



УДК 582.594.2(470+571)

## Род *Epipactis* Zinn (Orchidaceae) во флоре России

А. В. Фатерыга, В. В. Фатерыга

Кардагская научная станция им. Т. И. Вяземского – природный заповедник РАН, ул. Науки, 24, пгт Курортное,  
г. Феодосия, Республика Крым, 298188, Россия. E-mail: fater\_84@list.ru

**Ключевые слова:** Евразия, орхидеи, распространение, синонимия, таксономия.

**Аннотация.** Род *Epipactis* Zinn является одним из наиболее таксономически сложных родов семейства Orchidaceae. Большинство видов рода составляют узкоареальные самоопыляющиеся таксоны, изолированные друг от друга вследствие автогамии. Однако в последние годы можно наблюдать тенденцию к описанию большого числа перекрестноопыляющихся видов, ведущую к таксономической «инфляции». В настоящей публикации приводится обзор рода *Epipactis* для территории России, который включает 15 видов и три дополнительных подвида: *E. palustris* (L.) Crantz, *E. thunbergii* A. Gray, *E. atrorubens* (Hoffm.) Besser, *E. condensata* Boiss. ex D. P. Young (= *E. viridiflora* subsp. *kuenkeleana* Akhalk., H. Baumann, R. Lorenz et Mosul., syn. nov.), *E. krymmontana* Kreutz, Fateryga et Efimov, *E. microphylla* (Ehrh.) Sw., *E. helleborine* (L.) Crantz subsp. *helleborine*, *E. helleborine* subsp. *papillosa* (Franch. et Sav.) Fateryga, stat. nov., *E. helleborine* subsp. *tremolsii* (Pau) E. Klein (= *E. turcica* Kreutz, syn. nov.; = *E. helleborine* subsp. *levantina* Kreutz, Óvári et Shifman, syn. nov.), *E. distans* Arv.-Touv., *E. purpurata* Sm., *E. leptochila* (Godfery) Godfery subsp. *leptochila*, *E. leptochila* subsp. *neglecta* Kämpel, *E. muelleri* Godfery, *E. pontica* Taubenheim, *E. tangutica* Schltr., *E. euxina* Fateryga, Popovich et Kreutz и *E. persica* (Soó) Hausskn. ex Nannf. (= *E. taurica* Fateryga et Kreutz, syn. nov.). Приводится ключ для определения видов и подвигов.

## The genus *Epipactis* Zinn (Orchidaceae) in the flora of Russia

A. V. Fateryga, V. V. Fateryga

T. I. Vyazemsky Karadag Scientific Station – Nature Reserve of RAS, Nauki str., 24, Kurortnoye, Feodosiya,  
Republic of Crimea, 298188, Russian Federation

**Keywords:** distribution, Eurasia, orchids, synonymy, taxonomy.

**Summary.** The genus *Epipactis* Zinn is one of the most complicated genera of the family Orchidaceae. The majority of species in the genus are locally evolved self-pollinating taxa isolated from each other due to autogamy. A tendency to describe a large amount of cross-pollinating species, leading to taxonomic inflation, however, can be observed in recent years. The present paper revises the genus *Epipactis* within the territory of Russia. Fifteen species and three additional subspecies are recognized: *E. palustris* (L.) Crantz, *E. thunbergii* A. Gray, *E. atrorubens* (Hoffm.) Besser, *E. condensata* Boiss. ex D. P. Young (= *E. viridiflora* subsp. *kuenkeleana* Akhalk., H. Baumann, R. Lorenz et Mosul., syn. nov.), *E. krymmontana* Kreutz, Fateryga et Efimov, *E. microphylla* (Ehrh.) Sw., *E. helleborine* (L.) Crantz subsp. *helleborine*, *E. helleborine* subsp. *papillosa* (Franch. et Sav.) Fateryga, stat. nov., *E. helleborine* subsp. *tremolsii* (Pau) E. Klein (= *E. turcica* Kreutz, syn. nov.; = *E. helleborine* subsp. *levantina* Kreutz, Óvári et Shifman, syn. nov.), *E. distans* Arv.-Touv., *E. purpurata* Sm., *E. leptochila* (Godfery) Godfery subsp. *leptochila*, *E. leptochila* subsp. *neglecta* Kämpel, *E. muelleri* Godfery, *E. pontica* Taubenheim, *E. tangutica* Schltr., *E. euxina* Fateryga, Popovich et Kreutz, and *E. persica* (Soó) Hausskn. ex Nannf. (= *E. taurica* Fateryga et Kreutz, syn. nov.). A key to the species and subspecies is provided.

### Введение

Род *Epipactis* Zinn (дремлик) относится к одному из наиболее таксономически сложных родов орхидных. В мировой флоре известно примерно 50–70 видов этого рода, большая часть которых произрастает в Евразии. По одному виду *Epipactis* известно в Центральной и Северной Африке, кроме того, два вида, из которых один адвентивный, произрастают в Северной Америке (Efimov, 2004; Govaerts et al., 2005–2018; Chase et al., 2015; Delforge, 2016). В состав рода входят две неравные по объему секции: *Arthrochilium* Irmisch и *Epipactis* s. str. (= *Euepipactis* Irmisch). Секция *Arthrochilium* включает 11–12 видов и иногда рассматривается как самостоятельный род (Efimov, 2007). Однако, согласно самой признанной в настоящее время классификации орхидных (Chase et al., 2015), виды этой секции входят в род *Epipactis*. Секцию *Arthrochilium*, в свою очередь, подразделяют на ряды *Longifoliae* Nevski ex Efimov и *Palustres* Nevski ex Efimov (Efimov, 2004) либо на неформальные группы видов «*E. veratrifolia*» и «*E. palustris*» (Delforge, 2016). Подавляющее большинство видов рода *Epipactis* относится к секции *Epipactis* s. str. Ее также подразделяют на ряды *Atrorubentae* Nevski ex Efimov и *Epipactis* s. str. (Efimov, 2004). Тем не менее филогенетические исследования не подтверждают монофилетичность этих рядов (Tranchida-Lombardo et al., 2011; Zhou, Jin, 2018). П. Дельфорж вместо рядов выделяет в составе секции *Epipactis* s. str. неформальные группы видов «*E. atrorubens*», «*E. tremolsii*», «*E. helleborine*», «*E. purpurata*», «*E. leptochila*», «*E. albensis*» и «*E. phyllanthes*» (Delforge, 2016). Эти группы основаны на признаках опушения оси соцветия и завязей, листорасположения, а также окраски цветоножки. Очевидно, что большинство из них вряд ли могут иметь серьезный таксономический вес. Поэтому данные группы служат лишь для целей удобства составления определительных ключей. Кроме того, некоторые из таких признаков (например, окраска цветоножки) могут быть достаточно лабильны в пределах одного вида.

Высокое видовое разнообразие и таксономическая сложность рода *Epipactis* тесно связаны со способами опыления этих растений. Первичным опылительным синдромом в обеих секциях рода следует считать перекрестное опыление цветков широким кругом опылителей, включающим ос, пчел, мух и отчасти муравьев (Fateruga, Ivanov,

2012). Такой способ опыления характерен для *E. palustris* (L.) Crantz из секции *Arthrochilium* и *E. atrorubens* (Hoffm.) Besser из секции *Epipactis* s. str. (Nilsson, 1978; Brantjes, 1981; Jakubska-Busse, Kadej, 2011). При этом наиболее эффективными опылителями *E. palustris* служат складчатокрылые осы (осы семейства Vespidae) (Nilsson, 1978), а для *E. atrorubens* характерно также факультативное самоопыление (Burns-Balogh et al., 1987). Дальнейшая эволюция опылительных синдромов в секции *Arthrochilium* шла по пути специализации к привлечению на цветки мух-журчалок (мух семейства Syrphidae), являющихся основными опылителями таких видов, как *E. thunbergii* A. Gray (Sugiura, 1996) и *E. veratrifolia* Boiss. et Hohen. (Stökl et al., 2011). При этом у *E. veratrifolia* обнаружены специализированные олфакторные аттрактанты, привлекающие именно этих мух. Данные аттрактанты сходны с «феромонами тревоги» тлей, а самки многих мух-журчалок откладывают яйца в колонии тлей, поскольку их личинки питаются тлями. Таким образом, *E. veratrifolia* привлекает на свои цветки мух, занятых поиском места для откладки яиц (Stökl et al., 2011).

