

УДК 582.594-15(470.331)

**HAMMARBYA PALUDOSA (L.) KUNTZE НА ТЕРРИТОРИИ ТВЕРСКОЙ
ОБЛАСТИ: БИОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ, ВОПРОСЫ ОХРАНЫ**

© 2014 г.

М.И. Хомутовский

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва

Maks-BsB@yandex.ru

Поступила в редакцию 15.05.2014

Изучены особенности биологии и экологии *Hammarbya paludosa* (L.) Kuntze на территории Тверской области. За период наблюдений численность ценопопуляций возросла. Местобитания *H. paludosa* в Андреапольском районе Тверской области рекомендованы к охране.

Ключевые слова: *Hammarbya paludosa*, Тверская область, ценопопуляция, онтогенетический спектр, семенная продуктивность.

Введение

Hammarbya paludosa (L.) Kuntze – голарктический вид, имеющий обширный дизъюнктивный ареал, встречается в Европе, Азии, а также в Северной Америке [1]. Несмотря на свое широкое распространение во многих странах, численность популяций вида с каждым годом неуклонно сокращается. Так, в Нидерландах до 1950 г. число квадратов (5×5 км), в которых была отмечена *H. paludosa*, составляло 122, в период с 1950 до 2000 гг. – 40, а после 2000 г. всего около 10 [2]. В России вид распространен в европейской части (от Мурманской и Архангельской до Воронежской и Саратовской областей), на Урале, в Сибири и на Дальнем Востоке [3, 4]. По центру Мурманской области проходит северная граница распространения *H. paludosa* в России [5]. В Челябинской области вид встречается единично и находится на южной границе ареала [6], недавно был обнаружен в лесостепной зоне области [7]. На территории Средней России распространен, по-видимому, во всех областях, но к югу значительно реже [8]. Во Владимирской области из-за отсутствия современных находок предполагалось, что вид исчез [9], однако в 2012 г. *H. paludosa* была обнаружена в Гусь-Хрустальном районе на территории национального парка «Мещера» [10].

В Московской области первые находки были сделаны еще в начале прошлого века – в 1903 г. в Дмитровском районе на оз. Круглое и в 1905 г. на оз. Нерское. Однако в настоящий момент считают, что вид в этих местах, а также на оз. М. Медвежье (Щёлковский район) видимо исчез. Кроме этого, *H. paludosa* была отмечена в

Сергиево-Посадском, Солнечногорском, Рузском, Талдомском и Раменском районах [11]. В последнее время вид был найден в окрестностях пос. Решетниково, на сплаvine с южного края оз. Решетниково (Клинский район) [12]. На территории области распространение вида требует уточнения [3].

В Тверской области вид также является редким и занесен в Красную книгу [13]. В 1920 г. был найден С. Юзепчуком в Вышневолоцком уезде по берегу оз. Пьявочного. Затем в 1967 г. отмечен в бывшем Горицком районе в 2.5 км к западу от д. Пустыри на восточной окраине болота Оршинский Мох [14]. В 2001 г. найден в Вышневолоцком районе в окрестностях д. Дивинец в сфагновом сосняке между холмами [15]. Через 2 года (в 2003 г.) обнаружен в Андреапольском районе в окрестностях д. Немково на сфагновом болоте по берегу оз. Среднее [16] и в Осташковском районе на территории государственного природного заказника «Трое-ручица» на сфагновой сплаvine оз. Долгое и минеротрофном болоте к северу от оз. Дохлец [17]. Позднее в 2009 г. в окрестностях д. Немково (Андреапольский район) была обнаружена еще одна ценопопуляция *H. paludosa* [18]. На территории Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника вид также редко встречается по окраинам верховых болот, в том числе на болотах Старосельский Мох и Мухояровский Мох [19].

Hammarbya paludosa – многолетнее травянистое растение высотой от 5 до 25 см с 2–4 листьями, нитевидным корневищем и ежегодно образующейся псевдобульбой (рис. 1). Листья яйцевидной или узкояйцевидной форме, по их краю часто образуются выводковые поч-

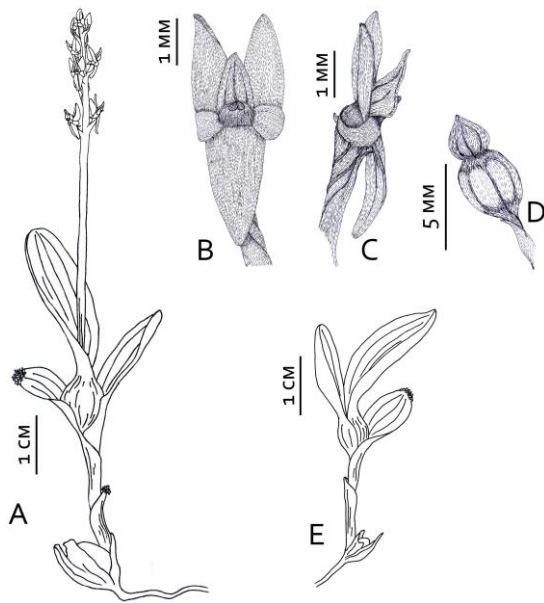


Рис. 1. *Hammarbya paludosa*. А – внешний вид генеративного растения; В – цветок (вид спереди); С – цветок (вид сбоку); D – плод; Е – внешний вид вегетативного растения

ки (пропагулы) [20, 21]. Корни у растения недолгоживущие, малочисленные и практически незаметны (длиной 0.5–0.7 см), так как растут внутри старой части корневища. Соцветие – кисть, которая состоит из 5–50 цветков. Прицветники ланцетовидные, короче или почти равны длине завязи с цветоножкой. Цветки невзрачные, желтовато-зеленые, губа с продольными зелеными полосками. Листочки простого околоцветника свободные. Листочки наружного круга продолговато-яйцевидные, 2.5–3 мм длиной и 1.5 мм шириной; листочки внутреннего круга ланцетовидные и мельче (около 1.5 мм длиной и более узкие). Губа без шпорца 1.5–2 мм длиной, цельная, треугольная, короче соседним листочком околоцветника, обращена вверх из-за скручивания завязи на 360° (рис. 1). Колонка короткая, трехраздельна по длине; средняя часть верхней половины представляет клювик, который находится непосредственно над полостью рыльца и на его поверхности выделяется капля клейкой жидкости. Пыльник хорошо развит еще в бутоне и содержит 4 поллиния. Завязь, состоящая из трех плодолистиков, однокамерная с париетальной плацентацией [3, 4]. Вид является типичным бриофилом [22], произрастает на верховых, переходных сфагновых болотах и сплавинах по краю зарастающих озер, предпочитает более топкие участки болот [4, 14]. *H. paludosa* является светолюбивым растением, выдерживает лишь небольшое затенение. Очень чувствителен к изменению влажности

субстрата, не выносит даже временного пересыхания [3]. В искусственных условиях *H. paludosa* сохраняется не более одного сезона (относится в группе неустойчивых видов) [23].

Так как вид в настоящее время представлен немногочисленными находками, данные по его биологии фрагментарны. Цель наших исследований – изучение особенностей популяционной и репродуктивной биологии на территории Тверской области.

Материал и методы

Ценопопуляции *H. paludosa* были изучены в 2007–2012 гг. на территории Андреапольского и Осташковского районов Тверской области. На заложенных пробных площадках (по 10 кв. м) проводили геоботанические описания согласно общепринятым методикам [24, 25]. В связи с трудностью поиска (особи частично или полностью скрыты в моховой «подушке») и идентификации прегенеративных возрастных состояний у *H. paludosa* [3], было принято делить особи на две группы: вегетативные (виргинильные и временно нецветущие) и генеративные, которые и подсчитывали на пробных площадках. Для изучения продолжительности цветения особей вида в 2007 г. на территории одной из ценопопуляций в Андреапольском районе было заложено еще 3 площадки размером 1×1 м, которые, в свою очередь, были разделены на ячейки размером 10×10 см. Все особи, отмеченные на площадках, были закартированы и пронумерованы. Для последующего различия особей на побег вегетативных растений между старой и новой псевдобульбами одевали кольцо из медной проволоки с зеленой обмоткой, а на побеги генеративных – с красной. С кольцом к растению также прикрепляли пластиковый ярлычок с выдавленным на нем номером. Затем на этих площадках ежегодно проводили подсчет растений и оценивали их состояние. Для исследования морфологических особенностей особей в ценопопуляции проводили измерения параметров у всех растений *H. paludosa*. Измеряли следующие показатели: высоту растения, длину соцветия, число цветков (ЧЦ), число плодов (ЧП), плодозавязывание (ЧП/ЧЦ×100%), число листьев на растении, длину и ширину верхнего (четвертого) листа, диаметр псевдобульбы. Подсчет протокормов в природных условиях не проводили, так как это предполагает нарушение целостности местообитания вида. Рассмотрены особенности сезонного развития генеративных побегов в природных условиях. Исследование проводили согласно методике И.Г. Серебрякова [26].

