

Сочинский институт (филиал) федерального государственного автономного образования «Российский университет дружбы народов» (Сочинский институт РУДН).

УДК: 582.594.2(470.62)

*На правах рукописи*

**АВЕРЬЯНОВА Елена Анатольевна**

**ОРХИДНЫЕ (ORCHIDACEAE) НИЗКОГОРИЙ СОЧИНСКОГО  
ПРИЧЕРНОМОРЬЯ: БИОЛОГИЯ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ОХРАНА**

03.02.01 – Ботаника

Диссертация на соискание учёной степени

кандидата биологических наук

Научный руководитель:

кандидат биологических наук

Варлыгина Татьяна Ивановна

Москва – 2021

## Оглавление

ВВЕДЕНИЕ.....	4
Глава 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ СОЧИНСКОГО ПРИЧЕРНОМОРЬЯ.....	9
1.1. Климат.....	9
1.2. Ландшафт.....	13
1.3. Геологическая среда.....	14
1.4. Почвенный покров.....	15
1.5. Поверхностные водные объекты.....	16
Глава 2. ОСНОВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ И КРАТКИЕ ЗАМЕТКИ ОБ ИСТОРИИ ИХ ИЗУЧЕНИЯ В СОЧИНСКОМ ПРИЧЕРНОМОРЬЕ.....	18
2.1. Общее районирование.....	18
2.2. Характеристика районов Сочинского округа.....	19
2.3. Характеристика районов Туапсинского округа.....	23
2.4. Краткие заметки об истории изучения флоры и растительности Сочинского Причерноморья.....	25
Глава 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	28
3.1. Методы исследования.....	28
3.2. Систематическое положение изученных видов орхидей (Orchidaceae) Сочинского Причерноморья (с синонимами).....	31
Глава 4. РАСПРОСТРАНЕНИЕ ИЗУЧАЕМЫХ ВИДОВ.....	34
Глава 5. ЭКОЛОГИЯ И ФИТОЦЕНОЛОГИЯ.....	44
5.1. Рельеф.....	44
5.2. Почвы.....	45
5.2.1. Целинные почвы.....	46
5.2.2. Трансформированные почвы.....	47
5.3. Экологические группы.....	50
5.4. Фитоценозы.....	53
Глава 6. БИОЛОГИЯ ИЗУЧАЕМЫХ ВИДОВ.....	57
6.1. <i>Anacamptis morio</i> subsp. <i>caucasica</i> – Анакамптис кавказский.....	58
6.2. <i>Anacamptis pyramidalis</i> – Анакамптис пирамидальный.....	68
6.3. <i>Dactylorhiza urvilleana</i> – Пальчатокоренник Дюрвилля.....	79
6.4. <i>Ophrys apifera</i> – офрис пчелоносная.....	86
6.5. <i>Ophrys oestriifera</i> – офрис оводоносная.....	95

6.6. <i>Spiranthes spiralis</i> – скрученник спиральный.....	105
6.7. <i>Steveniella satyrioides</i> - Стевениелла сатириовидная.....	118
Глава 7. ИЗУЧЕНИЕ МОРФОЛОГИИ СЕМЯН.....	126
7.1. Общие морфологические признаки семян.....	127
7.2. Семена <i>Limodorum</i> -типа.....	130
7.3. Семена <i>Orchis</i> -типа.....	132
7.4. Определение орхидей по семенам.....	136
Глава 8. РЕДКИЕ ВИДЫ ОРХИДНЫХ В РЕГИОНЕ И ИХ ОХРАНА.....	141
8.1. Природоохранный статус орхидей Сочинского Причерноморья и их охрана.....	141
8.2. Предложения по созданию новых ООПТ.....	148
8.2.1. Урочище «Рассветное».....	148
8.2.2. Урочище "Орхидейная поляна".....	151
ВЫВОДЫ.....	157
ЛИТЕРАТУРА.....	158
Список работ, опубликованных автором.....	161
Список использованных литературных источников.....	165
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	180
Приложение I. Схема геоботанического районирования Сочинского Причерноморья ...	180
Приложение II. Карто-схема района исследований .....	181
Приложение III. Почвы низкогорий Сочинского Причерноморья.....	182
Приложение IV. Распространение орхидей низкогорий Сочинского Причерноморья .....	183
Приложение V. <i>Anacamptis morio</i> subsp <i>caucasica</i> .....	191
Приложение VI. <i>Anacamptis pyramidalis</i> .....	195
Приложение VII. <i>Dactylorhiza urvilleana</i> .....	200
Приложение VIII. <i>Ophrys apifera</i> .....	204
Приложение IX. <i>Ophrys oestrifera</i> .....	207
Приложение X. <i>Spiranthes spiralis</i> .....	212
Приложение XI. <i>Steveniella satyrioides</i> .....	215
Приложение XII. Охрана орхидей низкогорий Сочинского Причерноморья.....	219

## ВВЕДЕНИЕ

Сложный генезис флоры Западного Кавказа определил высокий уровень биоразнообразия видов и экосистем. На юге Российского Причерноморья отмечено 2065 видов слсудистых растений, в целом по Кавказу – более 6000 видов, в Сочинском Причерноморье для площади всего около 3300 км<sup>2</sup> отмечено 1658 видов. Только здесь, да ещё на Северо-Западном Кавказе, можно увидеть субтропические колхидские леса. Основное флористическое ядро составляют колхидские элементы. Реликтовый характер флоры определяет её высочайшую созологическую значимость (Колаковский, 1956; Малеев, 1940). Сохранение биологического разнообразия Краснодарского края - государственная задача. Показательно, что более 65% генофонда растений, подлежащего охране в Российской Федерации сосредоточено на территории Западного Кавказа (Красная книга Краснодарского края, 2017).

Сочинское Причерноморье уникально для России по своим климатическим условиям. Это ценнейший в ботаническом отношении регион, характеризующийся полувлажным субтропическим климатом (средние температуры января + 5<sup>0</sup>С и июля + 24<sup>0</sup>С), с которым связано распространение лесов колхидского типа. Такие растительные сообщества представляют собой очаги биоразнообразия. К сожалению, практически всё побережье преобразовано хозяйственной деятельностью человека. Если на каких-то участках, выходящих к берегу моря, мы сегодня видим лесные формации, то с очень большой вероятностью можно утверждать, что перед нами вторичные фитоценозы, заместившие существовавшие в прошлом агроценозы. Тем не менее, такие участки сохраняют функцию рефугиумов для редких видов растений и связанных с ними консортивных комплексов. Соответствуя климатическим характеристикам, растительность и флора этого региона имеет ряд особенностей.

Участок низкогогорья на побережье Черного моря от пос. Магри до устья р. Псоу (административно Большой Сочи) относят к Колхидской ботанической провинции. Протяжённость его вдоль берега моря – более 145 км, а ширина не превышает 20–25 км.

Природные сообщества Сочинского Причерноморья представлены колхидскими и буково-дубово-грабовыми лесами. Уникальная растительность Западного Закавказья давно привлекает внимание исследователей. Заметным компонентом флоры являются орхидеи. Семейство *Orchidaceae* Juss.– интереснейшая группа высокоспециализированных видов, которая в своё время привлекла внимание Чарльза Дарвина необычными приспособлениями

к опылению насекомыми. Сложность и длительность жизненного цикла, зависимость их развития от симбионтов и прочие особенности биологии орхидей делают их более уязвимыми и редкими по сравнению с другими травянистыми представителями местной флоры.

Семейство Орхидных представлено на Кавказе 60 видами (Аверьянов, 2006), в Сочинском Причерноморье обширнее, чем на всех соседних территориях – 40 видов (Зернов, 2013), 41 вид (Литвинская, 2011) или даже 46 видов (Солодько, Макарова, 2011). Относительно недавно этот список дополнился ещё двумя видами (*Himantoglossum comperianum* (Steven) P. Delforge и *Epipactis pontica* Taubenheim), а также подвидом (*E. leptochila* subsp. *neglecta* Kümpel) (Макарова, Шулаков, 2011; Аверьянова, 2013; Fateryga et al, 2018). Однако за последние годы, а то и десятилетия до проведения наших исследований, для многих видов орхидей не было каких-либо данных о находках и состоянии их популяций. Сведения в литературе по разным видам довольно разрознены, касаются в основном распространения, многие аспекты биологии и экологии практически не были изучены. Следует подчеркнуть, что в последнее время в Сочинском Причерноморье произошли колоссальные изменения, отрицательно влияющие на природные территории. Это определяет актуальность изучения популяций орхидных, как и других редких и исчезающих представителей флоры и фауны региона. Большинство видов этого семейства занесены в списки охраняемых растений, в том числе в Красные книги Российской Федерации (2008) и Краснодарского края (2007, 2017), а также охраняются международными документами. Все виды включены в приложение II Конвенции о международной торговле CITES (2006), а некоторые в Приложение I Бернской конвенции (Bern Convention, 1998). Исследования биологии, экологии и распространения отдельных видов орхидей помогут в решении важных вопросов охраны и восстановления их популяций в окрестностях Большого Сочи и на всём Российском побережье Черного моря.

Большинство орхидей произрастают в узкой полосе низко- и среднегорных участков от уреза морской воды до высот 400–500 м над уровнем моря. Именно эту зону всё в большей степени занимают городские и сельские постройки Большого Сочи и его инфраструктура. Процесс особенно интенсифицировался в связи с подготовкой и проведением Зимней Олимпиады 2014 года, а также строительством других не менее значимых для страны объектов. Много местообитаний орхидных было уничтожено. Оставшиеся популяции нуждаются в ревизии и оценке перспектив дальнейшего существования, поскольку разрушение среды их обитания продолжается (Аверьянова, 2014).

**Цель работы:**

Использование данных комплексного анализа видового состава, распределения, популяционной и репродуктивной биологии орхидей низкогорий Сочинского Причерноморья при разработке мер их охраны.

#### **Задачи:**

1. Уточнение флористического списка семейства Orchidaceae на территории Сочинского Причерноморья. Инвентаризация местонахождений 26 видов орхидей, анализ особенностей их распространения в регионе.

2. Выявление эколого-фитоценотической приуроченности орхидных в регионе.

3. Определение состояния ценопопуляций 7 изучаемых видов орхидей, включая морфометрические характеристики особей разных онтогенетических групп, динамику численности ценопопуляций и их онтогенетических спектров.

4. Изучение сезонного ритма развития орхидей.

5. Исследование репродуктивной биологии: семенной продуктивности, плодообразования и морфологии семян орхидей.

6. Анализ факторов, лимитирующих или угрожающих существованию популяций орхидных. Разработка предложений по охране орхидных.

#### **Научная новизна**

Уточнён видовой состав орхидей Сочинского Причерноморья. Список видов дополнен двумя таксонами (*Epipactis pontica* и *E. leptochilla* subsp. *neglecta*), ранее не отмеченными на территории России. Выявлены эколого-фитоценотические особенности разных видов. В регионе обнаружены более 30 новых местонахождений изученных видов.

Впервые для России представлены диаграммы цветков, детали строения репродуктивных органов растений на макроснимках, микрофотографии семян *Anacamptis morio* subsp. *caucasica* (K.Koch) H.Kretzschmar, Eccarius et H.Dietr., *A. pyramidalis* (L.) Rich., *Dactylorhiza urvilleana* (Steud.) Baumann et Künkele, *Ophrys apifera* Huds., *O. oestrifera* M.Bieb., *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall., *Steveniella satyrioides* (Spreng.) Schltr.

Впервые изучена микроморфология семян 26 видов и составлен ключ для определения орхидных по структуре семенной оболочки. Усовершенствована методика подсчёта числа семян.

Для 7 таксонов орхидных (*Anacamptis morio* subsp. *caucasica*, *A. pyramidalis*, *Dactylorhiza urvilleana*, *Ophrys apifera*, *O. oestrifera*, *Spiranthes spiralis*, *Steveniella satyrioides*)

Сочинского Причерноморья впервые изучены показатели семенной продуктивности, биометрические характеристики онтогенетических состояний и онтогенетическая структура ценопопуляций.

### **Практическая и теоретическая значимость работы**

Полученные данные расширили представления о видовом составе семейства на Кавказе и в России.

Выявлены основные угрозы существования популяций орхидей в условиях Сочинского Причерноморья и внесены предложения по их охране. Впервые предложены для создания особо охраняемых природных территорий регионального значения два участка в окрестностях пос. Хлебобоб Адлерского района агломерации город-курорт Сочи. Материалы были переданы в Министерство природных ресурсов Краснодарского края. По одному из объектов получено положительное решение.

Результаты исследований включены в очерки Красной книги Краснодарского края (2017), опубликованы в нескольких научных и научно-популярных статьях, используются в курсах преподавания биологических дисциплин в Департаменте биомедицинских, экологических и ветеринарных направлений Сочинского Института РУДН, а также при проведении Летней экологической школы Сочинского института РУДН и для преподавании биологии в профильных выпускных классах гимназии № 8 г. Сочи.

### **Апробация работы**

Основные результаты исследований были представлены на Московском международном конгрессе «Биотехнология: состояние и перспективы развития» (Москва, 2012); на Международной научно-практической интернет-конференции «Состояние субтропического садоводства и перспективы его развития» (Сочи, 2012); на VII межвузовской научно-практической конференции «Российское общество, государство и право» (Ростов-на-Дону, 2013); на XIII–XIX Международных научно-практических конференциях «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 2014–2020 гг.); на научно-практической конференции «Посталимпийский Сочи. Экологические проблемы и перспективы сохранения природного и историко-культурного наследия» (Сочи, 2014); научно-практической конференции «Экологические проблемы Сочи и стратегия устойчивого развития агломерации город-курорт Сочи» (Сочи, 2016); VIII–X Международных научно-практических конференциях «Заповедники Крыма–2016: биологическое и ландшафтное разнообразие, охрана и управление» (Симферополь, 2016, 2019, 2020); Всероссийской

научно-практической конференции с международным участием «Природные резерваты – гарант будущего» (Улан-Удэ, 2017); научно-практической конференции «Современные проблемы науки в ветеринарии, биологии и экологии» (Сочи, 2017); XI Международной конференции «Охрана и культивирование орхидей» (Нижний Новгород, 2018); V и VI Всероссийских научно-практических конференциях «Устойчивое развитие особо охраняемых природных территорий» (Сочи, 2018, 2019); легли в основу докладов на заседаниях Департамента биомедицинских, экологических и ветеринарных направлений Сочинского Института РУДН (Сочи, 2018). На основе результатов исследований состоялись научно-просветительные сообщения в Сочинском отделении Русского географического общества (2015, 2016), на Сочинском телевидении (2015, 2017), в Сочинском институте РУДН (2017, 2018), в местных печатных изданиях.

### **Публикации**

По теме диссертации опубликована 31 работа, в том числе 5 – в изданиях, рекомендованных ВАК, 3 – в журналах, входящих в Web of Science и Scopus, 3 – в иностранных научных изданиях.

### **Структура и объём диссертации**

Диссертация изложена на 224 стр. текста, состоит из введения, 8 глав, выводов, списка литературы, включающего 219 источников (из них 42 зарубежных) и 41 стр. приложений. Работа содержит 29 таблиц и иллюстрирована 35 рисунками и 108 фотографиями.

### **Благодарности**

Автор выражает искреннюю благодарность Макаровой Елене Леонидовне, постоянной спутнице в путешествиях по Российскому Причерноморью и другим местам произрастания орхидей, Набережной Юлии Юрьевне, Ренёвой Марии Анатольевне и другим активистам Сочинского городского отделения Русского географического общества за участие и поддержку, Антипину Максиму Игоревичу, младшему научному сотруднику Ботанического сада МГУ за изготовление фотографий SEM семян орхидей. Особую благодарность автор испытывает к Вахрамеевой Марии Георгиевне и Варлыгиной Татьяне Ивановне за помощь при создании этой работы.



## **Глава 1. Физико-географические условия Сочинского Причерноморья**

Сочинское Причерноморье административно представляет собой агломерацию город-курорт Сочи (так называемый Большой Сочи) в составе Краснодарского края. Протяжённость его вдоль берега моря – более 109 км, а ширина не превышает 20–25 км.

### **1.1. Климат**

Для изучаемой территории характерно формирование субтропического типа климата, которое происходит под влиянием двух физико-географических факторов: теплового эффекта Черного моря и защитного эффекта Главного Кавказского хребта, отгораживающего побережье от холодного воздействия континентального воздуха.

Важнейшим фактором является тепловой эффект Черного моря. Основные черты климата: жаркое влажное лето, теплая зима, затяжная прохладная весна и теплая осень – приближают этот район к средиземноморской климатической зоне. Однако, в отличие от нее зимний период на побережье характеризуется неустойчивостью, связанной с периодическим вторжением холодных воздушных масс.

Черноморское побережье Кавказа относится к теплой и влажной субтропической зоне Кавказа. Территория расположена в относительно низких широтах, вследствие чего получает много солнечного света и тепла. Радиационный баланс остается положительным круглый год.

Кроме того, на климат оказывает большое влияние водная поверхность незамерзающего Черного моря, повышающая летом устойчивость воздушных масс, и, следовательно, препятствующая образованию конвективной облачности. Накапливая много тепла за лето, море зимой обогревает воздух.

Климат побережья формируется под влиянием восточно-европейских и средиземноморских воздушных масс, приходящих со стороны Черного моря, а также большой солнечной радиации.

Для Черноморского побережья характерно наличие сухого периода в летнее время года, положительная температура самого холодного месяца. Для зимы характерны затяжные дожди обложного типа, для лета – кратковременные грозовые дожди и ливни.

Морозы случаются ежегодно, но бывают непродолжительными. Температурный режим района отличается большим разнообразием, в связи с изменением высоты местности.

В летнее время здесь преобладают антициклоны, наблюдается в основном солнечная,

теплая, сухая погода со слабыми ветрами. Зимние погодные условия в основном определяются влиянием квазистационарной черноморской депрессии. Зима имеет мягкий характер: даже в это время преобладает безморозная погода.

Средняя годовая температура воздуха по метеостанции АгроСочи составляет плюс 14<sup>0</sup>С.

Абсолютный минимум температуры воздуха за период 1960–2007 гг. отмечается в январе и равен минус 13<sup>0</sup>С. Средняя месячная температура воздуха самого холодного месяца +2,9<sup>0</sup>С (январь 1992г). Средняя месячная температура воздуха самого теплого месяца +26,2<sup>0</sup>С (август 2001, 2009 гг).

Продолжительность теплого периода составляет 226 дней, а холодного – 139 дней.

Основные климатические характеристики по метеостанции АгроСочи.

Таблица 1.1

Характеристика	Месяцы												Год
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
Средняя месячная и годовая температура воздуха, <sup>0</sup> С	5,9	6,5	8,3	12,1	16,1	19,9	22,7	22,6	19,6	15,1	11,6	7,9	14
Абсолютная максимальная температура воздуха, <sup>0</sup> С	21	24	30	32	34	35	39	39	36	34	29	23	39
Абсолютная минимальная температура воздуха, <sup>0</sup> С	-13	-12	-11	-5	3	7	8	10	3	-5	-5	-10	-13
Средняя месячная и годовая температура поверхности почвы, <sup>0</sup> С	5	6	9	15	21	26	29	28	22	16	10	7	16
Средний максимум температуры поверхности почвы, <sup>0</sup> С	19	23	32	42	51	54	56	55	50	40	29	20	56
Средний минимум температуры поверхности почвы, <sup>0</sup> С	-6	-6	-3	1	6	11	14	14	9	3	0	-4	-10
Среднее месячное и годовое количество осадков, мм	183	116	115	112	89	99	93	111	133	132	176	202	1562
Средняя месячная и годовая скорость ветра, м/с	3,3	3,3	3,0	2,5	2,2	2,2	2,1	2,1	2,2	2,4	2,8	3,3	2,6

Средняя месячная и годовая относительная влажность воздуха, %	72	71	73	75	78	77	77	76	75	74	71	70	74
---	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----

В среднем первые заморозки отмечаются 29.X, последние – 5.IV. Средняя продолжительность безморозного периода составляет 259 дней. Сумма активных температур в Геленджике составляет 3780<sup>0</sup>, в Туапсе - 4075<sup>0</sup>, в Сочи - 4243<sup>0</sup>С.

*Температура почвы.* Средняя годовая температура поверхности почвы по данным метеостанции АгроСочи составляет +16<sup>0</sup>С. Наиболее низкая средняя температура поверхности наблюдается в январе и равняется + 5<sup>0</sup>С, наиболее высокая в июле – + 29<sup>0</sup>С. Средний минимум равен минус 6<sup>0</sup>С (январь–февраль), средний максимум + 56<sup>0</sup>С (июль).

Температурные режимы почвы и воздуха тесно связаны. Зимой температура почвы повышается с глубиной. Самые низкие температуры поверхностного слоя почвы отмечаются в январе–феврале, смещаясь в более глубокие слои на март или апрель. В холодное полугодие температура почвы, как уже было отмечено, повышается с глубиной, летом, наоборот, понижается. Максимум температуры почвы в поверхностных слоях наступает в июле–августе, а начиная с глубины 2,4 м – смещается на сентябрь–октябрь.

*Осадки.* Осадков в исследуемом районе выпадает много. Средняя многолетняя сумма осадков по м/ст АгроСочи равна 1562 мм. Распределение их в течение года неравномерное.

Большая часть осадков, около 60%, выпадает в холодный период года, в теплый период выпадает 40% годовой суммы осадков. Наибольшая сумма осадков за год по м/ст АгроСочи составила 2196 мм (1995 год), наименьшая – 1025 мм (1986 год). Наибольшее количество осадков за месяц по АгроСочи – 581 мм (август 1960 года), наименьшее – 0 мм (октябрь 1907 года). Абсолютный суточный максимум осадков за период 1950–2008 гг. по г. Сочи составил 247 мм (1999 год). Максимальная интенсивность осадков за 20-минутный интервал времени составляет 38,5 мм (24.07.2004г).

Месячное и годовое количество твердых, жидких и смешанных осадков по м/ст АгроСочи показано в табл. 1.2.

Таблица 1.2

*Месячное и годовое количество твердых, жидких и смешанных осадков по м/ст АгроСочи*

Вид осадков		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Год
Твердые	мм	7,9	12,6	7,3									3	110,2
	%	5	10	7									2	8
Жидкие	мм	102,7	75,6	71,8	88	78	87	90	103	130	105	132	123	1101,6

	%	65	60	69	88	100	100	100	100	100	93	93	84	80
Смешанные	мм	47,4	37,8	24,9	12	-	-	-	-	-	8	10	20	165,2
	%	30	30	24	12	-	-	-	-	-	7	7	14	12

*Снежный покров.* Устойчивый снежный покров не образуется. Число дней с неустойчивым снежным покровом, который появляется в ноябре, в среднем составляет 9 дней.

Средняя высота снежного покрова за зиму составляет 7 – 10 см и является результатом редких, но значительных и сильных снегопадов. Один раз за 60 лет высота снежного покрова достигла 63 см. В отдельные годы снежный покров может задерживаться от 2 до 9 дней.

*Влажность воздуха:*

Относительная влажность воздуха меняется в широких пределах. Интерес представляет относительная влажность в 13 часов, когда ее значение близко к минимуму, т. к. она в некоторой степени характеризует испарение, которое бывает наиболее интенсивным в дневное время. Максимальная относительная влажность воздуха наблюдается в мае (78%), минимальная – в декабре (70%).

Средняя годовая относительная влажность воздуха составляет 74%. Средний годовой недостаток насыщения воздуха водяным паром составляет 4,8 мбар.

*Атмосферные явления:*

*Облачность.* В среднем за год по данным метеостанции АгроСочи наблюдается 120 пасмурных и 70 ясных дней.

*Туманы.* За год среднее число дней с туманами составляет 9, наибольшее – 27, а средняя продолжительность туманов в году – 37 часов.

*Грозы.* Среднегодовое число дней с грозой составляет 40, наибольшее – 72. Средняя продолжительность гроз в году равна 117 часов.

*Ветровой режим.* Ветровые условия формируются под влиянием циркуляционных факторов климата и местных физико-географических особенностей. *Рис. 13. Anacamptis morio subsp. caucasica, фрагмент семенной оболочки, SEM.*

В рассматриваемом районе прослеживается бризовая циркуляция ветра, при которой днем ветер дует с моря на сушу (морской бриз), а ночью – с суши на море (береговой бриз). В годовом ходе преобладают ветры восточного румба, в летний период велика повторяемость западных и северо-западных румбов. Роза ветров по средней скорости ветра показана на рис. 3.3.

Средняя скорость ветра в районе исследования – 2,8 м/с. В зимние месяцы скорости

ветра возрастают и достигают значений 3,6 м/с, а летом уменьшаются до 2,4 м/с. Максимальная из средних скоростей ветра по румбам за январь 6,5 м/с, средняя скорость за период со средней суточной температурой воздуха  $< 8^{\circ}\text{C}$  – 3,1 м/с. Максимальная скорость ветра 34 м/с, порыв 40 м/с.

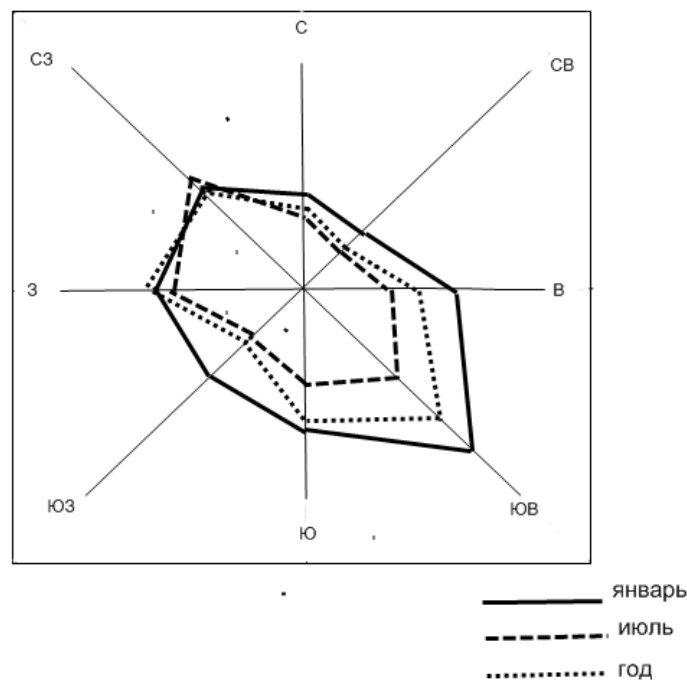


Рис. 1.1. Роза ветров по средней скорости в г. Сочи

Суточный ход скорости ветра в зимнее время сглажен, в теплый период наблюдается увеличение скорости ветра в дневные часы.

Число дней с сильным ветром (более 15 м/с) в течение года значительно меняется, в среднем за год составляет 14 дней. Наибольшее число дней с сильным ветром бывает в зимний период.

## 1.2. Ландшафт

Город-курорт Сочи в горной местности сочетает в условиях значительной протяжённости городской агломерации вдоль побережья Чёрного моря как сильно изменённые урбанизированные ландшафты, так и сохранившиеся, незначительно трансформированные природные ландшафты. Город расположен в основном в низкогорной

зоне с чередованием невысоких предгорий и сильно трансформированных речных долин.

Участки произрастания орхидей расположены в горно-лесных ландшафтах, характеризуются максимальной озеленённостью, естественным растительным и почвенным покровом, относительно высокой степенью биоразнообразия флоры и фауны, отдельными небольшими участками малоэтажной застройки.

### **1.3. Геологическая среда**

Историю формирования основных тектонических единиц Северо-Западного Кавказа принято относить к эоцену (около 40 – 33 млн. лет), когда началось продвижение к северу Кавказского клина Аравийской плиты, вызвавшее межплитную коллизию. Поднятия начались в зоне Гойтхско-Ачишхинского антиклинория, а также моноклиальной структуры плато Лагонаки. В миоцене восточная часть Новороссийского флишевого прогиба, расположенная между Закавказским массивом и Скифской платформой, испытала сильнейшее сжатие, складчатость, и была поднята в виде Новороссийского синклинория.

Межплитная коллизия обусловила поддвиг Закавказского массива под Скифскую платформу, масштабы которого оцениваются разными исследователями от 150 до 300 км. В результате поддвига фронтальные части покровных пластин получили наклон к северу, сформировались ступенчатые продольные морфоструктуры, и возникла общая асимметрия горного сооружения.

Положение основной части Северо-Западного Кавказа на стыке Скифской плиты с субокеанической Черноморской впадиной обусловило меньшую амплитуду орогенических поднятий, а также молодость его тектонической структуры и рельефа в сравнении с Западным и Центральным Кавказом. Здесь преобладают более молодые, в том числе и современные, складчато-надвиговые и сдвиговые дислокации, развитые в верхних структурных этажах эпигеосинклинального осадочного комплекса.

Морфологические особенности надвигов и сопутствующих им антиклиналей обусловлены трансформацией горизонтальных тектонических движений в вертикальные во фронтальных частях аллоктонов с образованием характерных складчато-надвиговых структур. Подобная картина со всей очевидностью свидетельствует о решающей роли горизонтальных тектонических напряжений в формировании тектонической структуры региона. Их главным источником является движение в северном направлении Закавказского массива, испытывающего, в свою очередь, давление со стороны Аравийского клина. Возраст дислокаций уменьшается при движении от Транскавказского поднятия в направлении Тамани

и Агаперона, где только зарождается складчатость.

Лазаревский район среднегорного обращенного складчатого рельефа. Флишевые породы Новороссийско-Лазаревского синклинория собраны здесь в серию южновергентных изоклинальных складок. На этой основе выработался среднегорный рельеф, с преобладанием синклинальных хребтов, расчлененных реками на отдельные короткие отрезки, и протяженных антиклинальных впадин. Доминирующие хребты района Аутль и Амуко, где в единый массив собраны сразу несколько складок, свидетельствуют о формировании этих морфоструктур в условиях мощнейшего латерального стресса.

Пластунский район надвиговых хребтов и покровных ступеней сформировался в условиях мощного тангенциального стресса на верхнемеловых и палеогеновых породах Туапсинского флишевого прогиба. Район расположен в зоне контакта Кавказского мегантиклинория с жестким упором Закавказского срединного массива, выступающего в роли автохтона. Рельеф поверхности Пластунского, Воронцовского и других более мелких покровов является аструктурным, однако четко выражен тектонический уступ во фронтальной части, соответствующий Монастырскому надвигу. Уступ маркируется вершинами Флагах (580 м), Сапун (574 м), Черная (623 м), Пластунская (813 м), Верблюдка (752 м).

Южнее выделяется структурный рельеф Сочинского района брахиантиклинальных хребтов, развитый на палеогеновых глинах, песках и песчаниках Закавказского массива. В рельефе района доминируют низкогорные брахиантиклинальные хребты 3-го порядка – Ахун и Галицинский. В осевых частях этих складчатых морфоструктур обнажаются верхнемеловые известняки.

Крайний юго-восток района в междуречье Мзымты и Псоу занят почти равнинной приморской Адлерской депрессией, сложенной неоген-четвертичными терригенными осадками, своим восточным краем уходящей за пределы Российской Федерации.

Территория характеризуется сейсмичностью 8–9 баллов по шкале MSK-64.

#### **1.4. Почвенный покров**

По природно-сельскохозяйственному районированию земельного фонда Российской Федерации территория, относящаяся к землям города-курорта Сочи относится к субтропической влажно-лесной зоне.

Черноморское побережье имеет исключительно разнообразный почвенный покров. С

удалением от моря и поднятием в горы почвы приобретают всё более тёмную окраску, что связано с изменением высот, изменением климата и растительности, замедлением разложения органических остатков, способствующих постепенному накоплению перегноя в верхних слоях почвенного профиля.

Следуя вертикальной зональности, смена почвенного покрова в целом имеет определённую закономерность. На склонах и водоразделах высоких гор, покрытых альпийской и субальпийской растительностью, формируются высокогорные почвы, к которым относятся горно-тундровые и горно-луговые типы. Ниже, в области средних гор, покрытых буковыми и пихтово-буковыми лесами, спускаются тёмно-бурые дерново-лесные почвы. Ещё ниже, под буково-грабовыми, каштановыми и дубовыми лесами, образовались бурые горно-лесные почвы. В самой нижней части горной зоны охватывающей прибрежную полосу, где получила развитие богатая субтропическая растительность, сформировались наиболее светлые разновидности бурых и желтозёмных почв. Кроме того, в пределах каждой почвенной зоны существует большое различие почв по содержанию органических веществ, механическому составу, насыщенности известью, реакции почвенного раствора, плодородию.

Низкогорная область занимает относительно узкую полосу в 15-18 км, протянувшуюся вдоль берега Чёрного моря, где в основном и расположены земли курортной агломерации Большого Сочи, относящиеся к зоне влажных субтропиков.

В зоне влажных субтропиков распространены следующие основные типы почв: 1) бурые горно-лесные; 2) желтозёмные; 3) перегнойно-карбонатные; 4) луговые (Приложение III).

В небольших количествах также встречаются болотные, серые лесные и коричневые почвы. Более подробная характеристика почв в связи с экологическими требованиями изучаемой группы растений представлена в главе 5.

## **1.5. Поверхностные водные объекты**

В пределах г. Сочи основными водными объектами являются Чёрное море и многочисленные реки, наиболее крупными из которых являются Псеуапсе, Шахе, Аше, Сочи, Хоста, Кудепста, Мзымта, Псоу, есть значительное количество менее крупных водотоков.

Амплитуда приливов (отливов) Чёрного моря не превышает 10 см.

В основном годовые изменения уровня моря связаны с:



- водным и тепловым балансом,
- сгонно-нагонными явлениями,
- тектоническими движениями.

Сгонно-нагонные колебания, как показали выполненные гидрометрические измерения, достигают амплитуды до 1,5 м.

Реки Большого Сочи по характеру питания и распределения стока во времени – реки с паводочным режимом.

Большую часть года паводки вызываются выпадением ливневых осадков, а в конце лета – еще и разрушением в горах смерчевых облаков, принесенных с моря. Паводки возможны здесь в любой сезон, однако в соответствии с общими особенностями циклонической деятельности, до 70% их приходится все-таки на холодное полугодие (ноябрь–апрель). При ограниченной продолжительности ливней и компактности водосборов паводки продолжаются менее 1 суток. При смерчевых паводках подъем уровня происходит в считанные минуты или даже мгновенно, что создает большую опасность для людей, застигнутых этим явлением в речном русле или на берегу.

Наименьший сток наблюдается в августе–сентябре, когда дождей выпадает мало.

## **Глава 2. Основные особенности флоры и растительности и краткие заметки об истории их изучения в Сочинском Причерноморье**

### **2.1. Общее районирование**

Флора и растительность Сочинского Причерноморья богата и разнообразна. Во флористической системе Земли по А. Л. Тахтаджану (1978) регион следует отнести к Голарктическому царству, бореальному подцарству, Циркумбореальной области и Эвксинской флористической провинции. Эта провинция объединяет районы флоры колхидского типа. Сюда относится и низкогорье южного макросклона Главного Кавказского (Водораздельного) хребта – Колхидская провинция по Колаковскому (1961) или Западно-Закавказская геоботаническая провинция по Шифферсу (1953). Древний генезис Колхидского рефугиума привёл к исключительному своеобразию флоры и растительности района.

В Западно-Закавказской провинции ранее было выделено 2 геоботанических округа: к юго-востоку от р. Аше – Сочинский (Голгофская, 1967) или Черкесский (Несветаева, 1972; Коваль, 1974), а к северо-западу от р. Аше – Северо-Черкесский (Несветаева, 1972; Коваль, 1974; Середин, 1980). А. С. Солодько (1999) также выделил 2 геоботанических округа: Сочинский и Туапсинский, с границей между ними по водоразделу рек Псезуапсе и Аше.

Территория Сочинского геоботанического округа расположена между Главным Кавказским хребтом и берегом Чёрного моря, на юго-востоке граница проходит по р. Псоу, на северо-западе – по водоразделу рек Псезуапсе и Аше. В округе выделено 5 геоботанических районов (Приложение I) (Солодько, 1999).

От водораздела Псезуапсе-Аше начинается Туапсинский округ, северной границей которого является также Главный Кавказский хребет, а южной – берег моря (Несветаева, 1972; Коваль, 1974). К Сочинскому Причерноморью на территории Туапсинского округа отнесено лишь 2 геоботанических района в юго-западной его части.

Выделенные геоботанические районы расчленяются на микрорайоны, соответствующие отрезкам высотных поясов, которые отражают изменения в характере растительности, связанные с местными климатическими условиями. Каждому району свойствен определённый ряд поясов растительности (Табл. 2.2.1) (Солодько, 1999).

Таблица 2.2.1.

## Распределение растительности в геоботанических районах Сочинского Причерноморья

Растительные пояса	Сочинский округ					Туапсинский округ	
	Геоботанические районы						
	1	2	3	4	5	1	2
Субнивальная растительность	+	+	-	-	-	-	-
Альпийские луга	+	+	-	-	-	-	-
Субальпийские луга	+	+	-	-	-	+	-
Пихтовые леса	+	+	-	-	-	-	-
Буковые леса	+	+	+	+	-	+	-
Дубовые леса	-	+	+	+	-	+	-
Каштановые леса	-	+	+	+	-	+	-
Смешанные широколиственные леса	-	-	+	+	-	+	-
Растительность приморских склонов, равнин и литорали	-	-	-	-	+	-	+

Примечание: "+" – наличие, "-" – отсутствие. Номера районов в Сочинском округе: 1 – Верхнемзымтинский, 2 – Псецуапсе-Чвижепсинский, 3 – Алек-Дзыхринский, 4 – Кичмай-Шиловский, 5 – Лазаревско-Адлерский, в Туапсинском округе: 1 – Аше-Туапсинский, 2 – Куапсе-Туапсинский (Солодько, 1999).

## 2.2. Характеристика районов Сочинского округа

2.2.1. Верхнемзымтинский район темнохвойных и широколиственных лесов и высокогорных лугов.

Район охватывает всю верхнюю половину бассейна р. Мзымта и правобережья р. Псоу. В растительном покрове преобладает растительность горно-лесного микрорайона. В нижних частях района широко распространены широколиственные леса из *Quercus petraea* L. ex Liebl., *Carpinus caucasica* Grossh., *Castanea sativa* Mill., *Tilia begoniifolia* Stev., *Ulmus glabra* Huds. и др. со сплошным ярусом вечнозелёных и листопадных кустарников, папоротников, лесного разнотравья, а также мертвопокровные леса. До 1500 м над ур.м. преобладают леса с *Fagus orientalis* Lipsky. На затенённых влажных склонах (до 1000 м над ур.м.) чаще встречаются каштановые леса, а дубовые, как правило, занимают южные склоны до высот 1000-1300 м. Каштанники и дубравы находятся здесь на верхнем пределе своего распространения.

В полосе широколиственных лесов довольно часто встречаются вторичные древостои

из *Carpinus caucasica*, *Quercus iberica*, *Castanea sativa*, *Populus tremula* L., *Pyrus caucasica* Fed., возникшие на месте вырубленных коренных лесов, а также искусственные насаждения орехоплодных (*Juglans regia* L., *Corylus avellana* L.) и так называемые "фруктарники" – посадки груши, алычи и других плодовых пород на месте сведённых лесов. Многочисленные памятники археологии и истории, разбросанные по всему лесному поясу (дольмены, развалины крепостей и храмов) и на высокогорных лугах (ацангуары), свидетельствуют об освоении здесь природы человеком с древнейших времён (Солодько, 1999).

С высоты 1500-1600 м над ур.м. начинается полоса пихтовых лесов из *Abies nordmaniana* (Stev.) Spach. с чистыми пихтарниками, буково-пихтовыми, редко пихтово-еловыми древостоями и очень редко чистыми ельниками из *Picea orientalis* (L.) Link. Выше 2000 и почти до 2300 м пихтарники сменяются буково-кленово-берёзовым криволесьем, ещё выше простираются высокогорные луга субальпийского микрорайона, где по ледниковым циркам и карам, разделяющим их водораздельным гребням и возвышенным участкам гор располагается растительность альпийских лугов. Высочайшие для района участки хребтов входят в субнивальный микрорайон (Солодько, 1999).

2.2.2. Псезуапсе-Чвижепсинский район горных широколиственных колхидских лесов и высокогорных лугов.

Его территория занимает верховья бассейнов рек Псезуапсе, Шахе, Сочи, Чвижепсе, Цусхвадж, Чухукт и Чимит. Большая часть площади лесного микрорайона покрыта лиственными лесами с господством *Fagus orientalis* Lipsky, *Quercus petraea*, *Carpinus caucasica* и других лиственных пород, причём леса из *Castanea sativa* и *Fagus orientalis* развиваются здесь в условиях их экологического оптимума. Под пологом широколиственных лесов обширные территории заняты подлеском из вечнозелёных (*Rhododendron ponticum* L., *Laucerasus officinalis*, *Ilex colchica*, *Daphne pontica* L., *Ruscus colchicus* P.F.Yeo) и листопадных (*Rhododendron luteum*, *Vaccinium arctostaphylos*, *Philadelphus caucasicus* Koechne и др.) кустарников. Весьма распространены леса с доминированием папоротников. Очень часто под сомкнутым пологом древостоев полностью отсутствует подлесок и травяной покров. В нижне- и среднегорной частях (до 1000 м над ур.м.) большие площади заняты *Castanea sativa* и *Quercus petraea*, а также вторичными древостоями основных лесообразователей естественного и искусственного происхождения и зарослями одичавших плодовых пород – следами бывших черкесских и переселенческих поселений. В верхнегорной зоне верховьев рек Сочи, Шахе и Псезуапсе довольно узкую полосу занимают пихтово-буковые и пихтовые леса. Часто она прерывается верхнегорными буковыми лесами с участием *Acer trautvetteri*

Medw., *Sorbus aucuparia* L., *Salix caprea* L. Субальпийские леса также изобилуют третичными реликтовыми видами: *Laucerasus officinalis*, *Rhododendron caucasicum*, *R. luteum*, *Vaccinium arctostaphylos*. В связи с относительно низкими отметками господствующих горных вершин луговые субальпийский и альпийский микрорайоны выражены гораздо слабее лесного. Альпийский микрорайон отмечен только на горе Фишт и занимает крайне малые площади (Солодько, 1999).

### 2.2.3. Алек-Дзыхринский район широколиственных колхидских лесов.

Этот район занимает среднюю часть бассейнов рек Псоу, Мзымты, Сочи, верховья Хосты, Кудепсты и включает в себя Причерноморский (или Второй Передовой) хребет, состоящий из ряда отдельных хребтов небольшой протяжённости, вытянутых почти параллельно Главному Кавказскому хребту. Отметки абсолютных высот колеблются от 50 м в поймах рек в южной части района до 1373 м над ур.м. (гора Сапун). Растительный покров уникален своими скально-лесными комплексами. Абсолютно преобладает лесной микрорайон, ведущую роль в котором играют широколиственные леса: грабовые, дубовые, грабово-дубовые, буковые. Пояс каштановых лесов не выражен. Характерной особенностью района является наличие в долинах всех рек своеобразных лесных формаций – смешанных широколиственных лесов ущелий, где сконцентрированы почти все характерные представители древней мезофильной лесной флоры. Отличительной чертой района также является распространение среди своеобразного известнякового рельефа, особенно в скально-лесных комплексах, многих кальцефильных видов растений. По всем рекам и их притокам до 400 м над ур.м. в недавнем прошлом был распространён *Vixus colchica* Pojark., часто встречается *Leptopus colchicus* (Fisch. et C.A.Mey ex Boiss.) Pojark. Здесь сосредоточена подавляющая часть популяций *Vupleurum rischawii* Albov, *Muscari dolichanthum* Woronow et Trop. Только в этом районе зарегистрированы места обитания *Mzymtella sclerophylla* Kolak., *Potentilla camilae* Kolak., *Celtis australis* L. В бассейне р. Кудепсты находится западная граница ареала *Dioscorea caucasica* Lipsky. Здесь встречаются *Gentiana paradoxa* Albov, *Ostrya carpinifolia* Scop., *Lilium caucasicum* (Miscz. ex Grossh.) Grossh., *Paeonia wittmanniana* Hartwiss. На большей части территории описываемого района естественные леса сведены. Почти вся южная половина района занята культурными ландшафтами (Солодько, 1999).

### 2.2.4. Кичмай-Шиловский район низкогорных широколиственных лесов.

Территория района расположена на южных склонах Причерноморского хребта на участке от пос. Лазаревского до границы с Абхазией. Растительный покров района

представлен лесным микрорайоном и в большей степени современными культурными ландшафтами. Он отличается большим разнообразием лесных и нелесных формаций, оригинальностью их флористического состава, в котором резко выражены колхидские черты. Здесь почти в равной мере господствуют леса из *Alnus barbata* С.А.Мей., *Quercus petraea*, *Carpinus caucasica*, *C. orientalis* Mill., *Castanea sativa*, *Fagus orientalis*, горно-долинные смешанные широколиственные леса, скально-лесные комплексы. Встречаются участки лесов из *Pterocarya pterocarpa* (Michx.) Kunth. ex I.Iljinsk., *Fraxinus excelsior* L., *Populus tremula* и горных сосняков из *Pinus pituisa* Stev. Горно-долинные леса из ольхи бородатой чаще всего представлены своеобразным типом с доминированием *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., образующего сплошной ярус до 2 м высоты. По долинам рек распространены лесные формации смешанных широколиственных лесов, наиболее полно отражающие черты колхидского леса. Растительность колхидского типа отличается биоэкологическими особенностями, характерными для растений субтропического климата: теплолюбием, несколькими периодами роста, а также полидоминантностью ряда фитоценозов, наличием лиан, вечнозелёного подлеска и эпифитов (Гулисашвили и др., 1975). Субтропическую растительность колхидского типа в Кавказском государственном природном биосферном заповеднике, например, представляет Тисо-самшитовая роща. Здесь широко распространены вечнозелёные и листопадные виды – третичные реликты: *Taxus baccata*, *Buxus colchica*, *Laucerasus officinalis*, *Ruscus colchicus*, *R. aculeatus* L., *Hedera colchica* (C.Koch.) C.Koch., *H. helix* L., *Ilex colchica*, *Acer laetum*, *Carpinus orientalis*, *C. caucasica*, *Ficus carica*, *Quercus iberica*, *Staphylea colchica*, *Periploca graeca*, *Cyclamen coum* subsp. *coum* Miller и др. Количество третичных реликтов составляет в различных типах леса 40-77 % (Семагина, 1990, 1999).

Во всех лесных формациях обильно развиты вечнозелёные и листопадные древесные лианы – *Hedera colchica*, *H. helix*, *Smilax excelsa* L., *Periploca graeca* L., *Clematis vitalba* L. Редко встречаются *Vitis sylvestris* C.C.Gmel., *Laurus nobilis* L. В скально-лесных комплексах особо выделяются редколесья из *Pinus pituisa*, не удаляющиеся от берега моря более чем на 2-5 км, с участием представителей средиземноморской (*Paliurus spina-cristii* Mill., *Cotinus coggigria* Scop., *Ligustrum vulgare* L., *Convolvulus cantabrica* L., *Asphodeline lutea* (L.) Reichenb., *Asparagus polyphyllus* Stev.) и колхидской (*Hedera colchica*, *Laucerasus officinalis*, *Staphylea colchica* Stev., *Ficus carica* L. f. *colchica* Grossh.) флоры (Солодько, 1999).

Все указанные растительные сообщества, в том числе редкие, оригинальные и уникальные, сохранились в естественном виде лишь в самых труднодоступных местах ущелий и хребтов на очень небольших площадях, непригодных для хозяйственного освоения.

Преобладающая часть территории этого района преобразована хозяйственной деятельностью. Повсеместно наблюдаются вторичные дубовые и грабовые леса, кустарниковые заросли (шибляк), сплошные заросли *Pteridium aquilinum* (L.) Kunth, на обнажённых склонах – группировки луговидной растительности, упрощённые злаковые ценозы.

#### 2.2.5. Лазаревско-Адлерский район приморских склонов, равнин и литорали.

Его территория простирается вдоль моря узкой полосой шириной 1,0–1,5 км и лишь на Адлерской низменности она увеличивается до 4–5 км. Северная граница проходит по верхним частям приморских склонов, а южная – по берегу Чёрного моря. Абсолютные высоты – от 0 до 500 м над ур.м.

На приморских склонах преобладают лесные и культурные ландшафты, значительные площади заняты также скально-лесными и скально-луговыми комплексами. Лесная растительность представлена смешанными широколиственными, лиственно-хвойными и хвойными (из *Pinus pituusa*) лесами, которые почти на всей территории нарушены в результате хозяйственной деятельности, особенно вдоль полотна железной дороги. Здесь преобладают вторичные древостои, заросли кустарников, многие места на довольно больших площадях заняты древесными экзотами, успешно акклиматизировавшимися в этих условиях.

В микрорайоне приморской низменности и литорали выделяются приморская песчаная, болотная и лугово-болотная растительность, останцы естественных лесов и водная растительность прудов, озёр и рек. Почти вся территория микрорайона занята антропогенными ландшафтами. На аллювиальных участках и в приустьевых частях рек развиты леса из *Alnus barbata*, зачастую сильно нарушенные. Низинные болотистые смешанно-широколиственные редколесья с *Taxus baccata* L., расположенные в центре Имеретинской низменности, где произрастал папоротник *Osmunda regalis* L., а на водной поверхности среди кочек осок обитал папоротник *Salvinia natans* (L.) All., исчезли в результате осушения этой территории (Солодько, 1999).

## 2.3. Характеристика районов Туапсинского округа

2.3.1. Аше-Туапсинский район широколиственных лесов колхидского типа и высокогорных лугов.

Район полностью охватывает бассейны рек Аше, Неожиданная, Макопсе, Щуюк.

Главный Кавказский хребет здесь значительно снижен и его гребень протягивается почти параллельно берегу моря. Абсолютные высоты – от 100 до 1684 м над ур.м. (вершина Безымянная). По площади преобладает лесной микрорайон, ведущую роль в котором играют широколиственные леса из *Quercus petraea*, *Carpinus caucasica*, *C. orientalis*, видов *Castanea* и *Fagus*. К дубово-грабовым и грабинниковым лесам приурочены основные местообитания *Crocus speciosus* Vieb., а также единственно установленное место произрастания *Gladiolus imbricatus* L. К более влажным склонам северных экспозиций приурочены каштановые и буковые леса. При этом каштановые леса больше распространены в нижнегорной части территории, а буковые – в верхнегорной, вплоть до верхней лесной опушки. Среди огромных массивов широколиственных лесов вкраплены небольшие участки с *Populus tremula*, *Pinus kochiana* Klotzsch. ex C.Koch., скально-лесные комплексы. Характерной и отличительной чертой лесов является значительное обеднение видового состава яруса вечнозелёных колхидских кустарников, представленного только *Laucerasus officinalis*, но жизненность и этого вида сильно снижена, а высота яруса не превышает 1–2 м. Наряду с затуханием роли колхидских элементов в составе растительных формаций увеличивается присутствие ксерофильных видов. На всей низкогорной территории большое распространение имеют вторичные низкоствольные дубняки, грабово-дубовые и грабовые древостои. В верхнегорной части на небольших площадях встречаются пихтово-буковые леса, а пояс пихтовых лесов здесь не выражен. Слабо развита и субальпийская растительность. Высокогорный луговой микрорайон выражен слабо, субальпийское высокотравье практически отсутствует. Преобладают среднетравные злаковые луговые формации с участием разнотравья, в них уже нет колхидских элементов. Альпийский луговой микрорайон отсутствует (Солодько, 1999).

### 2.3.2. Куапсе-Туапсинский район приморских склонов и литорали.

Его территория простирается вдоль берега моря полосой около 1 км от пос. Лазаревского до пос. Магри, далее уходя за пределы Сочинского Причерноморья. Она занимает лишь приморские склоны от 0 до 100 м над ур.м., по верхним частям которых проходит северная граница района. Преобладают лесной микрорайон и антропогенные ландшафты, а непосредственно у берега моря, вдоль полотна железной дороги, значительные площади заняты отвесными обрывами. Вдоль всей прибрежной границы района протянулся микрорайон литорали.

Естественная лесная растительность представлена широколиственными и хвойно-широколиственными лесами, зарослями кустарников. Преобладают низкоствольные дубравы, заросли *Carpinus orientalis* и *Cosnus mas*, грабово-дубовые, а также вторичные смешанно-



широколиственные леса, в которых весьма слабо участвуют папоротники. Характерной для района является формация приморских сосняков из *Pinus pityusa*. Сосновые и сосново-лиственные редколесья фрагментарно встречаются на приморских каменистых и скалистых склонах. В составе лиственных лесов, хвойных редколесий и зарослей кустарников обычны *Juniperus oxycedrus*, *Paliurus spina-cristii*, *Rhus coriaria*, *Cotinus coggygia*, *Ligustrum vulgare*, *Colutea cilicica*. На скалах и осыпях обитают *Scabiosa olgae*, *Seseli ponticum*, *Cirsium euxinum* и др. На низменностях и приморских склонах созданы многочисленные посадки древесных экзотов, заложены парки и лесопарки. Многие места, где сведена коренная растительность, заняты экзотами, успешно натурализовавшимися в этих условиях (Солодько, 1999).

Микрорайон литорали местами очень сильно изменён хозяйственной деятельностью (различные сооружения), а коренная растительность почти полностью истреблена.

## **2.4. Краткие заметки об истории изучения флоры и растительности Сочинского Причерноморья**

История становления ботанической науки в Сочинском Причерноморье охватывает XIX, XX века и начало века нынешнего и является, разумеется, одной из страниц в длительной истории изучения Кавказа во всех его аспектах. Десятки имён известных и известнейших учёных и путешественников, целенаправленно занимавшихся растительным миром либо попутно описывавших его в череде своих впечатлений, необходимо вспомнить, чтобы оценить весь длительный и непростой процесс накопления знаний. Среди них И. Т. Раджицкий и И. Стебницкий, А. Варгас-де-Бедемар и Г. И. Радде, А. С. Гемрекелов и Н. М. Альбов, В. И. Липский и Н. Я. Динник, Н. И. Кузнецов и Л. С. Личков, Б. Б. Гриневецкий и Н. А. Буш, Н. А. Краснов и Ю. Н. Воронов, И. М. Куприянов и В. В. Маркович, С. Я. Соколов и В. В. Штейп, П. И. Мищенко и А. А. Гроссгейм, И. С. Косенко и А. И. Галушко, а также многие другие исследователи, чей вклад и составил мощный фундамент современной региональной ботанической науки. К плеяде учёных конца двадцатого и начала двадцать первого века, сохранивших преемственность в изучении флоры и растительности и обративших внимание конкретно на Сочинское Причерноморье, можно отнести ныне ушедших Н. Н. Портениера и А. С. Солодько, и, конечно же, Большой Сочи не обойдён вниманием при создании всех региональных сводок и определителей. Среди авторов последних, кроме уже перечисленных, необходимо упомянуть Р. Н. Семагину, С. М. Читанаву, С. А. Литвинскую, А. С. Зернова. Свой вклад в изучение региона внесли

А. А. Лебедева, Н. К. Шведчикова, А. П. Серёгин и др. Продолжительное время изучают Сочинское Причерноморье Б. С. Туниев и И. Н. Тимухин.

Современные знания о редких видах растений Кавказа обобщены в Красных книгах краёв и республик Северного Кавказа в пределах Российской Федерации, в ряде регионов опубликованы 2-е и 3-е издания Красной книги. Недавно Красные книги были вновь изданы в Республике Армения (2010) и Республике Азербайджан (2013), а в 2017 году впервые опубликована Красная книга Республики Южная Осетия. Помимо Красных книг, относительно недавнее издание И. Н. Тимухина и Б. С. Туниева "Атлас редких видов растений Сочинского Причерноморья" (2018) даёт возможность познакомиться с самыми общими сведениями о редких растениях региона, в том числе об орхидеях.

Семейство Orchidaceae ранее было изучено в Сочинском Причерноморье в основном в аспекте распространения. Эти сведения мы находим во всех флористических списках и определителях, касающихся Северо-Западного Кавказа и Западного Закавказья. Отдельно этому семейству посвящено издание А. С. Солодько и Е. Л. Макаровой "Орхидеи Сочинского Причерноморья" 2011 года издания, в котором нет данных о конкретных местонахождениях, численности или каких-либо ещё деталях биологии представителей семейства. Находка *Comperia comperiana* (Steven) Aschers. et Graebn. (*Himantoglossum comperianum* (Steven) P.Delforge) отмечена в публикации А. В. Шулакова и Е. Л. Макаровой (2011). Из нескольких печатных работ И. Н. Тимухина (2002, 2003) можно получить сведения о распространении видов орхидей на территориях Сочинского национального парка и Кавказского заповедника. Две книги Е. А. Переборы (2002, 2011) затрагивают многие аспекты биологии и экологии орхидей, но основной вес представленных данных касается Северного Кавказа и побережья к северо-западу от Большого Сочи. Приведенные данные по Сочинскому Причерноморью очень скудны и фрагментарны, хотя налицо существенные различия в климатических условиях Западного Закавказья и Северного Кавказа, что не могло не отразиться на характерных чертах популяций орхидей. То же практически касается нескольких статей Е. А. Переборы (2005) и С. А. Литвинской (2000; 2011; 2017). Статья С. А. Литвинской и А. С. Солодько (1986) посвящена некоторым ценопопуляциям орхидей, произрастающих на территории Кавказского заповедника. Несомненно, к результатам изучения орхидей Сочинского Причерноморья можно отнести сведения, приведённые в книге В. П. Червола "Орхидеи Туапсинского района" (2006), хотя книга эта носит скорее популярный характер.

Таким образом, мы видим значительные пробелы в знаниях об орхидеях, накопленных до проведения наших исследований.

Более подробно с историей изучения флоры и растительности Сочинского Причерноморья можно ознакомиться в изданиях последних десятилетий, в частности, в большом труде С. А. Литвинской "Летопись ботанической науки на Кубани" (2010) и в "Иллюстрированной флоре юга Российского Причерноморья" А. С. Зернова (2013).

## Глава 3. Материал и методы исследования

### 3.1. Методы исследования

Исследования проведены на территории Адлерского, Хостинского, Центрального и Лазаревского административных районов г. Сочи в период с 2011 по 2020 годы (карта-схема района исследований – приложение II).

1. В регионе изучено распространение 26 видов орхидей, общий список которых приведен ниже. При обследовании использовали маршрутный метод. Координаты мест обитания видов определяли с помощью GPS-навигатора Legend Etrex Hcx.

Названия орхидей даны по сводке П. Ефимова (2020).

Исследования видового состава представителей семейства орхидей в Сочинском Причерноморье подтверждены гербарным материалом. Собранные листы хранятся в секции биогеографии Сочинского отделения Русского географического общества, часть материалов передана в Гербарий Ботанического Института им. В. Л. Комарова РАН (Le) и Гербарий МГУ им. М. В. Ломоносова (MW).

2. Популяционные исследования представлены в главе 6 для 7-ми видов орхидей.

Выделение онтогенетических состояний у изученных видов проводили с использованием традиционных методик (Работнов, 1950а, б; 1969; Уранов, 1967, 1975; Денисова и др, 1986; Татаренко, 1996; Злобин, 1989, 2013; Жукова 2016 и др.). Учитывали также опыт исследователей, изучавших популяционную структуру некоторых из этих видов орхидей (Перебора, 2002, 2011; Loya, Garonenko, 2007 и др.).

Для изучения онтогенетической структуры и динамики численности орхидей проводили учет особей вида в отдельных ценопопуляциях в соответствии с выделенными нами возрастными (онтогенетическими) группами. При малой численности в популяции учитывали все особи, а в многочисленных – подсчёт вели на 10–12 пробных площадках по 0,25 м<sup>2</sup>, выбранных случайным способом (Денисова и др., 1986; Злобин, 1989, 2013), учитывая особенности микрорельефа. Исследования динамики численности популяций проводили на постоянных пробных площадках 0,25 м<sup>2</sup> по методикам Т. А. Работнова (1950, 1985), А. А. Уранова (1975), Л. В. Денисовой, С. В. Никитиной, Л. Б. Заугольной (1986). Изучение динамики численности и возрастных спектров ценопопуляций (ЦП) проводили для *Anacamptis morio* subsp. *caucasica* в 1 ЦП в течение 8 лет; в 4-х ЦП *A. pyramidalis* – 6 лет; в 4-х ЦП *Dactylorhiza urvilleana* – 5 лет; в 4-х ЦП *Ophrys apifera* – 6 лет; в 5-ти ЦП *O. oestriifera* – 6 лет; в 5-ти ЦП *Spiranthes spiralis* – 6 лет; в 1 ЦП *Stenisiella satyrioides* – 9 лет.

4. Определение семенной продуктивности проводили у тех же 7 видов с использованием методики, предложенной И. В. Вайнагий (1974), применяя метод усреднённых проб (Денисова и др., 1986). Для исследований были собраны коробочки с 3–9 генеративных особей в каждой популяции. Подсчитывали семена в трёх коробочках, взятых из нижней, средней и верхней части генеративного побега. Щуплые и треснувшие плоды для подсчёта не использовали. Подсчёт вели по сканам в программе ImageJ. Для изготовления сканов и ручного подсчёта была разработана собственная оригинальная методика. Скан изготавливали методом равномерного распределения порции семян по поверхности канцелярского файла с последующим сканированием на аппарате Epson Perfection V370 Photo. Технические характеристики сканера позволяют визуально достоверно отличать на сканах одно семя от другого и даже отличать беззародышевые семена от полноценных при большом разрешении. Затем скан обрабатывали с помощью программы ImageJ. Достоверность полученных данных проверяли выборочным ручным подсчётом в программе Paint. Для этого на открытый в программе Paint скан накладывали решётку, размер ячейки подбирали в зависимости от густоты расположения семян. Затем в каждой ячейке решётки вели подсчёт, и по его окончании ячейку метили косой чертой с помощью инструмента “Кисть”. Подсчёт из ячейки в ячейку вели непрерывно. Ячейку, на которую выпадало окончание очередной сотни, метили кружком, после чего подсчёт начинали с единицы. После подсчёта по всей площади скана легко проводили общий подсчёт полученных сотен и оставшихся семян. На один скан уходило от 1,5 до 2,5 часов времени. Расхождения в результатах, полученных по одному скану в ImageJ и Paint, составили по разным образцам 3% и менее.

Процент семян без зародышей либо с недоразвитыми зародышами определяли в выборках не менее чем из 500 шт. на сухом препарате под световым микроскопом Биолам с бинокулярной насадкой и с подвижным предметным столиком на винтах.

Семенную продуктивность определяли для 7 видов по общепринятым методикам (Левина, 1981; Ходачек, 2007; Блинова, 2009). УПСП – условно-потенциальная семенная продуктивность, вычисляли её произведением числа семян в одном плоде и числа цветков на побеге. Она показывает среднюю семенную продуктивность особи в случае 100%-ного опыления цветков. УРСП – условно-реальная семенная продуктивность, определяется произведением числа семян в одном плоде на число плодов одной особи, и выражает возможности особи производить семена без учёта их качества. РСП – реальная семенная продуктивность – число спелых неповреждённых семян, которые продуцирует особь или генеративный побег, которое показывает реальное поступление диаспор от одной особи в

конкретное место обитания. Статистическая обработка данных проведена в программе Libre–Office–Calc.

#### 5. Морфология семян изучена у 25 видов.

Изучение морфологии семян проводили в 2–4 популяциях каждого вида. Для этого из популяции брали от 3 до 15 образцов. Зрелые семена извлекали из выполненных коробочек, измерения и фотографирование проводили под откалиброванным микроскопом Биолам с камерой Levenhuk800. Калибровку каждого объектива провели с помощью объект-микрометра ОМП № 592190 (ГОСТ 7513-55). Измерения семян проводили в программе TopView, обработку результатов провели в программе Libre–Office–Calc. Вычисляли индекс семени ( $l_s / w_s$ ) и индекс зародыша ( $l_E / w_E$ ) как отношение длины к ширине. Объём семени ( $V_s$ ) вычисляли по формуле  $V_s = 2/3 \times \pi \times (1/2 w_s)^2 \times (1/2 l_s)$ , где  $w_s$  – ширина семенной оболочки;  $l_s$  – длина семенной оболочки; объём зародыша ( $V_E$ ) – по формуле  $V_E = 4/3 \times \pi \times (1/2 l_E) \times (1/2 w_E)^2$  где  $l_E$  – длина зародыша,  $w_E$  – ширина зародыша; объём свободного воздушного пространства внутри семени ( $A_s$ ) – по формуле  $A_s = (V_s - V_E) / V_s \times 100\%$  (по Arditti et al., 1979; Healey et al., 1980). Проанализировано от 80 до 120 семян в каждом образце. Фотографии SEM были сделаны Максимом Антипиным на сканирующем электронном микроскопе Cambridge Instruments CamScan-S2 с ускоряющим напряжением 20 кВ и режимом регистрации вторичных электронов. Микроскоп расположен на биологическом факультете МГУ в Москве.

Одновходовый определительный ключ на основе различия морфологии семян изученных видов орхидных построен по традиционному дихотомическому принципу (Свиридов, 1994).

6. Фенологические наблюдения проводили для всех видов с использованием общепринятых методик (Преображенский, Галахов, 1948; Головач, 1951; Бейдеман, 1960; Аксёнова, 1985; и др.). Фиксировали общую продолжительность вегетационного периода вида, время вегетации до цветения, период цветения, плодоношения, диссеминации и летнего относительного покоя.

7. Геоботанические описания сделаны по общепринятым методикам (Полевая геоботаника, 1959–1976), с учетом рекомендаций по изучению редких видов (Методические указания, 1978; Денисова и др., 1986; Злобин, 2013). Для определения сопутствующих видов растений использовали определители растений и сводки по флоре Сочинского Причерноморья (Зернов, 1998, 2006, 2010, 2013, Солодько, 2000; Солодько, Макарова, 2011; Солодько, Кирий, 2002; Солодько и др., 2006; Тимухин, Туниев, 2018, и др.).

#### 8. Статистическая обработка данных проведена с помощью свободной программы

### 3.2. Систематическое положение изученных видов орхидей (Orchidaceae) Сочинского Причерноморья (с синонимами)

По современным представлениям (Chase et al., 2015), семейство Orchidaceae относится к порядку Asparagales и подразделяется на пять подсемейств, из которых в нашей флоре представлены только два. Классификация орхидей низкогорья и прибрежной зоны Сочинского Причерноморья представлена ниже (в скобках приведены основные синонимы изучаемых видов).

Названия даны по обзору П. Г. Ефимова (Efimov, 2020).

#### Подсемейство ORCHIDOIDEAE

##### Триба CRANICHIDEAE

##### Подтриба Spiranthinae

*Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. 1827 [*S. autumnalis* (Balb.) Rich.].

##### Триба ORCHIDEAE

##### Подтриба Orchidinae

*Anacamptis morio* subsp. *caucasica* (K.Koch) H.Kretzschmar, Eccarius et H.Dietr., 2007 [*Orchis morio* var. *caucasica* K.Koch, 1849; *O. morio* subsp. *caucasica* (K.Koch) E.G.Camus, Bergon et A.Camus, 1908; *O. picta* auct. non Loisel. 1935; *O. morio* L. subsp. *picta* auct. non (Loisel.) K.Richt. 2006].

*A. pyramidalis* (L.) Rich. 1817 [*O. pyramidalis* L. 1753].

*Dactylorchiza urvilleana* (Steud.) Baumann et Künkele, 1981 [*Orchis amblyoloba* Nevski, 1935; *Orchis triphyla* C.Koch, 1849; *Dactylorchiza triphyla* (C.Koch.) Czer.].

*Himantoglossum comperianum* (Steven) P.Delforge, 1999 [*Comperia comperiana* (Stev.) Asch. et Graebn., 1907].

*Neotinea tridentata* (Scop.) R.M.Bateman, Pridgeon & M.W.Chase, 1997 [*O. taurica* Lindl. 1835; *Orchis tridentata* Scop. 1772].

*Ophrys apifera* Huds. 1762.

*Ophrys mammosa* subsp. *caucasica* (Woronow ex Grossh.) Soó, 1973

[*Ophrys sphegodes* Mill. subsp. *caucasica* (Woronow ex Grossh.) Soó; *O. caucasica* Woronow ex Grossh. 1928; *O. caucasica* Woronow ex Grossh. subsp. *caucasica* 2006].

***Ophrys oestrifera*** M.Bieb. 1808 [*O. cornuta* Steven, 1808; *O. oestrifera* Bieb. subsp. *oestrifera*].

***Orchis mascula*** (L.) L. 1755.

***Orchis provincialis*** Balb. ex Lam. & DC. 1806.

***Orchis militaris*** subsp. ***stevenii*** (Rchb. f.) B.Baumann, H.Baumann, R.Lorenz & Ruedi Peter., 2003.

***Orchis punctulata*** Steven ex Lindl. 1835 [*O. sepulchralis* Boiss. et Heldr. 1854; *O. schelkownikowii* Woronow, 1909; *O. adenocheila* Czerniak. 1924].

***Orchis purpurea*** subsp. ***caucasica*** (Regel) B.Baumann, H.Baumann, Lorenz et Peter, 2003 [*O. caucasica* Regel, 1869; *O. purpurea* var. *caucasica* (Regel) E.G.Camus, Bergon et A.Camus, 1908; *O. aserica* B.Baumann, H.Baumann, Lorenz et Peter, 2003; *O. caucasica* f. *aserica* (B.Baumann et al.) P.Delforge, 2004; *O. maxima* auct. non K.Koch, 1935].

