

НАУЧНАЯ СТАТЬЯ

УДК 582.594.2: 581.522(470.331)

**ВЛИЯНИЕ ФИТОФАГОВ НА УРОВЕНЬ ПЛОДООБРАЗОВАНИЯ
У *ORCHIS MILITARIS* L. (ORCHIDACEAE JUSS.) В ВЕРХОВЬЯХ
ВОЛГИ****Максим Игоревич Хомутовский**

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, биологический факультет, Maks-BsB@yandex.ru

Аннотация. Приведены сведения о биологии и экологии редкого вида *Orchis militaris* в верховьях Волги (Тверская обл., Россия). Дана оценка влияния жизнедеятельности фитофагов на уровень плодообразования у орхидных (на примере *O. militaris*). Для вида характерно семенное возобновление. Эффективность опыления особей составляет в среднем 75,1%. Впервые для *O. militaris* указан фитофаг (*Celypha rivulana* (Scopoli, 1763)). Уровень плодообразования у особей *O. militaris* снижается в среднем до 38,5% при повреждении цветков гусеницами *C. rivulana*.

Ключевые слова: Орхидные, *Orchis militaris*, Красная книга Российской Федерации, цветок, плод, фитофаг, Тверская область

Благодарности. Автор выражает благодарность за определение фитофага канд. биол. наук Анатолию Валентиновичу Крупицкому (биологический факультет МГУ имени М.В. Ломоносова, кафедра энтомологии).

Финансирование. Сбор полевого материала выполнен в рамках госбюджетной НИР МГУ имени М.В. Ломоносова (№ 121032500089-1), а его обработка проводилась при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 20-04-00544)

Для цитирования: Хомутовский М.И. Влияние фитофагов на уровень плодообразования у *Orchis militaris* L. (Orchidaceae Juss.) в верховьях Волги // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2022. Т. 127. № 4. С. 30–37.

ORIGINAL ARTICLE

**INFLUENCE OF PHYTOPHAGOUS INSECTS ON FRUIT
FORMATION IN *ORCHIS MILITARIS* L. (ORCHIDACEAE JUSS.)
IN THE UPPER PART OF THE VOLGA BASIN****Maxim I. Khomutovskiy**

Lomonosov Moscow State University, Biology Faculty, Maks-BsB@yandex.ru

Abstract. The article contains data on biology and ecology of the rare species *Orchis militaris* in the upper reaches of the Volga River (Tver Region, Russia). The effect of phytophage activity on the level of fruiting in orchids (using *O. militaris* as an example) we evaluated. The species have mainly seed reproduction. Pollination efficiency of individuals averages 75.1%. For the first time a phytophage (*Celypha rivulana* (Scopoli, 1763)) is indicated for *O. militaris*. Fruiting rate of *O. militaris* individuals are reduced by an average of 38,5% when flowers are damaged by *C. rivulana* caterpillars.

Keywords: Orchidaceae Juss., *Orchis militaris*, Red Data Book of the Russian Federation, flower, fruit, phytophage, Tver region

Acknowledgements. The author expresses gratitude for the definition of phytophagus

cand. Biol. sci. to Anatoly Valentinovich Krupitsky (Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Department of Entomology).

Financial Support. The work was supported by the Lomonosov Moscow State University (project № 121032500089-1) and Russian Foundation of Basic Research (project № 20-04-00544).

For citation: Khomutovskiy M.I. Influence of phytophagous insects on fruit formation in *Orchis militaris* L. (Orchidaceae Juss.) in the upper part of the Volga basin // Byul. MOIP. Otd. biol. 2022. T. 127. N 4. P. 30–37.

В мировой флоре семейство Orchidaceae Juss. занимает лидирующее место (Christenhusz, Byng, 2016) и по разным оценкам насчитывает от 24,5 до 28 тыс. видов (Dressler, 2005; Chase et al., 2015). Однако большинство из них имеют крайне узкие ареалы, а усиливающаяся с каждым годом антропогенная нагрузка на сообщества (например, вырубка лесов, добыча полезных ископаемых, расширение территорий городов, сбор растений в медицинских целях или на продажу) часто приводит к гибели не только отдельных популяций, но и исчезновению целых видов (Avegyanov et al., 2014). Все это определяет актуальность всестороннего изучения биологии и экологии наиболее уязвимых видов, к которым относятся и орхидные.