Эволюция опылительных синдромов в секции *Epipactis* s. str. шла по пути выработки специфических аттрактантов для складчатокрылых ос, а затем их утраты и переходу к самоопылению (Fateruga, Ivanov, 2012). Стоит отметить, что почти всем изученным перекрестноопыляющимся (аллогамным) видам секции свойственно и факультативное самоопыление (автогамия) (Burns-Balogh et al., 1987). Однако следует отделять виды, у которых перекрестное опыление все же возможно, от видов, строение цветков которых не позволяет насекомым выносить из них поллинии. Последние характеризуются тем, что их прилипальце утратило клейкость либо полностью редуцировалось; кроме того, у некоторых видов редуцировался и клювик, из-за чего поллинии попадает на рыльце еще в бутоне. Среди перекрестноопыляющихся видов наиболее известны *E. helleborine* (L.) Crantz и *E. purpurata* Sm., привлекающие на цветки главным образом рабочих особей общественных ос (Darwin, 1862; Judd, 1971; Jakubska-Busse, Kadej, 2011). В составе нектара *E. helleborine* обнаружено несколько десятков вторичных метаболитов, часть из которых оказывают наркотическое действие на насекомых. Считается, что «пьяные» осы являются более эффективными опылителями, поскольку у них нарушена координация движений и они не

способны избавиться от поллиниев (Jakubska et al., 2005). Некоторые из этих наркотических веществ образуются в нектаре благодаря деятельности симбиотических дрожжевых грибов, которых заносит в гипохилий цветка сами же опылители (Ehlers, Olesen, 1997). Кроме того, известно, что привлекательность цветков *E. helleborine* для ос обеспечивается также сходством выделяемого ими запаха со спектром летучих вторичных метаболитов, выделяемых листьями растений при их повреждении листогрызущими насекомыми, на которых охотятся эти осы. Эти вещества обнаружены также в запахе цветков *E. purpurata*, но их очень мало в цветках *E. atrorubens*, посещаемых более широким кругом опылителей (Brodmann et al., 2008). Однако эффективность использования рабочих ос в качестве опылителей ограничена периодом их массового лета и подходящими для них местообитаниями (Fatoryga, Ivanov, 2012). Вследствие этого большая часть видов секции *Epipactis* s. str. перешла к самоопылению. Это привело к возникновению значительного числа локально эволюционировавших узкоареальных видов, составляющих основное разнообразие рода (Hollingsworth et al., 2006; Tranchida-Lombardo et al., 2011).

Самоопыляющиеся виды четко изолированы друг от друга репродуктивным барьером и, как правило, хорошо различаются морфологически. Видовая самостоятельность большинства из таких описанных видов не вызывает вопросов. Однако в последнее время наметилась тенденция к описанию большого числа новых видов из родства *E. helleborine*, ведущая к таксономической «инфляции». Поскольку у *E. helleborine* присутствует перекрестное опыление, то его большая (по сравнению с самоопыляющимися видами) морфологическая изменчивость не может быть серьезной причиной для выделения каждой локальной популяции в качестве самостоятельного вида. Даже изолированные крупными географическими барьерами части ареала могут рассматриваться как подвиды в составе одного вида, если между ними нет четкого морфологического хиатуса. Тем не менее в некоторых сводках (Delforge, 2016) признается довольно солидное число видов, не имеющих четких морфологических и хорологических границ. Такие «виды» выделены на основе признаков количества генеративных побегов (чаще один или чаще несколько), расположения листьев на стебле (главным образом в его нижней части или более-менее равномерно), общего габитуса (растения более «мощные» или

«стройные»), степени раскрытия околоцветника (широко или не очень широко) или окраски цветков (более или менее яркая). Многие из подобных признаков (такие, как число генеративных стеблей, волнистость листовой пластинки и степень очередности/супротивности листьев на стебле) уже показали свою несостоятельность в таксономии рода *Epipactis* (Jakubska-Busse et al., 2012, 2017; Jakubska-Busse, Gola, 2014). Кроме того, диагнозы большинства недавно описанных перекрестноопыляющихся видов часто нечеткие. Так, К. А. Й. Кройтц при описании *E. turcica* Kreutz (Kreutz, 1997) и *E. helleborine* subsp. *levantina* Kreutz, Ovari et Shifman (Kreutz, 2010 publ. 2011) в обоих случаях указывает на отличия новых таксонов от *E. helleborine* s. str. (часто одни и те же) и не приводит отличий *E. helleborine* subsp. *levantina* от *E. turcica*. В то же время оба таксона описаны из Турции и не имеют существенных различий в строении цветка, а отличаются главным образом общим габитусом. Другой пример – описание *E. purpurata* subsp. *kuenkeleana* (Akhalk., Н. Baumann, R. Lorenz et Mosul.) Kreutz (Baumann, Lorenz, 2005), в котором новый таксон сравнивается лишь с *E. purpurata* s. str., хотя по многим признакам (хорошо развитое опушение завязей, четко выраженные бугорки в основании эпихилия) он сходен с *E. condensata* Boiss. ex D. P. Young, а с *E. purpurata* его объединяет в большей степени общий габитус и произрастание в тенистых широколиственных лесах. По этой причине данный таксон был позднее переведен нами в подвид *E. condensata* (Fatoryga et al., 2014).

Несмотря на преувеличенное (по нашему мнению) число описанных таксонов рода *Epipactis*, он все же может считаться наиболее богатым видами родом орхидных в Европе. Однако на территории России этот род изучен еще не в полной мере. В опубликованной 14 лет назад последней ревизии *Epipactis* в масштабах страны П. Г. Ефимов приводит всего шесть видов: *E. palustris*, *E. thunbergii*, *E. atrorubens*, *E. microphylla* (Ehrh.) Sw., *E. helleborine* и *E. papillosa* Franch. et Sav. (Efimov, 2004). Целенаправленные исследования, проведенные за прошедшие годы на Северном Кавказе, в Крыму, а также в Восточной Сибири, расширяют этот список более чем в три раза. На сегодняшний день к шести перечисленным выше видам добавлены *E. condensata* (Efimov, 2008b), *E. condensata* subsp. *kuenkeleana* (Akhalk., Н. Baumann, R. Lorenz et Mosul.) Kreutz, Fatoryga et Efimov (Baumann,



Lorenz, 2005; Fateryga et al., 2014), *E. helleborine* subsp. *levantina* (Hahn, 2012), *E. helleborine* subsp. *orbicularis* (K. Richt.) E. Klein и *E. turcica* (Kreutz, Fateryga, 2012), *E. persica* (Soó) Hausskn. ex Nannf. (Yena, 2012), *E. persica* subsp. *taurica* (Fateryga et Kreutz) Fateryga et Kreutz (Fateryga, Kreutz, 2012, 2014), *E. muelleri* Godfery (Fateryga et al., 2013), *E. pontica* Taubenheim (Averyanova, 2013), *E. krymmontana* Kreutz, Fateryga et Efimov (Fateryga et al., 2014), *E. helleborine* var. *tangutica* (Schltr.) S. C. Chen et G. H. Zhu (Efimov, Verkhovina, 2014), *E. leptochila* (Godfery) Godfery (Fateryga et al., 2015), *E. leptochila* subsp. *neglecta* Kämpel и *E. euxina* Fateryga, Popovich et Kreutz (Fateryga et al., 2018). При этом самостоятельность некоторых из этих таксонов вызывает сомнения (см. выше). Таким образом, очевидно, что назрела необходимость новой ревизии рода *Epipactis* в масштабе флоры страны.