При характеристике ценопопуляций рассчитывали общую среднюю и максимальную плотность растений на 1 кв. м, а также индекс восстановления (I_b), который показывает степень семенного [27] и вегетативного возобновления в ценопопуляциях. Подсчет семязачатков в завязи цветка и семян в плоде осуществляли согласно методикам В.В. Назарова [28, 29]. Были вычислены такие показатели: реальная семенная продуктивность (РСП) – число полноценных семян в плоде; потенциальная семенная продуктивность (ПСП) – число семязачатков в завязи цветка; коэффициент продуктивности (КП) – РСП / ПСП [30], а также число абортивных семян (в % от общего числа семян в плоде). В качестве меры изменчивости признаков использовали коэффициент вариации (C_v , %). Уровни варьирования признаков приняты по Г.Н. Зайцеву [31]: $C_v > 20$ % – высокий, $C_v = 11$ –20% – средний, $C_v < 10$ % – низкий.

Для изучения семенной продуктивности вида собирали плоды со зрелыми семенами до начала фазы диссеминации (вскрытия плодов), измеряли их длину и ширину. Плоды хранили в бумажных пакетах в течение двух недель при температуре +24°C, после чего закладывали в холодильник на постоянное хранение (+4°C) [32]. Семязачатки, зрелые семена изучали с помощью светового микроскопа MICMED-5, фотоаппарата Fujifilm FinePix J37 (программы *Image J*) и сканирующего электронного микроскопа LEO 1430VP (программа LEO SRV-32). Вычисляли среднюю длину и ширину семенной кожуры и зародыша, отношение длины к ширине, долю семян без зародыша (число семян без зародыша/общее число семян в плоде × 100%). Объем семенной кожуры и зародыша, соотношение этих показателей и объем воздушного пространства в семени вычисляли по следующим формулам:

V_S (объем семени) = $2[(w/2)^2 \times (l/2) \times (1.047)]$, где w – ширина семенной кожуры, l – длина семенной кожуры, $1.047 = \pi/3$;

V_E (объем зародыша) = $4/3 \times \pi \times (l/2) \times (w/2)^2$, где w – ширина зародыша, l – длина зародыша;

A_S (объем воздушного пространства в семени) = $(V_S - V_E) / V_S \times 100\%$ [33, 34]. Изучали от 50 до 200 семян каждого образца. Данные обрабатывали статистическими методами с использованием пакета *Microsoft Excel*.

Результаты и их обсуждение

Первая ценопопуляция произрастает на трех участках верхового болота у оз. Среднее (окр. д. Немково, Андреапольский район) и занимает территорию площадью около 1840

кв. м. В травяно-кустарничковом ярусе с проективным покрытием 29–55% произрастают такие виды, как: *Drosera anglica* Hids., *D. rotundifolia* L., *Baeothryon alpinum* (L.) Egor., *Rhynchospora alba* (L.) Vahl, *Menyanthes trifoliata* L., *Empetrum nigrum* L., *Carex limosa* L., *Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr., *O. palustris* Pers., *Andromeda polifolia* L., *Scutellaria galericulata* L. Отмечен подрост *Pinus sylvestris* L. *H. paludosa* является характерным видом для класса Scheuchzerietalia (мезо-олиготрофное низинное болото) [35]. На территории Швеции и Норвегии *H. paludosa* произрастает на бедных или переходных низинных болотах [36–38]. На болотах Северо-Запада России *Hammarbya* отмечена преимущественно на переходных болотах в районах молодого заболачивания – территориях, освободившихся из-под вод Ладожского озера и Финского залива (Приветнинское) 3 тысячи лет назад, по окраинам крупных болотных систем (Полистово-Ловатской), на болотах с проточными топями (Южное Лесное, Горелецкое, Гонтовое) [21].

Пространственное размещение особей в первой ценопопуляции крайне неравномерно, формируются группы по 3–10 растений. Максимальная плотность особей – 14 особей/кв. м, средняя – 4.8 особей/кв. м (табл. 1).

В возрастном спектре преобладали генеративные особи (рис. 2). В 2007 г. численность популяции насчитывала 131 особь, 44 (33.6% от общей численности) из которых были вегетативными. В ценопопуляциях на Северо-Западе России число вегетативных особей снижалось до 13% [21], а на территории Мурманской области этот показатель увеличивался до 40% [39]. Однако сделать точный подсчет вегетативных особей крайне сложно, так как они практически полностью могут быть скрыты в субстрате. Так, в популяции с о. Ряжков (Мурманская область) невозможно было даже приблизительно подсчитать число вегетативных особей из-за сильной задернованности субстрата [5]. За период наблюдения численность ценопопуляции возросла до 212 особей, или на 61.8%. Наблюдения на протяжении 5 лет за маркированными особями на площадках в 1 кв. м показали, что в виргинильной стадии особи могут находиться от 1 до 3 лет. В генеративном состоянии – от 3 до 5 лет. Также отмечено, что на всех 3-х площадках только 3 особи цвели без перерыва в течение всего периода наблюдений. Остальные цвели без перерыва в течение 2–4 лет с интервалами в 1–2 года. Особей в сенильной стадии отмечено не было. Вероятно растения после последнего цветения отмирают.

Таблица 1

Динамика ценопопуляций *Hammarbya paludosa* в Тверской области в 2007–2012 гг.

Год	ЦП-1					ЦП-2					ЦП-3				
	<i>n</i>	$X_{cp}(X_{max})$	X_n	X_r	I_b	<i>n</i>	$X_{cp}(X_{max})$	X_n	X_r	I_b	<i>n</i>	$X_{cp}(X_{max})$	X_n	X_r	I_b
2007	131	4.8 (14)	1.5	3.3	0.5	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2008	142	4.0 (10)	1.0	3.0	0.5	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2009	155	4.3 (7)	1.3	3.0	0.6	21	2.7 (5)	0.8	1.8	0.5	–	–	–	–	–
2010	120	3.0 (5)	0.5	2.5	0.3	16	1.8 (3)	0.3	1.5	0.3	–	–	–	–	–
2011	182	6.8 (14)	1.7	5.2	0.6	26	2.3 (5)	0.8	1.5	0.5	73	7.2 (11)	2.2	5.0	0.4
2012	212	7.0 (14)	2.5	4.5	0.5	34	3.0 (6)	1.0	2.0	0.5	87	7.0 (13)	2.0	5.0	0.3

Примечание: *n* – численность ЦП; X_{cp} – общая средняя и X_{max} – максимальная плотность растений, особей/1 кв. м; X_n – плотность прегенеративной фракции, особей/1 кв. м; X_r – плотность генеративной фракции, особей/1 кв. м; I_b – индекс восстановления; – – данные отсутствуют; ЦП-1 – ценопопуляция на верховом болоте у оз. Среднее (окр. д. Немково, Андреапольский район); ЦП-2 – ценопопуляция на верховом болоте с сосной (окр. д. Немково, слева от дороги на пос. Бологово, Андреапольский район); ЦП-3 – ценопопуляция на минеротрофном болоте к северу от оз. Дохлец (Осташковский район).

Однако более точные данные о продолжительности отдельных этапов и онтогенеза вида в целом можно будет получить лишь после дополнительных исследований.

Вторая ценопопуляция произрастает на верховом болоте с сосной (окр. д. Немково, слева от дороги на пос. Бологово, Андреапольский район) и занимает площадь около 12 кв. м. В травяно-кустарничковом ярусе с проективным покрытием 55–67% произрастают такие виды, как *Drosera rotundifolia*, *Menyanthes trifoliata*, *Carex limosa*, *Oxycoccus palustris*, *Andromeda polifolia*, *Corallorhiza trifida* Châtel., *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Scheuchzeria palustris* L. В древесном ярусе преобладает *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., также отмечен подрост *Picea abies* (L.) Karst. и *Pinus sylvestris*. Общая численность в 2009 г. составила 21 особь. Как и в первой, в данной ценопопуляции преобладают особи генеративного состояния (рис. 3). За 4 года наблюдений численность ценопопуляции увеличилась на 61.9%.

Третья ценопопуляция произрастает на территории государственного природного заказника «Троеручица» на минеротрофном болоте к северу от оз. Долец (Осташковский район). Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса – 30–60%. В покрове встречались *Menyanthes trifoliata*, *Andromeda polifolia*, *Eriophorum vaginatum* L., *Drosera rotundifolia*, *Comarum palustre* L., *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, *Scheuchzeria palustris*, *Oxycoccus palustris*, *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó, также отмечены единичные особи *Neottia ovata* (L.) Bluff & Fingerh., *Platanthera bifolia*, *Epipactis palustris* (L.) Crantz. В 2003 г. на территории заказника был обнаружен редкий вид, который не отмечали в Тверской области последние 50 лет – *Saxifraga hirculus* L. [17]. При первичном

обследовании ценопопуляции (в 2011 г.) ее численность составила 73 особи, из которых 52 находились в генеративном состоянии. Максимальная плотность особей – 11 особей/кв. м, средняя – 7.2 особей/кв. м (табл. 1). В 2012 г. численность возросла до 87 особей (на 19.2%).

