег р. Илыч, 8 км ниже впадения р. Кожымью, 1 км ниже острова Клепканды	Травянистый бечевник
13	04.07.03	ПР, р. Кожымью, 20-й км от ее впадения в р. Илыч	Травянистый бечевник
14	15.07.07	ГР, перевал через хр. Макариз (плато)	Горная луговина
15	24.07.07	ГР, подгольцовый пояс, хр. Макариз, нижняя часть пологого склона восточной экспозиции к долине р. Кожымью, 600 м над ур. м	Мелкотравная луговина
16	25.07.07	ГР, перевал через хр. Макариз (плато)	Ключевое болото

№ ЦП	Дата обследования	Местонахождение	Местообитание
<i>D. incarnata</i> (L.) Soo			
1	28.06.00 30.06.01 02.07.02 24.06.06	ПР, пр. берег р. Печора, 6 км выше устья р. Большой Шежым	Кустарничково-осоково-травяно-глиновое болото
2	19.06.05	ПР, лев. берег р. Малый Шежым	Осоково-сфагновое болото
3	22.06.05	ПР, лев. берег р. Печора, напротив устья р. Большая Порожная	Разнотравно-осоково-глиновое болото
4	10.07.03	ПР, лев. берег р. Укью, устье р. Неримью	Осоково-вахтово-сфагновое болото (открытые, обводненные участки)
5	15.07.08	ПР, пр. берег р. Илыч, 500 м выше устья р. Ыджыд-Анью	Травянистый каменистый бечевник
6	18.07.08	ПР, пр. берег р. Илыч, 1 км ниже устья р. Ыджыд-Анью	Сырой осоковый бечевник
<i>D. maculata</i> (L.) Soo			
1	20.07.99 02.07.00 10.07.01 09.07.02 16.07.03 03.07.06	РР, пр. берег р. Печора, 13 км выше пос. Якша, урочище "Желоба"	Осоково-сфагновое болото
2	11.07.04	РР, пр. берег р. Печора, 3 км выше пос. Якша, урочище "Смолокурка"	Осоково-сфагновое болото
3	13.07.04	РР, лев. берег р. Большая Гаревка	Пушицево-сфагновое болото
4	10.07.05	РР, пр. берег р. Печора, 32 км выше пос. Якша	Сосняк разнотравно-сфагновый
5	14.07.05	РР, пр. берег р. Печора, 9 км выше пос. Якша, урочище "Свахина коса"	Сосняк кустарничково-сфагновый
6	08.07.06	РР, пр. берег р. Печора, 13 км ниже пос. Якша	Сосняк кустарничково-сфагновый
7	29.06.02	ПР, пр. берег р. Печора, 2 км выше устья р. Большой Шежым	Вахтово-хвощово-сфагновое болото, окруженное редкой сосной
8	05.07.04	ПР, пр. берег р. Печора, 6 км выше впадения р. Большой Шежым, урочище "Гаревка-Левобережная"	Сосняк вахтово-сфагновый
9	13.07.08	ПР, лев. берег р. Илыч, 1 км выше устья р. Ыджыд-Анью	Осоково-вахтово-сфагновое болото
10	30.06.04	ПР, лев. берег р. Печора, устье р. Большая Порожная	Вахтово-голубично-сфагновое болото
11	03.07.03	ПР, лев. берег р. Кожимью, 23-й км от ее впадения в р. Илыч	Вахтово-пушицево-сфагновое болото
12	09.07.03	ПР, лев. берег р. Укью, устье р. Неримью	Сосняк голубично-багульниково-сфагновый
13	04.07.05	ПР, лев. берег р. Кедровка, 26-й км от ее впадения в р. Печора	Осоково-сфагновое болото
14	20.06.06	ПР, пр. берег р. Большой Шежым, 21-й км от впадения в р. Печора	Разнотравно-сфагновое болото