На уровень семенной продуктивности орхидных влияют многие факторы. Среди них: недоопыление отдельных цветков, нарушение процессов оплодотворения и эмбриогенеза, а также погодные условия, в которых формируются и созревают плоды (Назаров, 1995; Блинова, 2009; Хомутовский, 2012; Жирнова, 2015). Кроме того, качество семян могут снижать, вероятно, и генетические мутации. Так, исследования семян на разных стадиях их развития, проведенные Е.В. Андроновой (2010, 2011), показали, что аномалии развития и строения зародышей являются летальными и именно они приводят к тому, что большая часть семян становится нежизнеспособной к моменту диссеминации. Неполноценность большинства семян у изученного растения не была вызвана недоопылением его цветков. Наблюдаемые у аномальных зародышей структурные изменения (отсутствие регулярности деления клеток при формировании тела зародыша и хаотичное расположение перегородок при их делении, изменение размеров и формы клеток суспензора, задержка делений отдельных клеток и формирование полиплоидных ядер) свидетельствуют о генетических нарушениях нормального хода эмбрионального развития, а не об отсутствии достаточного количества ресурсов

для развития (Андропова, 2010, 2011; Андропова и др., 2018).

Еще одним фактором, от которого напрямую зависят качество и объем семенного материала, продуцируемого растением, является повреждение завязей цветков и плодов фитофагами (Назаров, 1995). Для тубероидных видов орхидей информация о повреждениях генеративных органов особенно важна, так как они размножаются только семенами. К сожалению, этому фактору уделяется недостаточно внимания при проведении исследований популяций орхидных. Данные литературы, которые отражают видовой состав фитофагов или их влияние на уровень плодобразования, фрагментарны. Так, на территории Республики Крым наблюдали повреждение плодов гусеницами *Lobesia crimea* Flkv. у таких орхидей, как *Cephalanthera damasonium* (Mill) Druce, *Limodorum abortivum* (L.) Sw., *Orchis purpurea* Huds., *Steveniella satyrioides* (Stev.) Schlechter. и доля поврежденных плодов в соцветии сильно варьировала (1–40%) в зависимости от вида и его местообитания (Назаров, 1987). Для *Oreorchis patens* (Lindl.) Lindl. в природных условиях изредка отмечали повреждение корневищ личинками комаров (Ракова, 1992). В Британии некоторые полифаги из отрядов Coleoptera, Diptera, Lepidoptera и Thysanoptera включают в свой рацион виды рода *Orchis* (Farrell, 1985).

Ранее в Тверской обл. нами были выявлены гусеницы *Phragmatobia fuliginosa* (L., 1758) из сем. Erebidae (Leach, 1815), повреждающие плоды у *Epipactis palustris* (L.) Crantz (Хомутовский, 2012). В культуре показано повреждение орхидей моллюсками (Мамаев и др., 2004; Лебедев, Наумцев, 2015; Хомутовский, 2016). Их также отмечали в природных популяциях на побегах и листьях орхидеи в графстве Саффолк (Англия), а многолетние наблюдения в графстве Бакингемшир (Англия) выявили постоянное повреждение растений слизнями, которые наносили больший вред популяциям *Orchis militaris* L. в сухие сезоны (Farrell, 1985). Позвоночные

животные (например, кабаны) также влияют на семенную продуктивность, поедая побеги или подземную часть (тубероиды) растения (Горнов, 2008; Хомутовский, 2013). В Западной Европе отмечено поедание проростков и клубней зрелых растений *O. militaris* рыжей полевкой, европейской мышью и обыкновенной землеройкой (Farrell, 1985).

В связи с этим целью наших исследований стала оценка влияния жизнедеятельности фитофагов на уровень плодообразования у орхидных (на примере *Orchis militaris*).

Материалы и методы

Объектом исследования в нашей работе был представитель сем. Orchidaceae Juss. – *Orchis militaris* L. (Ятрышник шлемоносный), являющийся редким видом как на территории стран Европы (Hutchings et al., 1998), так и в России (Красная книга РФ..., 2008). Это евразийский вид, который в Российской Федерации встречается во многих регионах, однако численность популяций и местонахождений сокращается (Ефимов, 2012; Вахрамеева и др., 2014). Согласно классификации жизненных форм, *O. militaris* отнесен к группе вегетативных однолетников со сферическим стеблекорневым тубероидом на коротком столоне (Татаренко, 2015). Растение с высотой побега от 12 до 50 см, в нижней части которого расположено от 3 до 5 узко-яйцевидных или ланцетных листьев. Густое соцветие на вершине побега насчитывает от 5 до 45 розовых или темно-пурпурных цветков (встречаются особи и с белыми цветками), не продуцирующих нектар. Цветение особей наблюдается с третьей декады мая до середины второй декады июня. Растение предпочитает карбонатные почвы, произрастает на равнинах и встречается в горах на высоте до 2000 м над ур. моря. Встречается также на влажных или умеренно сухих лугах и пастбищах, опушках, среди кустарников, в старых заброшенных известняковых карьерах, по обочинам дорог (Ефимов, 2012; Kühn et al., 2019). В Китае *O. militaris* отмечен на известняковых лугах в Северном Синьцзяне (Хабахэ) (Chen et al., 2009).