***Platanthera bifolia*** (L.) Rich. 1817 [*Orchis bifolia* L. 1753].

***Platanthera chlorantha*** (Custer) Rchb. 1829 [*Orchis chlorantha* Custer, 1827].

***Serapias orientalis*** subsp. ***feldwegiana*** (H.Baumann et Künkele) Kreutz, 1989 [*Serapias orientalis* (Greuter) H.Baumann & Künkele, 1988].

***Steveniella satyrioides*** (Spreng.) Schltr., 1918 [*Himanthoglossum satyrioides* Spreng. 1826; *Orchis satyrioides* Steven, 1809].

## Подсемейство EPIDENDROIDEAE

### Триба NEOTTIEAE

***Cephalanthera damasonium*** (Mill.) Druce, 1906 [*Serapias damasonium* Mill. 1768; *S. grandiflora* L. 1767; *Epipactis alba* Crantz, 1769; *Cephalanthera pallens* (Jundz.) Rich, 1817; *C. grandiflora* (L.) S.F.Gray, 1821; *C. lonchophyllum* (L. f.) Reichenb. ff., 1851; *C. alba* (Crantz) Simonk. 1886].

***C. longifolia*** (L.) Fritsch, 1888 [*Serapias helleborine* var. *longifolia* L. 1753; *S. lonchophyllum* L. f. 1781, *Cephalanthera ensifolia* Rich. 1817].



**C. rubra** Rich. 1817 [*Serapias rubra* L. 1767].

***Epipactis helleborine*** (L.) Crantz, 1769 [*E. latifolia* (L.) All. 1785; *Amesia consimilis* (D.Don) A.Nelson & J.F.Macbr. 1913].

***Epipactis leptochila*** subsp. ***neglecta*** Kümpel, 1982 [*E. neglecta* (Kümpel) Kümpel, 1996; *E. leptochila* var. *neglecta* (Kümpel) Gévaudan, 2002].

***Epipactis pontica*** Taubenheim, 1975 [*Epipactis helleborine* subsp. *pontica* (Taubenheim) H.Sund., 1980; *Epipactis persica* subsp. *pontica* (Taubenheim) H.Baumann & R.Lorenz, 2005].

***Limodorum abortivum*** (L.) Sw. 1799 [*Orchis abortiva* L. 1753; *Centrosia abortiva* (L.) Sw. 1814].

***Neottia nidus-avis*** Guett. 1817 [*Distomaea nidus-avis* (L.) Spenn., 1825; *Epipactis nidus-avis* (L.) Crantz, 1769; *Helleborine nidus-avis* (L.) F.W.Schmidt, 1793].

***Neottia ovata*** (L.) Bluff & Fingerh., 1838 [*Listera ovata* (L.) R.Br. 1813; *Ophrys ovata* L. 1753].

## Глава 4. Распространение изучаемых видов

Исследования, результаты которых представлены в данной работе, касаются лишь одного из шести ландшафтно-флористических районов, выделенных на территории Северо-Западного Кавказа (Солодько, 1999; Зернов, 2006), а именно Сочинского (Приложение I). Здесь по литературным данным произрастают до 46 видов орхидей (Солодько, Макарова, 2011). В данной главе мы приводим сведения о распространении 26 таксонов (карто-схема местонахождений – рис. 1 приложения IV). Территория, охваченная нашим вниманием, ограничена низкогорьем, прибрежной зоной и некоторой частью среднегорных участков, поэтому в наш список не попали высокогорные виды и те, места произрастания которых связаны со значительными высотами над уровнем моря.

Изученные нами виды орхидей имеют в большинстве своём евразийский (*Cephalanthera longifolia*, *C. rubra*, *Epipactis helleborine*, *Neottia nidus-avis*, *N. ovata*, *Platanthera bifolia*) и европейско-переднеазиатский (*Cephalanthera damasonium*, *Limodorum abortivum*, *Ophrys oestrifera*, *Orchis mascula*, *O. provincialis*, *O. punctulata*) ареалы. Лишь у пяти из них ареал европейско-малоазиатский: *Epipactis pontica*, *Neotinea tridentata*, *Orchis militaris* subsp. *stevenii*, *Platanthera chlorantha* и *Spiranthes spiralis*. Кроме того, *Anacamptis morio* subsp. *caucasica* имеет средиземноморско-малоазиатский ареал, *Anacamptis pyramidalis* – европейско-древне-средиземноморский, *Ophrys apifera* – европейско-передне-малоазиатский. И только у 6 таксонов в названии ареала присутствует Кавказ: европейско-кавказский ареал имеет *Epipactis leptochila* subsp. *neglecta*, кавказско-малоазиатский – *Serapias orientalis* subsp. *feldwegiana*, кавказско-переднеазиатский – *Steniella satyrioides* и кавказский – *Ophrys mammosa* subsp. *caucasica*, *Dactylorhiza urvilleana* и *O. purpurea* subsp. *caucasica* (Вахрамеева и др., 2014).

Табл. 4.1.

### Распространение изучаемых видов орхидей (Orchidaceae) в мире и в России.

№	Вид	Ареал общий	Распространение в России	Источник
1	<i>Anacamptis morio</i> subsp. <i>caucasica</i> (K. Koch) H. Kretzschmar, Eccarius et H. Dietr., 2007	Средиземноморско-малоазиатский : Южн. Европа, Крым, Кавказ, Зап. Азия	Европ. часть (Причерноморье, Крым) Кавказ (Предкавказье, Б. Кавк., Зап. Закавказье, Центр. Закавказье, Вост. Закавказье, Южн. Закавказье, Талыш)	Куропаткин, Ефимов, 2014
2	<i>A. pyramidalis</i> (L.) Rich.	Европейско-древне-средиземноморский:	от	Крым, Краснодарский и Ставропольский края, респ. Вахрамеева и

	1817	Великобритании и островов Балтийского моря до Атлантической и Средней Европы, Средиземноморья, Малой Азии, Ирана, Крыма, Кавказа и Закавказья (Армения, Азербайджан, Грузия), в Туркменистане, на Украине и в Эстонии	Адыгея, Дагестан, Кабардино-Балкарская, Северная Осетия-Алания, Чеченская.	др., 2014, Красная... 2015
3	<i>Cephalanthera damasonium</i> (Mill.) Druce, 1906	Европейско-переднеазиатский: Европа от Британских островов и Скандинавии до Средиземноморья, Крым, часть Азии (Малая Азия и Кавказ) и Сев. Африка.	Крым, Сев., Зап., Центр. Кавказ, Зап. Закавказье, Предкавказье; респ. Адыгея, Дагестан, Ингушетия, Кабардино-Балкарская, Сев. Осетия-Алания, Карачаево-Черкессия и Чеченская, Краснодарский и Ставропольский края, Ростовская обл.	Вахрамеева и др., 2014, Fateryga, Kreutz, 2014
4	<i>C. longifolia</i> (L.) Fritsch, 1888	Евразийский: Европа от Британских островов и Скандинавии до Средиземноморья, Крыма, Сев. Кавказа; Сев. Африка и Азия: Малая, Передняя, Средняя, Гималаи. Восточная Европа: Балтия, Белоруссия, Украина, Молдова; Закавказье	Крым, Центр. Россия, Сев. Кавказ, Закавказье, Средн. и Юж. Предуралье	Вахрамеева и др., 2014, Fateryga, Kreutz, 2014
5	<i>C. rubra</i> Rich. 1817	Евразийский: южн. районы Норвегии, Швеции, Финляндии, юг Англии, Средн. и Атлант. Европа, Балканы, Крым, Малая Азия, Иран, Туркменистан, Кавказ	Крым, Центр Европ. России, отдельные районы Поволжья, Урал; Ленинградская, Псковская обл.; предгорья Сев. Кавказа: респ. Адыгея, Дагестан, Ингушетия, Кабардино-Балкарская, Сев. Осетия-Алания, Карачаево-Черкессия и Чеченская, Краснодарский и Ставропольский края	Вахрамеева и др., 2014, Fateryga, Kreutz, 2014
6	<i>Dactylorchiza urvilleana</i> (Steud.) Baumann et Künkele, 1981	Кавказский: сев.-вост Турция, сев.-зап. Иран, Кавказ	Респ. Дагестан, Ингушетия, Чеченская, Северная Осетия-Алания, Кабардино-Балкарская, Карачаево-Черкессия, Адыгея; Краснодарский и Ставропольский края	Вахрамеева и др., 2014
7	<i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz, 1769	Евразийский: Европа от Скандинавии и Британских о-вов до Средиземноморья и Урала, значительная часть Азии (Малая Азия, Иран, Афганистан, Пакистан, Казахстан, Центр. Азия, Сибирь, Монголия, Гималаи), Сев. Африка, Кавказ, Белоруссия, Балтия, Молдавия, Украина	Все регионы Кавказа, европ. часть России, Средн. и Юж. Урал, по югу Сибири до Байкала и Забайкалья	Вахрамеева и др., 2014; Fateryga, Kreutz, 2014
8	<i>E. leptochila</i> subsp. <i>neglecta</i> Kämpel, 1982	Европейско-кавказский: Средн. Европа от Юж. Англии и Дании до бывшей Югославии и Пиринеев	Краснодарский край: Хостинский р-н г. Сочи	Delfoge, 2006, Fateryga et al, 2018, Fateryga, Kreutz, 2014
9	<i>E. pontica</i> Taubenheim, 1975	Европейско-малоазиатский: Средн. и Юж. Европа (Австрия, Словакия, Венгрия, Чехия, Италия, Болгария, Греция, Турция)	Краснодарский край: Сочинское Причерноморье, Хостинский и Адлерский районы г. Сочи	Аверьянова, 2013; Красная... 2017, Fateryga, Kreutz, 2014
10	<i>Limodorum abortivum</i> (L.) Sw. 1799	Европейско-переднеазиатский: Сев. Африка, Средн. и Южн. Европа, Средиземноморье, Малая Азия, Анатолия, сев.-зап. Иран, Крым, Кавказ, на север до Бельгии	Крым, Сев. Кавказ от Черноморского побережья до Каспийского, Краснодарский и Ставропольский края, респ. Адыгея, Дагестан, Сев. Осетия-Алания, Карачаево-Черкессия и Чеченская	Вахрамеева и др., 2014, Fateryga, Kreutz, 2014
11	<i>Neotinea tridentata</i> (Scop.) R.M. Bateman, Pridgeon & M.W.Chase 1997	Европейско-малоазиатский: Атлант., Центр., Южн. Европа, Зап. Азия, Сев. Африка (север Марокко и Алжира), Крым, Кавказ	Крым, Предкавказье, Б. Кавказ, Зап. Закавказье, Центр. Закавказье, Вост. Закавказье, Талыш	Куропаткин, Ефимов, 2014, Fateryga, Kreutz, 2014
12	<i>Neottia nidus-avis</i> (L.) Rich. 1817	Евразийский: Европа от Скандинавии до Средиземноморья, Крыма и Малой Азии, Кавказ, Зап. Сибирь	Крым, европейская часть от Карелии, Архангельской и Вологодской областей до Ростовской и Волгоградской, Кавказ, Урал, по югу Сибири до Алтая, Хакасии и Красноярского края	Вахрамеева и др., 2014, Fateryga, Kreutz, 2014

13	<i>Neottia ovata</i> (L.) Bluff et Fingerhuth. 1838	Евразийский: вся Европа, Кавказ, Крым, Средиземноморье, Малая Азия, Средняя Азия (Тянь-Шань, Джунгария, Тарбагатай), Зап. Сибирь и юго-зап. часть Вост. Сибири	Крым, горные леса Кавказа, широко распространён в европейско части России, в Сибири доходит почти до оз. Байкал	Вахрамеева и др., 2014, Fateryga, Kreutz, 2014
14	<i>Ophrys apifera</i> Huds. 1762	Европейско-передне-малоазиатский: Центр. И Зап. Европа, Средиземноморье, Сев. Африка, Анатолия, Сирия, Палестина, Сев. Иран, Крым, Кавказ	Крым, Краснодарский край от Геленджика до Сочи	Вахрамеева и др., 2014, Fateryga, Kreutz, 2014
15	<i>O. mammosa</i> subsp. <i>caucasica</i> (Woronow ex Grossh.) Soó, 1973	Кавказский: Россия, Армения, Азербайджан, Грузия	Краснодарский край от Новороссийска до Адлера, респ. Дагестан	Вахрамеева и др., 2014, Fateryga, Kreutz, 2014
16	<i>O. oestriifera</i> M. Vieb. 1808	Европейско-переднеазиатский: Южная, Юго-Восточная Европа, Средиземноморье, Юго-Западная Азия (Турция, северная Сирия, Северный Ирак, Иран), Армения, Азербайджан, Грузия	Крым, Российский Кавказ: Краснодарский, Ставропольский края, Карачаево-Черкессия, Дагестан	Вахрамеева и др., 2014, Fateryga, Kreutz, 2014
17	<i>Orchis mascula</i> (L.) L. 1755	Европейско-переднеазиатский: Скандинавия, Атлантическая, Средняя и Вост. Европа, Средиземноморье, Малая Азия, Иран, Крым	Крым, Калининградская, Брянская, Смоленская, Орловская, курская, Белгородская, Воронежская области, Сев. Кавказ (респ. Адыгея, Дагестан, Ингушетия, Кабардино-Балкарская, Сев. Осетия-Алания, Краснодарский и Ставропольский края) Средн. Урал и Предуралье	Вахрамеева и др., 2014, Fateryga, Kreutz, 2014
18	<i>O. militaris</i> subsp. <i>stevenii</i> (Rchb.f.) B.Baumann, H.Baumann, R.Lorenz & Ruedi Peter, 2003	Европейско-малоазиатский: Крым, Кавказ, Закавказье, Иран, Турция	Закавказье	Baumann et al, 2003
19	<i>O. provincialis</i> Balb. ex DC. 1806	Европейско-переднеазиатский: Средн. Европа, Средиземноморье, Малая Азия, Иран, Крым, Кавказ (Россия и Абхазия)	Крым, Краснодарский край между Туапсе и Адлером	Вахрамеева и др., 2014
20	<i>O. punctulata</i> Steven ex Lindl. 1835	Европейско-переднеазиатский: Вост. Средиземноморье, Палестина, Сев. Сирия, сев.-зап. Ирана, Турция, Крым, Кавказ (Армения, Азербайджан, Грузия)	Крым, Сев. Кавказ (причерноморская полоса Краснодарского края Анапы до Сочи)	Вахрамеева и др., 2014, Fateryga, Kreutz, 2014
21	<i>O. purpurea</i> subsp. <i>caucasica</i> (Regel) B. Baumann, H. Baumann, Lorenz et Peter, 2003	Кавказско-малоазиатский: Кавказ, Зап. Азия (северо-восток Турции)	Предкавказье, Б. Кавказ, Зап. Закавказье, Центр. Закавказье, Вост. Закавказье, Южн. Закавказье, Талыш	Куропаткин, Ефимов, 2014
22	<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich. 1817	Евразийский: Европа от Норвегии до Балкан, Сев. Африка, Малая Азия, Крым, Кавказ, Зап. и Вост. Сибирь, Монголия	Крым, европ. часть России до Бурятии и Читинской обл., Кавказ: Адыгея, Дагестан, Ингушетия, Кабардино-Балкария, Краснодарский и Ставропольский края	Вахрамеева и др., 2014, Fateryga, Kreutz, 2014
23	<i>P. chlorantha</i> (Custer) Reichenb. 1829	Европейско-малоазиатский: почти вся Европа от Британских о-вов и Норвегии до Испании, Италии, Греции, Крыма	Крым, Кавказ (все регионы), широко по европ. части России	Вахрамеева и др., 2014, Fateryga, Kreutz, 2014
24	<i>Serapias orientalis</i> subsp. <i>feldwegiana</i> (H. Baumann et Künkele) Kreutz, 1989	Кавказско-малоазиатский : Вост. Понт (черноморское побережье от Болу до Абхазии)	Юго-Запад Краснодарского края	Delforge, 2006; Вахрамеева и др., 2014
25	<i>Spiranthes spiralis</i> (L.) Chevall. 1827	Европейско-малоазиатский: от Южн. Швеции до Испании, Италии, Сев. Африки и Малой Азии,	Сев. Кавказ: Краснодарский край, Дагестан	Вахрамеева и др., 2014

		Карпаты, Прикарпатье, Кавказ (Грузия, Азербайджан, Россия)		
26	<i>Steveniella satyrioides</i> (Steven) Schlechter, 1918	Кавказско-переднеазиатский: Крым, Кавказ (Армения, Азербайджан, Грузия, Россия), Вост. Турция (Анатолия), Сев. Иран	Крым, Краснодарский край, Дагестан	Вахрамеева и др., 2014, Fateryga, Kreutz, 2014

Если взглянуть на карту ареалов орхидей в России, можно увидеть, что все изучаемые виды делятся на две неравные группы: одна из них, меньшая, охватывает виды, распространённые по России довольно широко (*Epipactis helleborine*, *Cephalanthera longifolia*, *C. rubra*, *Neottia nidus-avis*, *N. ovata*, *Orchis mascula*, *O. militaris*, *Platanthera bifolia*, *P. chlorantha*), другая – виды, территориально заходящие в Россию лишь в Крыму и на Кавказе. Из 44 крымских видов (Fateryga, Kreutz, 2014) в Сочинском Причерноморье встречается 20 видов. Семь таксонов из второй группы характерны только для Кавказа. Это эндемик Кавказа *Ophrys mammosa* subsp. *caucasica*, а также *Dactylorhiza urvilleana*, *Epipactis pontica*, *E. leptochilla* subsp. *neglecta*, *Orchis purpurea* subsp. *caucasica*, *Serapias orientalis* subsp. *feldwegiana* и *Spiranthes spiralis*.

Региональное распространение изучаемых видов представлено в таблице 4.2.

Таблица 4.2.

Распространение изучаемых видов орхидей (Orchidaceae) в средне- и низкорегье Сочинского Причерноморья

№	Вид	Местонахождения в Сочинском Причерноморье по литературным данным	Источник	Местонахождения, подтверждённые автором или вновь обнаруженные в последние 7 лет	Число местонахождений подтверждённых автором	Число новых местонахождений обнаруженных автором	Источник
1	<i>Anacamptis morio</i> subsp. <i>caucasica</i>	окр. п. Монастырь (как <i>O. picta</i> )	Солодько А.С., 2002; Тимухин, 2002; 2007а;	Окр. пп. К.Воля, Хлебороб, Прогресс, Вардане, Калез	1	7	Данные автора
2	<i>A. pyramidalis</i>	Реки Мацеста, Агура, уроч. Орлиные скалы, окр.пос. Лазаревское, Детляжка, Якорная Щель, руч. Гебеус, Окр. п. Наджиги, Лазаревское (г. Лаура) Окр. пп. Лазаревское, (г. Бозтепе, г. Пляхо), Беранда, Хоста, Имеретинка	Тимухин, 2002 Литвинская, Перебора, 2017 Тимухин, 2008; Туниев и др., 2014	Окр. п. Воронцовка, междуречье В. и З. Хосты, рр. Кудепста, Агура, Сочи, г. М. Ахун, окр. п. Абазинка, Вардане, Лазаревская, Мамедка	5	11	Данные автора
3	<i>Cephalanthera damasonium</i>	Окр. п. Лазаревское, реки Цусхвадж, Сочи, Монашка-1, Мацеста, Аше, З. Дагомыс, Псахо, г. Ахун, Сахарная, ущ. Ахцу, лесопарк Юбилейный, окр. пп. Каштаны, Дубравный, предгорная полоса у Имеретинской	Тимухин, 2002; Тимухин, 2009; Тимухин, 2015; Туниев, Тимухин, 2008	Окр. п. Ивановка, междуречье В. и З. Хосты, г. Верблюдка, реки Кудепста, Агура, Сочи, г. Ахун, г. Бытха Свирское ущ.	2	6	Данные автора  Шершнёв А.В., личн. сообщ.,

		низменности					2018
4	<i>C. longifolia</i>	Гг. Бозтепе, Ахун, Аибга, Батарейка, реки Шахе, Бушуйка, Ажу, Рудовая, З. И В. Дагомыс, Псезуапсе, Хоста, Монашка-1, руч. Дубинский, ущ. Ахцу и Ахштырское, лесопарки Юбилейный и Мацестинский, окр. пп. Бабукаул, Каштаны, Дубравный, Молдовка, Монастырь, Гумария, Сергей-Поле, Мухортова Поляна, Магри	Тимухин, 2002; 2005; 2008;	Окр. пп. Виноградник, Хлебобор, г. Бытха, р. Кутарка, окр. пп. Солоники, Лазаревское	1	6	Данные автора
5	<i>C. rubra</i>	Окр. с. Бабукаул, ур. Прошкин камень Рр. Сочи, Монашка 1, Ачипсе, хр. Аибга, гг. Ахун, Сахарная, Тисо-самшитовая роща, реки Сочи (Ажек, Чабанский брод), Хоста, по дороге от с. Медовеевка к п. Красная Поляна, предгорная полоса у Имеретинской низменности	Литвинская, Перебора, 2017; Тимухин, 2002; 2003а; Туниев, Тимухин, 2008; Туниев, Тимухин, 2015;	Окр. пп. Ивановка, Монастырь, Кр. Воля, междуречье В. и З. Хосты у пп. Илларионовка, Хлебобор, Рассвет	1	5	Данные автора
6	<i>Dactylorhiza urvilleana</i>	Тисо-самшитовая роща, окр. пп. Детляжка, Уч-Дере, рр. Цусхвадж, Сочи (Ажек), З. Дагомыс, Псезуапсе, Кудепста, Мзымта, Псоу, панс. Шексна, гг. Ахун, Аибга Окр. пп. Агой, Агуй-Шапсуг, панс. Белые Ночи,	Тимухин, 2002  Литвинская, Перебора, 2017	Рр. Псоу, Мзымта, Кудепста, В. и З. Хоста, Мацеста, Кутарка, Хобза, г. М. Ахун, Дендрарий Сочи Окр. п. Лазаревское	3	12	Данные автора  Шершнёв А.В., личн. сообщ., 2018
7	<i>Epipactis helleborine</i>	р. Агура, обычен в среднегорье	Тимухин, 2002	Окр. п. Монастырь, Липники, рр. В. Хоста, Хоста, Терренкур г. Сочи, сан. Металлург, г. Бытха, с. Раздольное, Дагомыс, р. Кутарка, Каткова щель, Свирское ущ.	-	-	Данные автора
8	<i>E. leptochila</i> subsp. <i>neglecta</i>	-	-	Левая щека ущ. р. Хоста	-	1	Данные автора, Fateryga et al, 2018
9	<i>E. pontica</i>	-	-	Г. Верблюдка, междуречье З. и В. Хосты, междуречье В. Хосты и Кудепсты Окр. п. Тхагапш	-	21	Аверьянова, 2013; Шершнёв А.В., личн. сообщ., 2018
10	<i>Limodorum abortivum</i>	г. Ахун, Орлиные скалы, Ахцу, лесопарк Юбилейный, Мацестинский, р. Цусхвадж, окр. пп. Каштаны, К. Воля, Сергей-Поле; предгорная полоса у Имеретинской низменности; хр. Аибга;	Тимухин, 2002 Туниев, Тимухин, 2008; Туниев, Тимухин, 2015; Литвинская, 2017	Окр. п. Монастырь, ущелье Хосты, междуречье В. и З. Хосты, г. Ахун, г. Бытха, р. Кутарка, окр. п. Чемитоквадже, Свирское ущ.	1	9	Данные автора

		Окр. пп. Голубая дача, Уч-Дере, Чилипси					
11	<i>Neotinea tridentata</i>	Г. Ахун, окр. пп. Наджиги, Магри, Марино, Дагомыс, Хоста, Казачий Брод, Монастырь, Вишнёвка, рр. Аше, Псезуапсе, Хоста, Агура, ущ. Чудо-Красотка, Ахштырь (как <i>O. tridentata</i> )	Литвинская, Перебора, 2017; Тимухин, 2002а; 2003б; 2007а	Междуречье В. и З. Хосты, г. Ахун, Дендрарий Сочи, окр. пп. К.Воля, Монастырь, Лазаревское	3	4	Данные автора
12	<i>Neottia nidus-avis</i>	Тисо-самшитовая роща, единично повсеместно	Тимухин, 2002а	Окр. пп. Монастырь, Липники, Красная Воля, Лазаревское, рр. Кудепста, В. и З. Хоста, Агура, Сочи, Куапсе	-	-	Данные автора
13	<i>Neottia ovata</i>	Тисо-самшитовая роща, рр. Бзыч, Бзогу, В. и З. Дагомыс, Псахо, Мацеста; р. Агура, окр. пп. Буу, Аибга, Детляжка, Каменка, Матросская щель, Бабукаул, Марино, подножье хр. Дзыхра, хр. Аибга, ущ. Ахцу; панс. Белые ночи, хр. Шаге-Шатам, Овсянникова, п. Агуй-Шапсуг, рр. Шахе, Мзымта, Хоста	Тимухин, 2002; 2007; Туниев, Тимухин, 2015; Литвинская, 2017	Рр. В. и З. Хоста, г. М. Ахун, хр. Овсянникова, г. Бытха, окр. пп. Дагомыс	2	6	Данные автора
14	<i>Ophrys apifera</i>	Хр. Овсянникова Рр. Хоста, Псоу, у хр. Уварова, окр. пп. Вардане, Детляжка, Якорная Щель, Уч-Дере Окр. Б.Сочи, Туапсе, Хосты, Кудепсты, Тисо-самшитовая роща, подножье хр. Уварова, предгорная полоса у Имеретинской низменности, рр. Агура, Хоста, Псоу	Солодько и др., 2002 Тимухин, 2002 Аверьянов, 2008; Литвинская и др., 1983; Альпер, 1964; Лебедева, 1994; Семагина, 1999; Тимухин, 2003; Тимухин, Туниев, 2017	Окр. пп. Гумария, Виноградник, Хлебобоб, Красная Воля, Дендрарий Сочи, устье Мацесты, Вардане, Свирское ущ. ущ. Ахштырь	1	8	Данные автора Руссова С., личное сообщ., 2017
15	<i>O. mammosa</i> subsp. <i>caucasica</i>	Окр. п. Детляжка; Тисо-самшитовая роща; Ущ. Ахцу и Шахгинское	Тимухин, 2002; Тимухин, 2003; Тимухин, Туниев, 2017	Свирское ущ., окр. пп. Солоники	-	2	Данные автора
16	<i>O. oestriфера</i>	Ущ. р. Псезуапсе, Цусхвадж, Псоу, окр. пп. Монастырь, Уч-Дере, Солоники, Волконка, Головинка нижнее течение рек Хоста, З. Хоста, Мацеста, Агура, Псоу, сс. Каменка, К.Воля, Барановка, Аибга, ущ. Ахцу, Дзыхринское и Ахштырское	Лебедева, 1994; Тимухин, 2001; 2002; 2002а; 2003; Туниев, Тимухин, 2001; Колаковский, 1986 Кочетков, 2011.	По рр. Мзымта, Кудепста, В., З. Хоста, Хоста, Мацеста, Агура, Сочи, Н. Хобза, Куапсе, окр. пп. Прогресс, Абазинка, Краево-Армянское, К.Воля, Лазаревское Ущ. Ахштырь	7	10	Руссова С., личн.сообщ., 2017;
17	<i>Orchis mascula</i>	Окр. пп. Монастырь, Каменка, Казачий Брод, Наджиги, Макопсе, Аше, Матросская щель, Головинка, Каштаны, К.Воля, Сергей-Поле, ущ. Ахцу, Ахштырь, гг. Ахун, Сахарная, Аибга, рр. В. и З.	Вахрамеева и др., 2014; Литвинская, 2017; Тимухин, 2002а; 2007а; 2008; Туниев,	Окр. пп. Монастырь, Липники, Красная Воля, рр. Кудепста, В. и З.Хоста, Агура, Мацеста, Сочи, г. Ахун, г. Бытха, окр. пп. Абазинка, Лазаревское	-	-	Данные автора

		Дагомыс, Цусхвадж, Шахе, Аше, Псезуапсе, В. и З. Хоста; Сочи, междуречье Агвы и Ажека, Тисо-самшитовая роща, г. Ахун, Сахарная, Бозтепе, лесопарк Юбилейный, Мацестинское л-во, Псахский и Кудепстинский каньоны, предгорная полоса у Имеретинской изменности	Тимухин, 2008; 2015				
18	<i>O. militaris</i> subsp. <i>stevenii</i>	Окр. пп. Лазаревское, Солоники, Матросская щель, Вишнёвка, от Магри до Чемитоквадже, г. Бозтепе	Солодько, Кирий, 2002; Тимухин, 2002а; Туниев и др., 2014; Литвинская, Перебора, 2017	Окр. пп. Лазаревское (Свирское ущ.)	1	-	Данные автора
19	<i>O. provincialis</i>	Тисо-самшитовая роща, ущ. Ахштырь, Магри, р. Сочи, Кудепста, уроч. Глубокий Яр, Глубокая щель, окр. пп. Головинка, Хоста, Солоники. Зубова щель, Детляжка, Глубокая щель, Наджиго, Уч-Дере, Каменка, Дубрвный, Каштаны, К.Воля, Энергетик, Ермоловка, панс. Белые ночи, рр. Макопсе, Неожиданная, Псезуапсе, Чудо-Красотка, З., В. Дагомыс, Цусхвадж, Аше, Шахе, лесопарк Юбилейный, г. Ахун, Пикет,	Тимухин, 2002; Тимухин, Туниев, 2007; 2017	Окр. пп. Монастырь, К. Воля, Виноградник, Рассвет, Дагомыс, г. Ахун, г. Бытха, окр. п. Раздольное, р. Кутарка, Свирское ущ.,	-	-	Данные автора
20	<i>O. punctulata</i>	Окр. пп. Лазаревское, Солоники, Каткова щель, Магри, Голубая дача, Наджиго, Зубова щель, Мамедова щель, у г. Джималта, Хакукай	Литвинская, Перебора, 2017; Тимухин, 2002; 2007;	Окр. п. Виноградник по р. Хоста, рр. Мацеста, Кутарка, Куапсе, окр. пп. Детляжка, Лазаревское	1	5	Данные автора
21	<i>O. purpurea</i> subsp. <i>caucasica</i>	Гг. Б.Ахун, Бозтепе, Б. Псеушхо, Лаура, рр. З. и В. Дагомыс, Цусхвадж, Аше, Псезуапсе, З. и В. Хоста, Мацеста, Агура, Псахо, Кудепста, Мацестинское лесничество, лесопарк Юбилейный, окр. пп. Монастырь, Каменка, К.Воля, Наджиго, Голубая дача, Лазаревское, Чилипси, ущ. Ахштырь, Тисо-самшитовая роща (как <i>O. purpurea</i> )	Литвинская, 2017; Литвинская, Перебора, 2017; Тимухин, 2001; 2002а; 2007а; 2008; 2015а; Туниев, Тимухин, 2013	По рр. Мзымта, Кудепста, В., З. Хоста, Хоста, Мацеста, Агура, Сочи, окр. п. Абазинка, Лазаревское, г. Ахун,	7	1	Данные автора
22	<i>Platanthera bifolia</i>	Г. Бозтепе, М. Ахун; окр. Сочи, хребет Аибга	Тимухин, 2008; Туниев и др., 2015; Тимухин, Туниев, 2018	По рр. Мзымта, Кудепста, В., З. Хоста, Хоста, Мацеста, Агура, Сочи, Вардане, Дагомыс, г. Ахун, г. Бытха Свирское ущ., окр. п. Лазаревское	1	Более 10	Данные автора  Шершнёв А.В., личн. сообщ., 2018



23	<i>P. chloranta</i>	Тисо-самшитовая роща, уроч. Монастырь, Ажек, Ахцу, Ахштгырь, Псахо, окр. п. Дагомыс, г. Аибга, Ассара, Ачишхо, Б. Псеушхо, верховья Мзымты, окр. пп. Хоста, Марьино	Альпер, 1938; Литвинская, Перебора, 2017; Перебора, 2015; Тимухин, 2002; 2007а; 2015; Туниев, Тимухин, 2013; 2015; 2018	По р. Куапсе	-	1	Данные автора
24	<i>Serapias orientalis</i> subsp. <i>feldwegiana</i>	Ущ. Ахштгырь. Окр. пп. Вардане, Дегляжка, Монастырь, Сергей-Поле, Малый Кичмай, Ажек, Чемитоквадже, Лазаревское, Сочи, Макопсе, Хоста, рр. З. и В. Дагомыс, Шахе, Мзымта, Беранда, окр. пп. Воронцовка, Лоо, Адлер, Тисо-самшитовая роща, лесопарк Мацестинский, Дендрарий Сочи, г. Ахун (как <i>S. vomeracea</i> )	Алтухов, Литвинская, 1986; Лебедева, 1994; Литвинская и др. 1983; Руссова С. л.с. 2017; Семагина, 1999; Солодько, 2000; Солтани, 2015; Тимухин, 2002а; 2003; 2007а; Тимухин, Туниев, 2017	Окр. пп. К. Воля, Рассвет, Хлебоборб, Прогресс, Мацеста, Дендрарий Сочи, Дагомыс, Вардане, Лазаревское, Солоники, Чемитоквадже, окр. панс. Белые ночи.	4	7	Данные автора
25	<i>Spiranthes spiralis</i>	Тисо-самшитовая роща, окр. п. Монастырь, Вишнёвка, Кирова, Каменка, Советквадже, Лазаревское, Хоста, Адлер, р. З. и В. Дагомыс, Кудепста, междуречье Кудепсты и Псахо, ур. Орлиные скалы, ущ. Ахштгырь, лесопарк Юбилейный	Лебедева, 1994; Семагина, 1999; Тимухин, 2002; 2002а; Тимухин, Туниев, 2017	Окр. пп. Гумария, Молдовка, Монастырь, Липники, Галиццоно, К. Воля, Кудепста, Виноградник, Рассвет, Хлебоборб, Илларионовка, К. Озеро, Прогресс, Абазинка, Вардане; Сочи: парки сан. Ворошилова, "Золотой Колос", "Кудепста", "Мыс Видный". Окр. п. Лазаревское	4	14	Данные автора  Шершнёв А.В., личн. сообщ., 2018
26	<i>Steveniella satyrioides</i>	Окр. пп. Магри, Наджиги, Уч-Дере, Вардане, К. Воля, Монастырь, Каменка, ущ. Ахцу, лесопарки Юбилейный, Мацестинский, Мамайский, рр. З. Дагомыс, Мацеста, Хоста, Кудепста; хр. Аибга; окр. п. Аибга, п. Кепша	Тимухин, 2002; Туниев, Тимухин, 2015; 2017, Ефимова, 2019, Исаев, 2012.	По рр. Псоу, Мзымта, Кудепста, Хоста, Агура, Мацеста, Н. Хобза, Псеузупсе	6	10	Данные автора

В результате наших исследований список местонахождений 26 видов орхидей значительно пополнен. В табл. 4.2 отмечено число местонахождений орхидей на территории Сочинского Причерноморья, известных по литературным источникам и подтверждённых автором. Показатели эти в некоторой степени условны, так как в литературных источниках координаты местонахождений обычно не указаны, а названы чаще всего достаточно крупные территории, например, "ущ. Ахцу", "окр. пос. Наджиги" и т. п. Ещё более расплывчаты такие указания, как "р. Мацеста", "р. Шахе" и т. п. Мы считаем чаще всего подтверждёнными

местонахождения, о которых мы также можем сказать "р. Мацеста". Исходя из этого и были проставлены точки в картах-схемах распространения (Приложение III). Однако места произрастания, упоминания о которых нет в литературных источниках, мы считаем вновь обнаруженными. Таких точек для всего списка изученных нами представителей отдельных видов семейства Orchidaceae в Сочинском Причерноморье насчитывается около 150 (табл. 4.2). При этом мы не рассматриваем число местонахождений широко распространённых и многочисленных видов, таких, как *Epipactis helleborine*, *Neottia nidus-avis*, *Orchis mascula*, *O. provincialis*, о которых в литературных источниках говорится обычно, что они распространены "повсеместно" или "по всей низкогорной зоне". Число новых мест для таких видов оценить крайне сложно и мы не стали этого делать. Однако "150 новых местонахождений", о которых мы говорили выше, показывает суммарное их число для всех видов. Нередко новые местонахождения были многовидовыми, и, соответственно, попали в таблицу несколько раз. Учитывая вышеизложенное, можно остановиться на том, что нами обнаружено не менее 30 новых мест совместного произрастания нескольких видов орхидей. Среди них наиболее богаты видами окрестности поселков Виноградники, Воронцовка, Хлебороб, Рассвет и т. д., насчитывающие от 12 до 16 видов орхидей каждое. Некоторые из этих местонахождений можно было бы внести в категорию "подтверждённых", известных ранее. Т. е. они могут попасть в упомянутые в литературе местонахождения, подобные "р. Мацеста" или "междуречье В. и З. Хосты". Но если в таком литературном источнике они указаны для одного или двух видов, то наше многовидовое местонахождение мы считаем новым, даже если оно попадает в понятие "междуречье В. и З. Хосты" (а это внушительная по площади территория низко- и среднегорных хребтов, 20 км в длину и 10–15 в ширину).

Произрастание некоторых видов орхидей в черте городской застройки и в парках города известно многим, но в научной литературе такие сведения редки. Поэтому мы посчитали нужным упомянуть парк "Дендрарий" как подтверждённое местонахождение пяти видов орхидей, а парки санаториев "Кудепста" "Мыс Видный", "Золотой Колос", им. Ворошилова, а также терренкур "Тропа Здоровья", как новые для науки местонахождения орхидей.

Многие известные ранее места произрастания подтверждены нашими свежими находками. В отдельных случаях нами не установлено присутствие вида на какой-либо территории, где он ранее отмечался. Однако, в силу особенностей биологии орхидей (длительный онтогенез, перерывы в цветении, способность ряда особей переходить в состояние вторичного покоя) не следует торопиться с выводом об исчезновении вида в известном ранее месте. Это можно сделать лишь после многолетних обследований.

Однозначно решить, что в этом месте данного вида уже нет, можно лишь когда и самого биотопа уже не существует. К сожалению, и такие ситуации отмечены.

Не обнаружены в низкогорье Сочинского Причерноморья 12 видов орхидей, местообитания которых приурочены к высокогорной зоне. Также не встречены здесь *Ophrys taurica* (Agg.) Nevski, *Orchis coriophora* L., *O. spitzelii* Saut. ex Koch, *O. simia* Lam, внесённые в последние списки флоры Сочинского Причерноморья (Солодько, Макарова, 2011; Зернов, 2013; Тимухин, Туниев, 2018). Не найден за время проведения исследований *Epipactis microphylla* (Ehrh.) Sw., а единственное местонахождение *E. palustris* (L.) Crantz, указанное И. Н. Тимухиным и Б. С. Туниевым (2018), нами обследовано не было, да оно и не попало в район наших исследований. Многолетний мониторинг места, где была обнаружена *Comperia comperiana* (Stev.) Aschers et Graebn. в 2009 г. (Макарова, Шулаков, 2011), положительных результатов не дал. Дополнительные исследования необходимы для видов из рода *Platanthera*. Особи с морфологическими признаками, характерными для любки зеленоцветковой – *P. chlorantha* (Custer) Rchb., найдены нами в единственном месте – в долине р. Куапсе. Все остальные многочисленные встречи относились к особям *P. bifolia*. Это не соответствует литературным данным, по которым последний вид гораздо более редок и малочислен (Тимухин, Туниев, 2018; Красная книга Краснодарского края, 2017).

Отдельного внимания заслуживают природные гибриды орхидей. В Сочинском Причерноморье пока найдено лишь два гибридных таксона – *Orchis penzigiana* A.Camus и *O. wulffiana* Соб. При этом первый из них как гибрид *O. mascula* × *O. provincialis* вошёл в Красную книгу Краснодарского края (2017) под названием *Orchis colemanii* Cortesi, хотя по современным представлениям (Govaerts, 2020; WCSP, 2017) последнее название относится к гибриду *O. mascula* × *O. pauciflora*. Особи *O. penzigiana* часто встречаются в совместных местах произрастания родительских видов. Однако они найдены также в местах, где ни один из родительских видов не обнаружен в настоящее время в округе десятка километров. *O. wulffiana* (*O. punctulata* × *O. purpurea*) нами отмечен в трёх точках в единичных экземплярах, тогда как в Туапсинском, Геленджикском, Новороссийском и, особенно, Анапском районах он встречается чаще и существуют многочисленные ценопопуляции. Видимо, это напрямую связано с уменьшением численности *O. punctulata* с северо-запада на юго-восток Российского Причерноморья.

Помимо расширения перечня местонахождений известных ранее видов, результатом наших исследований стало дополнение списка орхидей России и Кавказа двумя представителями рода *Epipactis* – *E. pontica* и *E. leptochilla* subsp. *neglecta* (Аверьянова, 2013; Fateryga et al., 2018). Эти таксоны на территории СССР и России ранее отмечены не были.

## Глава 5. Экология и фитоценология.

### 5.1. Рельеф

Местонахождения популяций орхидей в низкогорье Сочинского Причерноморья приурочены к хребтам и склонам отрогов разной крутизны и экспозиции, занятым первичными лесными формациями или разнообразными вторичными биотопами. Оголённые или малолесные хребты и края обрывов дают преимущество в освещённости, к ним привязаны множество местонахождений. Узкие сырые ущелья обычно орхидеями не заселены.

В ниже- и среднегорье южного макросклона Главного Кавказского хребта орхидеи встречаются на склонах разной экспозиции, только на северных их практически нет. Исключение отмечено для горы Круглая в окрестностях пос. Монастырь у р. Мзымта.

Крутизна склона бывает значительной, до 60° и более, если есть даже слабый слой подстилки для лесных видов или развитое травяное покрытие для лугово-опушечных. Травяной ярус на склонах обычно бывает разреженным и невысоким, что и позволяет слабоконкурентным орхидеям там укрепиться. Такие крутые заросшие склоны небольшой площади часто встречаются вдоль дорог. На этих местах велика вероятность встречи офрис оводоносной, нередко анакамптис пирамидальный, гораздо реже попадаются офрис пчелоносная и анакамптис кавказский. Полоски земли шириной до 1,5 м у самых краёв шоссе в последние 3–5 лет обрабатываются тримером. Скошенные орхидеи теряют цветоносы, нередко и листья, но для существования офрисов это не опасно, так как происходит уже в начале-середине лета. В это время офрисы и анакамптисы заканчивают длительный период осенне-зимне-весенней вегетации и имеют значительный запас питательных веществ в подземных органах.

Скашивание делает семенное размножение невозможным, однако именно в таких местах наблюдается вегетативное размножение – удвоение розеток.

Более пологие открытые склоны богаче орхидеями, на таких местах произрастают все вышеперечисленные виды и с ними ятрышники трёхзубчатый и шлемоносный, серапиас Фельдвега, скрученник спиральный. Офрис кавказская встречена на сухих, участках почти голых склонах у хребтов, на откосах дорог, но и в низинах, даже иногда подтапливаемых. Ятрышник пурпурный обычно произрастает на пологих склонах (до 45°), хотя местообитания с изрезанным микрорельефом, где встречаются и пологие и более крутые участки, тоже

характерны для этого вида.

На крутых склонах в лесу встречаются ятрышники мужской, деревенский и мелкоточечный, гибридные ятрышники, любки двулистная и зеленоцветковая, стевениелла сатириовидная. Для дремликов и лимодорума, гнездовки и тайника овального, пыльцеголовников и пальчатокоренника Дюрвилля обычны более пологие склоны.

Ограничения в крутизне склонов в местообитаниях орхидей определяется, очевидно, толщиной почвенного слоя, в котором они могут удерживаться. Микотрофные виды с корневищем нуждаются в большем слое относительно рыхлой почвы, чем орхидеи с утолщёнными подземными органами. А такая почва на крутых склонах существовать не может. Большой слой требуется также крупным видам, в частности, ятрышнику пурпурному.

## 5.2. Почвы

Для Сочинского Причерноморья характерны преимущественно бурые лесные почвы, светлые в низкогорье и более тёмные в среднем горном поясе (Добежина, 2014; Горчарук, 2007). Подстилающие породы чаще мергели (аргилиты), песчаник, известняк. Обычно почвы имеют нейтральную или слабокислую реакцию. Гранулометрический состав – легко-, средне- и тяжелосуглинистый. Мощность гумусового горизонта, как правило, очень незначительна, подстилка невелика либо почти совсем отсутствует, особенно к концу лета. В табл. 5.1 даны примеры конкретных почвенных проб (Кузина, 2016).

Таблица 5.1.

Характеристика некоторых почвенных проб на территории Сочинского Причерноморья.

Тип почвы	Местоположение	Содержание гумуса	pH	Гранулометрический состав
Бурая лесная кислая	Туапсинский р-н с. Горское	1,3	4,4	тяжелосуглинистый
Бурая лесная кислая оподзоленная	Лазаревский р-н, СНП	1,7	4,1	легкосуглинистый
Дерново-карбонатная выщелоченная	Сочи, Хоста, Тисо-самшитовая роща	4,8	6,9	тяжелосуглинистый

Желтозём	Сочи, Адлерский р-н	3,2	5,2	тяжелосуглинистый
----------	---------------------	-----	-----	-------------------

### 5.2.1. Целинные почвы

Распределение основных типов почв по побережью показано на карто-схеме (Приложение II).

Наиболее широко распространены в горах Кавказа горно-лесные бурые почвы, которые развиваются в условиях влажного умеренно теплого климата среднегорья под широколиственными, в особенности буковыми, и, темнохвойными (пихтовыми) лесами. Они характеризуются слабо дифференцированным на генетические горизонты профилем, состоящим из мало развитого гумусового горизонта и бурого ореховато-комковатого, более светлого сверху и более темного с яркими бурыми выделениями внизу. Ясно выражен в них процесс оглинения, а подзолистый процесс выражен слабо и не всегда, но реакция почвы кислая и почва промыта от карбонатов.

Все горные почвы, развитые на крутых склонах, маломощны, каменисты, в них много первичных слабо выветренных минералов. Для земледелия они не пригодны, а при сведении леса или сильном вытаптывании скотом луговой растительности быстро размываются во время ливней (Гвоздецкий, 1963). Тем не менее, значительная часть приморских территорий используется с сельскохозяйственными целями.

Процесс трансформации органического вещества в почве отражает всю сложную систему функционирования почвы как одной из важнейшей компоненты экосистемы. Функционирующая почва представлена набором генетических горизонтов, каждый из которых принимает определённую массу живого и отмершего органического вещества и выделяет в процессе трансформации минеральные вещества в атмосферу, гидросферу, фитомассу. Разница между входом и выходом накапливается в почве и формирует её профиль, в котором выделяются стабильные и динамичные зоны (Фридлянд, 1966).

Климат оказывает прямое и косвенное влияние на процессы почвообразования. Прямое влияние на почвы сказывается при непосредственном воздействии элементов климата (осадки, температурный режим), поскольку с ним тесно связаны гидротермический режим почв и биологические процессы. Сочетание температурных и водных условий обуславливает тип растительности, темпы гумусообразования, микрофлору и фауну почвы. С климатическими условиями тесно связаны процессы превращения минеральных соединений в почве. Атмосферный климат через свойства и состав почвы определяет водно-воздушный, температурный и окислительно-восстановительные режимы минеральных соединений в

почве. Климат оказывает большое влияние на эрозионные процессы.

Анализ данных температуры почвы по отдельным слоям за 20 лет с 1975 по 1995 гг. показал, что температура почвы не достигает отрицательных значений. Активные температуры (выше 10°C) наступают в конце марта и прерываются в первой декаде декабря. Повышение температуры почвы до 20°C длится в течение апреля и мая, понижение температуры с 20 до 10°C наблюдается со второй декады октября по первую декаду декабря. В июле–августе температура почвы достигает + 27°C, естественно, особенно прогревается слой 0–5 см. Температура почвы обусловлена притоком глобальной радиации в сочетании с длинноволновым излучением и тепловым потоком в толще почвы (Беседина, 2004).

Осадки определяют водный режим почв и наиболее существенные почвенные процессы (Vini et al, 1991). Количество осадков в окр. Сочи доходит до 1534 мм. Распределение осадков в течение года неравномерное, максимальное количество дождей выпадает в осенне-зимний период (10, 11, 12, 1, 2 месяца), самый засушливый на всем побережье май. Характер распределения осадков по сезонам по побережью одинаковый. Степень увлажненности определяется соотношением осадков к испаряемости. Она изменяется в течение года в следующем порядке: с января по март и с октября по декабрь осадки превышают испаряемость, в результате чего на побережье наблюдается в той или иной степени промывной режим почв. Промывной режим почв наиболее выражен в январе – феврале и в ноябре – декабре. С третьей декады февраля по первую декаду ноября (с вариациями по годам) условия увлажнения территории характеризуются преобладанием испарения над количеством осадков. Активные периоды почвообразования протекают в основном при относительно сухих условиях. Следовательно, условия увлажнения на территории имеют переменный характер. Вегетационный период на побережье сопровождается засушливыми периодами.

Благодаря относительно высоким зимним температурам, многие орхидеи избегают жёсткого воздействия летней засухи, перенося основные процессы накопления питательных веществ на влажные месяцы.

### **5.2.2. Трансформированные почвы**

Под воздействием сельскохозяйственного производства повсеместно в почвах агроэкосистем трансформируется гумусное состояние; снижается его содержание, ухудшается качественный состав, усиливаются процессы дегумификации.

Чистая первичная продуктивность естественных зональных биогеоценозов (леса)

зависит непосредственно от климатических условий района, почвообразующих пород, характера рельефа. Смена же лесной растительности такими многолетними культурами как чай коренным образом меняет общую природную обстановку: изменяется характер поступления и использования органических остатков, питательных веществ, гидротермический режим и т. д. Ведущим показателем почвенного плодородия и его изменения является гумус. Возделывание чая приводит к повышению содержания гумуса в корнеобитаемом слое как в бурых лесных почвах, так и в желтозёмах. Как правило, данные содержания гумуса в почве леса более стабильны, чем в почвах чайных плантаций. Варьирование данных содержания гумуса усиливается на границах генетических горизонтов (Беседина, 2004). Под другими культурами увеличение гумуса не наблюдается. Исследователи выделяют следующие основные направления деградации почвы в сельхозугодьях: уменьшение мощности толщи, вовлеченной в активное современное почвообразование, снижение аккумуляции органического вещества; ухудшение структуры почвы, состава ППК (почвенный поглощающий комплекс), кислотно-щелочных свойств; нарушение, изменение в негативную сторону влаго-, газо- и теплообменов; уменьшение продуцирования растительной массы; ухудшение среды обитания биоты.

На Западном Кавказе водная эрозия почв достигает значительной величины, как при сельскохозяйственном производстве, так и рекреационном лесопользовании. Рекреационное использование лесов постепенно приводит к деградации лесной подстилки, вплоть до минерализации поверхности почвы на склонах. При этом происходит измельчение и втаптывание в почву компонентов подстилки, а также их передвижение вниз по склону под действием вытаптывания. На очагах минерализации могут появляться следы «замазывания» поверхности почвы скользящей обувью туристов.

По мере возрастания рекреационных нагрузок, сдвигающие усилия в слое почвы 0–20 см увеличиваются за счёт дополнительного уплотнения. Увеличение плотности почв при рекреационных нагрузках влечет за собой уменьшение пористости и коэффициентов пористости, что снижает интенсивность впитывания осадков и увеличивает сток при ливнях и снеготаянии. Это вызывает активизацию эрозии почв, преимущественно в виде смыва, который усиливается по мере возрастания рекреационных нагрузок и крутизны склонов. Механическую и водную (плоскостную) эрозию при осуществлении рекреационной деятельности в лесах можно предупредить при обосновании рекреационных нагрузок по группам типов лесов и группам крутизны склонов.

При крутизне склонов  $\geq 25^\circ$  любые рекреационные нагрузки в колхидских лесах вызывают механическую эрозию на склонах ущелий.



В лесах низкогорий (дубняки, каштанники, дубово-грабовые и буково-грабовые леса) на склонах второй и третьей групп крутизны среднее значение массы ЛП (лесной подстилки) + ЖНП (живого напочвенного покрова) составляет около 19 т/га. В колхидских лиановых лесах на склонах ущелий эта масса равна около 3 т/га, а содержание органического вещества в верхнем слое почвы – 6,2%. В буковых лесах среднегорий средняя воздушно-сухая масса ЛП + ЖНП равна около 11 т/га, в пихтовых лесах высокогорий – 6 т/га.

Эти значения массы характеризуют устойчивость лесных экосистем в климаксовых стадиях.

По мере увеличения рекреационных нагрузок в лесах Западного Кавказа, воздушно-сухая масса ЛП + ЖНП на склонах постепенно деградирует (за счёт раздавливания и истирания компонентов лесной подстилки и живого напочвенного покрова, а также передвижения их фрагментов вниз по склону под шагами туристов), характеризуя снижение устойчивости экосистем.

Одновременно с деградацией ЛП и ЖНП уменьшается содержание органического вещества (гумус + мелкие корешки + фрагменты опада) в слое 0–20 см почвы.

Деградация ЛП и ЖНП при одновременном снижении содержания органического вещества в верхнем слое почвы приводит к снижению способности лесных экосистем сохранять свои свойства и параметры. (Воскобойникова, 2017).

В насаждениях, длительное время подвергаемых воздействию рекреационных нагрузок, происходит деформация различных компонентов лесного биогеоценоза и прежде всего его нижних ярусов, т.е. увеличение объемного веса почвы в верхнем 10-сантиметровом слое в 1,5–2 раза, снижение общей порозности и капиллярной влагоемкости, снижение запасов влаги в корнеобитаемой толще до 2,5 раз, снижение фильтрационных способностей почвы до 20 раз в зависимости от типа почв, уменьшение содержания гумуса в почве в 2–3 раза; результатом деструктивных изменений механических, водно-физических и теплопроводных свойств почвы является процесс замедления продуцирования биомассы фитоценозом (Bityukov, Shagarov, 2016).

На возделываемых плантациях чая, лавра, косточковых и семечковых культур, винограда орхидей, как правило, не встречаются. Однако если плантация заброшена и происходит активное зарастание дикоросами, процессы деградации почв постепенно затухают и условия произрастания даже начинают улучшаться. До полного восстановления почвы ещё далеко, поэтому весь состав видов местного коренного фитоценоза ещё не представлен и конкуренция за свет и влагу невелика. Это создаёт условия для успешного произрастания орхидей. И именно здесь мы встречаем некоторые популяции светлюбивых

видов орхидей, в частности *A. morio* subsp. *caucasica*, *O. purpurea* subsp. *caucasica*, *O. x wulffiana* Soo, *O. simia*, *Neotinea tridentata*, *Serapias orientalis* subsp. *feldwegiana*, *Spiranthes spiralis*.

Многие виды орхидей имеют значительную экологическую амплитуду по показателю кислотности почвы. В локалитетах *S. spiralis* отмечена нейтральная либо слабокислая почва в среднегорье, в некоторых парках побережья более кислая реакция почвы, что можно заключить из её цвета и запаха, а также из состава окружающих растений. Моховое покрытие почвы благоприятно сказывается на воспроизводстве орхидей, т. к. семена, смытые под моховый слой, встречают благоприятные условия увлажнения. Отмечены случаи произрастания *O. oestrifera* в лесу в моховом слое на поверхности крупных известняковых валунов или плит. В моховом слое на поверхности почвы нередко можно наблюдать успешное прорастание семян не только *S. spiralis* и *O. oestrifera*, но и *O. purpurea* subsp. *caucasica*.

Для нескольких видов подмечена возрастная разница в залегании подземных органов. Чем старше особь, тем глубже располагаются корневища, корневые клубни или тубероиды, если этому способствует толщина почвенного слоя. Специальные исследования на эту тему не проводили по причине редкости орхидей и опасности повреждающих методов исследования для их существования.

### 5.3. Экологические группы

Все виды орхидных по экологическим предпочтениям условно можно подразделить на три группы: лесные, луговые и опушечные. Естественно, некоторые относятся не к одной, а, как минимум, к двум таким группам. К тому же, географически удалённые популяции иногда обнаруживают отличающиеся экологические предпочтения. Тем не менее, выделение экологических групп бывает полезно при общем обзоре условий произрастания видов. Такое распределение видов отражено в таблице 5.2.

В Сочинском Причерноморье представителей семейства Orchidaceae можно встретить в колхидском лесу и по его опушкам (*Epipactis pontica*, *E. leptochila* subsp. *neglecta*, *E. helleborine*, *Cephalanthera damasonium*, *C. longifolia*, *C. rubra*, *Dactylorhiza urvilleana*, *Orchis mascula*, *O. provincialis*, *O. purpurea* subsp. *caucasica*, *Steveniella satyrioides*), на лугах и полянах, остепнённых склонах, а также на обочинах дорог и во вторичных местообитаниях – садах, заброшенных плантациях, под ЛЭП (линиями электропередач) и т. д. (*Anacamptis*

*morio* subsp. *caucasica*, *A. pyramidalis*, *O. punctulata*, *O. tridentata*, *Serapias orientalis* subsp. *feldwegiana*).

Таблица 5.2.

Распределение видов орхидей Российского Причерноморья по экологическим группам.

Лесные виды	Опушечные виды	Луговые виды
Лес	Опушки, перелески, полянки среди зарослей кустарников	Луг и остепнённый луг
<i>Cephalanthera damasonium</i> , <i>C. longifolia</i> , <i>C. rubra</i> , <i>Himantoglossum comperiana</i> , <i>Dactylorhiza urvilleana</i> , <i>Epipactis leptochila</i> subsp. <i>neglecta</i> , <i>E. helleborine</i> , <i>E. pontica</i> , <i>Limodorum abortivum</i> , <i>Neottia nidus-avis</i> , <i>Neottia ovata</i> , <i>Orchis mascula</i> , <i>O. provincialis</i> , <i>Platanthera bifolia</i> , <i>P. chlorantha</i> , <i>Steveniella satyrioides</i>	<i>Neotinea tridentata</i> , <i>Ophrys apifera</i> , <i>O. mammosa</i> subsp. <i>caucasica</i> , <i>O. oestrifera</i> , <i>Orchis militaris</i> subsp. <i>stevenii</i> , <i>O. punctulata</i> , <i>O. purpurea</i> subsp. <i>caucasica</i> , <i>Platanthera bifolia</i> , <i>Spiranthes spiralis</i>	<i>Anacamptis morio</i> subsp. <i>caucasica</i> , <i>A. pyramidalis</i> , <i>Neotinea tridentata</i> , <i>Serapias orientalis</i> subsp. <i>feldwegiana</i> , <i>Spiranthes spiralis</i>

В наших наблюдениях отмечена следующая общая тенденция: некоторые виды, которые на востоке Российского Причерноморья встречаются только в лесу, иногда на опушках, на западе выходят на открытые местообитания (*Orchis mascula*, *O. purpurea* subsp. *caucasica*, *O. punctulata*, *Steveniella satyrioides*, *Dactylorhiza romana* subsp. *caucasica*). Та же тенденция у *Neotinea tridentata*, *Ophrys apifera*, *O. oestrifera*, *O. mammosa* subsp. *caucasica*: на востоке это опушечные виды, изредка – лесные, на западе – луговые. Наиболее резко, с лесных на луговые, меняются местообитания у *D. romana* subsp. *caucasica*. Одновременно нужно отметить, что все популяции *Neottia ovata*, *Neottia nidus-avis*, *Cephalanthera damasonium*, *C. longifolia*, *C. rubra* и видов рода *Epipactis* на всей территории являются лесными. Эти факты иллюстрируют стено- или эврибионтность отдельных видов, а также отражают степень зависимости от микоризных грибов – симбионтов деревьев.

Нельзя не отметить в лесу кучное произрастание разновозрастных, преимущественно молодых особей *O. mascula* и *O. provincialis* на околовольных участках. Ниже по склону под стволом обычно нет подстилки, однако почва в таких местах очень рыхлая и довольно богатая гумусом (судя по цвету) за счёт смывания органики с дерева и с участков, лежащих

выше по склону. Часто в таких местах можно наблюдать произрастание множества розеток ятрышников с единичными цветущими особями, плотность достигает нескольких сотен на 1 м<sup>2</sup>. Такое явление приводит к выводу об отрицательном влиянии лесной подстилки, особенно верхнего слоя, содержащего плотные листья, на прорастание семян орхидей. Семена, попавшие на плотный, неразложившийся по причине быстрого просыхания, слой опавших листьев, очевидно, пересыхают и теряют всхожесть. И лишь на свободных от опада участках они находят благоприятные условия для прорастания. Большую роль при этом играет, вероятно, присутствие активных мицелиев грибов, состоящих в симбиотических отношениях с деревьями – буком восточным, грабом обыкновенным и др. Возможно, слой опада к тому же при разложении выделяет токсичные для семян орхидей метаболиты. Необходимо отметить, что выше описанные "ясли" для орхидей отмечены у стволов именно живых деревьев.

Отрицательное влияние опада листьев нивелируется в тех местах, где подстилка регулярно вытаптывается. В результате мы нередко наблюдаем повышенную концентрацию орхидей вдоль лесных дорог и троп. Часто это единственные биотопы, освоенные этим семейством на том или ином участке леса. Дальше метра по краям тропы орхидеи зачастую просто не встречаются. Так, именно по тропам довольно глубоко в лес проникают офрисы, скрученник, анакамптисы. Также тяготеют к обочинам троп ятрышники шлемоносный, пурпурный, трёхзубчатый. Вероятно, отмеченная закономерность характерна для луговых и опушечных видов, а вообще зоо- и антропохория присуща всем видам орхидей. Пылевидные семена, в сырую погоду прилипшие к копытам или ботинкам, могут перемещаться на значительные расстояния и быть вдавлены непосредственно в почву, тогда как ветром в лесу они могут быть перенесены не более чем на 5–7 м с попаданием на плотную подстилку.

По этой причине, несмотря на реальность деления видов на экологические группы, иногда можно встретить луговые виды в лесных сообществах довольно далеко от опушек. Так, популяция *Ophrys oestrifera* в три десятка разновозрастных особей обнаружена в глубине букового леса в окр. пос. Хлебороб. Несколько лет мы наблюдаем за лесной популяцией *Spiranthes spiralis* в окр. пос. Рассвет, численность которой флюктуирует в широких пределах (от 15 до 200 особей в разные годы). Здесь же располагается небольшая (до 15 особей) популяция *N. tridentata*. Именно в лесу локализуются единичные экземпляры *Orchis punctulata* в бассейнах рек Хоста и Сочи. Вдоль троп располагается немногочисленная популяция *O. militaris* subsp. *stevenii*, по хребту в окр. пос. Лазаревское она тянется и по открытым, и по затенённым лесным биотопам.

## 5.4. Фитоценозы

Коренные фитоценозы района исследований представлены большей частью низкогорными (до 400 м над уровнем моря) колхидскими лесами. Несмотря на значительную антропогенную нагрузку, эти леса ещё сохраняют довольно богатый видовой состав, включая множество редких, реликтовых и эндемичных видов.

Несколько местообитаний представлены буково-грабовым мертвопокровным лесом.

Буково-грабовый мертвопокровный лес.

Ярусность не выражена. Древесный полог составлен *Fagus orientalis* (40–60%), *Carpinus caucasica* (30–50%), а также *Tilia begoniifolia*, *Quercus iberica*, *Fraxinus excelsior* (вместе до 10%), высотой 20–30 м. Сомкнутость крон 0,9–0,98. Подрост бука и др. пород редок, проективное покрытие не более 5 %. Кустарники отсутствуют, по почве редко встречаются *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Pteris cretica* L., *Asplenium adiantum-nigrum* L., *Trachystemon orientalis* (L.) G. Don f., *Viola odorata* L., *Serratula quinquefolia* M. Bieb. ex Willd., *Acinos arvensis* (Lam.) Dandy, *Primula sibthorpii* Hoffmannsegg, поросль *Hedera colchica* K. Koch, *Smilax excelsa* L., *Clematis vitalba* L., проективное покрытие 3–5%. В начале весны аспект составляют *Cyclamen coum* Mill., *Galanthus woronowii* Losinsk., *Dentaria quinquefolia* M. Bieb.. Эпифитную форму приобретают многоножка *Polypodium australe* Fee, *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newman, иногда *Geranium robertianum* L. Практически везде по почве, кроме троп, подстилка из листового опада, толщиной не более 2–5 см. Здесь произрастают популяции *Cephalanthera damasonium*, *C. rubra*, *Dactylorhiza urvilleana*, *Epipactis pontica*, *Limodorum abortivum*, *Neottia nidus-avis*, *Orchis mascula*, *O. provincialis*, *Platanthera bifolia*, *Stenopogon satyrioides*, встречаются *Orchis* x *penzigiana*. В букняке азалиевом орхидеи не встречены.

Полидоминантный смешанный широколиственный буково-грабовый лес с *Taxus baccata* L., *Tilia begoniifolia*, *Fraxinus excelsior*, *Acer cappadocicum* Gleditsch., *Acer campestre* L., *Prunus avium* L., причём бук и граб лишь немного преобладают над остальными видами, сомкнутость крон 0,8–1, подрост редок, проективное покрытие его 2–3%, в подлеске пятнами *Buxus colchica* Pojark. (ныне погибший), *Laurocerasus officinalis* M. Roem., *Rhododendron luteum* Sweet, *Ilex colchica* Pojark., *Hypericum calycinum* L., в разных местообитаниях их сомкнутость полога достигает до 30%, единично *Rubus anatolicus* Focke, *Euonymus europaea* L., *E. latifolia* (L.) Miller, *Ruscus aculeatus* L., *R. colchicus* Yeo, *Cornus mas* L., *Swida australis* (C. A. Mey.) Pojark. ex Grossh., изредка *Hypericum androsaemum* L., в травяном ярусе

встречены *Epimedium colchicum* (Boiss.) Trautv., *Doronicum orientale* O.Hoffm., *Solidago caucasica* Kem.-Nath., *Aristolochia steupii* Woronow, *Sanicula europaea* L., *Impatiens noli-tangere* L., *Paeonia caucasica* (Schipcz.) Schipcz., *Helleborus caucasicus* A.Br., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Viola odorata* L., *V. canina* L., *Fragaria vesca* L., *Corydalis caucasica* DC., *Ranunculus ficaria* L. s.l., *Colchicum umbrosum* Steven, *Carex pendula* Hudson и др. виды осок, *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) P.Beauv., *Oplismenus undulatifolius* (Ard.) P.Beauv., *Tamus communis* L., *Smilax excelsa* L. и др., проективное покрытие не более 30%. В таком фитоценозе встречаются *Cephalanthera damasonium*, *C. longifolia*, *C. rubra*, *Dactylorhiza urvilleana*, *Epipactis helleborine*, *E. leptochilla* subsp. *neglecta*, *E. pontica*, *Limodorum abortivum*, *Neottia ovata*, *Ophrys oestriifera*, *Orchis purpurea*, *O. mascula*, *O. provincialis*, *O. x penzigiana*, *Platanthera bifolia*, *P. chlorantha*, *Steveniella satyrioides*.

Экотонные сообщества на опушках, по окраинам плантаций чая и других культур, над обрывами и откосами, под опорами высоковольтной ЛЭП, по обочинам дорог в разных местах представлены полидоминантным разреженным широколиственным лесом. Он включают в себя кроме бука, граба, липы, ясеня, черешни и клёнов полевого и светлого также *Acer pseudoplatanus* L., *Ficus colchica* Grossh., *Carpinus orientalis*, *Ulmus glabra* Huds., *Quercus* sp., *Prunus divaricata* Ledeb., *Morus alba* L., *Pyrus caucasica* Fed., *Sorbus torminalis* (L.) Crantz, сомкнутость крон не более 0,4–0,5, кустарниковый ярус состоит из *Staphylea colchica* Steven, *Sambucus nigra* L., *Rosa canina* L., *Swida australis* (C.A.Mey.) Pojark. ex Grossh., *Crataegus pentagyna* Waldst. et Kit., кустообразной формы граба, сформированной под влиянием постоянного объедания молодых побегов крупным рогатым скотом, *Corylus avellana* L., *Rubus anatolicus* Focke, изредка *Mespilus germanica* L., *Euonymus leiophloea* Steven, *Pyracantha crenulata* (D.Don) M.Roem, *Cornus mas* L., *Frangula alnus* Mill., сомкнутость полога – до 40 %, в травяном ярусе несколько видов злаков, среди которых заметнее других *Paspalum dilatatum* Poiret, множество других луговых трав, адвентивные и рудеральные виды. Проективное покрытие травяного яруса 40–70 %. Часто *Lonicera caprifolium* L., *Smilax excelsa* L., *Periploca graeca* L., *Clematis vitalba* L. объединяют ярусы, образуя местами сплошную стену. Здесь появляются *Anacamptis pyramidalis*, *A. morio* subsp. *caucasica*, офрисы, *Neotinea tridentata*, *Serapias orientalis* subsp. *feldwegiana*, *Spiranthes spiralis*, чаще, чем в лесу, встречается *O. purpurea* subsp. *caucasica*, изредка можно встретить *O. x wulffiana*.

Наиболее богаты видами орхидей вторичные местообитания, в частности, зарастающие лесом заброшенные плантации лавра благородного, фундука, косточковых и др. культур, где можно наблюдать пёстрый состав древесных и кустарниковых пород. Культурные растения постепенно вытесняются аборигенными лесообразующими видами,

сильно развиваются кустарники и лианы, но выпас скота препятствует их полному господству. Сомкнутость крон варьирует от 0,2 до 0,5, сомкнутость полога кустарникового яруса – от 10 до 40%. От 50 до 70% площади в таких местообитаниях – полянки, полностью занятые полидоминантной злаково-разнотравной луговой растительностью. Здесь встречены *Briza elatior* Sibth. et Smith., *Dactylis glomerata* L. s.l., *Poa* sp., *Setaria viridis* (L.) P.Beauv. s.l., *Avena fatua* L., др. злаки, *Psoralea bituminosa* L. subsp. *pontica* (A.Khokhr.) A.Zernov, *Lotus dorycnium* L. s.l., *Plantago lanceolata* L., *Bellis perennis* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Cichorium intybus* L., *Trifolium repens* L., *Prunella vulgaris* L., *Leontodon autumnalis* L., *Acinos arvensis* (Lam.) Dandy, и многие др. В таких местообитаниях можно на площади в несколько гектар встретить 14–18 видов орхидей.