№ ЦП	Дата обследования	Местонахождение	Местообитание
15	24.06.00 24.06.04	ГР, перевал между г. Медвежий камень и г. Яныпупунер, 550 м над ур. м	Пушицево-сфагновое болото
16	26.06.05	ГР, г. Яныпупунер (восточная часть), 1 км к югу от останца Беличий Камень, 640 м над ур. м	Березняк разнотравно-сфагновый
17	16.07.07	ГР, лев. берег р. Кожымью, 590 м над ур. м	Осоково-сфагновое болото
<i>D. russowii</i> (Klinge) Holub			
1	28.06.04	ПР, лев. берег р. Печора, напротив устья р. Большая Порожня	Ситниково-осоково-гипново-сфагновое болото
2	08.07.03	ПР, лев. берег р. Укью, устье р. Неримью	Ерниково-пушицево-гипново-сфагновое болото
3	06.08.08	ПР, лев. берег р. Илыч, 4,5 км ниже впадения р. Укью	Осоково-гипново-сфагновое болото
<i>D. traunsteineri</i> (Saut.) Soo			
1	14.06.05	РР, пр. берег р. Печора, 13 км выше пос. Якша, урочище "Желоба"	Ерниково-осоково-сфагновое болото
2	30.06.01	ПР, пр. берег р. Печора, 6 км выше впадения р. Большой Шежим, урочище "Гаревка-Левобережная"	Кустарничково-осоково-травяно-гипновое болото
3	28.06.02	ПР, пр. берег р. Печора, 10 км выше впадения р. Большой Шежим, урочище "Манские Луки"	Вахтово-ситниково-сфагновое болото
<i>Epipactis atrorubens</i> (Hoffm. ex Bernh.) Bess.			
1	12.07.03	ПР, лев. берег р. Илыч, 3 км выше устья р. Ыджид-Ляга	Облесенный скалистый склон
2	14.08.07	ПР, лев. берег р. Илыч, 4,5 км выше устья р. Ыджид-Ляга	Каменистый облесенный склон
3	15.08.07	ПР, долина р. Илыч, пр. берег р. Ичет-Ляга, 5,2 км от впадения в р. Илыч, 200 м от берега	Облесенный склон
4	16.08.07	ПР, лев. берег р. Илыч, 5,5 км ниже устья р. Ыджид-Сотчемьель, скалы "Шантым-Прилук"	Скалистая осыпь
5	11.08.08	ПР, пр. берег р. Ыджид-Сотчемьель, 1,8 км от впадения в р. Илыч	Скалистая осыпь
6	12.08.08	ПР, пр. берег р. Ичет-Сотчемьель, 750 м вверх по течению от устья	Облесенный склон южной экспозиции
7	08.08.06	ПР, пр. берег р. Унья, 32 км выше устья	Облесенный скалистый склон, березняк брусничный
8	10.08.06	ПР, лев. берег р. Унья, 30 км выше устья, напротив урочища "Чамейный плес"	Облесенный склон северной экспозиции, ельник костянично-чернично-зеленомошный
9	11.08.06	ПР, пр. берег р. Унья, 30 км выше устья, урочище "Чамейный плес"	Облесенный склон юго-восточной экспозиции, ельник костянично-зеленомошный