Помимо перечисленных видов и подвидов, на территории России известны находки межвидовых гибридов рода *Epipactis*. Наиболее распространены из них *E. × schmalhauseni* K. Richt. (*E. atrorubens* × *E. helleborine*), изредка встречающийся практически по всей области перекрытия ареалов родительских видов (Efimov, 2008a). Также для флоры страны имеются указания на находки редчайших межсекционных гибридов: *E. × pupplingensis* K. P. Bell (*E. atrorubens* × *E. palustris*) в Тверской области (Notov, 2005) и гибрида *E. helleborine* × *E. palustris* в Псковской области (Efimov, 2004). В настоящей работе гибриды нами не рассматриваются. Вероятно, что на территории России могут быть найдены и другие гибридные таксоны между более близкими видами рода *Epipactis*, однако для их выявления требуются специальные исследования.

Настоящая статья подготовлена по результатам анализа релевантных литературных источников (см. выше), гербарных фондов LE и ряда гербариев Крыма (CSAU, PHEO, SIMF, YALT), а также материалов полевых сборов и наблюдений авторов, выполненных в Крыму в 2011–2015 гг. и на Кавказе в 2017–2018 гг. Помимо этого, были использованы материалы электронного гербария MW (Seregin, 2018) и сайта АНО-Bayern e. V. (АНО, 2011). Следует отметить, что использование гербарных материалов было ограничено тем, что многие виды рода *Epipactis* плохо определяются или вообще не определяются по высушенным образцам. Поэтому данные гербариев были применены главным образом для выявления мест произрастания этих растений с последую-

щим их поиском в природе и проверкой определения на живом материале. Гомотипические синонимы в работе приведены, в основном, согласно «World Checklist of Selected Plant Families» (Govaerts et al., 2005–2018). Гетеротипические синонимы приведены выборочно – в тех случаях, если они описаны из России или указаны для территории страны после ревизии П. Г. Ефимова (Efimov, 2004). Анализ признаков *E. helleborine* subsp. *levantina*, *E. helleborine* subsp. *orbicularis* и *E. turcica* методом главных компонент (principal component analysis) проведен с использованием программы Statistica 7. В анализ включены следующие признаки: общая длина (высота) цветоносного побега, длина (высота) соцветия, число развитых стеблевых листьев, длина наиболее длинного листа, ширина наиболее длинного листа, длина (высота) междоузлия над наиболее длинным листом, число цветков. Всего исследовано 35 экземпляров рода *Epipactis*, измеренных в Крыму в 2015 г.

В результате проведенных исследований составлен конспект и ключ к определению видов и подвидов рода *Epipactis* флоры России, представленный ниже. По сравнению с предыдущей обработкой (Efimov, 2004), один из шести приведенных в ней видов понижен до ранга подвида; в то же время добавлено 10 других видов и еще два подвида рода *Epipactis*. В работе использованы неформальные группы видов П. Дельфоржа (Delforge, 2016), за исключением объединения группы «*E. tremolsii*» с группой «*E. helleborine*». Виды внутри групп приведены в алфавитном порядке.

## Конспект рода *Epipactis* флоры России

### Секция *Arthrochilium* Irmisch

#### Группа *Epipactis palustris*

##### *Epipactis palustris* (L.) Crantz

*Serapias helleborine* var. *palustris* L. 1753, Sp. Pl.: 950. ≡ *Helleborine palustris* (L.) Hill, 1756, Brit. Herb. (Hill): 478, nom. inval. ≡ *Serapias palustris* (L.) Mill. 1768, Gard. Dict. ed. 8, n. 3. ≡ *Epipactis palustris* (L.) Crantz, 1769, Stirp. Austr. Fasc. ed. 2, 2(6): 462. ≡ *Cymbidium palustre* (L.) Sw. 1799 publ. 1800, J. Bot. (Schrad.), 2: 225. ≡ *Helleborine palustris* (L.) Schrank, 1814, Fl. Monac. 2: 190. ≡ *Arthrochilium palustre* (L.) Beck, 1890, Fl. Nieder-Österreich, 1: 212. ≡ *Limodorum palustre* (L.) Kuntze, 1891, Revis. Gen. Pl. 2: 671. ≡ *Calliphyllo palustre* (L.) Bubani, 1901, Fl. Pyren. (Bubani), 4: 57. ≡ *Amesia palustris* (L.) A. Nelson et

J. F. Macbr. 1913, Bot. Gaz. 56: 472.

Lectotypus (Baumann et al., 1989, Mitteilungsbl. Arbeitskreis Heimische Orchid. Baden-Württemberg, 21(3): 474): Icon in Morison, 1699, Pl. Hist. Univ. 3: 487, sect. 12, taf. 11, fig. 7 [на основании экземпляра, собранного в Бельгии (Фламандский Брабант, окр. Мехелена)].

**Распространение в России:** европейская часть (на север до 65° с. ш.), Крым, Северный Кавказ, Урал, Западная и Восточная Сибирь до оз. Байкал (на север до 60° с. ш.) (Efimov, 2004).

**Общее распространение:** почти вся Европа, Малая Азия, Закавказье, Северный Иран, Средняя Азия, Монголия, Северо-Западный Китай (Efimov, 2004, 2007; Govaerts et al., 2005–2018; АНО, 2011).

### Группа *Epipactis veratrifolia*

#### *Epipactis thunbergii* A. Gray

*Serapias longifolia* Thunb. 1784, Fl. Jap. (Thunberg): 28, nom. illeg. ≡ *Epipactis thunbergii* A. Gray, 1856, Narr. Exped. China Japan [Perry], 2: 319. ≡ *Epipactis longifolia* Blume, 1858 publ. 1859, Coll. Orchid.: 185, nom. illeg. ≡ *Limodorum thunbergii* (A. Gray) Kuntze, 1891, Revis. Gen. Pl. 2: 671. ≡ *Helleborine thunbergii* (A. Gray) Druce, 1909, Bull. Torrey Bot. Club, 36: 547. ≡ *Amesia thunbergii* (A. Gray) A. Nelson et J. F. Macbr. 1913, Bot. Gaz. 56: 473. ≡ *Helleborine longifolia* (Thunb.) Soó, 1929, Ann. Hist.-Nat. Mus. Natl. Hung. 26: 380, nom. illeg. ≡ *Epipactis gigantea* var. *thunbergii* (A. Gray) M. Hiroe, 1971, Orchid Flowers, 2: 63. ≡ *Arthrochilium thunbergii* (A. Gray) Szlach. 2003, Orchidee (Hamburg), 54: 588.

Holotypus: Япония: «Simoda. S. W. Williams, J. Morrow s. n.» (GH52493!).

**Распространение в России:** Дальний Восток (на север до 50° с. ш.) (Efimov, 2007).

**Общее распространение:** Центральный и Северо-Восточный Китай, Корейский полуостров, Япония (Efimov, 2004, 2007; Govaerts et al., 2005–2018; АНО, 2011).