В луговых высокоотравных фитоценозах из коротконожки, вейника и др. обычно орхидей нет. Если же травостой постоянно стравливается скотом, в нём появляются условия для произрастания некоторых светолюбивых видов орхидей. На злаково-разнотравных лугах в разных пропорциях встречены *Ajuga reptans*, *Glechoma hederacea*, *Galeobdolon luteum* Hudson, *Elytrigia* sp., *Dactylis glomerata*, *Digitaria* sp., *Melica* sp., *Plantago lanceolata*, *P. major*, *Taraxacum* sp., *Bellis perennis*, *Leucanthemum vulgare* Lam., *Cichorium intybus* L., *Trifolium repens* L., *T. pratense* L., *T. aureum* Pollich, *T. arvense* L., *Lotus corniculatus* L., *Prunella vulgaris* L., *Leontodon autumnalis* L., *Agrimonia eupatoria* L., *Acinos arvensis* и многие другие. Здесь наблюдали многочисленные популяции *Anacamptis pyramidalis*, *Serapias orientalis* subsp. *feldwegiana*, *Spiranthes spiralis*.

По некоторым приморским хребтам формируются более сухие фитоценозы, остатки широколиственных лесов, составленные преимущественно куртинами *Carpinus orientalis*, *Cotinus coggygria* Scop., часто с *Smilax excelsa* и *Periploca graeca*, или разреженными сосновыми посадками, на полянках среди злаков встречается *Dictamnus albus* subsp. *gymnostylis* (Steven) N. Winter. Здесь произрастают *Anacamptis pyramidalis*, *Neotinea tridentata*, *Ophrys mamosa* subsp. *caucasica*, *O. oestriфера*, *Orchis punctulata*, *O. militaris* subsp. *stevanii*.

В парковых насаждениях наблюдаются всевозможные сочетания хвойных и лиственных деревьев, кустарников, интродуцированных из разных частей света. Некоторые участки парков оказались пригодны для обитания орхидей. Так, в посадке лириодендрона тюльпаносного парка Дендрарий есть популяция *Ophrys apifera*, которая могла бы быть процветающей, если бы не ежегодное выкашивание. В городских условиях отмечено произрастание ещё нескольких видов орхидей: *Anacamptis pyramidalis*, *Cephalanthera damasonium*, *Dactylorhiza urvilleana*, *Epipactis helleborine*, *Platanthera bifolia*, *Serapias orientalis* subsp. *feldwegiana*, *Spiranthes spiralis* и др. (Аверьянова, 2017б, Солтани, 2015).

Итак, места произрастания орхидей в низкогорье Сочинского Причерноморья приурочены чаще всего к прогреваемым склонам, покрытым широколиственным или смешанным лесом либо к открытым вторичным сообществам, преимущественно с горно-лесными бурыми почвами, подверженными постоянному антропогенному прессу. Все виды орхидей можно условно разделить на три экологические группы – лесные, луговые и опушечные. Произрастают они практически во всех типах фитоценозов, характерных для низкогорий южного макросклона Главного Кавказского хребта, за исключением глубоких влажных ущелий. Особенно богаты орхидеями экотонные сообщества.



## Глава 6. Биология изученных видов

Биология отдельных видов показана на примере орхидей с подземными утолщёнными запасными органами, представленными тремя группами.

1. *Gymnadenia conopsea*–тип: вегетативный однолетник с утолщённой корневой частью тубероида и вытянутыми корневыми окончаниями по И. В. Татаренко (1996, 2015); другие авторы (Жмылёв и др., 2017) называют его – клубневой травянистый многолетник (замещающий двулетник), клубень которого – подземный стеблекорневой тубероид, генеративный побег безрозеточный моноциклический (летнезеленый поликарпик). Эту группу в нашей работе представляет *Dactylorhiza urvilleana*.

2. *Orchis mascula*–тип: вегетативный однолетник со сферическим стеблекорневым тубероидом на коротком столоне по И. В. Татаренко (1996, 2015); другие авторы (Жмылёв и др., 2017) называют его – клубневой травянистый многолетник (замещающий двулетник), клубень которого – подземный стеблекорневой тубероид, генеративный побег полурозеточный моноциклический (зимне–летнезеленый поликарпик). К этой группе относятся изученные нами *Anacamptis morio* subsp. *caucasica*, *A. pyramidalis*, *Ophrys apifera*, *O. oestrifera* и *Steveniella satyrioides*. Особенность местных особей заключается в зимне–летнезелёном цикле сезонного развития.

3. *Spiranthes sinensis*–тип: короткокорневищный, кистекорневой многолетник по И. В. Татаренко (1996, 2015); генеративный побег полурозеточный моноциклический. Эта группа в нашей работе представлена *Spiranthes spiralis*.

Все представленные в главе виды – поликарпики, криптофиты (геофиты) по К. Раункиеру (Raunkiaer, 1934), относятся к классу наземных травянистых поликарпических растений с ассимилирующими побегами несуккулентного типа, подклассу клубнеобразующих многолетников по И. Г. Серебрякову (1964), рестаивные многолетники по Г. М. Зозулину (1968), мезофиты (есть 2 гигромезофита) и мезотрофы, мезотермы. Преимущественно гелиофты, хотя нередки встречи в затенённых местообитаниях. Лишь *Dactylorhiza urvilleana* и *Steveniella satyrioides* в Сочинском Причерноморье встречаются только в тенистых лесах.

Представлены результаты комплексного изучения семи из 26 видов орхидей, произрастающих в низкогорной зоне Сочинского Причерноморья. Четыре из них – *Anacamptis pyramidalis*, *Ophrys oestrifera*, *Spiranthes spiralis* и *Steveniella satyrioides* –

встречаются довольно часто. При этом первые три вида образуют более-менее компактные скопления, тогда как ценопопуляции стевениеллы крайне разрежены, занимая большие площади. *Ophrys apifera* и *Anacamptis morio* subsp. *caucasica* встречаются очень редко, *Dactylorchiza urvilleana* занимает промежуточное положение. Выбранные для изучения ЦП оказались устойчивыми, полночленными и нормального типа, за исключением *Spiranthes spiralis*, в большинстве ценопопуляций которого отсутствуют молодые (ювенильные и имматурные) особи. Размер ценопопуляций, как правило, небольшой, от нескольких десятков до 3–5 сотен особей, лишь у *Spiranthes spiralis* наблюдали протяжённую и многочисленную ЦП (не менее 1000 особей). Распределение местонахождений неравномерное, определяется фитоценоотическими предпочтениями видов. Редкость *Anacamptis morio* subsp. *caucasica*, возможно, объясняется небольшими площадями открытых местообитаний.

Видовые очерки подробно раскрывают такие аспекты, как распространение, экология и фитоценология, морфология вегетативной и репродуктивной сферы, выделение оногенетических состояний, численность популяций и динамику онтогенетических спектров, сезонный цикл развития, размножение, семенная продуктивность и морфология семян, консортивные связи, угрозы существованию популяций и их охрана.

### **6.1. *Anacamptis morio* subsp. *caucasica* – Анакамптис кавказский**

**Распространение.** Ареал средиземноморско–малоазиатский. Подвид распространён в Средней Европе, Средиземноморье, Малой Азии, в Крыму и на Кавказе (Смольянинова, 1976; Delforge, 2006).

В России встречается в Краснодарском и Ставропольском краях, Адыгее, Дагестане, Кабардино–Балкарии, Карачаево–Черкессии, Сев. Осетии–Алании, Ингушетии и Чеченской республике (Вахрамеева и др., 2014). В Сочинском Причерноморье отмечался только в урочище Монастырь (Солодько, 1996; Тимухин, 2002).

В наших исследованиях выявлено 7 новых местонахождений вида в бассейнах рек Кудепста и Восточная Хоста, а также у пос. Прогресс и Калез. Шесть популяций малочисленные, насчитывают по 5–20 особей. Ещё одна – многочисленная, расположена в окрестностях пос. Рассвет Адлерского района, занимает площадь не более 300 м<sup>2</sup>. За 8 лет наблюдений площадь ценопопуляции сократилась примерно на 30% из-за зарастания края просеки под высоковольтной ЛЭП. Кроме того, подтверждено произрастание вида в

известном ранее местонахождении на горе Круглой в бассейне р. Мзымта (Рис. 2 Приложения IV).

**Экология и фитоценология.** *A. morio* subsp. *caucasica* – гелиофит, предпочитает хорошо освещённые местообитания. Единичные особи, встреченные под пологом светлого леса неподалёку от основного открытого местонахождения, имели угнетённый вид, тонкие длинные листья, длинный слабый цветонос и немногочисленные бледные цветки. Без видимого вреда для жизнедеятельности анакамитис кавказский переносит непродолжительные понижения температуры воздуха до  $-10...-15^{\circ}\text{C}$ , которые наблюдаются не ежегодно, и большей частью по ночам.

Обычные местообитания вида – опушки леса, заросли кустарников, обочины дорог, вырубки под высоковольтной ЛЭП, заброшенные сады, преимущественно вторичные биотопы. Вышеназванная многочисленная ценопопуляция (ЦП 1) расположена на обочинах лесной дороги и полянках вокруг вырубки у высоковольтной ЛЭП в разреженном широколиственном разнотравно-злаковом лесу. Экспозиция склона юго-восточная, уклон  $20-30^{\circ}$ , высота над уровнем моря около 156 м. Сомкнутость крон древесного яруса не более 0,2; сомкнутость полога кустарникового яруса и подроста – от 5 до 50%, общее проективное покрытие травяного яруса – 50–90%. В древесном ярусе встречены *Fagus orientalis*, *Carpinus caucasicum*, *C. orientalis* и др., эти же породы формируют низкорослый (результат объедания верхушек копытными) подрост. Кустарники – *Swida australis*, *Rosa canina*, *Rubus anatolicus* по той же причине остаются низкорослыми, часто перевиты *Smilax excelsa*. В травяном ярусе преобладают злаки, а также *Plantago lanceolata*, *Bellis perennis* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Cichorium intybus* L., *Trifolium repens* L., *Prunella vulgaris* L., *Leontodon autumnalis* L., *Acinos arvensis* (Lam.) Dandy и др. Постоянный выпас крупного рогатого скота и лошадей не даёт формироваться высокому травостою и густым кустарниковым зарослям. В этом же местообитании массово произрастает *Serapias orientalis* subsp. *feldwegiana*. Есть немногочисленные особи *Spiranthes spiralis*, в примыкающем лесу отмечены *Dactylorhiza urvilleana*, *Ophrys apifera*, *Orchis mascula*, *O. purpurea* subsp. *caucasica*, *Steveniella satyrioides*, а также многочисленные экземпляры *Platanthera bifolia* (Рис. 1 Приложения V).

#### **Морфология** (Рис. 2–11 Приложения V).

Генеративное растение в период цветения имеет два округлых тубероида, розетку удлинённых листьев и цветонос, несущий стеблевые листья и невысокое плотное соцветие. Более молодой тубероид располагается глубже старого благодаря небольшому столону. На части корневища над тубероидом расположено около десятка корней, в разных слоях почвы и направленных вниз, в стороны и вверх. Молодые особи, а также временно не цветущие

генеративные, имеют на поверхности почвы только розетку листьев (табл. 6.1.1).

Цветки крупные, с короткой цветоножкой, их окраска неравномерная, варьирует от белой до фиолетовой с розовыми переходами, с яркими округлыми пятнами на светлом участке посередине губы, отсутствующими или плохо выраженными у гипохромных форм. Прицветники широкие плёчатые, полупрозрачные, иногда с заметным пурпурным оттенком, длина нижних равна длине завязи, верхних – меньше. Длина цветоноса увеличивается по мере расцветания цветков снизу вверх, достигая максимального размера при формировании плодов.

Плоды – сухие коробочки, ориентированные вверх на стебле, расположены плотно друг к другу и к стеблю, при этом прицветники практически не видны. Форма плодов – цилиндрическая с округлым основанием и верхушкой, с гладкой поверхностью, рёбра почти не выражены. Растрескивание плодов при созревании начинается с верхней части плода, в то время, когда плоды и стебель уже полностью теряют зелёную окраску.

Выделение онтогенетических состояний в популяциях анакамптиса кавказского встретило определённые трудности. В литературных источниках не найдены описания онтогенетических состояний, составленных на основе многолетних наблюдений за полным онтогенезом особей. Ограниченные временные рамки наших исследований не позволили проследить весь онтогенез полностью в Сочинском Причерноморье, а редкость вида и его охраняемый статус не дали возможность изучить подземную часть особей с достаточной выборкой. В связи с этим выделение онтогенетических состояний основано на экстраполяции индикаторных признаков, выявленных для других видов орхидей (Вахрамеева, 2006; Вахрамеева, Денисова, 1980; Татаренко, 1996; Перебора, 2011; и др.). Вместе с тем, проведенные морфометрические исследования позволили с некоторой долей условности разграничить онтогенетические состояния по числу листьев и числу жилок максимального листа (табл. 6.1.1).

У ювенильных особей надземная часть представлена одним листом от 14 до 41 мм длиной и 3–12 мм шириной с 1–5 жилками. Подземная часть – один округлый тубероид диаметром 3–5 мм. Выяснено, что в наших условиях первый лист появляется у растения осенью, в течение зимы и начала весны идёт развитие и к концу зимы молодые особи уже имеют два листа и переходят в состояние имматурных. В связи с этим мы рекомендуем проводить учёт онтогенетических спектров этого вида на Черноморском побережье дважды – в ноябре и в апреле.

Имматурные особи имеют два листа и более крупные размеры. У виргинильных (взрослых вегетативных) особей число листьев от 3 до 6 с размерными характеристиками,

сходными с таковыми у зимних розеточных листьев генеративных особей. Такой же габитус имеют и временно нецветущие экземпляры (табл. 6.1.1).

Таблица 6.1.1.

Основные морфометрические характеристики разных онтогенетических состояний особей *A. morio* subsp. *caucasica*

№	Показатель	j	im	v	g
1	Число листьев	1	2	3 - 6	10,4 ± 0,4 (6; 15) / 19,4
2	Длина мах листа, мм	23,0 ± 4,8 (14,0; 41,0) / 55,0	42,2 ± 4,6 (17,0; 75,0) / 40,7	56,0 ± 2,98 (33,0; 106,0) / 24,65	68,4 ± 3,4 (31,0; 110,0) / 23,0
3	Ширина мах листа, мм	4,0 ± 0,9 (3,0; 12,0) / 18,0	4,1 ± 0,4 (2,0; 6,2) / 36,0	7,9 ± 0,30 (1,8; 12,0) / 16,12	11,2 ± 0,6 (8,2; 21,2) / 25,1
4	Число жилок мах листа	3,0 ± 0,56 (1; 5) / 8,0	4,0 ± 0,6 (3; 9) / 40,1	10,4 ± 0,67 (3; 19) / 27,92	16,1 ± 0,8 (11; 25) / 22,2
5	Число цветков	–	–	–	10,0 ± 0,6 (5; 15) / 27,3
6	Высота растений, мм	–	–	–	198,4 ± 10,6 (106,0; 309,0) / 25,2
7	Длина соцветия, мм	–	–	–	47,9 ± 3,5 (24,0; 82,0) / 34,4
8	Толщина стебля, мм	–	–	–	4,4 ± 0,2 (3,0; 6,5) / 17,3
9	Толщина оси соцветия, мм	–	–	–	2,6 ± 0,1 (1,4; 3,8) / 22,7

Примечание: в числителе – среднее значение признака ± ошибка среднего, минимум и максимум (мм), в знаменателе – коэффициент вариации (%); im – имматурные особи, v – взрослые вегетативные особи (виргинильные) и нецветущие генеративные, g – цветущие генеративные.

**Численность популяции и динамика онтогенетических спектров.**

Наблюдения за многочисленной ценопопуляцией (ЦП) проводили с 2012 по 2019 гг. В начале периода площадь популяции составляла около 300 м<sup>2</sup>. К концу наблюдения она сократилась не менее чем на 30% в результате зарастания опушек кустарниками и подростом. Численность достигала максимума в 2012 г. (1089 особей) и в 2014 г. (1080). Минимальные показатели отмечены в 2013, 2015 и в 2019 гг. (Рис. 6.1.1). Амплитуда колебаний – от 1089 до 219 особей. Максимальная плотность в разные годы в скоплениях колебалась от 15 до 107 экз./м<sup>2</sup>.

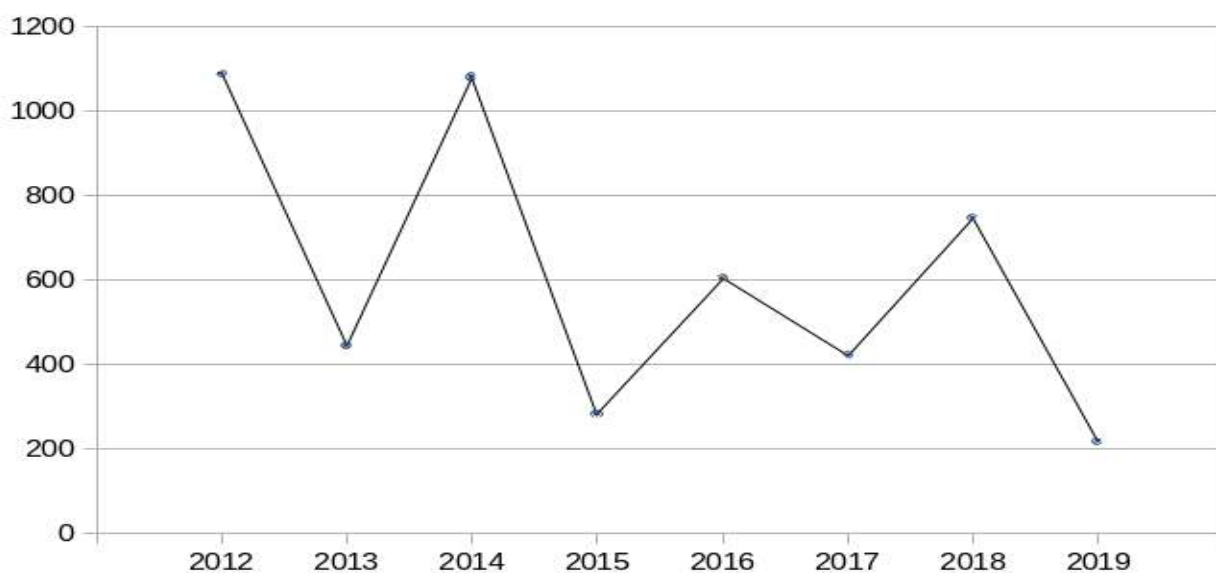


Рис. 6.1.1. Динамика численности особей *Anacamptis morio* subsp. *caucasica* в Сочинском Причерноморье за годы наблюдения.

Для *A. morio* subsp. *caucasica* характерен полный онтогенез по Жуковой (1995), тип А, подтип А2. Однако можно считать, что некоторая часть ценопопуляций, где отмечено вегетативное размножение генеративных особей, имеет черты типа В.

Подсчёт особей разных онтогенетических состояний проводили на 10 пробных площадках по 0,25 м<sup>2</sup>, заложенных случайно-регулярным способом. Результаты 8-летнего изучения онтогенетического спектра ЦП приведены на рис. 6.1.2. В ценопопуляции за все время наблюдения преобладали взрослые особи. Однако, в первые годы (2012-2014 гг.) максимум спектра приходился на группу взрослых вегетативных (виргинильных) особей. Доля генеративных растений в эти же годы плавно снижалась. А в 2015-2016 гг. максимум спектра приходился уже на генеративные растения, численность которых возросла, вероятно, благодаря переходу в генеративную фазу виргинильных и временно не цветущих генеративных растений. В 2017 г. их доля несколько снизилась, но в следующем году на них приходился абсолютный максимум за все время наблюдения. Поскольку цветочные почки закладываются за год до развития генеративного побега, можно заключить, что предшествующие массовому цветению годы были благоприятными для этого. В 2015 г. отмечено наибольшее число ювенильных особей за годы наблюдения. Их переход в следующее возрастное состояние в 2016 и 2017 годах вызвал подъем численности в группе имматурных, а затем и виргинильных растений, образуя так называемую «волну жизни» (Уранов, 1975). На основании динамики возрастных спектров можно заключить, что данная

ценопопуляция полночленная нормального типа по классификации Т. А. Работнова (1950) с периодическим возобновлением. Мы считаем ЦП полночленной при временном отсутствии ювенильных особей, т. к. по нашим наблюдениям присутствующая летом группа имматурных растений включает в себя часть особей, являвшихся ювенильными в начале вегетационного сезона, т. е. с осени предыдущего года. Очевидно, за 7 месяцев вегетации появившиеся в начале осени ювенильные особи успевают к лету следующего года перейти в имматурное состояние. В связи с этим, подсчёт особей разных онтогенетических состояний этого вида приходится проводить дважды – в ноябре и затем в апреле.

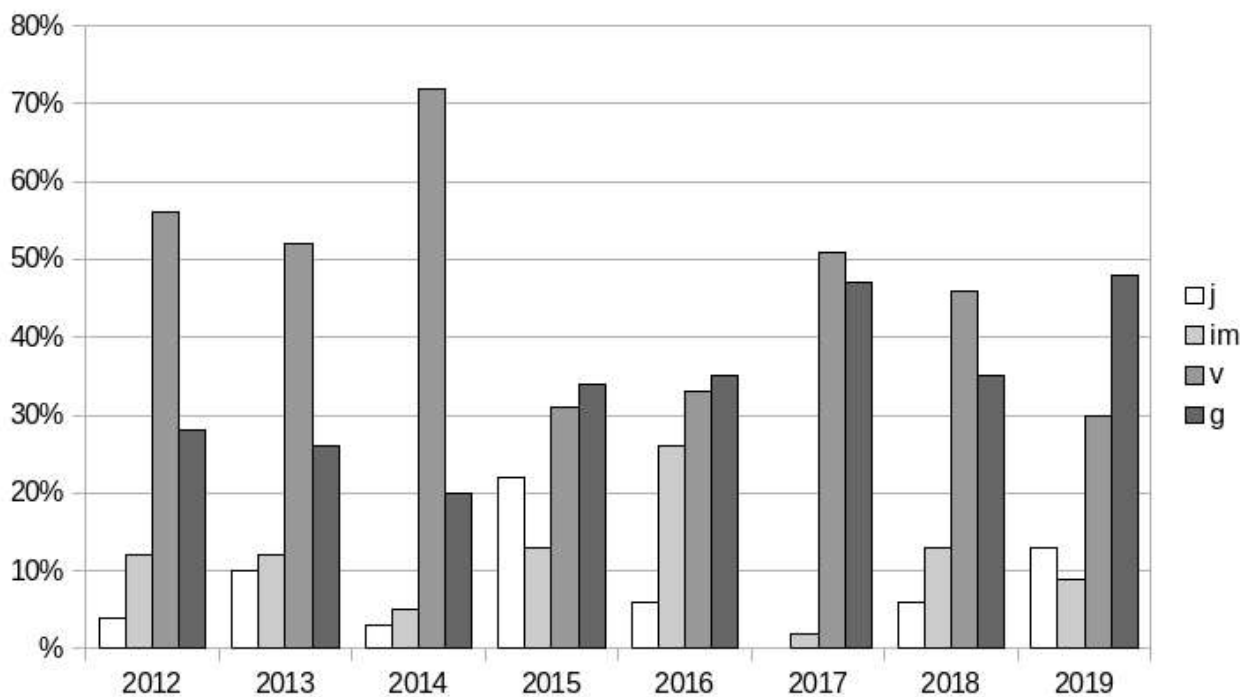


Рис. 6.1.2. Динамика онтогенетических спектров ценопопуляции *Anacamptis morio* subsp. *caucasica* в Сочинском Причерноморье за годы наблюдения.

Онтогенетические спектры малочисленных ЦП выглядели весной 2014 года следующим образом (число особей): 2v : 18g (10% v : 90% g); 2im : 3g (40% im : 60% g); 2im : 4v : 9g (13,3% im : 26,6% v : 60% g); 1im : 1v : 6g (12,5% im : 12,5% v : 75% g). Эти ценопопуляции были неполночленными с преобладанием генеративных особей.

Онтогенетические спектры популяций изучаемого таксона в Абинском, Туапсинском, Геленджикском и Новороссийском районах по данным Е. А. Переборы (2011) также отличаются преобладанием генеративных особей – всегда более 60%, чаще от 70 до 82,4%. Таким образом, эти спектры были аналогичны тем, что мы наблюдали в наших малочисленных фрагментах ЦП, а также был отмечен небольшой процент ювенильных

особей, которые в наших исследованиях в конце весны–начале лета не выявляются. Малочисленная неполноценная ценопопуляция с похожим спектром описана также И. Н. Тимухиным (2007) в окрестностях с. Монастырь Адлерского района г. Сочи: 4 v и 6 g особей (40% v и 60% g).

**Сезонный цикл развития.** *A. morio* subsp. *caucasica* имеет побеги зимне-летне-зелёные с осенним периодом покоя по И. В. Борисовой (1972). По нашим наблюдениям, в районе исследований их можно отнести к осенне-зимне-позднелетне-весенним с летним периодом покоя. Выход из периода покоя – появление розетки листьев – происходит во влажные годы в конце августа, при недостаточном увлажнении почвы эта дата может отодвигаться до начала октября. В марте появляется цветоносная стрелка. Начало цветения в разные годы приходится на конец марта – первую декаду апреля. Самая ранняя дата, когда отмечены первые цветки – 24 марта. Последние цветки можно встретить в середине мая. По наблюдениям за маркированными особями ежегодное цветение у одного растения происходит на протяжении не менее 5–7 лет. Это свидетельствует о благоприятности условий произрастания вида на исследуемой территории.

Уже к началу июня из коробочек высыпаются почти все семена. Одновременно надземная часть растения отмирает. У особей других онтогенетических состояний отмирание надземной части происходит позже на 1–2 недели. Период покоя захватывает большую часть лета и начало осени. Итак, длительность вегетации составляет около 9 месяцев, период вегетации до цветения – около 7 месяцев, период летнего относительного покоя – 2,5–3 мес.

По наблюдениям Е. А. Переборы (2005), анакамптис кавказский (под названием *Orchis picta*) на полуострове Утриш, в окрестностях бухты Инал и станицы Эриванской имеет несколько иной ритм сезонного развития. Появление розетки листьев наблюдали в январе-феврале, зацветание – в конце апреля-начале мая. Диссеминация заканчивается в августе. Таким образом, все фенофазы сдвинуты по времени, что очевидно является следствием более холодных и сухих условий произрастания.

**Размножение.** *Anacamptis morio* subsp. *caucasica* – облигатно аллогамный вид. В Крыму опыляется медоносной пчелой *Apis mellifera* L., несколькими видами шмелей и другими Нуменоптера (Иванов и др., 2009). Мы наблюдали в Сочинском Причерноморье *Apis mellifera* L., *Bombus pascuorum* (Scop.), *Bombus* sp., активно фуражирующих на цветках



*Anacamptis morio* subsp. *caucasica* (Аверьянова, 2016б). По литературным данным вид привлекает опылителей обманной аттракцией (Красная книга Республики Крым, 2015). Об отсутствии нектара сообщают и авторы из Средней Европы (Claessens, Kleunen, 2011 и др.), хотя эти сведения касаются другого подвида. У анакамптиса кавказского недостатка в опылителях не ощущается, поскольку показатель плодообразования вида на исследованной территории приближается к 100 %. Очень редко встречаются цветоносы, у которых самые верхние цветки не образовали полноценные плоды с семенами. Такое эффективное плодообразование обычно характерно для самоопыляющихся видов. Опыт по изоляции соцветий от насекомых-опылителей, проведенный нами в природных условиях, показал предположительно отсутствие способности к самоопылению у анакамптиса кавказского. В опыте участвовало 15 генеративных побегов многочисленной ценопопуляции. В фазе бутонизации перед раскрытием нижнего цветка на цветонос вместе со штырьком-опорой надевали специальный колпачок из тонкого нейлонового материала с целью предотвратить посещение цветков насекомыми. Колпачок фиксировали ниткой в нижней части, добиваясь изоляции пространства вокруг цветков. Спустя 20 дней при очередном посещении местообитания колпачки были сняты. К сожалению, за это время из 15 растений 4 были растоптаны, одно полегло и цветки сгнили, с 3-х колпачки были содраны-скусаны вместе с цветоносами, возможно, мелкими псовыми хищниками. 7 сохранившихся экземпляров плодов не образовали. Полученный результат позволил сделать предварительный вывод об отсутствии способности вида к самоопылению.

Вегетативное размножение присутствует, хотя имеет несравнимо меньшее значение в поддержании численности популяций, чем семенное. Так, в двух малочисленных популяциях отмечено появление дочерних розеток около маркированных генеративных особей. Дочерние розетки были расположены вплотную к материнским и почти не отличались от последних по размерам и числу жилок листа. Однако дочерние особи не цвели в год появления. Возможно, заложение двух почек возобновления, вместо одной связано с повреждением подземной части или точки роста особи (грызунами, слизнями, личинками жуков, гусеницами совок, медведками, нематодами и пр.).

**Изучение семенной продуктивности.** Среднее число плодов, образованных на одной особи, составило  $12,63 \pm 0,32$ , при среднем числе цветков  $13,50 \pm 0,29$ . Процент плодообразования – 93,5%. Размер семенной коробочки в среднем  $14,70 \pm 0,24$  мм. Число семян в одной коробочке в среднем  $9838,53 \pm 418,92$  (min 6405, max 15148). Число семян в одной коробочке, в зависимости от расположения её на соцветии, показано в таблице 6.1.2.

Таблица 6.1.2.

Число семян *Anacamptis morio* subsp. *caucasica* в одном плоде на разных участках соцветия.

Местоположение плода	n	min	max	x	$\sigma$	m	V (%)
Верхняя часть соцветия	10	6405	10014	7181,70	1194,67	377,79	14,97
Средняя часть соцветия	10	8021	12033	10124,0	1189,75	376,23	11,75
Нижняя часть соцветия	10	9973	15148	12011,90	1554,50	491,57	12,94

Примечание: n – число плодов; x – среднее значение признака;  $\sigma$  – среднеквадратическое отклонение; m – ошибка среднего; V – коэффициент вариации.

Беззародышевых семян от 25,3 до 42,7% в разных популяциях в разные годы. Условно-потенциальная семенная продуктивность (УПСП) может достигать 132820,16, условно-реальная семенная продуктивность (УРСП) – 124260,63, тогда как реальная семенная продуктивность (РСП) оказалась 92822,69.

В работе В. Н. Назарова (1995) число семян в плоде *A. morio* subsp. *caucasica* в популяциях Крыма почти в два раза меньше (5051,9), чем в наших исследованиях. Отсюда и показатель РСП генеративного побега в Крыму значительно ниже (33848), чем в популяциях Сочинского Причерноморья. Возможно, это можно объяснить более благоприятными, в частности, по увлажнению, условиями произрастания вида в районе Большого Сочи.

**Морфология семян.** Семена можно отнести к Orchis-типу по классификации Дресслера (Dressler, 1993). Цвет семян светло-коричневый. Форма семян булавовидная, с более широкой халазальной частью (Рис. 12 Приложения V). При наблюдении в световой микроскоп клетки оболочки семени удлинённые, почти прямоугольной формы, в медиальной части семени, становятся уже и короче в микропилярной и практически изодиаметрические многоугольные в халазальной части. Число клеток вдоль оболочки – 4–5, столько же их видно и поперёк семени. Межклеточный бордюр гладкий, межклетники отсутствуют. Поверхность клеток имеет отчётливый скульптурный рисунок из косых или почти горизонтальных штрихов. На выступах межклеточного бордюра наложение штрихов двух клеток даёт сетчатый рисунок. Зародыш относительно крупный, имеет шарообразную форму, слегка просвечивает, выглядит состоящим из нескольких крупных шарообразных клеток. Почти всегда можно наблюдать остатки суспензора в виде выступа зародыша, направленного в сторону микропиле. Средние размеры семян из разных популяций –  $582,09 \pm 9,06 \times 143,94 \pm 2,62$  мкм, размеры зародышей –  $158,06 \pm 2,10 \times 102,22 \pm 1,69$  мкм. Индекс семени в среднем  $4,19 \pm 0,12$ , индекс зародыша –  $1,57 \pm 0,03$ . Объём семени в среднем

составил  $3,19 \pm 0,1 \text{ мм}^3 \times 10^{-3}$ , объём зародыша –  $0,90 \pm 0,005 \text{ мм}^3 \times 10^{-3}$ , объём свободного воздушного пространства внутри семени –  $70,70 \pm 1,15\%$ . Указанный показатель объёма воздушного пространства внутри семени не самый большой по сравнению с другими видами орхидей региона. Это характерно для видов открытых местообитаний.

**Консортивные связи.** Кроме насекомых-опылителей как консорты отмечены голые слизни, поедающие листья.

**Угрозы и охрана.** *A. morio* subsp. *caucasica*, как и другие виды орхидных, внесён в приложение II Конвенции о международной торговле СИТЕС (2006). В Краснодарском крае охраняется в Тебердинском и Северо–Осетинском заповедниках, в Сочинском национальном парке и государственном природном заказнике федерального значения «Цимлянский» (Красная книга Краснодарского края, 2017). Природные территории Сочинского Причерноморья почти все входят в состав Сочинского национального парка, где преимущественно представлены лесами. Однако вокруг посёлков, дорог, объектов инфраструктуры города-курорта Сочи существуют зоны незатенённых местообитаний, где как раз и располагаются популяции многих светолюбивых видов орхидей. И именно здесь они находятся под угрозой уничтожения при хозяйственной деятельности. Часть местообитания у пос. Рассвет была уничтожена при замене высоковольтной опоры ЛЭП. Другая часть этой же популяции исчезла при разработке новых участков дачного посёлка, а в результате зарастания окраины просеки высоковольтной ЛЭП площадь её сократилась ещё на треть. Три малочисленные популяции расположены в непосредственной близости от дорог и могут быть разрушены при дорожных работах. Лишь одно местообитание, которое находится на заброшенной плантации пробкового дуба, попадает на участок с режимом заказника Сочинского НП. Но и оно подвержено прессу рекреации и выпаса скота. Таким образом, подвид на территории Сочинского Причерноморья находится под прямой угрозой уничтожения.

Для охраны такого редкого для Сочинского Причерноморья вида необходимо принять меры по пресечению торговли букетами в городе, замусоривания участков земли вдоль шоссе, соединяющих городские кварталы с сельскими поселениями, чрезмерного выпаса и вытаптывания участков массового произрастания этого и других охраняемых видов растений. *A. morio* subsp. *caucasica* входит в список орхидей, представленных на планируемых ООПТ регионального значения. Утверждение этих ООПТ послужит сохранению популяций многих видов, в настоящее время находящихся в угрожаемом состоянии.

## 6.2. *Anacamptis pyramidalis* – Анакамптис пирамидальный

**Распространение.** *Anacamptis pyramidalis* имеет ареал европейско-древне-средиземноморский, в России встречается в Крыму и на Кавказе (Вахрамеева и др., 2014). Подтверждено произрастание вида в бассейнах рек Мацеста, Агура, в Якорной щели, в окр. пос. Хоста, Лазаревское. В наших исследованиях окрестностей Большого Сочи встречены новые многочисленные популяции вокруг пос. Хлебороб, Илларионовка, Красная Воля, Абазинка, Краево-Греческое, на горах Круглой, Вардане, Малый Ахун, Большой Ахун, а также небольшие ЦП в окр. пос. Воронцовка и в Мамедовом ущелье (Рис. 2 Приложения III). В прошлом по свидетельствам местных жителей вид отмечался на горе Бытха, в парке санатория «Металлург», на мысе Видном, но нами в последние три года в этих местообитаниях *A. pyramidalis* не встречен. Отмечены в полевых выездах несколько местонахождений также в Туапсинском, Геленджикском, Новороссийском и Анапском районах. Можно утверждать, что вид распространён практически по всему Черноморскому побережью Кавказа в российских границах, и далее на северо-запад ареал его почти смыкается с крымскими территориями, однако отдельные ценопопуляции иногда значительно отстоят друг от друга (Приложение IV, рис. 3).

**Экология и фитоценология.** Анакамптис пирамидальный явно имеет более сильные конкурентные способности, чем другие орхидеи открытых местообитаний низкогорий Сочинского Причерноморья. Он выдерживает условия густого травостоя, где уже не могут произрастать такие луговые виды, как *Ophrys oestriifera*, *Serapias orientalis* subsp. *feldwegiana*, *Spiranthes spiralis*, *A. morio* subsp. *caucasica*. В отличие от анакамптиса кавказского этот вид чаще встречается и в светлом лесу, и среди зарослей кустарников. Таким образом, его экологическая валентность, в частности, по освещению, несколько шире. Факультативный гелиофит, предпочитает хорошо освещённые местообитания. Мезофит. Мезотерм. Выдерживает непродолжительные понижения температуры воздуха до  $-10...-15^{\circ}\text{C}$ , которые наблюдаются не ежегодно.

Ценопопуляции вида приурочены в основном к экотонным местообитаниям. Как правило, это довольно сухие склоны восточной, южной или западной экспозиции, покрытые редколесьем с кустарником, перемежающимся полянками, опушки леса с зарослями сассапарилля и ежевики, заброшенные плантации лавра благородного, фундука и др. культур, изредка обочины дорог. Большинство местообитаний в окрестностях Сочи – вторичного характера, в густом колхидском лесу этот вид не встречается.

Изучены следующие ценопопуляции анакамптиса пирамидального: ЦП 1 расположена на краю обрыва к заброшенному известковому карьере в окрестностях пос. Виноградники

Адлерского района; ЦП 2 – в заброшенном саду в окрестностях пос. Хлебороб; ЦП 3 – на полянах и бывшей плантации фундука в окрестностях Навалишинского каньона; ЦП 4 – в светлом лесу в окрестностях пос. Илларионовка.

ЦП 1 расположена на участке всего около 30 м<sup>2</sup>. Экспозиция северо-западная, высота над уровнем моря 198 м. Фитоценоз представлен взрослыми *Carpinus caucasicum* с подростом, единичными экземплярами сассапарилля, ежевики и коротконожки лесной. Местообитание хорошо освещено за счёт расположения на краю обрыва. На смежных участках произрастают *O. purpurea* subsp. *caucasica*, *Ophrys apifera*, *Platanthera bifolia*, *Limodorum abortivum* и др. орхидеи.

Местообитание ЦП 2 – заброшенный сад семечковых культур и остатки плантаций лавра благородного и дуба пробкового, площадью около 3 га. Высота над ур. моря около 370 м. Пологий склон западной экспозиции, примыкающий к шоссе Хоста-Калиновое Озеро. Смежные с шоссе поляны сильно замусорены. Сообщество составляют культивируемые в прошлом *Quercus suber* L., *Laurus nobilis* L., *Malus domestica* Borkh., а также *Carpinus caucasicus*, *Alnus glutinosa* (L.) Gaertner, *Cornus mas* L., *Swida australis* (C.A. Mey) Pojark. ex Grossh. и др. Сомкнутость крон – 0,2–0,4. Кустарниковый ярус представлен преимущественно *Rubus anatolicus* (Focke) Focke ex Hausskn., *Cornus mas*, *Swida australis* (C.A. Mey) Pojark. ex Grossh. и кустовой формой *Smilax excelsa* L., сомкнутость полога от 20 до 40%. В травяном ярусе преобладают *Paspalum dilatatum* Poiret, *Ajuga reptans* L., *Leontodon autumnalis* L., *Viola odorata* L., *Fragaria vesca* L., *Plantago lanceolata*, *Anagallis arvensis* L., проективное покрытие – 100% на полянках и 60–80% среди деревьев. Здесь же найдены орхидеи: *A. morio* subsp. *caucasica*, *Neotinea tridentata*, *Orchis mascula*, *O. purpurea* subsp. *caucasica*, *Ophrys oestriifera*, *Serapias orientalis* subsp. *feldwegiana* и другие.

ЦП 3 расположена на опушке леса и лугу на северо-восточном склоне; высота над ур. моря около 360 м. Площадь не менее 7 га. Лес составляют в основном *Carpinus caucasicum* в присутствии *Fagus orientalis*, *Carpinus orientalis* и др. На лугу преобладают злаки с примесью *Bellis perennis* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Prunella vulgaris* L. и др., проективное покрытие 100%. В том же местонахождении встречены орхидеи – *A. morio* subsp. *caucasica*, *Ophrys apifera*, *O. oestriifera*, *Serapias orientalis* subsp. *feldwegiana* (Рис. 1 Приложения V).

Местообитание ЦП 4 – светлый буково-грабовый лес с примесью *Acer cappadocicum* Gleditsch. на склоне западной экспозиции на высоте около 370 м над ур. моря с сомкнутостью крон 0,7, площадь 14 м<sup>2</sup>. В кустарниковом ярусе – 2 небольшие куртины *Rosa canina* L., *Swida australis*, *Euonymus europaea* L., перевитые *Smilax excelsa* L., *Periploca graeca* L., сомкнутость полога 20%, травяной ярус представлен *Helleborus caucasicus* A.Br., *Dentaria*

*quinquefolia* M. Bieb., *Arum orientale* M. Bieb., *Cyclamen coum* Miller subsp. *coum*, *Brachypodium sylvaticum* (Hudson) P.Beauv., *Trachystemon orientalis* (L.) G.Don fil., *Geranium robertianum* L. с проективным покрытием 30%. Здесь же произрастают орхидеи: *Cephalanthera rubra*, *Ophrys oestriфера*, *Orchis mascula*, *O. purpurea* subsp. *caucasica*.

**Морфология** (Рис. 1–10 Приложения VI). Генеративные особи в период цветения имеют розетку листьев, сформировавшихся в зимний период, большая часть из которых уже отмирает, и высокий стройный цветонос со стеблевыми листьями. Обычно 2–3 листа внизу стебля имеют крупные размеры, больше розеточных; листья, расположенные выше, – прицветниковидные. Соцветие плотное короткое пирамидальной формы в начале цветения и заметно более длинное и рыхлое при растущих плодах. Цветки многочисленные с длинным шпорцем и двумя особыми выростами губы, служащими направляющими для насекомых-опылителей. Прицветные листья плёнчатые, узкие, равны по длине завязи.

Плоды – сухие коробочки, плотно сидящие на стебле. Форма плодов коротко цилиндрическая, закруглённая у основания и на верхушке; длина плода  $9,66 \pm 0,29$ , у особей с мелкими цветками плоды мельче.

Подземная часть представлена двумя округлыми тубероидами на коротких столонах и десятком шнуровидных корней, направленных в грунте в стороны, вверх и преимущественно вниз.

Таблица 6.2.1

Основные морфометрические характеристики генеративных особей *A. pyramidalis* в трёх ценопопуляциях в Сочинском Причерноморье.

Показатель	ЦП 2	ЦП 3	ЦП 4
Общее число листьев	$13,54 \pm 0,19$ (9; 18)	$13,27 \pm 0,17$ (7; 17)	$13,45 \pm 0,14$ (9; 17)
Длина тах листа (мм)	$185,69 \pm 0,14$ (144; 221)	$134,82 \pm 0,23$ (87; 198)	$129,29 \pm 0,2$ (89; 202)
Ширина тах листа (мм)	$14,87 \pm 0,27$ (10,1; 24)	$9,64 \pm 0,21$ (5,9; 13,2)	$9,46 \pm 0,21$ (5,8; 12,4)
Число жилок листа	$24,08 \pm 0,18$ (17; 31)	$20,95 \pm 0,18$ (15; 29)	$20,76 \pm 0,15$ (17; 29)
Высота растения (мм)	$782,85 \pm 0,17$ (448; 1012)	$718,91 \pm 0,2$ (467; 1009)	$686,66 \pm 0,17$ (459; 990)
Длина соцветия (мм)	$79,96 \pm 0,32$ (53; 131)	$69,48 \pm 0,44$ (25; 143)	$62,16 \pm 0,3$ (26; 91)
Число цветков	$70,15 \pm 0,36$ (49; 124)	$67,23 \pm 0,44$ (32; 145)	$60,21 \pm 0,38$ (32; 112)
Толщина стебля (мм)	$6,65 \pm 0,23$ (4,6; 9,8)	$5,13 \pm 0,43$ (2,8; 11,5)	$4,79 \pm 0,39$ (2,7; 10,5)
Толщ. оси соцветия (мм)	$2,41 \pm 0,18$ (2,0; 3,3)	$1,91 \pm 0,42$ (0,8; 3,7)	$1,85 \pm 0,37$ (0,9; 3,2)

Примечание: цифрами показаны среднее значение признака  $\pm$  ошибка среднего, в скобках – минимум и максимум (мм).

В ходе морфометрических исследований отмечено, что размеры растений варьируют в широких пределах, особенно длина листьев, высота стебля и число цветков. Проведено

сравнение морфометрических показателей генеративных особей трёх ценопопуляций (табл. 6.2.1). В каждой из изученных ценопопуляций вариабельность значений признаков у особей внутри популяции была больше, чем при сравнении средних значений этих признаков между ценопопуляциями. Отмечено, что низкорослые экземпляры встречаются преимущественно в условиях пресса чрезмерного выпаса домашних травоядных животных (ЦП 2), здесь же встречены и самые высокие экземпляры – более метра в высоту. Разброс по высоте растений меньше в светлом лесу (ЦП 4).

При выделении индикаторных признаков онтогенетических состояний особей за основу были взяты данные Е. А. Переборы (2011) с учётом специфических отличий местных ценопопуляций (табл. 6.2.2). Отличия признаков изученных ЦП заключаются в больших размерных характеристиках, а также в большем числе листьев. Последнее обстоятельство легко объяснить уровнем увлажнённости местообитаний. В Сочинском Причерноморье почвы в начале лета чаще более влажные, чем в бухте Инал и окрестностях пос. Дюрсо (где проводила исследования Елена Александровна Перебора). Вследствие этого весеннее отмирание розеточных листьев, вероятно, происходит на западе Российского Причерноморья раньше. Возможно, из-за этого при обследовании в период цветения число листьев там оказывается занижено (Перебора, 2011).

Таблица 6.2.2

Основные морфометрические характеристики особей *A. pyramidalis* разных онтогенетических состояний в Сочинском Причерноморье.

Показатель	j	im	v	g
Общее число листьев	1,85 ± 0,2 (1; 2)	2,82 ± 0,14 (2; 3)	3,71 ± 0,32 (2; 7)	13,41 ± 0,17 (7; 18)
Длина тах листа, мм	81,7 ± 0,24 (49; 120)	102,64 ± 0,28 (68; 162)	124,18 ± 0,17 (89; 156)	149,48 ± 0,25 (87; 221)
Ширина тах листа, мм	5,42 ± 0,19 (3,8; 7,0)	6,64 ± 0,14 (5,4; 8,3)	11,08 ± 0,2 (7,5; 16,0)	11,27 ± 0,33 (5,8; 24)
Число жилок листа	4,5 ± 0,35 (1; 7)	6,23 ± 0,22 (5; 9)	18,74 ± 0,13 (15; 23)	21,9 ± 0,18 (15; 31)
Высота растения, мм	–	–	–	729,39 ± 0,19 (448; 1012)
Длина соцветия, мм	–	–	–	70,56 ± 0,38 (25; 143)
Число цветков	–	–	–	65,97 ± 0,4 (32; 145)
Толщина стебля, мм	–	–	–	5,51 ± 0,37 (2,7; 11,5)
Толщ. оси соцветия, мм	–	–	–	2,04 ± 0,34 (0,8; 3,7)

Примечание: цифрами показаны среднее значение признака ± ошибка среднего, в скобках - минимум и максимум (мм); j – ювенильные особи, im – имматурные, v – вегетативные (виргинильные), а также временно нецветущие генеративные, g – цветущие генеративные.



Ювенильные растения имеют один лист, часто в его пазухе виден формирующийся второй, длина листьев от 49 до 120 мм при ширине 3,8–7 мм и числе жилок от 1 до 7. Имматурные особи имеют два листа, второй лист обычно длиннее первого, но первый шире. В середине формирующейся розетки виден третий лист. Число жилок 7–9, реже 5. В разряд виргинильных (вегетативных) попадают молодые сформировавшиеся особи, имеющие порой больше розеточных листьев, чем цветущие, с обычными для вида размерами и числом жилок 15–23. Сюда же относятся временно нецветущие генеративные особи, отличить которые от молодых невозможно (табл. 6.2.2). Число листьев цветущих растений в таблице указано общее, в сумме это розеточные, длинные стеблевые и верхние стеблевые прицветниковидные.

Интересно, что цветки могут быть окрашены в самые разнообразные оттенки розового цвета. Цветки в популяции горы Малый Ахун отличаются в основном светлыми тонами, а на горе Вардане почти все особи имеют очень интенсивно окрашенные цветки. В окр. пос. Красная Воля встречаются все вариации. Белоцветковая форма встречена несколько раз в популяции окрестностей с. Хлебороб. Варьирует и форма цветка, особенно ширина лопастей губы. Замечено, что чем меньше цветков в соцветии, тем шире лопасти губы и тем крупнее сам цветок. Вероятно, при развитии небольшого числа цветков, между ними равномерно распределяются те ресурсы, которые были «предназначены» для обеспечения успешного цветения. Крупные цветки обеспечивают не меньшую заметность для опылителей, чем соцветие из большего числа мелких цветков.

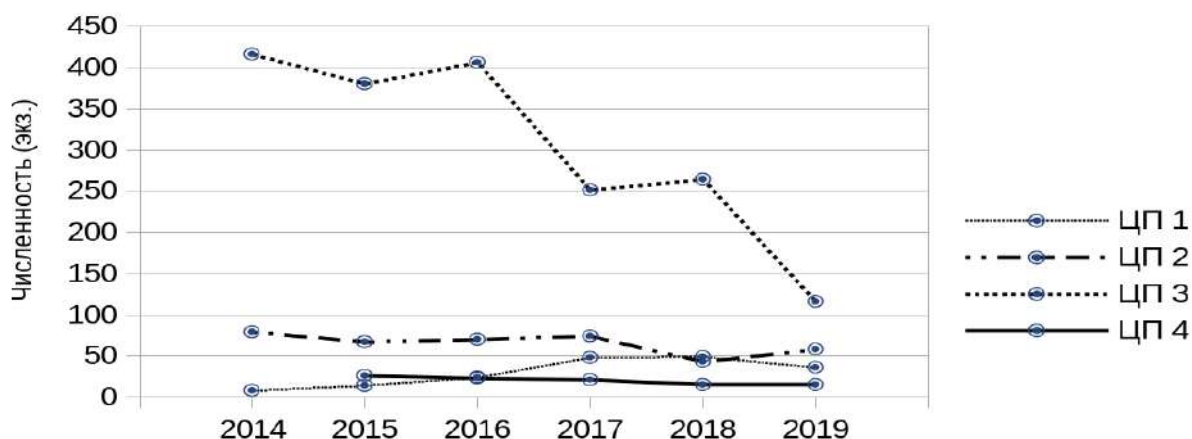


Рис. 6.2.1. Динамика численности особей *Anacamptis pyramidalis* в четырёх ЦП Сочинского Причерноморья за годы наблюдения.

**Численность популяций и динамика онтогенетических спектров.** По нашим наблюдениям с 2014 по 2019 годы численность вида более-менее стабильна во всех неповреждённых местообитаниях, но может колебаться по годам, что связано, как правило, с продолжительностью летней засухи. В многочисленных ЦП плотность в скоплениях может



достигать 5–15 особей на кв. м.

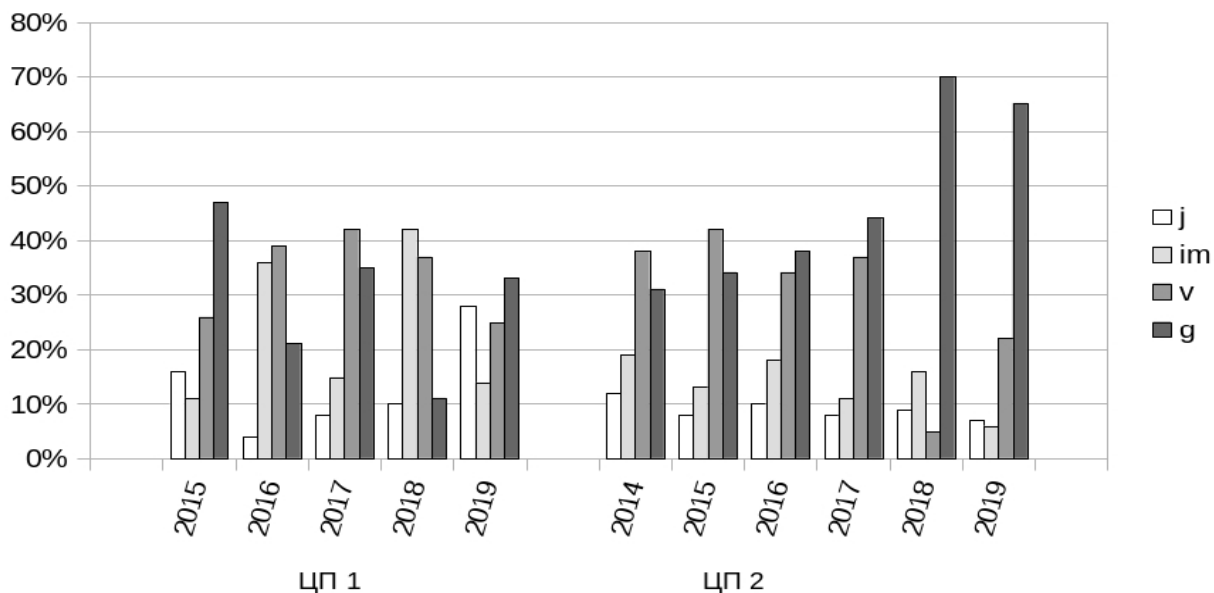


Рис. 6.2.2. Динамика онтогенетических спектров ценопопуляций 1 и 2 *Anacamptis pyramidalis* в Сочинском Причерноморье за годы наблюдений.

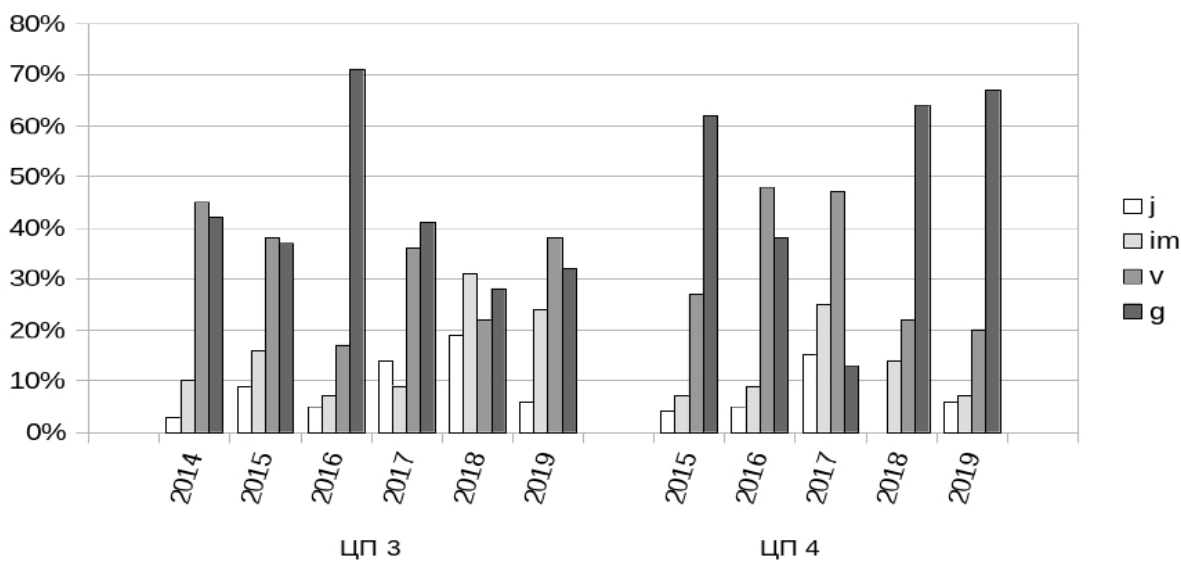


Рис. 6.2.3. Динамика онтогенетических спектров ценопопуляций 3 и 4 *Anacamptis pyramidalis* в Сочинском Причерноморье за годы наблюдений.

На рис. 6.2.1. показаны колебания численности особей по годам в отдельных ценопопуляциях *Anacamptis pyramidalis*. На рисунке видны колебания численности в разных ценопопуляциях, в трёх из них колебания невелики. В многочисленной ЦП 3 снижение численности в последние годы наблюдается из-за усиления выпаса коз и лошадей.

Для *A. pyramidalis* характерен полный онтогенез по Жуковой (1995), тип А, подтип А2.

Подсчёт особей разных онтогенетических состояний ЦП 1 и ЦП 4 проводили на всей площади ценопопуляции, а в ЦП 2 и ЦП 3 – на 10 пробных площадках по 0,25 м<sup>2</sup>, заложенных случайным способом.

Изучаемые популяции нормального типа, полночленные, только в 2018 г. в ЦП 4 наблюдалось временное отсутствие ювенильных растений. Онтогенетические спектры их одновершинные, правосторонние, с максимумами на группах вегетативных или генеративных особей и небольшим процентом ювенильных (рис. 6.2.2 и 6.2.3). Для четырёх ЦП прослежена динамика онтогенетического спектра на протяжении пяти-шести лет.

При сравнении с онтогенетическими спектрами вида на Северном Кавказе выявляется разница в расположении максимума. В популяциях анакамптиса пирамидального по данным Е. А. Переборы (2011) максимум представлен только генеративными особями. Напротив, в Сочинском Причерноморье нередко максимум имеют вегетативные особи. В каждой изучаемой ЦП такие спектры наблюдали по 2–3 раза. В 2018 году в ЦП 1 и 3 максимально было число имматурных особей. А в ЦП 2 и 4 в 2018 и 2019 годах преобладали генеративные особи. Изменение спектров по годам в разных ЦП происходит неодновременно.

**Сезонный цикл развития.** Сезонное развитие включает в себя стадию летне–осеннего подземного существования. Отрастание новой розетки листьев в октябре (либо в ноябре – если осень очень сухая), постепенное добавление листьев розетки и увеличение их размера в зимний период, при наступлении теплой погоды в марте интенсивность роста увеличивается. В начале–середине мая появляются цветочные стрелки, первые цветки отмечены с середины мая по начало июня в разных местообитаниях, в этот период начинается отмирание нижних розеточных листьев. Во время цветения основная роль ассимилирующего аппарата переходит от розеточных листьев, которые к тому времени постепенно засыхают, да и сильно затенены поднявшимся травостоем, к длинным стеблевым листьям, сформировавшимся весной. Высота цветоноса увеличивается в процессе цветения, достигая максимума при полностью сформированных плодах. Цветение разных особей продолжается до конца июня, тогда же можно встретить первые зрелые плоды с трещинами, начинается диссеминация. Полное отмирание надземной части обычно происходит в начале–середине июля, в августе практически ни одной особи обнаружить не удаётся. Таким образом, период вегетации продолжается до 9,5 месяцев, летний же период подземного существования – 2,5–3 месяца.

По наблюдениям В. Черновола (2010) сроки цветения анакамптиса в Туапсинском районе представлены двумя временными отрезками с трёхнедельным перерывом, причём первыми в мае цветут особи с розовой окраской цветков, а затем в середине июня – более

ярко окрашенные. Возможно, формируются разные расы вида, что требует проверки. Обе эти цветковые формы, а также формы со всевозможными переходными оттенками, в окрестностях Большого Сочи цветут практически в одно время (Аверьянова, 2018б).

**Размножение.** Для *A. pyramidalis* характерно преимущественно семенное размножение. Из литературных источников известно, что опылителями анакамптиса пирамидального являются более 54 видов насекомых, подавляющее большинство которых – Lepidoptera (Claessens, Kleynen, 2011). В районе исследований в качестве посетителей нами отмечены *Amata phegea* L., голубянки, толстоголовки и др. Цветки не содержат нектара. Привлечение опылителей – обманная аттракция, основанная на визуальном сходстве с нектароносными видами. Предполагаемый нами модельный вид – дербенник иволистный *Lythrum salicaria* L., зацветающий в тех же местообитаниях на несколько дней раньше анакамптиса и сходный с последним по габитусу и цвету. Вегетативное размножение в исследуемых популяциях не отмечено.

**Изучение семенной продуктивности.** Процент образования плодов варьирует от 5 до 50, среднее число плодов у одной особи –  $17,3 \pm 0,8$  (от 2 до 49) при среднем числе цветков  $60,2 \pm 2,2$ . Длина плодов в среднем  $9,66 \pm 0,06$  мм. Плоды, образованные из цветков, расположенных в нижней части соцветия, обычно незначительно крупнее верхних. Среднее число семян в плодах  $5064,07 \pm 413,84$  (min 3163, max 9888), при этом число семян без зародышей в разных популяциях было от 19 % до 71 %.

Число семян в одной коробочке в зависимости от расположения её на соцветии показано в таблице 6.2.3.

Таблица 6.2.3.

Число семян *Anacamptis pyramidalis* в одном плоде в разных частях соцветия.

Местоположение плода	n	min	max	x	$\sigma$	m	V (%)
Верхняя часть соцветия	10	3294	7661	4482,60	1704,21	538,92	38,02
Средняя часть соцветия	10	3163	8358	4842,40	2065,79	653,26	42,66
Нижняя часть соцветия	10	3442	9888	5867,20	2329,12	736,53	39,70

Примечание: n – число плодов; x – среднее значение признака;  $\sigma$  – среднеквадратическое отклонение; m – ошибка среднего; V – коэффициент вариации.

УПСП многочисленной популяции окрестностей пос. Красная Воля составила в 2016-2018 гг. в среднем 304857,01, а УРСП – 87608,41. Реальная же семенная продуктивность РСП при 29% беззародышевых семян составила 25406,44 шт. Этот показатель невысок по

сравнению с таковым у некоторых видов орхидей, произрастающих в тех же местообитаниях, особенно нектароносных. Например, РСП *A. morio* subsp. *caucasica* иногда достигает 104874,81, а *S. orientalis* subsp. *feldwegiana* – 72913,81. Возможно, низкая РСП анакамптиса определяется недостаточностью опыления. Однако для самовозобновления ценопопуляций этого, очевидно, достаточно.

**Морфология семян.** Семена *A. pyramidalis* относятся к Orchis-типу по классификации R. L. Dressler (Dressler, 1993), характеризуются булабовидной или укороченной веретеновидной формой с отчётливо выраженным косым сетчатым скульптурным рисунком периклинальных стенок клеток семенной оболочки (Рис. 11–12 Приложения VI). Клетки семенной оболочки имеют удлинённую форму в медиальной области семени, и практически изодиаметричны в микропилярной и халазальной областях. По продольной оси семени насчитывается в среднем 7 клеток. Межклеточный бордюр гладкий, межклеточные пространства не образуются. Размеры семени в среднем  $460,02 \pm 8,25 \times 154,02 \pm 3,83$  мкм, зародыша –  $156,61 \pm 4,19 \times 101,49 \pm 2,36$  мкм. Индекс семени  $3,10 \pm 0,08$ , индекс зародыша  $1,56 \pm 0,03$ . Объём семени  $3,07 \pm 0,19 \text{ мм}^3 \times 10^{-3}$ , объём зародыша  $0,94 \pm 0,01 \text{ мм}^3 \times 10^{-3}$ . Объём свободного воздушного пространства внутри семени достигает 68%. Зародыш под микроскопом в проходящем свете выглядит состоящим из шарообразных клеток. Цвет семян коричневый.

**Консортивные связи.** В наших исследованиях зафиксированы случаи поедания соцветий *A. pyramidalis* домашними козами, при этом часто вместе с соцветием выдёргивается из земли всё растение, кроме молодого тубероида. Листья иногда поедают голые слизни, а на стеблях под соцветием нередко можно наблюдать колонии чёрной тли. Обычно эти колонии опекают муравьи. Кормятся на соцветиях анакамптиса личинки цикадки-бабочки японской (*Ricania japonica* Melichar, 1898). Белые самки паука мизумены косолапой (*Misumena vatia*) часто охотятся на соцветиях анакамптиса, хотя очень заметны на фоне розовых цветков даже издали. Кроме того, выше, при рассмотрении размножения, мы упоминали опылителей вида.

**Угрозы и охрана.** *A. pyramidalis* – высокодекоративный вид, в связи с этим страдает от сбора на букеты. Причём сорванные растения быстро вянут, теряют привлекательность и частенько оказываются просто выброшенными. Другие угрозы существованию ценопопуляций анакамптиса пирамидального типичны для всех видов орхидей Сочинского Причерноморья: вытаптывание, выкапывание для посадки на садовых участках, уничтожение местообитаний в процессе разрастания населённых пунктов и сооружения дорог и других объектов инфраструктуры города-курорта. Из-за большой плотности населения

перечисленные угрозы не отступают даже на охраняемых территориях – в Сочинском Национальном парке и в Хостинском отделе Кавказского ГПБЗ. В связи с этим мерами охраны могут стать как организация новых ООПТ регионального значения (см. главу 8), так и пресечение торговли букетами в городе, замусоривания участков земли вдоль шоссе, соединяющих городские кварталы с сельскими поселениями, перевыпаса и вытаптывания участков массового произрастания этого и других охраняемых видов растений.

### 6.3. *Dactylorhiza urvilleana* – Пальчатокоренник Дюрвилля

**Распространение.** *Dactylorhiza urvilleana* имеет кавказский ареал, охватывающий сев.–вост. Турцию, сев.–зап. Иран, юг России, Азербайджан, Армению и Грузию. В России распространён в Краснодарском и Ставропольском краях, республиках Дагестан, Ингушетия, Чеченская, Сев. Осетия–Алания, Кабардино–Балкарская, Карачаево–Черкесская, Адыгея (Вахрамеева и др, 2014).

В Сочинском Причерноморье вид распространён достаточно широко, что подтверждается как литературными данными, так и нашими встречами. По данным И. Н. Тимухина (Тимухин, 2002), вид произрастает в Тисо-самшитовой роще, окр. пп. Детляжка, Уч-Дере, по берегам рр. Цусхвадж, Сочи (Ажек), З. Дагомыс, Псезуапсе, Кудепста, Мзымта, Псоу, в окр. панс. Шексна, на г. Ахун, Аибга. В Красной книге Краснодарского края (Литвинская, Перебора, 2017) указаны также окр. пп. Агой, Агуй-Шапсуг, пансионат Белые Ночи, есть сведения (Шершнёв А. В., личн. сообщ. 2018) о его находках в окр. п. Лазаревское. В наших исследованиях произрастание вида подтверждено в окр. пос. Лазаревское, Хоста, на г. Ахун и по рр. Псоу и Мзымта, в парке Дендрарий. Вновь обнаруженные нами 12 ЦП *D. urvilleana* расположены по рр. Кудепста, В. и З. Хоста, Мацеста, Кутарка, Хобза, в окр. пос. Ивановка, на г. М. Ахун (Рис. 4 Приложения IV).

**Экология и фитоценология.** Пальчатокоренник Дюрвилля – гигромезофит; сциофит, мезотерм. Зимние понижения температуры воздуха до  $-10...-15^{\circ}\text{C}$  переносит в подземном состоянии, поднимается над лесной подстилкой только в конце февраля – начале марта. Весенние заморозки по почве растения не повреждают.

Местонахождения представлены в основном лесными фитоценозами. В отличие от Северного Кавказа, где этот вид нередок в луговых сообществах (Литвинская, Перебора, 2017), здесь, как правило, пальчатокоренник Дюрвилля встречается только по сырым местам в лесу, очень редко среди густых кустарников на опушке леса. Таким образом, *D. urvilleana* приурочен к лесной экологической группе.

Мы обследовали четыре ценопопуляции *D. urvilleana*: ЦП 1 – окр. пос. Воронцовка, ЦП 2 – заброшенный сад в верховьях р. В. Хоста, ЦП 3 – окр. пос. Красная Воля, ЦП 4 – окр. пос. Хлебороб Адлерского района г. Сочи.

ЦП 1 расположена на склоне южной экспозиции в 395 м над уровнем моря. Площадь участка около 3 га. Сообщество – грабовый лес с примесью *Quercus iberica* Steven, *Fagus*

*orientalis* Lipsky, *Fraxinus excelsior* L. с сомкнутостью крон 0,9, во втором ярусе пятнами *Vixus colchica* Pojark. (преимущественно погибший, изредка встречается молодая поросль), *Carpinus orientalis* Mill., редко *Acer laetum* C.A. Mey., кустарниковый ярус представлен плотными куртинами *Rhododendron luteum* Sweet, *Crataegus pentagyna* Waldst. & Kit., единично *Hypericum calycinum* L., *Rubus anatolicus* Focke, *Ruscus aculeatus* L., из лиан отмечены *Hedera colchica* K.Koch, *Smilax excelsa* L., *Tamus communis* L. и *Periploca graeca* L., в травяном ярусе покрытие от 10 до 30%, пятнами встречается *Oplismenus undulatifolius* (Ard.) P.Beauv., в равных пропорциях представлены *Viola odorata* L., *Paris incompleta* M.Bieb., *Colchicum umbrosum* Steven, *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) P.Beauv., *Sanicula europaea* L., *Primula sibthorpii* Hoffmanns., *Prunella vulgaris* L., *Trachystemon orientalis* (L.) G.Don f., *Duchesnea indica* (Andrews) Focke, реже *Ophioglossum vulgatum* L., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Asarum europaeum* L., *Polygonatum multiflorum* (L.) All., *Phytolacca americana* L., *Carex* sp. Почва светло-бурая лесная, подстилка слабо выражена, местами есть моховое покрытие. В этом же местонахождении произрастают *Orchis mascula* и *Platanthera bifolia* (Рис. 1 Приложения VII).