№ ЦП	Дата обследования	Местонахождение	Местообитание
<i>E. helleborine</i> (L.) Crantz			
1	18.07.04	РР, пр. берег р. Печора, 10 км на северо-восток от пос. Якша, окрестности Гусиного болота	Ельник разнотравно-осоково-сфагновый
2	20.07.04	РР, лев. берег р. Печора, 7 км выше пос. Якша (госфонд)	Ельник разнотравно-сфагновый
<i>Goodyera repens</i> (L.) R.Br.			
1	04.08.06	ПР, пр. берег р. Унья, 110 км от устья, в 2 км выше впадения р. Большая Дубровка, район «Уньинской пещеры»	Ельник чернично-зеленомошный
2	04.08.06	ПР, пр. берег р. Унья, изба "Ключи"	Ельник чернично-зеленомошный
3	06.08.06	ПР, пр. берег р. Унья, напротив избы "База"	Ельник чернично-зеленомошный
4	08.08.06	ПР, лев. берег р. Унья, 32 км от устья	Облесенный скалистый склон, березняк костянично-разнотравный
5	09.08.06	ПР, лев. берег р. Унья, 28 км от устья	Ельник чернично-зеленомошный
6	10.08.06	ПР, лев. берег р. Унья, 30 км от устья, напротив урочища "Чамейный плес"	Облесенный склон северной экспозиции, ельник костянично-чернично-зеленомошный
7	03.08.07	ПР, пр. берег р. Илыч, окр. кордона Укьюдин	Ельник чернично-зеленомошный
8	06.08.07	ПР, лев. берег р. Илыч.	Березняк папоротничково-зеленомошный
9	07.08.07	ПР, лев. берег р. Илыч	Ельник чернично-зеленомошный
10	08.08.07	ПР, лев. берег р. Илыч, 7 км от реки по профилю на г. Шукаель из	Ельник чернично-зеленомошный
11	10.08.07	ПР, лев. берег р. Илыч	Ельник хвощово-сфагновый
12	11.08.07	ПР, лев. берег р. Илыч	Лиственничник чернично-аконитово-зеленомошный
13	15.08.07	ПР, долина р. Илыч, 2,5 км на северо-восток от устья р. Ичет-Ляга	Ельник чернично-зеленомошный
14	18.08.07	ПР, лев. берег р. Илыч, 4 км выше устья р. Ыджыд-Ляга	Смешанный чернично-зеленомошный лес
15	19.08.07	ПР, пр. берег р. Илыч, 2,5 км вниз по течению от устья р. Ыджыд-Ляга	Ельник чернично-зеленомошный
16	17.07.08	ПР, надпойменная терраса р. Ыджыд-Анью	Осинник чернично-зеленомошный
17	03.08.08	ПР, лев. берег р. Илыч, 2 км на северо-восток от устья р. Укью	Березняк зеленомошный
18	06.08.08	ПР, лев. берег р. Илыч, 4,5 км ниже устья р. Укью	Ельник зеленомошный
19	10.08.08	ПР, водораздел рек Ыджыд-Сотчемьель и Ичет-Сотчемьель	Ельник хвощово-осоково-сфагновый
20	02.09.09	РР, пр. берег р. Печора, 1 км выше пос. Якша	Ельник папоротничково-зеленомошный

№ ЦП	Дата обследования	Местонахождение	Местообитание
<i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R.Br.			
1	04.07.04	ПР, пр. берег р. Печора, 8 км выше устья р. Большой Шежим, урочище "Гаревской носок"	Вахтово-осоково-сфагновое болото
2	06.07.04	ПР, пр. берег р. Печора, 9 км ниже устья р. Большой Шежим, урочище "Широкий Затон"	Ерниково-вахтово-сфагновое болото
3	30.06.04	ПР, лев. берег р. Печора, напротив устья р. Большая Порожная	Ситниково-осоково-сфагновое болото
4	05.07.03	ПР, лев. берег р. Илыч, 7 км ниже устья р. Ичет-Анью, в 400 м выше острова Клепканды	Осоково-сфагновое болото
5	08.07.03	ПР, лев. берег р. Укью, устье р. Неримью	Пушицево-вахтово-сфагновое болото
6	19.07.08	ПР, пр. берег р. Илыч, напротив устья р. Ичет-Анью, 300 м от берега	Разнотравно-сфагновое болото
7	03.08.08	ПР, водораздел рек Илыч и Укью	Осоково-хвощово-сфагновое болото
8	11.08.08	ПР, пр. берег р. Ыджид-Сотчемьель, 1.8 км от ее впадения в р. Илыч	Скалистый склон
<i>Listera cordata</i> (L.) R.Br.			
1	04.07.06	РР, пр. берег р. Печора, 13 км выше пос. Якша, урочище "Желоба"	Сфагновое болото с сосной
2	19.06.06	ПР, пр. берег р. Печора, 6 км выше устья р. Большой Шежим	Ерниково-осоково-сфагновое болото с сосной и елью
3	04.08.06	ПР, лев. берег р. Унья, 400 м от русла, изба "База"	Ельник чернично-зеленомошный
4	06.06.06	ПР, пр. берег р. Унья, напротив избы "База"	Ельник чернично-зеленомошный
5	05.08.07	ПР, лев. берег р. Илыч, 8 км от реки по профилю Щукаельиз – Илыч	Березняк чернично-зеленомошно-сфагновый
6	14.07.08	ПР, лев. берег р. Илыч, 2.2 км ниже устья р. Ыджид-Анью	Ельник папоротничково-чернично-зеленомошный
7	14.07.08	ПР, лев. берег р. Илыч, 2.5 км ниже устья р. Ыджид-Анью	Ельник разнотравный приручьевой
8	10.08.08	ПР, лев. берег р. Илыч, 2.5 км к востоку от устья р. Ичет-Сотчемьель	Ельник чернично-осоково-сфагновый
9	25.07.07	ГР, верхнее течение р. Кожымью, пр. берег ручья, впадающего в р. Сорью	Березово-еловый разнотравный лес
10	26.07.07	ГР, лев. берег р. Кожымью	Приручьевой березняк
11	30.07.07	ГР, терраса по лев. берегу р. Турья, в 1 км от места ее впадения в р. Кожымью, 600 м над ур. м	Березняк разнотравно-вейниковый
<i>L. ovata</i> (L.) R.Br.			
1	22.06.06	ПР, пр. берег р. Печора, 10 км выше впадения р. Большой Шежим, урочище "Манские Луки"	Ерниково-хвощово-сфагновое болото