### Секция *Epipactis* s. str.

#### Группа *Epipactis atrorubens*

##### *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Besser

*Serapias latifolia* var. *atorubens* Hoffm. 1804, Deutschl. Fl., Jahrgang 4 (Hoffm.), ed. 2, 1(2): 182. ≡ *Serapias atrorubens* (Hoffm.) Bernh. 1806, Neues J. Bot. 1(3): 172. ≡ *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Besser, 1809, Prim. Fl. Galiciae Austriac. 2: 220. ≡ *Epipactis latifolia* var. *atorubens* (Hoffm.) Gray, 1821 publ. 1822, Nat. Arr. Brit. Pl. 2: 212. ≡ *Hel-*

*leborine atrorubens* (Hoffm.) Druce, 1905, Ann. Scott. Nat. Hist. 1905: 48.

Lectotypus (Averyanov, 1994, Bot. Zhurn. (St. Petersburg), 79(10): 109): Icon in Gunnerus, 1772, Fl. Norveg. 2: 122, tab. 5, fig. 3–6 [на основании экземпляра, собранного в Норвегии (Сноса, к северо-востоку от Тронхейма)].

**Распространение в России:** европейская часть (на север до 70° с. ш.), Урал, Западная Сибирь (на север до 60° с. ш.) (Efimov, 2004). Все указания для Крыма и Кавказа следует считать ошибочными (Efimov, 2008b; Fateryga, Kreutz, 2014; Kreutz et al., 2018).

**Общее распространение:** почти вся Европа (Efimov, 2004; Govaerts et al., 2005–2018; АНО, 2011).

**Замечания:** X. Бауманн с соавторами (Baumann et al., 2002) считают, что базиним *S. latifolia* var. *atorubens* не был действительно обнаружен и авторов названия *E. atrorubens* следует записывать как «Hoffm. ex Besser». По их мнению, лектотип, обозначенный В. Л. Аверьяновым (Averyanov, 1994), следует трактовать как неотип. Однако нам не удалось найти аргументы, достаточные для однозначного подтверждения их выводов.

#### *Epipactis condensata* Boiss. ex D. P. Young

*Epipactis microphylla* var. *congesta* Boiss. 1884, Fl. Orient. [Boissier], 5: 89. ≡ *Helleborine latifolia* var. *congesta* (Boiss.) Soó, 1927, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 24: 35. ≡ *Epipactis condensata* Boiss. ex D. P. Young, 1970, Jahresber. Naturwiss. Vereins Wuppertal, 23: 106. ≡ *Epipactis helleborine* subsp. *condensata* (Boiss. ex D. P. Young) H. Sund. 1980, Europ. Medit. Orchid. ed. 3: 41.

Holotypus: Турция: «Bounarbachî. Smyrna. 26 VI. B. Balansa 779» (G00330015!).

= *Epipactis viridiflora* subsp. *kuenkeleana* Akhalk., H. Baumann, R. Lorenz et Mosul. 2005, J. Eur. Orch. 37(3): 711, **syn. nov.** ≡ *Epipactis purpurata* subsp. *kuenkeleana* (Akhalk., H. Baumann, R. Lorenz et Mosul.) Kreutz, 2006, Eurorchis, 18: 93–94. ≡ *Epipactis condensata* subsp. *kuenkeleana* (Akhalk., H. Baumann, R. Lorenz et Mosul.) Kreutz, Fateryga et Efimov, 2014, Phytotaxa, 172(1): 27. ≡ *Epipactis kuenkeleana* (Akhalk., H. Baumann, R. Lorenz et Mosul.) P. Delforge, 2015, Naturalistes Belges, 96(Orchid. 28): 15.

Holotypus: Грузия (по протологу): «Kartli, Ghulelebi, Sabaduri, 1320 m. 30 VII 2003. M. Akahalkatsi, R. Lorenz, M. Mosulishvili s. n.» (STU34863/2011).

**Распространение в России:** Северный Кавказ (Краснодарский край) (Baumann, Lorenz, 2005; Ефимов, 2008b; Fateryga et al., 2014). Указания для Крыма (Ефимов, 2008b) следует считать ошибочными (Fateryga et al., 2014; Fateryga, Kreutz, 2014; Kreutz et al., 2018).

**Общее распространение:** Эгейский архипелаг (остров Самос), Кипр, Малая Азия, Закавказье (Грузия, Азербайджан) (Govaerts et al., 2005–2018; АНО, 2011).

**Замечания:** *Epipactis condensata* subsp. *kuenkeleana* отличается от номинативного подвида лишь более мягкими и широкими листьями с более выраженным фиолетовым оттенком (Fateryga et al., 2014). По нашему мнению, эти признаки являются следствием произрастания *E. condensata* subsp. *kuenkeleana* в широколиственных лесах – более тенистых и влажных местообитаниях, чем хвойные леса, в которых произрастает *E. condensata* subsp. *condensata*. Совершенно очевидно, что растения, описанные как *E. viridiflora* subsp. *kuenkeleana* (Baumann, Lorenz, 2005), и экземпляры, указанные для Кавказа как *E. condensata* (Ефимов, 2008b), относятся к одному и тому же таксону (Porovich, 2017; Fateryga et al., 2018). Таким образом, *E. condensata* subsp. *kuenkeleana* должен быть объединен с номинативным подвидом.

*Epipactis krymmontana* Kreutz, Fateryga et Ефимов

*Epipactis krymmontana* Kreutz, Fateryga et Ефимов, 2014, Phytotaxa, 172(1): 24.

Holotypus: Россия: «Crimea (Belogorsk) Zemlyanichnoye. 27 VI 2012. С. А. J. Kreutz, А. V. Fateryga s. n.» (L0689932!).

**Распространение в России:** Крым (Fateryga et al., 2014), Северный Кавказ (Краснодарский край) (Fateryga et al., 2018).

**Общее распространение:** эндемик.

*Epipactis microphylla* (Ehrh.) Sw.

*Serapias microphylla* Ehrh. 1789, Beitr. Naturk. [Ehrhart], 4: 42. ≡ *Epipactis microphylla* (Ehrh.) Sw. 1800, Kongl. Vetensk. Acad. Nya Handl. 21: 232. ≡ *Serapias latifolia* var. *microphylla* (Ehrh.) Pers. 1807, Syn. Pl. [Persoon], 2: 513. ≡ *Epipactis latifolia* var. *microphylla* (Ehrh.) DC. 1815, Fl. Franc. [de Candolle et Lamarck], ed. 3, 5: 334. ≡ *Epipactis helleborine* var. *microphylla* (Ehrh.) Rehb. f. 1851, Icon. Fl. Germ. Helv. (H. G. L. Reichenbach), 13/14: 141. ≡ *Limodorum microphyllum* (Ehrh.) Kuntze, 1891, Revis. Gen. Pl. 2: 671. ≡ *Epi-*

*pactis latifolia* subsp. *microphylla* (Ehrh.) Bonnier et Layens, 1894, Tabl. Syn. Pl. Vasc. France: 409. ≡ *Helleborine microphylla* (Ehrh.) Schinz et Thell. 1908, Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich, 53: 589. ≡ *Amesia microphylla* (Ehrh.) A. Nelson et J. F. Macbr. 1913, Bot. Gaz. 56: 472.

Lectotypus (Hautzinger, 1976, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 115: 41): Германия: «In Monte Deister. J. F. Ehrhart 120» (W0028219!).

**Распространение в России:** Крым, Северный Кавказ (Краснодарский край) (Ефимов, 2004).

**Общее распространение:** Западная (кроме Британских островов), Южная и Восточная Европа, Кипр, Малая Азия, Закавказье, Северный Иран (Ефимов, 2004; Govaerts et al., 2005–2018; АНО, 2011).