ЦП 2 найдена в заброшенном саду на пологом западном склоне, высота над уровнем моря 368 м. Площадь участка не более 200 м<sup>2</sup>. Фитоценоз представлен *Malus domestica* Borkh., *Pyrus communis* L., *Prunus divaricata* Ledeb., *Prunus avium* L., *Corylus avellana* L., *Juglans regia* L., с порослью *Fagus orientalis*, *Carpinus caucasica* Grossh., сомкнутость крон 0,9, в кустарниковом ярусе единично *Crataegus pentagyna*, покрытие травяного яруса 10%, в нём *O. undulatifolius*, *Paspalum dilatatum* Poir., *P. vulgaris*, *Glechoma hederacea* L., *Ajuga reptans* L. и др., по почве местами мох – *Neckera crispa* Hedw.

ЦП 3: юго-западный склон, 260 м над ур. моря, площадь около 200 м<sup>2</sup>. Фитоценоз: грабово-буковый лес, сомкнутость крон 0,9–0,95, кустарниковый ярус отсутствует, покрытие травяного яруса не более 15%, видовой состав включает местами по почве *Hedera colchica*, а также *Oplismenus undulatifolius*, *Sanicula europaea*, *Primula sibthorpii*, *Colchicum umbrosum*, единично *Trachystemon orientalis*, Здесь же встречены отдельные особи *Orchis mascula*.

ЦП 4: восточный склон, около 200 м над ур. моря, площадь около 720 м<sup>2</sup>. Фитоценоз: грабово-тисовый лес с примесью *Fagus orientalis*, *Tilia caucasica* Rupr., *Carpinus orientalis*, сомкнутость крон 0,95, в кустарниковом ярусе *Laurocerasus officinalis* M.Roem., *Corylus avellana*; покрытие травяного яруса, 15–20%, отмечены: *Paeonia caucasica* (Schipcz.) Schipcz., *Galanthus woronowii* Losinsk., *Cyclamen coum* Mill., *Allium ursinum* L. и др. виды. В этом местообитании произрастают также *Neottia nidus-avis*, *Orchis mascula*, *Platanthera*

*bifolia*, *Steveniella satyrioides*.

**Морфология** (Рис. 2–9 Приложения VII). Генеративное растение в период цветения имеет два пальчаторазделённых клубня, шнуровидные корни и мощный гранёный стебель с 3–4-мя крупными пятнистыми листьями в его нижней трети и ещё 2–4 листа с постепенно уменьшающимися размерами вверх по стеблю. Олиствен стебель почти до соцветия. Листья, появляющиеся весной в виде розетки, затем в процессе роста генеративной особи оказываются стеблевыми, растут вплоть до цветения, у нецветущих растений – остаются розеточными. Как правило, листья покрыты тёмно-фиолетовыми округлыми пятнами, размер и конфигурация пятен варьирует. Нередко пятна сливаются по 2–3, иногда имеют кольцевидную форму. Интенсивность окрашивания пятен может быть самой разной. Редко встречаются особи с листьями без пятен. Нижние прицветные листья длиннее цветков, верхние – длиннее или слегка короче, листовидные, часто имеющие пурпурный оттенок, обычно немного вогнутые.

Цветки раскрываются снизу вверх по соцветию; имеют прямой мешковидный, иногда зауженный к верхушке шпорец длиннее завязи. Цветки крупные, раскрытые, все листочки околоцветника свободны и расправлены, окрашены обычно в бледно-лиловый цвет с яркими разводами, точками и завитушками. Цветные точки присутствуют не только на губе, но иногда и на боковых листочках внешнего круга околоцветника; на всех листочках, кроме губы, часто заметно окрашена центральная жилка. Рисунок губы значительно отличается, как правило, в разных ценопопуляциях. Несколько раз встречены белоцветковые особи.

Завязь сидячая, скручена. Развивающиеся плоды раскручены и выпрямлены вверх, неопылённые завязи остаются тонкими, скрученными и изогнутыми в стороны. Плоды цилиндрические, гладкие, с заметными рёбрами. Длина коробочек в среднем  $14,03 \pm 0,24$  (min 9,8; max 17,6) мм. Коробочки вскрываются после побурения.

В результате морфометрического обследования установлено, что размеры растений различаются в широких пределах даже в одной ценопопуляции. Наиболее сильно варьируют высота особей и число цветков (Таблица 6.3.1). Самые развитые экземпляры достигают высоты 68 см и имеют до 40 цветков. В среднем размерные параметры существенно не отличаются от литературных данных.

Таблица 6.3.1

Основные морфометрические характеристики особей *D. urvilleana* разных онтогенетических состояний.

№	Показатель	j	im	v	g
---	------------	---	----	---	---



1	Число листьев	1	2	3 – 4	7 ± 0,11 (6; 8) / 8,39
2	Длина тах листа, мм	86,40 ± 3,57 (58,4; 126,2) / 22,63	105,30 ± 7,11 (57,1; 203,6) / 36,98	126,64 ± 5,68 (74,2; 177,0) / 25,75	120,33 ± 2,62 (94,0; 142,3) / 11,94
3	Ширина тах листа, мм	11,40 ± 0,52 (5,0; 15,2) / 24,98	15,0 ± 0,65 (8; 22,0) / 23,68	19,36 ± 0,62 (15,6; 27,1) / 18,49	25,92 ± 1,19 (22,0; 39,2) / 23,64
4	Число жилок тах листа	7,80 ± 0,53 (3; 13) / 37,25	11 ± 0,6 (7; 15) / 29,82	14,36 ± 0,34 (11; 17) / 13,57	14,0 ± 0,47 (11; 17) / 18,28
5	Число цветков	–	–	–	20,83 ± 1,57 (9; 36) / 41,18
6	Высота растений, мм	–	–	–	404,83 ± 20,18 (282; 677) / 27,31
7	Длина соцветия, мм	–	–	–	94,83 ± 9,57 (52; 205) / 55,33
8	Толщина стебля, мм	–	–	–	6,43 ± 0,22 (5,0; 8,7) / 18,59
9	Толщина оси соцветия, мм	–	–	–	3,35 ± 0,17 (2,0; 5,0) / 27,37

Примечание: в числителе – среднее значение признака ± ошибка среднего, в скобках – минимум и максимум (мм), в знаменателе – коэффициент вариации (%); j – ювенильные особи, im – имматурные, v – вегетативные (виргинильные), а также временно нецветущие генеративные, g – цветущие генеративные.

Полиморфизм вида отмечен в размерных характеристиках, в густоте соцветия, размерах и строении цветков. Незначительные вариации существуют в окраске цветков.

Индикаторные признаки онтогенетических состояний изучаемых ценопопуляций (табл. 6.3.1) несколько отличны от описанных для Северо-Западного Кавказа (Перебора, 2011). Возможно, отличия определены разницей в условиях произрастания вида.

Ювенильные особи имеют один зелёный лист с числом жилок от 3 до 13. У имматурных растений – два листа с 7–15 жилками. Виргинильные (в том числе временно нецветущие генеративные) особи трёх-четырёхлистные и уже имеют от 11 до 17 жилок, как и генеративные, отличающиеся лишь числом листьев и наличием соцветия.

**Численность и динамика онтогенетических спектров** в изученных ценопопуляциях была различной: от двух десятков особей в ЦП 2, до двухсот и более особей в отдельные годы в других ЦП. Плотность обычно невысока, наибольшая – около 11 особей на 1 м<sup>2</sup>. Динамика численности в четырёх ценопопуляциях представлена на рисунке 6.3.1. В целом численность варьирует значительно. Общие черты изменения численности наблюдались в ЦП 1 и 3: резкое снижение в 2016 г., заметный подъем в 2017 г. и плавное снижение в 2 последних года. В ЦП 4 не было снижения численности в 2016 г., которое отмечалось в остальных ЦП. В первые 2 года отмечен рост численности, затем ее снижение

в 2018 г., как и в остальных ЦП, и резкий подъем в 2019 г. В результате к концу наблюдения в ЦП 4 она увеличилась в 2,5 раза, а в остальных осталась почти на первоначальном уровне. Причины таких колебаний неясны, т. к. никаких заметных изменений фитоценоза или абиотических условий мы не выявили.

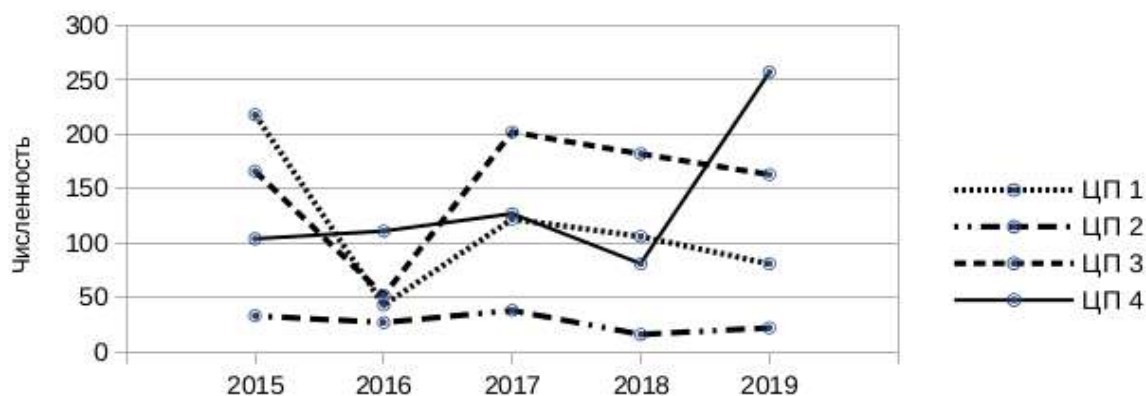


Рис. 6.3.1. Динамика численности особей ценопопуляций *Dactylorhiza urvilleana* в Сочинском Причерноморье за годы наблюдения.

Для *D. urvilleana* характерен полный онтогенез по Жуковой (1995), тип А, подтип А2.

Подсчёт особей разных онтогенетических состояний проводили на 10 пробных площадках по 0,25 м<sup>2</sup>, заложенных случайно-регулярным способом. Лишь в ЦП 2 проводили учёт всех особей.

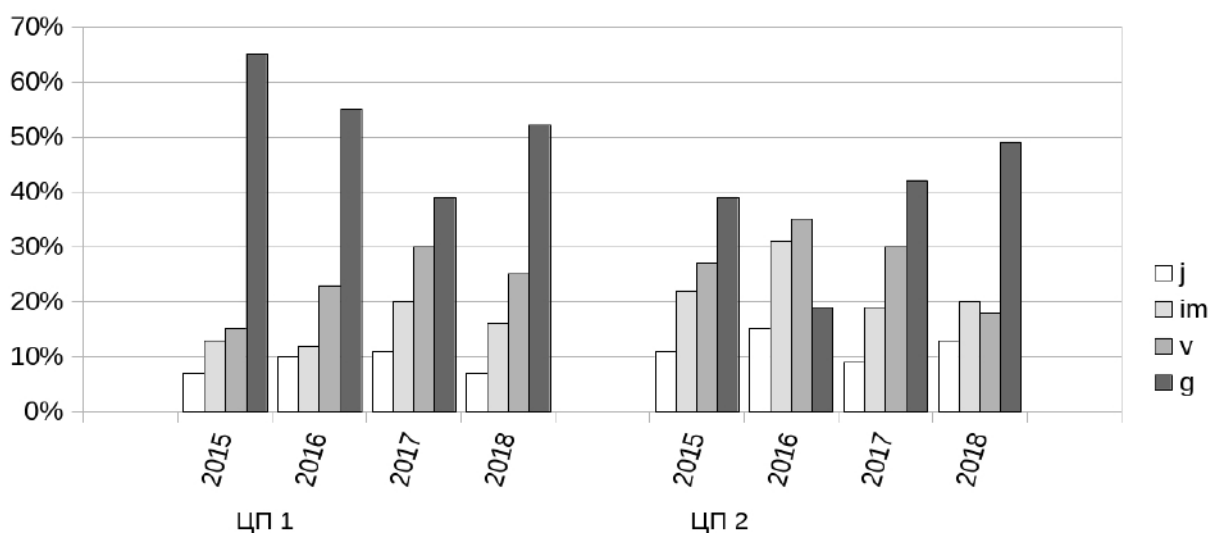


Рис. 6.3.2. Динамика онтогенетических спектров ценопопуляций 1 и 2 *Dactylorhiza urvilleana* в Сочинском Причерноморье за годы наблюдений.

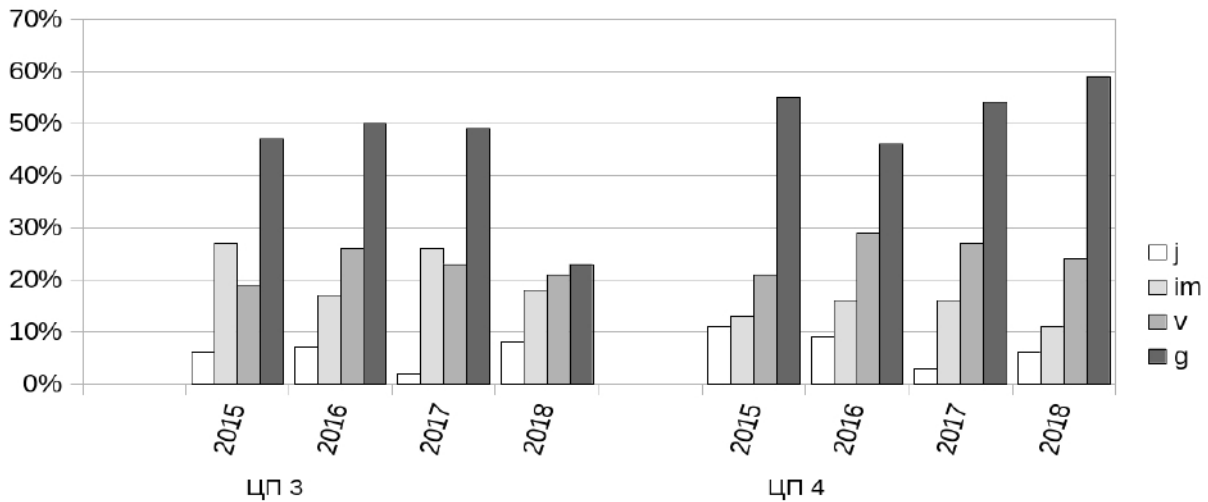


Рис. 6.3.3. Динамика онтогенетических спектров ценопопуляций 3 и 4 *Dactylorhiza urvilleana* в Сочинском Причерноморье за годы наблюдений.

Мы проследили динамику онтогенетических спектров четырёх ценопопуляций. Все они правосторонние, одновершинные, с максимумом в группах генеративных особей (рис. 6.3.2). Ювенильные растения присутствуют в каждой ЦП. Сенильные – не отмечены. По годам процентное соотношение возрастных групп в спектрах варьирует незначительно. Изучаемые ценопопуляции могут быть охарактеризованы как полночленные, нормального типа.

Аналогичные онтогенетические спектры наблюдали в Северо-Осетинском и Тебердинском заповедниках, а также в Туапсинском районе Краснодарского края (Вахрамеева и др., 2014) и в некоторых ценопопуляциях Северо-Западного Кавказа (Перебора, 2011).

**Сезонный цикл развития.** В малом жизненном цикле вид проходит стадии осенне-зимнего подземного существования, формирования листьев в конце февраля-начале марта, после этого поднимается цветочная стрелка (конец марта) и уже в конце апреля начинается цветение. Первые цветки отмечены 24.04.14, 29.04.15, цветение продолжается до конца мая (последние цветки 24.06.17), к концу июня плоды, как правило, полностью сформированы, диссеминация начинается с середины июля. Одновременно с диссеминацией происходит постепенное отмирание надземной части генеративных растений. Вегетация же особей виргинильного и более ранних возрастных состояний продолжается ещё какое-то время (до двух недель). Таким образом, период вегетации продолжается более 5 месяцев, а период подземного существования – до 7 месяцев.

**Размножение.** Для вида характерно преимущественно семенное возобновление. Вегетативное размножение в исследованных ценопопуляциях не отмечено.

**Изучение семенной продуктивности.** Эффективность опыления довольно низка. Плодообразование по нашим данным составляет в среднем от  $23,91 \pm 3,18$  до  $37,94 \pm 4,89\%$ , среднее число плодов у одной особи –  $6,63 \pm 0,89$ . Среднее число семян в одном плоде  $4537,07 \pm 295,14$  (от 1952 до 6866 семян) в разных ЦП и в разные годы.

Число семян в одной коробочке в зависимости от расположения её на соцветии показано в таблице 6.3.2.

Таблица 6.3.2.

Число семян *D. urvilleana* в одном плоде на разных участках соцветия.

Местоположение плода	n	min	max	x	$\sigma$	m	V (%)
Верхняя часть соцветия	10	1952	3144	2650,60	390,79	123,58	14,74
Средняя часть соцветия	10	2699	6043	4780,50	960,59	303,77	20,09
Нижняя часть соцветия	10	5166	6866	6180,10	570,40	180,38	9,23

Примечание: n – число плодов; x – среднее значение признака;  $\sigma$  – среднеквадратическое отклонение; m – ошибка среднего; V – коэффициент вариации.

Нужно отметить, что наибольшее число семян образуется в плодах, расположенных в нижней части соцветия и уменьшается вверх по соцветию. В нижних плодах оно более, чем в 2 раза больше, чем в верхних плодах.

УПСП упомянутых выше четырёх ценопопуляций составила 98141,17, а УРСП – 31237,44. РСП при доле полноценных семян от 74,7% до 89,9% составила диапазон 23346,87 – 27766,96. РСП не превышает её же у некоторых других видов орхидей, произрастающих в тех же местообитаниях. Например, у безнектарного *Orchis mascula* она составила 36494,02. Возможно, такой уровень семенной продуктивности пальчатокоренника Дюрвилля определяется численностью насекомых-опылителей и достаточен для самовозобновления популяций.

**Морфология семян.** Семена Orchis-типа, коричневато-жёлтые, коротко-веретеновидной формы. По продольной оси семени насчитывается 9–11 клеток, видимое число клеток поперёк семенной оболочки – 8 (Рис. 10, 11 Приложения VII). Скульптурный рисунок периклиальных стенок клеток семенной оболочки – редкие штрихи, горизонтальные и наклонные, нередко штрихи вильчато разветвляются. Клетки семенной оболочки имеют удлинённую форму в медиальной и микропилярной областях семени, и практически изодиаметричны в халазальной области. Межклеточный бордюр гладкий,

межклетников нет. Форма зародыша – шарообразная, редко немного вытянутая. Размеры семени в среднем  $1285,99 \pm 38,37 \times 277,93 \pm 7,60$  мкм, зародыша –  $295,96 \pm 8,94 \times 206,39 \pm 5,77$  мкм. Индекс семени в среднем  $4,68 \pm 0,14$ , индекс зародыша –  $1,46 \pm 0,04$ . Объём семени в среднем составил  $27,22 \pm 1,79$  мм<sup>3</sup> × 10<sup>-3</sup>, объём зародыша –  $7,02 \pm 0,57$  мм<sup>3</sup> × 10<sup>-3</sup>. Объём свободного воздушного пространства внутри семени достигает  $73,17 \pm 1,56\%$ .

Характерные признаки внешнего вида семян могут быть использованы в диагностических целях в полевых исследованиях, поскольку их сочетание можно считать видоспецифичным среди представителей семейства Orchidaceae флоры Сочинского Причерноморья.

**Консортивные связи.** Так же, как и у других видов орхидей, у пальчатокоренника Дюрвилля нередко можно наблюдать колонии чёрной тли в основании соцветий. Расселяют тлю и охраняют её муравьи. Сильно поражённые тлёй соцветия обычно прекращают развитие, большая часть цветков не раскрывается, плоды не образуются. Опылители в Сочинском Причерноморье не изучены.

**Угрозы и охрана.** Пальчатокоренник нечасто оказывается в букетах, собранных туристами и отдыхающими на природе. Пасущийся скот также не представляет собой угрозы для этого вида. Его популяциям угрожает в настоящее время лишь полное разрушение местообитаний, что происходит при разрастании инфраструктуры курорта, прокладке водоводов, новых дорог, расширении посёлков, реконструкции ЛЭП и т. д. Таким образом, сохранению вида будут способствовать любые природоохранные мероприятия, имеющие целью спасение других «краснокнижных», редких и исчезающих представителей нашей флоры. В число таких мероприятий попадают и наши предложения по организации двух ООПТ регионального значения. Это позволяет достаточно оптимистично рассматривать перспективы выживания *D. urvilleana* в Сочинском Причерноморье.

#### 6.4. *Ophrys apifera* – офрис пчелоносная

**Распространение.** *O. apifera* имеет ареал европейско-передне-малоазиатский, который охватывает Центральную и Западную Европу, Средиземноморье, Сев. Африку, Анатолию, Сирию, Палестину, Сев. Иран, Крым, Кавказ. На территории России распространён на побережье в Туапсинском, Геленджикском, Новороссийском районах Краснодарского края и в Крыму (Вахрамеева и др., 2014). Вид редок на всём протяжении ареала. И. Н. Тимухин (2002) упоминает популяции в окр. Бухты Инал, долинах нижнего течения рек Хоста и Псоу, у подножия хр. Уварова, в окр. пос. Вардане, Детляжка, Якорная щель, Уч-Дере. А. С. Солодько и П. В. Кирий указывают местообитание на горе Овсянникова (Солодько, Кирий, 2002). На территории Кавказского государственного природного биосферного заповедника им. Х. Г. Шапошникова (Семагина, 1999; Тимухин, 2003) встречен только в Хостинском отделе (в Тисо-самшитовой роще в нижнем течении р. Хосты). Есть устные сообщения разных авторов о давних встречах вида в Дендрарии (Центральный район г. Сочи), на р. Дзеш, в Якорной щели.

При нашем обследовании окрестностей Сочи выявлены 8 новых местонахождений офрис пчелоносной и подтверждено одно известное ранее. Самое малочисленное (1 экз.) обнаружено в бассейне р. Псоу (пос. Гумария). Всего три особи встречены в Хостинском районе города у края «Тропы здоровья», на откосе склона к железной дороге. Три ценопопуляции расположены в бассейне рр. 3. Хоста и Кудепста (ЦП 1 у пос. Виноградники, ЦП 2 у пос. Рассвет, ЦП 5 у пос. Красная Воля). Одна ценопопуляция численностью до 30 особей была найдена в окрестностях пос. Хлебобоб, но в 2012 г. при расширении дороги была уничтожена, в последующие годы вид в том месте не обнаружен. В 2014 г. обнаружена многочисленная ценопопуляция на склоне горы Лысой в окр. пос. Вардане (Аверьянова, 2016) (ЦП 3). Плотность особей здесь достигала 6–8 экз./м<sup>2</sup> в 2015 году и 5 экз./м<sup>2</sup> в 2016 г. Эту находку, возможно, следует считать подтверждением сведений И. Н. Тимухина (2002). К сожалению, эта ценопопуляция имеет низкие шансы для выживания. Последнее обследование на г. Лысой в 2017 г. показало, что практически вся территория произрастания вида отведена под дачное и жилищное строительство, разбита на отдельные участки и частично огорожена. Кроме того, огромная площадь луговой части склона горы, где тоже встречались отдельные особи вида, была распахана. На горе Овсянникова, которая упомянута как местонахождение офрис пчелоносной в Красной книге Сочи (Солодько, Кирий, 2002), в 2014 и 2015 гг. нами этот вид не найден. Произрастание вида на территории

парка «Дендрарий» в центральном районе г. Сочи подтверждено находкой ценопопуляции на участке посадки лириодендрона тюльпаноносного в верхней части парка (ЦП 4). О произрастании вида в Хостинском отделе КГПБЗ свежих сведений нет (Рис. 5 Приложения IV).

**Экология и фитоценология.** Офрис пчелоносная – факультативный гелиофит, предпочитает хорошо освещённые местообитания, но встречается и в тенистом мелколесье. Мезотроф и мезофит. Выдерживает непродолжительные понижения температуры воздуха до –10...–14 °С. Промерзание влечёт образование мелких пятен некроза. В случае открытого расположения (например, на бровке откоса у дороги) иногда наблюдается гибель растения в результате промерзания.

Ценопопуляции офрис пчелоносной встречаются на относительно сухих более-менее пологих склонах восточной, южной или западной экспозиции.

ЦП 1: редколесье паркового типа в рекреационной зоне в окр. пос. Виноградники на левой щеке ущелья р. Хоста на возвышенности между двумя заброшенными известняковыми карьерами. Ценопопуляция рассеяна неравномерно на площади около 5 га. Экспозиция склона западная, юго-западная и северо-западная, уклон от 5 до 15°, высота над уровнем моря около 150 м. Полидоминантный широколиственный колхидский лес, состоящий из *Fagus orientalis*, *Carpinus caucasica*, *C. orientalis*, *Tilia begoniifolia*, *Quercus iberica*, *Fraxinus excelsior*, *Acer cappadocicum*, *Acer campestre*, *Prunus avium* и др.; сомкнутость крон 0,6-0,7. Есть несколько обширных куртин погибшего *Buxus colchica* Rojark. Кустарниковый ярус представлен *Ruscus aculeatus*, *R. colchicus*, *Euonymus europaea*, *E. latifolia* (L.) Miller, *Laurocerasus officinalis*, *Ilex colchica*, *Rubus anatolicus*, *Staphylea colchica*, сомкнутости полога кустарников – от 5 до 50%. Проективное покрытие злаково-разнотравного травяного яруса – 20–30%. Здесь отмечены: *Epimedium colchicum* (Boiss.) Trautv., *Trifolium repens* L., *Prunella vulgaris* L., *Leontodon autumnalis* L., *Acinos arvensis* (Lam.) Dandy, *Sanicula europaea* L., *Viola odorata* L., *V. canina* L., *Fragaria vesca* L., *Corydalis caucasica* DC., *Ranunculus ficaria* L. s.l., *Colchicum umbrosum* Steven, *Carex pendula* Hudson и др. виды осок, *Doronicum orientale* O.Hoffm., *Solidago caucasica* Kem.-Nath., *Aristolochia steurpii* Woronow и др. Здесь же встречены 16 видов орхидей (Рис. 1 Приложения VIII).

ЦП 2 занимает площадь около 100 м<sup>2</sup> на лесной дороге и вдоль неё в окр. пос. Рассвет. Уклон около 5°, экспозиция восточная, высота над ур. моря 156 м. В широколиственном лесу с сомкнутостью крон 80% древесный ярус состоит из *Fagus orientalis*, *Carpinus caucasica*, *Fraxinus excelsior*, *Prunus divaricata* Ledeb. и др. В кустарниковом ярусе, сомкнутость полога которого не более 15%, встречены отдельные

экземпляры *Swida australis*, *Crataegus pentagyna* и др., присутствуют *Tamus communis* L., *Smilax excelsa*. Травяной ярус слабо выражен, проективное покрытие до 20%. Он представлен в основном мелкими осоками, *Brachypodium sylvaticum* (Hudson) P.Beauv, *Serratula quinquefolia* M.Bieb. ex Willd., *Solidago caucasica* Kem.-Nath., *Leontodon autumnalis* L. Здесь же произрастают *Dactylorhiza urvilleana*, *Orchis purpurea* subsp. *caucasica*, *O. mascula*, *Platanthera bifolia*, а на смежной поляне – *Anacamptis morio* subsp. *caucasica* и *Serapias orientalis* subsp. *feldwegiana*.

ЦП 3 находится во вторичном мелколесье на северо-западном склоне горы Лысой в окр. пос. Вардане на площади около Lipskyo 0,5 га, высота над ур. моря около 65 м. Древесный ярус, с сомкнутостью крон 0,9, представлен в основном *Carpinus orientalis* в присутствии *Fagus orientalis*, *Carpinus caucasicum* и др., кустарников нет. В травяном ярусе, проективное покрытие которого менее 20%, растут *Trachystemon orientalis*, *Solidago caucasica*, *Dentaria quinquefolia*, *Arum orientale*, *Cyclamen coum* subsp. *coum*, *Leucojum aestivum* L. и др. Здесь же растут до десятка экземпляров *Platanthera bifolia* и несколько – *Dactylorhiza urvilleana*. На опушке – скопления *Serapias orientalis* subsp. *feldwegiana*, *Anacamptis pyramidalis*, единично *Spiranthes spiralis*.

ЦП 4 расположена на участке южного склона на высоте около 100 м в чистых посадках *Liriodendron tulipifera* L. на территории Сочинского Дендрария. Площадь участка около 80 м<sup>2</sup>. Сомкнутость крон – 0,8, кустарникового яруса нет, травяной состоит из *Carex* sp., проективное покрытие около 20%. Других орхидей нет.

**Морфология** (Рис. 2–9 Приложения VIII). Генеративные растения зимуют с зелеными розеточными листьями, которые отмирают к цветению, особенно если стоит сухая погода. В период цветения особи имеют два округлых тубероида и стройный округлый в сечении стебель с листьями, постепенно уменьшающимися в размерах к соцветию. Нижние стеблевые листья с широкой листовой пластинкой, отогнутой от стебля. Верхний стеблевой лист практически такой же формы и лишь чуть крупнее, чем нижний прицветный лист. Размеры прицветных листьев позволяют полностью укрыть крупный бутон перед расцветанием. Нижние – гораздо крупнее, после расцветания цветка, при этом все прицветники немного отходят в сторону и почти складываются вдоль.

Цветки расположены редко и развиваются постепенно. Цветонос заметно увеличивается в размерах по мере расцветания. Нередко одновременно на соцветии снизу видны уже крупные плоды, в середине – цветки, а на верхушке ещё бутоны. Сформированный цветок имеет мощную длинную колонку, почти шаровидно выгнутую губу



с короткими рожковидными отростками по бокам, снаружи сплошь покрытыми густыми волосками. Ресупинация достигается изгибанием завязи к стеблю и чуть вбок, цветок выставляется с другой стороны цветоноса уже перевернутым. В хорошую погоду днём все листочки околоцветника максимально раскрыты, шлем (верхний листочек внешнего круга околоцветника) откинут назад. Прохладным утром и в дождь шлем прикрывает колонку сверху. Цветки, яркие при расцветании, тускнеют и рисунок губы становится преимущественно коричневым после оплодотворения.

Плоды крупные, веретеновидной формы, с гладкой поверхностью, рёбра слабо выражены. Растрескиваются плоды обычно после побурения поверхности. Это происходит в сухую погоду, если же влажность повышается – стенки коробочки разбухают, щели закрываются и диссеминация приостанавливается. Плоды из цветков, расположенных в нижней части соцветия, обычно незначительно крупнее верхних. В среднем размеры зрелых плодов –  $25,10 \pm 0,51$  мм (самая крупная коробочка  $39,6 \times 8,0 \times 8,3$  мм, самая мелкая из выполненных  $19,8 \times 4,0 \times 4,6$  мм). Цветки на верхушках многоцветковых особей иногда плодов не образуют, и даже изредка остаются в виде бутонов, не развиваясь в цветок.

Выделение онтогенетических состояний провели аналогично вышеописанным видам.

Ювенильные особи имеют один лист и один тубероид, появление второго тубероида идёт одновременно с формированием второго листа у иматурных особей. В группу особей виргинильного онтогенетического состояния мы относим все экземпляры с числом листьев более трёх. Очевидно, сюда попадают и молодые, и временно не цветущие генеративные растения. У всех особей, не имеющих цветоноса, розеточные листья сохраняются до летнего отмирания при переходе в период покоя.

Данные морфометрических исследований особей разных онтогенетических состояний приведены в таблице 6.4.1. Отмечено, что у генеративных особей максимально варьируют длина цветоноса (коэффициент вариации  $V = 48\%$ ) и число цветков ( $V = 44\%$ ), что зависит, очевидно, от возраста и мощности растения. У вегетативных особей максимально варьирует длина листа –  $30\%$ .

Размер и форма цветков разных особей в Сочинском Причерноморье отличаются незначительно. Окраска цветков особей в разных популяциях, а также внутри популяций, может немного отличаться, чаще это касается оттенка (от белого до розового) окрашивания листочков наружного круга околоцветника и рисунка светлых пятен на губе. Вариации деталей рисунка губы хорошо видны даже на одном цветоносе.

*Таблица 6.4.1*

Основные морфометрические характеристики особей *Ophrys apifera* разных онтогенетических состояний.

Показатель	j	im	v	g
Число листьев	1	2	3,4 ± 0,16 (3; 4)	7 ± 0,24 (6; 9)
Длина тах листа, мм	13,08 ± 0,95 (9,5; 16,8)	49,47 ± 2,29 (41,9; 59,8)	60,73 ± 5,85 (41,3; 88,2)	74,67 ± 5,09 (49; 113)
Ширина тах листа, мм	1,57 ± 0,09 (1,2; 2,0)	6,87 ± 0,49 (5,0; 9,8)	15,18 ± 0,58 (12,9; 17,9)	16,56 ± 0,52 (14; 20)
Число жилок листа	3,8 ± 0,33 (3; 5)	7,7 ± 0,30 (7; 9)	14,35 ± 0,91 (11; 21)	18,78 ± 0,63 (15; 23)
Высота растения, мм	–	–	–	392,5 ± 24,33 (290; 564)
Длина соцветия, мм	–	–	–	87,67 ± 9,89 (42; 143)
Число цветков	–	–	–	3,85 ± 0,33 (1; 7)
Толщина стебля, мм	–	–	–	4,14 ± 0,26 (2,7; 5,8)
Толщ. оси соцветия, мм	–	–	–	2,37 ± 0,19 (1,4; 4,1)

Примечание: в ячейках указано среднее значение признака ± ошибка среднего, в скобках – min и max значение; j – ювенильные особи, im – имматурные, v – виргинильные (вегетативные) и временно нецветущие генеративные, g – цветущие генеративные. У генеративных особей подсчитаны листья стеблевые и остатки зимних розеточных.

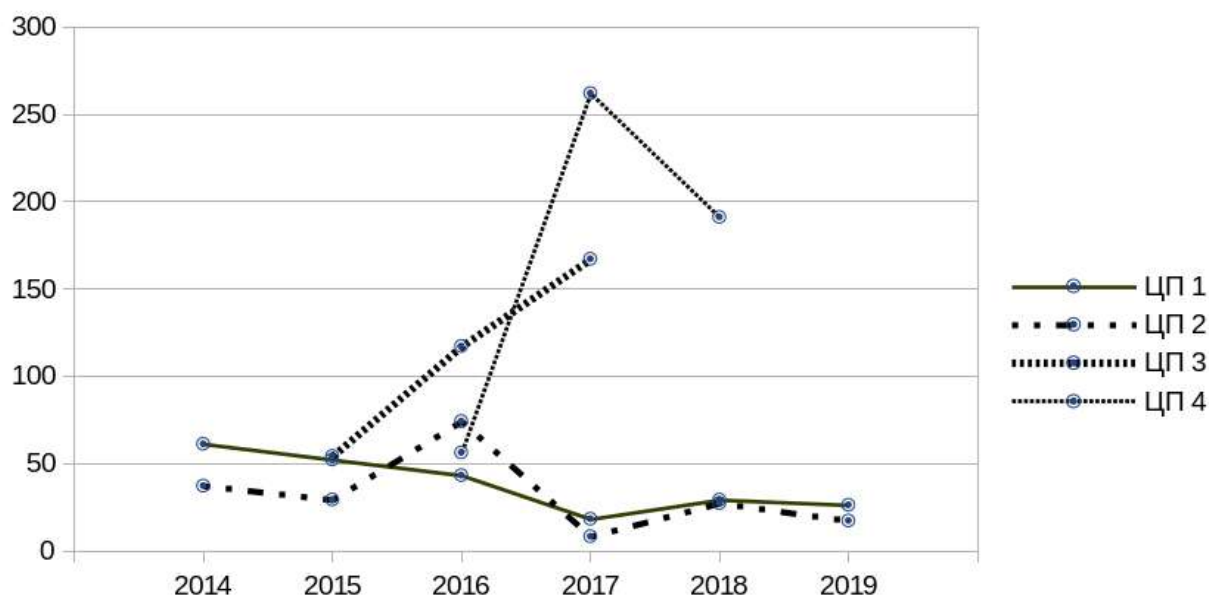


Рис. 6.4.1. Динамика численности особей ценопопуляций 1–4 *Ophrys apifera* в Сочинском Причерноморье за годы наблюдения.

**Численность и динамика онтогенетических спектров.** Колебания численности в исследованных ЦП показаны на рис. 6.4.1.

Численность в наблюдаемый период в ЦП 1 и 2 изменялась в небольших пределах.

Значительный рост этого показателя в ЦП 4 в 2017 году может быть связан с особенностями ухода за парком, а в ЦП 3 в 2017-2018 гг. – с частичной расчисткой древесных насаждений на осваиваемой территории. Флюктуации численности, подобные тем, что описаны для Британии (от единиц в один год до сотен и тысяч в следующий) (Davies et al., 1983), не отмечены.

Для офрис пчелоносной характерен полный онтогенез по Жуковой (1995), тип А, подтип А2.

В течение трёх-шести лет в 4-х ценопопуляциях изучали онтогенетическую структуру (рис. 6.4.2 и 6.4.3). Подсчёт особей разных онтогенетических состояний ЦП 1 и ЦП 2 проводили на 10 пробных площадках по 0,25 м<sup>2</sup>, заложенных случайно-регулярным способом. В ЦП 3 и ЦП 4 проводили подсчёт всех особей.

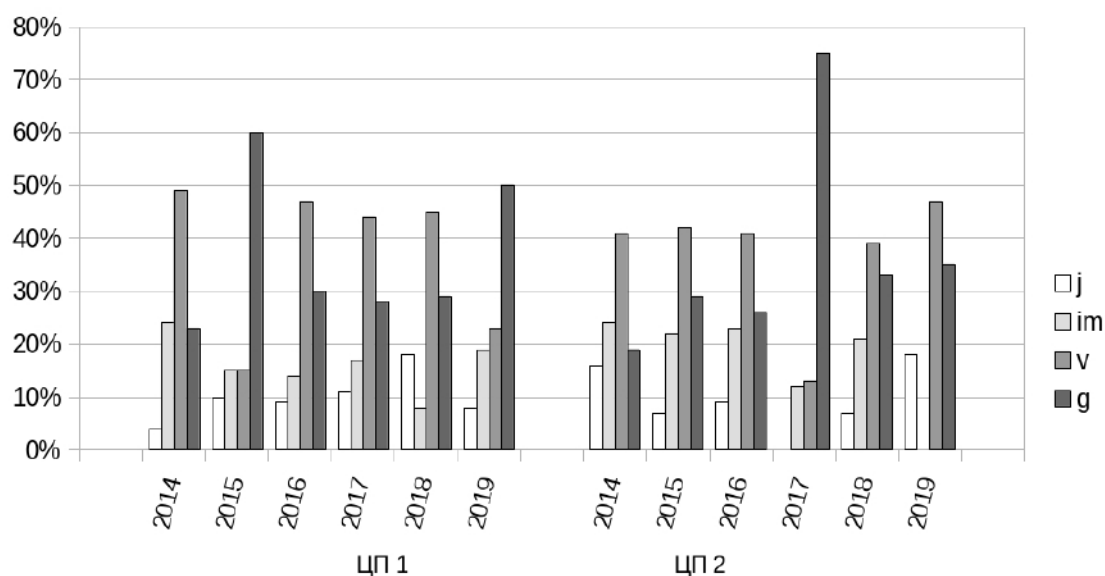


Рис. 6.4.2. Динамика онтогенетических спектров ценопопуляций 1 и 2 *Ophrys apifera* в Сочинском Причерноморье за годы наблюдения.

Выявленные онтогенетические спектры преимущественно одновершинные правосторонние с максимумом в группах генеративных либо виргинильных особей. По годам спектры менялись независимо в разных популяциях. Ценопопуляции могут быть охарактеризованы как полночленные, нормального типа (Работнов, 1950), с хорошим возобновлением. Лишь в ЦП 2 наблюдалось временное отсутствие в 2017 г. ювенильных, а 2019 г. – имматурных особей, т. е. она была временно неполночленной.

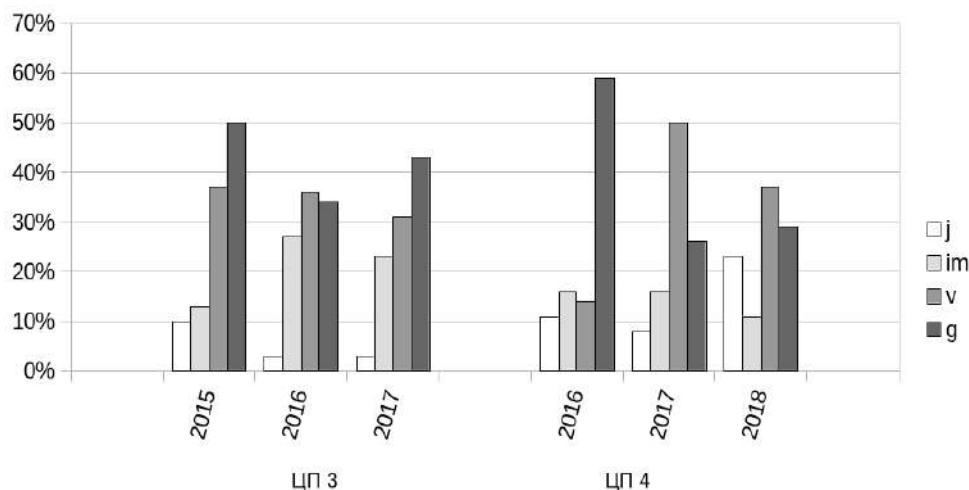


Рис. 6.4.3. Динамика онтогенетических спектров ценопопуляций 3 и 4 *Ophrys apifera* в Сочинском Причерноморье за годы наблюдения.

**Сезонный цикл развития.** Малый жизненный цикл вида включает летне-осенний период подземного существования, отрастание новой розетки листьев в ноябре – начале декабря, постепенное увеличение размера листьев и их числа на протяжении зимних месяцев, активизация роста весной, появление цветочной стрелки и формирование цветоноса в конце мая. Первые цветки отмечены с 20 мая по 3 июня. Цветение продолжается до двух недель. Во время цветения, как правило, идёт отмирание розеточных листьев, и ко времени диссеминации в июле отмирает вся надземная часть растения. Таким образом, период вегетации продолжается (с небольшими перерывами во время зимних кратковременных похолоданий) около 7 месяцев, летний же период подземного существования – почти 5 месяцев.

Продолжительность отдельных фаз сезонного развития варьирует незначительно в зависимости от погодных условий. В засушливые годы в начале лета розетки листьев отмирают на 1–2 недели раньше, а новые листья отрастают осенью на 2–3 недели позже, чем обычно (так было, например, в 2012 г.).

Одна из характерных черт онтогенеза вида, отмеченная как в литературе, так и в наших исследованиях, – способность впадать в состояние вторичного покоя (Вахрамеева и др., 2014). Маркированный экземпляр из популяции окрестностей пос. Виноградники цвёл в 2010 и 2011 гг., затем три года не показывался над землёй, следующее цветение отмечено в 2015 г. (на мощном цветоносе вызрело 6 плодов), и в 2016–2018 гг. этот экземпляр опять не появился над землёй. Отсюда следует, что мы наблюдали, по крайней мере, один трёхлетний

период вторичного покоя. У некоторых особей периоды вторичного покоя были отмечены в течение одного или двух лет.

**Размножение.** *O. apifera* размножается преимущественно семенным путём. Вегетативное размножение мы не отмечали. Вид самоопыляемый (Claessens, Kleynen, 2011). Ножки поллиниев гибкие, после распускания цветка мы наблюдали, как поллинии выпадают из гнёзд пыльников и повисают на ножках над колонкой, легко приходя в движение при малейшем дуновении ветра. Вскоре они в движении соприкасаются с рыльцем пестика и прилипают к его липкой поверхности. Таким образом, практически все цветки бывают опылены и из каждого развивается плод. В отличие от предыдущих авторов мы наблюдали выпадение поллиниев не только в первый день распускания цветков, но иногда лишь на второй или даже третий день. Такая пауза может способствовать перекрёстному опылению с помощью насекомых, опыляющих близкий вид *O. oestriфера* и даже появлению природных гибридов, если учесть одновременное цветение и нередко совместное произрастание двух видов. Это событие маловероятно, однако образование природных гибридов между этими видами отмечено в литературе (Аверьянов, 2006; Фатерыга и др., 2018; Schremmer, 1959). На исследованной территории гибридные формы не обнаружены.

**Изучение семенной продуктивности.** В 2012 г. вследствие засухи цветущих растений было мало (около 5% в разных ценопопуляциях), плоды не найдены. 17% генеративных особей в 2016 г. плодов не образовали. В 2017-2018 гг. на одной особи обнаружили в среднем  $3,0 \pm 0,67$  плодов (от 1 до 7) при среднем числе цветков  $3,85 \pm 0,29$ . Число семян в одной коробочке в среднем  $26552,0 \pm 1095,1$ . Беззародышевых семян до 47,9% в разных популяциях в разные годы. Таким образом, успешное образование полноценных семян происходит не ежегодно, что в значительной степени зависит от погодных условий, а также от случайных причин в результате антропогенных воздействий.

Число семян в одной коробочке в зависимости от расположения её на соцветии показано в таблице 6.4.2.

Таблица 6.4.2.

Число семян в одном плоде на разных участках соцветия.

Местоположение плода	n	min	max	x	$\sigma$	m	V (%)
Верхняя часть соцветия	10	12228	20158	16919,90	2213,16	699,86	13,08
Средняя часть соцветия	10	20541	26247	23616,30	1929,46	610,15	8,17
Нижняя часть соцветия	10	23441	35173	28153,80	3892,18	1230,82	13,82

Примечание: n – число плодов; x – среднее значение признака;  $\sigma$  – среднее квадратическое отклонение; m – ошибка среднего; V – коэффициент вариации.

УПСП может достигать 102225,20, УРСП – 79656,0, тогда как РСП – 41500,78. В благоприятные годы в некоторых ценопопуляциях при доле беззародышевых семян от 10 до 24% одна генеративная особь образовывала в среднем 65126 семян.

**Морфология семян.** Семена относятся к Orchis-типу по классификации R. L. Dressler (Dressler, 1993). Форма семян булавовидная, с расширенной халазальной частью (Рис. 10 Приложения VIII). Цвет семян – серовато-бежевый. Число клеток семенной кожуры по продольной оси семени 8–10, поперёк обычно видны 4–6 клеток. Клетки почти все удлинённые, кроме 3–4 изодиаметрических на халазальном полюсе, антиклинальные стенки клеток прямые. Межклеточный бордюр гладкий, межклетники не выражены. Размер семенной кожуры  $507,3 \pm 15,4 \times 121,2 \pm 4,4$  мкм. Скульптурный рисунок – частый мелкий густой штрих, поперечный, иногда немного наклонный к продольной оси клетки, часто дуговидно изогнутый (Рис. 11 Приложения VIII). Зародыш овальный, размеры зародышей  $121,9 \pm 2,7 \times 82,1 \pm 1,8$  мкм. Индекс семени  $4,36 \pm 0,09$ , индекс зародыша  $1,5 \pm 0,02$ . Объём семени  $2,64 \pm 0,24 \text{ мм}^3 \times 10^{-3}$ , объём зародыша  $0,49 \pm 0,003 \text{ мм}^3 \times 10^{-3}$ , объём свободного воздушного пространства внутри семени –  $71,63 \pm 1,03\%$ .

Семена по размеру, форме и строению сходны с семенами других видов рода *Ophrys*, однако отчётливо отличаются от семян других родов семейства. Это позволяет использовать морфологические параметры семян для идентификации растений в полевых условиях.

**Консортивные связи.** Ранней весной на бескормице нами отмечено поедание розеточных листьев копытными животными. Листья иногда поедают голые слизи, а тубероиды – мышевидные грызуны. На цветоносах периодически наблюдали колонии тли, которую культивируют муравьи. Вид самоопыляемый.

**Угрозы и охрана.** Ввиду того, что *O. apifera* встречается гораздо реже других описанных видов орхидей в Сочинском Причерноморье, все негативные воздействия для этого вида опаснее. Сюда входят вытаптывание туристами и домашним скотом, а также уничтожение самих местообитаний в результате строительства, реконструкции инфраструктуры и пр. Наши предложения по организации новой ООПТ «Урочище Рассветное» преследует цель и сохранение офрис пчелоносной в числе других произрастающих там редких видов. В результате проведенных бесед с сотрудниками парка «Дендрарий» удалось достичь договорённости не выкашивать участок, на котором расположена популяция *O. apifera*.

## 6.5. *Ophrys oestriifera* – офрис оводоносная

**Распространение.** *O. oestriifera* – средиземноморско-переднеазиатский гляциальный реликтовый вид с ограниченным числом локалитетов и сокращающейся численностью, находящийся на северо-восточной границе ареала (Красная книга Краснодарского кр., 2017, Красная книга Ставропольского кр., 2002), распространён в Восточном Средиземноморье, Малой Азии и Иране, а также в Закавказье (Гроссгейм, 1940; Невский, 1935; Delforge, 2006).

В России встречается в Краснодарском крае, Крыму (Fateryga, Kreutz, 2014), на юге Ставропольского края (Иванов, Ковалёва, 2005), в Республиках Карачаево-Черкесской и Дагестане (Аверьянов, 2006; Вахрамеева и др., 2014; Раджи, 1981).

В низкогорьях Сочинского Причерноморья отмечен в нижнем течении рек Хоста, Западная Хоста, Мацеста, Агура, Псоу, Псезуапсе; окрестностях пос. Каменка, Монастырь, Красная Воля, Уч-дере, Солоники, Волковка, Барановка, Волконка, Аибга; в ущельях Ахцу, Дзыхринское и Ахштырское, р. Цусхвандж, у бухты Инал (Тимухин, 2003; 2003а), в Хостинском отделе КГПБЗ (Семагина, 1999). Нашими исследованиями подтверждено произрастание вида у Западной Хосты, в нижнем течении рек Хоста, Мацеста, Агура, Псезуапсе, Псоу, в окр. пос. Монастырь и Красная Воля. Вновь обнаружены местонахождения офрис оводоносной по р. Кудепста, Куапсе, Н. Хобза, Сочи, в окрестностях пос. Воронцовка, Прогресс, Абазинка, Краево-Армянское, К. Воля, Лазаревское и др., а также в черте города – на территориях парка Дендрарий, санаториев: им. Ворошилова, «Прогресс», «Мыс Видный» (Рис. 6 Приложения IV).

Можно утверждать, что *O. oestriifera* распространена в Сочинском Причерноморье довольно широко вдоль побережья Чёрного моря. Однако распространение прерывисто, ценопопуляции, как правило, редки и малочисленны.

**Экология и фитоценология.** *O. oestriifera* – факультативный гелиофит, произрастает на освещённых местах, но допускает и небольшое затенение, встречен даже на нескольких участках тенистого леса. Мезотроф и мезофит. Выдерживает непродолжительные морозы до 10–14°C, следствием которых бывает появление мелких линзовидных полупрозрачных участков ткани и пузырьков отслоившейся кутикулы на листьях. Промерзание влечёт образование мелких пятен некроза. Гибель листьев от мороза отмечена не была.

Местообитания преимущественно приурочены к местам близкого залегания известняка. Экспозиция склонов, склонов, как правило, южная, юго-восточная и

юго-западная, реже – западная, высота над уровнем моря от 40 до 405 м.

Основные места обитания – более-менее открытые, довольно сухие и среднеувлажнённые: разреженный полидоминантный широколиственный буково-грабово-дубовый лес, смешанный колхидский лес, опушки, поляны, несплошные кустарники. Вид отмечен во вторичных фитоценозах: на заброшенных плантациях и в старых колхозных садах окрестностей Большого Сочи, а также в парковой зоне города; часто на обочинах шоссе и лесных дорог, туристских троп.

Изучены пять ценопопуляций. ЦП 1 расположена на восточном склоне в рекреационной зоне в окр. пос. Виноградники, уклон до 5°, высота над уровнем моря 194 м, занимает площадь около 150 м<sup>2</sup>. Фитоценоз составляют *Fagus orientalis*, *Carpinus caucasica*, *C. orientalis*, *Tilia begoniifolia*, *Quercus iberica*, *Fraxinus excelsior*, *Acer cappadocicum*, *Acer campestre*, *Prunus avium* и др.; сомкнутость крон 0,6-0,7. Кустарниковый ярус представлен *R. colchicus*, *Euonymus europaea*, *E. latifolia* (L.) Miller, *Rubus anatolicus*, *Staphylea colchica*, сомкнутость полога от 5 до 20%; в травяном ярусе встречаются злаки, *Trifolium repens* L., *Prunella vulgaris* L., *Fragaria vesca* L., *Corydalis caucasica* DC., *Ranunculus ficaria* L. s.l., *Colchicum umbrosum* Steven, *Carex pendula* Hudson и др. виды осок, *Doronicum orientale* O. Hoffm., *Solidago caucasica* Kem.-Nath., и др.; проективное покрытие 20–30%. Здесь же встречены орхидеи: *Cephalanthera damasonium*, *Epipactis helleborine*, *Ophrys apifera*, *Orchis purpurea* subsp. *caucasica*, *Platanthera bifolia*.

ЦП 2 найдена на сыром участке леса площадью около 88 м<sup>2</sup> на пологом склоне северо-восточной экспозиции на высоте 214 м над ур. моря. Древесный ярус составляют *Quercus* sp., *Acer campestre*, *Fraxinus excelsior*, *Malus domestica*, сомкнутость крон 0,95, *Swida australis* составляет кустарниковый ярус, сомкнутость полога от 10%, встречаются *Smilax excelsa* и *Periploca graeca* L., в травяном ярусе среди редких злаков и осок встречаются *Allium ursinum* L., *Carpesium cernuum* L., *Tamus communis* L., *Phalacrogloma annuum* (L.) Dumort. и др., проективное покрытие не более 15%. На расстоянии не более 10 м встречено скопление *Orchis purpurea* subsp. *caucasica*.

ЦП 3 найдена на заброшенной плантации фундука и семечковых культур на северо-западном склоне, высота около 360 м над ур. моря, площадь участка не более 25 м<sup>2</sup>. По фундушнику уже поднимается подрост граба, алычи, шелковицы белой, сомкнутость крон не более 0,6, в кустарниковом ярусе – единичные особи *Rosa canina* и кустовой формы *Smilax excelsa*, сомкнутость полога – 20%, *Periploca graeca* встречается кое-где на деревьях, травяной ярус разрежен и невысок, представлен *Paspalum dilatatum*, *Plantago lanceolata*,



*Acinos arvensis*, *Physalis alkekengi* L., *Duchesnea indica*, *Prunella vulgaris* и др., проективное покрытие около 60%. Здесь же встречаются орхидеи: *Neotinea tridentata*, немного поодаль *Anacamptis pyramidalis*, *Serapis feldwegiana*, на более тенистых участках – *Platanthera bifolia* и *Neottia nidus-avis* (Рис. 1 Приложения IX).

ЦП 4 занимает часть часть описанного ранее местонахождения *A. pyramidalis* (ЦП 2). Площадь ЦП 4 составляет всего около 10 м<sup>2</sup> на пологом склоне западной экспозиции на высоте около 375 м над ур. моря. Древесный ярус здесь представлен *Quercus* sp., *Carpinus caucasicus*, *Fagus orientalis*, сомкнутость крон 60%. В кустарниковом ярусе отмечены преимущественно *Rubus anatolicus*, *Cornus mas*, *Swida australis* и кустовая форма *Smilax excelsa*, сомкнутость полога от 20 до 40%. В травяном ярусе преобладают *Paspalum dilatatum*, *Ajuga reptans*, *Leontodon autumnalis*, *Viola odorata*, *Fragaria vesca* и др., проективное покрытие – 30%. Рядом произрастают особи *A. pyramidalis*, на смежных участках – *Dactylorhiza urvilleana*, *Orchis mascula*, *Platanthera bifolia*, *Spiranthes spiralis*, *Stevaniella satyrioides*.

ЦП 5 расположена в светлом буково-грабовом лесу с примесью *Acer cappadocicum* на склоне западной экспозиции с сомкнутостью крон 0,7, площадь 32 м<sup>2</sup> на высоте 370 м над ур. моря. В кустарниковом ярусе – 2 небольшие куртины *Rosa canina*, *Swida australis*, *Eonimus europaea*, перевитые *Smilax excelsa*, *Periploca graeca*, сомкнутость полога 20 %, травяной ярус представлен *Helleborus caucasicus* A.Br., *Dentaria quinquefolia*, *Arum orientale* M.Bieb., *Cyclamen coum* Miller subsp. *coum*, *Brachypodium sylvaticum* (Hudson) P.Beauv., *Trachystemon orientalis* (L.) G.Don fil., *Geranium robertianum* L. с проективным покрытием 30%. Здесь же произрастают *Anacamptis pyramidalis*, *Cephalanthera rubra*, *Orchis mascula*, *O. purpurea* subsp. *caucasica*.

**Морфология** (Рис. 2–11 Приложения IX). Генеративные особи имеют зимнюю розетку листьев и летний центральный побег, несущий листья и цветки, структура побега аналогична *O. apifera*. Подземная часть представлена округлым тубероидом 10–18 × 9–15 мм (летом двумя) и 6–8 неветвящимися придаточными корнями, длиной 20–50 мм, равномерно утолщёнными по всей длине.

Листья широколанцетные, более узкие к середине розетки и на стебле, с серебристым налётом, с ровным краем, устьица расположены только на нижней поверхности листа. Число розеточных листьев колеблется у генеративных особей от 3 до 6, максимальные размеры – 122 × 39 мм. Продольных жилок на листьях взрослых особей чаще 15–17, но бывает и больше, до 31 (у самых крупных экземпляров). Хорошо заметны также изогнутые

поперечные жилки. Стеблевых листьев обычно 4–5 (максимум 7).

Стебель цилиндрический, прямой. Прицветники зелёные, длиннее завязи, длиной 20–53 мм (в среднем 35,0 мм). Цветки крупные, соцветие редкое. Отмечены широкие вариации окраски и формы губы. Плоды веретеновидной формы, гладкие, прижаты к стеблю в вертикальном положении. Размеры плодов – длина в среднем  $22,09 \pm 0,57$  (25–35) мм и толщина  $7,92 \pm 0,23$  (6–10) мм.

Редкость вида не позволяет часто пользоваться выкапыванием для исследований. Нами лишь однажды проведена выборочная выкопка 11 разновозрастных особей из многочисленной популяции для определения структуры подземной части. Растения были сфотографированы, измерены и высажены обратно. В результате установлены размеры подземных органов разных онтогенетических состояний.

Выделены возрастные состояния особей, при этом за основу приняты данные Е. А. Переборы (2011) с учётом особенностей местных ценопопуляций. Временно нецветущие экземпляры, по параметрам розетки соответствующие генеративным, отнесены к группе вигинильных (табл. 6.5.1). Сплошной подсчёт особей разных онтогенетических состояний проводили по всей площади ценопопуляций.

Таким образом, ювенильные (j) – растения с одним узким почти полностью свёрнутым в трубочку листом с 3-мя жилками, одним корнем 3–4 мм длиной и одним тубероидом размерами 1–1,5 × 1–2 мм; имматурные (im) – либо с одним листом, более широким и развёрнутым, по длине соизмеримым с размерами листьев взрослой особи, либо с двумя меньшими листьями с 7–9 жилками, с 3–4 корнями по 4–10 мм длиной и тубероидом размерами 7–8 × 4,5–5 мм; виргинильные (v) – растения с двумя и более листьями, по размерам близкими к розеточным листьям генеративных растений или даже их превосходящими с 11–15 жилками, с 5–6 корнями длиной 8–24 мм и тубероидом размерами 9–14 × 9–10 мм. Необходимо отметить большую зависимость размерных характеристик от мощности особи и от благоприятности условий произрастания.

Таблица 6.5.1

Основные морфометрические характеристики особей *O. oestrifera* разных онтогенетических состояний.

Показатель	j	im	v	g
Число листьев	1	2	$4,77 \pm 0,24$ (3; 7)	$5,57 \pm 0,31$ (3; 9)
Длина max листа, мм	$13,09 \pm 0,46$ (9,1; 16,9)	$51,85 \pm 1,22$ (42,7; 60,3)	$63,44 \pm 3,32$ (40,3; 90,2)	$87,33 \pm 4,44$ (50; 136)

Ширина max листа, мм	1,51 ± 0,07 (2,9; 2,0)	6,85 ± 0,3 (5,1; 9,9)	15,71 ± 0,3 (12,8; 17,9)	18,14 ± 0,7 (13; 27,6)
Число жилок листа	3,27 ± 0,21 (1; 7)	7,8 ± 0,25 (5; 11)	13,6 ± 0,32 (11; 17)	20,0 ± 0,56 (15; 25)
Высота растения, мм	–	–	–	435,3 ± 24,9 (258; 768)
Длина соцветия, мм	–	–	–	121,6 ± 10,0 (58,6; 241)
Число цветков	–	–	–	5,17 ± 0,46 (2;12)
Толщина стебля, мм	–	–	–	4,73 ± 0,22 (2,9; 6,3)
Толщ. оси соцветия, мм	–	–	–	2,64 ± 0,11 (2,0; 3,9)

Примечание: в ячейках указано среднее значение признака ± ошибка среднего, в скобках – min и max значение; j – ювенильные особи, im – имматурные, v – виргинильные (вегетативные) и временно нецветущие генеративные, g – цветущие генеративные. У генеративных особей учитывали листья стеблевые и остатки зимних розеточных.

**Численность и динамика онтогенетических спектров.** Из встреченных нами ЦП лишь 8 имели численность выше 50 экз., остальные, как правило, гораздо меньше. Нами рассматривается численность 5-ти изученных ЦП (рис. 6.5.1). За период наблюдений она оставалась более-менее стабильной, только в последние годы наблюдается тенденция к её снижению, что особенно заметно в ЦП 1. Возможно, мы наблюдаем спад возобновления, т. к. внешние условия произрастания практически не изменились. Этот вывод может быть проверен в ходе дальнейшего наблюдения.

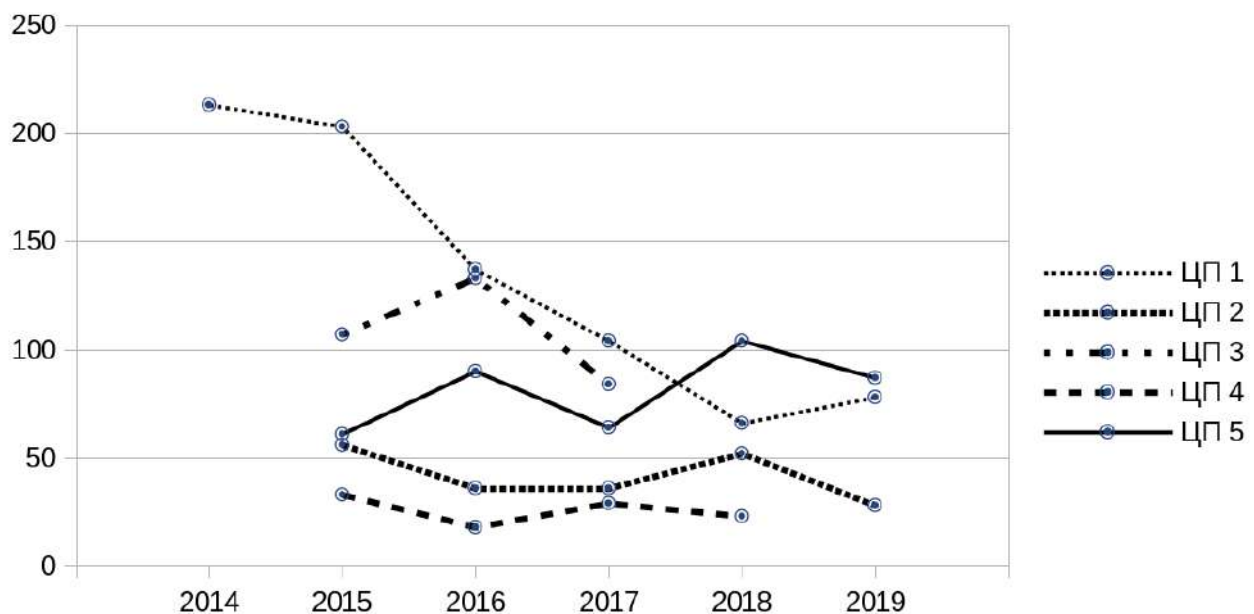


Рис. 6.5.1. Динамика численности особей ценопопуляций 1–5 *Ophrys oestrifera* в Сочинском Причерноморье за годы наблюдения.

Для офрис оводоносной характерен полный онтогенез по Жуковой (1995), тип А, подтип А2. Однако нами отмечены случаи вегетативного размножения генеративных особей,

что соответствует типу В.

Наблюдения в течение 2014–2019 годов позволили проследить динамику онтогенетических спектров в пяти вышеупомянутых ЦП (рис. 6.5.2 и 6.5.3).

Онтогенетические спектры правосторонние с максимумом на виргинильных или генеративных растениях. Ценопопуляции 1,4 и 5 – нормальные и полночленные, 2 и 3 могут быть временно неполночленными, т.к. в отдельные годы отсутствуют ювенильные особи. Все они имеют признаки нормальных, полночленных, которые находятся в оптимальном состоянии. Основной способ возобновления семенной. Однако отмечено довольно широкое варьирование спектров по годам. Связано оно, видимо, с колебаниями уровня увлажнённости. После длительных летних засух, особенно несколько лет подряд, многие из генеративных особей не цветут, оказываясь в категории вегетативных. Таким годом стал, например, 2017. Затем в годы с более благоприятными погодными условиями число цветущих особей резко возрастает. Для ЦП 1 и 5 таким годом стал 2019-й, для ЦП 2 и 4 – 2018 г. При этом наблюдалась некоторая асинхронность в описанных изменениях, связанная, видимо, с разными абиотическими условиями произрастания.

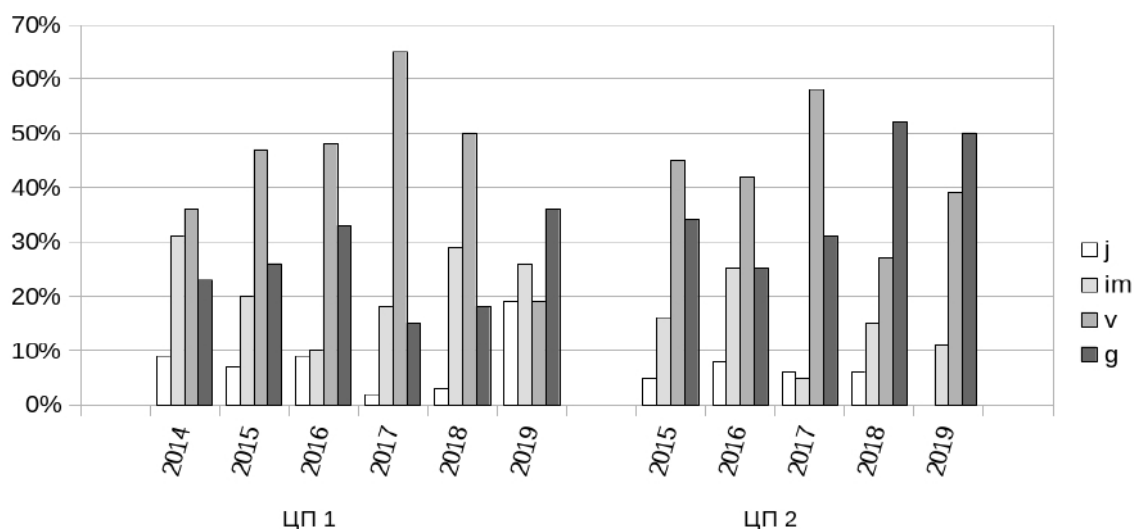


Рис. 6.5.2. Динамика онтогенетических спектров ценопопуляций 1 и 2 *Ophrys oestrifera* в Сочинском Причерноморье за годы наблюдения.

**Сезонный цикл развития.** По нашим наблюдениям самое раннее появление трубочки листьев новой розетки отмечено 28.08.2013. Массовое раскрытие розеток происходит в начале – середине октября (8-11.10.2012; 10-22.10.2013, 18.10.2014 и др.). В конце апреля – начале мая поднимаются цветоносы (24.04. 2012, 11.05.2013, 05.05.2014 и др.), раскрытие первого цветка отмечено 16.05.2013. Окончанием цветения считаем

последнюю дату, когда ещё можно увидеть старые цветки на верхушке цветоноса – обычно это конец июня (24.06.2013). Отмирание листьев отмечается во влажные годы после созревания плодов (в июле), но при более сухих погодных условиях оно начинается ещё во время цветения.