Материал собран в 2008–2017 гг. на территории памятника природы «Сельцовские заломки» (Старицкий р-н, Тверская обл.) и в Калининском р-не Тверской обл. В качестве элементарной единицы исследуемого вида принята одна особь. В период цветения на модельных особях подсчитывали число цветков. В период плодоношения у тех же особей учитывали число завязавшихся

плодов и показатель плодообразования (отношение числа плодов к числу цветков в процентах). Данные обрабатывали с помощью программ Microsoft Excel и STATISTICA. В основном выборки представлены 30 образцами, исключение составили 2009 и 2017 гг. (для особей, поврежденных фитофагами), где находились 11 и 28 образцов соответственно. При их сравнении использовали *t*-критерий Стьюдента для независимых (непарных) выборок. Скоррелированность исследуемых показателей определяли на основании расчетов коэффициента ранговой корреляции Спирмена. При оценке силы связи коэффициентов корреляции использовалась шкала Чеддока.

Для определения видовой принадлежности фитофага гусениц бабочки собирали с частью растения и помещали в прозрачный бокс с перфорированной крышкой на небольшой слой субстрата. Там их кормили до момента линьки и последующего окукливания. Куколки содержались при комнатной температуре в боксе (субстрат периодически опрыскивался) до выхода из них имаго. Бабочек помещали в морилку с этилацетатом, а затем проводили фиксацию.

Результаты и обсуждение

На территории Старицкого р-на за исследуемый период не было отмечено следов повреждения позвоночными животными особей в популяции *Orchis militaris*. В Калининском р-не, напротив, регулярно наблюдали пороки кабанов. В настоящее время эта популяция практически исчезла. Не исключено, что интенсивная роющая деятельность кабанов негативно повлияла на динамику численности вида в этом местообитании. В период наблюдений особей с повреждениями генеративных органов беспозвоночными животными отмечено не было.

Особи популяции в Старицком р-не произрастали на правом высоком террасированном коренном берегу р. Волга с выходами карбонатных пород в сообществе с доминированием разнотравья. Общее проективное покрытие травяного яруса, в котором отмечали такие виды, как *Amoria montana* (L.) Sodjak, *Plantago media* L., *Aegopodium podagraria* L., *Fragaria vesca* L., *Primula veris* L., *Geranium pratense* L., *Convallaria majalis* L., *Gentiana cruciata* L., *Anthyllis vulneraria* L., *Polygala comosa* Schkuhr, *Rubus saxatilis* L., *Galium boreale* L., *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Briza media* L., *Agrostis tenuis* Sibth., *Dactylis glomerata* L., варьировало от 10

до 55%. Плотность популяции на постоянных площадках варьировала от 1 до 30 ос. на 1 м² в зависимости от года наблюдений.

Полевые и лабораторные исследования позволили выявить видовую принадлежность фитофага. Им оказалась листовертка пестрая *Celypha rivulana* (Scopoli, 1763) из сем. Tortricidae (Latreille, 1803). Для этого палеарктического вида характерны 1–2 генерации за сезон, гусеницы полифаги (Еришева, Недошивина, 2016), питаются надземными органами различных растений. На территории Украины были отмечены на видах рода *Hieracium* (Asteraceae), *Scabiosa* (Dipsacaceae), *Betula* (Betulaceae), *Lotus*, *Medicago* (Fabaceae), *Plantago* (Plantaginaceae), *Rubus*, *Galium* (Rosaceae) и других, в том числе и на представителях рода *Orchis* (Orchidaceae) (Кавурка, 2018). В Британии этот вид также указывается как полифаг, в рацион которого входят ятрышники (Farrell, 1985). Гусениц этого вида мы также наблюдали на растениях *Galium boreale* L. Они повреждали листочки околоцветника и завязи, проделывая в них отверстия и поедая семязачатки. Нередко наблюдали опутывание паутиной части соцветия *O. militaris*. Это препятствовало посещению цветков опылителями, что также вело к снижению уровня плодообразования. Следует отметить, что поврежденных плодов на особях в популяции отмечено не было. Это, вероятно, связано с тем, что гусеницы данного вида быстро окукливались (в большинстве случаев в конце цветения *O. militaris*) и уже к концу июня – началу июля появлялись имаго. А гусеницы второй генерации питаются генеративными побегами других видов, которые в это время цветут.