**Группа *Epipactis helleborine***

*Epipactis helleborine* (L.) Crantz subsp. *helleborine*

*Serapias helleborine* L. 1753, Sp. Pl.: 949, nom. cons. ≡ *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, 1769, Stirp. Austr. Fasc. ed. 2, 2(6): 467. ≡ *Helleborine helleborine* (L.) Druce, 1924 publ. 1925, Rep. Bot. Soc. Exch. Club Brit. Isles, 7(1): 689, nom. inval. ≡ *Epipactis latifolia* subsp. *helleborine* (L.) Rivas Goday et Borja, 1961, Anales Inst. Bot. Cavanilles, 19: 537, nom. illeg.

Typus conservandus (Kreutz, Sosef, 2014, Taxon, 63(2): 432): Швеция: «Helleborine latifolia, montana. С. В. 186» (Celsius, 1730, Flora Uplandica, 3: 330 [UPS-Celsius]).

**Распространение в России:** европейская часть (на север до 65° с. ш.), Урал, Западная и Восточная Сибирь (на север до 60° с. ш.) (Ефимов, 2004).

**Общее распространение:** Западная, Северная и Восточная Европа, Средняя Азия, натурализовался в Северной Америке (Ефимов, 2004; Govaerts et al., 2005–2018; АНО, 2011).

*Epipactis helleborine* subsp. *papillosa* (Franch. et Sav.) Fateryga, **stat. nov.**

Basionym: *Epipactis papillosa* Franch. et Sav. 1878, Enum. Pl. Jap. 2: 519. ≡ *Limodorum papillosum* (Franch. et Sav.) Kuntze, 1891, Revis. Gen. Pl. 2: 671. ≡ *Epipactis latifolia* var. *papillosa* (Franch. et Sav.) Maxim. ex Kom. 1901, Fl. Manshur. 1: 523. ≡ *Helleborine papillosa* (Franch. et Sav.) Druce, 1908, Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich, 53: 589. ≡ *Amesia papillosa* (Franch. et Sav.) A. Nelson et J. F. Macbr. 1913, Bot. Gaz. 56: 472. ≡ *Epipactis helleborine* var. *papillosa* (Franch. et Sav.) T. Hashim. 1987, Proc. 12<sup>th</sup> World Orchid Conf.: 120.



Holotypus: Япония: «Yéso. 1874. K. U. Kramer s. n.» (P00301867!).

**Распространение в России:** Дальний Восток (на север до 55° с. ш.) (Efimov, 2004).

**Общее распространение:** Северо-Восточный Китай, Корейский полуостров, Япония (Efimov, 2004; Govaerts et al., 2005–2018).

**Замечания:** отличия *E. papillosa* от *E. helleborine* столь незначительны, что в последнее время он часто рассматривается как разновидность последнего (Suetsugu, 2013). Тем не менее *E. papillosa* имеет четко очерченный ареал, отделенный от области распространения *E. helleborine* s. str. В связи с этим мы считаем, что обсуждаемый таксон следует рассматривать в ранге подвида.

*Epipactis helleborine* subsp. *tremolsii* (Pau) E. Klein

*Epipactis tremolsii* Pau, 1914, Bol. Soc. Aragonesa Ci. Nat. 13: 43. ≡ *Helleborine atropurpurea* var. *tremolsii* (Pau) Soó, 1927, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 24: 34. ≡ *Epipactis atropurpurea* var. *tremolsii* (Pau) Schltr. 1928, Monogr. Iconogr. Orchid. Eur. 1: 274. ≡ *Epipactis helleborine* subsp. *tremolsii* (Pau) E. Klein, 1979, Orchidee (Hamburg), 30(2): 49.

Lectotypus (E. Klein, 1979, Orchidee (Hamburg), 30(2): 49–50): Испания (по E. Klein, l. c.): «Moncada nahe Sardanyola bei Barcelona. V 1869. F. Tremols s. n.» (MA24561!) [на этикетке указана другая дата (V 1882) и сборщик (C. Pau), что не соответствует действительности (E. Klein, l. c.)].

= *Epipactis turcica* Kreutz, 1997, Eurorchis, 9: 61, **syn. nov.** ≡ *Epipactis tremolsii* subsp. *turcica* (Kreutz) Kreutz, 2004, Kompend. Eur. Orchid.: 68. ≡ *Epipactis helleborine* subsp. *turcica* (Kreutz) Véla et Viglione, 2015, Acta Bot. Gallica Bot. Lett. 162(4): 276.

Holotypus: Турция (по протологу): «Ankara, 3 km SW Kizilcahamam, Soğuksu Milli Parkı, Eichengebüsch mit einzelnen Kiefern, Ödland, Schutthänge, 1300 m alt. 20 VI 1996. C. A. J. Kreutz 123» (L0058686!) [на этикетке указана другая дата (30 VI 1996)].

= *Epipactis helleborine* subsp. *levantina* Kreutz, Óvári et Shifman, 2010 publ. 2011, Ber. Arbeitskreis. Heimische Orchid. 27(2): 202, **syn. nov.** ≡ *Epipactis levantina* (Kreutz, Óvári et Shifman) P. Delforge, 2015, Naturalistes Belges, 96(Orchid. 28): 15.

Holotypus: Турция (по протологу): «Friedhof östlich von Ibradi. 29 V 2010. C. A. J. Kreutz s. n.» (L0834895!) [на этикетке указана другая дата (28 V 2010)].

**Распространение в России:** Крым (Hahn, 2012; Kreutz, Fateryga, 2012), Северный Кавказ.

**Общее распространение:** Западная (юг Франции) и Южная Европа, Северная Африка (западная часть), Малая Азия, страны Леванта, Закавказье, Северный Иран (Govaerts et al., 2005–2018; Kreutz, 2010 publ. 2011; АНО, 2011).

**Замечания:** предыдущие исследования показали, что *E. helleborine* s. str. в Крыму отсутствует (Fateryga, Kreutz, 2014; Kreutz et al., 2018). Вместо него для территории полуострова были указаны *E. turcica* (Kreutz, Fateryga, 2012) (рис. 1A–D) и *E. helleborine* subsp. *levantina* (Hahn, 2012) (рис. 1G–J). Оба таксона отличаются от *E. helleborine* subsp. *helleborine* более мелкими и, как правило, более яркими цветками. Помимо этого, они характеризуются более выраженной автогамией и, по-видимому, выделяют меньше аттрактантов, привлекающих на свои цветки ос-опылителей (Fateryga, Ivanov, 2012). Однако оба таксона различаются между собой невнятными признаками отношения длины соцветия к общей длине цветоноса (2/3 у *E. turcica* и 1/3 у *E. helleborine* subsp. *levantina*) (Fateryga et al., 2014). По нашему мнению, эти признаки являются следствием произрастания *E. turcica* в более сухих местообитаниях (редколесья, заросли кустарников, остепненные склоны), чем *E. helleborine* subsp. *levantina* (сосновые и широколиственные леса). Нам не удалось найти ни одного стабильного признака, по которому можно было бы надежно различить эти два таксона между собой. Очевидно, что в Крыму произрастает только один таксон (см. также рис. 2), который можно было бы назвать *E. helleborine* subsp. *turcica*, объединив с ним *E. helleborine* subsp. *levantina*. Наблюдения, проведенные в 2017–2018 гг. на Северном Кавказе, позволяют заключить, что там также произрастает этот же подвид. В то же время как крымские, так и кавказские растения мало отличаются от описанного из Испании *E. helleborine* subsp. *tremolsii*. Единственным возможным отличием (известным по литературным данным) может служить размер цветков: более мелкие у *E. helleborine* subsp. *turcica* и более крупные у *E. helleborine* subsp. *tremolsii*. Однако на Кавказе встречаются экземпляры и с крупными цветками (рис. 1E–F). Таким образом, на сегодняшний день наилучшим решением, по нашему мнению, является объединение всех средиземноморских *E. helleborine* в один подвид – *E. helleborine* subsp. *tremolsii*. К этому же таксону, по всей видимости, следует отно-