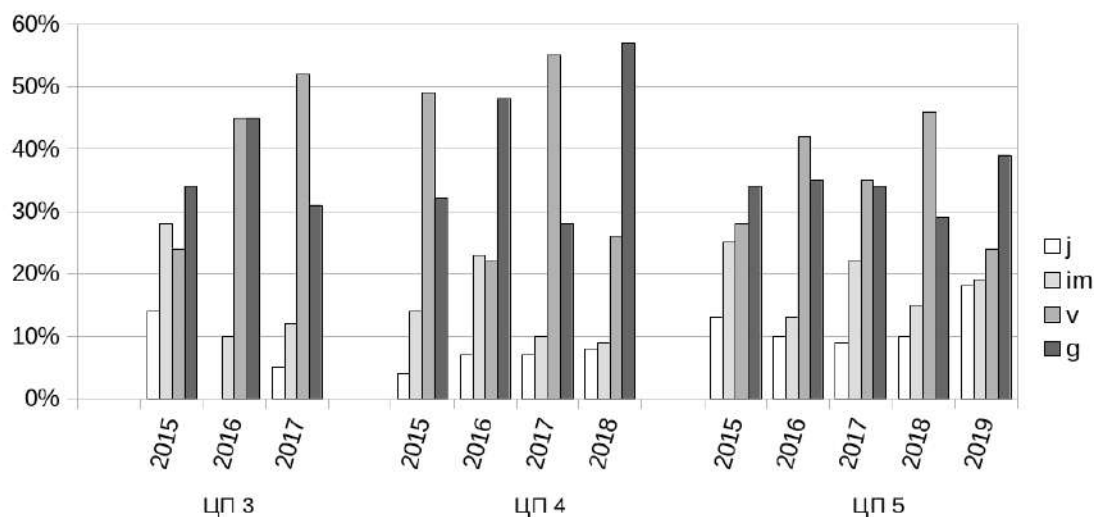


Рис. 6.5.3. Динамика онтогенетических спектров ценопопуляций 3–5 *Ophrys oestrifera* в Сочинском Причерноморье за годы наблюдения.

Итак, период вегетации *O. oestrifera* в Сочинском Причерноморье продолжается от 9 до 10 месяцев, формирование цветоноса до начала цветения занимает 3 недели, цветение длится один месяц, созревание семян – три–четыре недели. Период покоя включает вторую половину лета и начало осени. При этом индивидуальный разброс укладывается в плюс-минус неделю, а отклонения от приведённых сроков по годам в зависимости от погодных условий может составлять до трёх недель. Неблагоприятные (засушливые) годы характеризуются сокращением числа цветущих особей.

Замечено, что сроки цветения отличаются тем больше, чем дальше по побережью разбросаны местообитания представителей вида. В 2013 и 2014 годах цветение в Туапсинском районе начиналось на неделю раньше, чем в окрестностях Сочи, в Геленджикском районе сдвиг составлял около месяца, а в Новороссийском – от 1,5 до 2-х месяцев. Возможно, основную роль здесь играет скорость прогревания почв весной и более ранние сроки наступления летней засухи. При этом в Крыму сроки цветения по данным А. В. Фатерыги и К. Кройтца (Fateryga, Kreutz, 2014) растянуты на долгий период с марта по июнь месяц, т. е. включают все варианты сроков цветения вида на Черноморском побережье Кавказа, что, вероятно, определяется разной высотой местонахождений над уровнем моря.

**Размножение.** Офрис оводоносная считается облигатно аллогамным видом (Дарвин, 1928; Вахрамеева, 1991; Иванов, Холодов, Фатерыга, 2009). В наших наблюдениях отмечены только два случая выпадения поллиния из пыльцевого гнезда (что открывает возможность последующего самоопыления под влиянием колебаний цветоноса), в то же время, это в норме наблюдается у *Ophrys apifera*.

Преобладание семенного размножения подтверждается возрастной и пространственной структурой популяций (наличие молодых растений и образование их групп на некотором расстоянии вокруг крупных особей). Уровень плодообразования низок, т. к. большой процент цветоносов ко времени диссеминации бывает повреждён. На сохранившихся цветоносах обычно по 1–3, максимум 5 плодов, чаще – ни одного. Еще одной причиной плохого плодообразования может быть низкая численность насекомых – опылителей.

Отмечено, что самые мощные экземпляры цветут ежегодно, остальные – с перерывами в 2–3 и более сезонов.

Прорастание семян затруднено в местах с обильным листовым опадом. Напротив, прорастанию способствует попадание на освобождённую от подстилки почву и втаптывание семян в почву людьми и животными. Этим можно объяснить частые встречи офрис оводоносной вдоль дорог и троп.

Несомненно и наличие вегетативного размножения с разной степенью омоложения: нередко встречаются двойные и тройные розетки, в которых отдельные особи близки по размерам листьев и числу жилок листа. Яркий пример – маркированный экземпляр *O. oestriifera* у обочины шоссе в 3 км от пос. Хоста, где ежегодно в июне происходит выкашивание травы. Зимой 2011 г. это была крупная одиночная розетка, к зиме 2014 года количество розеток постепенно увеличилось до 5–ти, причём отчётливо выделялась материнская особь и дочерние (у которых меньше листьев и жилок листа). Очевидно, ежегодная потеря цветоносов стимулировала вегетативное размножение, как это наблюдается в других семействах однодольных (ландыши, цикламены). В последующие годы отмечено снижение числа особей этой группы – в 2016 и 2017 годах оставалось 3 экз., в 2018 – 2, в 2019 – 1 экземпляр.

**Изучение семенной продуктивности** показало, что одна особь может нести в среднем  $2,44 \pm 0,15$  плодов (от 1 до 6) при среднем числе цветков  $7,09 \pm 0,44$ . Число семян в одной коробочке в среднем  $13472,0 \pm 144,12$ . Этот показатель совпадает с данными,

указанными для этого вида в книге Е. А. Переборы, где максимальное число семян в одном плоде было 13667 (Перебора, 2011).

Число семян в одной коробочке в зависимости от расположения её на соцветии показано в таблице 6.5.2.

Таблица 6.5.2.

Число семян *O. oestrifera* в одном плоде на разных участках соцветия.

Местоположение плода	n	min	max	x	$\sigma$	m	V (%)
Верхняя часть соцветия	10	7358	10663	8817,70	1116,54	353,08	12,66
Средняя часть соцветия	10	9860	15764	11970,70	2000,21	632,52	16,71
Нижняя часть соцветия	10	12011	21579	16184,00	2579,57	815,73	15,94

Примечание: n – число плодов; x – среднее значение признака;  $\sigma$  – среднеквадратическое отклонение; m – ошибка среднего; V – коэффициент вариации.

Беззародышевых семян отмечено от 5 до 37,6% в разных популяциях в разные годы. УПСП может достигать 95522,15, УРСП – 32873,63, тогда как РСП – 20513,15. Судя по широте распространения вида в Российском Причерноморье, такой уровень семенной продуктивности вполне обеспечивает самоподдержание ценопопуляций.

**Морфология семян.** Семена относятся к Orchis-типу по классификации R. L. Dressler (Dressler, 1993). Форма булавовидная, с расширенной халазальной частью, при этом может наблюдаться сужение над областью зародыша (Рис. 12 Приложения IX). Клетки семенной оболочки практически одинаковые, прямоугольные, с ровным межклеточным бордюром. Антиклинальные стенки клеток прямые. Число клеток вдоль оболочки – 4 (5–7) 9, поперёк видны обычно 6–7 клеток. Межклетники не выражены. На периклинальных стенках клеток семенной кожуры отчётливо заметен скульптурный рисунок в виде частых поперечных или чуть наклонных штрихов, иногда изогнутых (Рис. 13 Приложения IX). При наложении краёв смежных клеток образуется рисунок в виде косой сетки.

Размер семенной кожуры  $664,91 \pm 40,12 \times 144,6 \pm 2,2$  мкм. Зародыш овальный, с плотной текстурой, с едва заметным остатком суспензора, размеры зародышей  $121,7 \pm 1,4 \times 79,7 \pm 1,2$  мкм. Индекс семени  $3,40 \pm 0,07$ , индекс зародыша  $1,55 \pm 0,03$ . Объём семени  $2,67 \pm 0,001$  мм<sup>3</sup>  $\times 10^{-3}$ , объём зародыша  $0,42 \pm 0,01$  мм<sup>3</sup>  $\times 10^{-3}$ , объём свободного воздушного пространства внутри семени – 83,53  $\pm 0,79\%$ . Цвет семян коричневый.

**Консортивные связи.** Отмечено повреждение листьев голыми слизнями; однажды

наблюдала слизня, съевшего почти все листья розетки и продвигающегося внутрь в направлении тубероида. Тубероиды иногда выступают в виде кормового объекта и для мышевидных грызунов. Ранней весной отмечено поедание розеточных листьев копытными животными. Цветоносы нередко поражаются тлём, которую культивируют муравьи.

**Угрозы и охрана.** Влияние антропогенного пресса на существование вида значительно и двойственно. Умеренный выпас и уничтожение лесов окрестностей пригородов и посёлков способствует расселению вида и увеличению его численности, тогда как усиленное вытаптывание приводит к деградации местообитаний и выпадению вида. Разрушение местообитаний при строительстве и реконструкции шоссейных дорог сокращает число популяций, как это наблюдается для всех видов орхидей Сочинского Причерноморья. Офрис оводоносная охраняется в Хостинском отделе КГПБЗ, а также входит в список редких растений вновь организуемой ООПТ регионального значения «Орхидейная поляна». Многие ЦП охраняются также в Сочинском национальном парке.



## 6.6. *Spiranthes spiralis* – скрученник спиральный

**Распространение.** Ареал европейско-малоазиатский. Распространен от Юж. Швеции до Испании, Италии, Сев. Африки и Малой Азии (Невский, 1935; Смольянинова, 1976; Delforge, 1995; Baumann et al., 2006), на Карпатах и в Прикарпатье, на Кавказе (Грузия, Азербайджан, Россия).

На территории Российской Федерации вид встречается на юге Краснодарского края, в Республиках Адыгея и Дагестане – Дербентский, Табасаранский и Буйнакский районы (Красная книга Республики Дагестан, 1998; Тимухин, 2003; Аверьянов, 2006; Солодько, Макарова, 2011; Вахрамеева и др., 2014).

В Сочинском Причерноморье по данным А. С. Солодько и П. В. Кирий (Солодько, Кирий, 2002) вид встречается спорадически, конкретно указано только урочище Салхино в бассейне р. Псоу. На территории Кавказского государственного природного биосферного заповедника (Семагина, 1999; Тимухин, 2003) встречен только в Хостинском отделе (в Тисо-самшитовой роще в нижнем течении р. Хоста), а также в окр. пос. Вишнёвка, им. Кирова, Каменка, Советквадже, Лазаревское, Хоста, Адлер, по р. З. и В. Дагомыс, Кудепста, в междуречье Кудепсты и Псахо, ур. Орлиные скалы, ущ. Ахштырь, лесопарке Юбилейный (Лебедева, 1994; Семагина, 1999; Тимухин, 2002, 2003а; Тимухин, Туниев, 2017). В наших исследованиях подтверждено произрастание вида в Тисо-самшитовой роще, в окр. пос. Хоста, Адлер, Лазаревское, Вишнёвка, Кудепста, Монастырь, по р. Кудепста, а также вновь обнаружены местонахождения в окр. пос. Гумария, Молдовка, Липники, Галицыно, Красная Воля, Виноградник, Рассвет, Хлебороб, Илларионовка, Калиновое Озеро, Воронцовка, Прогресс, Абазинка, Вардане и др., а также в черте городской застройки Сочи: парки санаториях им. Ворошилова, "Золотой Колос", "Кудепста", "Мыс Видный" (Рис. 7 Приложения IV).

**Экология и фитоценология.** *Spiranthes spiralis* — гелиофит, однако в Сочинском Причерноморье есть отдельные ценопопуляции и в затенённых местообитаниях (например, ЦП 3 и 5). Мезотроф и мезотерм. Условия увлажнения в его местообитаниях варьируют существенно, но чаще это сухие склоны. Промерзание в период непродолжительных морозов растениям не вредит.

Вид встречается на лугах, опушках, по светлым участкам леса, а также неоднократно отмечен в старых садах и даже в парках на побережье. Отдельные популяции в Адлерском и Хостинском районах занимают площади в несколько гектар. Однако между указанными

местонахождениями есть обширные территории, на которых особи *S. spiralis* не произрастают.

Местообитания вида, как правило, располагаются на склонах восточной, южной или западной экспозиции, часто на участках, подверженных антропогенному влиянию, многие биоценозы нарушены в значительной степени. Обследованы пять типов местообитаний – сухой луг, опушка леса, светлый лес, заброшенный сад и приморский парк.

ЦП 1: участок площадью около 300 м<sup>2</sup> на высоте 59 м над ур. моря; луговой фитоценоз, максимальная освещённость, почва уплотнена, плохо аэрируется из-за постоянного вытаптывания домашними копытными и людьми, условия увлажнения неблагоприятны. Травостой невысокий, преобладают злаки, осоки, а также растут *Agrimonia eupatoria* L., *Glechoma hederacea* L., *Plantago lanceolata* L., *Taraxacum* sp., *Trifolium repens* L., проективное покрытие – 100%. Здесь также встречаются *Orchis purpurea* subsp. *caucasica* и *Ophrys oestrifera*.

ЦП 2: небольшие полянки на опушке леса на склоне восточной экспозиции на высоте 420 м над ур. моря. В древостое доминируют *Fagus orientalis*, *Carpinus caucasicum*, *Carpinus orientalis*, сомкнутость крон – не более 0,15, в кустарниковом ярусе представлены *Rosa canina*, *Smilax excelca*, *Rubus anatolicus*. В травяном ярусе преобладают *Plantago lanceolata*, *Bellis perennis* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Cichorium intybus* L., *Trifolium repens* L., *Prunella vulgaris* L., *Leontodon autumnalis* L., *Acinos arvensis* (Lam.) Dandy и др.; проективное покрытие около 60%. Отмечено воздействие выпаса скота и рекреации, но почва под кустарником и в колючих зарослях гораздо более рыхлая и тёмная, чем на лугах, лучше увлажнена. Здесь встречаются также орхидеи: *Anacamptis pyramidalis*, *A. morio* subsp. *caucasica*, *Ophrys oestrifera*.

ЦП 3: высокоствольный буково-грабовый лес на юго-восточном склоне на высоте около 150 м над ур. моря; площадь не менее 2 га. Древесный ярус представлен *Fagus orientalis*, *Carpinus caucasicum*, *Taxus baccata*, встречается *Buxus colchicus*, сомкнутость крон – 0,9. Кустарники редки, встречены *Crataegus pentagyna* Waldst. et Kit., *Ruscus colchicus*, *Ruscus aculeatus*. В травяном ярусе нередок *Epimedium colchicum*, встречаются *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Salvia glutinosa* L., *Doronicum orientale*, *Galanthus woronowii* Losinsk., *Cyclamen coum* Miller subsp. *caucasicum* (K. Koch) O. Schwarz, *Sanicula europea* L., *Solidago caucasica* Kem.-Nath., *Trachystemon orientalis*, проективное покрытие – не более 20%. Почвы светло-бурые лесные, с подстилкой из опавших листьев. Из орхидей здесь произрастают:

*Limodorum abortivum*, *Orchis mascula*, *O. purpurea* subsp. *caucasica*, *O. provincialis*, *Ophrys oestriifera*, *Steveniella satyrioides* (Рис. 1 Приложения X).

ЦП 4: заброшенный сад на юго-западном склоне на высоте 370 м над ур. моря, площадь 640 м<sup>2</sup>. Сообщество составляют культивируемые ранее *Quercus suber*, *Laurus nobilis* L., *Malus domestica* Borkh., а также *Carpinus caucasicus*, *Alnus glutinosa*, *Cornus mas*, *Swida australis* и др. Сомкнутость крон – 0,2–0,4. В травяном ярусе преобладают *Paspalum dilatatum*, *Ajuga reptans* L., *Leontodon autumnalis*, *Viola odorata* L., *Fragaria vesca* L., *Plantago lanceolata*, *Anagallis arvensis* L., проективное покрытие – 90%. Здесь же найдены орхидные *Anacamptis pyramidalis*, *A. morio* subsp. *caucasica*, *Neotinea tridentata*, *Orchis mascula*, *O. purpurea* subsp. *caucasica*, *Ophrys apifera*, *O. oestriifera*, *Serapias orientalis* subsp. *feldwegiana*.

ЦП 5: газон парка Центрального военного санатория им. К. А. Ворошилова в г. Сочи. Южный склон на высоте около 50 м. *S. spiralis* произрастает в окружении *Trachycarpus fortunei* H. Wendl., *Cedrus deodara* (Roxb.) G. Don fil., *Ligustrum lucidum* Aiton fil., *Hovenia dulcis* Thunb., *Liquidambar styraciflua* L., сомкнутость крон – 0,4–0,6. В травяном ярусе встречаются *Paspalum dilatatum*, *Plantago lanceolata*, *Prunella vulgaris*, *Leontodon autumnalis*, *Glechoma hederacea*, проективное покрытие – около 70%. Почва глинистая, на значительных участках покрытая мхом. Другие виды орхидных не отмечены. По территории Большого Сочи скрученник спиральный встречен в нескольких парковых насаждениях.

Кроме вышеперечисленных местонахождений отдельные небольшие группы (по 3–6 экземпляров) встречены по обочинам дорог среди лесных массивов.

**Морфология** (Рис 2–10 Приложения X). У генеративных особей на укороченном вертикальном подземном корневище в период цветения расположены 1–4 (до 6–7) утолщённых корня цилиндрической формы, иногда изогнутых, густо покрытых длинными очень тонкими белыми спутанными корневыми волосками. Размеры утолщённых корней – 3,8–6,2 × 0,8–1,4 см. Корневище часто практически не видно, но иногда его участки достигают длины 0,5 см. Длина корневища зависит, видимо, от глубины его залегания в грунте.

Розетка листьев зимой может выглядеть компактной, с широкими сидячими листьями, либо более рыхлой, с длинными листьями. Такая разница определена толщиной почвенного слоя над корневищем. Чем больше слой, тем большая часть листа остаётся под землёй, тем компактнее выглядит розетка. При зимнем обследовании местообитаний именно углубленность центра розетки помогает хорошо отличать скрученник от растущих рядом особей подорожника (*Plantago lanceolata*).

Устьица расположены и на верхней, и на нижней поверхности листьев. Это позволяет достоверно отличить *S. spiralis* от других видов зимнезелёных орхидей даже по фрагменту листа. В центре розетки всегда присутствует один или два развивающихся листа, имеющих форму узкого конуса длиной 3–11 мм с 1–3 жилками. Число жилок листа у одной особи максимально на листьях в средней части розетки, на первом снизу зелёном листе на две жилки меньше; на верхнем развитом листе – на 2–4 жилки меньше. Форма листьев может различаться в зависимости от условий освещённости. На открытых солнцу местах развиваются широкие короткие листья, в тени – более узкие и вытянутые.

Генеративное растение в сентябре-декабре имеет короткое вертикальное подземное корневище, на нём несколько утолщённых корней и прямой тонкий цветонос с укороченными прицветниковидными стеблевыми листьями и длинным многоцветковым соцветием. Стеблевые листья зелёные с белёсым плёнчатым краем, остроконечные, отгиб не формирующие. Таких листьев по стеблю обычно 5, реже до 7. Прицветные листья зелёные, с белёсым плёнчатым краем, остроконечные с широким основанием, вдвое длиннее завязи (или чуть меньше). Рядом со стеблем, являющимся терминальным продолжением розетки листьев минувшего вегетативного сезона, из боковой почки корневища формируется молодая розетка листьев. Таким образом, одновременное расположение на одном стебле розеточных и стеблевых листьев практически не встречается. Генеративный побег при этом можно назвать безрозеточным.

Цветки в 90–95% случаев расположены на оси соцветия по спирали, обычно по часовой стрелке, реже против. В остальных случаях цветки располагаются с одной стороны соцветия вертикальным рядом. Крутизна спирали варьирует от половины оборота до 8 полных оборотов. Число оборотов спирали не зависит от условий освещённости и увлажнения, однако у мощных растений это явление выражено сильнее.

Трижды встречены особи, образовавшие 2 цветоноса и однажды – экземпляр с тремя цветоносами.

Завязь не скручена, ресупинация достигается небольшим сгибанием основания завязи внутрь и вбок и таким образом цветок выставляется горизонтально губой вниз на другую сторону цветоноса. Плоды бочоноковидные. Длина семенной коробочки в среднем  $7,03 \pm 0,06$  мм.

Морфометрическое обследование генеративных особей было проведено в разных популяциях. Данные представлены в таблице 6.6.1. Различия в показателях из разных местообитаний не являются статистически значимыми.

Сильнее других показателей варьируют длина цветоноса и в некоторых местообитаниях – ширина листа. Варьирование размеров листьев заметнее в опушечных, а также в садовой и парковой популяциях, где места обитания включают и открытые участки, и заросли кустарников, и полутень по краю леса. Очевидно, это определяется разными условиями освещённости и увлажнения. Самые низкорослые особи (4 см) отмечены на открытых луговых участках с уплотнённой почвой. Наиболее крупные экземпляры (39–41 см) встречались на затенённых участках, в зарослях кустарников.

Растения виргинильного онтогенетического состояния характеризуются наличием розетки листьев. Размеры листьев и число жилок совпадают с таковыми у генеративных особей.

Имматурные особи имеют два листа, более крупный из них второй, его размеры в среднем  $1,14 \pm 0,17 \times 0,52 \pm 0,34$  мм с 3–5 жилками, а также 1–2 утолщённых корня.

Ювенильные особи отличаются наличием всего одного зелёного листа с размерами в среднем  $0,97 \pm 0,23 \times 0,31 \pm 0,08$  мм с 1–3 жилками и одним утолщённым корнем.

Аналогичную структуру имели ювенильные и имматурные особи, описанные с Карпат (Loya, Garonenko, 2007).

На исследованной территории во всех местах произрастания наблюдается групповое размещение особей, от 2 до 11 особей в группе. Расстояние между ними практически отсутствует, розетки располагаются вплотную друг к другу. В таких группах были обнаружены особи, на корневище которых имелись по 2 розетки листьев, от одной из них отходил цветонос (либо цветоносов не было), а в основании каждой розетки имелись утолщённые корни. На основании данных наблюдений можно предположить, что некоторая часть особей в группах могла возникнуть в результате вегетативного размножения. В лесной популяции из 58 растений 25 встречены в группах, а это более 43%. В небольшой луговой популяции на 22 одиночных растения пришлось 16 в группах, что составило 42%. Одна из популяций, расположенная на сильно вымытом и выбитом копытами травоядных склоне, включает 8 групп по 3–8 растений (83%) и всего 5 одиночных. В луговых популяциях в среднем 15–25% особей произрастают в тесных группах.

В научной литературе указывается, как правило, присутствие 2–3 утолщённых корней. Только в испанских популяциях отмечено до 6 корней (Flora Ibérica, 2005). В исследованных нами популяциях число корней было от 1 до 7, у мощных экземпляров 4–7, что может свидетельствовать о благоприятных условиях существования вида в Сочинском Причерноморье. Появление 2–3 цветоносов, которое мы наблюдаем у некоторых особей,

также, по мнению И. В. Татаренко (личное сообщение), может быть следствием благоприятных условий произрастания.

В целом размеры, число листьев и цветков совпадают с данными, приведенными в отечественной литературе (Аверьянов, 1998, 2006; Татаренко, 1996, 2015; Вахрамеева и др., 2014).

Максимальная высота растений кавказских популяций несколько больше, чем в Центральной Европе, Британии, Испании и Италии (7–27 см, до 36 см, Rossi 2002; Vlčko et al., 2003; Flora Iberica, 2005; Hoskovec, 2007; Jacquemyn, Hutchings, 2010), значительно больше, чем в Закарпатье (14,8±1,7, до 25,5 см, Бурлака, 2012), и больше соответствует данным из Турции (до 40 см, Hartog, 1999, цит. по Jacquemyn, Hutchings, 2010). Число цветков также несколько выше в исследованных популяциях (в среднем – 19–22, максимум – 42 цветка), чем можно встретить в упомянутых источниках (до 30, в Закарпатье – до 21).

Таблица 6.6.1.

Морфометрические показатели генеративных особей из разных популяций *S. spiralis*

Показатель	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 3	ЦП 4	ЦП 5
Высота растений, см	14,77 ± 0,56 / 31,5	21,23 ± 0,68 / 27,3	22,84 ± 1,21 / 29,1	24,77 ± 0,97 / 23,1	19,54 ± 0,69 / 24,5
Длина соцветия, см	7,83 ± 0,34 / 35,8	8,41 ± 0,36 / 36,1	11,22 ± 0,84 / 41,1	10,26 ± 0,62 / 35,5	7,35 ± 0,49 / 46,1
Число цветков	21,9 ± 0,76 / 32,1	19,12 ± 0,78 / 34,8	21,5 ± 1,31 / 34,2	22,1 ± 0,83 / 24,3	18,9 ± 1,14 / 35,1
Число листьев	6,9 ± 0,19 / 22,3	4,3 ± 0,15 / 29,5	5,5 ± 0,25 / 32,1	5,6 ± 0,21 / 26,4	7,3 ± 0,34 / 30,3
Длина 3-го листа, см	3,30 ± 0,18 / 35,2	3,46 ± 0,14 / 33,0	4,22 ± 0,16 / 26,3	3,52 ± 0,12 / 23,7	5,09 ± 0,19 / 21,7
Ширина 3-го листа, см	1,40±0,48 / 23,7	1,45±0,46 / 30,3	1,78±0,09 / 43,3	1,50±0,37 / 18,5	1,96±0,56 / 18,6
Число жилок 3-го листа	9,1 ± 0,43 / 26,5	7,9 ± 0,25 / 26,8	8,1 ± 0,24 / 18,8	8,4 ± 0,31 / 24,4	10,3 ± 0,38 / 21,2

Примечание: в числителе даны средние значения признака ± ошибка среднего, в знаменателе – коэффициент вариации (%).

**Численность и динамика онтогенетических спектров.** Самые малочисленные местонахождения обнаружены в 3 км от с. Воронцовка (1 экз.), в окр. с. Молдовка (6 экз.) и в окр. с. Гумария (7 экз.) Адлерского р-на. Многочисленная популяция найдена у с. Прогресс Хостинского р-на (329 м над ур. моря). Здесь в 2013–2017 гг. мы наблюдали сотни растений на участке площадью около 1,5 га, плотность местами достигала 25 экз./м<sup>2</sup>.

Наблюдения на пяти постоянных пробных площадках в течение 4–6 лет показали изменения численности популяций (рис. 6.6.1). В 2016 г. рост численности отмечен во всех изученных популяциях, кроме одной (ЦП 5) – на газоне парка. Наибольшие значения этого

показателя отмечены в заброшенном саду (ЦП 4) и на полянках на опушке леса (ЦП 2).

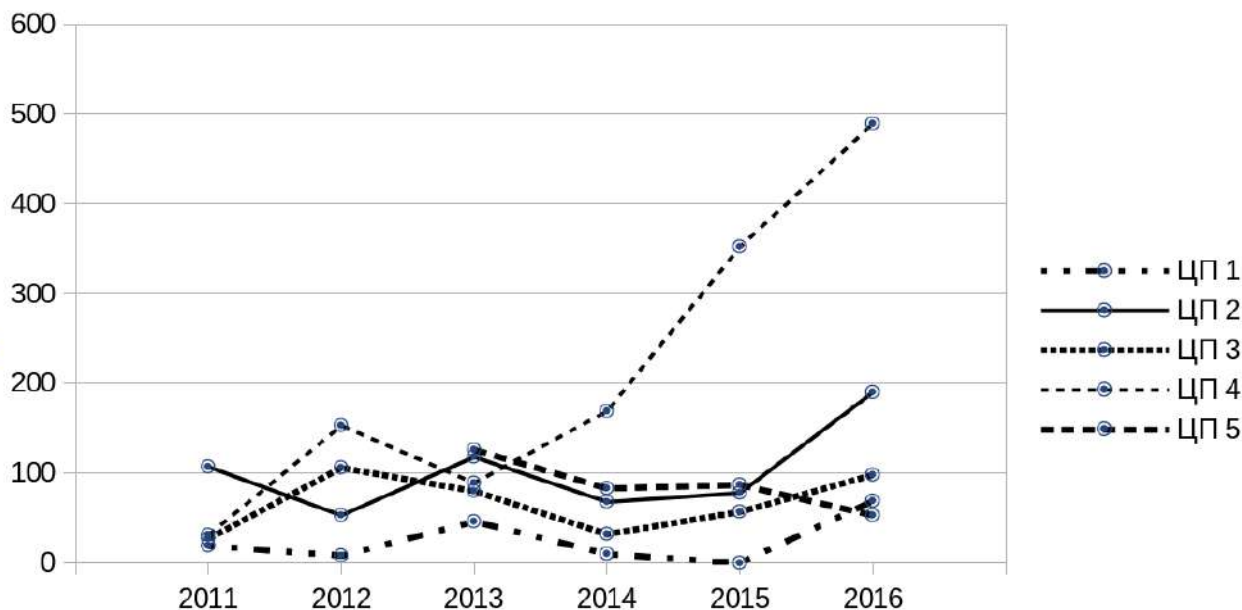


Рис. 6.6.1. Динамика численности особей ценопопуляций 1–5 *Spiranthes spiralis* в Сочинском Причерноморье за годы наблюдения.

Выборочные наблюдения в последние годы подтвердили вывод о более-менее стабильной численности вида на изучаемой территории.

Для скрученника спирального характерен полный онтогенез по Жуковой (1995), тип А, подтип А2. Однако можно считать, что некоторая часть ценопопуляций, где отмечено вегетативное размножение генеративных особей, имеет черты типа В.

В четырёх исследованных ЦП, как и в нескольких других местонахождениях, попытки выявить онтогенетическую структуру долгое время не имели успеха. Практически все особи могли быть отнесены к генеративной либо к виргинильной группе. Осмотр подземной части некоторых мелких экземпляров показал, что они также имеют возраст не менее 4-х лет по строению утолщённых корней и рубцам на месте отмерших корней между ними. Такие особи тоже отнесены нами к группе виргинильных. И только в ценопопуляции парка санатория им. Ворошилова (ЦП 5) на участках почвы, покрытых мхом, встречены особи младших возрастных состояний – имматурные и ювенильные, в числе 2–4% тех и других вместе в разные годы наблюдения. Позже, в 2015 году были обнаружены молодые особи и в двух других ЦП. При выявлении онтогенетических спектров проводили сплошной подсчёт особей ЦП на всей площади.

Онтогенетические спектры изученных ценопопуляций показаны на рис. 6.6.2 и 6.6.3.



В некоторых ЦП (№1 и 2) за все время наблюдений отмечали только взрослые особи, а левая часть спектра с молодыми особями отсутствовала. В других ЦП (№3 и 4) молодые особи образуются лишь в отдельные годы (2015 г.). Полный возрастной спектр присутствует только в ЦП 5, где условия произрастания, по-видимому, благоприятны для семенного возобновления вида. Эту популяцию можно отнести к полночленным нормального типа по классификации Т. А. Работнова (1950). Учитывая возможности этого вида в вегетативном размножении, относительно стабильную численность популяций и постоянное присутствие в их спектрах не только генеративных, но и вегетативных особей, все остальные ЦП можно отнести к неполночленным, но устойчивым.

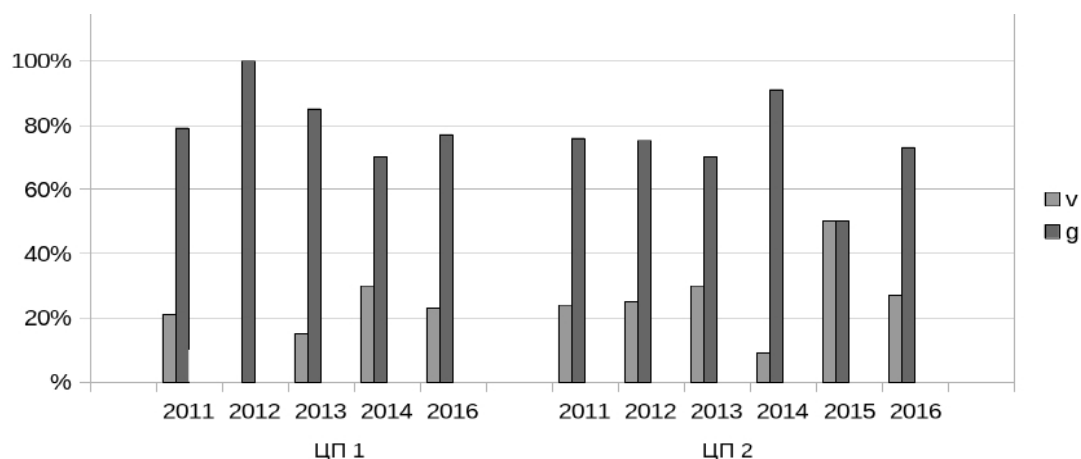


Рис. 6.6.2. Динамика онтогенетических спектров ценопопуляций 1 и 2 *Spiranthes spiralis* в Сочинском Причерноморье за годы наблюдения.

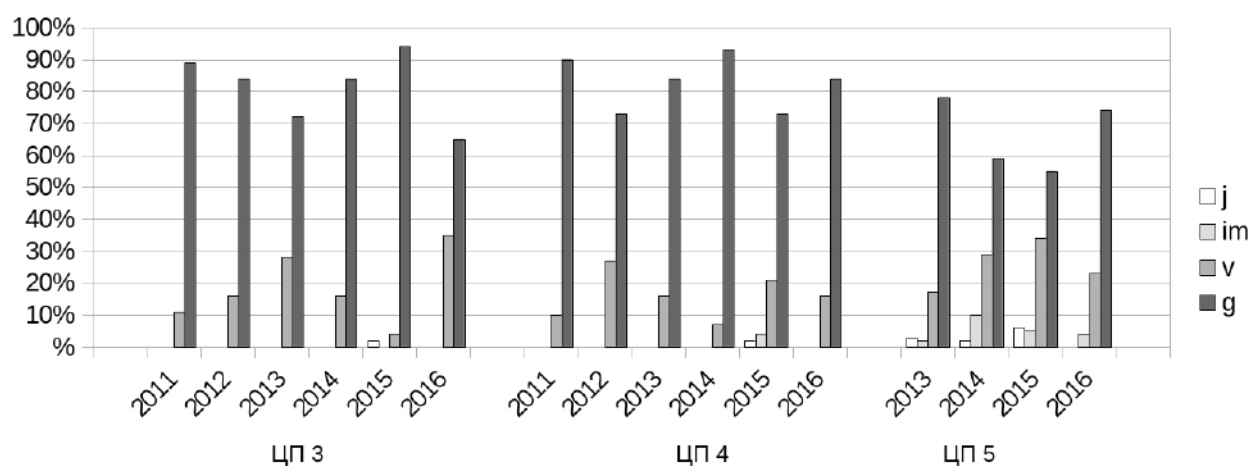


Рис. 6.6.3. Динамика онтогенетических спектров ценопопуляций 3–5 *Spiranthes spiralis* в Сочинском Причерноморье за годы наблюдения.



**Сезонный цикл развития.** Сезонное развитие вида проходит по известной для других частей ареала схеме. В Российском Причерноморье оно включает летний период покоя с июня по конец августа, формирование розетки листьев одновременно или вслед за появлением цветоноса в конце августа – начале сентября, цветение с начала сентября по начало ноября, диссеминацию с октября до середины ноября (и дольше) и зимне-весеннюю вегетацию, которая заканчивается в мае – июне отмиранием розетки листьев.

Отличие сезонного развития местных популяций заключается в варьировании продолжительности отдельных периодов. Цветение может начинаться со второй половины августа, если к тому времени прошли дожди (самая ранняя дата – 21.08.2015), и продолжаться до конца октября. В те годы, когда летняя засуха захватывает август и первую половину сентября, цветение начинается на 2–4 недели позже (например, 12.09.2014, 19.09.2016), и тогда продолжается до середины ноября (последние цветки отмечены 16.11.2014). Особенно заметно колеблется продолжительность периода летнего покоя. Наиболее типичным является отмирание наземной части в конце мая – начале июня, и отрастание цветоноса и новой розетки в начале сентября. Так происходит при обычной летней засухе. В более влажные годы период летнего покоя сокращается, изредка отсутствует. Так было, например, для некоторого числа особей лесной популяции в 2013 году. Тогда мы можем наблюдать в конце августа – сентябре ещё живые листья минувшего сезона у основания цветоноса одновременно с молодыми листьями новой розетки.

Вступление особей одной ценопопуляции в фазу цветения происходит не одновременно, разница составляет до 10 дней. На одном цветоносе ежедневно раскрывается по одному цветку, последовательно снизу вверх. Цветок остается свежим 5–8 дней.

Интересно, что диссеминация происходит довольно долго. Первые созревшие семена начинают рассеиваться в октябре. Нередко в середине декабря, а иногда даже в январе можно встретить цветоносы *S. spiralis* с коробочками, ещё содержащими значительное число семян. В сырые и дождливые дни створки коробочек разбухают, щели закрываются и семена не высыпаются. При наступлении солнечной сухой погоды рассеивание семян возобновляется.

После цветения *S. spiralis*, а иногда ещё во время него, становятся заметны формирующиеся новые (от 1 до 3-х) утолщённые корни в верхней части корневища. Осенью и в начале зимы продолжается рост листьев. Временные похолодания приостанавливают этот процесс, но в тёплые дни рост возобновляется. За зимние месяцы новые утолщённые корни значительно увеличиваются в размерах, отсюда можно сделать вывод о продолжении ассимиляционных процессов в зимний период.

Для близкого вида *Spiranthes sinensis* (Pers.) Ames на Дальнем Востоке характерно, что зелёные листья прошлого сезона сохраняются до осени, и лишь в особо засушливые годы растения впадают в летний период покоя (Татаренко, 1996). Для *S. spiralis* мы наблюдаем, наоборот, хорошо выраженный летний период покоя, но изредка у отдельных особей вегетация продолжается до начала осеннего цветения. Такие случаи отмечены в местах, где почва лучше увлажнена и летом не пересыхает.

**Размножение.** Известно, что *S. spiralis* размножается преимущественно семенным путём, но некоторую роль играет и вегетативное размножение. Т. С. Е. Wells (1967) проследил появление новых особей вегетативного происхождения рядом с некоторыми известными особями, но отметил, что сеянцев появлялось в 5–6 раз больше. Одна (но не каждая в популяции) особь давала от 1 до 6 новых розеток, в среднем 1,4. Автор также отмечал, что прирост численности этого вида в результате вегетативного размножения составлял не более 5 % в год.

N. Machon и др. (2003) провели генетический анализ особей, растущих парами и установили, что из 61 пары 31 имела одинаковые генотипы, а 30 – разные. Надо отметить, что авторы данной работы анализировали пары растений, расположенные на расстоянии до 5 см друг от друга, а не только растущие вплотную. Отмечено также, что дочерняя особь образуется из боковой почки на корневище, у неё развивается розетка листьев и свои утолщённые корни, затем она отделяется от материнского растения (Jacquemyn, Hutchings, 2010).

Из приведенных фактов можно сделать вывод о наличии вегетативного размножения у *S. spiralis* в популяциях Великобритании и Франции. Это позволяет предполагать, что некоторая часть особей, из тесно расположенных групп, в исследованных нами популяциях имеет вегетативное происхождение. На такой вывод наводит тесное расположение розеток в группах, когда между ними практически нет промежутка, а также близкие размеры и число жилок у таких особей. Подтверждением служат также зафиксированные нами случаи анатомической связи между розетками в тесной группе.

Доля особей вегетативного происхождения ещё требует выяснения, т. к. нельзя совершенно исключать, что часть особей в тесных группах произошли из семян.

Клэссенс и Кляйнен в своей сводке (Claessens, Kleynen, 2011), указывают семь видов опылителей для *S. spiralis*: *Apis mellifera* L., *Bombus lapidarius* L., *B. pascuorum* Scop., *B. sylvarum* L., *B. terrestris* L., *Halictus simplex* Bluthgen (Hymenoptera) и *Episyrphus balteatus* De Geer (Diptera). В ходе наших исследований на цветках отмечены опылители: *Bombus*

*lucorum* L. и *B. pascuorum* (Hymenoptera: Apidae) с поллиниями скрученника на хоботке. Частый посетитель – *Lasioglossum* sp. (Hymenoptera: Halictidae) (Аверьянова, 2017г). Последние насекомые нередко прячутся в цветки скрученника на ночное время и в дождливую прохладную погоду. Также и другие виды мелких насекомых используют цветки как укрытие, но перенос поллиниев при этом не наблюдали. Привлечение насекомых сильным ароматом и нектаром, а также визуальными стимулами позволяет особям скрученника иметь высокий уровень плодообразования.

**Изучение семенной продуктивности.** Интенсивность плодообразования вида очень высока. 100% завязывание плодов (из каждого цветка на цветоносе развивается плод) наблюдалось в 30% случаев; в 67% случаев плодообразование составило 90–96%. Изредка (3%) плоды отсутствовали или их было мало в результате механических повреждений растений. При этом в Британии (Jasquetun, Hutchings, 2010) плоды образуются не более чем из 50 % цветков. Этот факт может свидетельствовать о недостатке опылителей. В итоге на одной особи кавказских популяций обнаруживали в среднем  $20,23 \pm 0,96$  плодов при среднем числе цветков  $21,91 \pm 0,76$ . Число семян в одной коробочке в среднем  $3182,90 \pm 292,79$ . Беззародышевых семян от 3 % до 17,2 % в разных популяциях в разные годы.

Число семян в одной коробочке в зависимости от расположения её на соцветии показано в таблице 6.6.2. В нижней части соцветия число семян в одной коробочке в три раза превышает их число в верхней коробочке. В коробочках средней части соцветия число семян варьирует больше всего.

Таблица 6.6.2.

Число семян *S. spiralis* в одном плоде на разных участках соцветия.

Местоположение плода	n	min	max	x	$\sigma$	m	V (%)
Верхняя часть соцветия	10	1051	1939	1492,8	252,56	79,87	16,92
Средняя часть соцветия	10	2290	4894	3372,6	777,70	245,97	23,06
Нижняя часть соцветия	10	3759	5964	4683,3	700,02	221,37	14,95

Примечание: n – число плодов; x – среднее значение признака;  $\sigma$  – среднеквадратическое отклонение; m – ошибка среднего; V – коэффициент вариации.

УПСП может достигать 69737,34, УРСП – 64390,07, тогда как РСП – 53314,98. Максимальное число семян в нижних коробочках может достигать 6000. В благоприятные годы в некоторых популяциях одна генеративная особь образовывала в среднем 70775,8 семян при доле беззародышевых семян 5,8%.

Подсчёт числа семян в популяциях Нидерландов (Willems et al, 2001) дал результаты несравнимо ниже – от 835 до 1206 семян в самой крупной коробочке, в зависимости от затенения. Такое несоответствие можно объяснить как географической изменчивостью, так и более благоприятными условиями произрастания вида в Западном Закавказье.

**Морфология семян.** Семена относятся к Orchis–типу по классификации R. L. Dressler (Dressler, 1993). Форма семян бочонковидная, иногда коротко-веретеновидная (Рис. 11 Приложения X). Нередко семя немного скручено по продольной оси. Семенная кожура насчитывает 7–9 клеток вдоль семени, поперёк обычно видны 5 клеток. Медиальные клетки удлинены, полярные – более или менее изодиаметрические. Межклеточный бордюр утолщён, межклеточные пространства отсутствуют. Имеются скульптурные утолщения периклинальных стенок клеток семенной кожуры в виде частых косых или поперечных штрихов. Зародыш относительно крупный, овальной формы, просвечивающий в проходящем свете, часто занимает всю ширину семени.

Размер семенной кожуры  $518,7 \pm 9,0 \times 126,4 \pm 2,4$  мкм, размеры зародышей  $189,7 \pm 2,9 \times 93,8 \pm 1,6$  мкм. Индекс семени *S. spiralis* в среднем составил  $4,20 \pm 0,10$ , индекс зародыша –  $2,06 \pm 0,04$ . Объём семени в среднем  $2,24 \pm 0,1$  мм<sup>3</sup>×10<sup>-3</sup>, объём зародыша –  $0,90 \pm 0,004$  мм<sup>3</sup>×10<sup>-3</sup>, объём свободного воздушного пространства внутри семени –  $57,52 \pm 1,40\%$ . Цвет семян темно-коричневый.

Полученные в нашем исследовании данные о морфологии семян в общем соответствуют тем показателям, которые даны в литературных источниках: размеры семян –  $0,51 \pm 0,16 \times 0,13 \pm 0,03$  мм, объём семян  $3,1 \pm 3,78$  мм<sup>3</sup> × 10<sup>-3</sup>; размеры зародышей –  $0,18 \pm 0,05 \times 0,10 \pm 0,05$  мм, воздушное пространство – 69% (Arditti, Ghani, 2000, для рода *Spiranthes*); размеры семян  $0,5–0,6 \times 0,1–0,15$  мм (Vojňanský et al, 2007) и  $0,5–0,6 \times 0,1$  мм (Jacquemyn, Hutchings, 2010). Воздушное пространство семян в изученных нами популяциях несколько меньше – 57%, что может объясняться географической изменчивостью вида.

**Консортивные связи.** По нашим наблюдениям, розетки и цветоносы *S. spiralis*, как правило, не представляют интереса для травоядных млекопитающих. Однако листья и цветки могут объедать наземные моллюски. В частности, мы отметили *Helicopsis* sp. (Helicoidea) на повреждённых листьях в январе месяце и голых слизней на листьях и цветках в осенний период, причём слизи повреждают не только листья и цветоносы, но и подземные органы, проникая через центр розетки. Отмечено культивирование муравьями чёрной тли на цветоносах, а также повреждение завязей гусеницами пядениц (Geometridae). Цветки используют мелкие насекомые в качестве укрытий в дождливую и ветреную погоду.

Нередко мелкие пауки используют соцветия как свои охотничьи угодья. Цветки охотно посещают чешуекрылые разных видов (*Pieris brassicae* L., *Vanessa atalanta* L., *Maniola jurtina* L., *Macroglossum stellatarum* L. и др.). Перенос поллиниев при этом не отмечен.

Мы неоднократно наблюдали, каким способом мелкие виды дневных бабочек (например, голубянки *Polyommatus icarus* Rottentburg) извлекают нектар. Насекомое сидит на цветоносе вниз головой и, не сходя с места, запускает хоботок поочередно в несколько ниже расположенных цветков. Извлечения поллиниев при этом не происходит. По нашим представлениям, насекомые с таким поведением не играют роли в опылении цветков скрученника.

По поводу различных групп консортов (кроме опылителей) в литературных источниках мы обнаружили лишь упоминание о неизвестности фитофагов *S. spiralis* (Jacquemyn, Hutchings, 2010). Тем интереснее было отметить, что скрученник в Сочинском Причерноморье поражается разными группами фитофагов (Insecta, Gastropoda).

**Угрозы и охрана.** Скрученник спиральный внесён в приложение II Конвенции о международной торговле CITES (2006). В России вид считается редким и занесён в Красную Книгу РФ (2008) и в региональные Красные Книги: Республики Дагестан (1998); Краснодарского края (2007, 2017); города Сочи (Солодько, Кирий, 2002). Поскольку окрестности г. Сочи и местности к юго-востоку до границы с Абхазией и к северо-западу от него до пос. Магри представляют собой территорию Сочинского Национального парка (а также участка Кавказского государственного природного биосферного заповедника им. Х. Г. Шапошникова), можно считать, что основное число популяций *S. spiralis* произрастает на охраняемых территориях. Однако город-курорт Сочи и его окрестности разрастаются, захватывая всё новые площади предгорий Главного Кавказского хребта. Немного медленнее происходит этот же процесс по всему Российскому Причерноморью. Многие ценопопуляции вида подвергаются уничтожению при жилищном строительстве и возведении объектов инфраструктуры (дорог, водоводов, линий электропередач и т. п.). Постепенно открытых полей становится всё меньше, и при дальнейшем сокращении их площадей над скрученником спиральным неизбежно нависнет угроза исчезновения. Охране вида будет способствовать строгое выполнение режима заповедности на территории нацпарка, а также организация новых ООПТ регионального значения («Урочище Рассветное» и «Орхидейная поляна») по нашему предложению.

## 6.7. *Steveniella satyrioides* - Стевениелла сатириовидная

**Распространение.** *Steveniella satyrioides* имеет ареал кавказско-переднеазиатский. Он охватывает Турцию (Анатолию), сев. Иран, на Кавказе растет в Армении, Азербайджане и Грузии. В России встречается в Крыму и на Кавказе – в Краснодарском крае и в Республике Дагестан (Вахрамеева и др., 2014; Фатерыга, 2019). В Сочинском Причерноморье отмечена в окр. пп. Магри, Наджиго, Уч-Дере, Вардане, Красная Воля, Монастырь, Каменка, ущелье Ахцу, в лесопарках Юбилейный, Мацестинский, Мамайский, по рекам З.Дагомыс, Мацеста, Хоста, Кудепста; хр. Аибга; окр. п. Аибга, п. Кепша (Тимухин, 2002; Туниев, Тимухин, 2015; 2017, Ефимова, 2019, Исаев, 2012). В наших исследованиях подтверждено произрастание вида по рекам Мацеста, Хоста, Кудепста, в окр. пос. Красная Воля, Монастырь, Вардане. Вновь найдены местонахождения по Вост. и Западной Хосте, Агуре, Псезуапсе, Мзымте и др. Стевениелла практически по всей низкогорной лесной зоне встречается крайне разрежено, по 1–3 экз. Можно считать вид обычным и широко распространённым. Изредка встречаются скопления до 20 особей в одном месте, и лишь в окр. пос. Воронцовка встречена многочисленная ценопопуляция (Рис. 8 Приложения IV).

**Экология и фитоценология.** *Steveniella satyrioides* – на территории Большого Сочи сциофит, тогда как в более западных частях Причерноморья встречается и на лугах. Мезотроф. Основное время надземного существования проводит осенью, зимой и весной, когда влаги в почве избыток. Засушливый период переживает в виде покоящихся тубероидов. Непродолжительные морозы эти растения не повреждают.

Как правило, вид встречался в Сочинском Причерноморье в высокоствольных, преимущественно мертвопокровных, буково-грабовых лесах на склонах разной экспозиции и крутизны, чаще на пологих участках микрорельефа. Изучаемая многочисленная ценопопуляция расположена на обочинах лесной дороги и склонах восточной и южной экспозиций вокруг неё, с уклоном не более 30°, со сложным микрорельефом, на высоте около 340 м над уровнем моря. Площадь ЦП – 620 м<sup>2</sup>. Фитоценоз представляет собой мертвопокровный буково-грабовый лес с сомкнутостью крон 0,95, лишь изредка в травяном ярусе – мелкие осоки и весенние эфемероиды. Почва – тяжёлый суглинок светло-бурого цвета, укрытый подстилкой из опавших листьев. В этом же местообитании произрастают несколько особей *Platanthera bifolia* и в разные годы встречались 2–3 угнетённых экземпляра *Cephalanthera damasonium* (Рис. 1 Приложения XI).

**Морфология** (Рис. 2–9 и 12 Приложения XI). Генеративное растение в период

цветения имеет два округлых стеблекорневых тубероида, один крупный лист в основании побега и цветонос, несущий небольшие стеблевые листья и длинное редкое соцветие.

Стеблевые листья в числе 2–3, как правило, не имеют отгиба, лишь у самых мощных особей нижний стеблевой лист хорошо сформирован и сходен с единственным листом розетки, только вдвое–втрое меньше. В верхней части тубероида расположено около десятка корней, в разных слоях почвы и направленных вниз, в стороны и вверх. Молодые особи, а также временно не цветущие генеративные, имеют на поверхности почвы только единственный лист (табл. 6.1.1), но ниже уровня подстилки побег несёт ещё 2–3 низовых влагалищных листа. Основной лист может иметь только зелёное окрашивание с матовой поверхностью, но чаще имеет широкие бордовые полосы вдоль главной жилки и по бокам от неё и размытые бордовые пятна, может быть также общий бордовый оттенок. Выраженность бордового цвета может варьировать широко, причём рядом могут расти особи с разным окрашиванием.

Цветки небольшие, сидячие, зеленоватые. У особей с зелёным листом и стеблем цветки имеют иногда ярко жёлтый цвет губы, у остальных – разные варианты зелёно-свекольно-бордового окрашивания. Губа несёт толстый короткий мешковидный шпорец, нередко раздвоенный на верхушке. Средняя лопасть губы уже и вдвое длиннее боковых. Листочки наружного круга околоцветника срослись в шлем. Два листочка внутреннего круга очень узкие и вдвое короче шлема. Завязь, скрученная во время цветения, раскручивается по мере созревания; плотно прижата к стеблю. Прицветники треугольные с острой верхушкой, длиной не более 1/3 длины завязи, часто бордового цвета даже на чисто-зелёном стебле. Длина цветоноса увеличивается по мере расцветания цветков снизу вверх, достигая максимального размера при формировании плодов.

Плоды гладкие, цилиндрические с округлыми основанием и верхушкой, ориентированы вверх на стебле и плотно прижаты к нему. Коробочки раскрываются продольными щелями, в начале диссеминации имеют способность закрываться в сырую погоду, затем при высыхании коробочки щели становятся очень широкими.

При выделении онтогенетических состояний за основу взяты такие индикаторные признаки, как размеры листа и число жилок. Подсчёт особей вели по всей площади популяции. Полученные данные позволили изучить онтогенетическую структуру ЦП и её динамику за 6 лет (рис. 6.7.2).

У ювенильных особей единственный лист узкий и короткий, с 1–3 жилками, у

имматурных чаще более широкий с 3–7 жилками, хотя в длину может и не превышать лист ювенильных растений. Виргинильные особи, а также временно нецветущие, имеют один лист, размеры которого могут значительно варьировать в зависимости от условий освещённости и других факторов (табл. 6.7.1).

Таблица 6.7.1.

Основные морфометрические характеристики особей *Steniola satyrioides* разных онтогенетических состояний.

№	Показатель	j	im	v	g
1	Число листьев	1	1	1	3,27 ± 0,18 (2; 4) / 21,5
2	Длина листа, мм	26,79 ± 3,42 (10,2; 49,5) / 49,5	71,59 ± 4,35 (43,0; 104,5) / 21,9	110,75 ± 4,22 (81,0; 136,0) / 14,8	119,16 ± 5,49 (62,0; 188,0) / 23,0
3	Ширина листа, мм	3,7 ± 0,15 (2,9; 5,0) / 15,9	8,57 ± 0,63 (5,6; 12,6) / 26,4	17,37 ± 1,25 (11; 25,0) / 27,8	24,66 ± 1,41 (15,1; 40,3) / 29,2
4	Число жилок листа	2,6 ± 0,35 (1; 5) / 52	6,47 ± 0,24 (5; 7) / 14,2	15,4 ± 0,94 (12; 25) / 24,5	20,2 ± 1,26 (11; 31) / 31,1
5	Число цветков	–	–	–	12,54 ± 0,76 (4; 24) / 37,0
6	Высота растений, мм	–	–	–	217,06 ± 12,3 (73,0; 384,0) / 28,3
7	Длина соцветия, мм	–	–	–	59,1 ± 5,38 (22,4; 154,5) / 45,5
8	Толщина стебля, мм	–	–	–	5,03 ± 0,18 (4; 6) / 13,8
9	Толщина оси соцветия, мм	–	–	–	3,27±0,22 (2; 4,5) / 26,6

Примечание: в числителе – среднее значение признака ± ошибка среднего, минимум и максимум (мм), в знаменателе – коэффициент вариации (%); im – имматурные особи, v – взрослые вегетативные особи (виргинильные) и нецветущие генеративные, g – цветущие генеративные. Число листьев генеративных особей указано, включая основной и стеблевые.

**Численность и динамика онтогенетических спектров.**

В изученной многочисленной популяции численность заметно менялась по годам (рис. 6.7.1). Наименьшие значения ее отмечались в 2011 и 2013 гг. (18–25 особей), наибольшие – в 2012, 2015 и 2019 годах (от 81 до 96 особей). В остальные годы (2014 и 2016–2018 гг.) значения этого показателя были близки к средним (55–60). В небольших ЦП ее колебания были незначительными.

Плотность в изученной многочисленной популяции достигала 15, но в среднем составила от 0,03 до 0,15 экз./м<sup>2</sup>.



Для *Steveniella satyrioides* характерен полный онтогенез по Жуковой (1995), тип А, подтип А2.

Изучение динамики ЦП показало, что в ее возрастные спектры почти за все годы наблюдения (2014–2018 гг.) являются правосторонними, т. е. в ней преобладают взрослые особи, чаще генеративные, реже (2018 г.) – группа вегетативных и генеративных в состоянии перерыва в цветении. Лишь в 2019 г. молодые растения (ювенильные и имматурные)

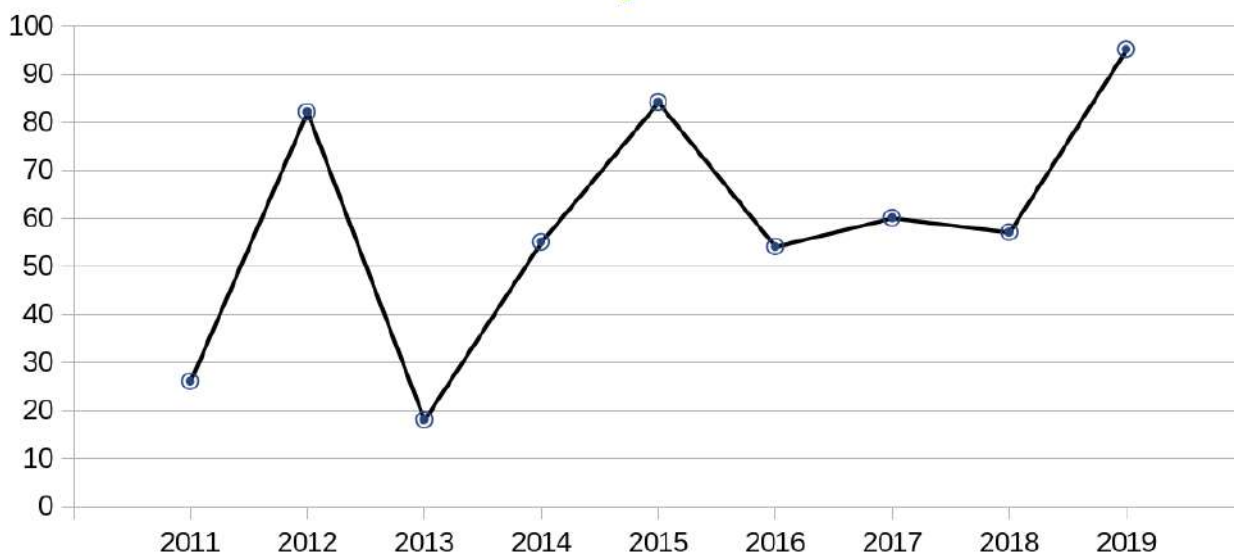


Рис. 6.7.1. Динамика численности особей ценопопуляции *Steveniella satyrioides* в Сочинском Причерноморье за годы наблюдения.

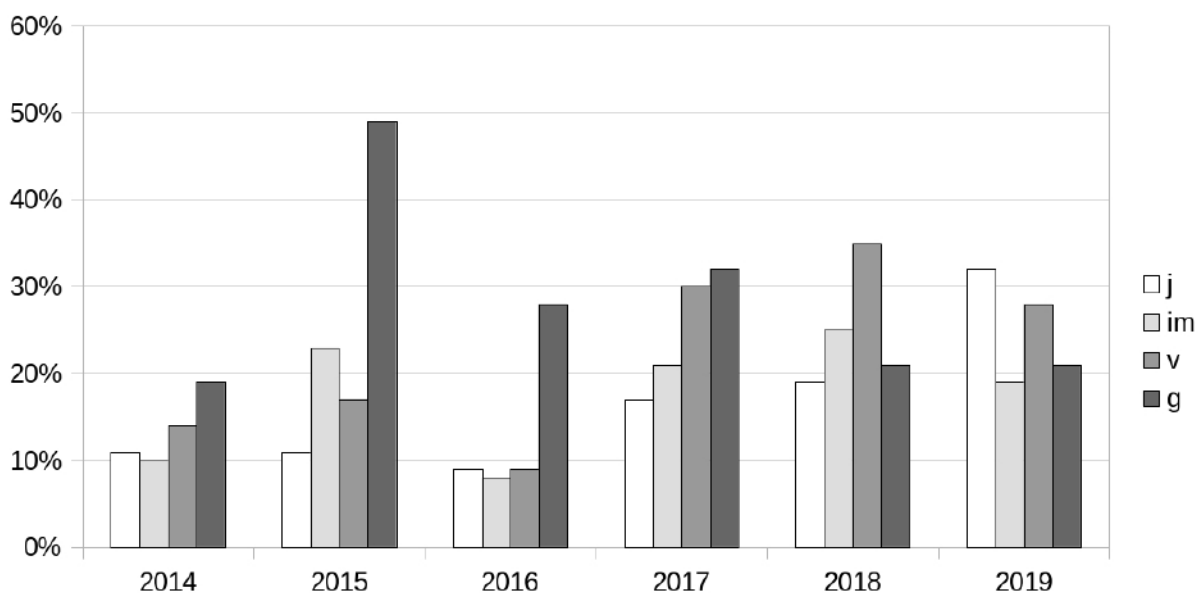


Рис. 6.7.2. Динамика онтогенетических спектров ценопопуляции *Steveniella satyrioides*

в Сочинском Причерноморье за годы наблюдения.

незначительно превосходят % взрослых. Наибольшая численность особей отмечалась в 2015 г и 2019 г. Однако можно заметить, что в 2015 г. в составе ценопопуляции значительная часть была представлена генеративными растениями (около 50%), а в 2019 г. в ЦП преобладали ювенильные особи (более 30%), подземное развитие которых произошло в предыдущие годы. Большое число ювенильных и имматурных растений в популяции свидетельствует о благоприятных условиях произрастания вида, которые называют его экологическим оптимумом. Таким образом, можно заключить, что популяция полночленная, нормального типа по классификации Т. А. Работнова (1950), устойчивая, т. к. отмечено хорошее возобновление (9–32%).

**Сезонный цикл развития.** *Steveniella satyrioides* имеет побеги зимне-летне-зелёные с осенним периодом покоя по И. В. Борисовой (1972). По нашим наблюдениям, в районе исследований их можно отнести к осенне-зимне-позднелетне-весенним с летним периодом покоя. Выход из периода покоя – появление листа – происходит во влажные годы в конце сентября, при недостаточном увлажнении почвы эта дата может отодвигаться до ноября. В феврале появляется цветочная стрелка. Начало цветения в разные годы приходится на конец февраля – первую декаду марта. Самая ранняя дата, когда отмечены первые цветки – 7 марта. Последние цветки можно встретить в середине апреля, а иногда – гораздо позже. Как правило, если не произошло опыление, цветки долго остаются свежими. Цветение ежегодное на протяжении не менее 5–7 лет по наблюдениям за маркированными особями. Это может также указывать на благоприятность условий произрастания вида на исследуемой территории.

Диссеминация начинается в апреле и заканчивается в мае–июне. В это же время надземная часть особей отмирает. Период подземного существования захватывает летний засушливый период и заканчивается в октябре. Итак, длительность вегетации составляет около 7–8 месяцев, период летнего относительного покоя – до 4–5 месяцев.

**Размножение.** Основной тип размножения – семенной. Перекрестноопыляющийся вид. Цветки не выделяют нектар и привлекают опылителей обманом. По данным, полученным в Крыму, опылителями служат перезимовавшие самки общественных ос родов *Vespa* и *Dolichovespa*. Механизм привлечения опылителей на цветки до конца не изучен; есть данные, что запах цветков имитирует феромон тревоги медоносных пчел (объектов охоты общественных ос) (Фатерыга и др., 2019). В Сочинском Причерноморье опыление

вида не изучено. По нашим наблюдениям, недостатка в опылителях нет, поскольку наблюдается высокий процент плодообразования.

Вегетативное размножение не играет роли в возобновлении популяции, хотя изредка присутствует. Так, дважды встречены двойные особи – из одной точки произрастали два растения идентичных по размерам, форме, числу жилок и окраске листа.

**Изучение семенной продуктивности.** Среднее число плодов, образованных на одной особи, составило  $8,83 \pm 0,29$ , при среднем числе цветков  $13,14 \pm 0,27$ . Процент плодообразования – 67,2%. Длина семенной коробочки в среднем  $15,41 \pm 0,29$  мм. Число семян в одной коробочке в среднем  $9215,40 \pm 75,92$  (min 5329, max 12928). Число семян в одной коробочке в зависимости от расположения её на соцветии показано в таблице 6.7.2. Здесь хорошо видно, что наибольшее число семян отмечено в нижних коробочках. Оно немного ниже в коробочках из средней части и заметно уменьшается в верхней части цветоноса.

Таблица 6.7.2.

Число семян *Stenandrium satyrioides* в одном плоде на разных участках соцветия.

Местоположение плода	n	min	max	x	$\sigma$	m	V (%)
Верхняя часть соцветия	10	5329	9043	7514,37	1258,04	229,69	16,74
Средняя часть соцветия	10	7881	12351	9479,30	1149,92	209,95	12,13
Нижняя часть соцветия	10	8103	12928	10654,57	1422,56	259,72	13,35

Примечание: n – число плодов; x – среднее значение признака;  $\sigma$  – среднеквадратическое отклонение; m – ошибка среднего; V – коэффициент вариации.

Беззародышевых семян в среднем 16,9% в разных популяциях в разные годы. УПСП может достигать 121090,36, УРСП – 81371,98, тогда как РСП оказалась 67620,12.

**Морфология семян.** Семена можно отнести к Orchis-типу по классификации Дресслера (Dressler, 1993). Цвет семян светло-коричневый. Форма семян булавовидная или грушевидная (Рис. 10 Приложения XI). При наблюдении в световой микроскоп клетки оболочки семени удлинённые, почти прямоугольной формы, и только на верхушке изодиаметрические многоугольные. Число клеток вдоль оболочки – 7, поперёк семени видно 4–5. Межклеточный бордюр гладкий, межклетники отсутствуют. Поверхность клеток имеет отчётливый скульптурный рисунок из косых или почти горизонтальных штрихов, часто образующих дуги (Рис. 11, Приложения XI). На выступах межклеточного бордюра наложение штрихов двух клеток даёт сетчатый рисунок. Зародыш относительно мелкий,

имеет шарообразную форму, слегка просвечивает, выглядит состоящим из нескольких крупных шарообразных клеток. Средние размеры семян из разных популяций –  $629,6 \pm 11,0 \times 173,4 \pm 2,8$  мкм, размеры зародышей –  $145,8 \pm 1,8 \times 102,9 \pm 1,5$  мкм. Индекс семени в среднем  $3,49 \pm 0,08$ , индекс зародыша –  $1,43 \pm 0,02$ . Объём семени в среднем составил  $5,08 \pm 0,19$  мм<sup>3</sup>  $\times 10^{-3}$ , объём зародыша –  $0,83 \pm 0,003$  мм<sup>3</sup>  $\times 10^{-3}$ , объём свободного воздушного пространства внутри семени –  $82,54 \pm 0,67\%$ .

**Угрозы и охрана.** *S. satyrioides* внесена в Красную книгу РФ (2008) со статусом 1, в Красную книгу Краснодарского края (2017) – со статусом 1 ИС, Красную книгу Республики Адыгея (2012) как вид, находящийся в критическом состоянии – 1А КС и в Красную книгу Сочи (2002) как вид, находящийся под угрозой исчезновения – 1 (Е). Вид внесён в Приложение II Конвенции СИТЕС и в Приложение I Бернской конвенции. Из-за крайней рассеянности популяций и широкого распространения в лесной зоне, а также благодаря невзрачному виду соцветий и некрупному тубероиду, *S. satyrioides* не подвержена сбору на букеты, выкапыванию на лекарственное сырьё и с целью переноса на садовые участки. Популяциям этого вида может угрожать разрушение местообитаний при сведении леса. И эта угроза не велика, поскольку встречи стевениеллы происходят преимущественно на территории Сочинского НП, а также Хостинского отдела Кавказского заповедника.

Итак, на примере семи видов орхидей с утолщёнными подземными органами показаны основные характерные черты биологии. Приведены результаты многолетних комплексных исследований распространения, эколого-фитоценологических предпочтений, морфологии разных онтогенетических состояний, онтогенетической структуры ценопопуляций, сезонного цикла развития, особенностей размножения, семенной продуктивности, морфологии семян. Оценён уровень сохранности популяций и его перспективы, приведены основные лимитирующие факторы.

Выше представлены результаты комплексного изучения семи из 26 видов орхидей, произрастающих в низкогорной зоне Сочинского Причерноморья. Четыре из них – *Anacamptis pyramidalis*, *Ophrys oestriifera*, *Spiranthes spiralis* и *Steveniella satyrioides* – встречаются довольно часто. При этом первые три вида образуют более-менее компактные скопления, тогда как ценопопуляции стевениеллы крайне разрежены, занимая большие площади. *Ophrys apifera* и *Anacamptis morio* subsp. *caucasica* встречаются очень редко, *Dactylorchiza urvilleana* занимает промежуточное положение. Выбранные для изучения ЦП оказались устойчивыми, нормальными и полночленными, за исключением *Spiranthes*

*spiralis*, большинство ценопопуляций которого не имеют в спектре левой части. Размер ценопопуляций, как правило, небольшой, от нескольких десятков до 3–5 сотен особей, лишь у *Spiranthes spiralis* наблюдали протяжённую многочисленную ЦП (не менее 1000 особей). Распределение местонахождений неравномерное, определяется фитоценоотическими предпочтениями видов. Редкость *Anacamptis morio* subsp. *caucasica*, возможно, определяется недостатком открытых местообитаний.