Общая численность особей первой популяции из Мурманской области на постоянных площадках изменялась скачкообразно от 80–100 побегов до 18. Численность второй популяции за период наблюдений (2001–2006 гг.) также уменьшалась, но не так значительно [40]. В ценопопуляции из Карелии, насчитывающей порядка сотни особей в 2000 г., при повторном наблюдении (через 4 года) отмечено также резкое снижение численности – до нескольких особей [41]. Во всех трех ценопопуляциях, изученных на территории Тверской области, численность особей, наоборот, увеличивалась (рис. 2–4). Исключение составляет 2010 г., в который численность снизилась в первой ценопопуляции по сравнению с предыдущим годом на 22.6%, а во второй – на 23.8%. Это связано с продолжительной засухой летом 2010 г., во время которой уровень воды в болоте снизился. *H. paludosa* не переносит даже временное пересыхание субстрата [3], и, вероятно, часть особей погибла. Индекс восстановления (I_b) во всех трех ценопопуляциях оказался невысоким и варьировал от 0.3 до 0.6 (табл. 1), однако в реальности он может быть выше, так как мы не учитывали ювенильные и иматурные особи в связи с трудностью их обнаружения без разрушения мохового покрова.

Исследование морфометрических параметров особей *H. paludosa* показало, что размеры растений в среднем совпадают во всех трех ценопопуляциях (табл. 2).

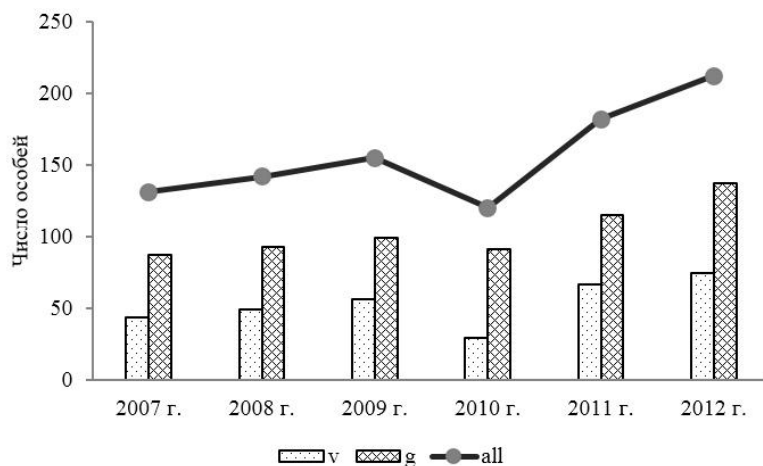


Рис. 2. Динамика возрастного спектра ЦП *H. paludosa* на верховом болоте у оз. Среднее (Андреапольский р-н, Тверская обл.) в 2007–2012 гг. Условные обозначения: v – вегетативные особи, g – генеративные особи, all – общее количество

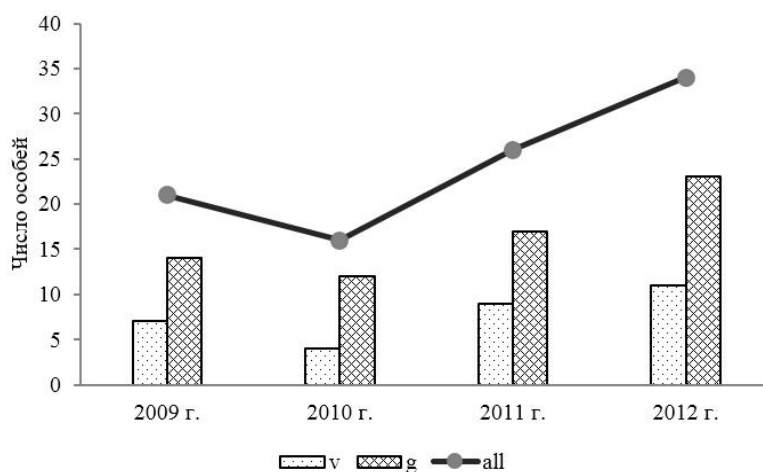


Рис. 3. Динамика возрастного спектра ЦП *H. paludosa* на верховом болоте с сосной в окрестностях д. Немково, слева от дороги на пос. Бологово (Андреапольский р-н, Тверская обл.) в 2009–2012 гг.

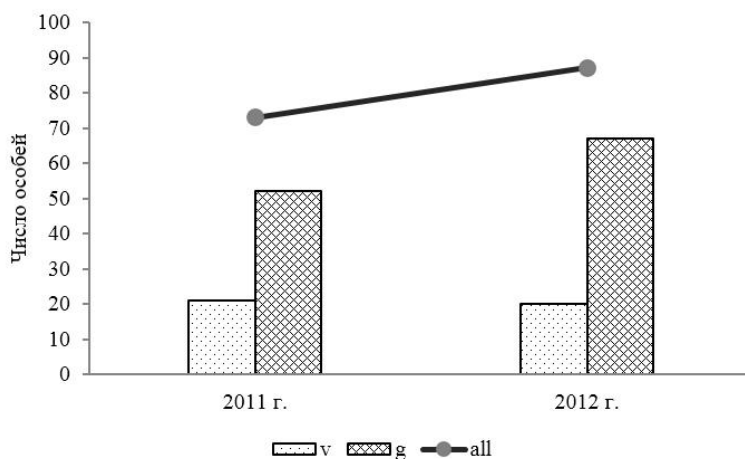


Рис. 4. Динамика возрастного спектра ЦП *H. paludosa* на минеротрофном болоте к северу от оз. Дохлец (Осташковский район, Тверская обл.) в 2011–2012 гг.

Минимальная высота растений отмечена во второй ценопопуляции – 8.9 см, а максимальная в третьей – 21.0 см. В Мурманской области в двух наиболее северных популяциях (на осоко-

во-сфагновых болотах в окр. г. Апатиты и на правом берегу р. Умба у железнодорожного моста) высота генеративных растений варьировала от 4.0 до 6.5 см [39], тогда как в популяции

Таблица 2

Морфометрическая характеристика побегов *Hammarbya paludosa* (Тверская область)

Признак	ЦП-1		ЦП-2		ЦП-3	
	v	g	v	g	v	g
	$M \pm m$	$M \pm m$	$M \pm m$	$M \pm m$	$M \pm m$	$M \pm m$
Длина листа ¹ , см	1.99±0.08 (1.4–3.4)	2.23±0.07 (1.4–3.1)	1.99±0.12 (1.5–2.7)	2.41±0.16 (1.2–3.4)	2.05±0.11 (1.4–3.0)	2.15±0.12 (1.3–3.6)
Ширина листа ¹ , см	0.60±0.02 (0.4–0.9)	0.69±0.02 (0.6–0.9)	0.59±0.04 (0.45–0.8)	0.74±0.03 (0.5–1.0)	0.59±0.02 (0.4–0.9)	0.69±0.02 (0.5–1.0)
Диаметр псевдобульбы, см	0.45±0.01 (0.4–0.6)	0.49±0.01 (0.4–0.65)	0.51±0.01 (0.45–0.6)	0.54±0.02 (0.4–0.65)	0.46±0.01 (0.4–0.6)	0.54±0.01 (0.45–0.65)
Высота растения, см	–	15.28±0.39 (9.4–19.8)	–	15.86±0.78 (8.9–20.7)	–	15.40±0.60 (9.9–21.0)
Длина соцветия, см	–	6.82±0.32 (3.2–11.6)	–	7.94±0.48 (4.4–11.1)	–	7.47±0.52 (3.7–12.5)
Число цветков	–	17.83±0.85 (8–28)	–	20.65±1.58 (10–31)	–	20.73±1.52 (9–36)

Примечание: ¹ – верхний лист (4-й лист снизу); v – вегетативный побег; g – генеративный побег; M – среднее арифметическое значение, m – стандартная ошибка среднего арифметического значения; в скобках указаны минимальное и максимальное значения признака.