сильно описанный из Турции *E. helleborine* subsp. *densifolia* (W. Hahn, Passin et R. Wegener) Kreutz и описанный из Греции *E. tremolsii* subsp. *heraclea* (P. Delforge et Kreutz) Kreutz. Растения с призна-

ками *E. helleborine* subsp. *densifolia* были обнаружены нами в Крыму, но затем переопределены как *E. turcica* (Kreutz et al., 2018). По нашему мнению, они представляют собой всего лишь



Рис. 1. Цветущие растения и цветки *Epipactis helleborine* subsp. *tremolsii* (Pau) E. Klein (A–J) и *E. distans* Arv.-Touv. (K–L): A–D – Крым, гора Эчкидаг; E–F – Краснодарский край, окр. г. Геленджика; G–H – Крым, окр. с. Счастливого; I–J – Крым, окр. с. Земляничного; K–L – Крым, окр. г. Ялты, гора Лапата (фото А. В. Фатерыги).



крупные экземпляры средиземноморского подвида *E. helleborine*. Подобные экземпляры были обнаружены нами и в Краснодарском крае. *Epipactis tremolsii* subsp. *heraclea* представляет собой форму этого же таксона, произрастающую на открытых щебнистых осыпях. Данный подвид ни разу не был указан для флоры России, однако экземпляры, подходящие под его описание, произрастают в Крыму на южных склонах горы Эчкидаг (рис. 1С–D). В том случае, если дальнейшие исследования (прежде всего, молекулярно-генетические) покажут существенные различия между западно-средиземноморскими и восточно-средиземноморскими популяциями *E. helleborine*, то к последним может быть применено название *E. helleborine* subsp. *turcica*.

### Группа *Epipactis purpurata*

#### *Epipactis distans* Arv.-Touv.

*Epipactis distans* Arv.-Touv. 1872 publ. 1873, Essai Espèce Var. Principal. Pl.: 64. ≡ *Epipactis helleborine* subsp. *distans* (Arv.-Touv.) R. Engel et P. Quentin, 1996, Orchidophile (Asnières), 124: 205.

Neotypus (E. Klein, 1997, Phytion (Horn), 37(1): 76): Франция: «La Bâtie des Fonds. Dépt. Drôme. 15 VII 1991. D. Tyteca s. n.» (BR0000006574376!).

= *Epipactis orbicularis* K. Richt. 1887, Verh. K. K. Zool.-Bot. Ges. Wien, 37: 190. ≡ *Epipactis latifolia* subsp. *orbicularis* (K. Richt.) K. Richt. 1890, Pl. Eur. 1: 284. ≡ *Helleborine orbicularis* (K. Richt.) Druce, 1908, Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich, 53: 589. ≡ *Amesia orbicularis* (K. Richt.) A. Nelson et J. F. Macbr. 1913, Bot. Gaz. 56: 472. ≡ *Helleborine latifolia* subvar. *orbicularis* (Druce) Graber, 1923 publ. 1924, Mitt. Bot. Mus. Univ. Zürich, 98: 189. ≡ *Helleborine latifolia* f. *orbicularis* (K. Richt.) Soó, 1927, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 24: 35. ≡ *Epipactis latifolia* var. *orbicularis* (K. Richt.) E. G. Camus, 1929, Iconogr. Orchid. Europe: 474. ≡ *Epipactis helleborine* var. *orbicularis* (K. Richt.) Verm. 1958, Fl. Neerl. 1(5): 105. ≡ *Epipactis helleborine* subsp. *orbicularis* (K. Richt.) E. Klein, 1997, Phytion (Horn), 37(1): 74.

Lectotypus (E. Klein, 1997, Phytion (Horn), 37(1): 74): Австрия: «N. Oestr. Semmering. 26 VII 1886. K. Richter s. n.» (WU0045183!).

**Распространение в России:** Крым (Kreutz, Fateryga, 2012).

**Общее распространение:** Западная (Франция, Швейцария, Германия, Австрия), Северная (Швеция), Южная (Испания, Италия, Словения, Хорватия, Греция) и Восточная (Чехия, Слова-

кия, Венгрия, Польша, Литва) Европа (Klein, 1997; Govaerts et al., 2005–2018; АНО, 2011).

**Замечания:** данный вид был впервые приведен для Крыма как *E. helleborine* subsp. *orbicularis* (Kreutz, Fateryga, 2012). Эти растения отличаются меньшим числом листьев на генеративных побегах, их меньшей длиной (по отношению к соответствующим междуузлиям), несколько большим размером цветков по сравнению с произрастающими вместе с ними экземплярами *E. helleborine* subsp. *tremolsii* и иной их окраской (рис. 1К–L). При этом при совместном произрастании *E. distans* и *E. helleborine* subsp. *tremolsii* между ними не наблюдается никаких переходных форм. Как *E. distans* вид был впервые указан для территории России в Красной книге Республики Крым (Fateryga, 2015). Существует несколько точек зрения на таксономию *E. distans* и *E. helleborine* subsp. *orbicularis*. П. Дельфорж (Delforge, 2016) считает, что это два различных таксона: *E. distans* и *E. helleborine* var. *orbicularis*; «World Checklist of Selected Plant Families» (Govaerts et al., 2005–2018) объединяет их под названием *E. helleborine* subsp. *orbicularis*; другие исследователи (Brullo, Zimmitti, 2014) считают, что это самостоятельный вид *E. distans* с синонимом *E. helleborine* subsp. *orbicularis*; иногда в составе этого вида рассматривают также описанный из Испании *E. molochina* P. Delforge (АНО, 2011). Для выяснения взаимоотношений всех этих таксонов между собой необходимы дальнейшие исследования, в том числе молекулярно-генетические. На сегодняшний день ясно лишь то, что произрастающие в Крыму растения не могут рассматриваться в качестве подвида *E. helleborine*, а должны быть выделены в отдельный вид (см. также рис. 2). Однако конспецифичность этого вида с типовым *E. distans* остается под вопросом. Крымские растения также очень близки по облику к описанным из Греции *E. halacsyi* Robatsch и *E. helleborine* subsp. *degenii* (Szentp. et Mónus) Kreutz (последний подвид характеризуется признаками, промежуточными между *E. halacsyi* и *E. helleborine* s. str.). При этом «World Checklist of Selected Plant Families» (Govaerts et al., 2005–2018) объединяет *E. halacsyi* с *E. purpurata*, с чем мы не согласны.

#### *Epipactis purpurata* Sm.

*Epipactis purpurata* Sm. 1828, Engl. Fl. 4: 41, nom. cons. ≡ *Epipactis latifolia* var. *purpurata* (Sm.) Nyman, 1882, Consp. Fl. Eur.: 688. ≡ *Epipactis lati-*

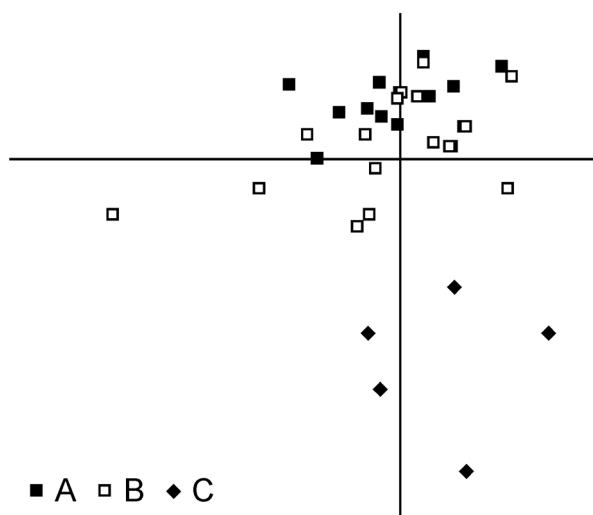


Рис. 2. Анализ признаков *Epipactis helleborine* subsp. *tremolsii* (Pau) E. Klein и *E. distans* Arg.-Touv. методом главных компонент: А – экземпляры *E. helleborine* subsp. *tremolsii*, определенные как *E. turcica* Kreutz; В – экземпляры *E. helleborine* subsp. *tremolsii*, определенные как *E. helleborine* subsp. *levantina* Kreutz, Óvári et Shifman; С – *E. distans*.