На обследованных растениях насчитывалось от 14 до 41 цветков. В разные годы гусеницами повреждалось от 2 до 24 (6,90–70,37%) цветков в соцветии. Общее число особей с поврежденными цветками также варьировало по годам в широких пределах. Минимальные показатели отмечены в 2009, 2013 и в 2017 гг., а максимальный в 2014 г., когда следы повреждений были выявлены у 17,75% особей в популяции (таблица). Корреляционный анализ с использованием коэффициента ранговой корреляции Спирмена показал положительную связь между числом поврежденных цветков и общим числом цветков на особи. Однако значимая умеренная или заметная связь была отмечена только в четырех годах

(2011, 2012, 2014 и 2017) из 10 изученных, т.е. четкой тенденции привлекательности растений с большим числом цветков у фитофагов не прослеживается.

Как показал анализ данных, средние показатели плодообразования варьировали значительно. Максимальные значения были отмечены в 2015 г. Процентное содержание созревших плодов на особях, которые не были повреждены гусеницами *C. rivulana*, достигло своих минимальных показателей в 2017 г. – в среднем 49,15%.

У ряда особей *O. militaris* повреждение цветков или создание препятствий для их опыления привело к существенному снижению числа завязавшихся плодов, которое в среднем практически не превышало 50%. После сравнения данных по плодообразованию наблюдали статистически значимые различия результатов во всех выборках между неповрежденными особями и особями, у которых были отмечены повреждения соцветий фитофагами (таблица).

В целом на уровень численности популяции *O. militaris* жизнедеятельность фитофага в влияет незначительно. Отмечена тенденция к ее росту (с 2008 по 2017 гг. число генеративных особей возросло почти в 5 раз) (таблица). Однако повреждение отдельных особей может привести к снижению генетической изменчивости их потомства. Это, в свою очередь, повлечет за собой потерю ценных качеств, позволяющих особям адаптироваться к меняющимся условиям окружающей среды. Учитывать даже небольшое влияние отдельных факторов на особи популяции при проведении исследований редких видов особенно актуально в настоящее время, когда отмечены явные изменения климата, которые, по предварительным прогнозам, могут привести к сокращению площади местообитаний, пригодных для изучаемого вида (Evans et al., 2020).

Заключение

Таким образом, в популяции редкого вида *O. militaris* гусеницы *C. rivulana* оказывают как прямое влияние на уровень плодообразования, повреждая цветки, так и косвенное, препятствуя опылению цветков и опутывая их паутиной. Содержание цветков, из которых завязывались плоды, у поврежденных особей не превышало 51%, тогда как у особей без повреждений этот показатель был выше в 1,6–2,9 раз. Исключение составил 2017 г., когда уровень плодообразования у неповрежденных особей

был превышен незначительно, что связано с неблагоприятными погодными условиями (дожди) и низкой активностью опылителей во время цветения растений. Целесообразно проведение

дальнейших мониторинговых наблюдений за ценопопуляцией и численностью фитофага, снижающего уровень семенной продуктивности особей орхидеи.