на о. Ряжков (юг области) этот признак варьировал в более широких пределах – от 4.5 до 15.0 см – и составил в среднем 9.0 ± 2.9 см [5]. Сходные данные были получены в Приморском крае (высота побегов – 9.4 ± 0.8 см) [42]. В Ленинградской области высота генеративных растений варьировала в зависимости от года и места сбора данных. Наибольшая средняя высота растений отмечена в популяции «Южный Лесной-1» – 17.00 ± 1.67 см (1999 г.) и 17.56 ± 0.65 см (2000 г.), а наименьшая – в популяции «Горелец» – 11.79 ± 0.60 см (1999 г.) и 11.69 ± 0.63 см (2000 г.) [21]. Во Франции в популяциях высота генеративных растений достигала 15 см и составила в среднем от 6 до 7 см [43]. Число цветков на побеге в изученных нами ценопопуляциях также варьировало в широких пределах (от 8 до 36) и оказалось в среднем в два раза выше, чем в популяции с о. Ряжков (Мурманская область), где этот признак составил 11.5 ± 6.4 шт (от 2 до 25) [5], но в целом совпадало с данными из Приморского края (19.0 ± 2.4 см) [42]. Длина 4-го снизу листа у генеративной особи в Ленинградской области варьировала в пределах 1.60–5.20 см (в среднем 2.89 ± 0.46 см), а ширина – от 0.50 до 1.60 см (0.86 ± 0.13 см) [3], что немного больше, чем у растений из Тверской области (табл. 2). Диаметр псевдобульб у вегетативных и генеративных растений из Тверской области варьировал от 0.4 до 0.65 см (табл. 2), тогда как у растений из Приморского края он оказался немного меньше (0.3 см у вегетативных и 0.4 ± 0.1 см у генеративных) [42].

Таким образом, в среднем особи в ценопопуляциях из Тверской области оказались круп-

нее, чем в Мурманской области, Приморском крае и на Армориканской возвышенности (Франция), но мельче, чем в популяции «Южный Лесной-1» из Ленинградской области.

Многолетние фенологические наблюдения позволили нам отнести *H. paludosa* к группе видов с раннелетне-раннеосенней вегетацией и позднеосенним и зимне-весенним покоем [18]. Почка возобновления трогается в рост в мае, в первой декаде июня над поверхностью субстрата появляется побег, а к концу июня формируется цветонос. Одной из основных особенностей цветков большинства видов орхидей является ресупинация (перекручивание) завязи или цветоножки. У *H. paludosa*, в отличие от видов с сидячими цветками (например *Platanthera bifolia*), цветки имеют цветоножку, и ресупинация происходит за счет нее. Перекручивание цветоножки происходит дважды (не на 180° , а на 360°) на стадии бутонизации, поэтому цветок занимает первоначальное положение (губа расположена вверх). Обратной ресупинации на стадиях плодоношения и диссеминации, по нашим наблюдениям, не происходит. Цветение *H. paludosa* в пределах соцветия происходит акропетально и растянуто (от 30 до 45 суток). По характеру цветения *H. paludosa* относится к группе с позднелетним цветением. Виды этой группы зацветают в первой декаде июля, массовое цветение наблюдается в конце июля, а завершается во второй – начале третьей декады августа. К концу цветения у цветка отмечено подсыхание губы, тогда как остальные его части остаются мясистыми и зелеными [3]. По мере увеличения размеров завязи после опыле-

ния цветка и формирования плода нижний лепесток (сепалий) изменяет свое положение, поднимаясь вверх на 130° – 170° . В соответствии с периодами образования плодов, продолжительностью их созревания *H. paludosa* относится к группе видов с позднелетне-раннеосенним плодоношением. Плоды образуются в конце июля – первой декаде августа и созревают в конце августа – начале сентября. Таким образом, плодоношение длится в течение 30–48 дней. В период диссеминации (в течение сентября) на побегах отмирают листья, а после отмирания цветоноса (в конце второй декады сентября – начале октября) растение переходит в состояние покоя. Продолжительность периода активной вегетации растений составляет 115–137 дней. Таким образом, сроки прохождения фенофаз в изученных ценопопуляциях на территории Тверской области различаются незначительно и в целом совпадают с данными, полученными в Московской и Ленинградской областях [3], но отличаются от данных из Мурманской области. Так, многолетние (2001–2008 гг.) наблюдения показали, что несмотря на продолжительное (56 дней) цветение, которое длится вплоть до заморозков, плоды не завязывались (это связали с тем, что в наблюдаемых точках, по-видимому, отсутствуют специфические опылители). В результате проведенного анализа данных *H. paludosa* была отнесена к одному из 8 видов орхидей, у которых на территории Мурманской области сезонное развитие часто является незавершенным [44].

Вид размножается как семенным, так и вегетативным путем. Число цветков в соцветии на побегах варьирует в широких пределах – от 6 до 36 (табл. 3).

H. paludosa является энтомофильным видом, привлекающим насекомых нектаром [45]. Исследования в Миннесоте (США) показали, что эта орхидея опыляется грибными комариками *Phronia digitata* Hackman (*Diptera*, *Mycetophilidae*). В качестве посетителей были также отмечены *Aedes sp.* (*Culicidae*), *Allophylia laevis* Loew (*Helomyzidae*), *Megaphthalma sp.* (*Scathophagidae*), *Mycetophila sp.* (*Mycetophilidae*), *Copromyza atra* Meigen (*Sphaeroceridae*), *Schoenomyza sp.* (*Muscidae*), однако являются ли они переносчиками пыльцы установлено не было [46]. Наблюдения за *H. paludosa* во Франции также выявили, что опыление производят крошечные двукрылые (*Nematocera*) из семейств *Mycetophilidae* (*Neuratelia sp.*) и *Sciaridae*. Они активны в пасмурную или дождливую погоду, избегают наиболее жаркие солнечные часы дня и прекращают любую деятельность при силь-

ном ветре и дожде. Поллинии при посещении цветка насекомым прикрепляются к нижней части его головы. Когда насекомое с «грузом» посещает другой цветок, поллинии вступают в контакт с липкой поверхностью стигмы и приклеиваются к ней, обеспечивая тем самым оплодотворение [43]. Отмечено, что плодоношение у *H. paludosa* происходит более или менее регулярно во всех частях ареала, однако процент образования плодов обычно невысок [3]. В Приморском крае процент плодозавязывания составил 7.6% [42], в Ленинградской области он варьирует от 0 до 24.17% [21], в Московской области составил в среднем $43 \pm 7.4\%$ (до 85%) [3], в Миннесоте (США) – 20.5% [46]. На Армориканской возвышенности (Франция) в популяциях процент цветков на побегах, из которых формировались плоды, в период наблюдений оказался также низким – 2–3% (редко до 10%) [43]. В Мурманской области в двух самых северных ценопопуляциях в период наблюдений плодозавязывания не было выявлено [39, 47], тогда как в ценопопуляции, расположенной на юге области (восточная часть губы Южной, о. Ряжков), в 2010 г. доля цветков, завязавших плоды, составила 9.6% [5]. Процент плодобразования, в зависимости от погодных условий и месторасположения ценопопуляции на территории Тверской области, в разные годы колебался в широких пределах – от 7.69 до 90.00%, однако, средние значения редко превышали 50% (табл. 4).

Плод – коробочка округлой или тупоэллиптической формы, при созревании вскрывается шестью щелями. Длина плодов у изученных особей находилась в диапазоне от 3.1 до 4.5 мм и составила в среднем 3.94 ± 0.06 мм, а ширина варьировала от 2.4 до 3.0 мм (2.90 ± 0.03 мм в среднем). Поврежденных плодов на особях *H. paludosa* в Тверской области за период наблюдений отмечено не было. В зависимости от местоположения плода в соплодии процент абортивных семян в них варьировал от 1.9 до 5.2% и составил в среднем 2.3% [18].

Семена вида мелкие, пылевидные, отмечена полиэмбриония [21], однако на протяжении 6-летних исследований семян с 2 зародышами в изученных нами плодах обнаружено не было. Потенциальная семенная продуктивность цветка у *H. paludosa* в ценопопуляциях из Тверской области варьировала от 1257 до 1723 шт. и составила в среднем за период исследований 1604.46 ± 16.24 шт., а особи – 28872 шт. (табл. 3, 5), тогда как в Ленинградской области ПСП оказалась выше и составила 1756.1 ± 80.5 семязачатков в одном цветке, а ПСП особи варьи-

Таблица 3

Семенная продуктивность *Hammarbya paludosa* в Тверской области в 2007–2012 гг.