*folia* subsp. *purpurata* (Sm.) K. Richt. 1890, Pl. Eur. 1: 284. ≡ *Helleborine purpurata* (Sm.) Druce, 1909, J. Bot. 47: 28.

Holotypus: Великобритания: «in a wood near the Noris farm, at Leigh, Worcestershire. VI 1807. C. Abbot s. n.» (LINN-HS1395.7!).

Epitypus (Jakubská-Busse et al., 2017, Acta Soc. Bot. Poloniae, 86(1): 3536): Германия: «Siegertshofen. Rand einer Firstenwalder. 560 m. 1 IX 1912. A. Fuchs 54» (M257866!).

**Распространение в России:** европейская часть (Калининградская область) (Gubareva et al., 1999; АНО, 2011). Указания для Крыма (Efimov, 2008b) следует считать ошибочными (Fateryga et al., 2014; Fateryga, Kreutz, 2014; Kreutz et al., 2018).

**Общее распространение:** Западная (кроме севера Британских островов и юга Пиренейского полуострова), Северная (Дания), Южная (кроме южной Греции) и Восточная Европа до Правобережной Украины (Govaerts et al., 2005–2018; АНО, 2011).

### Группа *Epipactis leptochila*

*Epipactis leptochila* (Godfery) Godfery subsp. *leptochila*

*Epipactis viridiflora* var. *leptochila* Godfery, 1919, J. Bot. 57: 38. ≡ *Epipactis leptochila* (Godfery) Godfery, 1921, J. Bot. 59: 146–147. ≡ *Helleborine latifolia* subvar. *leptochila* (Godfery) Graber, 1923

publ. 1924, Mitt. Bot. Mus. Univ. Zürich, 98: 192. ≡ *Helleborine leptochila* (Godfery) Druce, 1924 publ. 1925, Rep. Bot. Soc. Exch. Club Brit. Isles, 7(4): 741. ≡ *Helleborine latifolia* subsp. *leptochila* (Godfery) Soó, 1927, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 24: 35. ≡ *Epipactis muelleri* var. *leptochila* (Godfery) P. D. Sell, 1996, Fl. Gr. Brit. Ireland, 5: 364.

Lectotypus (H. A. Pedersen, 2011, Nordic J. Bot. 29(2): 182): Великобритания (по H. A. Pedersen, l. c.): «England, Surrey, Horsley near Guildford. 29 VII 1918. M. J. Godfery s. n.» (BM000052597).

**Распространение в России:** Крым (Fateryga et al., 2015), Северный Кавказ (Краснодарский край) (Fateryga et al., 2018).

**Общее распространение:** Западная (Великобритания, Франция, Бельгия, Люксембург, Швейцария, Германия, Австрия), Северная (Дания), Южная (Испания, Италия, Словения, Греция) и Восточная (Чехия, Словакия, Венгрия) Европа (Govaerts et al., 2005–2018; АНО, 2011), Закавказье (Грузия) (Akhalkatsi et al., 2003).

### *Epipactis leptochila* subsp. *neglecta* Kümpel

*Epipactis leptochila* subsp. *neglecta* Kümpel, 1982, Mitt. Arbeitskreises Heimische Orchideen, 11: 29. ≡ *Epipactis neglecta* (Kümpel) Kümpel, 1996, Die wildwachsenden Orchideen der Rhön: 67. ≡ *Epipactis leptochila* var. *neglecta* (Kümpel) Gévaudan, 1999, Naturalistes Belges, 80(3): 367.

Neotypus (Kümpel, 1986 publ. 1987, Mitt. Arbeitskreises Heimische Orchideen, 15: 58): Германия: «Kahlen Berg b. Herpf (Kr. Mgn.). 20 VII 1985. H. Kümpel s. n.» (JE00005613!).

**Распространение в России:** Северный Кавказ (Краснодарский край) (Fateryga et al., 2018).

**Общее распространение:** Западная (Великобритания, Франция, Бельгия, Люксембург, Швейцария, Германия, Австрия), Южная (Италия, Словения, Хорватия, Сербия, Черногория, Греция) и Восточная (Чехия, Словакия, Венгрия) Европа (Govaerts et al., 2005–2018; АНО, 2011), Закавказье (Грузия) (Akhalkatsi et al., 2003).

### *Epipactis muelleri* Godfery

*Epipactis muelleri* Godfery, 1921, J. Bot. 59: 106. ≡ *Helleborine latifolia* subsp. *muelleri* (Godfery) Soó, 1927, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 24: 35. ≡ *Epipactis latifolia* var. *muelleri* (Godfery) Schltr. 1928, Monogr. Iconogr. Orchid. Eur. 1: 271. ≡ *Helleborine muelleri* (Godfery) Bech. 1936, Ber. Schweiz. Bot. Ges. 45: 266. ≡ *Epipactis helleborine* subsp. *muelleri* (Godfery) O. Bolòs, Masalles et Vigo, 1987 publ. 1988, Collect. Bot. (Barcelona), 17(1): 96.



Lectotypus (Kreutz in Fateryga et al., 2018, Phytotaxa, 358(3): 282): Франция: «Thorenc. 16 VII 1920. M. J. Godfery s. n.» (BM [рисунок Н. М. Godfery]!).

= *Epipactis muelleri* var. *saltuaria* Kreutz, 2009 publ. 2010, Ber. Arbeitskreis. Heimische Orchid. 26(2): 38.

Holotypus: Германия: «Hohes Venn/Eifel Rinnen. 29 VII 2000. С. А. J. Kreutz s. n.» (L0834897!).

**Распространение в России:** Крым (Fateryga et al., 2013), Северный Кавказ (Краснодарский край) (Fateryga et al., 2018).

**Общее распространение:** Западная (Франция, Бельгия, Люксембург, Нидерланды, Швейцария, Германия, Австрия), Южная (Испания, Италия, Словения, Хорватия, Сербия) и Восточная (Чехия, Словакия, Венгрия, Польша) Европа (Govaerts et al., 2005–2018; АНО, 2011; Djordjević, 2016).

**Замечания:** крымские и кавказские растения отличаются от западноевропейских меньшим размером цветков, более поздними сроками цветения и, как правило, более узким сочленением гипохилия с эпихилием; их конспецифичность с типовым *E. muelleri* остается под вопросом (Fateryga et al., 2013, 2018). Разновидность *E. muelleri* var. *saltuaria*, указанная для Крыма (Kreutz et al., 2018), рассматривается в «World Checklist of Selected Plant Families» как синоним номинативной разновидности (Govaerts et al., 2005–2018), с чем мы полностью согласны. Данная «разновидность» представляет собой всего лишь растения, выросшие в лесу, в то время как номинативная разновидность произрастает на лугах.