Уровень плодообразования у *Orchis militaris*

год	N, шт	n, шт (%)	ЧЦ, шт	ЧПЦ, шт	ЧПЦ, %	ЧП, шт	ПО, %	ПО норм, %
2008	261	31 (11,9)	$\frac{23,4 \pm 0,9}{14-31}$	$\frac{9,3 \pm 0,8}{4-22}$	$\frac{40,6 \pm 3,2}{13,3-84,6}$	$\frac{5,9 \pm 0,7}{1-15}$	$\frac{24,1 \pm 2,4}{4,0-48,4}$	$\frac{70,8 \pm 2,3^{***}}{42,9-94,7}$
2009	359	11 (3,1)	$\frac{25,8 \pm 1,2}{19-32}$	$\frac{8,7 \pm 1,7}{3-20}$	$\frac{33,4 \pm 5,9}{10,7-76,9}$	$\frac{8,2 \pm 1,3}{1-14}$	$\frac{32,6 \pm 5,6}{3,9-63,6}$	$\frac{65,6 \pm 2,6^{***}}{28,6-85,0}$
2010	540	46 (8,5)	$\frac{26,9 \pm 0,9}{15-35}$	$\frac{6,7 \pm 0,5}{3-13}$	$\frac{25,3 \pm 1,8}{9,1-43,3}$	$\frac{13,1 \pm 0,6}{4-20}$	$\frac{48,2 \pm 1,4}{23,5-60,6}$	$\frac{79,4 \pm 1,6^{***}}{54,3-95,0}$
2011	720	67 (9,3)	$\frac{24,6 \pm 0,9}{16-33}$	$\frac{4,8 \pm 0,4}{2-9}$	$\frac{19,8 \pm 1,6}{6,9-47,4}$	$\frac{12,7 \pm 0,7}{4-20}$	$\frac{51,1 \pm 1,8}{25,0-71,4}$	$\frac{74,7 \pm 2,5^{***}}{27,6-96,0}$
2012	603	43 (7,1)	$\frac{28,1 \pm 0,9}{19-36}$	$\frac{7,9 \pm 0,4}{4-13}$	$\frac{28,0 \pm 1,3}{17,2-45,5}$	$\frac{12,0 \pm 0,6}{7-21}$	$\frac{43,4 \pm 2,0}{24,1-66,7}$	$\frac{80,1 \pm 1,6^{***}}{55,6-90,9}$
2013	930	32 (3,4)	$\frac{24,6 \pm 0,8}{16-34}$	$\frac{5,4 \pm 0,3}{3-8}$	$\frac{22,2 \pm 1,2}{11,8-37,5}$	$\frac{9,9 \pm 0,5}{4-15}$	$\frac{40,4 \pm 1,5}{21,1-56,0}$	$\frac{77,2 \pm 2,4^{***}}{41,4-95,8}$
2014	1200	213(17,8)	$\frac{27,1 \pm 0,9}{17-37}$	$\frac{14,4 \pm 0,8}{6-21}$	$\frac{53,0 \pm 2,4}{20,7-75,0}$	$\frac{7,0 \pm 0,5}{2-11}$	$\frac{26,1 \pm 1,6}{8,3-42,7}$	$\frac{70,5 \pm 3,1^{***}}{26,7-92,0}$
2015	1091	177(16,2)	$\frac{26,9 \pm 0,8}{18-33}$	$\frac{6,2 \pm 0,3}{3-11}$	$\frac{23,7 \pm 1,5}{11,5-44,4}$	$\frac{13,6 \pm 0,7}{6-21}$	$\frac{50,6 \pm 1,7}{18,8-68,9}$	$\frac{85,1 \pm 1,3^{***}}{64,0-95,2}$
2016	1155	150(12,9)	$\frac{28,5 \pm 1,3}{16-41}$	$\frac{10,2 \pm 1,1}{3-24}$	$\frac{36,7 \pm 3,3}{7,3-70,4}$	$\frac{8,1 \pm 0,8}{1-20}$	$\frac{27,9 \pm 2,3}{4,5-48,8}$	$\frac{72,4 \pm 3,1^{***}}{30,3-96,8}$
2017	1300	28 (2,2)	$\frac{25,9 \pm 0,9}{18-36}$	$\frac{4,9 \pm 0,4}{2-11}$	$\frac{18,9 \pm 1,4}{9,7-39,3}$	$\frac{10,4 \pm 0,5}{5-15}$	$\frac{40,1 \pm 1,7}{16,7-55,6}$	$\frac{49,2 \pm 2,0^{***}}{23,7-66,7}$

Примечание. В числителе $M \pm m$: M – среднее арифметическое значение, m – стандартная ошибка среднего арифметического значения; в знаменателе минимальное и максимальное значение признака; N – общее число генеративных особей в популяции; n – число генеративных особей, поврежденных фитофагами; ЧЦ – число цветков на побеге; ЧПЦ – число поврежденных фитофагами цветков на побеге; ЧП – число плодов, завязавшихся на побеге; ПО – плодообразование у особей с поврежденными фитофагами цветками; ПО норм – плодообразование у особей, не поврежденных фитофагами; при сравнении выборок по плодообразованию поврежденных и неповрежденных побегов использовали t -критерий Стьюдента ($***p < 0,001$).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андропова Е.В. Аномалии развития зародыша у орхидных // Апомиксис и репродуктивная биология: Матер. науч. конф., посвященной 100-летию со дня рождения С. С. Хохлова. Саратов, 2010. С. 114–117.
- Андропова Е.В. К вопросу о причинах формирования некачественных семян у некоторых орхидных умеренных широт // Охрана и культивирование орхидей. Мат-лы IX Междунар. конф. (26–30 сентября 2011 г.). М., 2011. С. 16–26.
- Андропова Е.В., Ковалева А.А., Евдокимова Е.Е., Назаров В.В. Причины низкой жизнеспособности семян *Orchis purpurea* (Orchidaceae) в Крыму // Ботанический журнал. 2018. Т. 103. № 8. С. 992–1002.
- Блинова И.В. Оценка репродуктивного успеха орхидных за Полярным кругом // Вестн. Твер. гос. ун-та. Сер. Биология и экология. 2009. Вып. 12. № 6. С. 76–83.
- Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В. Орхидные России (биология, экология и охрана). М., 2014. 437 с.