ПОТЕНЦИАЛЬНАЯ СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ						
Год	Число цветков на особь, шт. ($M \pm m$)			Число семязачатков в цветке (ПСЦ цветка), шт. ($M \pm m$)		
	ЦП-1	ЦП-2	ЦП-3	ЦП-1	ЦП-2	ЦП-3
2007	17.14 ± 0.59 8–30	–	–	1616.93 ± 12.58 1483–1702	–	–
2008	16.56 ± 0.64 7–36	–	–	1648.03 ± 11.25 1473–1711	–	–
2009	18.55 ± 0.57 7–32	19.21 ± 1.65 8–28	–	1652.07 ± 8.20 1534–1712	1583.25 ± 21.08 1257–1703	–
2010	17.70 ± 0.64 8–29	18.17 ± 1.70 8–26	–	1609.83 ± 14.03 1392–1699	1567.00 ± 14.02 1382–1684	–
2011	17.68 ± 0.57 6–32	20.65 ± 1.58 10–31	18.52 ± 1.04 9–36	1626.30 ± 12.15 1434–1714	1611.35 ± 10.12 1492–1682	1593.70 ± 12.39 1373–1699
2012	15.66 ± 0.44 8–27	16.30 ± 1.26 7–29	17.90 ± 0.73 8–32	1662.90 ± 6.05 1586–1723	1619.90 ± 13.73 1522–1699	1570.30 ± 11.68 1456–1671
\bar{X}	17.21 ± 0.41 6–36	18.58 ± 0.91 7–31	18.21 ± 0.31 8–36	1636.01 ± 8.70 1392–1723	1595.38 ± 12.28 1257–1703	1582.00 ± 11.70 1373–1699
Тв. обл.	18.00 ± 0.41 6–36			1604.46 ± 16.24 1257–1723		
РЕАЛЬНАЯ СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ						
Год	Число зрелых неповрежденных плодов на особь, шт. ($M \pm m$)			Число семян в плоде (РСЦ плода), шт. ($M \pm m$)		
	ЦП-1	ЦП-2	ЦП-3	ЦП-1	ЦП-2	ЦП-3
2007	8.67 ± 0.34 2–17	–	–	1323.13 ± 30.24 909–1554	–	–
2008	7.78 ± 0.35 1–21	–	–	1476.63 ± 17.58 1257–1566	–	–
2009	9.11 ± 0.36 2–18	8.71 ± 0.84 4–15	–	1504.17 ± 19.03 1059–1626	1362.45 ± 36.21 1077–1565	–
2010	5.71 ± 0.29 2–13	4.83 ± 0.41 2–7	–	1396.73 ± 20.35 1150–1565	1374.30 ± 21.09 1186–1483	–
2011	8.86 ± 0.34 1–19	9.41 ± 1.10 2–20	7.92 ± 0.56 2–16	1463.63 ± 16.02 1221–1604	1421.60 ± 25.53 1114–1581	1346.63 ± 23.54 946–1512
2012	7.45 ± 0.27 2–15	9.09 ± 0.75 4–15	7.81 ± 0.42 2–17	1512.30 ± 10.18 1304–1610	1440.70 ± 16.11 1232–1523	1380.10 ± 19.47 1167–1548
\bar{X}	7.93 ± 0.51 1–21	8.01 ± 1.07 2–20	7.86 ± 0.06 2–17	1446.10 ± 29.75 909–1626	1399.76 ± 18.69 1077–1581	1363.37 ± 16.73 946–1548
Тв. обл.	7.94 ± 0.04 1–21			1403.08 ± 23.94 909–1626		

Примечание: в числителе $M \pm m$, в знаменателе – минимальное и максимальное значения признака; \bar{X} – среднее значение признака в ценопопуляции за период исследований.

Таблица 4

Плодообразование у *Hammarbya paludosa* в Тверской области в 2007–2012 гг.

№ ЦП	Плодообразование, % ($M \pm m$)					
	2007 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2011 г.	2012 г.
ЦП-1	50.47 ± 1.11 21.43–68.75	47.32 ± 1.28 11.11–71.43	49.20 ± 1.22 18.52–72.73	32.35 ± 1.03 9.09–45.46	50.26 ± 1.11 9.52–69.23	47.00 ± 0.96 18.18–69.23
ЦП-2	–	–	46.65 ± 3.67 22.73–81.82	29.96 ± 3.64 7.69–50.00	45.91 ± 4.71 15.38–90.00	56.06 ± 2.27 35.71–76.47
ЦП-3	–	–	–	–	42.54 ± 1.76 18.18–69.57	43.05 ± 1.46 16.67–64.71
Тв. обл.	50.47 ± 1.11 21.43–68.75	47.32 ± 1.28 11.11–71.43	47.93 ± 1.28 18.52–81.82	31.16 ± 1.20 7.69–50.00	46.24 ± 2.23 9.52–90.00	48.70 ± 3.85 16.67–76.47

Примечание: в числителе $M \pm m$: M – среднее арифметическое значение, m – стандартная ошибка среднего арифметического значения; в знаменателе минимальное и максимальное значения признака; Тв. обл. – среднее значение для Тверской области.

Таблица 5

Коэффициент продуктивности цветка и генеративной особи *Hammarbya paludosa*

№ ЦП	Год	Цветок			Генеративная особь		
		ПСП	РСП	КП	ПСП	РСП	КП
ЦП-1	2007	1617	1323	0.817	27715	11470	0.414
	2008	1648	1477	0.896	27291	11491	0.421
	2009	1652	1504	0.911	30645	13701	0.447
	2010	1610	1397	0.867	28497	7977	0.280
	2011	1626	1464	0.900	28748	12971	0.451
	2012	1663	1512	0.909	26043	11264	0.433
	\bar{x}	1636	1446	0.883	28156	11467	0.407
ЦП-2	2009	1583	1362	0.860	30409	11863	0.390
	2010	1567	1374	0.877	28472	6636	0.233
	2011	1611	1422	0.881	33267	13381	0.402
	2012	1620	1441	0.890	26406	13099	0.497
	\bar{x}	1595	1400	0.877	29635	11214	0.378
ЦП-3	2011	1594	1347	0.844	29521	10668	0.361
	2012	1570	1380	0.878	28103	10778	0.384
	\bar{x}	1400	1363	0.861	25494	10713	0.420
Тв. обл.		1604	1403	0.873	28872	11140	0.386

рвала в широких пределах (от 39274.46 до 49718.97) [3]. Реальная семенная продуктивность плода в среднем составила 1403.08±23.94 шт., а особи – 11140 шт. (табл. 3, 5). В Ленинградской области этот показатель в разных ценопопуляциях был практически одинаковым и составил 1388.6±353.37 шт. и 1510.6±234.75 шт. [3], что в целом совпадает с нашими данными, однако отличается от данных, полученных в других частях ареала вида. Так, в Миннесоте (США) среднее число семян в коробочке оказалось 873 [46], а в Приморском крае – всего 370 [42].

Коэффициент продуктивности (КП) цветка в ценопопуляциях, изученных на территории Ленинградской области, оказался высоким (88 и 78%), тогда как КП особи снизился до 16 и 8.9% соответственно, что связано с низким плодотворением [3]. В Тверской области данные по первому показателю варьировали от 0.818 до 0.911 (81.8–91.1%) (табл. 5) и в целом совпадали с данными, полученными в Ленинградской области. Второй показатель (КП особи) в среднем составил 0.386 (38.6%). Многолетние исследования показали, что последний показатель у *H. paludosa* является одним из самых низких среди изученных видов орхидей на территории Валдайской возвышенности (северо-запад Тверской области) [18], несмотря на то, что он оказался выше, чем в Ленинградской области в 2–4 раза. Низкие значения КП особи, вероятно, связаны с невысокой численностью опылителей, а также с неблагоприятными погодными условиями. Так, в 2010 г. во время цветения *H. paludosa* была засуха, которая привела не только к понижению уровня грунтовых вод и в во-

доемах, но и создала неблагоприятные условия для деятельности насекомых-опылителей (они активны лишь в пасмурную погоду). В результате процент опыленных цветков, из которых образовались плоды, снизился до 31.16% (табл. 4).

Изученные семена *H. paludosa* имели светло-коричневую окраску, шаровидную, слегка продолговатую или неправильную форму. Межклеточные пространства отсутствовали. У зрелых семян клетки семенной кожуры (тесты) лишены протопласта и лигнифицированы, практически одинакового размера, большей части 3–7-угольные. Межклеточный бордюр плоский. Размеры семенной кожуры составили в среднем 267.56±3.68 мкм в длину и 174.95±2.53 мкм в ширину (табл. 6). Семена *H. paludosa* в Тверской области оказались немного крупнее, чем в Ленинградской, где размеры семян варьировали в меньшем диапазоне (длина от 231.8 до 236.4 мкм, а ширина от 172.7 до 204.6 мкм) [3]. Недифференцированный зародыш имел округлую или овальную форму, и его длина составила в среднем 79.19±1.40 мкм, а ширина – 59.34±1.05 мкм (табл. 6). Заполненная воздухом полость, которая образуется в семени после разрушения внутреннего интегумента, нуцеллуса и эндосперма, обеспечивает возможность семенам распространяться ветром. Объем воздушного пространства в семенах оказался высоким (92.89%), как и показатель отношения объема семени к объему зародыша (15.6±0.72%) (табл. 6), что обеспечивает достаточно высокую летучесть семян. Из изученных признаков семени наиболее изменчивыми оказались объем семени (25.18%), объем зародыша (30.90%) и их отно-

Таблица 6

Морфометрическая характеристика семян *Hammarbya paludosa* в Тверской области

Показатель	min-max	$M \pm m$	C_v , %
Длина семени (L_S), мкм	213.58–320.87	267.56±3.68	9.71
Ширина семени (W_S), мкм	141.72–226.03	174.95±2.53	10.21
L_S / W_S	1.14–1.94	1.54	12.24
Длина зародыша (L_E), мкм	54.08–108.15	79.19±1.40	12.53
Ширина зародыша (W_E), мкм	41.94–76.86	59.34±1.05	12.49
L_E / W_E	1.02–2.39	1.35	15.54
Объем семени (V_S), мкм ³ × 10 ³	1281–4230	2176±77	25.18
Объем зародыша (V_E), мкм ³ × 10 ³	59–251	149±6	30.90
V_S / V_E	5.10–28.14	15.6±0.72	32.68
Объем воздушного пространства в семени (A_S), %	87.59–96.45	92.89	2.53

Примечание: min-max – минимальное и максимальное значение; C_v – коэффициент вариации.