Сохранение изученных видов зависит, в основном, от соблюдения охранного режима на территориях Сочинского национального парка, Кавказского заповедника и ООПТ регионального значения. Большое значение имеет пресечение торговли букетами дикоросов на улицах города. Выявление территорий, над которыми нависает угроза застройки, распашки или другого повреждающего воздействия, поможет своевременно провести мероприятия по пересадке растений. Однако в этом деле ещё очень много нерешённых вопросов, в частности, в выборе мест высадки изъятых растений, финансировании этих работ, мобильности и оперативности тех, кто будет проводить пересадку, а также вопросы разрешительного характера.

## Глава 7. Изучение морфологии семян

Таксономическое значение семян впервые отметили Clifford и Smith (1969). Dressler (1981) предложил схему классификации семян орхидей, основанную на морфологических признаках. Многие исследователи отмечают важность изучения семян для решения проблем таксономии, филогении, фитогеографии и биологии орхидей (Barthlott, 1976; Arditti et al., 1980; Mathews and Levins, 1986; Ness, 1989; Vij et al., 1992; Larry, 1995; Augustine, et al., 2001; Swamy et al., 2004; Gamarra et al., 2007; Gamarra et al., 2008; Gamarra et al., 2012; Verma et al., 2014; Cela et al., 2014; и др.). В России не много было опубликовано сведений на эту тему, а в Сочинском Причерноморье исследования семян орхидных до нас не проводили.

Семена изучены у 25 видов орхидей, произрастающих в Сочинском Причерноморье от Магри до границы с Абхазией. Не изучены семена *Platanthera chlorantha*, поскольку их не удалось собрать в Сочинском Причерноморье по причине редкости вида.

Семена *E. leptochila* subsp. *neglecta* и *E. pontica* изучены впервые в нашей стране. Сведений об изученности семян этих таксонов за рубежом мы не обнаружили.

Основной метод изучения – световая микроскопия, которая позволяет подробно исследовать количественные и качественные характеристики семян. С помощью сканирующей электронной техники удаётся изучить тонкие детали скульптурной структуры наружных поверхностей клеток семенной оболочки. Тем не менее, возможности сканирующего электронного микроскопа не умаляют значения световой микроскопии, которой доступны наблюдения за внутренним устройством семенной оболочки, а также за формой зародыша, наличием остатков суспензора и прочими значимыми деталями.

Форма семенной оболочки значительно варьирует в одном плоде в зависимости от места, где располагалось семя на плаценте. Наиболее ярко можно проследить морфологические признаки рода и вида у семян с полностью расправленными оболочками. У семян изогнутых, сжатых, укороченных теряется чёткость очертаний, сложнее наблюдать форму отдельных клеток, их границ, характер скульптурных утолщений. Эти отклонения значительно влияют и на количественные характеристики семян, в частности, на размеры. Укороченных и изогнутых семян в каждом плоде, пожалуй, не меньше, чем хорошо расправленных. Исследователь поневоле обращает больше внимания на хорошо выполненные семена с расправленной семенной оболочкой, несущие ярко выраженные видовые и родовые признаки.

По отсутствию скульптурных утолщений наружной поверхности периклиналильных

стенок клеток семенной оболочки в виде более-менее густо расположенных прямых или изогнутых линий, в числе других качественных и количественных признаков, мы отличаем семена *Limodorum*-типа от семян *Orchis*-типа. При этом в последней группе описанные скульптурные утолщения могут присутствовать либо нет. У видов родов *Himantoglossum*, *Neotinea*, *Ophrys*, *Platanthera*, *Serapias*, *Steeneniella* видны чёткие частые штрихи скульптурных утолщений, в роде *Anacamptis* штрихи тонкие и слабые, у *Dactylorhiza* такие утолщения отличаются редкостью расположения, могут присутствовать или нет. Для *Traunsteinera* отмечены очень редкие раздвоенные перемычки, отличные от рисунка поверхностной скульптуры семян других родов. Род *Orchis* (а также *Gymnadenia*), не имеет ярко выраженных скульптурных утолщений, здесь лишь изредка можно наблюдать неясные разводы (как у *O. militaris* subsp. *steeeniella*), означающие, возможно, неравномерность толщины клеточной стенки. На таксономическом уровне ниже рода скульптурные утолщения стремительно теряют специфичность, отличить по ним близкие виды не всегда представляется возможным.

У семян корневищных видов орхидей наблюдали двуслойную семенную оболочку. В проходящем свете видны границы клеток внутреннего слоя семенной оболочки, более крупные и с более рыхлыми смежными стенками. У растений с подземными утолщенными запасными органами (виды с семенами *Orchis*-типа) семенная оболочка состоит из одного слоя клеток, однако у ряда видов наблюдали особый слой, вероятно, кутикулы внутри семенной оболочки (*O. punctulata*, *O. militaris* subsp. *steeeniella* и др.), окружающей зародыш и отсутствующий в халазальной части семени. Скульптурные утолщения в виде регулярных штрихов отмечали в некоторых случаях только на внутренней поверхности клеток семенной оболочки (*Steeneniella*, *Ophrys*), либо одновременно и на внутренней, и на наружной поверхностях (*Serapias*).

### **7.1. Общие морфологические признаки семян**

По классификации R. L. Dressler (Dressler, 1993) семена 9 изученных видов относятся к *Limodorum*-типу (в таблице эти виды обозначены \*; это *Cephalanthera damasonium*, *C. longifolia*, *C. rubra*, *Epipactis helleborine*, *E. leptochila* subsp. *neglecta*, *E. pontica*, *Limodorum abortivum*, *Neottia nidus-avis* и *N. ovata*), у остальных 16-ти – к *Orchis*-типу.

Сведения о наиболее заметных морфологических признаках семян изученных нами видов орхидей с указанием некоторых местонахождений и дат их сбора в Российском Причерноморье представлены в таблице 7.1. Семена этих видов изучены и на образцах из других местонахождений, собранных в другое время. Эти образцы не указаны в таблице из

соображений экономии места.

Таблица 7.1

Морфологические признаки семян орхидей с указанием некоторых местонахождений и дат их обнаружения в Сочинском Причерноморье.

Вид	Местонахождение	Дата	Цвет семян	Форма семени	Число клеток вдоль семени	Скульптура клеток оболочки семени	Особые признаки
<i>Anacamptis morio</i> subsp. <i>caucasica</i>	Окр. пос. Рассвет Адлерского р-на	25.06.17	Светло-коричневый	Грушевидная Булавовидная	5	Тонкие поперечные штрихи	-
<i>A. pyramidalis</i>	Окр. пос. Красная Воля Адлерского р-на	27.02.18	Коричневатого-жёлтый	Грушевидная Булавовидная	5-6	Косые и продольные штрихи	Извитые антиклинальные стенки клеток халазальной части Некоторые семена скручены
<i>Cephalanthera damasonium</i> *	Окр. пос. Илларионовка Адлерского р-на	19.07.16	Коричневатого-серый	Линейная	22	Нет	-
<i>C. longifolia</i> *	Окр. пос. Текос Геленджикского р-на	21.07.16	Серовато-желтоватый	Линейная	30–32	Нет	-
<i>C. rubra</i> *	Окр. пос. Илларионовка Адлерского р-на	06.08.16	Серовато-желтоватый	Веретеновидная	15–17	Нет	Утолщённые стенки клеток
<i>Dactylorhiza urvilleana</i>	Окр. пос. Рассвет Адлерского р-на	03.07.16	Коричневатого-жёлтый	Веретеновидная	9–11	Редкие штрихи, изогнутые, раздваивающиеся	-
<i>Epipactis helleborine</i> *	Гора Бытха Центрального р-на г. Сочи	06.07.16	Светло-коричневаты	Удлиненно-веретеновидная	33-40	Нет	-
<i>E. leptochila</i> subsp. <i>neglecta</i> *	Ущ. реки Хоста	24.07.16	Светло-буроватый	Широко-веретеновидная	20-26	Нет	-
<i>E. pontica</i> *	Окр. пос. Илларионовка Адлерского р-на	27.07.14	Светло-жёлтый	Веретеновидная	17-30	Нет	-
<i>Limodorum abortivum</i> *	Окр. пос. Илларионовка	14.07.15	Белёсый, почти	Баллоновидная	30-34	Нет	-



	Адлерского р-на		бесцветные				
<i>Neotinea tridentata</i>	Окр. пос. Джубга Туапсинского р-на, гора Школьная	25.06.17	Светло-коричневый	Удлиненно-грушевидная	5	Частые изогнутые штрихи	Контрастная форма клеток: удлинённые клетки медиальной части
<i>Neottia nidus-avis*</i>	Окр. пос. Илларионовка Адлерского р-на	14.07.15	Ярко-коричневый	Веретеновидная или булавовидная	8-12	Нет	-
<i>Neottia ovata*</i>	Окр. пос. Рассвет Адлерского р-на	07.06.18	Белёсый, почти бесцветные	Булабовидная, овальная или баллоновидная	12-19	Нет	-
<i>Ophrys apifera</i>	Окр. пос. Илларионовка Адлерского р-на	30.06.17	Светло-коричневый	Овальная, грушевидная	4-5	Частые косые и поперечные штрихи	-
<i>O. caucasica</i>	Окр. пос. Верхне-Баканский Новороссийского р-на	23.06.16	Коричневый	Грушевидная или булавовидная	5	Чёткие частые косые штрихи	Слабо-волнистые антиклинальные стенки клеток халазальной части
<i>O. oestriifera</i>	Окр. пос. Рассвет Адлерского р-на	14.07.15	Светло-коричневый	Веретеновидная или грушевидная	5-7	Чёткие косые штрихи с дугами	-
<i>Orchis mascula</i>	Окр. пос. Монастырь Адлерского р-на	27.06.17	Коричневый	Грушевидная	7–8	Нет	Изломанные антиклинальные стенки
<i>O. militaris</i> subsp. <i>stevenii</i>	Окр. пос. Бжид Геленджикского р-на	05.07.17	Коричневый	Булабовидная	6	Слабые волнистые штрихи	-
<i>O. provincialis</i>	Окр. пос. Рассвет Адлерского р-на	03.06.15	Коричневый	Грушевидная	7	Нет	Удлинённые клетки медиальной части Извитые антиклинальные стенки клеток халазальной части
<i>O. punctulata</i>	Окр. г. Туапсе	01.07.17	Светло-коричневый	Булабовидная	6–8	Нет	Слабые петли антиклинальных стенок
<i>O. purpurea</i> subsp. <i>caucasica</i>	Окр. пос. Рассвет Адлерского р-на	13.06.18	Бурый	Грушевидная Булабовидная	6-8	Нет	-
<i>Platanthera bifolia</i>	Окр. пос. Хлебороб Адлерского р-на	10.08.11	Коричневый	Веретеновидная	9–11	Частые косые штрихи	-
<i>Serapias orientalis</i> subsp. <i>feldwegiana</i>	Окр. пос. Рассвет Адлерского р-на	20.06.15	Коричневый	Грушевидная Булабовидная	7	Частые горизонтальные штрихи	Извитые антиклинальные стенки клеток халазальной

							части
<i>Spiranthes spiralis</i>	Окр. Пос. Прогресс Хостинского р-на	10.11.16	Коричневый	Булавовидная	5-7	Редкие косые штрихи	Некоторые семена скручены вдоль
<i>Steveniella satyrioides</i>	Окр. пос. Рассвет Адлерского р-на	19.06.15	Светло-коричневый	Булавовидная	7	Частые косые и дуговидные штрихи	Часто разветвлённые штрихи скульптуры

## 7.2. Семена *Limodorum*-типа

Семена *Limodorum*-типа крупные – до 1,5 мм в длину, имеют чаще ярко выраженную удлинённую веретеновидную или линейную форму, хотя сюда же относятся виды с баллонообразной оболочкой. Клетки семенной оболочки слегка продолговатые или изодиаметрические, почти одинаковые по всей поверхности оболочки, число их 24–32 и более вдоль семени и 10–12 поперёк. Скульптура поверхности клеток не выражена, наблюдали лишь слабо заметные границы клеток подстилающего слоя. Под световым микроскопом зародыш овальный, с тёмно-коричневым однородным содержимым, с выступом в сторону микропиле (остатком суспензора), а иногда и к халазальному концу. Наибольшая длина семени в этой группе у *Cephalanthera longifolia*, однако объём свободного воздушного пространства больше у представителей рода *Epipactis* ( $V_s$ , табл. 7.2). Последнее обстоятельство отразилось на цвете семян – семена этих видов при наблюдении в лупу светлые, серо-желтоватые или светло-жёлтые, в отличие от светло-коричневых у других видов. Объём семени у *Limodorum abortivum* больше, чем у видов рода *Epipactis* за счёт большей ширины семени; этот показатель определяет и характерную, как бы вздутую форму оболочки семени лимодорума, которая повторяется у *Neottia ovata*, только в гораздо меньших размерах.

Зародыши в семенах этой группы видов очень мелкие относительно размеров оболочки. Отношение длины семени к длине зародыша (ОРЗ, относительный размер зародыша, по Кривошееву, 2012) достигает 6–7.

В роде *Cephalanthera* наименьшие размеры имеют семена *C. damasonium*. Несколько выделяются виды рода *Neottia*, которые по размерам семян (минимальные в группе) более сходны с видами *Orchis*-типа. Однако другие показатели соответствуют *Limodorum*-типу.

Виды рода *Epipactis* достоверно различаются по размерам семян.

Установлено соответствие морфометрических характеристик семян отдельных широко распространённых видов в Западном Закавказье с таковыми в других частях ареала.

В частности, близкие размеры имеют семена *E. helleborine* ( $1392 \pm 24,6 \times 214,6 \pm 4,1$  мкм) в Сочинском Причерноморье, в республике Коми ( $1,25 \pm 0,019 \times 0,25 \pm 0,004$  мм; Кириллова, 2015), на Валдайской возвышенности ( $1085,91 \pm 15,072 \times 161,61 \pm 3,095$  мкм; Хомутовский, 2012) и в Калифорнии ( $1.15 \pm 0.15 \times 0.25 \pm 0.02$  мм; Arditti, Ghani, 2000). Разницу можно объяснить географической изменчивостью, что отмечают и А. И. Широков с соавторами (Широков и др., 2007).

Результаты морфометрических исследований семян *Limodorum*-типа представлены в таблице 7.2.

Таблица 7.2

Морфометрические параметры семян *Limodorum*-типа орхидей Западного Закавказья.

Вид	Размер семени, мкм	Размер зародыша, мкм	Индекс семени	Индекс зародыша	$V_s$ , $\times 10^6$ мкм <sup>3</sup>	$V_E$ , $\times 10^6$ мкм <sup>3</sup>	$A_s$ , %
	x ± m						
<i>Cephalanthera damasonium</i>	$1002,13 \pm 14,80 \times 189,18 \pm 3,44$	$208,30 \pm 2,24 \times 134,03 \pm 1,95$	$5,46 \pm 0,13$	$1,58 \pm 0,03$	$9,52 \pm 0,33$	$2,00 \pm 0,006$	$77,25 \pm 0,96$
<i>C. longifolia</i>	$1510,90 \pm 30,38 \times 212,72 \pm 5,42$	$237,64 \pm 4,51 \times 140,97 \pm 6,12$	$7,24 \pm 0,24$	$1,76 \pm 0,08$	$18,06 \pm 0,85$	$2,93 \pm 0,23$	$82,92 \pm 1,70$
<i>C. rubra</i>	$1280,61 \pm 17,47 \times 229,86 \pm 4,02$	$270,62 \pm 4,17 \times 162,79 \pm 2,99$	$5,62 \pm 0,13$	$1,67 \pm 0,03$	$17,85 \pm 0,69$	$4,42 \pm 0,19$	$74,74 \pm 1,14$
<i>E. helleborine</i>	$1392,0 \pm 24,60 \times 214,60 \pm 4,1$	$217,0 \pm 2,7 \times 111,5 \pm 1,8$	$6,63 \pm 0,15$	$1,98 \pm 0,04$	$17,47 \pm 0,82$	$1,44 \pm 0,005$	$90,77 \pm 0,40$
<i>E. leptochila subsp. neglecta</i>	$1217,03 \pm 15,79 \times 249,80 \pm 3,34$	$216,66 \pm 2,36 \times 121,93 \pm 1,38$	$4,94 \pm 0,08$	$1,79 \pm 0,02$	$20,36 \pm 0,66$	$1,72 \pm 0,04$	$90,90 \pm 0,33$
<i>E. pontica</i>	$1031,55 \pm 11,67 \times 192,34 \pm 3,29$	$217,54 \pm 2,36 \times 110,30 \pm 1,34$	$5,46 \pm 0,1$	$1,99 \pm 0,03$	$10,28 \pm 0,41$	$1,41 \pm 0,04$	$83,67 \pm 0,92$
<i>Limodorum abortivum</i>	$1019,3 \pm 16,7 \times 312,2 \pm 5,7$	$228,8 \pm 2,8 \times 138,3 \pm 2,1$	$3,36 \pm 0,08$	$1,68 \pm 0,03$	$26,54 \pm 0,99$	$2,35 \pm 0,008$	$90,62 \pm 0,35$
<i>Neottia nidus-avis</i>	$734,24 \pm 8,55 \times 236,34 \pm 4,15$	$198,53 \pm 2,64 \times 123,26 \pm 1,73$	$3,15 \pm 0,06$	$1,63 \pm 0,03$	$10,99 \pm 0,46$	$1,61 \pm 0,58$	$84,49 \pm 0,62$
<i>Neottia ovata</i>	$617 \pm 12,41 \times 163,6 \pm 2,8$	$100,62 \pm 1,44 \times 78,86 \pm 1,11$	$3,82 \pm 0,08$	$1,29 \pm 0,02$	$4,53 \pm 0,19$	$0,34 \pm 0,01$	$91,58 \pm 0,37$

Примечание: x – среднее арифметическое значение признака, m – ошибка среднего,  $V_s$  – объем семени,  $V_E$  – объем зародыша,  $A_s$  – объем свободного воздушного пространства внутри семенной оболочки.

### 7.3. Семена *Orchis*-типа

Семена *Orchis*-типа, как правило, мелкие по сравнению с *Limodorum*-типом. Они редко веретеновидные, чаще грушевидные, булавовидные, овальные либо промежуточной формы. Максимум ширины семени обычно приходится на область зародыша, иногда – ближе к халазальной части (грушевидная, булавовидная форма). Клетки семенной оболочки различны по форме в зависимости от места расположения: немного удлинённые в микропиллярной части, значительно вытянутые в области зародыша и практически изодиаметрические в халазальной части. У ряда видов эта разница выражена сильно (например, *Neotinea tridentata*), у других гораздо слабее. Число клеток чаще 5–9 вдоль семени и 5–7 поперёк. Скульптура поверхности клеток семенной оболочки выражена в разной степени: от полного отсутствия (*Orchis mascula*, *O. punctulata*) до отчётливо видимой (*Dactylorhiza urvilleana*, *Neotinea tridentata*, *Platanthera bifolia*), с промежуточными вариантами (*O. militaris* subsp. *stevenii*). Причём у *P. bifolia* наблюдаются частые штрихи скульптуры, а у *D. urvilleana* – редкие.

Извитые линии выступов антиклинальных стенок на халазальном конце семени характерны для видов рода *Orchis*, встречаются, например, у *O. provincialis*, и особенно отчётливо у *O. mascula*, где принимают вид изломанных линий.

В этой группе максимальные размеры семян у *P. bifolia* и *D. urvilleana*. Минимальные – у представителей рода *Orchis*. Цвет семян преимущественно коричневый разной интенсивности.

Размеры семян *Spiranthes spiralis* по нашим данным немного больше, но объём воздушного пространства несколько меньше ( $57,52 \pm 1,40\%$ ) приведенного в литературе (69%, Arditti, Ghani, 2000).

Зародыш семян *Orchis*-типа овальный, иногда почти шаровидный, часто с заметным выступом в сторону микропиле (остатком суспензора). На просвет у многих видов зародыш выглядит состоящим из крупных шарообразных клеток. ОРЗ, как правило, не превышает 2-4.

Сравнение трёх видов рода *Ophrys* показало, что минимальны размеры семян у *Ophrys tammosa* subsp. *caucasica*, однако за счёт более мелкого зародыша объём воздушного пространства семени у этого вида больше, чем у *O. apifera*, семена которой несколько больше по размерам. Семена *O. oestriifera* крупнее, чем у двух предыдущих видов.

Зародыши в семенах *Anacamptis pyramidalis*, *O. provincialis*, *Steveniella satyrioides* относительно мелкие, тогда как в семенах *S. spiralis*, *O. purpurea* subsp. *caucasica*, *A. morio* subsp. *caucasica*, *Serapias orientalis* subsp. *feldwegiana* и видов рода *Ophrys* они гораздо

крупнее относительно длины семенной оболочки, что хорошо заметно визуально при просмотре под световым микроскопом.

Изучаемая группа видов включает луговые и лугово-опушечные светлюбивые виды с семенами Orchis-типа и лесные теневыносливые виды с семенами Limodorum-типа. Можно предположить, что для лесных видов оправдано иметь семена с большим объёмом воздушного пространства, тогда как луговым видам достаточно меньшего объёма для эффективного распространения семян в условиях свободного движения воздуха на открытых пространствах. Некоторые виды несколько не вписываются в такую достаточно простую схему, и тому могут быть найдены вполне логичные объяснения в предполагаемой истории распространения видов по обширным территориям ареалов. Например, *Steveniella satyrioides* производит семена Orchis-типа, при этом в Сочинском Причерноморье произрастает в тенистых широколиственных лесах. Однако в Геленджикском, Новороссийском районах и в Крыму нередко встречается в открытых местообитаниях и там может условно считаться лугово-опушечным видом. Ситуация с соответствием типа семян и типа местообитаний будет проясняться по мере дальнейшего накопления сведений о морфологии семян разных видов орхидных, произрастающих в различных условиях.

Есть мнение, что объём свободного воздушного пространства внутри семени тем больше, чем шире распространён вид, тогда как редкие виды с узким ареалом имеют сравнительно малый объём воздуха (Swamy et al., 2004). Эти же авторы отмечают прямую корреляцию между шириной распространения вида и отношением  $V_s$  к  $V_E$ . В наших исследованиях такая прямая зависимость не выявлена, возможно, вследствие недостаточности данных о распространении.

Результаты морфометрических исследований семян Orchis-типа представлены в таблице 7.3.

Таблица 7.3

Морфометрические параметры семян Orchis-типа орхидей Западного Закавказья.

Вид	Размер семени, мкм	Размер зародыша, мкм	Индекс семени	Индекс зародыша	$V_s$ , $\times 10^6$ мкм <sup>3</sup>	$V_E$ , $\times 10^6$ мкм <sup>3</sup>	$A_s$ , %
	$x \pm m$						
<i>Anacamptis morio</i> subsp. <i>caucasica</i>	$582,09 \pm 9,06 \times$ $143,94 \pm 2,62$	$158,06 \pm 2,10 \times$ $102,22 \pm 1,69$	$4,19 \pm 0,12$	$1,57 \pm 0,03$	$3,19 \pm 0,11$	$0,90 \pm 0,004$	$70,70 \pm 1,15$
<i>A. pyramidalis</i>		$156,61 \pm 4,19 \times$	$3,10 \pm 0,08$	$1,56 \pm 0,03$	$3,07 \pm 0,19$	$0,94 \pm 0,006$	$67,93 \pm 1,43$

	154,02 ± 3,83	101,49 ± 2,36					
<i>Dactylorhiza urvilleana</i>	1285,99 ± 38,37 × 277,93 ± 7,60	295,96 ± 8,94 × 206,39 ± 5,77	4,68 ± 0,14	1,46 ± 0,04	27,22 ± 1,79	7,02 ± 0,57	73,17 ± 1,56
<i>Neotinea tridentata</i>	453,36 ± 10,82 × 167,30 ± 6,26	149,05 ± 5,54 × 115,56 ± 5,54	2,79 ± 0,12	1,44 ± 0,13	3,46 ± 0,26	1,16 ± 0,13	67,62 ± 2,49
<i>Ophrys apifera</i>	507,3 ± 15,4 × 121,2 ± 4,4	121,9 ± 2,7 × 82,1 ± 1,8	4,36 ± 0,09	1,50 ± 0,02	2,64 ± 0,24	0,49 ± 0,003	71,63 ± 1,03
<i>O. caucasica</i>	448,0 ± 6,0 × 122,2 ± 2,4	114,7 ± 3,2 × 48,1 ± 1,6	3,44 ± 0,07	1,46 ± 0,03	2,21 ± 0,001	0,42 ± 0,002	80,44 ± 0,96
<i>O. oestrifera</i>	664,9 ± 40,1 × 144,6 ± 2,2	121,7 ± 1,4 × 79,7 ± 1,2	3,40 ± 0,07	1,55 ± 0,03	2,67 ± 0,001	0,42 ± 0,01	83,53 ± 0,79
<i>Orchis mascula</i>	372,11 ± 6,24 × 189,81 ± 4,65	131,91 ± 4,39 × 98,50 ± 3,81	1,99 ± 0,05	1,36 ± 0,02	3,62 ± 0,21	0,76 ± 0,08	79,59 ± 1,51
<i>O. militaris</i> subsp. <i>stevenii</i>	451,72 ± 11,16 × 143,46 ± 2,19	135,24 ± 1,95 × 100,96 ± 1,44	3,18 ± 0,09	1,34 ± 0,02	2,46 ± 0,10	0,74 ± 0,03	69,24 ± 1,04
<i>O. provincialis</i>	340,34 ± 6,77 × 131,22 ± 3,36	100,11 ± 2,05 × 74,95 ± 1,55	2,72 ± 0,08	1,36 ± 0,03	1,63 ± 0,009	0,32 ± 0,002	78,08 ± 1,34
<i>O. punctulata</i>	328,58 ± 6,81 × 149,03 ± 4,75	117,93 ± 3,08 × 88,98 ± 2,06	2,29 ± 0,07	1,33 ± 0,03	2,02 ± 0,13	0,51 ± 0,04	70,58 ± 2,17
<i>O. purpurea</i> subsp. <i>caucasica</i>	403,49 ± 4,74 × 132,02 ± 2,10	129,65 ± 1,89 × 82,85 ± 1,55	3,12 ± 0,06	1,60 ± 0,03	1,88 ± 0,006	0,49 ± 0,002	72,08 ± 1,46
<i>Platanthera bifolia</i>	819,18 ± 10,62 × 155,95 ± 1,72	217,04 ± 3,51 × 137,87 ± 1,65	5,28 ± 0,08	1,60 ± 0,02	5,26 ± 0,15	2,19 ± 0,08	68,20 ± 0,95
<i>Serapias orientalis</i> subsp. <i>feldwegiana</i>	459,56 ± 6,36 × 141,08 ± 2,29	144,68 ± 2,25 × 95,54 ± 1,64	3,32 ± 0,07	1,53 ± 0,03	2,45 ± 0,009	0,36 ± 0,002	75,54 ± 0,53
<i>Spiranthes spiralis</i>	518,7 ± 9,0 × 126,4 ± 2,4	189,7 ± 2,9 × 93,8 ± 1,6	4,20 ± 0,10	2,06 ± 0,04	2,24 ± 0,1	0,90 ± 0,004	57,52 ± 1,40
<i>Steveniella satyrioides</i>	629,6 ± 11,0 × 173,4 ± 2,8	145,8 ± 1,8 × 102,9 ± 1,5	3,49 ± 0,08	1,43 ± 0,02	5,08 ± 0,19	0,83 ± 0,003	82,54 ± 0,67

Примечание:  $\bar{x}$  – среднее арифметическое значение признака,  $m$  – ошибка среднего,  $V_s$  – объём семени,  $V_E$  – объём зародыша,  $A_s$  – объём свободного воздушного пространства внутри семенной оболочки.

Полученные нами данные по морфологии семян орхидных в основном совпадают с аналогичными данными по этим видам из других частей ареалов. Так, размеры семян *Orchis mascula* и *Neotinea tridentata* из Турции (Akçin, 2009; Güler, 2016) близки к размерам семян этих видов из Западного Закавказья. Исключение составляют семена *Dactylorhiza urvilleana* из окрестностей Сочи, которые значительно крупнее семян орхидеи этого вида из Турции. Кроме того, семена *Orchis purpurea* subsp. *caucasica* заметно мельче семян *O. purpurea* из

Турции, что можно расценивать как подтверждение подвидового статуса первого. Совпадение наблюдается также в размерах семян *Cephalanthera longifolia*, *C. rubra* и *Platanthera bifolia* с таковыми из Предуралья (Шибанова, Долгих, 2010). Данные по *Cephalanthera longifolia* из Калужской области (Хомутовский, 2015) совпадают с полученными нами, но, судя по микрофотографии М. И. Хомутовского, семена из Калужской области имеют несколько другую форму – они менее вытянуты, соответственно, индекс семени у них значительно ниже, чем у причерноморских особей. Размеры семян крымских особей *C. longifolia* и *C. rubra* (Назаров, 2016) несколько меньше, чем у экземпляров, изученных нами. Возможно, это является следствием произрастания особей крымских популяций в более засушливых условиях, характерных для Крыма.

Все эти и другие зафиксированные нами отклонения в морфологии семян орхидей, произрастающих в разных частях ареала, говорят о том, что как размеры семян, так и их форма, несмотря на относительную консервативность этих признаков, в определенной степени изменчивы под влиянием экологических факторов или являются следствием продолжительной географической изоляции. Исходя из этого, можно заключить, что изученные признаки могут быть использованы для диагностических целей лишь с учётом этой изменчивости.

Нашими исследованиями подтверждены выводы некоторых исследователей (Tyteca et al, 2012) о чётком разграничении рода *Orchis* на две группы. Семена одной из них (подрод *Orchis*) сильнее отличаются от семян другой (подрод *Masculae*), чем даже от семян другого рода (*Anacamptis*, например). Проведя аналогичные сравнения, можно заметить значительные различия в качественных и количественных признаках семян внутри такой группы, как *Dactylorhiza*. По присутствию редких линейных скульптурных утолщений периклиналильных стенок клеток семенной оболочки сходны *D. urvilleana* и *D. romana* subsp. *caucasica*. Однако у *D. euxina* такие утолщения отсутствуют. Отсутствуют они и у *Coeloglossum viride*, вида, который предлагают ввести в род *Dactylorchiza* (Tyteca et al, 2012; Gamarra et al., 2015 и др.).

В то же время обращает на себя внимание значительное сходство качественных и количественных характеристик семян *Ophrys* и *Steniseiella*, *Cephalanthera* и *Epipactis*.

Замечено, что данные о микроморфологии семян орхидей в некоторых случаях чётко коррелируют с результатами генетического анализа (Tsutsumi et al., 2007; Gamarra et al., 2007; Gamarra et al., 2008; Gamarra et al., 2010). Это даёт возможность сделать предварительные выводы о филогенетических связях таксонов, имея в распоряжении всего лишь сопоставление качественных и количественных характеристик семян.

Количественные данные можно использовать для определения, хотя это требует временных и энергетических затрат уже в лабораторных условиях. А некоторые качественные показатели могут быть использованы непосредственно в поле с помощью портативного микроскопа или даже просто сильной лупы. Это расширяет их практическую полезность. Для реализации этих возможностей необходим ключ для определения орхидей по семенам.

#### 7.4. Определение орхидей по семенам

Ниже представлен ключ для определения 25 видов орхидей низкогорной зоны Сочинского Причерноморья по семенам. Для использования ключа необходимо иметь образцы семян в количестве не менее нескольких десятков (а лучше сотен), взятых после начала диссеминации, т. е. вполне сформированных. Семена заливают 96<sup>0</sup> этиловым спиртом либо смесью спирта с глицерином в пропорции 1:1, но возможно вести определение и в воздухе, просто расположив семена на предметном стекле, накрыв покровным или не накрывая. Основной метод при определении – микроскопирование, достаточно светового микроскопа со 100–300-кратным увеличением. Использование портативного микроскопа позволяет вести определение даже в полевых условиях. Однако необходимо иметь возможность измерить семена в поле зрения микроскопа, для этого микроскоп должен быть откалиброван. Относительный размер зародыша (ОРЗ, отношение длины семени к длине зародыша) может быть определён глазомерно либо вычислен по результатам измерений. Форма семени *веретеновидной* считается в случае плавного сужения оболочки семени к полюсам с максимальной шириной в области расположения зародыша. *Линейное* семя удлинённое, имеет поперечник, одинаковый почти на всём его протяжении, с резко обрубленным микропилярным концом и плавно округлённым халазальным. *Баллонообразное* семя имеет значительную ширину и плавное закругление к полюсам. *Грушевидной* мы считаем форму семени, при которой максимум ширины приходится на халазальную область, при этом оболочка значительно шире зародыша. *Булавовидное* семя также максимально в ширину в халазальной части, но ширина семенной оболочки почти не превышает ширину зародыша. Обычно для упрощения процедуры определения выбирают наиболее расправленные семена, содержащие максимально развитый зародыш; семена сильно смятые и искажённые по форме, что определяется их положением внутри плода, как правило, для определения малопригодны. В связи с этим все количественные показатели, используемые в ключе, касаются именно таких, хорошо расправленных, семян. Качественные признаки,



разумеется, тоже наиболее отчётливо видны на хорошо оформленных семенах.

В полевых исследованиях часто есть возможность, в зависимости от степени сохранности найденного образца, предварительно оценить принадлежность его к тому или иному роду. Это касается исследований, которые проводят в период после окончания цветения и до полного отмирания надземной части растений. В таких случаях наиболее ценными наблюдениями будут форма плодов, их взаимное расположение и ориентация на стебле, форма и относительные (к плодам) размеры прицветных листьев, и некоторые другие признаки. В нашем ключе лишь однажды возникла необходимость привлечь ориентацию плодов на стебле, так же, как и цвет семян.

Ключ может оказаться полезным также в редких случаях при затруднениях в определении какого-либо гербарного образца (если сохранились семена).

### **Ключ для определения орхидей Сочинского Причерноморья по семенам.**

1(22) Скульптура поверхности периклиальных стенок клеток семенной оболочки представлена чёткими линейными штрихами, поперечными, продольными или косыми.

2(5) Скульптура редкая, от 2–3 до 8 штрихов в одной клетке.

3(4) Штрихов скульптуры 5–8 в одной клетке, скульптура есть в каждой клетке. Длина семени в среднем 300–500 мкм ..... ***Spiranthes spiralis***

4(3) Штрихи скульптуры крайне редкие, по 1–3 в одной клетке; скульптура есть не в каждой клетке. Длина семени в среднем 1200 мкм ..... ***Dactylorhiza urvilleana***

5(2) Скульптура частая, до нескольких десятков штрихов в одной клетке.

6 (7) Форма семени веретеновидная, число клеток оболочки вдоль семени 9–11 .....  
..... ***Platanthera bifolia***

7(6) Форма семени булавовидная или грушевидная.

8(13) Антиклинальные стенки халазальной части семени извитые.

9 (10) Длина семени в среднем 600 мкм ..... ***A. morio* subsp. *caucasica***

10(9) Длина семени в среднем 460 мкм.

11(12) Относительный размер зародыша (ОРЗ) больше 3. Штрихи скульптуры частые и ровные, расстояния между ними одинаковы и близки к толщине штриха .....  
..... ***Serapias orientalis* subsp. *feldwegiana***

- 12(11) ОРЗ меньше 3, чаще 2. Штрихи скульптуры почти всегда расположены реже, на расстоянии 2–3–5-кратной толщины штрихов друг от друга, штрихи часто изогнуты. . . . .  
 . . . . . *Anacamptis pyramidalis*
- 13(8) Антиклинальные стенки халазальной части семени прямые.
- 14 (15) ОРЗ равен 2–3. Штрихи скульптуры халазальной части семени большей частью дуговидные, часто разветвляются, образуя вилки . . . . . *Neotinea tridentata*
- 15(14) ОРЗ = 5–8. Штрихи скульптуры халазальной части семени более ровные.
- 16(17) ОРЗ = 6–8. Скульптура по бокам медиальной части семени образует просветы-лакуны в числе 6–8 на одной клетке . . . . . *Steveniella satyrioides*
- 17(16) ОРЗ = 5. Просветы-лакуны не выявляются.
- 18(19) Халазальная часть семени длиннее микропилярной в большинстве клеток. Число изодиаметрических клеток халазальной части семени около 6 . . . . . *Ophrys apifera*
- 19(18) Халазальная часть семени по длине равна микропилярной в большинстве клеток. Число изодиаметрических клеток халазальной части семени около 10–16.
- 20(21) Форма семени чаще грушевидная. Длина семени в среднем 450 мкм. Число изодиаметрических клеток халазальной части семени около 16 . . . . .  
 . . . . . *O. mammosa subsp. caucasica*
- 21(20) Форма семени чаще булавовидная. Длина семени в среднем 670 мкм. Число изодиаметрических клеток халазальной части семени около 10 . . . . . *O. oestrifera*
- 22(1) Скульптура поверхности периклиналильных стенок клеток семенной оболочки не выражена.
- 23(32) Число клеток вдоль семени 5–8. Клетки семенной оболочки контрастные: удлинённые в микропилярной и медиальной областях клеточной оболочки и почти изодиаметрические на халазальном полюсе клетки.
- 24(29) Форма семени чаще булавовидная. Халазальная часть семени равна по ширине микропилярной части.
- 25(28) Зародыш окружён желтоватым слоем кутикулы под семенной оболочкой. Граница кутикулы отчётливо видна в халазальной части семени. Антиклинальные стенки клеток халазальной части семени извитые, волнистые.

- 26(27) ОРЗ = 2–2,5. Длина семени в среднем 330 мкм . . . . . ***O. punctulata***
- 27(26) ОРЗ = 3–5. Длина семени в среднем 450 мкм . . . . . ***O. militaris* subsp. *stevenii***
- 28(25) Граница кутикулы вокруг зародыша в халазальной части семени не видна.  
Волнистость антиклинальных стенок клеток халазальной части семени не выражена. . . . .  
. . . . . ***Orchis purpurea* subsp. *caucasica***
- 29(24) Форма семени чаще грушевидная. Халазальная часть шире микропилярной в 1,5–2  
раза.
- 30(31) Халазальная часть семенной оболочки заметно длиннее микропилярной. Длина  
семени в среднем 370 мкм . . . . . ***O. mascula***
- 31(30) Халазальная часть семенной оболочки короче микропилярной. Длина семени в  
среднем 340 мкм . . . . . ***O. provincialis***
- 32(23) Число клеток вдоль семени 10–30. Клетки семенной оболочки практически все почти  
изодиаметрические или коротко-прямоугольные.
- 33(44) Форма семени линейная либо удлинённо-веретеновидная.
- 34(39) Форма семени чаще линейная, встречается и веретеновидная. Цвет семян сероватый.  
Плоды на стебле ориентированы вертикально вверх.
- 35(36) ОРЗ больше 6. Число клеток вдоль семени более 30 . . . . . ***Cephalanthera longifolia***
- 36(35) ОРЗ меньше 5. Число клеток вдоль семени 25 и менее.
- 37(38) Число клеток вдоль семени 20–25 . . . . . ***C. damasonium***
- 38(37) Число клеток вдоль семени 15–17. . . . . ***C. rubra***
- 39(34) Форма семени веретеновидная, линейной не бывает. Цвет семян ярко-коричневый.  
Плоды на стебле поникшие.
- 40(41) Длина семени в среднем 1400 мкм. Число клеток вдоль семени 30–40 . . . . .  
. . . . . ***Epipactis helleborine***
- 41(40) Длина семени менее 1200 мкм. Число клеток вдоль семени менее 30.
- 42(43) ОРЗ = 6. Длина семени в среднем не более 1200. Число клеток вдоль семенной  
оболочки 20–26 . . . . . ***E. leptochila* subsp. *neglecta***
- 43(42) ОРЗ = 5. Длина семени в среднем 900 мкм. Число клеток вдоль семенной оболочки  
обычно 17–30 . . . . . ***E. pontica***

44(33) Форма семени баллонообразная либо коротко-булавовидная.

45(46) Длина семени более 1000 мкм. Число клеток в длину 30–34. ОРЗ = 8. . . . .  
. . . . . ***Limodorum abortivum***

46(45) Длина семени менее 800 мкм. Число клеток вдоль семени 8-19. ОРЗ = 4–6.

47(48) Число клеток вдоль семени 8–12. Клетки прямоугольные. ОРЗ = 4 . . . ***Neottia nidus-avis***

48(47) Число клеток вдоль семени 12–19. Клетки преимущественно неправильной  
изодиаметрической формы. ОРЗ = 5–6 . . . . . ***N. ovata***

Итак, знание микроморфологии семян даёт инструмент для изучения распространения орхидей после периода цветения, в случае успешного плодоношения. Тем самым временные рамки возможностей изучения распространения орхидей в регионе раздвинуты в 2-3 раза: от 2-4 недель (время цветения) до 3-5 месяцев (плюс время диссеминации).

Выявлены наиболее ценные для диагностики характеристики строения семян. Прежде всего это форма семени, его размер, число клеток, составляющих семенную оболочку, их форма в разных областях оболочки, характер смежных антиклинальных стенок клеток и скульптурных утолщений периклинальных стенок. Определённую ценность имеют относительные размеры, в частности, отношение длины семени к длине зародыша (ОРЗ), а также относительные размеры областей семени – микропилярной части, медиальной, где расположен зародыш, и халазальной. По нашим наблюдениям, направленность штрихов скульптуры слишком варьирует даже для семян одной популяции, не считая отличий в разных частях ареала, и потому для диагностики использована быть не может. Остатки суспензора, как правило, присутствуют в семенах, а вот выступ на вершукке зародыша отмечен только у видов *Limodorum*-типа, да и то не у всех. Цвет семян лишь иногда помогает определению. Вид зародыша на просвет, который может быть мелкозернистой структуры или составленным из крупных округлых образований, бывает разным у одного и того же вида.

Учитывая значимость и полезность характерных признаков строения семенной оболочки и зародыша семени орхидей для выяснения филогенетических связей и для практического применения в диагностике в полевых условиях, мы должны признать необходимость расширения этих аспектов знания об орхидеях.

## Глава 8. Редкие виды орхидей в регионе и их охрана

### 8.1. Природоохранный статус орхидей Сочинского Причерноморья и их охрана

Все изученные виды орхидей Сочинского Причерноморья – редкие растения, имеющие тот или иной природоохранный статус (таблица 8.1). По литературным данным в Хостинском отделе Кавказского государственного природного биосферного заповедника (КГПБЗ) им. Х. Г. Шапошникова встречаются 12 изучаемых видов орхидей (Алтухов, Литвинская, 1986; Лебедева, 1994а; Семагина, 1999; Тимухин, 2003). Для территории Сочинского государственного национального парка указаны все 26 изучаемых видов (Тимухин, 2003; и др.). Однако эти данные нуждаются в подтверждении в связи с большими изменениями природной обстановки в последние два десятилетия.

Изучаемые популяции орхидей расположены, как правило, на муниципальных землях у границ территории Сочинского национального парка. Поэтому они подвергаются риску повреждения или уничтожения (Рис. 1 Приложения XII). Так была уничтожена популяция офрис пчелоносной в окрестностях пос. Хлебороб в 2012 г. при расширении старой и прокладке новой дороги. Работа бульдозеров не оставила ни одного экземпляра из 20–24 цветущих, отмеченных в 2011 и 2012 гг. Многочисленные популяции анакамптиса пирамидального, офрис пчелоносной, серапиаса Фельдвега и других орхидей на горе Лысой возле устья реки Хобза попало в зону расширения посёлка. В настоящее время около половины площади произрастания видов находится на расчищаемых под жилищное строительство участках, значительная часть луговины распахана. Требуется немедленное решение о приостановке освоения склонов хребта с целью сохранения произрастающих там растений, занесённых в Красную книгу РФ. А также следует организовать перенос уцелевших растений с уже расчищенных и огороженных участков в специально созданные питомники на охраняемой территории Сочинского национального парка со статусом заказника, что позволит сохранить хотя бы часть особей. Вопрос об этом обсуждался с научной общественностью и властными структурами на региональной конференции (Аверьянова, 2016), но, к сожалению, конкретных результатов нет.

*Таблица 8.1.1.*

Природоохранный статус представителей семейства Orchidaceae Сочинского Причерноморья

№ п/п	Латинское название таксона	Русское название таксона	Категория редкости вида в Красной книге РФ (2008)	Категория редкости вида в Красной книге Краснодарского края (2017)	Категория угрозы исчезновения вида на региональном уровне по региональным критериям МСОП	Категория редкости вида в Красной книге г. Сочи (2002)	Категория редкости вида в IUCN Red List
1	2	3	4	5	6	7	8
1	<i>Anacamptis morio</i> subsp. <i>caucasica</i> (K. Koch) H. Kretzschmar, Eccarius & H. Dietr., 2007 (В Красных книгах - <i>Orchis picta</i> Loisel. 1827)	Ятрышник-дремлик кавказский (В Красных книгах – Я. раскрашенный)	3 г – редкий вид, находящийся в России на границе распространения	2 ИС исчезающий	EN B1ab(i,ii,iv)+2ab(ii,iv) находящийся в опасном состоянии	1 (Е). Вид, находящийся под угрозой исчезновения	LC (Глобал.) (вид, вызывающий наименьшее опасение)
2	<i>Anacamptis pyramidalis</i> (L.) Rich. 1817	Анакамптис пирамидальный	3 г – редкий вид, находящийся в России на границе распространения	3 УВ уязвимый	VU A2c; B2b(ii,iii,v) уязвимый	3 (R). Редкий вид	–
3	<i>Cephalanthera damasonium</i> (Mill.) Druce, 1906	Пыльцеголовник крупноцветковый	3г – редкий вид, находящийся в России на границе распространения	3 УВ уязвимый	VU A3c; B2b(iii) уязвимый	3 (R). Редкий вид	LC (Евр.) (вид, вызывающий наименьшее опасение)
4	<i>C. longifolia</i> (L.) Fritsch, 1888	Пыльцеголовник длиннолистный	3 г – редкий вид, находящийся в России на границе распространения	3 УВ уязвимый	VU A2c; B2(ii,iii) уязвимый	3 (R). Редкий вид	LC (Евр.) (вид, вызывающий наименьшее опасение)
5	<i>C. rubra</i> Rich. 1817	Пыльцеголовник красный	3 б – вид, с небольшой численностью популяций	3 УВ уязвимый	VU A3cd; B1b (iii,v) с (ii) уязвимый	3 (R). Редкий вид	LC (Евр.) (вид, вызывающий наименьшее опасение)
6	<i>Dactylorhiza urvilleana</i>	Пальчатокоренник	3 г – редкий	3 УВ уязвимый	VU A3bcd	4. Вид с	LC (Глобал.)

	(Steud.) H. Baumann et Kunkele, 1981	Дюрвилля	вид, находящийся в России на границе распространения		уязвимый	сокращающейся численностью	(вид, вызывающий наименьшее опасение)
7	<i>Epipactis pontica</i> Taubenheim, 1975	Дремлик понтийский	–	3 УВ уязвимый	VU A2cd уязвимый	–	<b>VU (Евр.)</b> (уязвимый вид)
8	<i>Limodorum abortivum</i> (L.) Sw. 1799	Лимодорум недоразвитый	3 г – редкий вид, находящийся в России на границе распространения	3 УВ уязвимый	VU A1c; B2b (iii) уязвимый	3 (R). Редкий вид	LC (Евр.) (вид, вызывающий наименьшее опасение)
9	<i>Neotinea tridentata</i> (Scop.) R.M.Bateman, Pridgeon & M.W.Chase, 1997	Ятрышник трёхзубчатый	3 г – редкий вид, находящийся в России на границе распространения	3 УВ уязвимый	VU A2cd; B2b(ii,iii,v) уязвимый	3 (R). Редкий вид	LC (Евр.) (вид, вызывающий наименьшее опасение)
10	<i>Neottia ovata</i> (L.) Bluff et Fingerhuth. 1838	Тайник овальный	–	3 УВ уязвимый	VU B2b (ii,iii,iv)c(ii,iii) уязвимый	3 (R). Редкий вид	LC (Евр.) (вид, вызывающий наименьшее опасение)
11	<i>Ophrys apifera</i> Huds. 1762	Офрис пчелоносная	1 – вид, находящийся под угрозой исчезновения	2 ИС исчезающий	EN B2b(ii,iv) c(iv) находящийся в опасном состоянии	1 (E). Вид, находящийся под угрозой исчезновения	LC (Евр.) (вид, вызывающий наименьшее опасение)
12	<i>Ophrys mammosa subsp. caucasica</i> (Woronow ex Grossh.) Soo, 1973	Офрис кавказская	1 – вид, находящийся под угрозой исчезновения	2 ИС исчезающий	EN B2b(ii,iv) c(iv) находящийся в опасном состоянии	1 (E). Вид, находящийся под угрозой исчезновения	–
13	<i>Ophrys oestriifera</i> Bieb. 1808	Офрис оводоносная	2 а – вид, сокращающийся в численности из-за изменения условий существования	3 УВ уязвимый	VU B2b(ii,iii) c(i) уязвимый	2 (V). Уязвимый вид	–
14	<i>Orchis mascula</i> (L.) L.	Ятрышник	3 б, г – редкий	3 УВ уязвимый	VU A2cd; B2b	3 (R). Редкий	LC (Евр.)

	1755	мужской	вид, с небольшой численностью популяций и находящийся на границе распространения		(ii,iii,iv) уязвимый	вид	(вид, вызывающий наименьшее опасение)
15	<i>O. militaris subsp. stevenii</i> (Rchb.f.) В.Бауманн, Н.Бауманн, R.Lorenz & Ruedi Peter, 2003 ( <i>O. militaris</i> в Красных книгах)	Ятрышник Стевена (ятрышник шлемоносный в Красных книгах)	3 б, г – редкий вид, с небольшой численностью популяций и находящийся на границе распространения	3 УВ уязвимый	VU A2cd; B2b(ii,iii,iv) уязвимый	3 (R). Редкий вид	LC (Евр.)  (вид, вызывающий наименьшее опасение)
16	<i>Orchis provincialis</i> Balb. ex DC. 1806	Ятрышник прованский	1 – вид, находящийся под угрозой исчезновения	2 ИС исчезающий	EN B2b(ii,iii); C2a(i) находящийся в опасном состоянии	1 (E). Вид, находящийся под угрозой исчезновения	LC (Евр.) (вид, вызывающий наименьшее опасение)
17	<i>Orchis punctulata</i> Steven ex Lindl. 1835	Ятрышник мелкоочечный	3 г – редкий вид, находящийся в России на границе распространения	3 УВ уязвимый	VU B2b(ii,iii,iv) c(ii,iii) уязвимый	3 (R). Редкий вид	<b>VU (Евр.)</b> (уязвимый вид)
18	<i>O. purpurea subsp. caucasica</i> (Regel) В. Baumann, Н. Baumann, Lorenz et Peter, 2003 (в Красных книгах <i>Orchis purpurea</i> Huds. 1762)	Ятрышник пурпурный	3 б,г – редкий вид, с небольшой численностью популяций и находящийся на границе распространения	3 УВ уязвимый	VU A2cd; B1b(iii,iv)c(ii) уязвимый	3 (R). Редкий вид	LC (Евр.)  (вид, вызывающий наименьшее опасение)
19	<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich. 1817	Любка двулистная	–	3 УВ уязвимый	VU A3c; B2b(ii,iii,iv) уязвимый	–	LC (Евр.) (вид, вызывающий наименьшее опасение)



20	<i>P. chlorantha</i> (Custer) Reichenb. 1829	Любка зеленоцветковая	–	3 УВ уязвимый	VU B2b(ii,iii,iv) уязвимый	4. Вид с сокращающейся численностью	LC (Евр.) (вид, вызывающий наименьшее опасение)
21	<i>Serapias orientalis</i> subsp. <i>feldwegiana</i> (H. Baumann & Künkele) Kreutz 1989 (В Красных книгах - <i>S. vomeracea</i> (Burm. f.) Briq. 1910)	Серапиас Фельдвега (В Красных книгах - С. сошниковый)	2 а – вид, сокращающийся в численности из-за изменения условий существования	3 УВ уязвимый	VU A2с уязвимый	2 (V). Уязвимый вид	LC (Евр.) (вид, вызывающий наименьшее опасение)
22	<i>Spiranthes spiralis</i> (L.) Chevall. 1827	Скрученник спиральный	3 г – редкий вид, находящийся в России на границе распространения	2 ИС исчезающий	EN A4abcd; B2b(iii) c(iv) находящийся в опасном состоянии	3 (R). Редкий вид	LC (Евр.) (вид, вызывающий наименьшее опасение)
23	<i>Steveniella satyrioides</i> (Steven) Schlechter, 1918	Стевениелла сатириовидная	1 – вид, находящийся под угрозой исчезновения	2 ИС исчезающий	EN B2b(i,ii,iii,iv) c(iv) находящийся в опасном состоянии	1 (E). Вид, находящийся под угрозой исчезновения	EN (Евр.) (исчезающий вид)

Четыре вида – *Ophrys oestriifera*, *Orchis provincialis*, *O. punctulata*, *Steveniella satyrioides* – внесены в Приложение I (Растения, требующие строгих мер охраны) Бернской Конвенции – Конвенции об охране дикой фауны и флоры и мест их обитания в Европе (1979). Кроме того, все представители семейства орхидных включены в Приложение II Конвенции СИТЕС, которая регулирует международную торговлю видами дикой фауны и флоры.

Как видно из Таблицы 8.1.1, в Красный список МСОП (IUCN Red List) для Европейского региона попали только 3 вида. Среди них – *Steveniella satyrioides* с категорией EN (исчезающий вид), причем во всех Красных книгах она также имеет эту категорию, хотя мы считаем стевениеллу довольно обычной для Сочинского Причерноморья. А также *Epipactis pontica* и *Orchis punctulata*, которые в IUCN Red List для Европейского региона отнесены к категории VU (уязвимый вид), что также соответствует их категориям в Красных книгах. *Epipactis pontica* не занесён ни в Красную книгу РФ (далее КкРФ), ни в Красную книгу Сочи (далее КкСочи), т. к. обнаружен после их издания. Все остальные виды не попали в IUCN Red List, т. к. либо не оценивались, либо отнесены к категории низкого риска – LC. А

вот *Anacamptis pyramidalis* в России на всех уровнях считается уязвимым или редким, и при этом в Красном списке МСОП отсутствует. Это можно объяснить тем, что вид здесь находится на границе ареала.

Род *Ophrys* представлен в Красных книгах России тремя видами с высоким природоохранным статусом, однако на международном уровне лишь *Ophrys apifera* мы видим в Красном списке МСОП. Причина в данном случае отчасти в том, что *Ophrys oestriifera* европейскими орхидологами считается синонимом *O. apifera*, а *Ophrys mammosa* subsp. *caucasica* – *O. sphegodes* subsp. *mammosa* (Desf.) Soó ex E.Nelson.

*Serapias orientalis* subsp. *feldwegiana* (под названием *S. vomeracea*) в КкРФ и в КкСочи попал во 2 категорию, однако в КкКк – в ЗУВ (уязвимый вид), видимо, из-за высокой численности в некоторых местонахождениях. В категорию уязвимых (КкКк) занесено большинство видов орхидей низкогорья Большого Сочи (15 видов), что в целом совпадает с оценкой их статуса в КкРФ и КкСочи. Из них лишь для *Anacamptis morio* subsp. *caucasica* мы видим повышение статуса в КкКк (2ИС) и в КкСочи (1Е), по сравнению с КкРФ; также и *Spiranthes spiralis* из уязвимого в КкРФ и КкСочи отнесен к исчезающим в КкКк (2ИС).

В мерах охраны нуждаются все орхидеи Сочинского Причерноморья как единого компонента биоразнообразия региона.

Основными лимитирующими для орхидей Сочинского Причерноморья являются факторы антропогенного характера – разрушение биотопов, сбор соцветий на букеты, выкапывание с целью получения лекарственного сырья или переноса на индивидуальные участки (и для продажи с этими целями), интенсивный выпас скота и вытаптывание при рекреационном использовании территорий. Самым значительным было и остается уничтожение мест обитания.

Многие виды охраняются на территориях Кавказского государственного природного биосферного заповедника им. Х. Г. Шапошникова (Семагина, 1999, Тимухин, 2003а), Сочинского национального парка (Тимухин, 2003), Государственного природного заповедника «Утриш» (Суслова, 2013), а также в заповедниках и заказниках Крыма. К сожалению, в связи с реорганизацией Сочинского национального парка около половины известных нам местообитаний нескольких видов орхидей окрестностей Сочи вышли из-под охраны и их полное уничтожение – лишь вопрос времени. Например, три места произрастания *O. oestriifera* разрушены за последние полтора года, а ещё и одно сильно повреждено. Как указывалось ранее, бурный рост пригородов, расширение посёлков и

развитие инфраструктуры города-курорта Сочи неизбежно влечёт разрушение многих ныне существующих локальных фитоценозов. Город–курорт Сочи и его окрестности разрастаются, захватывая всё новые площади предгорий южного макросклона Главного Кавказского хребта. Немного медленнее происходит этот же процесс по всему Российскому Причерноморью. Многие локальные популяции орхидных подвергаются уничтожению при жилищном строительстве и возведении объектов инфраструктуры (дорог, водоводов, линий электропередач и т. п.). Постепенно открытых полей становится всё меньше, и при дальнейшем сокращении их площадей над многими опушечными и луговыми видами неизбежно нависнет угроза исчезновения.

На первый взгляд, орхидеи представляют примеры широко распространённых в Причерноморье видов с широкой экологической амплитудой. Структура многих популяций позволяет назвать их полночленными, нормального типа. Полиморфизм в строении и окраске цветков, а также и различия в сроках цветения указывают на возможную генетическую гетерогенность. Способность к вегетативному размножению и тенденции к возникновению самоопыления расширяют возможности выживания. Представленность орхидных на охраняемых территориях позволяет с оптимизмом оценивать перспективы существования представителей семейства.

Однако узость ареалов в масштабах страны, малочисленность субпопуляционных локусов, их большая удалённость друг от друга, а также расположение многих мест обитания в зонах с перспективой техногенного преобразования полностью подтверждает необходимость занесения большинства видов семейства в Красные книги разного ранга и отношение к ним как к уязвимым, нуждающимся в создании дополнительных особо охраняемых природных территорий для сохранения их генофонда.

Для охраны орхидей, как и других видов растений, в Сочинском Причерноморье предпринимаются разнообразные меры. Проводятся инспекционные рейды сотрудников Сочинского нацпарка и Кавказского заповедника для предотвращения сбора иглицы понтийской и других редких растений. Для исчисления размеров штрафов для нарушителей используется Приказ от 19 апреля 2011 г. № 65 Департамента природных ресурсов и государственного экологического контроля Краснодарского края «Об утверждении методических рекомендаций по исчислению размера вреда окружающей среде от уничтожения (изъятия из природной среды, травмирования) объектов животного и растительного мира, занесённых в Красную книгу Краснодарского края, или нарушения среды их обитания», а для видов, занесённых в Красную книгу РФ – Приказ от 1 августа

2011 г. № 658 Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации «Об утверждении такс для исчисления размера вреда, причиненного объектам растительного мира, занесенным в Красную книгу Российской Федерации, и среде их обитания вследствие нарушения законодательства в области охраны окружающей среды и природопользования».

Организована сеть региональных ООПТ, в том числе памятников природы. Ведётся постоянная работа в области экологического просвещения населения силами сотрудников Сочинского НП, Кавказского заповедника, Сочинского отделения Русского географического общества, учителей школ города и преподавателей ВУЗов. Тем не менее, считаем, что этих мер недостаточно. В настоящее время борьба с уличными торговцами растений пробуксовывает на уровне полиции. Есть предложения усилить природоохранное законодательство, в частности, вернуть норму запрета самовольного уничтожения редких растений на выделенных под ИЖС участках земли. Эта норма была отменена в 2019 году. Необходимо неукоснительно проводить экологическую экспертизу перед строительством любых объектов.

В связи с вышеизложенным, нами внесены предложения по организации новых особо охраняемых природных территорий в границах Сочинского Причерноморья.

## **8.2. Предложения по созданию новых ООПТ**

### **8.2.1. Урочище «Рассветное»**

В ходе исследования местообитаний орхидей наше внимание привлекали территории, где численность и видовое разнообразие растений этого семейства наиболее высоки. Один из таких участков под условным названием «Урочище Рассветное» был предложен в качестве новой ООПТ регионального значения (Аверьянова, 2017).

Урочище Рассветное расположено в междуречье Малой и Большой Хосты, выше места их слияния, в Адлерском районе г. Сочи Краснодарского края (Рис. 1 Приложения XI). В настоящее время вокруг выделяемого участка расположены посёлки Рассвет, Хлебороб, дачный посёлок на правом берегу Большой Хосты и несколько рекреационных объектов на Большой и Малой Хосте (рис. 2 Приложения XII).

Урочище Рассветное планируется отнести к землям особо охраняемых природных территорий (ООПТ) местного значения категории «памятник природы местного значения». Участок расположен в муниципальном образовании город-курорт Сочи в Адлерском районе в границах между реками Малая и Большая Хоста выше места их слияния. Он имеет сложную конфигурацию. Общая площадь его составляет 604323 м<sup>2</sup>.

Границы проектируемого ООПТ проходят вдоль берегов рек Малая и Большая Хоста с запада и с юго-востока, с юга – вдоль посёлка Рассвет, с севера – вдоль посёлка Хлебороб. Участок пересекает шоссе, соединяющее Хосту и посёлки Хлебороб, Илларионовка, Калиновое Озеро и Воронцовка. У шоссе расположена мебельная фабрика. По территории проходят просеки высоковольтной ЛЭП с зонами отчуждения вокруг опор и с дорогами, проложенными для их обслуживания.

Урочище Рассветное представлено склонами низкогорий преимущественно западной, южной и юго-восточной экспозиции, небольшой фрагмент имеет восточную экспозицию. Высоты варьируют от 55 до 102 м. Высокоствольный полидоминантный колхидский лес занимает западную часть территории, а также склон восточной экспозиции и небольшие участки между шоссе и вырубкой по дороге к высоковольтной ЛЭП в восточной части. Значительную площадь занимают лужайки, опушки и вторичное мелколесье с кустарником на границах с посёлками. Склоны здесь разной крутизны, есть ручей, впадающий в Большую Хосту. Разнообразие условий обеспечивает богатство растительности и животного мира.

Участок характеризуется желтозёмами и светло-бурыми горно-лесными почвами, разнообразными по механическому составу, богатству, реакции почвенного раствора.

Реки Малая и Большая Хоста имеют паводочный режим стока.

Посещение урочища Рассветное проводили неоднократно в ходе мониторинга популяций редких растений с 2010 по 2016 годы. Обследование вели маршрутным методом, также были заложены постоянные пробные площадки. При маршрутных учётах фиксировали видовой состав древесной, кустарниковой, травянистой и внеярусной растительности, встречи животных и следов их жизнедеятельности, вели фотосъёмку, фенологические наблюдения. В результате обследования составлены списки флоры и фауны планируемого объекта ООПТ. Названия растений и животных приводятся по А. С. Ананьевой с соавторами (1998), А. С. Зернову (2013), В. В. Куропаткину и П. Г. Ефимову (2014), А. С. Солодько и П. В. Кирий (2002), С. К. Черепанову (1995), П. Дельфоржу (Delforge, 2006) и Б. С. Туниеву (Туниев, 1998), а также по изданиям Красных книг РФ (2008) и Краснодарского края (2017). По мере дальнейшего мониторинга состояния природного объекта списки, очевидно, будут дополняться.

Основу колхидского леса составляют широколиственные породы: *Fagus orientalis*, *Carpinus caucasica*, *Quercus iberica*, *Tilia caucasica* Rupr., *Taxus baccata*, *Acer campestre*, *A. laetum* C.A.Mey., *A. pseudoplatanus* L., *Alnus barbata* C.A.Mey. В подлеске встречаются *Laurocerasus officinalis*, *Ilex colchica*, *Ruscus aculeatus*, *R. colchicus*, *Pyracantha crenulata*

(D.Don) *M. Roem*, *Epimedium colchicum*, *Staphylea colchica* и др. Внеярусная растительность представлена *Smilax excelsa*, *Clematis vitalba*, *Periploca graeca* L., *Lonicera caprifolium* L., *Hedera colchica*. Травянистая растительность богата и разнообразна, встречено несколько видов моховидных, не менее 12 видов папоротниковидных, хвощи.

Биоразнообразию урочища можно считать довольно высоким. Природные формации насыщены реликтами, есть эндемичные виды, редкие и исчезающие, внесённые в списки охраняемых растений и животных. Многие экземпляры тиса ягодного, липы кавказской, дуба иберийского можно назвать деревьями-патриархами.

Большую ценность территории придают многочисленные популяции редких растений, занесённых в красные книги РФ и Краснодарского края: *Serapias orientalis* subsp. *feldwegiana*, *Anacamptis morio* subsp. *caucasica* и *Orchis provincialis*, *O. purpurea* subsp. *caucasica* и *O. mascula*, *Ophrys apifera*. На других участках Большого Сочи, за небольшим исключением, они встречаются эпизодически единичными особями. Здесь плотность популяций этих видов достигает 5–8 экз/м<sup>2</sup>, с общей численностью до нескольких тысяч особей. Число видов орхидных растущих в урочище Рассветном – 19, что составляет почти половину всего списочного состава Orchidaceae Российского Причерноморья, от уреза морской воды до горных ледников. Одно только это обстоятельство делает урочище уникальным. Кроме орхидных, урочище ценно как место произрастания редких видов из других семейств, например, *Crocus speciosus* M. Bieb., *Colchicum umbrosum* Steven, *Ornithogalum woronowii* Krasch., *Scilla monanthos* K. Koch, *Aristolochia steupii* Woronow, *Omphalodes cappadocica* (Willd.) DC., *Paeonia caucasica* (Schipcz.) Schipcz., а также *Taxus baccata*, *Staphylea colchica* и *Epimedium colchicum*.

Разнообразию местообитаний и обилию труднодоступных укромных уголков в складках местности создаёт условия для многих видов животных, в том числе и крупных (*Canis aureus* L., *Vulpes vulpes caucasica* Dinnik), *Felis silvestris* Schreb., *Procyon lotor* L., *Martes foina* Erhl., *Meles meles* L., *Lepus europaeus* Pallas, *Capreolus capreolus* L. и др.). Временные стоячие водоемы в лесу позволяют размножаться тритону малоазиатскому *Ommatotriton vittatus* Gray и другим земноводным (*Pelodytes causicus* Boulenger, *Bufo bufo verucosissima* Pallas., *Hyla arborea schelkownikowi* Černov, *Rana macrocnemis* Boulenger, и др.). Герпетофауна представлена *Elaphe longissima* Laurenti, *Natrix megalcephala* Orlov & Tuniyev, *Darevskia brauneri* Mehely и др. Дуплистые деревья дают возможность гнездиться множеству видов птиц, там же укрываются летучие мыши. Лесные кормовые ресурсы обеспечивают не только оседлых птиц, но и многочисленные стаи пролётных, которые кочуют по нашим лесам, пережидая суровые зимние времена на гнездовых местообитаниях, расположенных

севернее. Таким образом, в природоохранном смысле урочище ценно в более широком масштабе, чем только местный.

Значительная заселённость соседних с урочищем территорий определяет высокую антропогенную нагрузку на природные формации. Развивается туризм, ежегодно всё больше жителей города и гостей курорта выбирают отдых на природе. Популярен сбор грибов и ягод. В период массового появления белых грибов или опят можно наблюдать вереницы легковых автомобилей грибников на обочинах шоссе. Посещение лесов заметно возрастает в весенний период с началом массового цветения декоративных травянистых растений, среди которых много охраняемых, занесённых в Красные книги разного ранга. Нередок сбор цветов на букеты, в том числе и на продажу, что можно проследить по контингенту пригородных автобусов и по ассортименту на торговых точках Хосты и Сочи. Весной проходит массовый сбор черемши, осенью ранее был популярен сбор плодов каштана съедобного, который сейчас почти угас. Идёт постоянный сбор лекарственных растений, часто опять же на продажу. Отмечены следы деятельности заготовителей салепа – остатки выкопанных растений семейства орхидных. Изредка отмечается такой варварский способ добычи ягоды дикорастущей черешни, как спил плодоносящих ветвей, что приводит к гибели дерева вследствие заражения дереворазрушающими грибами.

Дополнительная нагрузка – выпас крупного рогатого скота и лошадей. В немалой степени именно по этой причине растительность кустарниковых зарослей гораздо богаче, чем открытых лугов. Фактор вытаптывания особенно сильно влияет на травянистую растительность более сухих склонов.

Особо следует отметить главную опасность для природы территории – глубокую антропогенную трансформацию при строительстве и освоении дачных участков. Заметно сказывается также усиленное пользование лесными ресурсами в зонах ближайшей доступности посёлков. Замусоривание местами придаёт склонам удручающий вид. Положительную роль играет развитие дорожной инфраструктуры, возведение ограждений вдоль шоссе препятствует, пусть не везде, хаотичному проникновению автотранспорта в лес.

Режим особой охраны планируемой ООПТ местного значения должен быть направлен на сохранение баланса влияния человеческой деятельности и возможности восстановления природы. Полностью снять разрушительный антропогенный пресс реальной возможности нет. Исходя из этого предлагаем следующие шаги для сохранения урочища Рассветное:

1. Запрет на всякое строительство на территории урочища, на выделение и разработку новых дачных, жилищных или иных участков, расширение и дополнение уже существующих построек.



2. Полный запрет на охоту на территории урочища.
3. Запрет сбора любых растительных объектов.
4. Ограничение выпаса путём запрета расширения поголовья домашнего скота.
5. Запрет любых рубок древесных насаждений на территории урочища.
6. Запрет разбивки туристических лагерей и разжигания костров.
7. Запрет организации свалок и замусоривания территории.