- Горнов А.В. Состояние ценопопуляций *Dactylorhiza longifolia* (Orchidaceae) на Неруссо-Деснянском Полесье (Брянская область) // Ботанический журнал. 2008. Т. 93. № 3. С. 449–460.
- Еришева Э.Б., Недошивина С.В. К фауне листовертков (Lepidoptera, Tortricidae) окрестностей озера Зотово (Ульяновская область) // Природа Симбирского Поволжья. 2016. № 17. С. 100–105.
- Ефимов П.Г. Орхидные северо-запада европейской России (Ленинградская, Псковская, Новгородская области) М., 2012. 220 с.
- Жирнова Т.В. Состояние изученности орхидных в Башкирском заповеднике (Южный Урал) // Охрана и культивирование орхидей: материалы X Междунар. науч.-практ. конф. Минск, 2015. С. 74–78.
- Кавурка В.В. Листовёртки (Lepidoptera, Tortricidae) Графского парка и агробиостанции Нежинского государственного университета имени Николая Гоголя (Черниговская область, Украина) // Український ентомологічний журнал. 2018. № 2. С. 28–41.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М., 2008. 855 с.
- Лебедев А.Н., Наумцев Ю.В. Экспонирование редких видов орхидных Тверской области как способ сохранения растений *ex situ* // Охрана и культивирование орхидей: материалы X Междунар. науч.-практ. конф. Минск, 2015. С. 126–129.
- Мамаев С.А., Князев М.С., Куликов П.В., Филиппов Е.Г. Орхидные Урала: систематика, биология, охрана. Екатеринбург, 2004. 124 с.
- Назаров В.В. О повреждении плодов орхидных гусеницами листовертки *Lobesia crimea* Flkv. (Lepidoptera, Tortricidae) в Крыму // Энтомологическое обозрение. 1987. Т. 76. № 3. С. 519–520.
- Назаров В.В. Репродуктивная биология орхидных Крыма / Дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1995. 294 с.
- Ракова М.В. Биология редких видов растений заповедника «Кедровая Падь». Владивосток, 1992. 175 с.
- Татаренко И.В. Атлас побегово-корневых модулей орхидных России и Японии. М., 2015. 238 с.
- Хомутовский М.И. Антэкология, семенная продуктивность и оценка состояния ценопопуляций некоторых видов орхидных (Orchidaceae Juss.) Валдайской возвышенности / Дис. ... канд. биол. наук. М., 2012. 237 с.
- Хомутовский М.И. Культивирование наземных орхидей и перспективы их использования в озеленении // Цветоводство: история, теория, практика: материалы VII Междунар. науч. конф. Минск, 2016. С. 226–229.
- Хомутовский М.И. Характеристика ценопопуляций *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó' (Orchidaceae Juss.) на территории Валдайской возвышенности // Бюл. Главного Бот. сада. 2013. Вып. 199. № 3. С. 26–34.
- Averyanov L.V., The P.V., Ke L.P., Tien H.N., Xuan C.C., Tien V.N., Quang H.N. Field survey of *Paphiopedilum canhii*: from discovery to extinction // Slipper Orchids. 2014. P. 2–11.
- Chase M.W., Cameron K.M., Freudenstein J.V., Pridgeon A.M., Salazar G., Van den Berg C., Schuiteman A. An updated classification of Orchidaceae // Botanical Journal of the Linnean Society. 2015. Vol. 177. Iss. 2. P. 151–174 (DOI: <https://doi.org/10.1111/boj.12234>).
- Chen X., Cribb P.J., Gale S.W. 26. ORCHIS Linnaeus, Sp. Pl. 2: 939. 1753 // Flora of China. 2009. Vol. 25. P. 90.
- Christenhusz M.J.M., Byng J.W. The number of known plants species in the world and its annual increase // Phytotaxa. 2016. Vol. 261. N 3. P. 201–217 (DOI: 10.11646/phytotaxa.261.3.1).
- Dressler R.L. How Many Orchid Species? // Selbyana. 2005. Vol. 26. N 1/2. P. 155–158.
- Evans A., Janssens S., Jacquemyn H. Impact of Climate Change on the Distribution of Four Closely Related *Orchis* (Orchidaceae) Species // Diversity. 2020. Vol. 12. Iss. 8. 312 (DOI: 10.3390/d12080312).
- Farrell L. Biological Flora of the British Isles. No. 160. *Orchis militaris* L. (*O. galatea* Poir, *O. rivini* Gouan, *O. tephrosanthes* Willd. & Sw.) // J. Ecology. 1985. Vol. 73. N 3. P. 1041–1053.
- Hutchings M.J., Mendoza A., Havers W. Demographic properties of an outlier population of *Orchis militaris* L. (Orchidaceae) in England // Botanical Journal of the Linnean Society. 1998. Vol. 126. Iss. 1-2. P. 95–107.
- Kühn R., Pedersen H.Æ., Cribb P.J. Field Guide to the Orchids of Europe and the Mediterranean. Kew, Kew Publishing, 2019. 430 p.