Таблица 7

Потенциал вегетативного размножения *Hammarbya paludosa* в Тверской области (2011 г.)

Тип побега	№ ЦП	Число пропагул	
		на 1 листе, шт. ($M \pm m$)	на 1 побеге, шт. ($M \pm m$)
Вегетативный	ЦП-1	19.98±0.72	79.90±1.63
	ЦП-2	19.64±0.81	78.56±1.54
	ЦП-3	19.63±0.54	78.50±1.17
	Тв. обл.	19.75±0.11	78.99±0.46
Генеративный	ЦП-1	24.80±0.60	99.20±1.73
	ЦП-2	26.00±0.70	98.70±2.08
	ЦП-3	24.23±0.72	96.90±2.32
	Тв. обл.	25.01±0.52	98.27±0.70

шение друг к другу (32.68%), а наименее – объемом воздушного пространства в семени (2.53%) (табл. 6).

Вегетативное размножение *H. paludosa* происходит за счет вегетативных диаспор (пропагул), образующихся на листьях, псевдобульбе, реже на прицветниках [20, 21]. Среди орхидных фоллиарная вивипария была отмечена только у Гаммарбии. Пропагулы у вида могут возникать на всех 4-х листьях, но чаще всего на первом, втором и третьем. По краю апикальной части одного листа, в зависимости от его возраста, может закладываться до 35 пропагул. Формируются они экзогенно за счет пролиферации верхнего эпидермиса листа. В конце периода вегетации (в ноябре) у пропагулы образования адвентивного корня не наблюдали. Возможно его заложение и развитие происходят после отделения пропагулы от листа (зимой или ранней весной) [48].

Исследования в ценопопуляциях *H. paludosa*, произрастающих на территории Тверской области, показали, что на 1 листе в среднем формируется 19.75±0.11 пропагул, или 78.99±0.46 на 1 вегетативном побеге. Для генеративных особей эти показатели оказались немногим выше (табл. 7). Так, от 11 до 40 пропагул может насчитываться на 1 листе и от 79 до 140 на 1 генеративной особи. Данные показывают,

что сравнительно невысокий процент завязывания плодов (табл. 4) компенсируется образованием достаточно большого количества вегетативных диаспор. Это обеспечивает стабильное состояние и устойчивость ценопопуляций. Способность растений к живорождению является адаптацией, обуславливающей пластичность и толерантность систем репродукции, которая гарантирует надежность существования вида в фитоценозе, а популяции таких растений гетерогенны по генотипу и возрастному составу благодаря сочетанию различных способов размножения и времени появления потомства [48].

В связи с сокращающейся численностью популяций как в европейской, так и в других частях ареала, *H. paludosa* включили в Приложение II к Конвенции СИТЕС [49]. На территории России вид внесен во многие региональные Красные книги, в том числе в Красную книгу Тверской области [13] со статусом 3 (редкий вид). В регионе *H. paludosa* охраняется на территории Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника [19, 50] и государственного природного заказника «Трое-ручица» [17]. Другие обнаруженные местообитания вида также необходимо взять под охрану. Так, например, на верховом болоте у оз. Среднее (окр. д. Немково, Андреапольский район), где произрастает достаточно крупная ценопо-

пуляция *H. paludosa*, отмечены такие редкие виды, как: *Drosera anglica*, *Baeothryon alpinum*, *Rhynchospora alba*, *Empetrum nigrum*, *Oxycoccus microcarpus*, *Lycopodiella inundata* (L.) Holub, *Rubus chamaemorus* L., *Dactylorhiza traunsteineri* (Saut. ex Rchb.) Soó.

Заключение

Таким образом, изучение ценопопуляций *H. paludosa* в период с 2007 по 2012 гг. показало, что их численность возросла на 19.2–61.9%. В ценопопуляциях преобладают генеративные особи, которые длительно цветут редко, основная же их часть цветет без перерыва от 2 до 4 лет с интервалом в 1–2 года. Средние значения плодообразования на территории Тверской области редко превышали 50%. Несмотря на то, что коэффициент продуктивности особи у *H. paludosa* оказался выше, чем в Ленинградской области, он является одним из самых низких среди изученных видов орхидей на северо-западе Тверской области. Стабильное состояние и устойчивость ценопопуляций обеспечивает сочетание вегетативного и семенного размножения. Продолжительность периода активной вегетации особей составляет 115–137 дней. Вид в Тверской области охраняется на территории заповедника и одного из заказников. В связи с высокой чувствительностью к изменению условий произрастания его местообитания в Андреапольском районе также необходимо включить в состав Особо охраняемой природной территории.

Список литературы

1. Vakhrameeva M.G., Tatarenko I.V., Varlygina T.I., Torosyan G.K., Zagulskii M.N. Orchids of Russia and adjacent countries (within the borders of the former USSR). Ruggell (Liechtenstein) A.R.G. Gantner Verlag, 2008. 690 p.
2. Raad J.A. de, Veer R. van 't, Schie M. van. Veenmosorchis: floristisch kleinood in de verdrukking // *De Levende Natuur*. 2011. № 4. P. 146–150.
3. Брагина Е.А., Вахрамеева М.Г. Гаммарбия болотная // В сб.: Биологическая флора Московской области. Вып. 16 / Под ред. В.Н. Павлова. Тула: Гриф и К, 2008. С. 26–42.
4. Ефимов П.Г. Орхидные северо-запада Европейской России (Ленинградская, Псковская, Новгородская области). М.: Товарищество научных изданий КМК. 2-е изд., испр. и доп. 2012. 220 с.
5. Блинова И.В. *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze, Гаммарбия болотная (Orchidaceae), о. Рязков, Северный архипелаг, 2010 г. // В кн.: Летопись природы Кандалакшского заповедника / Под ред. Корякина А.С. Кандалакша: Кандалакшский заповедник, 2011. Кн. 56. Т. 2. С. 51–55.
6. Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург–Миасс: Геотур, 2005. 537 с.
7. Ивченко Т.Г., Куликов П.В. Находки редких видов сосудистых растений на болотах Южного Урала (Челябинская область) // *Ботан. журн.* 2013. Т. 98. № 3. С. 371–382.
8. Аверьянов Л.В. Орхидные (Orchidaceae) Средней России // *Turczaninowia*. 2000. Т. 3 (1). С. 30–53.
9. Серегин А.П. Флора Владимирской области: Конспект и атлас / Под ред. А.П. Серегина, при участии Е.А. Боровичева, К.П. Глазуновой, Ю.С. Кошкинковой, А.Н. Сенникова. Тула: Гриф и К, 2012. 620 с.
10. Серегин А.П. Важнейшие новые флористические находки Владимирской области // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 2013. Т. 118. Вып. 3. С. 65–66.
11. Варлыгина Т.И. Хаммарбия болотная – *Hammarbya paludosa* (L.) Kuntze // Красная книга Московской области. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 2-е изд., доп. и перераб. С. 562.
12. Сорокин В.С., Серегин А.П. Новые и редкие виды флоры Московского региона (Москва и Московская область) // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 2011. Т. 116. Вып. 6. С. 71–72.
13. Красная книга Тверской области / Под ред. А.С. Сорокина. Тверь: Вече Твери, АНТЭК, 2002. 256 с.
14. Пушай Е.С. Дементьева С.М. Биология, экология и распространение видов сем. Orchidaceae Juss. в Тверской области: Монография. Тверь: Тверской гос. ун-т, 2008. 206 с.
15. Нотов А.А., Шубинская Н.В., Плетнев Д.М., Спирина У.Н. Новые флористические находки в Тверской области // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 2002. Т. 107. Вып. 2. С. 45–47.
16. Нотов А.А. Материалы к флоре Тверской области. Ч. 1. Высшие растения. 4-я версия, перераб. и доп. Тверь: ГЕРС, 2005. 214 с.
17. Сорокин А.С., Томашевская Л.Б., Тюсов А.В., Пушай Е.С. Новые находки редких видов растений в заказнике «Троеручица» // *Вестник ТвГУ. Сер. Биология и экология*. 2005. Вып. 1. № 4 (10). С. 167–168.
18. Хомутовский М.И. Антэкология, семенная продуктивность и оценка состояния ценопопуляций некоторых видов орхидных (Orchidaceae Juss.) Валдайской возвышенности. Дис. ... канд. биол. наук. М.: ГБС РАН, 2012. 237 с.
19. Конечная Г.Ю. Сосудистые растения Центрально-Лесного заповедника / Под ред. Л.И. Крупкиной. М.: Изд-во Комиссии РАН по сохранению биологического разнообразия, 2012. 75 с. [Флора и фауна заповедников. Вып. 118].
20. Taylor R.L. The foliar embryos of *Malaxis paludosa* // *Can. J. Bot.* 1967. V. 45. № 9. P. 1553–1556.
21. Брагина Е.А. Репродуктивная биология живородящих растений (*Bryophyllum pinnatum* (Lam.) Oken, *B. daigremontianum* (Hamet et Perr.) Berger и *Hammarbya paludosa* (L.) Ktze.). Дис. ... канд. биол. наук. СПб.: БИН РАН, 2001. 359 с.
22. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Бриофилы – своеобразная экологическая группа растений // *Бюл. МОИП*. 1989. Т. 94. Вып. 4. С. 64–73.