### **8.2.2. Урочище "Орхидейная поляна"**

Урочище «Орхидейная поляна» (Аверьянова, 2019) расположено в междуречье Восточной и Западной Хосты, на юго-восточном склоне выше пос. Хлебороб Адлерского района г. Сочи Краснодарского края, на высотах от 280 до 300 м над уровнем моря (Рис. 2 Приложения XI). Граничит с пос. Хлебороб и с территорией Сочинского НП. Причём на смежном с урочищем участке национального парка произрастают лесные виды орхидей, например, *Cephalanthera damasonium*, *Platanthera bifolia*, *Steveniella satyrioides*, а опушечные и луговые виды – такие как *Anacamptis pyramidalis*, *Neotinea tridentata*, *Serapias orientalis* subsp. *feldwegiana* и др. там не встречены. Присоединение к территории нацпарка урочища «Орхидейная поляна» в качестве ООПТ регионального значения позволит полнее защитить мерами охраны популяции представителей семейства орхидей, изначально редкие и немногочисленные в регионе.

Урочище находится в поле внимания ботаников уже более двух десятилетий, так же как и многие другие богатые редкими видами участки (рис. 3 Приложения XII). По большей части урочище «Орхидейная поляна» представляет собой заброшенную плантацию фундука, семечковых плодовых культур и т. п. с полосами и более крупными участками буково-грабово-тисового леса по её границам. Регулярные обследования проводили маршрутным методом, были заложены пробные площадки для отслеживания динамики численности некоторых видов. С помощью навигатора GPS отмечены предполагаемые границы участка. Основное внимание обращали на представителей семейства Orchidaceae. Именно присутствие большого числа видов орхидей и их представленность в некоторых случаях многочисленными популяциями определило границы будущего участка ООПТ и его название.

В результате проведенных исследований установлено, что на предложенном к охране участке произрастают не менее 95 видов высших растений. Более 20 из них занесены в Красные книги разного ранга, являются реликтами и эндемиками, например, тис ягодный – *Taxus baccata* L., безвременник теневой – *Colchicum umbrosum* Steven, подснежник Воронова



– *Galanthus woronowii* Losinsk. и др. Здесь обитает не менее 130 видов позвоночных животных, включая редкие и охраняемые виды, такие как лягушка малоазиатская – *Rana macrocnemis* Boulenger, эскулапов полоз – *Zamenis longissimus* Laurenti, пищуха короткопалая – *Certhia brachydactyla* C.L.Brehm и др.

Обследование территории позволило выявить также видовой состав орхидей. Список видов с указанием ориентировочной численности представлен в таблице 8.2.2.1.

Таблица 8.2.2.1.

Видовой состав, места обитания и динамика численности популяций орхидей урочища "Орхидейная поляна"

Вид	Места обитания	Общая численность по годам		
		2011	2015	2019
<i>Anacamptis pyramidalis</i> *	Послелесный луг, опушка, старые плантации фундука и плодовых	482	340	81
<i>Cephalanthera damasonium</i> *	Смешанный лес	7	-	3
<i>Limodorum abortivum</i> *	Смешанный лес, опушка	6	3	4
<i>Neotinea tridentata</i> *	Послелесный луг, опушка, старые плантации фундука и плодовых	16	7	-
<i>Neottia nidus-avis</i>	Смешанный лес	20	5	8
<i>Ophrys apifera</i> *	Послелесный луг, обочина дороги	28	2	-
<i>O. oestriфера</i> *	Смешанный лес, послелесный луг, обочина дороги, старые плантации фундука и плодовых	91	104	32
<i>Orchis purpurea</i> subsp. <i>caucasica</i> *	Опушка, кустарники	9	5	-
<i>Platanthera bifolia</i>	Смешанный лес	68	56	45
<i>Serapias orientalis</i> subsp.	Послелесный луг, опушка,	4	-	1

<i>feldwegiana*</i>	кустарники			
<i>Spiranthes spiralis*</i>	Послелесный луг, старые плантации фундука и плодовых	14	7	-
<i>Steveniella satyrioides*</i>	Смешанный лес	3	1	3

Все произрастающие здесь виды орхидей занесены в Красную книгу Краснодарского края, а 10 видов – в Красную книгу Российской Федерации (отмечены \*) (таблица 8.1.1).

За время наблюдения участок находился под умеренным выпасом крупного рогатого скота, лишь в последние два-три года там появились козы и лошади. Две последние категории домашних животных наносят значительно больший урон растительным сообществам, чем крупный рогатый скот. По этой причине при организации ООПТ необходимо исключить выпас коз и лошадей, ограничить выпас крупного рогатого скота до 3–5 голов. Совсем исключать выпас нецелесообразно, так как при этом начнётся процесс зарастания полян деревьями и кустарниками, что значительно сократит биоразнообразие участка, в частности, приведёт к выпадению луговых видов орхидей и других редких растений. По причине близкого расположения посёлка дикие травоядные животные (косули, кабаны) не смогут удерживать поляны от зарастания. Неограниченный же выпас домашних травоядных приведёт к необратимой трансформации сообщества и исчезновению уязвимых и редких видов. Подобные процессы мы наблюдаем недалеко от "Орхидейной поляны", на пологих участках хребта, протянувшегося от пос. Хлебороб до пос. Илларионовка. Многовидовые злаково-разнотравные сообщества с присутствием орхидей под влиянием перевыпаса лошадей и коз за 2–3 года выродились в моновидовые заросли колючего василька грузинского (*Centaurea iberica* Trev. ex Sprengel.).

В последние годы появилась тенденция к застройке предлагаемой к охране территории жилыми домами. Был огорожен участок к северу от Орхидейной поляны, сейчас на нём уже есть жилая постройка и постоянно проживают люди. Меньше года прошло с момента начала масштабной стройки коттеджей в юго-западной части объекта. Застройка территории, разумеется, не оставит ни малейших шансов растительным сообществам.

Того же эффекта следует ожидать при расширении карьера по добыче известняка. В 2013 году при таком расширении было разрушено местообитание офрис пчелоносной численностью до трёх десятков особей. В последующие годы вид так и не

восстановил своей численности и в настоящий момент присутствует в виде единичных экземпляров.

Два года назад большая часть "Орхидейной поляны" была огорожена для притравки охотничьих собак на дикого зверя. К сожалению, огораживание не решает проблему перевыпаса, а лишь усугубляет её. Предполагаемый арендатор после организации ООПТ может продолжать изредка использовать огороженный участок в вышеуказанных целях, но на него следует возложить функцию регуляции выпаса. Другие виды хозяйственной деятельности на Орхидейной поляне следует запретить.

При ограничении выпаса прежние многовидовые растительные сообщества могут в полной мере восстановиться.

Необходимо также довести вновь обозначенные границы участка до сведения руководства карьера, чтобы предотвратить дальнейшее расширение разработок известняка в сторону "Орхидейной поляны".

Кроме того, предлагаем следующие меры по сохранению редких видов растений и животных на "Орхидейной поляне":

1. Запрет на всякое строительство, на выделение и разработку новых дачных, жилищных или иных участков, расширение и дополнение уже существующих построек.

2. Полный запрет на охоту на территории урочища.

3. Запрет сбора любых растительных объектов.

4. Ограничение выпаса путём запрета расширения поголовья крупного рогатого скота.

Запрет выпаса лошадей и коз.

5. Запрет любых рубок древесных насаждений на территории урочища.

6. Запрет разбивки туристических лагерей и разжигания костров.

7. Запрет организации свалок и замусоривания территории.

Данные, приведенные в таблице 8.2.2.1, показывают угрожающую тенденцию к сокращению численности орхидей за последние годы. В случае успеха в образовании ООПТ орхидеи получат возможность восстановить былую численность за счёт растений, находящихся в состоянии вторичного покоя в почве, в которое они могут переходить при наступлении неблагоприятных внешних условий, не появляясь на поверхности земли один-два сезона, а иногда и более. Кроме того, у орхидей нередко образуется в почве некоторый запас проростков-протоков. Благодаря таким способностям, даже при отсутствии вида в какой-то год на территории, его можно опять обнаружить в следующем, более благоприятном сезоне.

Материалы по описанным выше участкам были переданы Научно-исследовательскому институту прикладной и экспериментальной экологии ФГБОУ ВО Кубанского ГАУ для выполнения работ по разработке «Схемы развития и размещения особо охраняемых природных территорий Краснодарского края». Предложение по «Урочищу Рассветному», к сожалению, было отклонено. Предложение по «Орхидейной поляне» рассмотрено комиссией по общественным обсуждениям (в форме слушаний) в августе 2019 года по объекту государственной экологической экспертизы: «Проект материалов, обосновывающих создание особо охраняемых природных территорий регионального значения на территориях муниципальных образований Апшеронский район, город-курорт Геленджик, город Горячий Ключ, Крыловский район, Крымский район, Куцеский район, Мостовский район, город Новороссийск, Северский район, город-курорт Сочи, Тбилисский район, Темрюкский район» с вынесением положительного решения (Протокол ОС-537Г). Затем материалы были направлены в Министерство природных ресурсов Краснодарского края.

Итак, в результате исследований численности и видового состава представителей семейства орхидей был сделан вывод о целесообразности и необходимости создания особо охраняемых природных территорий регионального значения на участках в окрестностях пос. Хлебороб Адлерского района агломерации город-курорт Сочи. Здесь обнаружено от 12 до 19 видов орхидей, большинство из которых имеют высокий природоохранный статус. Установлена тенденция к снижению численности всех видов и угроза выпадения некоторых из них в результате перевыпаса, особенно выпаса лошадей и коз. Даны рекомендации по мерам сохранения изучаемого растительного сообщества.

## Выводы

1. Список орхидных низкогорий Сочинского Причерноморья включает 26 видов и подвидов орхидей, в том числе два вновь обнаруженных таксона - *Epipactis pontica* и *E. leptochila* subsp. *neglecta* (Аверьянова, 2013; Fateryga et al., 2018). Неравномерность распространения орхидей по изученной территории связана со степенью её освоения и трансформированности человеком. Меньше всего видов встречается на участках, где прибрежная равнинная зона отсутствует.

2. Орхидеи произрастают практически во всех типах фитоценозов, характерных для низкогорий южного макросклона Главного Кавказского хребта, чаще в экотонных сообществах. Теневыносливые виды широко распространены в лесных фитоценозах, у луговых видов распределение мозаичное.

3. Для всех изученных орхидей характерны заметные флюктуации по годам общей численности ценопопуляций и динамики возрастных спектров. Особенностью *Anacamptis morio* subsp. *caucasica* является образование ювенильных особей в осенний период, причем ко времени цветения генеративных растений они успевают перейти в имматурное состояние. Все изученные ценопопуляции нормального типа. В ценопопуляциях *Steveniella satyrioides* наиболее высок процент молодых (ювенильных и имматурных) особей.

4. Выявлено 2 варианта сезонного ритма развития изучаемых видов: 1) летне-зелёные растения с непродолжительным периодом вегетации (*Dactylorhiza urvilleana*), 2) зимне-весенне-зелёные растения с летним периодом покоя (виды из родов *Anacamptis*, *Ophrys*, *Spiranthes* и др.).

5. Среднее число семян, производимых одной особью, у разных видов варьирует значительно: от 20,5 тыс. у *Ophrys oestriifera* до 92,8 тыс. у *Anacamptis morio* subsp. *caucasica*. Наибольшее число семян в одной коробочке отмечено у *Ophrys apifera*, – 26,5 тыс., а минимальное значение этого показателя у *Spiranthes spiralis* – 3,1 тыс. Для определения орхидей по семенам наиболее ценны следующие микроморфологические параметры: форма семени, его длина, число клеток, составляющих семенную оболочку, их форма в разных частях оболочки, характер скульптурных утолщений их поверхности.

6. Лимитирующие факторы в основном имеют антропогенный характер: сбор на букеты, выкапывание для переноса на садовые участки и заготовки лекарственного сырья, вытаптывание людьми и домашним скотом, и главный из них – уничтожение местообитаний. Необходима организация двух новых ООПТ – "Урочище Рассветное" и "Орхидейная поляна".

## ЛИТЕРАТУРА.

### Список работ, опубликованных автором

*Научные статьи из списка журналов ВАК РФ:*

1. Аверьянова Е. А. Морфология семян некоторых видов орхидных (Orchidaceae) Сочинского Причерноморья // Экосистемы. – 2015б. Вып. 4. – С. 52–57.
2. Аверьянова Е. А. Особенности биологии и распространения *Spiranthes spiralis* (L.) Cheval. в Сочинском Причерноморье (Западное Закавказье). Бюл. Моск. О-ва испытателей природы. Отд. Биол. – М., 2017г. – Т. 122. Вып. 5. – С. 65–75.
3. Аверьянова Е. А. Морфология семян некоторых видов орхидей (Orchidaceae) Западного Закавказья // Экосистемы. – 2018д. Вып. 16 (46). – С. 87–93.
4. Аверьянова Е. А. К определению орхидей (Orchidaceae) Сочинского Причерноморья по микроморфологическим признакам семян // Экосистемы. – 2020г. Вып. 23. – С. 84–92.

*Научные статьи в журналах, входящих в Web of Science и Scopus:*

1. Аверьянова Е. А. *Epipactis pontica* Taubenheim (Orchidaceae) – новый вид для флоры России / Turczaninowia 2013б. Т. 16. Вып. 3. С. 38–43.
2. Fateryga A. V., Popovich A. V., Fateryga V. V., Averyanova E. A., Kreutz K. New data on the genus *Epipactis* (Orchidaceae) in the North Caucasus with description of a new species. Phytotaxa 2018б. – 358 (3) – P. 278–288.
3. Popovich A. V., Averyanova E. A., Shagarov L. M. Orchids of the Black Sea Coast of Krasnodarsky krai (Russia): Current State, New Records, Conservation. Nature Conservation Research. Заповедная наука 2020в. 5(Suppl.1). 23 p. <https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2020.047>

*Научные статьи в иностранных научных изданиях:*

1. Averjanova E. A., L. G. Kharuta, A. E. Rybalko, K. P. Skipina. Wild Orchids of Colchis Forests and Save Them as Objects of Eco-education, and Producers of Medicinal Substances. /Food

Compositions and Analysis. Methods and Strategies. Apple Academic Press. – Toronto – New Jersey, 2014. Pp. 347–355.

2. Averjanova E. A., L. G. Kharuta, A. E. Rybalko, K. P. Skipina. Wild Orchids of Colchis Forests and Save Them as Objects of Eco-education, and Producers of Medicinal Substances / Chemical process in liquid and solid phases. Properties, Performance and Applications. – Toronto – New Jersey: Apple Academic Press. 2013в. – 373–384 pp.

*Тезисы конференций:*

1. Аверьянова Е. А. Морфология семян некоторых видов орхидных (Orchidaceae) Сочинского Причерноморья. Заповедники Крыма – 2016. Биологическое и ландшафтное разнообразие, охрана и управление. Материалы VIII Международной научно-практической конференции (Симферополь, 28–30 апреля 2016 г.). Симферополь, 2016а. С. 177–178.
2. Аверьянова Е. А. Диагностическая ценность микроморфологических признаков семян орхидей (Orchidaceae) Сочинского Причерноморья. Наземные и морские экосистемы Причерноморья и их охрана: материалы II-ой международной научно-практической школы-конференции (Пос. Курортное, Республика Крым, 28.09 – 02.10.2020). Симферополь, 2020б. С. 15.

*Научные статьи из материалов международных конференций:*

1. Аверьянова Е. А. Проблемы и перспективы охраны орхидных (Orchidaceae) Сочинского Причерноморья./ Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сборник научных статей по материалам XIII международной научно-практической конференции (г. Барнаул, 20–23 октября 2014 г.). – Барнаул : ИП Колмогоров И. А., 2014а. С. 15–20.
2. Аверьянова Е. А. Особенности биологии и экологии *Ophrys oestriifera* Vieb.(Orchidaceae) в Сочинском Причерноморье. Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сборник научных статей по материалам XIV международной научно-практической конференции (25–29 мая 2015 г., Барнаул). – Барнаул: Изд-во АлтГУ, 2015а. С. 240–249.
3. Аверьянова Е. А. Особенности биологии редкого вида *Orchis picta* Loisel. (Orchidaceae) в Сочинском Причерноморье. Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сборник научных статей по материалам XV международной научно-практической конференции (Барнаул, 23–26 мая 2016 г.) – Барнаул: Изд-во АлтГУ, 2016б. С. 207–211.

4. Аверьянова Е. А. Особенности биологии *Ophrys apifera* Huds. (Orchidaceae) в Сочинском Причерноморье. Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сборник научных статей по материалам XVI международной научно-практической конференции (5–8 июня 2017 г., Барнаул). – Барнаул: Концепт, 2017б. С 101–105.
5. Аверьянова Е. А. Особенности биологии *Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich. (Orchidaceae) в Сочинском Причерноморье (Западное Закавказье). Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сборник научных статей по материалам XVII международной научно-практической конференции (Барнаул, 24–27 мая 2018а г.). – Барнаул: Изд-во АлтГУ, 2018б. – С. 176-179.
6. Аверьянова Е. А. Семенная продуктивность некоторых видов орхидей (Orchidaceae) Сочинского Причерноморья. Охрана и культивирование орхидей: Материалы XI Международной конференции (Нижний Новгород, 25–28 мая 2018 г.) – Нижний Новгород: ННГУ, 2018в. – С. 42–43.
7. Аверьянова Е. А. Динамика популяций, распространение и особенности биологии *Dactylorhiza urvilleana* (Orchidaceae) в Сочинском Причерноморье. Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сборник научных статей по материалам XVIII международной научно-практической конференции (Барнаул, 20–23 мая 2019 г.). – Барнаул: Изд-во АлтГУ, 2019б. – С. 80–85.
8. Аверьянова Е. А. Особенности биологии и динамика популяции *Steveniella satyrioides* (Orchidaceae Juss.) в Сочинском Причерноморье // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сборник научных статей по материалам XIX международной научно-практической конференции (1–5 июня 2020 г., Барнаул). [электрон. науч. журн.], 2020а. – Т. 19, №1. – С. 17–22.

*Научные статьи из материалов конференций и сборников:*

1. Аверьянова Е. А. Дикорастущие орхидеи колхидского леса – перспективные объекты цветоводства / Субтропическое и декоративное садоводство. Вып. 47. Сочи, 2012. С. 45–54.
2. Аверьянова Е. А., Рыбалко А. Е. Редкие виды орхидей и других исчезающих растений Кавказа: микрокультура и потенциал использования в народном хозяйстве./ Российское общество, государство и право: история и современность. Материалы VII-й межвузовской научно-практической конференции и 1-го научно-образовательного форума: Сборник



статей. Ростов н/Д: Профпресс, 2013а. С. 236–245.

3. Аверьянова Е. А. Состояние популяций и перспективы охраны орхидных (Orchidaceae) Сочинского Причерноморья/ Постолимпийский Сочи: экологические проблемы и перспективы сохранения природного и историко-культурного наследия: материалы научно-практической конференции (г. Сочи, 5–7 июня 2014 г.). Сочи, 2014б. С. 60–67.
4. Аверьянова Е. А. Гора Вардане – ценное местообитание редких и исчезающих видов растений Сочинского Причерноморья. Экологические проблемы и стратегия устойчивого развития агломерации город–курорт Сочи. Материалы II научно–практической конференции (г. Сочи, июнь 2016 г.). Сочи, 2016в. С. 223–225.
5. Аверьянова Е. А. Представители семейства орхидных (Orchidaceae) в условиях агломерации город-курорт Сочи. Доклады Сочинского отделения Русского географического общества. Вып. 5. (Подготовлен к 60-летию Отделения 1957–2017.) Сочи, 2017а. С. 40–48.
6. Аверьянова Е. А. “Урочище Рассветное” – рефугиум орхидных (Orchidaceae) и других редких растений и животных Сочинского Причерноморья. Природные резерваты – гарант будущего: материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, посвящённой 100-летию заповедной системы России и Баргузинского государственного природного биосферного заповедника, Году ООПТ и Году экологии (Улан-Удэ, 4-6 сентября 2017 г.). – Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2017в. – С. 3–6.
7. Аверьянова Е. А. Новые местонахождения редких орхидей (Orchidaceae) Сочинского Причерноморья. Сборник статей V Всероссийской научно-практической конференции «Устойчивое развитие особо охраняемых природных территорий». (Сочи, 10–12 октября 2018 г.). Том 5. – Сочи, ГКУ КК «Природный орнитологический парк в Имеретинской низменности», Донской издательский центр, 2018г. – С. 38–43.
8. Аверьянова Е. А. К определению *Serapias feldwegiana* H. Baumann & Künkele (Orchidaceae) в Сочинском Причерноморье // Ботанический вестник Северного Кавказа. – 2019а. №1. – С. 7–13.
9. Аверьянова Е. А. Урочище “Орхидейная поляна” – рефугиум орхидей (Orchidaceae) Сочинского Причерноморья. Устойчивое развитие особо охраняемых природных территорий. Том 6: Сборник статей VI Всероссийской научно-практической конференции (2–4 октября 2019, Сочи). – Сочи: ГКУ КК «Природный орнитологический парк в Имеретинской низменности», Донской издательский центр,

2019в. – С. 50–59.

10. Аверьянова Е. А. Морфология семян представителей рода *Neottia* Guett. (Orchidaceae) в Сочинском Причерноморье. Заповедники – 2019: биологическое и ландшафтное разнообразие, охрана и управление. Материалы IX Всероссийской научно-практической конференции (Симферополь, 9–11 октября 2019 г.). – Симферополь, ИТ “АРИАЛ”, 2019г. – С. 221–225.

*Очерки для Красной книги Краснодарского края (2017):*

1. Аверьянова Е. А. Дремлик понтийский – *Epipactis pontica* Taubenheim, 1975 [*E. helleborine* subsp. *pontica* (Taubenheim) H. Sund., 1980; *E. persica* subsp. *pontica* (Taubenheim) H. Baumann & Lorenz, 2005] // Красная книга Краснодарского края. Растения и Грибы. 3 изд. / Отв. ред. С. А. Литвинская. – Краснодар: Адм. Краснодар. края, 2017д. – С. 508.
2. Аверьянова Е. А. Комперия Компера – *Comperia comperiana* (Stev.) Asch. Et Graebn. 1907 [*Orchis comperiana* Stev. 1829; *C. taurica* C. Koch, 1849; *C. karduchorum* Bornm. & Kraenzl. 1895; *O. karduchorum* (Bornm. & Kraenzl.) Schltr. 1914; *O. comperiana* f. *karduchorum* (Bornm. & Kraenzl.) Soy 1927; *Himantoglossum comperianum* (Steven) P. Delforge 1999] // Красная книга Краснодарского края. Растения и Грибы. 3 изд. / Отв. ред. С. А. Литвинская. – Краснодар: Адм. Краснодар. края, 2017е. – С. 499-500.

### **Список использованных литературных источников**

1. Аверьянов Л. В. Род *Spiranthes* (Orchidaceae) на территории России // Бот. Журн. 1998. – Т. 83. № 10. – С. 104–111.
2. Аверьянов Л. В. Семейство Orchidaceae Juss. // Конспект флоры Кавказа. – СПб., 2006. – Т. 2. – С. 84–101.
3. Аверьянов Л. В. Обзор видов сем. Orchidaceae флоры Кавказа // Бот.журн. 1994. – Т. 79, №10. – С. 108–127.
4. Агроклиматические ресурсы Краснодарского края. – Л.: Гидрометеиздат, 1975. – 276 с.
5. Агроклиматический справочник по Краснодарскому краю. – Краснодар: Краевое книжн.изд-во, 1961. – 166 с.

6. Аксёнова Н. А., Ремизов Г. А., Ромашова А. Т. Фенологические наблюдения в школьных лесничествах. – М.: Агропромиздат, 1985. – 95 с.
7. Алехин В. В., Сырейщиков Д. П. Методика полевых ботанических исследований. – Вологда: Сев. Печатник, 1926. – 141 с.
8. Алтухов М. Д., Литвинская С. А.. Редкие и исчезающие виды флоры Краснодарского края.// Растительные ресурсы. ч. 3. Редкие и исчезающие растения и растительные сообщества Северного Кавказа. – Ростов н/Дону: Изд. Ростовского ун-та, 1986 – С. 211–238.
9. Альпер В. Н. Список растений, собранных в Хостинской тисо-самшитовой роще в 1938 г. // Тр. Кавказского гос. Заповедника. – Майкоп, 1960 (б). – Вып. 6. – С. 87–101.
10. Барыкина Р. П., Веселова Т. Д. Основы микротехнических исследований в ботанике. – М., 2000. – С. 85–89.
11. Бейдеман И. Н. Изучение фенологии растений. В кн.: Полевая геоботаника. Т. II. – М.–Л.: изд-во АН СССР, 1960. – С. 333–366.
12. Беседина Т. Д. Агрогенная трансформация почв Черноморского побережья Северо-Западного Кавказа при использовании под субтропические культуры : Дис. ... д-ра с.-х. наук. – Сочи, 2004 – 313 с.
13. Блинова И. В. Оценка репродуктивного успеха орхидных за Полярным Кругом // Вестн. ТвГУ, 2009. – Вып. 12. № 6. – С. 76–83.
14. Борисова И. В. Сезонная динамика растительного сообщества // Полевая геоботаника. – М.–Л., 1972, Т. 4. – С. 5–95.
15. Бурлака М. Віталітетна структура популяції *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. на території Ужанського НПП // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. 2012. – Вип. 59. – С. 122–126.
16. Вахрамеева М. Г. Жизнь популяций евразийских наземных орхидных. Вестник Тверского гос. Ун-та. – №7 (35), вып. 3, 2007. – С. 75–82.
17. Вахрамеева М. Г. Онтогенез и динамика популяций *Dactylorhiza fuchsii* (Orchidaceae). Бот. Журн., 2006. – Т. 91, № 11. – С. 1682–1695.
18. Вахрамеева М. Г., Варлыгина Т. И., Татаренко И. В. Орхидные России (биология, экология и охрана). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. – 437 с.
19. Вахрамеева М. Г., Денисова Л. В. Динамика численности ценопопуляций трех видов из семейства орхидных// Вести. Моск. Ун-та. 1980. – Сер. 16. Биология. № 1. – С. 75—81.
20. Вахрамеева М. Г., Денисова Л. В., Никитина С. В., Самсонов С. К. Орхидеи нашей

- страны. – М.: Наука, 1991 – 224 с.
21. Воскобойникова И. В. Почвозащитная роль лесов Западного Кавказа при осуществлении туристско-рекреационной деятельности. Автореф. дисс...докт. с-х наук. – Волгоград, 2017. – 33 с.
  22. Гвоздецкий Н. А. Кавказ. – М.: Государственное издательство географической литературы, 1963. – 262 с.
  23. Герасимов И. П. 1952. Почвы южного склона Большого Кавказа на участке Макопсе Анапа // Природные условия Северо-Западного Кавказа и пути рационального использования их в сельскохозяйственном производстве. – М.: Изд-во АН СССР. – Ч. 3. – С. 11–39.
  24. Гигаури Г. Н. Горные леса Закавказья // Горные леса / Под ред. С.Г. Синицына. – М.: Лесн. пром-ть. 1979. – С. 119–127.
  25. Голгофская К. Ю. К дробному геоботаническому районированию Кавказского заповедника // Тр. Кавказ. Гос. Заповедника. – М., 1967. – Вып. 9. – С. 119–156.
  26. Головач А. Г. Фенологические наблюдения в садах и парках. – М.: Советская наука, 1951. – 59 с.
  27. Горчарук Л. Г. Горно-лесные почвы Западного Кавказа. Научн. труды Сочинского национального парка. – Вып. 3. – Сочи, 2007. – 240 с.
  28. Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. – М.: Советская наука, 1949. – 747 с.
  29. Гроссгейм А. А. Флора Кавказа, изд. 2-е, Т II. – Баку: Изд-во АзФАН, 1940. – 284 с.
  30. Гулисашвили В. З. Природные зоны и естественно-исторические области Кавказа. – М.: Наука, 1964. – 328 с.
  31. Гулисашвили В. З., Махатадзе Л. Б., Прилипко Л. И. Растительность Кавказа. – М.: Наука, 1975. – 234 с.
  32. Дарвин Ч. Приспособления орхидных к оплодотворению насекомыми // Полное собрание сочинений Чарльза Дарвина. – Т. 4. – Книга 1. – М.–Л.: Гос. изд-во, 1928. – С. 1–182.
  33. Денисова Л. В., Никитина С. В., Заугольнова Л. Б. Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений «Красной книги СССР». – М., 1986. – 34 с.
  34. Добежина С. В. Почвы Черноморского побережья Кавказа. Методическое пособие для практических занятий по почвоведению. – Сочи, 2014. – 69 с.
  35. Ефимова А. 2019. Image of *Steveniella satyrioides* (Spreng.) Schltr. // Plantarium: open

- on-line atlas and key to plants and lichens of Russia and neighbouring countries. 2007–2020. <https://www.plantarium.ru/page/image/id/608925.html>.
36. Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. Е., Морозова О. В. Биоморфологическое разнообразие растений Московской области: монография. – Дубна: Гос. ун-т "Дубна", 2017. – 325 с.
  37. Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола: РИИК "Ланар", 1995. – 224 с.
  38. Жукова Л. А. Демографический подход, принципы выделения онтогенетических состояний и жизненности, поливариантность развития растений / Л. А. Жукова, Е. В. Зубкова // Вестн. ТвГУ. – Сер.: Биология и экология. 2016. – № 4. – С. 169–183.
  39. Зайцев Г. Н. 1984. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука. – 424 с.
  40. Зайцев, Г. Н. Фенология травянистых многолетников / Г.Н. Зайцев. – М.:
  41. Наука, 1978. – 149 с.
  42. Занина А. А. 1961. Кавказ // Климат СССР. – Л.: Гидрометеиздат. – Вып. 2. – 290 с.
  43. Зенкович В. П.. Берега Чёрного и Азовского морей. – М.: Гос. изд-во географ. лит. 1958. – 376 с.
  44. Зернов А. С. Семейство Orchidaceae в Северо-Западном Закавказье // Бюлл. Бот. сада им. И.С. Косенко. – Краснодар, 1998. – №7. – С. 62–65.
  45. Зернов А. С. Ключ для определения видов сем. Orchidaceae Северо-Западного Закавказья // Бюлл. Бот. сада им. И С. Косенко. – Краснодар, 1998. – №7. – С. 65–68.
  46. Зернов А. С. Флора Северо-Западного Кавказа. – М.: Тов-во научных изданий КМК, 2006. – 664 с.
  47. Зернов А. С. Растения Российского Западного Кавказа. Полевой атлас. – М.: Тов-во научных изданий КМК, 2010. – 449 с.
  48. Зернов А. С. Иллюстрированная флора юга Российского Причерноморья. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. – 588 с.
  49. Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. – Казань: Казанский ун-т, 1989. – 148 с.
  50. Злобин Ю. А., Скляр В. Г., Клименко А. А.. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. – Сумы: Унив. книга, 2013. – 439 с.
  51. Зозулин Г. М. Схема основных направлений и путей эволюции жизненных форм семенных растений // Бот. журн., 1968. – № 2. – С. 223–233.

52. Зонн С. В. Горно-лесные почвы Северо-Западного Кавказа. – М.–Л: Изд-во АН СССР. 1950. – 336 с.
53. Зыков К. Д., Сторчевой К. Ф., Шалыбков А. М. Заказники РСФСР // Заповедники СССР. Национальные парки и заказники. – М.: АБФ. 1996. – С. 252279.
54. Иванов А. Л., Ковалёва О. А. Орхидеи Северного Кавказа. – Ставрополь, Изд-во СГУ, 2005. – 104 с.
55. Иванов С. П., Холодов В. В., Фатерыга А. В. Орхидеи Крыма: состав опылителей, разнообразие систем и способов опыления и их эффективность//Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. – Серия «Биология, химия». Том 22 (61). No 1. – Симферополь, 2009. – С. 24–34.
56. Ивченко П. И. 1923. Обзорное описание геологического строения Черноморского округа // Черноморский округ и его производительные силы. Новороссийск. Т. 1.С. 307-327.
57. Иогансон В. Е., Владимиров Н. А., Рустамов С. Г., Торгомян М. С., Шахбазян Ш. А. Реки // Природные условия и естественные ресурсы СССР. Кавказ. – М.: Наука. 1966. – С. 131–151.
58. Исаев С. С. Изображение *Steveniella satyrioides* (Spreng.) Schltr. // Плантариум: открытый онлайн атлас-определитель растений и лишайников России и сопредельных стран. 2007—2020. 2012. <https://www.plantarium.ru/page/image/id/133068.html>.
59. Исаченко А. Г. Основы ландшафтоведения и физико-географическое районирование. – М.: Изд-во Моск. ун-та. 1965. – 327 с.
60. Кириллова И. А. Морфометрический анализ и качество семян орхидных на северной границе распространения. // Охрана и культивирование орхидей: материалы X Международной научно-практической конференции (1–5 июня 2015 г. Минск, Беларусь)/ ред. колл. В. В. Титок и др. – Минск: А. Н. Вараксин, 2015. – С. 84–88.
61. Кириченко К. С. Почвы Краснодарского края. – Краснодар: Край. гос. изд-во. 1952. – 240 с.
62. Коваль И. П. Лесорастительное районирование Черноморского побережья Кавказа (РСФСР) // Горное лесоводство и лесовосстановление: Сб. науч. тр. Сочинской науч.-исслед. опытной станции субтропического лесного и лесопаркового хоз-ва. – Сочи, 1974. – Вып. 9. – С. 10–21.
63. Коваль И. П. 1979. Горные леса Северного Кавказа // Горные леса / Под ред. С.Г. Сеницына. – М.: Лесн. Пром-ть. – С. 127–140.

64. Колаковский А. А. Растительный мир Колхиды. – М., 1961. – 459 с.
65. Колаковский А. А. Флора Абхазии / А.А. Колаковский // Тбилиси, изд-во "Мецниереба", 1986. – Т. 4. – 362 с.
66. Косенко И. С. Определитель высших растений Северо-Западного Кавказа и Предкавказья. – М. 1970. – 614 с.
67. Кочетков Д. Изображение *Ophrys oestrifera* M. Vieb. // Плонтариум: открытый онлайн атлас-определитель растений и лишайников России и сопредельных стран. 2007–2020. 2011. <https://www.plantarium.ru/page/image/id/86644.html>.
68. Красная книга Краснодарского края (Растения и грибы). Изд. 2-е / Отв. ред. С. А. Литвинская. – Краснодар: ООО «Дизайн Бюро № 1», 2007. – 640 с.
69. Красная книга Краснодарского края. Растения и Грибы. III издание. / Отв. ред. С. А. Литвинская. – Краснодар: адм. Краснодар. края, 2017. – 850 с.
70. Красная книга Республики Адыгея: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения объекты животного и растительного мира: в 2 ч. – Издание второе / Управление по охране окружающей среды, природным ресурсам и чрезвычайным ситуациям РА; Ч. 1. : Введение : Растения и грибы. – 2012. – 340 с.
71. Красная книга Республики Дагестан. Редкие, находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений / Отв. ред. и сост. Г. М. Абдурахманов. – Махачкала: Дагестанское кн. изд-во, 1998. – 338 с.
72. Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы / Отв. ред. д. б. н., проф. А. В. Ена, к. б. н. А. В. Фатерыга. – Симферополь: ООО «ИТ «АРИАЛ», 2015. – 480 с.
73. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 855 с.
74. Красная Книга Украины. Растительный мир. – Киев: Глобалконсалтинг, 2009. – 600 с.
75. Кузина А. А. Биодиагностика устойчивости почв Черноморского побережья Кавказа к загрязнению нефтью и тяжелыми металлами: диссертация ... канд. биол. наук: 03.02.08 / Кузина Анна Андреевна; [Место защиты: ФГАОУВО Южный федеральный университет], 2016. – 134 с.
76. Куропаткин В. В., Ефимов П. Г. Конспект родов *Anacamptis*, *Neotinea* и *Orchis* s. str. (Orchidaceae) флоры России и сопредельных стран с обзором проблемы подразделения *Orchis* s. l. на отдельные роды // Бот. журн., 2014. – Т. 99, № 5. – С. 555–593.

77. Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений (Обзор проблемы). – М.: Наука, 1981. – 96 с.
78. Литвинская С. А. Летопись ботанической науки на Кубани: Биологическое разнообразие и природопользование (1786–2010). – Краснодар: Экоинвест. 2010. – 304 с.
79. Литвинская С. А. Семейство Orchidaceae на Северо-Западном Кавказе: география, экология, охрана // Охрана и культивирование орхидей. Материалы IX Международной конференции (26–30 сентября 2011 г.). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – С. 272–279.
80. Литвинская С. А. Географическое распространение и оценка угрозы исчезновения популяций видов Orchidaceae Juss. Северо-западной части Большого Кавказа / С. А. Литвинская, Т. А. Кваша // Вестник Краснодарского регионального отделения Русского географического общества. – Краснодар, 2017.
81. Литвинская С. А. К изучению популяционной структуры анакамптиса пирамидального и ятрышника обезьяньего на Черноморском побережье Кавказа / С. А. Литвинская, А. Н. Бабенко // Экология, медицина, образование: материалы конф. – Краснодар, 2000. – С. 28–29.
82. Литвинская С. А. Редкие и исчезающие растения Кубани / С. А. Литвинская, А. П. Тильба, Р. Г. Филимонова. - Краснодар, Кн. Изд-во, 1983. - 157 с.
83. Литвинская С. А., Перебора Е. А. Любка зеленоцветковая – *Platanthera chlorantha* (Custer) Reichenb. 1829 [*Orchis chlorantha* Custer, 1827] // Красная книга Краснодарского края. Растения и Грибы. III издание. / Отв. ред. С. А. Литвинская. – Краснодар: Адм. Краснодар. края, 2017. – С. 544–545.
84. Литвинская С. А., Перебора Е. А. Пальчатокоренник Дюрвилля - *Dactylorhiza urvilleana* (Steud.) H. Baumann et Kunkele, 1981 [*Orchis amblyoloba* Nevski, 1935; *Orchis triphyla* C.Koch, 1849; *Dactylorhiza triphyla* (C. Koch.) Czer.] // Красная книга Краснодарского края. Растения и Грибы. III издание. / Отв. ред. С. А. Литвинская. – Краснодар: Адм. Краснодар. края, 2017. – С. 502–503.
85. Литвинская С. А., Перебора Е. А. Анакамптис пирамидальный – *Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich. 1817 [*O. pyramidalis* L. 1753] // Красная книга Краснодарского края. Растения и Грибы. III издание. / Отв. ред. С. А. Литвинская. – Краснодар: Адм. Краснодар. края, 2017. – С. 491–492.
86. Литвинская С. А., Перебора Е. А. Пыльцеголовник красный – *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. 1817 [*Serapias rubra* L. 1767] // Красная книга Краснодарского края.



- Растения и Грибы. III издание. / Отв. ред. С. А. Литвинская. – Краснодар: Адм. Краснодар. края, 2017. – С. 497–499.
87. Литвинская С. А. Лимодорум недоразвитый – *Limodorum abortivum* (L.) Sw. 1799 [*Orchis abortiva* L. 1753; *Centrosis abortiva* (L.) Sw. 1814] // Красная книга Краснодарского края. Растения и Грибы. III издание. / Отв. ред. С. А. Литвинская. – Краснодар: Адм. Краснодар. края, 2017. – С. 513–514.
88. Литвинская С. А. Тайник овальный – *Listera ovata* (L.) R. Br. 1813 [*Ophrys ovata* L. 1753] // Красная книга Краснодарского края. Растения и Грибы. III издание. / Отв. ред. С. А. Литвинская. – Краснодар: Адм. Краснодар. края, 2017. – С. 515–516.
89. Литвинская С. А., Перебора Е. А. Ятрышник трёхзубчатый – *Orchis tridentata* Scop. 1772 [*O. taurica* Lindl. 1835; *Neotinea tridentata* (Scop.) R. M. Bateman] // Красная книга Краснодарского края. Растения и Грибы. III издание. / Отв. ред. С. А. Литвинская. – Краснодар: Адм. Краснодар. края, 2017. – С. 539–541.
90. Литвинская С. А. Ятрышник мужской – *Orchis mascula* (L.) L. 1755 // Красная книга Краснодарского края. Растения и Грибы. III издание. / Отв. ред. С. А. Литвинская. – Краснодар: Адм. Краснодар. края, 2017. – С. 524–525.
91. Литвинская С. А. Ятрышник шлемоносный – *Orchis militaris* L. 1753 [*O. raddeana* Regel, 1870] // Красная книга Краснодарского края. Растения и Грибы. III издание. / Отв. ред. С. А. Литвинская. Краснодар: Адм. Краснодар. края, 2017. – С. 526–527.
92. Литвинская С. А., Перебора Е. А. Ятрышник мелкоточечный – *Orchis punctulata* Steven ex Lindl. 1835 [*O. sepulchralis* Boiss. et Heldr. 1854; *O. schelkownikowii* Wogonow, 1909; *O. adenocheila* Czerniak. 1924] // Красная книга Краснодарского края. Растения и Грибы. III издание. / Отв. ред. С. А. Литвинская. – Краснодар: Адм. Краснодар. края, 2017. – С. 532–534.
93. Литвинская С. А., Перебора Е. А. Ятрышник пурпурный – *Orchis purpurea* Huds. 1762, Fl. Angl. : 334 [*O. fusca* Jacq. 1776; *O. caucasica* Regel, 1870] // Красная книга Краснодарского края. Растения и Грибы. III издание. / Отв. ред. С. А. Литвинская. – Краснодар: Адм. Краснодар. края, 2017. – С. 534–535.
94. Литвинская С. А., Солодько А. С. К характеристике ценопопуляций орхидных Кавказского биосферного заповедника // Проблемы охраны генофонда и управление экосистемами в заповедниках лесной зоны: Тез. Докл. Всесоюз. Совещ. 23-25 сентября 1986 г. в Березинском заповеднике. – М., 1986. – Ч. 1. – С. 127–129.
95. Макарова Е. Л., Шулаков А. А. *Comperia comperiana* (Stev.) Aschers. et Graebn. (Orchidaceae) – новый вид для природной флоры России и Кавказа // Охрана и

- культивирование орхидей: Материалы IX междунар. конф. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – С. 286–289.
96. Малеев В. П. Растительность причерноморских стран (Эвксинской провинции Причерноморья), её происхождение и связи // Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 3. Геоботаника. 1940. – Вып. 4. – С. 135–251.
97. Меницкий Ю. Л. Проект "Конспект флоры Кавказа". Карта районов флоры // Ботан. Журн., 1991. – Т. 76, № 11. – С. 1513–1521.
98. Назаров В. В. Репродуктивная биология орхидных Крыма. Автореф. ... к.б.н. – СПб, 1995. – 26 с.
99. Назаров В. В. Семенная продуктивность европейских орхидных. II. Семенная продуктивность цветка и соцветия у видов *Sephalanthera* в Крыму // Экосистемы. – 2016. – Вып. 8. – С. 49–58.
100. Назаров В. В., Вахрушева Л. П. Возрастная структура ценопопуляций *Orchis picta* Loisel в Горном Крыму // В сб.: Рациональное использование и охрана экосистем Крыма. Киев: УМК ВО, – 1992. – С. 28–32.
101. Невский С. А. Сем. Orchidaceae. // Флора СССР. – М., Л., 1935. – Т. 4. – С. 589–730.
102. Несветаева С. А. Послесельная растительность района Пшада-Шепси Новороссийской ботанико-географической провинции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Ростов н/Д., 1972. – 23 с.
103. Перебора Е. А. Орхидные Северо-Западного Кавказа / Е.А. Перебора; [Отв. Ред. И. С. Белюченко]. – М.: Наука, 2002. – 253 с.; ил.
104. Перебора Е. А. Сезонное развитие орхидных (Orchidaceae) Северо-Западного Кавказа. Экологический вестник Северного Кавказа, 2005. – №1. – 21–31 с.
105. Перебора Е. А. Экология орхидных Северо-Западного Кавказа: монография, Е. А. Перебора; под общ. ред. И. С. Белюченко. – Краснодар: КубГАУ, 2011. – 441 с.
106. Плантариум: открытый онлайн атлас-определитель растений и лишайников России и сопредельных стран. 2007—2019. <http://www.plantarium.ru/>
107. Попович А. В. *Spiranthes spiralis* (фото) [Электронный ресурс] – 2011. Режим доступа: <http://www.plantarium.ru/page/image/id/104570.html>
108. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых фитоценозах // Тр. Ботан. Института им. В.Л. Комарова. М., 1950. – Сер. 3, вып. 6. – С. 7–204.
109. Работнов Т. А. Определение возрастного состава популяций видов в сообществе. Полевая геоботаника, т. 3. – М.–Л.: Наука, 1964. – С. 132–145.

110. Работнов Т. А. Изучение ценоотических популяций в целях выяснения "стратегии жизни" видов растений. Бюлл. МОИП, отд. Биол., 1975. – Т. 80, вып. 2. – С.
111. Работнов Т. А. Методы изучения семенного размножения травянистых сообществ и отдельных видов растений. // Ж. общ. биологии, т. 39, №1, 1978.
112. Работнов Т. А. Фитоценология. – М., МГУ, 1978.– с.
113. Работнов Т. А. О структурных элементах фитоценозов и фитоценоотических популяций // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. Биол. 1985. – Т. 90, вып. 1. – С. 103–107.
114. Раджи А. Д. Дикорастущие виды флоры Дагестана, нуждающиеся в охране. – Махачкала: Дагестанское кн. изд-во, 1981. – 84 с.
115. Рекомендации по выделению особо охраняемых участков и памятников природы района Сочи. – Сочи, 1988. – Ч. 1. – 33 с.
116. Свиридов А. В. Типы биодиагностических ключей и их применение. – М.: Зоологический музей МГУ, 1994. – 110 с.
117. Семагина Р. Н. Растительность колхидских субтропических лесов Сочинского побережья Кавказа. В сб. "Почвенно-биогеоценоотические исследования на Северо-Западном Кавказе". – Пушкино, 1990.
118. Семагина Р. Н. Флора Кавказского государственного природного биосферного заповедника. – Сочи, 1999. – 228 с.
119. Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений // Полевая геоботаника – М.–Л., 1964. – Т. 3. – С. 146–205.
120. Середин Р. М. Геоботаническое районирование. Северный Кавказ // Растительные ресурсы. Ч. 1. Леса. – Ростов н/Д., 1980. – С. 18–40.
121. Смирнова Е. С. Морфология побеговых систем орхидных. – М.: Наука, 1990. – 207 с.
122. Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Торопова Н. А., Фаликов Л. Д. Критерии выделений возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф. – Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – С. 14–43.
123. Солодько А. С. Редкие и исчезающие растения лесного пояса // Экологические исследования в Кавказском биосферном заповеднике. – Ростов-на-Дону. 1985. – С. 93–99.
124. Солодько А. С. Изучение редких видов растений в Кавказском заповеднике // Географические проблемы развития заповедного дела: Тез. докладов Всесоюз.

- научной конф. 26-30 мая. – Самарканд. 1986(а). – С. 177–178.
125. Солодько А. С. О распространении редких и исчезающих видов растений в Сочинском Причерноморье: Рукопись в фондах Сочинского отдела Русского географического общества РАН. – Сочи, 1996. – № 522. – 18 с.
126. Солодько А. С. К геоботаническому районированию Сочинского Причерноморья. Ботанический журнал, Т 84. 1999. – №1. – С. 45–56.
127. Солодько А. С. Красная книга Сочи. Растения и грибы. Список редких и находящихся под угрозой исчезновения видов / А. С. Солодько // Сочи, 2000. – 48 с.
128. Солодько А. С., Кирий П. В. Красная книга Сочи. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды. Т. 1. Растения и грибы. – Сочи, 2002. – 148 с.
129. Солодько А. С., Макарова Е. Л. Орхидеи Сочинского Причерноморья. – Сочи, 2011. – 48 с.
130. Солодько А. С., Нагалецкий М. В., Кирий П. В. Атлас флоры Сочинского Причерноморья. Дикорастущие сосудистые растения. – Сочи, 2006. – 287 с.
131. Солтани Г. А. Кавказские виды орхидей в Сочинском Дендрарии // Устойчивое развитие особо охраняемых природных территорий. Т. 2: Сборник статей II Всероссийской научно-практической конференции (2 – 4 декабря 2015 г., Сочи). – Сочи: ГБУ КК «Природный орнитологический парк в Имеретинской низменности», Доницдат, 2015. – С. 330–333.
132. Сулова Е. Г. Особенности флоры полуострова Абрау и заповедника «Утриш»//Биоразнообразие государственного природного заповедника «Утриш». Научн. Труды. Т 1, 2012. – Анапа, 2013. – С. 129–135.
133. Татаренко И. В. Атлас побегово-корневых модулей орхидных России и Японии. – М.: Модерат, 2015. – 238 с.
134. Татаренко И. В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. – М.: Аргус, 1996. – 206 с.
135. Тахтаджан А. Д. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978.
136. Тимухин И. Н. Орхидеи Кавказского заповедника // 80 лет Кавказскому заповеднику – путь от Великокняжеской охоты до Всемирного природного наследия. – Сочи: Проспект, 2003. – С. 147–172.
137. Тимухин И. Н. Орхидеи предгорной зоны Черноморского побережья Краснодарского края (Архипо-Осиповка – Псоу) // Проблемы устойчивого развития регионов рекреационной специализации: Материалы конф. (Сочи, 15 сентября 2001 г.). – Сочи, 2002. – С. 100–103.

138. Тимухин И. Н. Научные основы сохранения редких видов сосудистых растений Западнокавказского биосферного региона. Дисс. ... к.б.н. – Екатеринбург/Сочи, 2003. – 230 с.
139. Тимухин И. Н. О биогеографическом статусе горы Бозтепе Лазаревского района г. Сочи / И. Н. Тимухин // Проблемы устойчивого развития регионов рекреационной специализации. Матер. науч.-практ. конф. – Сочи: РИО СЦИН РАН, 2008. – С. 205–208.
140. Тимухин И. Н. Предполагаемые дополнения к списку сосудистых растений Красной книги Российской Федерации / И. Н. Тимухин // Сборник материалов II Всероссийской научно-практической конференции с международным участием "Ведение региональных Красных книг: достижения, проблемы и перспективы", "Волгоградский региональный ботанический сад". – Волгоград, 2015а. – С. 49–53.
141. Тимухин И. Н. Природоохранная ценность Сочинского национального парка в сохранении редких видов сосудистых растений / И. Н. Тимухин // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – Самара, Изд-во Самарского научного центра РАН, 2009. – С. 459–462.
142. Тимухин И. Н. Флора стационара "Хакудж" Сочинского национального парка / И. Н. Тимухин // Проблемы устойчивого развития регионов рекреационной специализации. Матер. науч.-практ. конф. – Сочи: РИО СЦИН РАН, 2005. – С. 134–163.
143. Тимухин И. Н. Флора сосудистых растений Сочинского национального парка (предварительный список) / И.Н.Тимухин // Инвентаризация основных групп и сообществ, соэологические исследования Сочинского национального парка – первые итоги первого в России национального парка: Монография. / Под ред. Б. С. Туниева. – М.: Престиж, 2006. С. 41–84.
144. Тимухин И. Н. Современное состояние ценопопуляций некоторых редких видов сосудистых растений Северо-Западного Кавказа / И. Н. Тимухин // Проблемы устойчивого развития регионов рекреационной специализации. Матер. науч.-практ. конф. – Сочи: РИО СЦИН РАН, 2007. – С. 261–274.
145. Тимухин И. Н. Исчезающие приморские ландшафты Большого Сочи / И. Н. Тимухин // Проблемы устойчивого развития регионов рекреационной специализации. Матер. науч.-практ. конф. – Сочи: РИО СЦИН РАН, 2001. – С. 38–43.
146. Тимухин И. Н. Редкие сосудистые растения Кавказского заповедника и Сочинского национального парка / И. Н. Тимухин // Биоразнообразие и мониторинг природных

- экосистем в Кавказском государственном природном биосферном заповеднике: Тр. КГПБЗ. – Вып. 16. – Новочеркасск, изд-во ДОРЭС, 2002. – С. 39–65.
147. Тимухин И. Н., Экспресс-оценка возрастной структуры ценопопуляций редких видов сосудистых растений Западного Кавказа / И. Н. Тимухин // III Международная научно-практическая конференция "Актуальные проблемы экологии в условиях современного мира". – Майкоп, 2003. – С. 104–106.
148. Тимухин И. Н., Туниев Б. С. Атлас редких видов растений Сочинского Причерноморья: Научные труды Сочинского национального парка / И. Н. Тимухин, Б. С. Туниев. – Вып. 11. – Сочи, типография "Оптима" (ИП Кривлякин С. П.), 2018. – 524 с.
149. Тимухин И. Н., Туниев Б. С. Офрис пчелосная - *Ophrys apifera* Huds. 1762 // Красная книга Краснодарского края. Растения и Грибы. III издание. / Отв. ред. С. А. Литвинская. Краснодар: Адм. Краснодар. края, 2017. – С. 517–518.
150. Тимухин И. Н., Туниев Б. С. Офрис кавказская – *Ophrys caucasica* Woronow ex Grossh. 1928 [*Ophrys sphegodes* Mill. subsp. *caucasica* (Woronow ex Grossh.) Soó; *O. mammosa* Desf. subsp. *caucasica* (Woronow ex Grossh.) Soó; *O. caucasica* Woronow ex Grossh. subsp. *caucasica* 2006] // Красная книга Краснодарского края. Растения и Грибы. III издание. / Отв. ред. С. А. Литвинская. – Краснодар: Адм. Краснодар. края, 2017. – С. 518–519.
151. Тимухин И. Н., Туниев Б. С. Серапиас сошниковый – *Serapias vomeracea* (Burm. f.) Briq. 1910 [*Orchis vomeracea* Burm. f. 1770] // Красная книга Краснодарского края. Растения и Грибы. III издание. / Отв. ред. С. А. Литвинская. – Краснодар: Адм. Краснодар. края, 2017. – С. 545–546.
152. Тимухин И. Н., Туниев Б. С. Скрученник спиральный – *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. 1827 // Красная книга Краснодарского края. Растения и Грибы. III издание. / Отв. ред. С. А. Литвинская. – Краснодар: Адм. Краснодар. края, 2017. – С. 546–547.
153. Тимухин И. Н., Туниев Б. С. Стевениелла сатириовидная – *Steeniella satyrioides* (Steven) Schlechter, 1918 [*Himantoglossum satyrioides* Spreng. 1826; *Orchis satyrioides* Steven, 1809] // Красная книга Краснодарского края. Растения и Грибы. III издание. / Отв. ред. С. А. Литвинская. – Краснодар: Адм. Краснодар. края, 2017. – С. 547–548.
154. Тимухин И. Н., Туниев Б. С. Ятрышник прованский – *Orchis provincialis* Balb. ex DC. 1806 // Красная книга Краснодарского края. Растения и Грибы. III издание. / Отв. ред. С. А. Литвинская. – Краснодар: Адм. Краснодар. края, 2017. – С. 531–532.
155. Тимухин И. Н. Естественные межвидовые гибриды рода *Orchis* (Orchidaceae) в

- Туапсе-Адлерском флористическом районе Западного Закавказья / И. Н. Тимухин // Бот. Журн., 2010. – Т. 95. – №2. – С. 187–190.
156. Туниев Б. С. Гора Большое Псеушко – новый уникальный участок Сочинского национального парка / Б. С. Туниев, И. Н. Тимухин // Сборник научных трудов. – Сочи, РИО СНИЦ РАН, 2013. – С. 175–180.
157. Туниев Б. С. Об эксклавах Средиземноморской флоры в горной Северо-западной Колхиде/Б. С. Туниев, И. Н. Тимухин, М. Ю. Джангиров // Сравнительная флористика: анализ разнообразия растений. Проблемы. Перспективы. "Толмачёвские чтения": матер. X Междунар. школы-семинара / Под ред. С. А. Литвинской и О. Г. Барановой. – Краснодар, Кубанский гос. ун-т, 2014. – С. 158–161.
158. Туниев Б. С. Об исключительной природоохранной ценности хребта Аибга для сохранения биоразнообразия Российской Федерации / Б. С. Туниев, И. Н. Тимухин // Сборник научных трудов. – Сочи: РИО СЦИН РАН, 2015. – С. 160–170.
159. Уранов А. А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе. Бюлл. МОИП, отд. биолог. 1960. – Т. 65 (LXV), вып. 3. – С. .
160. Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. – №2. – С. 7–34.
161. Фатерыга А. В. Новый чеклист орхидных (Orchidaceae) флоры Крыма. Экосистемы, 2019. – № 17. – 38–43.
162. Фатерыга А. В., Ефимов П. Г., Фатерыга В. В. Таксономические заметки о роде *Ophrys* L. (Orchidaceae) в Крыму и на Северном Кавказе. *Turczaninowia*, 2018. – 21 (4) – С. 9–18.
163. Фатерыга А. В., Ефимов П. Г., Свиринов С. А. Орхидеи Крымского полуострова / Ред. В. В. Фатерыга. — Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2019. — 224 с.
164. Фриланд В. М. Почвы // Кавказ. – М., 1966. – С. 196–210.
165. Ходачек Е. А. Семенная репродукция растений в условиях Арктики / Е. А. Ходачек // Актуальные проблемы геоботаники. – Петрозаводск, 2007. – Ч.2. – С. 274–279.
166. Хомутовский М. И. Антэкология, семенная продуктивность и оценка состояния ценопопуляций некоторых видов орхидных (Orchidaceae Juss.) Валдайской возвышенности. – Дисс. ... к.б.н. – Москва, 2012. – С. 77.
167. Хомутовский М. И. Особенности семенной продуктивности *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch (Orchidaceae Juss.) на трансформированных территориях в Калужской области // Известия Самарского научного центра Российской академии

- наук – 2015 – Т. 17, № 4 (4). – С. 658–663.
168. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 217 с.
169. Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – СПб.: Мир и семья–95, 1995. – 992 с.
170. Черновол В. П. Орхидеи Туапсинского района. – Туапсе: Shaban, 2006. – 56 с.
171. Шенников А. П. Введение в геоботанику. – Л., 1964. – 447 с.
172. Шибанова Н. Л., Долгих Я. В. Морфометрическая характеристика семян и реальная семенная продуктивность редких видов орхидных Предуралья // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. – 2010. – Вып. 2. – С. 4–6.
173. Широков А. И., Крюков Л. А., Коломейцева Г. Л. Морфометрический анализ семян некоторых видов орхидных Нижегородской области // Вестник ТвГУ. Серия "Биология и экология". – 2007. – Вып. 4. № 8 (36). – С. 205–208.
174. Шифферс Е. В. Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. – М.; Л., 1953. – 399 с.
175. Шорина Н. И., Смирнова О. В. Возрастные спектры ценопопуляций некоторых эфемероидов в связи с особенностями их онтогенеза. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – С. 166–215.
176. Шульц Г. Э. Общая фенология. – Л.: Наука, 1981. – 188 с.
177. Akçin T. A., Ozdener Y., Akçin A. Taxonomic value of seed characteristic in orchids from Turkey // Belg. J. Bot. – 2010. – Vol. 142, N 2. – P. 124–139.
178. Arditti J., Ghani A. K. A. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications // New Phytol. – 2000. – Vol. 145. – P. 367–421.
179. Arditti J., Michaud J. D., Healey P. L. Morphometry of orchid seeds. 1. Native California and *Paphiopedilum* and related species of *Cypripedium* // Amer. J. Bot. – 1979. – Vol. 66. № 10. – P. 1128–1137.
180. Arditti J., Michaud J. D., Healey P. L. Morphometry of orchid seeds. 2. Native California and related species of *Calypso*, *Cephalanthera*, *Corallorhiza* and *Epipactis* // Amer. J. Bot. – 1980. – Vol. 67. – P. 347–365.
181. Barthlott W., Große-Veldmann B., Korotkova N. Orchid seed diversity: A scanning electron microscopy survey. – Berlin: Botanic Garden and Botanical Museum Berlin-Dahlem. – Englera 32, 2014. – 245 p.
182. Baumann B., Baumann H. Beitrage zur Orchideenflora des Libanon. // J. Eur. Orch. –

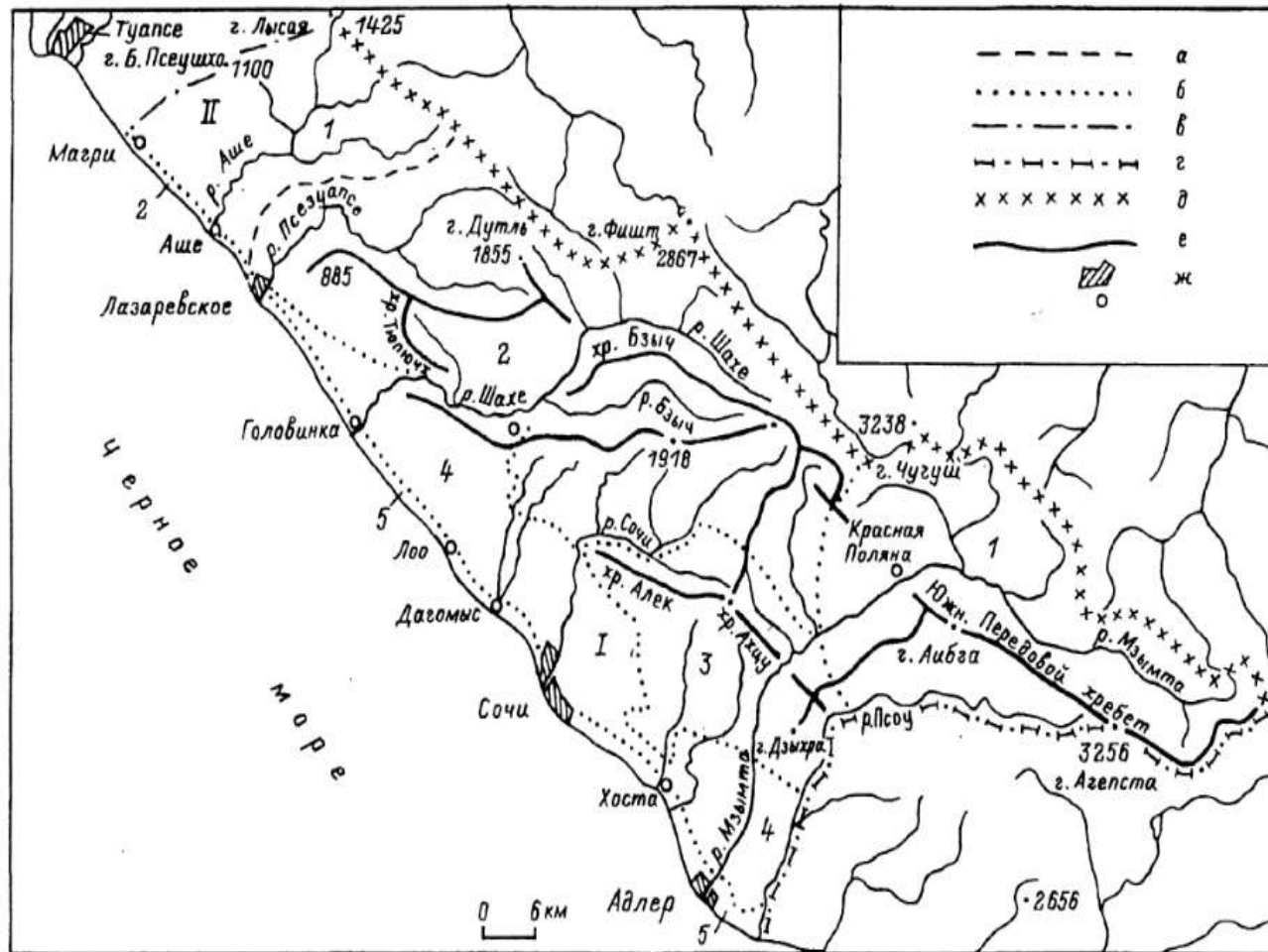


2005. – Vol. 37, N 2. – P. 247–286.
183. Baumann P., Kuenkele S., Lorenz R. Orchideen Europas mit angrenzenden Gebieten. – Stuttgart, Ed. Ulmer. – 2006. – 334 p.
184. Bern Convention / Convention de Berne (Appendix/Annexe I), 19.IX.1979.
185. Bojňanský V., Fargašová A. Atlas of seeds and fruits of Central and East–European Flora: The Carpathian Mountains Region. – Dordrecht, Ed. Springer, 2007. – 1046 p.
186. Bityukov N. A., Shagarov L. M. The Estimation of Recreational Digression of Forests on the Sochi Black Sea Coast. *Central European Journal of Botany*, 2016. – Vol. (3), Is. 2. – P. 48–55.
187. Chase, M. W., Phippen, J. Seed morphology in the Oncidiinae and related subtribes (Orchidaceae) // *Syst. Bot.* – 1988. – 13. – P. 313–323.
188. Chase, M. W., Cameron K.M., Freudenstein J.V., Pridgeon A.M., Salazar G., Berg C., Schuiteman A. An updated classification of Orchidaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2015. – 177, – P. 151–174.
189. Claessens J., Kleynen J. The flower of the European orchid – Form and function. – Geulle, Publishers Jean Claessens & Jacques Kleynen. – 2011. – 439 p.
190. Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora (CITES, Appendix II). – 2006.
191. Davies P., Davies J., Huxley A. *Wild Orchids of Britain and Europe*. – London: Chatto & Windus. – 1983. – 272 p.
192. Delforge P. *Orchids of Europe, North Africa and the Middle East* (3rd ed.). – London: A and C Black Publishers Ltd., 2006. – 640 p.
193. Dressler R. L. *Phylogeny and classification of the orchid family*. – Portland, Oregon: Dioscorides Press, 1993. – 278 p.
194. Efimov P. G. Orchids of Russia: annotated checklist and geographic distribution. *Nature Conservation Research*. 2020. 5(Suppl. 1). <https://dx.doi.org/10/24189/ncr.2020.018>.
195. Fateryga, A. V. & C. A. J. Kreutz. Checklist of the orchids of the Crimea (Orchidaceae)// *J. Eur. Orch.*, 2014. – 46 (2) – 407–436 p.
196. *Flora iberica: plantas vasculares de la Peninsula Iberca e Islas Baleares* / editores, S Castroviejo...[et al.]. – v. XXI. Smilacaceae–Orchidaceae. C. Aedo & A. Herrero, eds. lit. II. – Madrid: Real Jardín Botánico, 2005. – 366 p.
197. Govaerts R. (ed). (2020) <http://apps.kew.org/wcsp/compilersReviewers.do>.
198. Güler N. (2016) Seed micromorphology of *Orchis Tourn. ex L.* (Orchidaceae) and allied

- genera growing in Edirne province, Turkey // *PhytoKeys*. – 68. – P. 9–25.
199. Hagerup O. Bud autogamy in some northern orchids. // *Phytomorphology*. – 1952. – N2. – P. 51–60.
200. Harrap A., Harrap S. *Orchids of Britain and Ireland. A Field and Site Guide*. – London: A & C Black, 2010. – 480 p.
201. Healey P. L., Michaud J. D., Arditti J. Morphometry of Orchid Seeds. III. Native California and Related Species of *Goodyera*, *Piperia*, *Platanthera* and *Spiranthes* // *Amer. J. Bot.* 1980. – Vol. 67. No 4. – P. 508–518.
202. Hoskovec L. *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. – Autumn Ladie's Tresses / *Botany.cz*. [Электронный ресурс] – 2007 – <http://botany.cz/cs/spiranthes-spiralis/>
203. IUCN Red List of Threatened Plants. – Cambridge, 1997.
204. Jacquemyn H., Hutchings M. J. Biological Flora of the British Isles: *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. // *Journal of Ecology*. – 2010. – Vol. 98, N 5. – P. 1253–1267.
205. Kreutz, C. A. J. *Die Orchideen der Türkei*. Selbstverlag Landgraaf & Raalte. – 1998. – 768 p.
206. Kreutz C. A. J., Fateryga A. V., Ivanov S. P. 2018. *Orchids of the Crimea*. – Sint Geertruid: Kreutz Publishers. – 576 p.
207. Loya V.V., Gaponenko M.B. Features of population biology of *Spiranthes spiralis* Chevall. In *Transcarpathia*. Вестник Тверского гос. Ун-та. 2007. – №7 (35), вып. 3. – С. 216–219.
208. Machon, N., Bardin, P., Mazer, S. J., Moret, J., Godelle, B., Austerlitz, F. Relationship between genetic structure and seed and pollen dispersal in the endangered orchid *Spiranthes spiralis* // *New Phytologist*. – 2003. – N 157. – P. 677–687.
209. Raunkiaer C. *The life form of plants and statistical plants geography*. – Oxford: Clarendon Press, 1934. – 632 p.
210. Rossi W. *Orchidee d'Italia*. Quad. Cons. Natura 15. Min. Ambiente. Ist. Naz. Fauna Selvatica, 2002. – 333 p.
211. Schremmer F. Blütenbiologische Beobachtungen in Istrien // *Osterr. Bot. Z.* – 1959. – Bd. 106. – S. 177–202.
212. Şeker, Ş., Şenel, G. (2017). Comparative seed micromorphology and morphometry of some orchid species (Orchidaceae) belong to the related *Anacamptis*, *Orchis* and *Neotinea* genera // *Biologia*. – 2017. – Vol. 72, N 1. – P. 14–23.
213. Swamy KK, Kumar HNK, Ramakrishna TM, Ramaswamy SN. Studies on seed morphometry of epiphytic orchids from Western Ghats of Karnataka. *Taiwania*. – 2004. –

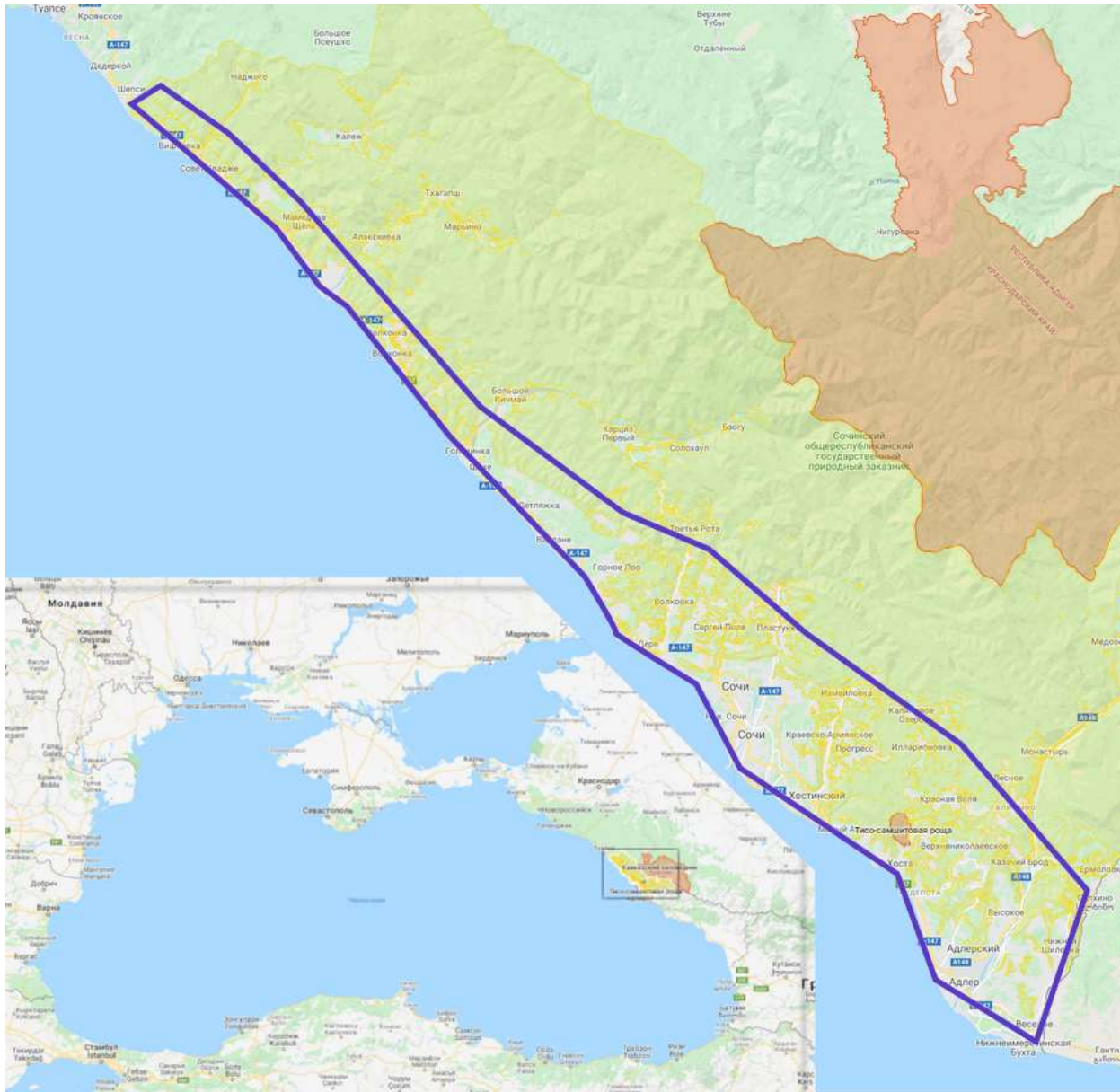
49. – 124–40.
214. Verma J., Sharma K., Thakur K., Sembi J. K., Vij S. P. Study on seed morphometry of some threatened Western Himalayan orchids // Turk. J. Bot. – 2014. – 38. – P. 234–251.
215. Vlčko J., Ditě D., Kolník M. Vstavačovite Slovenska – Orchids of Slovakia. –Zvolen: ZO SZOPK Orchidea – 2003. –120 p.
216. WCSP: World Checklist of Selected Plant Families (version Aug 2017). In: Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, [2020-01-10] Beta (Roskov Y.; Ower G.; Orrell T.; Nicolson D.; Bailly N.; Kirk P.M.; Bourgoin T.; DeWalt R.E.; Decock W.; Nieukerken E. van; Penev L.; eds.). Digital resource at [www.catalogueoflife.org/col](http://www.catalogueoflife.org/col). Species 2000: Naturalis, Leiden, the Netherlands.
217. Wells T. C. E. Changes in a Population of *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. at Knocking Hoe National Nature Reserve, Bedfordshire, 1962–65 // J. Ecol. – 1967. – Vol. 55. N1. – P. 83–99.
218. Willems J. H., Balounova Z., Kindmann P. The effect of experimental shading on seed production and plant survival of *Spiranthes spiralis* (Orchidaceae) // Lindleyana. – 2001. – Vol. 16. – P. 31–37.
219. Willems, J. H., Lahtinen, M. L. Impact of pollination and resource limitation on seed production in a border population of *Spiranthes spiralis* // Acta Botanica Neerlandica. – 1997. – Vol. 46. – P. 365–375.