REFERENCES

- Andronova E.V. Anomalii razvitiya zarodysha u orkhidnykh // Apomiksis i reproduktivnaya biologiya: Mater. nauch. konf., posvyashchennoi 100-letiyu so dnya rozhdeniya S. S. Khokhlova. Saratov, 2010. S. 114–117.
- Andronova E.V. K voprosu o prichinakh formirovaniya nekachestvennykh semyan u nekotorykh orkhidnykh umerennykh shirot // Okhrana i kul'tivirovanie orkhidnykh. Mat-ly IX Mezhdunar. konf. (26–30 sentyabrya 2011 g.). M., 2011. S. 16–26.
- Andronova E.V., Kovaleva A.A., Evdokimova E.E., Nazarov V.V. Prichiny nizkoi zhiznesposobnosti semyan *Orchis purpurea* (Orchidaceae) v Krymu // Botanicheskii zhurnal. 2018. T. 103. № 8. S. 992–1002.
- Blinova I.V. Otsenka reproduktivnogo uspekha orkhid-

- nykh za Polyarnym krugom // Vestn. Tver. gos. un-ta. Ser. Biologiya i ekologiya. 2009. Vyp. 12. № 6. S. 76–83.
- Vakhrameeva M.G., Varlygina T.I., Tatarenko I.V. Orkhidnye Rossii (biologiya, ekologiya i okhrana). M., 2014. 437 s.
- Gornov A.V. Sostoyanie tsenopopulyatsii *Dactylorhiza longifolia* (Orchidaceae) na Nerusso-Desnyanskom Poles'e (Bryanskaya oblast') // Botanicheskii zhurnal. 2008. T. 93. № 3. S. 449–460.
- Erisheva E.B., Nedoshivina S.V. K faune listovertok (Lepidoptera, Tortricidae) okrestnostei ozera Zotovo (Ul'yanovskaya oblast') // Priroda Simbirskogo Povolzh'ya. 2016. № 17. S. 100–105.
- Efimov P.G. Orkhidnye severo-zapada evropeiskoi Rossii (Leningradskaya, Pskovskaya, Novgorodskaya oblasti) M., 2012. 220 s.
- Zhirnova T.V. Sostoyanie izuchennosti orkhidnykh v Bashkirskom zapovednike (Yuzhnyi Ural) // Okhrana i kul'tivirovanie orkhidei: mat-ly X Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. Minsk, 2015. C. 74–78.
- Kavurka V.V. Listovertki (Lepidoptera, Tortricidae) Grafskogo parka i agrobiostantsii Nezhinskogo gosudarstvennogo universiteta imeni Nikolaya Gogolya (Chernigovskaya oblast', Ukraina) // Ukraïns'kii entomologichnii zhurnal. 2018. № 2. S. 28–41.
- Krasnaya kniga Rossiiskoi Federatsii (rasteniya i griby). M., 2008. 855 s.
- Lebedev A.N., Naumtsev Yu.V. Eksponirovanie redkikh vidov orkhidnykh Tverskoi oblasti kak sposob sokhraneniya rastenii *ex situ* // Okhrana i kul'tivirovanie orkhidei: mat-ly X Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. Minsk, 2015. C. 126–129.
- Mamaev S.A., Knyazev M.S., Kulikov P.V., Filippov E.G. Orkhidnye Urala: sistematika, biologiya, okhrana. Ekaterinburg, 2004. 124 s.
- Nazarov V.V. O povrezhdenii plodov orkhidnykh gusenitsami listovertki *Lobesia crimea* Flkv. (Lepidoptera, Tortricidae) v Krymu // Entomologicheskoe obozrenie. 1987. T. 76. № 3. S. 519–520.
- Nazarov V.V. Reprodukivnaya biologiya orkhidnykh Kryma / Dis. ... kand. biol. nauk. SPb., 1995. 294 s.
- Rakova M.V. Biologiya redkikh vidov rastenii zapovednika «Kedrovaya Pad'». Vladivostok: Dal'nauka, 1992. 175 s.
- Tatarenko I.V. Atlas pobegovo-kornevykh modulei orkhidnykh Rossii i Yaponii. M., 2015. 238 s.