№ ЦП	Дата обследования	Местонахождение	Местообитание
2	25.06.06	ПР, пр. берег р. Печора, 6 км выше впадения р. Большой Шежим	Ерниково-сфагновое болото
3	12.08.07	ПР, лев. берег р. Илыч (профиль на г. Шукаельиз)	Заболоченный хвощово-сфагновый ельник
4	19.07.08	ПР, пр. берег р. Илыч, напротив устья р. Ичет-Анью (1.5 км ниже устья р. Ыджыд-Анью)	Осоково-сфагновое болото, облесенное березой и елью
5	03.08.08	ПР, водораздел рек Илыч и Укью, 1.5 км от устья р. Укью	Хвощово-осоково-сфагновое болото
6	06.08.08	ПР, левый берег р. Илыч, 4.5 км ниже устья р. Укью	Пушицево-осоково-сфагновое болото
<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.			
1	11.07.99 02.07.00 08.07.01 10.07.04	РР, пр. берег р. Печора, 15 км выше пос. Якша, урочище "Перевалка"	Сосняк брусничный
2	02.07.06	РР, лев. берег р. Печора, 7 км выше пос. Якша, урочище "Свахина коса" (госфонд)	Разнотравно-сфагновый ельник
3	20.06.00 27.06.01	ПР, пр. берег р. Печора, окрестности кордона Шежим-Печорский при впадении р. Большой Шежим	Разнотравный луг на опушке леса
4	02.07.04	ПР, пр. берег р. Печора, 6 км выше впадения р. Большой Шежим	Заболоченный сосняк

РР – равнинный ландшафтный район, ПР – предгорный, ГР – горный.



ISBN 978-5-89606-430-5



*Подготовка и издание осуществлено при финансовой поддержке Глобального Экологического Фонда и Программы развития ООН в рамках проекта «Укрепление системы особо охраняемых природных территорий Республики Коми в целях сохранения биоразнообразия первичных лесов в районе верховьев реки Печора» (2008-2013 гг.).*

Адрес офиса проекта: 167982 г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 26, оф. 321.  
Тел.: (8212) 21-60-38.  
E-mail: [tentyukova@undp-komi.org](mailto:tentyukova@undp-komi.org).  
[www.undp-komi.org](http://www.undp-komi.org).

Распространяется бесплатно.

*Научное издание*

**Ирина Анатольевна Кириллова (Плотникова)**

**ОРХИДНЫЕ ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА  
(СЕВЕРНЫЙ УРАЛ)**

*Рекомендовано к изданию Ученым советом  
Института биологии Коми НЦ УрО РАН*

Оригинал-макет и корректура: Е.А. Волкова  
Графический дизайн: Р.А. Микушев

Фото на обложке и форзацах: И.А. Кириллова

Подписано в печать 22.09.2010. Формат 60×90<sup>1/16</sup>. Бумага офсетная.  
Печать офсетная. Усл. печ. л. 9.0 + вклейка 1.75. Уч.-изд. л. 9.0.  
Тираж 300 экз. Заказ

---

Отпечатано с готового оригинал-макета заказчика  
в полном соответствии с предоставленными материалами  
в ООО «Коми Республиканская типография».  
167982, г. Сыктывкар, ул. В. Савина, 81.