23. Мамаев С.А., Князев М.С., Куликов П.В., Филиппов Е.Г. Орхидные Урала: систематика, биология, охрана. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 124 с.
24. Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура) / Под ред. А.А. Уранова, Т. И. Серебряковой. М.: Наука, 1976. 216 с.
25. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Под ред. Т.И. Серебряковой, Т.Г. Соколовой. М.: Наука, 1988. 184 с.
26. Серебряков И.Г. О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов // Вестник МГУ. 1947. № 6. С. 75–108.
27. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. 224 с.
28. Назаров В.В. Определение реальной семенной продуктивности у *Dactylorhiza romana* и *D. incarnata* (Orchidaceae Juss.) // Ботан. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 231–233.
29. Назаров В.В. Методика подсчета мелких семян и семянчиков (на примере сем. Orchidaceae) // Ботан. журн. 1989. Т. 74. № 8. С. 1194–1196.
30. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений (Обзор проблемы). М.: Наука, 1981. 96 с.
31. Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов // В кн.: Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1973. 256 с.
32. Буров А.В., Широков А.И., Коломейцева Г.Л. О создании банка семян редких видов орхидных умеренной зоны // Биологический вестник. 2004. Т. 8. № 1. С. 8–11.
33. Arditti J., Michaud J.D., Haeley P.L. Morphometry of orchid seeds. I. *Paphiopedium* and native California and related species of *Cypripedium* // Amer. J. Bot. 1979. V. 66. № 10. P. 1128–1137.
34. Healey P.L., Michaud J.D., Arditti J. Morphometry of orchids seeds. III. Native of California and related species of *Goodyera*, *Piperia*, *Platanthera*, and *Spiranthes* // Amer. J. Bot. 1980. V. 67. P. 508–518.
35. Nordhagen R. Sikilsdalen og Norges fjellbeiter // Bergens Mus. Skr. 1943. V. 22. P. 1–667.
36. Albertson N. *Calliargon sarmentosum* och *Meesia triquetra* i södra Sverige. Några ord om Mellansjömyren i Dala // Svensk. Bot. Tidskr. 1949. Bd. 43. H. 2. S. 163–164.
37. Mörsjö T. Studies on vegetation and development of a peatland in Scania, South Sweden // Opera Bot. 1969. V. 24. P. 1–187.
38. Skogen A. Autecological studies of *Hammarbya paludosa* at Hitra, central Norway // Norweg. J. Bot. 1974. V. 21. № 1. P. 53–68.
39. Блинова И.В. Материалы к биологии *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze (Orchidaceae) в Мурманской области (Россия) // Бюл. МОИП. 2003. Т. 108 (6). С. 47–51.
40. Блинова И.В. Численность популяций орхидных и их динамика на северном пределе распространения в Европе // Ботан. журн. 2009. Т. 94 (2). С. 212–240.
41. Марковская Н.В., Дьячкова Т.Ю., Марковская Е.Ф., Шредерс М.А. Орхидные Заонежья: монография / Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2007. 82 с.
42. Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Аргус, 1996. 206 с.
43. Seite, F., Durfort J. Données inédites sur *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze dans le Massif armoricain // L'Orchidophile. 2001. № 149. P. 217–226.
44. Блинова И.В. Особенности сезонного развития орхидных за Полярным кругом // Ботан. журн. 2011. Т. 96. № 3. С. 396–411.
45. Дарвин Ч. Приспособления орхидных к оплодотворению насекомыми // Полное собрание сочинений Чарльза Дарвина. Т. 4. Книга 1. М.-Л.: Государственное изд-во, 1928. С. 1–182.
46. Reeves L., Reeves T. Life history and reproduction of *Malaxis paludosa* in Minnesota // Amer. Orchid Soc. Bull. 1984. V. 53. № 12. P. 1280–1291.
47. Блинова И.В. Оценка репродуктивного успеха орхидных за Полярным кругом // Вестник ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2009. Вып. 12. № 6. С. 76–83.
48. Батыгина Т.Б., Брагина Е.А., Ересковский А.В., Островский А.Н. Живорождение у растений и животных: беспозвоночных и низших хордовых: Учеб. пособие. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2006. 134 с.
49. Щербина Г.П., Коновалова И.В., Фоменко П.В. Международный оборот объектов дикой природы Дальнего Востока России: справочно-методическое пособие / Под общ. ред. Г.П. Щербина. Владивосток: АВК «Апельсин», 2008. 122 с.
50. Миняев Н.А., Конечная Г.Ю. Флора Центрально-Лесного государственного заповедника. Л.: Наука, 1976. 104 с.

HAMMARBYA PALUDOSA (L.) KUNTZE IN THE TVER REGION: BIOLOGY, ECOLOGY, PROTECTION

M.I. Khomutovsky

Features of biology and ecology of *Hammarbya paludosa* (L.) Kuntze have been studied in the Tver region. The number of coenopopulations has increased over the six years of observation. The habitats of *H. paludosa* in the Andreapol district of the Tver region are recommended for protection.

Keywords: *Hammarbya paludosa*, Tver region, coenopopulation, ontogenetic spectrum, seed production.

References

1. Vakhrameeva M.G., Tatarenko I.V., Varlygina T.I., Torosyan G.K., Zagulskii M.N. Orchids of Russia and adjacent countries (within the borders of the former USSR). Ruggell (Liechtenstein) A.R.G. Gantner Verlag, 2008. 690 p.
2. Raad J.A. de, Veer R. van 't, Schie M. van. Veenmosorchis: floristisch kleinood in de verdrukking // De Levende Natuur. 2011. № 4. P. 146–150.