Приложение I. Схема геоботанического районирования Сочинского Причерноморья (по Солодыко, 1999).



Схематическая карта геоботанического районирования Сочинского Причерноморья.

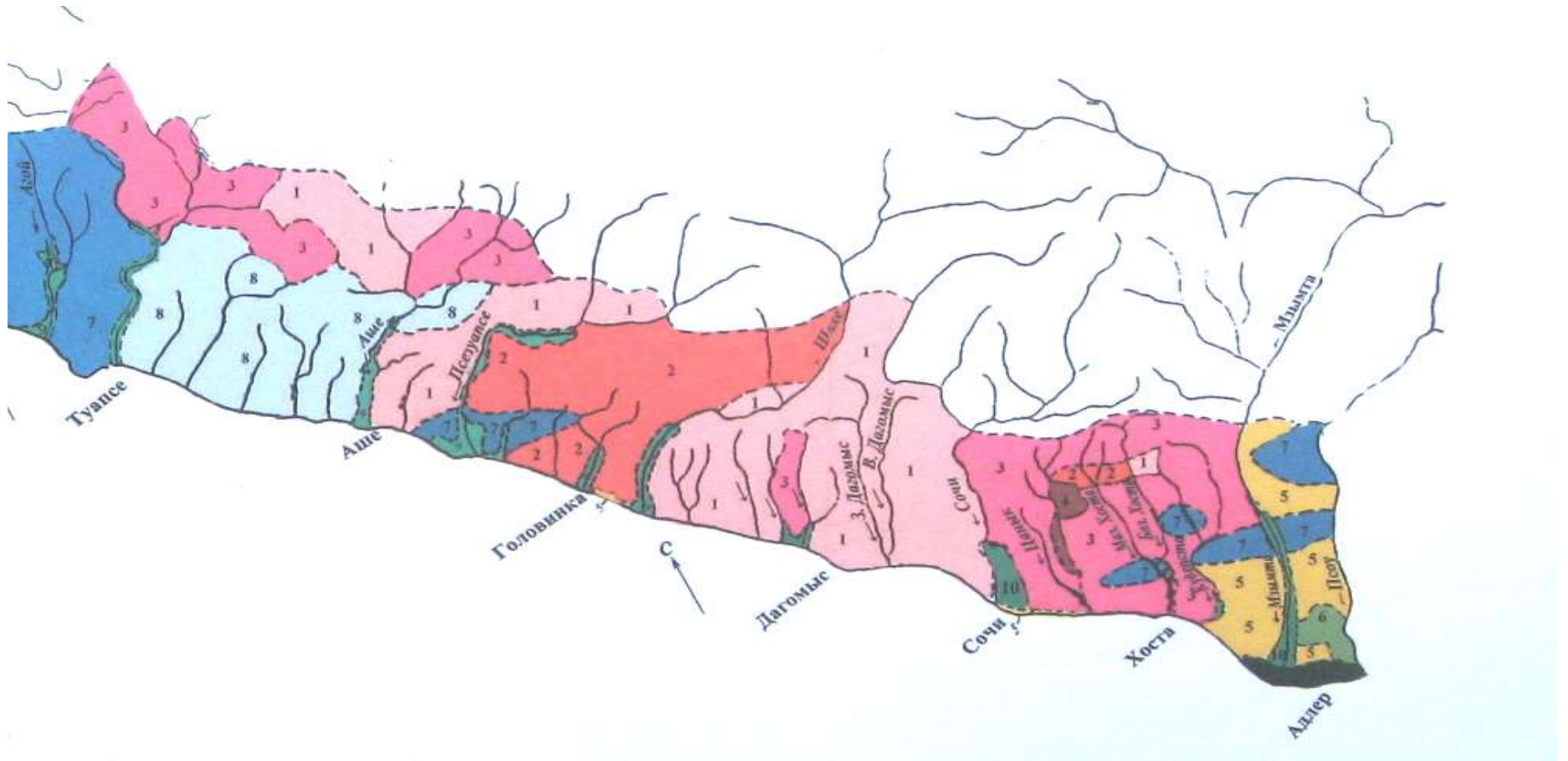
*a* — границы геоботанических округов, *b* — границы геоботанических районов, *v* — административная граница Большого Сочи, *z* — государственная граница России, *d* — Главный Кавказский хребет, *e* — остальные хребты, *ж* — населенные пункты. *I* — Сочинский округ, районы: *1* — Верхнемзымтинский, *2* — Псеуапсе-Чвижепсинский, *3* — Алек-Дзыхринский, *4* — Кичмай-Шиловский, *5* — Лазаревско-Адлерский; *II* — Туапсинский округ, районы: *1* — Аше-Туапсинский, *2* — Куапсе-Туапсинский.



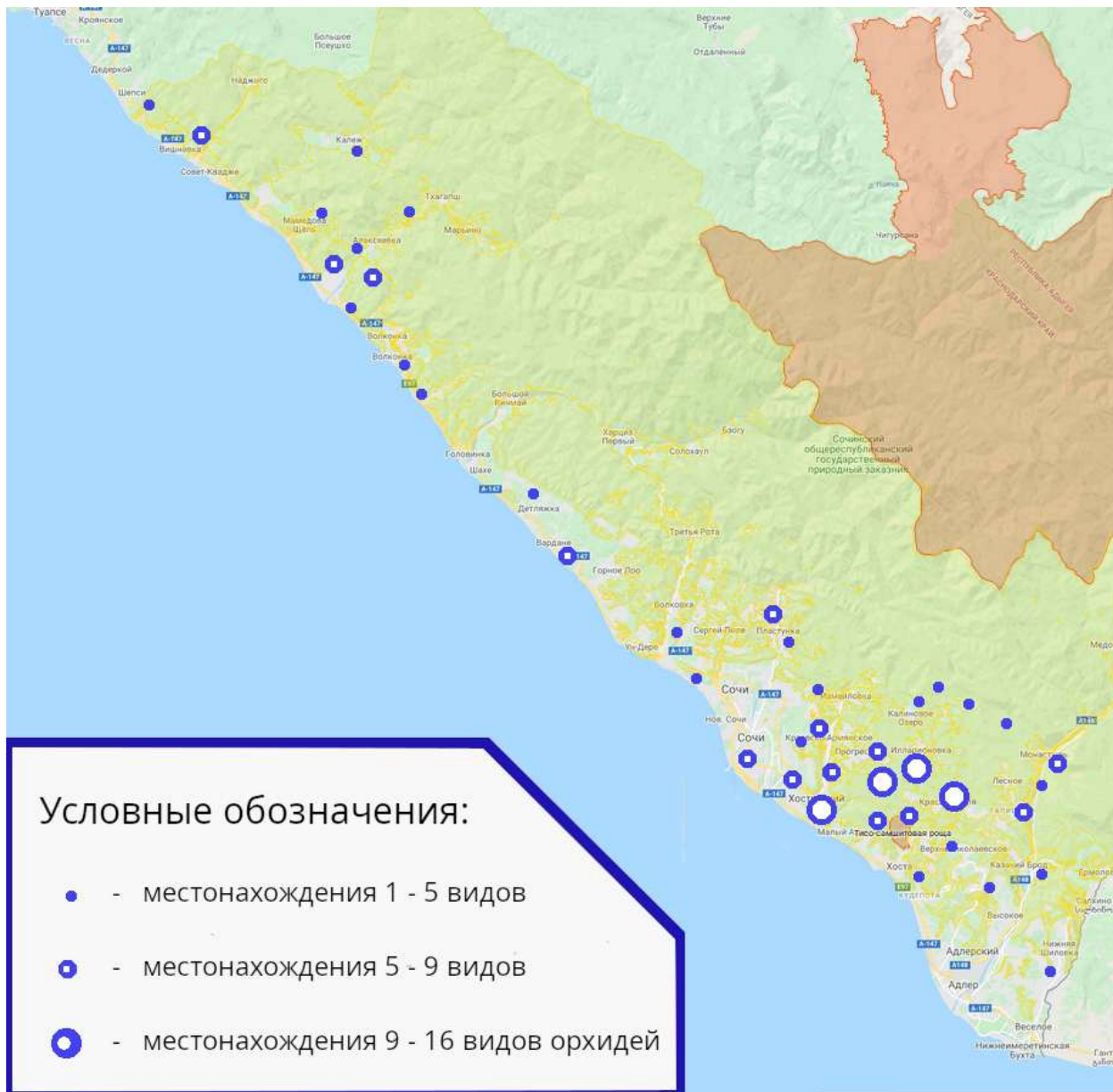
Приложение II. Карта-схема района исследований.



Приложение III. Карта-схема почв Сочинского Причерноморья (по Бесединой, 2004).



Условные обозначения: 1 – бурые лесные кислые почвы, 2 – бурые лесные кислые оподзоленные, 3 – бурые лесные слабонасыщенные, 4 – бурые лесные глеевые, 5 – желтозёмы, 6 – желтозёмы глеевые, 7 – дерново-карбонатные типичные, 8 – дерново-карбонатные выщелоченные, 9 – аллювиальные дерновые карбонатные, 10 – аллювиальные луговые, 11 – болотные аллювиальные иловато-перегнойно-глеевые, 12 – коричневые.



Приложение IV. Распространение изучаемых видов орхидей Сочинского Причерноморья.

Рис. 1. Карто-схема местонахождений ценопопуляций орхидей с указанием числа видов в них.

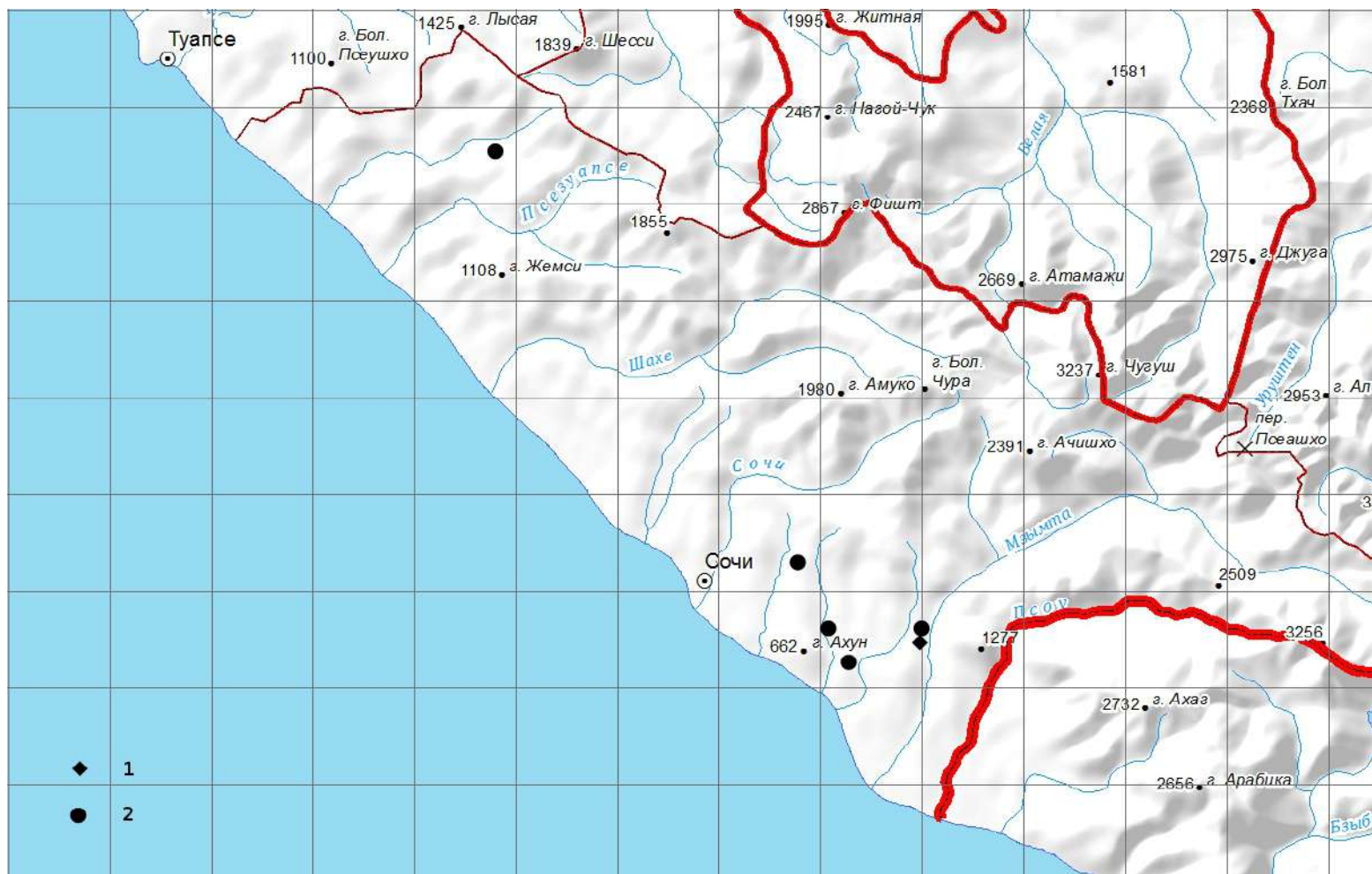


Рис. 2. Карто-схема распространения *Anacamptis morio* subsp. *caucasica*. Условные обозначения: 1 – местонахождения из литературных источников, 2 – местонахождения, обнаруженные автором (те же обозначения на других картах).



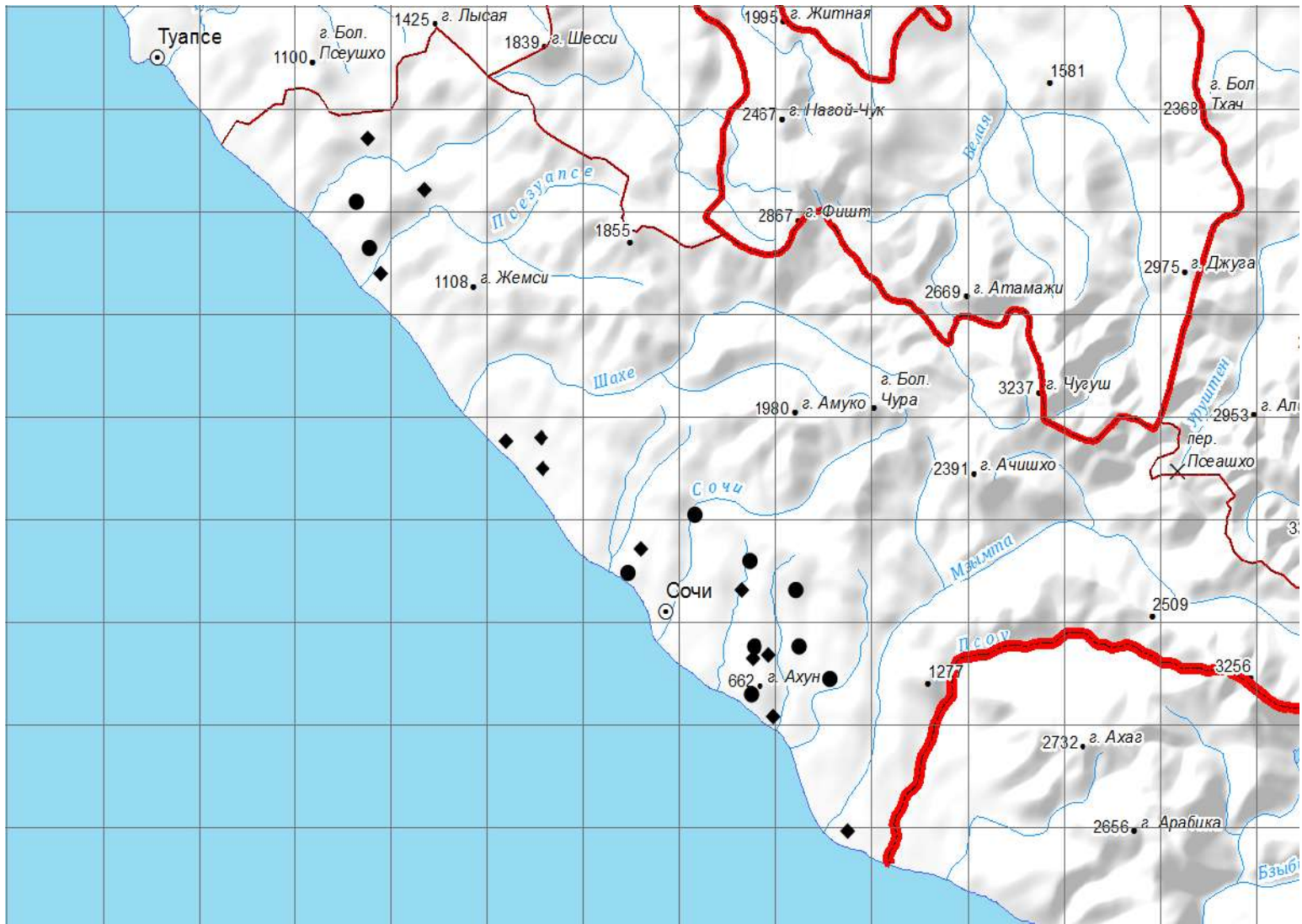


Рис. 3. Карто-схема распространения *Anacamptis pyramidalis*.

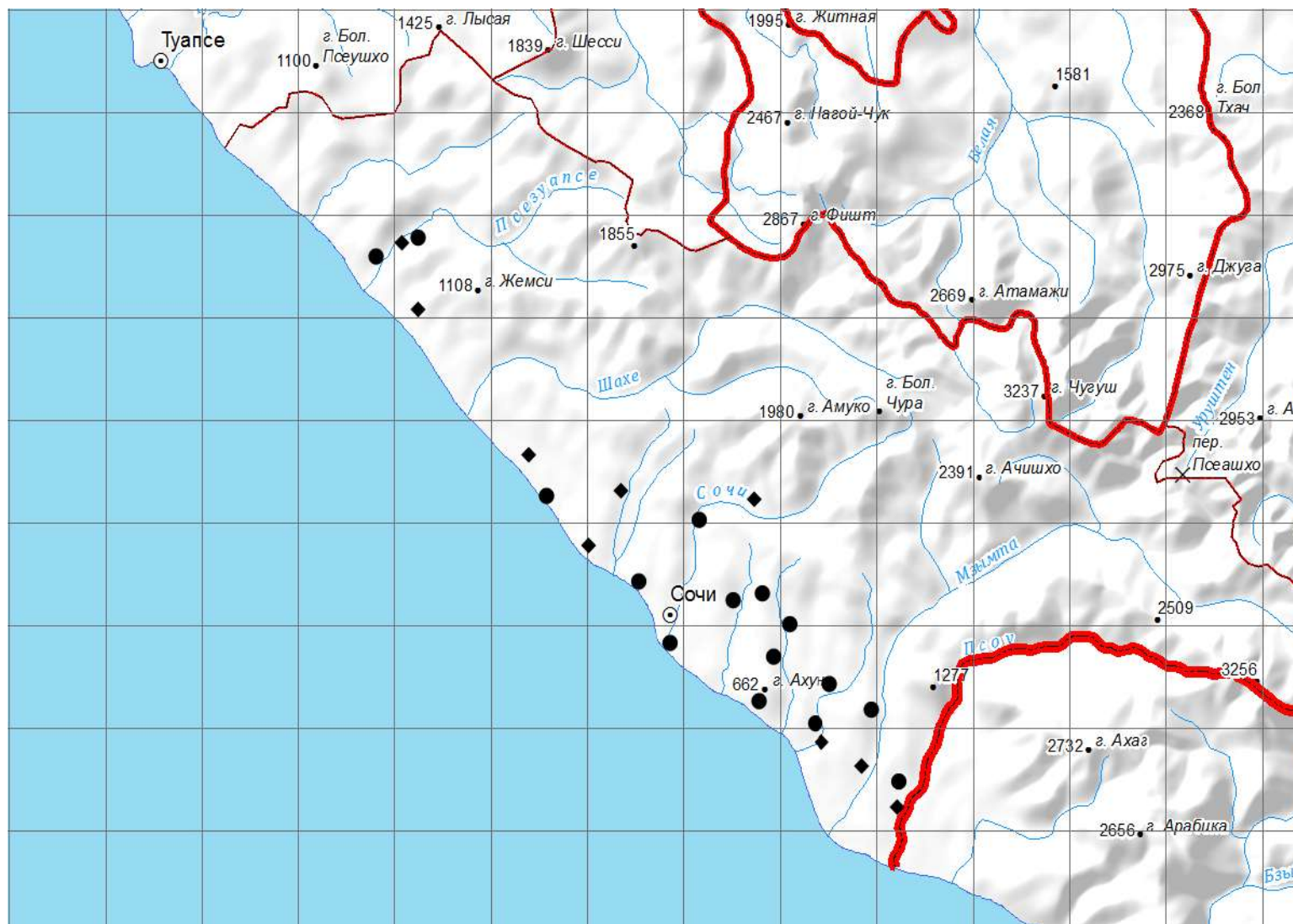


Рис. 4. Карто-схема распространения *Dactylorhiza urvilleana*.

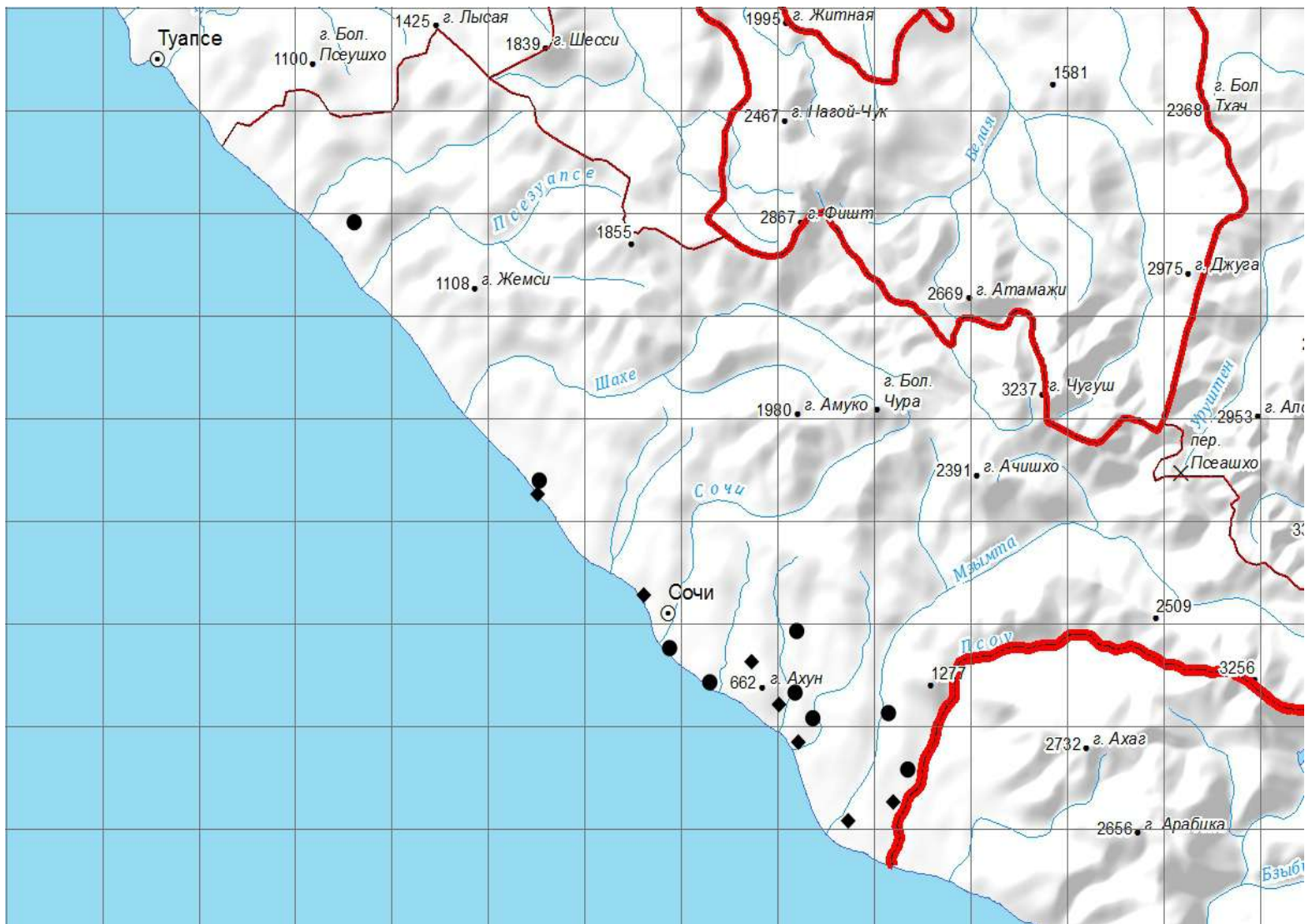


Рис. 5. Карто-схема распространения *Ophrys apifera*.



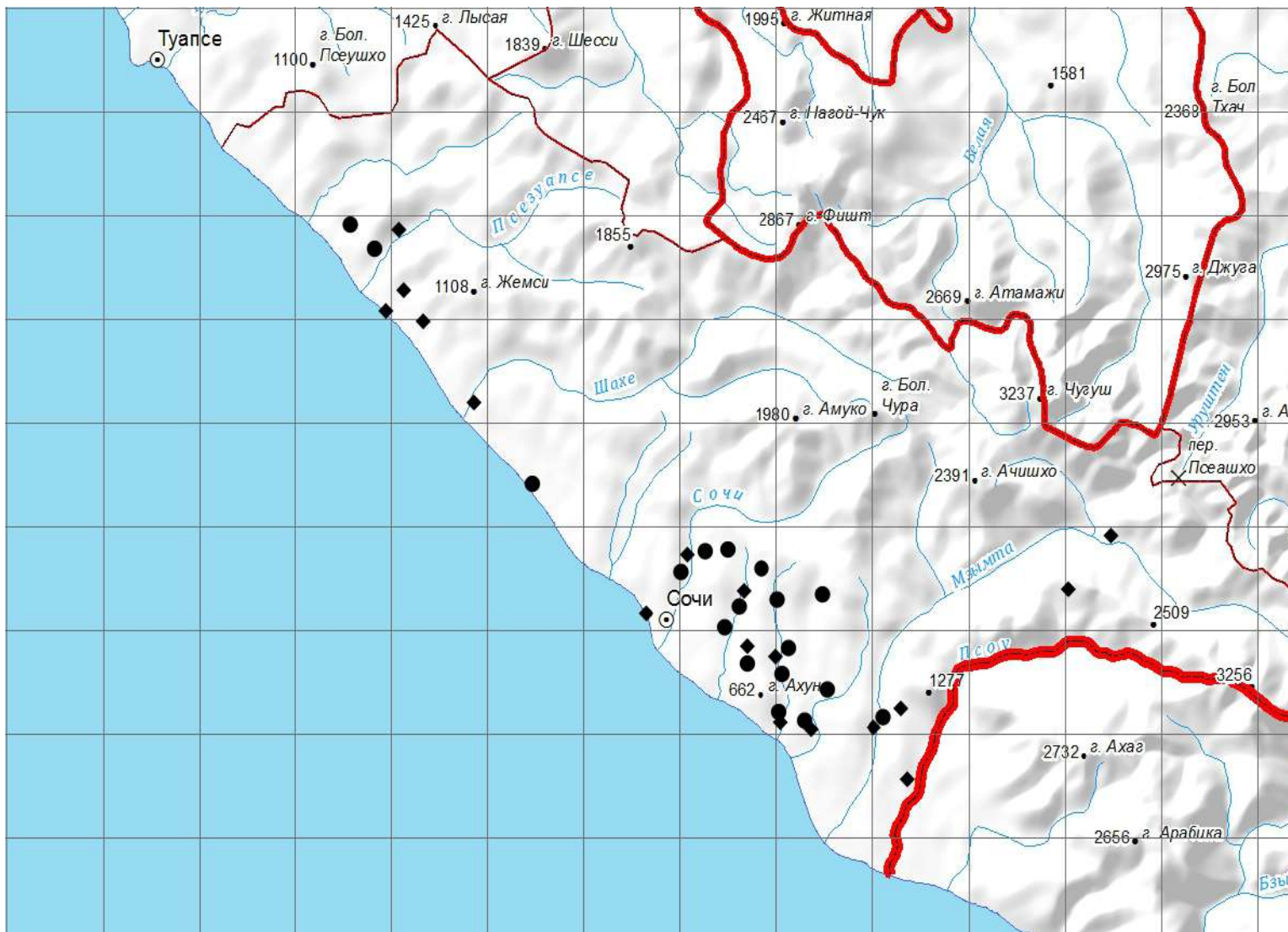


Рис. 6. Карто-схема распространения *Ophrys oestrifera*.

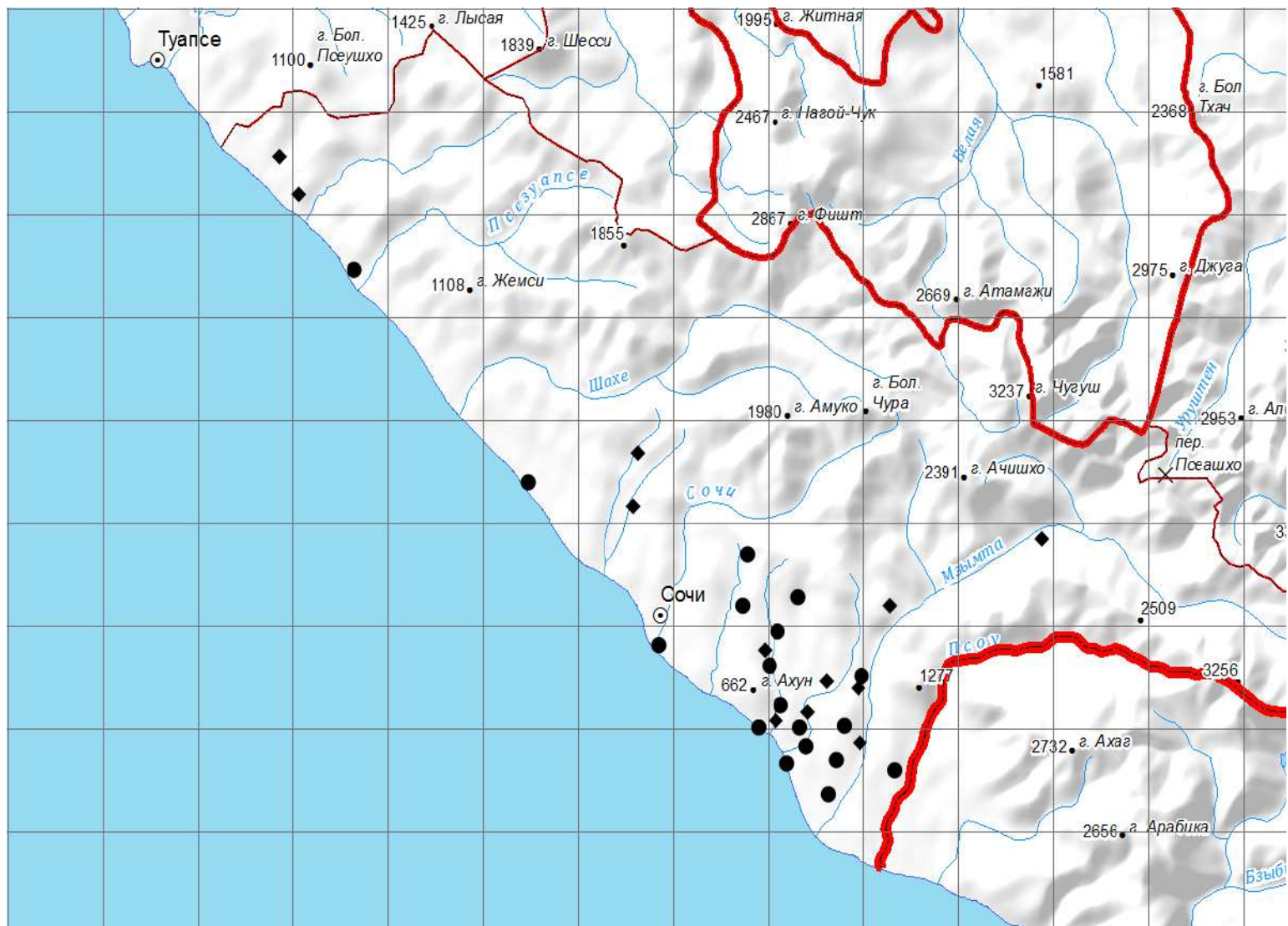


Рис. 7. Карто-схема распространения *Spiranthes spiralis*.





Приложение V. *Anacamptis morio* subsp. *caucasica*.



Рис. 1. *Anacamptis morio* subsp. *caucasica*, местонахождение многочисленной ценопопуляции.



Рис. 2. *Anacamptis morio* subsp. *caucasica*, розетка листьев зимой.





Рис. 3. *Anacamptis morio* subsp. *caucasica*, общий вид генеративных особей.



Рис. 4. *Anacamptis morio* subsp. *caucasica*, соцветие.



Рис. 5. *Anacamptis morio* subsp. *caucasica*, диаграмма цветка.



Рис. 6. *Anacamptis morio* subsp. *caucasica*, строение колонки.



Рис. 7. *Anacamptis morio* subsp. *caucasica*, поллинии.





Рис. 8. *Anacamptis morio* subsp. *caucasica*, варианты окраски цветков.



Рис. 9. *Anacamptis morio* subsp. *caucasica*, соплодие.

Рис. 10. *Anacamptis morio* subsp. *caucasica*, зрелые плоды.

Рис. 11. *Anacamptis morio* subsp. *caucasica*, подземная часть растения.

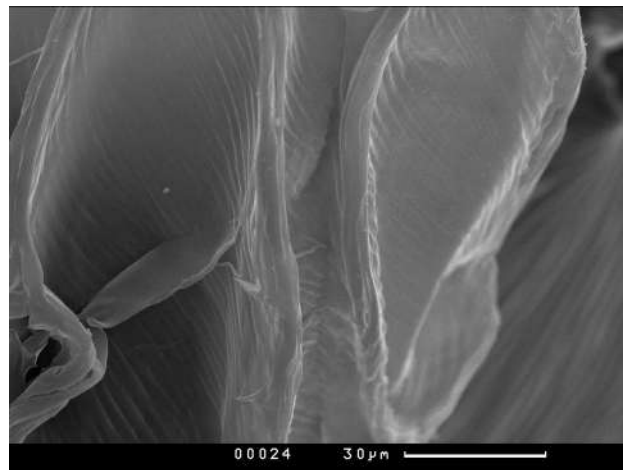
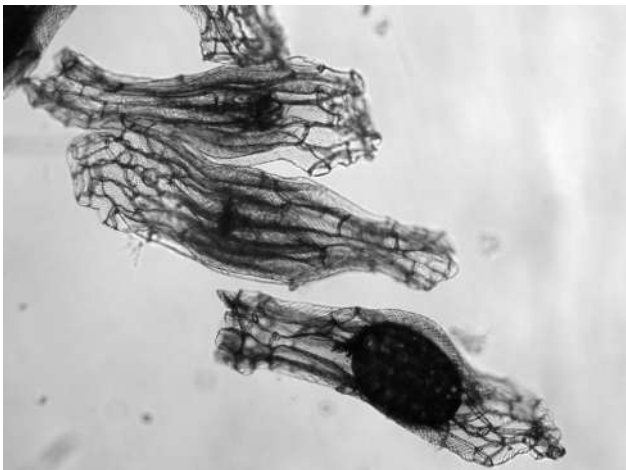


Рис. 12. *Anacamptis morio* subsp. *caucasica*, семена, световая микроскопия.

Рис. 13. *Anacamptis morio* subsp. *caucasica*, фрагмент семенной оболочки, SEM.



Приложение VI. *Anacamptis pyramidalis*.



Рис. 1. *Anacamptis pyramidalis* в биотопе.



Рис. 2. *Anacamptis pyramidalis*, розетка листьев зимой.





Рис. 3. *Anacamptis pyramidalis*, общий вид генеративной особи. Рис. 4. *Anacamptis pyramidalis*, соцветие.



Рис. 5. *Anacamptis pyramidalis*, общий вид цветков.



Рис. 6. *Anacamptis pyramidalis*, диаграммы цветков.



Рис. 7. *Anacamptis pyramidalis*, строение колонки.



Рис. 8. *Anacamptis pyramidalis*, поллиний.





Рис. 9. *Anacamptis pyramidalis*,  
варианты окрашивания и формы цветков.



Рис. 10. *Anacamptis pyramidalis*, соплодие со зрелыми и незрелыми плодами.

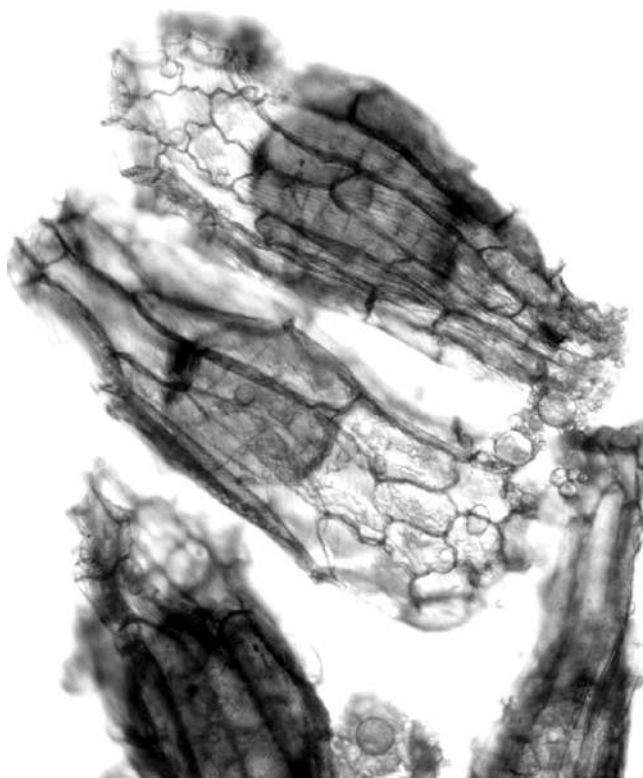


Рис. 11. *Anacamptis pyramidalis*, семена, световая микроскопия.

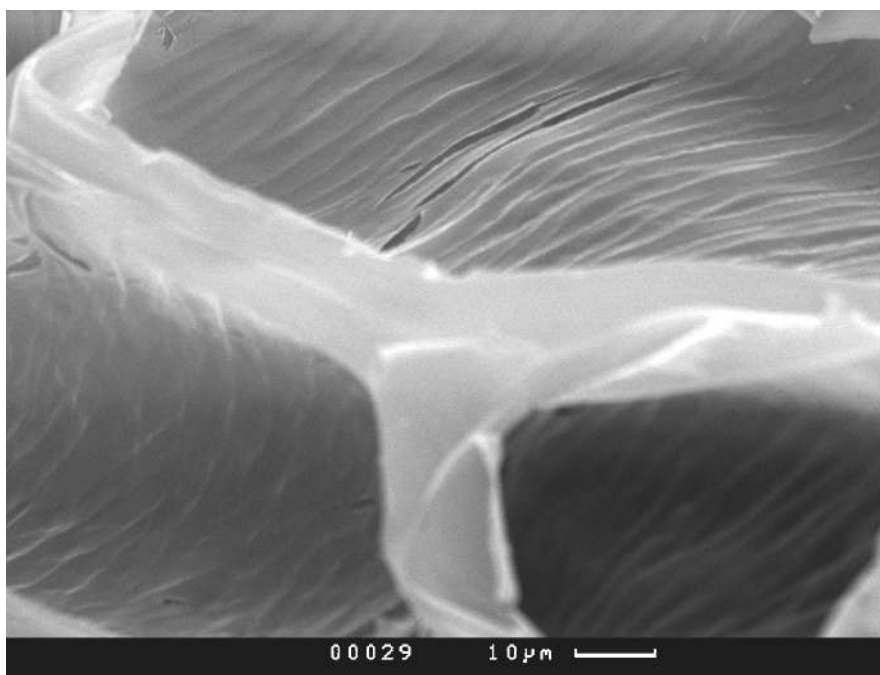


Рис. 12. *Anacamptis pyramidalis*, фрагмент семенной оболочки, SEM.



Приложение VII. *Dactylorhiza urvilleana*.



Рис. 1. *Dactylorhiza urvilleana* в биотопе.



Рис. 2. *Dactylorhiza urvilleana*, весеннее отрастание генеративной особи.



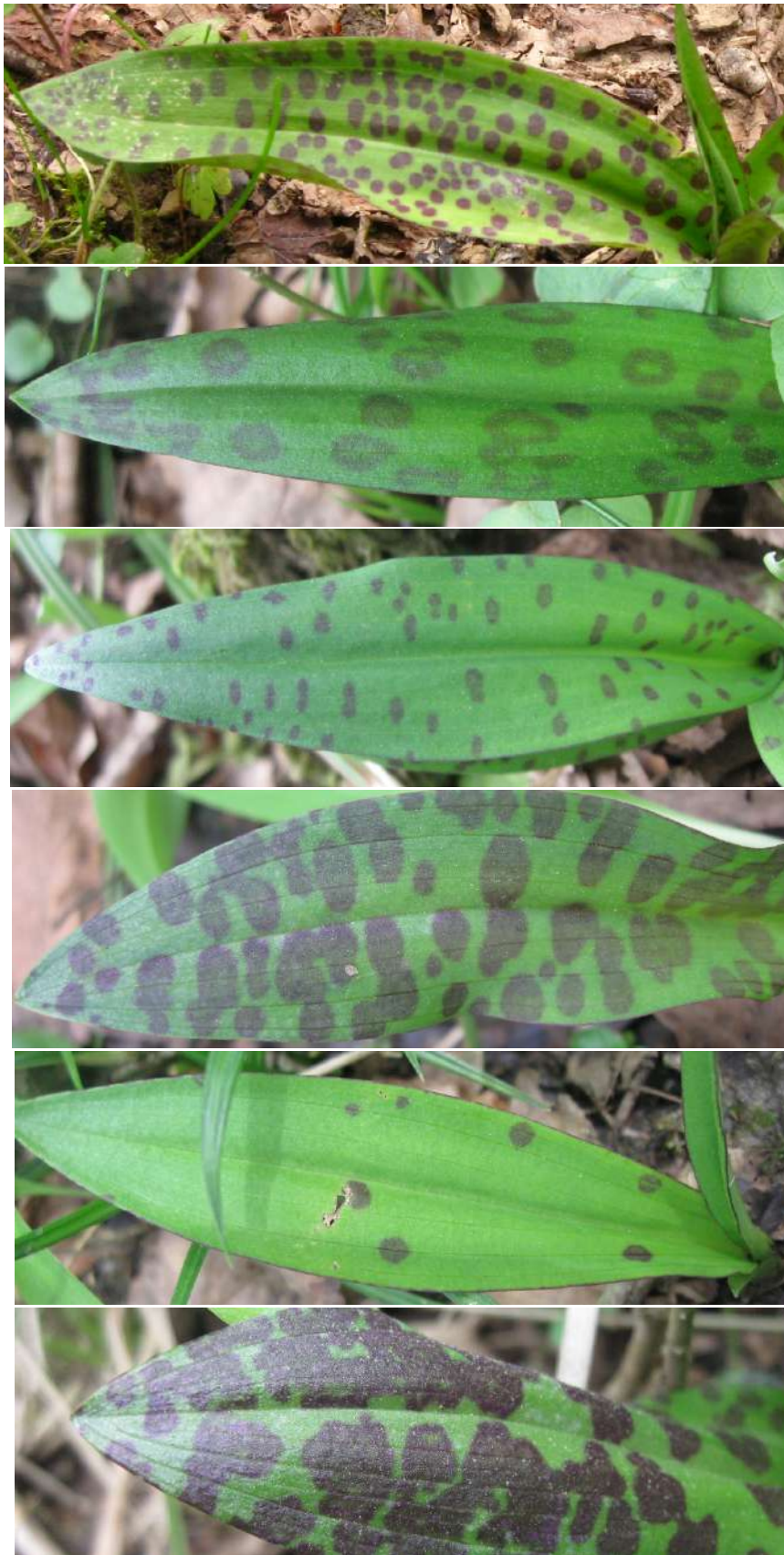


Рис. 3. *Dactylorhiza urvilleana*, варианты окрашивания листьев.





Рис. 4. *Dactylorhiza urvilleana*, общий вид генеративной особи.



Рис. 5. *Dactylorhiza urvilleana*, соцветие.





Рис. 9. *Dactylorhiza urvilleana*, варианты окрашивания и формы губы.



Рис. 10. *Dactylorhiza urvilleana*, семя, световая микроскопия.

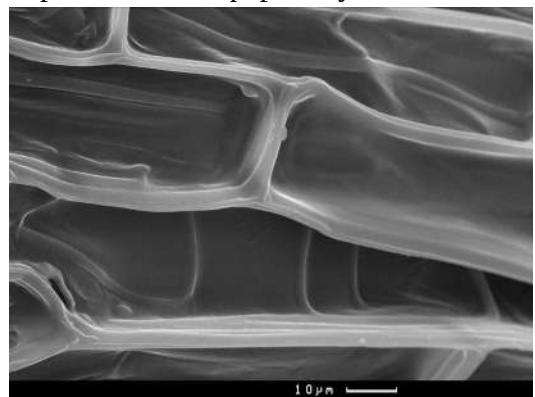


Рис. 11. *Dactylorhiza urvilleana*, фрагмент семенной оболочки, SEM



Приложение VIII. *Ophrys apifera*.



Рис. 1. *Ophrys apifera* в биотопе.



Рис. 2. *Ophrys apifera*, общий вид генеративной особи.



Рис. 3. *Ophrys apifera*, розетки листьев зимой.





Рис. 4. *Ophrys apifera*, соцветия.



Рис. 5. *Ophrys apifera*, цветок.



Рис. 6. *Ophrys apifera*, строение колонки.



Рис. 7. *Ophrys apifera*, поллинии.



Рис. 8. *Ophrys apifera*, диаграмма цветка.



Рис. 9. *Ophrys apifera*, незрелые плоды.



Рис. 10. *Ophrys apifera*, семена, световая микроскопия.

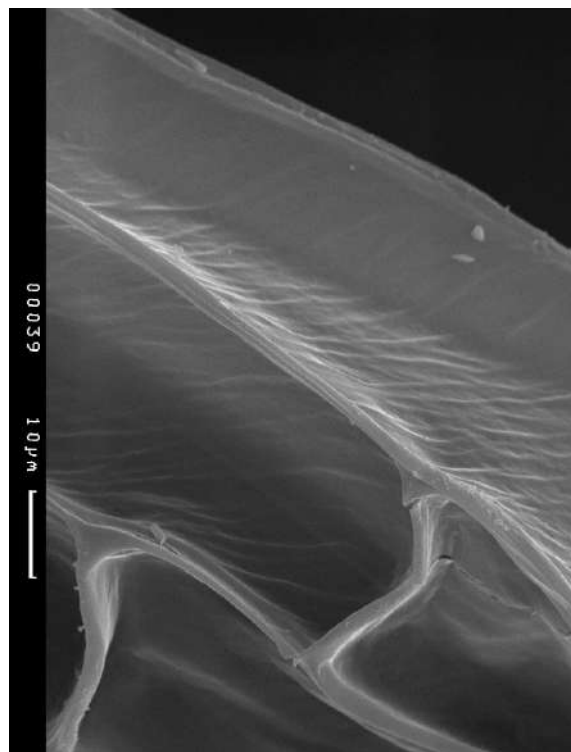


Рис. 11. *Ophrys apifera*, фрагмент оболочки семени, SEM.



Приложение IX. *Ophrys oestrifera*.



Рис. 1. *Ophrys oestrifera* в биотопе.



Рис. 2. *Ophrys oestrifera*, розетка листьев зимой.





Рис. 3. *Ophrys oestrifera*, общий вид генеративных особей.



Рис. 4. *Ophrys oestrifera*, соцветие.



Рис. 5. *Ophrys oestrifera*, подземная часть особи.





Рис. 6. *Ophrys oestrifera*, строение цветков.



Рис. 7. *Ophrys oestrifera*,  
диаграмма цветка.



Рис. 8. *Ophrys oestrifera*,  
строение колонки.



Рис. 9. *Ophrys oestrifera*,  
поллинии.





Рис. 10. *Ophrys oestrifera*, варианты окрашивания губы.



Рис. 11. *Ophrys oestrifera*, незрелый плод.

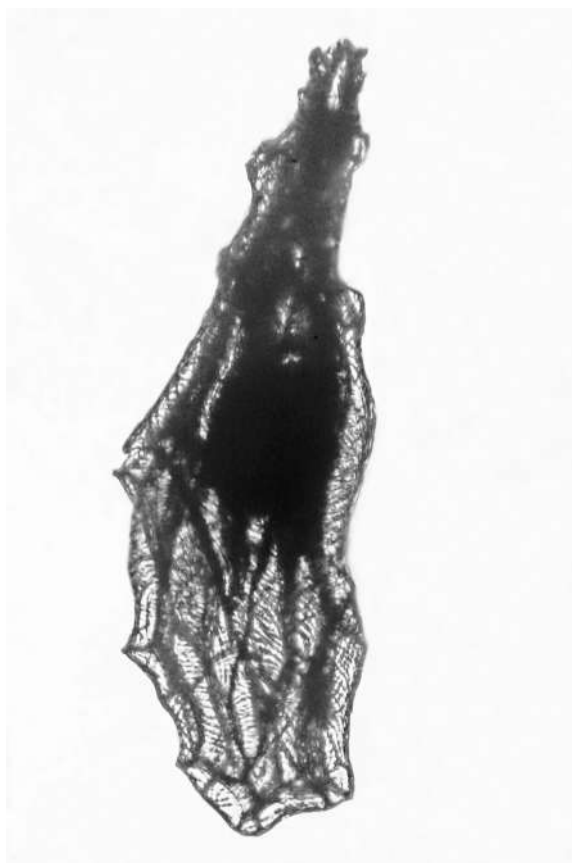


Рис. 12. *Ophrys oestrifera*, семя, световая микроскопия.

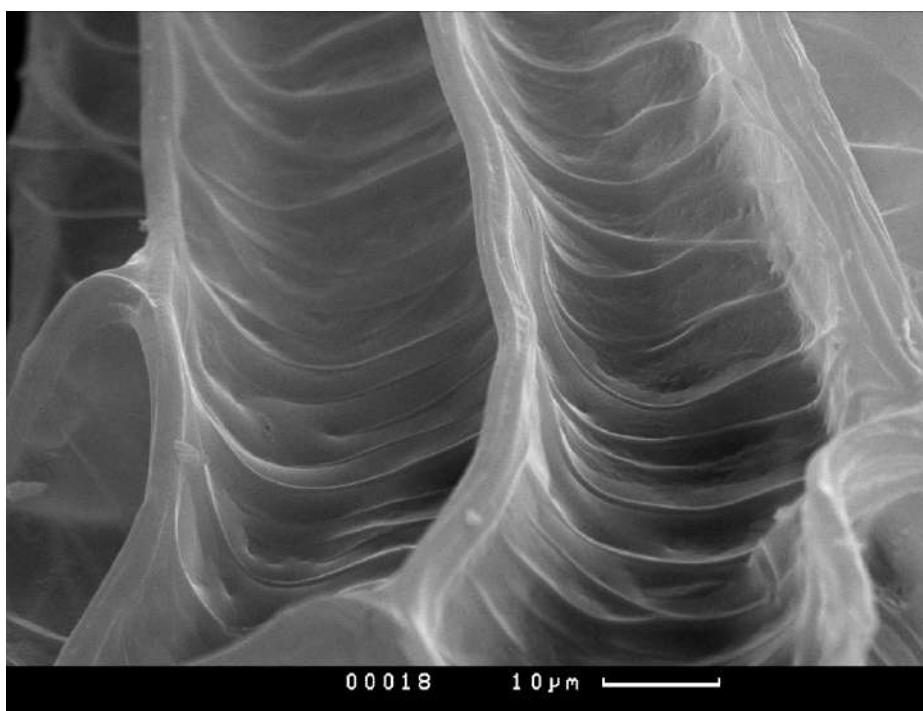


Рис. 13. *Ophrys oestrifera*, фрагмент семенной оболочки, SEM.



Приложение X. *Spiranthes spiralis*.



Рис. 1. *Spiranthes spiralis* в биотопе.



Рис. 2. *Spiranthes spiralis*, общий вид генеративных особей.



Рис. 3. *Spiranthes spiralis*, розетка листьев зимой.





Рис. 4. *Spiranthes spiralis*, соцветие.



Рис. 5. *Spiranthes spiralis*, цветки.



Рис. 6. *Spiranthes spiralis*,  
диаграмма цветка.



Рис. 7. *Spiranthes spiralis*,  
строение колонки.



Рис. 8. *Spiranthes spiralis*,  
поллиний.





Рис. 9. *Spiranthes spiralis*, соцветие со зрелыми плодами.



Рис. 10. *Spiranthes spiralis*, подземная часть особи.

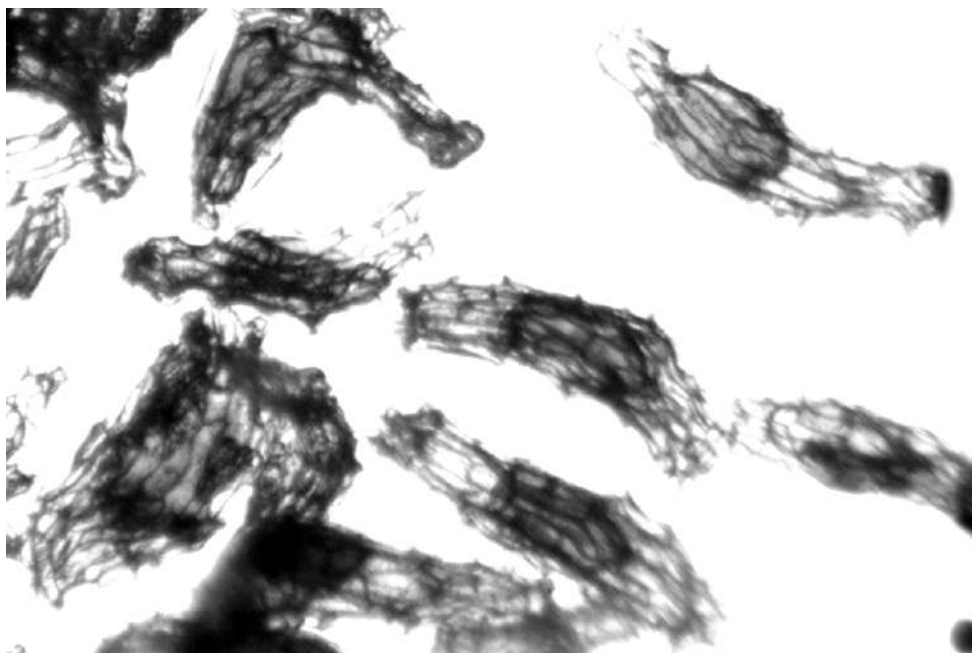


Рис. 11. *Spiranthes spiralis*, семена, световая микроскопия.



Приложение XI. *Steveniella satyrioides*.



Рис. 1. *Steveniella satyrioides* в биотопе.



Рис. 2. *Steveniella satyrioides*, общий вид генеративной особи.



Рис. 3. *Steveniella satyrioides*, лист с формирующейся стрелкой зимой.





Рис. 4. *Steveniella satyrioides*, соцветие.



Рис. 5. *Steveniella satyrioides*, соплодие.



Рис. 6. *Steveniella satyrioides*, диаграмма цветка.



Рис. 7. *Steveniella satyrioides*, строение колонки.





Рис. 8. *Steveniella satyrioides*, варианты окрашивания листьев.



Рис. 9. *Steveniella satyrioides*, подземная часть особи.

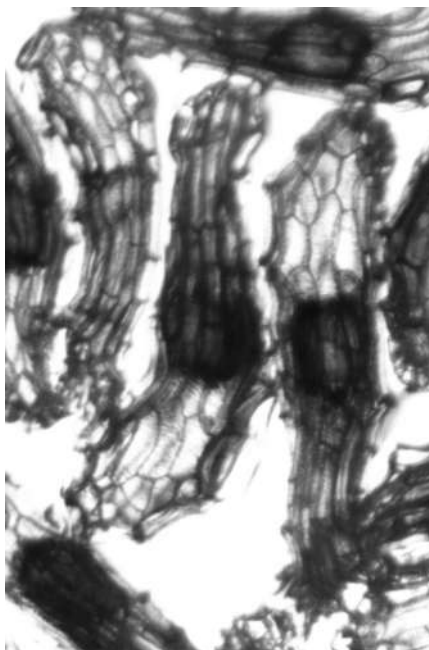


Рис. 10. *Steveniella satyrioides*, семена, световая микроскопия.

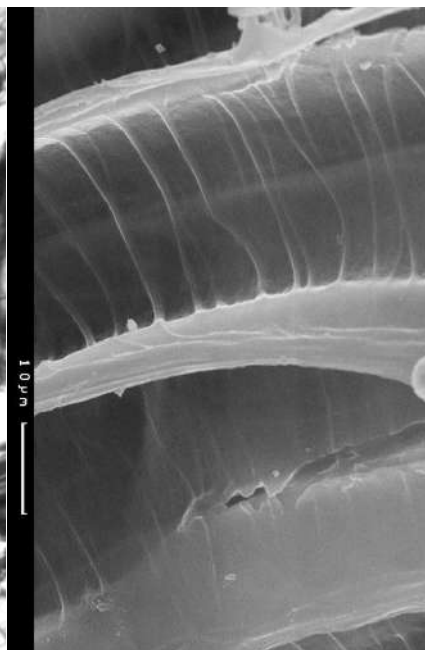


Рис. 11. *Steveniella satyrioides*, фрагмент семенной оболочки, SEM.



Рис. 12. *Steveniella satyrioides*, варианты окрашивания цветков.



## Приложение XII. Охрана орхидей Сочинского Причерноморья.

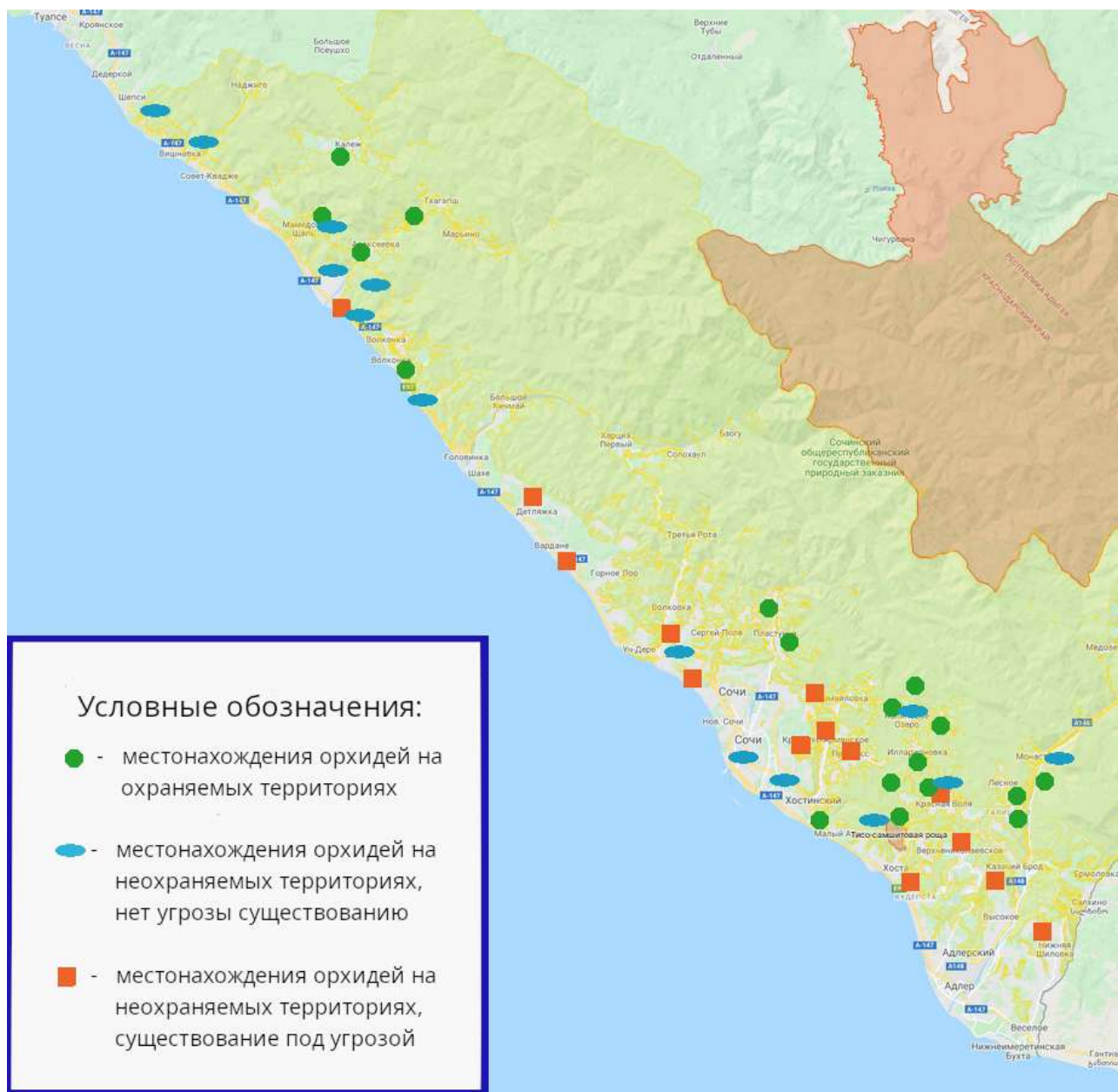


Рис. 1. Карто-схема расположения местонахождений орхидей с указанием примерных перспектив выживания.





Рис. 2. Карто-схема урочища "Расветное".

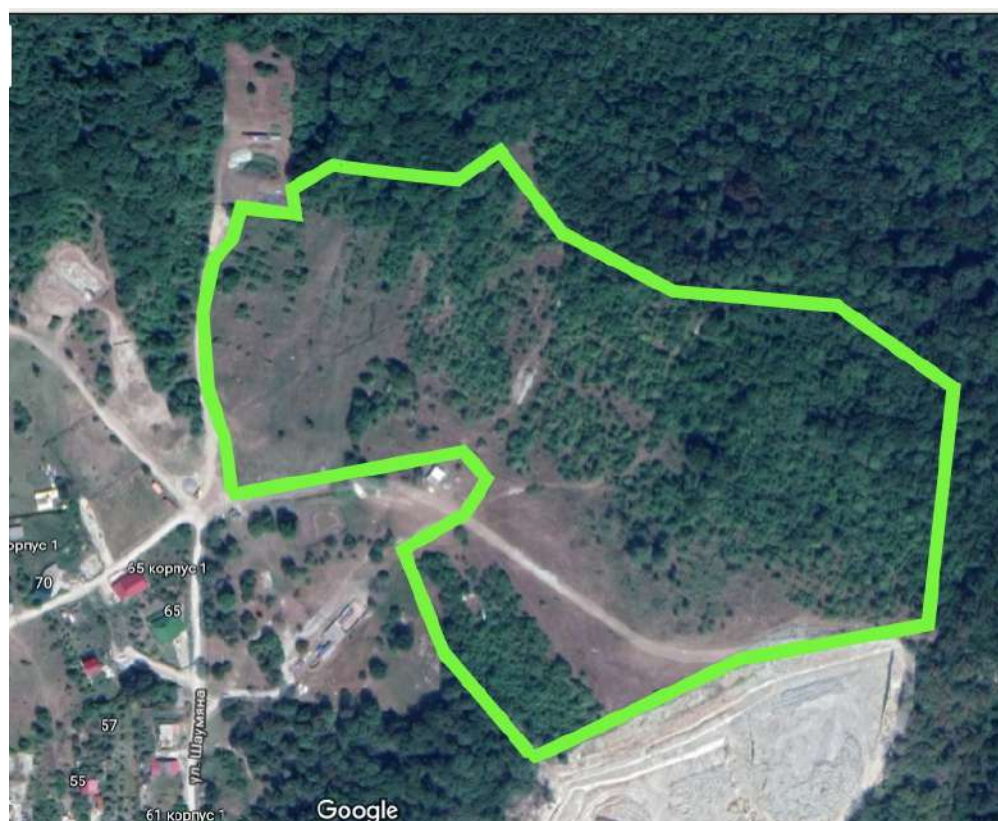


Рис. 3. Карто-схема урочища "Орхидейная поляна".