Фото 1. Цветки *Dactylorhiza incarnata*.



Фото 2. Цветки *Dactylorhiza cruenta*.



Фото 3. Цветки *Dactylorhiza traunsteineri*.



Фото 4. Цветки *Dactylorhiza russowii*.



Фото 5. Цветки *Dactylorhiza hebridensis*.



Фото 6. Цветки *Dactylorhiza maculata*.



Фото 7а. *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó —  
пальчатокоренник мясо-красный. Фото А.В. Бобрецова.



фото 76. *Dactylorhiza incarnata*. Фото И.А. Кирилловой.



Фото 8а. *Dactylorhiza cruenta* (O. F. Muell) Soó — пальчатокоренник кровавый. Фото А.В. Бобрецова.



фото 86. *Dactyloghiza stuebeli*. Фото И.А. Кирилловой.



фото 9. *Dactylorhiza traunsteineri* (Saut.) Soó — пальчатокоренник Траунштейнера. фото А.В. Бобрецова.





Фото 10. *Dactylorhiza russowii* (Klinge) Holub — пальчатокоренник Руссова.  
Фото И.А. Кирилловой, А.В. Бобрецова.



Фото 11а. *Dactylorhiza hebridensis* (Wilmott) Aver. — пальчатокоренник гебридский. Фото И.А. Кирилловой.





Фото 116. *Dactylorhiza hebridensis*. Фото И.А. Кирилловой.



Фото 12. *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó — пальчатокоренник пятнистый.  
Фото И.А. Кирилловой, А.В. Бобрецова.



Фото 13. Осоково-сфагновое болото с сосной —  
типичное местообитание *Dactylorhiza maculata*  
в Печоро-Ильчском заповеднике. Фото И.А. Кирилловой.



Фото 14. Травянистый бечевник на берегу реки —  
типичное местообитание *Dactylorhiza hebridensis*.  
Фото И.А. Кирилловой.



Фото 15. Скальные выходы — местообитания многих орхидных заповедника. Фото И.А. Кирилловой.



Фото 16. Ключевое болото предгорного района заповедника. Фото И.А. Кирилловой.



Фото 17. *Dactylorhiza hebridensis* на горной луговине.  
Фото И.А. Кирилловой.

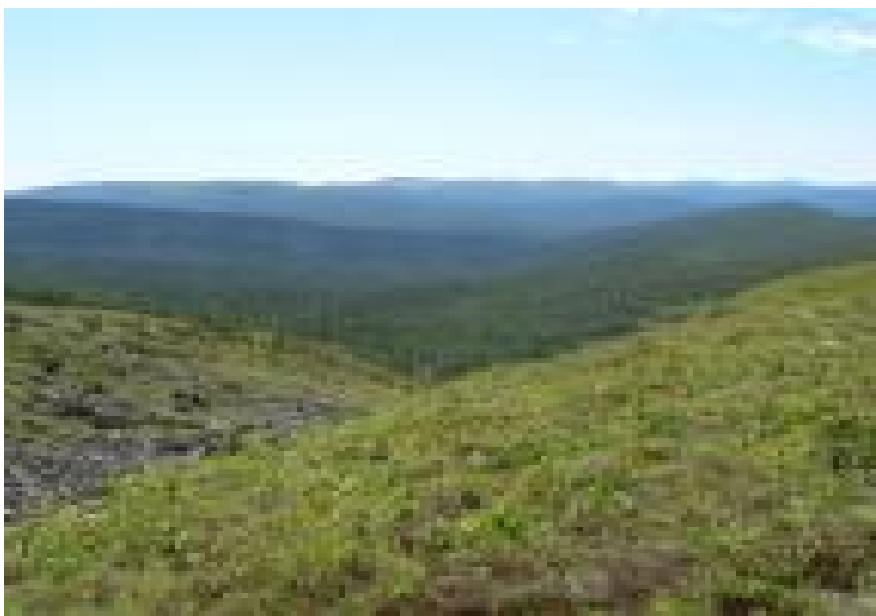


Фото 18. Горная тундра. Фото И.А. Кирилловой.