3. Bragina E.A., Vakhrameeva M.G. Gammarbiya bolotnaya // V sb.: Biologicheskaya flora Moskovskoi oblasti. Vyp. 16 / Pod red. V.N. Pavlova. Tula: Grif i K, 2008. C. 26–42.
4. Efimov P.G. Orkhidnye severo-zapada Evropeiskoi Rossii (Leningradskaya, Pskovskaya, Novgorodskaya oblasti). M.: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK. 2-e izd., ispr. i dop. 2012. 220 s.
5. Blinova I.V. *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze, Gammarbiya bolotnaya (Orchidaceae), o. Ryzhkov, Severnyi arhipelag, 2010 g. // V kn.: Letopis' prirody Kandalakshskogo zapovednika / Pod red. Koryakina A.S. Kandalaksha: Kandalakshskii zapovednik, 2011. Kn. 56. T. 2. S. 51–55.
6. Kulikov P.V. Konspekt flory Chelyabinskoi oblasti (sosudistye rasteniya). Ekaterinburg–Miass: Geotur, 2005. 537 s.
7. Ivchenko T.G., Kulikov P.V. Nakhodki redkikh vidov sosudistyykh rastenii na bolotakh Yuzhnogo Urala (Chelyabinskaya oblast') // Botan. zhurn. 2013. T. 98. № 3. S. 371–382.
8. Aver'yanov L.V. Orkhidnye (Orchidaceae) Srednei Rossii // Turczaninowia. 2000. T. 3 (1). S. 30–53.
9. Seregin A.P. Flora Vladimirskoi oblasti: Konspekt i atlas / Pod red. A.P. Seregina, pri uchastii E.A. Borovicheva, K.P. Glazunovoi, Yu.S. Kokoshnikovoi, A.N. Sennikova. Tula: Grif i K, 2012. 620 s.
10. Seregin A.P. Vazhneishie novye floristicheskie nakhodki Vladimirskoi oblasti // Byul. MOIP. Otd. biol. 2013. T. 118. Vyp. 3. C. 65–66.
11. Varlygina T.I. Khammarbiya bolotnaya – *Hammarbya paludosa* (L.) Kuntze // Krasnaya kniga Moskovskoi oblasti. M.: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2008. 2-e izd., dop. i pererab. S. 562.
12. Sorokin V.S., Seregin A.P. Novye i redkie vidy flory Moskovskogo regiona (Moskva i Moskovskaya oblast') // Byul. MOIP. Otd. biol. 2011. T. 116. Vyp. 6. S. 71–72.
13. Krasnaya kniga Tverskoi oblasti / Pod red. A.S. Sorokina. Tver': Veche Tveri, ANTEK, 2002. 256 s.
14. Pushai E.S. Dement'eva S.M. Biologiya, ekologiya i rasprostranenie vidov sem. Orchidaceae Juss. v Tverskoi oblasti: Monografiya. Tver': Tverskoi gos. un-t, 2008. 206 s.
15. Notov A.A., Shubinskaya N.V., Pletnev D.M., Spirina U.N. Novye floristicheskie nakhodki v Tverskoi oblasti // Byul. MOIP. Otd. biol. 2002. T. 107. Vyp. 2. S. 45–47.
16. Notov A.A. Materialy k flore Tverskoi oblasti. Ch. 1. Vysshie rasteniya. 4-ya versiya, pererab. i dop. Tver': GERS, 2005. 214 s.
17. Sorokin A.S., Tomashevskaya L.B., Tyusov A.V., Pushai E.S. Novye nakhodki redkikh vidov rastenii v zakaznike «Troeruchitsa» // Vestnik TvGU. Ser. Biologiya i ekologiya. 2005. Vyp. 1. № 4 (10). S. 167–168.
18. Khomutovskii M.I. Antekologiya, semennaya produktivnost' i otsenka sostoyaniya tseno-populyatsii nekotorykh vidov orkhidnykh (Orchidaceae Juss.) Valdaiskoi vozvysheynosti. Dis. ... kand. biol. nauk. M.: GBS RAN, 2012. 237 s.
19. Konechnaya G.Yu. Sosudistye rasteniya Tsentral'no-Lesnogo zapovednika / Pod red. L.I. Krupkinoi. M.: Izd-vo Komissii RAN po sokhraneniyu biologicheskogo raznoobraziya, 2012. 75 s. [Flora i fauna zapovednikov. Vyp. 118].
20. Taylor R.L. The foliar embryos of *Malaxis paludosa* // Can. J. Bot. 1967. V. 45. № 9. P. 1553–1556.
21. Bragina E.A. Reprodukivnaya biologiya zhivorodyashchikh rastenii (*Bryophyllum pinnatum* (Lam.) Oken, *V. daigremontianum* (Hamet et Perr.) Berger i *Hammarbya paludosa* (L.) Ktze.). Dis. ... kand. biol. nauk. SPb.: BIN RAN, 2001. 359 s.
22. Mazurenko M.T., Khokhryakov A.P. Briofily – svoeobraznaya ekologicheskaya gruppa rastenii // Byul. MOIP. 1989. T. 94. Vyp. 4. S. 64–73.
23. Mamaev S.A., Knyazev M.S., Kulikov P.V., Filippov E.G. Orkhidnye Urala: sistematika, biologiya, okhrana. Ekaterinburg: UrO RAN, 2004. 124 s.
24. Tsenopopulyatsii rastenii (Osnovnye ponyatiya i struktura) / Pod red. A.A. Uranova, T. I. Serebryakovoi. M.: Nauka, 1976. 216 s.
25. Tsenopopulyatsii rastenii (ocherki populyatsionnoi biologii) / Pod red. T.I. Serebryakovoi, T.G. Sokolovoi. M.: Nauka, 1988. 184 s.
26. Serebryakov I.G. O ritme sezonnogo razvitiya rastenii podmoskovnykh lesov // Vestnik MGU. 1947. № 6. S. 75–108.
27. Zhukova L.A. Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rastenii. Ioshkar-Ola: RIIK «Lanar», 1995. 224 s.
28. Nazarov V.V. Opredelenie real'noi semennoi produktivnosti u *Dactylorhiza romana* i *D. incarnata* (Orchidaceae Juss.) // Botan. zhurn. 1988. T. 73. № 2. S. 231–233.
29. Nazarov V.V. Metodika podscheta melkikh semyan i semyapochek (na primere sem. Orchidaceae) // Botan. zhurn. 1989. T. 74. № 8. S. 1194–1196.
30. Levina R.E. Reprodukivnaya biologiya semyennykh rastenii (Obzor problemy). M.: Nauka, 1981. 96 s.
31. Zaitsev G.N. Metodika biometricheskikh raschetov // V kn.: Matematicheskaya statistika v eksperimental'noi botanike. M.: Nauka, 1973. 256 s.
32. Burov A.V., Shirokov A.I., Kolomeitseva G.L. O sozdaniy banku semyan redkikh vidov orkhidnykh ume-rennoi zony // Biologicheskii vestnik. 2004. T. 8. № 1. S. 8–11.
33. Arditti J., Michaud J.D., Haeley P.L. Morphometry of orchid seeds. I. *Paphiopedium* and native California and related species of *Cypripedium* // Amer. J. Bot. 1979. V. 66. № 10. P. 1128–1137.
34. Healey P.L., Michaud J.D., Arditti J. Morphometry of orchids seeds. III. Native of California and related species of *Goodyera*, *Piperia*, *Platanthera*, and *Spiranthes* // Amer. J. Bot. 1980. V. 67. P. 508–518.
35. Nordhagen R. Sikilsdalen og Norges fjellbeiter // Bergens Mus. Skr. 1943. V. 22. P. 1–667.
36. Albertson N. *Calliargon sarmentosum* och *Meesia triquetra* i södra Sverige. Några ord om Mellansjömyren i Dala // Svensk. Bot. Tidskr. 1949. Bd. 43. H. 2. S. 163–164.
37. Mörnjö T. Studies on vegetation and development of a peatland in Scania, South Sweden // Opera Bot. 1969. V. 24. P. 1–187.
38. Skogen A. Autecological studies of *Hammarbya paludosa* at Hitra, central Norway // Norweg. J. Bot. 1974. V. 21. № 1. P. 53–68.

39. Blinova I.V. Materialy k biologii *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze (Orchidaceae) v Murmanskoi oblasti (Rossiya) // Byul. MOIP. 2003. T. 108 (6). S. 47–51.
40. Blinova I.V. Chislennost' populyatsii orkhidnykh i ikh dinamika na severnom predele rasprostraneniya v Evrope // Botan. zhurn. 2009. T. 94 (2). C. 212–240.
41. Markovskaya N.V., D'yachkova T.Yu., Markovskaya E.F., Shreders M.A. Orkhidnye Zaonezh'ya: monografiya / Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2007. 82 s.
42. Tatarenko I.V. Orkhidnye Rossii: zhiznennyye formy, biologiya, voprosy okhrany. M.: Argus, 1996. 206 s.
43. Seite, F., Durfort J. Données inédites sur *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze dans le Massif armoricain // L'Orchidophile. 2001. № 149. P. 217–226.
44. Blinova I.V. Osobennosti sezonnogo razvitiya orkhidnykh za Polyarnym krugom // Botan. zhurn. 2011. T. 96. № 3. S. 396–411.
45. Darwin Ch. Prispособleniya orkhidnykh k oplodotvorenuyu nasekomymi // Polnoe sobranie sochinenii Charl'za Darvina. T. 4. Kniga 1. M.-L.: Gosudarstvennoe izd-vo, 1928. S. 1–182.
46. Reeves L., Reeves T. Life history and reproduction of *Malaxis paludosa* in Minnesota // Amer. Orchid Soc. Bull. 1984. V. 53. № 12. P. 1280–1291.
47. Blinova I.V. Otsenka reproduktivnogo uspekha orkhidnykh za Polyarnym krugom // Vestnik TvGU. Ser. Biologiya i ekologiya. 2009. Vyp. 12. № 6. S. 76–83.
48. Batygina T.B., Bragina E.A., Ereskovskii A.V., Ostrovskii A.N. Zhivorozhdenie u rastenii i zhivotnykh: bespozvonochnykh i nizshikh khordovykh: Ucheb. posobie. SPb.: Izd-vo S.-Peterb. un-ta, 2006. 134 s.
49. Shcherbina G.P., Konovalova I.V., Fomenko P.V. Mezhdunarodnyi oborot ob"ektov dikoi prirody Dal'nego Vostoka Rossii: spravochno-metodicheskoe posobie / Pod obshch. red. G.P. Shcherbina. Vladivostok: AVK «Apel'sin», 2008. 122 s.
50. Minyaev N.A., Konechnaya G.Yu. Flora Tsentral'no-Lesnogo gosudarstvennogo zapovednika. L.: Nauka, 1976. 104 s.