- Khomutovskii M.I. Antekologiya, semennaya produktivnost' i otsenka sostoyaniya tsenopopulyatsii nekotorykh vidov orkhidnykh (Orchidaceae Juss.) Valdaiskoi vozvyshennosti / Dis. ... kand. biol. nauk. M., 2012. 237 s.
- Khomutovskii M.I. Kul'tivirovanie nazemnykh orkhidei i perspektivy ikh ispol'zovaniya v ozelenenii // Tsvetovodstvo: istoriya, teoriya, praktika: mat-ly VII mat-ly X Mezhdunar. nauch. konf. Minsk, 2015. Minsk, 2016. S. 226–229.
- Khomutovskii M.I. Kharakteristika tsenopopulyatsii *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó' (Orchidaceae Juss.) na territorii Valdaiskoi vozvyshennosti // Byul. Glavnogo Bot. sada. 2013. Vyp. 199. № 3. S. 26–34.
- Averyanov L.V., The P.V., Ke L.P., Tien H.N., Xuan C.C., Tien V.N., Quang H.N. Field survey of *Paphiopedilum canhii*: from discovery to extinction // Slipper Orchids. 2014. P. 2–11.
- Chase M.W., Cameron K.M., Freudenstein J.V., Pridgeon A.M., Salazar G., Van den Berg C., Schuiteman A. An updated classification of Orchidaceae // Botanical Journal of the Linnean Society. 2015. Vol. 177. Iss. 2. P. 151–174 (DOI: <https://doi.org/10.1111/boj.12234>).
- Chen X., Cribb P.J., Gale S.W. 26. ORCHIS Linnaeus, Sp. Pl. 2: 939. 1753 // Flora of China. 2009. Vol. 25. P. 90.
- Christenhusz M.J.M., Byng J.W. The number of known plants species in the world and its annual increase // Phytotaxa. 2016. Vol. 261. N 3. P. 201–217 (DOI: 10.11646/phytotaxa.261.3.1).
- Dressler R.L. How Many Orchid Species? // Selbyana. 2005. Vol. 26. N 1/2. P. 155–158.
- Evans A., Janssens S., Jacquemyn H. Impact of Climate Change on the Distribution of Four Closely Related Orchis (Orchidaceae) Species // Diversity. 2020. Vol. 12. Iss. 8. 312 (DOI: 10.3390/d12080312).
- Farrell L. Biological Flora of the British Isles. No. 160. *Orchis militaris* L. (*O. galatea* Poir, *O. rivini* Gouan, *O. tephrosanthes* Willd. & Sw.) // Journal of Ecology. 1985. Vol. 73. N 3. P. 1041–1053.
- Hutchings M.J., Mendoza A., Havers W. Demographic properties of an outlier population of *Orchis militaris* L. (Orchidaceae) in England // Botanical Journal of the Linnean Society. 1998. Vol. 126. Iss. 1-2. P. 95–107.
- Kühn R., Pedersen H.Æ., Cribb P.J. Field Guide to the Orchids of Europe and the Mediterranean. Kew, Kew Publishing, 2019. 430 p.

Информация об авторе

Хомутовский Максим Игоревич – вед. науч. сотр. кафедры экологии и географии растений Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук, Maks-BsB@yandex.ru

Information about the author

Khomutovskiy Maxim Igorevich, Candidate of Biological Sciences, Leading Researcher, Dept. of Ecology and Geography of Plants, Biology Faculty of Lomonosov Moscow State University; 1, building 12, Leninskie Gory, Moscow, 119234, Russia, Maks-BsB@yandex.ru

Статья поступила в редакцию 21.10.2021; одобрена после рецензирования 11.08.2022; принята к публикации 18.09.2022.

The article was submitted 21.10.2021; approved after reviewing 11.08.2022; accepted for publication 18.09.2022.