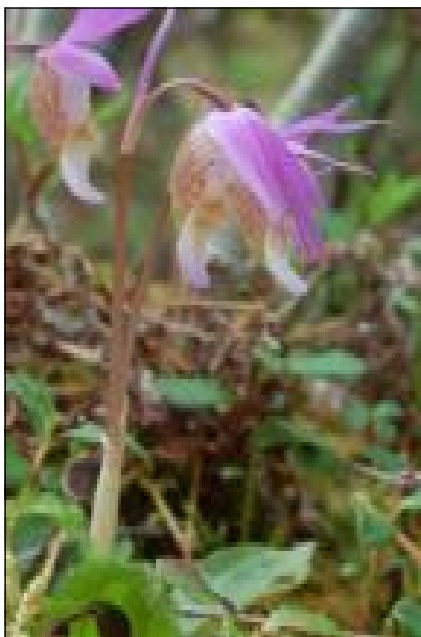
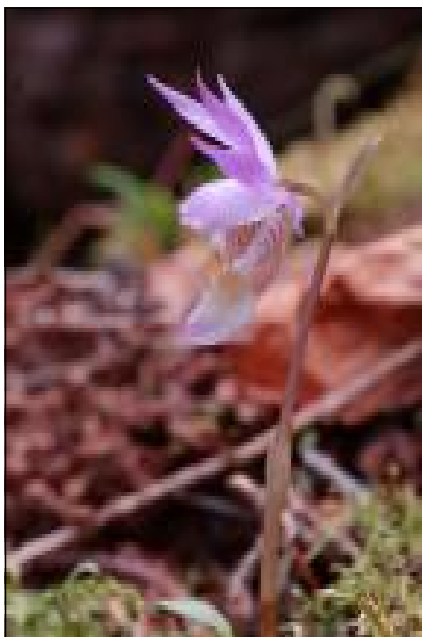


Фото 19. *Calypso bulbosa* (L.) Oakes — калипсо луковичная.  
Фото А.В. Бобрецова.





фото 20. *Coeloglossum viride* (L.) Hartm. — полупестник зеленоцветковый. Фото И.А. Кирилловой.



фото 21. *Corallophiza trifida* Chatel. — ладьян трехраздельный. Фото И.А. Кирилловой.



Фото 22. *Cypripedium calceolus* L. — башмачок настоящий.  
Фото Д.В. Кириллова.



Фото 23. *Cypripedium guttatum* Sw. — башмачок пятнистый.  
Фото И.А. Кирилловой.

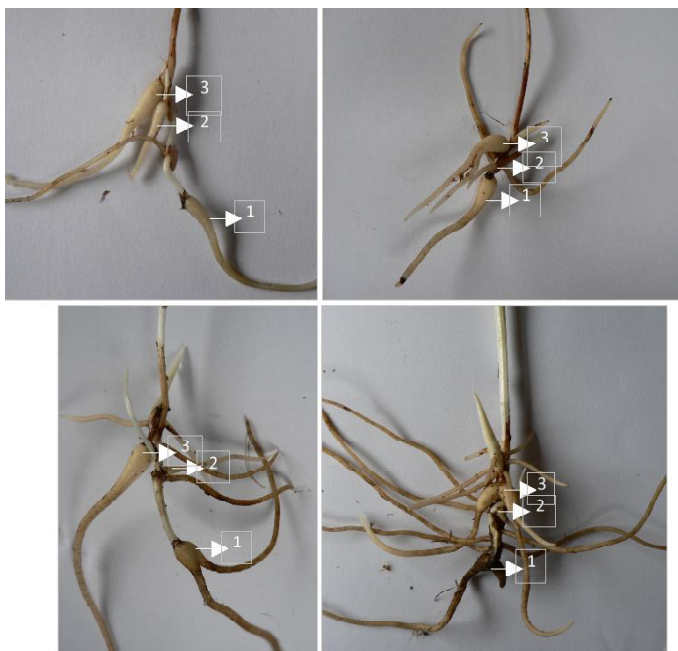


Фото 24а. Вегетативное возобновление *Dactylorhiza russowii*.  
 Фото И.А. Кирилловой.  
 Условные обозначения: 1 — старый стеблекорневой туберид;  
 2, 3 — молодые тубериды.



Фото 24б. *Dactylorhiza russowii*. Фото О.Е. Валуйских.



фото 25. *Epiractis atrogibens* (Hoffm. ex Bernh.) Bess.— дремлик темно-красный. Фото И.А. Кирилловой.



Фото 26. *Eipactis helleborine* (L.) Crantz — дремлик широколистный.  
Фото Д.В. Кириллова.



фото 27. *Goodyera repens* (L.) R.Br. — гудайера ползучая. Фото И.А. Кирилловой.





Фото 28. *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. — кокушник комарниковый. Фото И.А. Кирилловой.

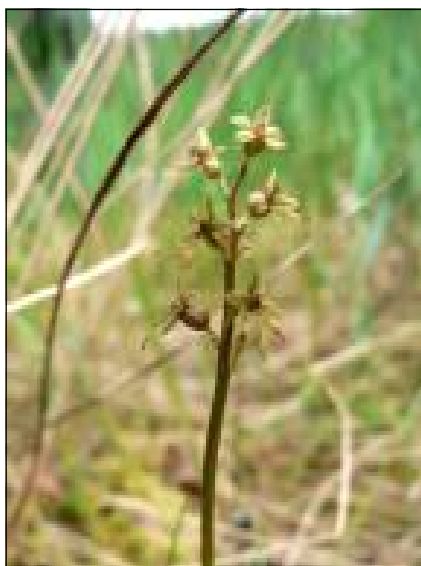


Фото 29. *Listera cordata* (L.) R.Br.— тайник сердцелистный.  
Фото И.А. Кирилловой.



Фото 30. *Listera ovata* (L.) R.Br. — тайник овальнолистный.  
Фото И.А. Кирилловой.



Фото 31. Тайник овальнолистный с тремя листьями.  
Фото И.А. Кирилловой.



Фото 32. *Platanthera bifolia* (L.) Rich. — любка двулистная.  
Фото И.А. Кирилловой.



Фото 33. Куртина *Cypripedium guttatum*.  
Фото И.А. Кирилловой.

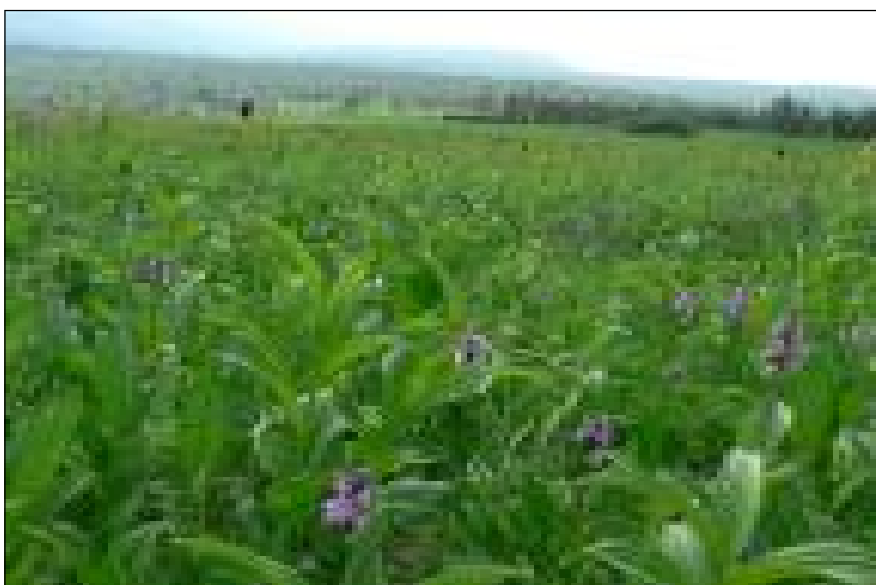


Фото 34. *Dactylorhiza hebridensis*. Фото И.А. Кирилловой.