#### *Epipactis pontica* Taubenheim

*Epipactis pontica* Taubenheim, 1975, Orchidee (Hamburg), 26(2): 68. ≡ *Epipactis helleborine* subsp. *pontica* (Taubenheim) H. Sund. 1980, Europ. Medit. Orchid. ed. 3: 41, nom. inval. ≡ *Epipactis persica* subsp. *pontica* (Taubenheim) H. Baumann et R. Lorenz, 2005, J. Eur. Orch. 37(3): 711.

Holotypus: Турция: «Dorukhan geçidi, an der Straße von Mengen nach Devrek; Provinz Bolu-Türkei. Höhe 800–900 m. 1 VIII 1974. G. Taubenheim 74.343» (HEID700001!).

**Распространение в России:** Северный Кавказ (Краснодарский край) (Averyanova, 2013).

**Общее распространение:** Западная (Австрия), Южная (Италия, Словения, Хорватия, Греция) и Восточная (Чехия, Словакия, Венгрия, Болгария) Европа, Малая Азия, Закавказье (Грузия) (Govaerts et al., 2005–2018; АНО, 2011).

#### *Epipactis tangutica* Schltr.

*Epipactis tangutica* Schltr. 1919, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 4: 57. ≡ *Amesia tangutica* (Schltr.) Hu, 1925, Rhodora, 27: 106. ≡ *Helleborine tangutica* (Schltr.) Soó, 1929, Ann. Hist.-Nat. Mus. Natl. Hung. 26: 382. ≡ *Epipactis helleborine* var. *tangutica* (Schltr.) S. C. Chen et G. H. Zhu, 2003, Novon, 13(4): 423.

Lectotypus (Efimov, Verkhozina, 2014, Bot. Zhurn. (St. Petersburg), 99(1): 93): Китай: «China occidentalis. Regio Tangut (prov. Kansu). Ad fl. Hoangho supra loco Ha Gomi, 7000' s. m., canales irrigatoris [...]. 4 VII 1880. N. M. Przewalski 436» (LE!).

**Распространение в России:** Восточная Сибирь (Иркутская область, Республика Бурятия) (Efimov, Verkhozina, 2014).

**Общее распространение:** Средняя Азия (Узбекистан, Таджикистан), Северо-Западный, Северный и Юго-Западный Китай (Govaerts et al., 2005–2018; АНО, 2011; Efimov, Verkhozina, 2014).

**Замечания:** данный вид был впервые приведен для России как разновидность *E. helleborine* var. *tangutica*. По нашему мнению, этот таксон заслуживает ранга вида, так как отличается от *E. helleborine* целым набором существенных признаков, сближающих его с *E. leptochila* (меньшее число и меньшая длина листьев и вытянутый эпихилий).

#### Группа *Epipactis phyllanthes*

*Epipactis euxina* Fateryga, Popovich et Kreutz  
*Epipactis euxina* Fateryga, Popovich et Kreutz, 2018, Phytotaxa, 358(3): 279.

Holotypus: Россия: «Krasnodar Terr., Gelendzhik distr., vicinity of khutor Dhzankhot, Mt Svyataya Nina. 10 VI 2017. A. V. Fateryga, V. V. Fateryga, A. V. Popovich s. n.» (LE01040770!).

**Распространение в России:** Северный Кавказ (Краснодарский край) (Fateryga et al., 2018).

**Общее распространение:** эндемик.

#### *Epipactis persica* (Soó) Hausskn. ex Nannf.

*Helleborine persica* Soó, 1927, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 24: 36. ≡ *Epipactis persica* (Soó) Hausskn. ex Nannf. 1946, Bot. Not. 1946(1): 21. ≡ *Epipactis microphylla* subsp. *persica* (Soó) Hautz. 1976, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 115: 42. ≡ *Epipactis helleborine* subsp. *persica* (Soó) H. Sund. 1980, Europ. Medit. Orchid. ed. 3: 41, nom. inval.

Lectotypus (Hautzinger, 1976, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 115: 42): Иран: «In dit. urb. Sultanabad. 1898. Th. Strauss s. n.» (JE00007753!).

= *Epipactis helleborine* subsp. *transcaucasica* A. P. Khokhr. 1991, Byull. Moskovsk. Obshch. Isp. Prir., Otd. Biol. 96(4): 107.

Holotypus: Грузия: «Adzharia, distr. Keden-sis, opp. pagus Zhemna, pineto-quercetum siccum, schistosum. 5 VI 1990. A. P. Khokhrjakov, P. A. Khokhrjakov, S. Czitanava s. n.» (MW0591780!).

= *Epipactis taurica* Fateryga et Kreutz, 2012, J. Eur. Orch. 44(1): 201, **syn. nov.** ≡ *Epipactis persica* subsp. *taurica* (Fateryga et Kreutz) Fateryga et Kreutz, 2014, J. Eur. Orch. 46(2): 413.

Holotypus: Россия: «Крым, окр. Ялты, Ялтинский заповедник, склоны горы Лопата, сосняк коротконожковый. 9 VII 2011. А. В. Фатерыга s. n.» (CSAU!).

**Распространение в России:** Крым (Fateryga, Kreutz, 2012; Yena, 2012), Северный Кавказ (Краснодарский край, Республика Карачаево-Черкесия, Республика Адыгея, Республика Дагестан) (Khokhrjakov, 1991; Fateryga et al., 2018; новые находки).

**Материал по новым находкам:** «Адыгея, окр. г. Майкоп, буквый лес. 27 VI 2018. А. В. Фатерыга, П. Г. Ефимов» (MW, РНЕО); «Дагестан, Табасаранский р-н, 1 км к СВ от с. Татиль, буквый лес. 12 VI 2018. А. В. Фатерыга» (MW, РНЕО); «Дагестан, Табасаранский р-н, 1 км к СВ от с. Татиль, буквый лес, 21 VI 2018. А. В. Фатерыга, П. Г. Ефимов» (MW, РНЕО).

**Общее распространение:** Южная (Греция) и Восточная (Румыния) Европа, Малая Азия, Закавказье, Сирия, Ирак, Иран, Афганистан, Пакистан, Таджикистан (Govaerts et al., 2005–2018; Averyanov, 2006; АНО, 2011).

**Замечания:** *Epipactis helleborine* subsp. *transcaucasica* сведен в синонимы к *E. persica* в нашей предыдущей публикации (Fateryga et al., 2018). Что касается *E. persica* subsp. *taurica*, то этот «подвид» отличается от номинативного лишь более жесткими листьями (Fateryga, Kreutz, 2014). По нашему мнению, данный признак является следствием произрастания *E. persica* subsp. *taurica* в сосновых лесах и на остепненных склонах – более жарких и сухих местообитаниях, чем широколиственные леса, в которых произрастает *E. persica* subsp. *persica*. Очевидно, что это фенотипические различия, подобные таковым между *E. condensata* subsp. *condensata* и *E. condensata* subsp. *kuenkeleana* или между *E. turcica* и *E. helleborine* subsp. *levantina*. Таким образом, *E. persica* subsp. *taurica* должен быть объединен с номинативным подвидом.

## Заключение

На территории России на сегодняшний день достоверно установлено произрастание 15 видов и трех дополнительных подвидов рода *Epipactis*. Ключ к их определению (по живым цветущим растениям) приводится ниже. Дополнительные находки новых для флоры страны таксонов все еще возможны на территории Северного Кавказа, большая часть которой остается неисследованной в отношении видового состава данного рода.

### Ключ к определению видов и подвидов рода *Epipactis* флоры России

1. Гипохилий с двумя боковыми лопастями, внутри беловатый с розоватыми прожилками; эпихилий с более-менее закругленным вершинным краем; листья совершенно голые; корневище с удлинненными (более 2 см) междуузлиями (секция *Arthrochilium*) ..... 2
  - + Гипохилий цельный, внутри однотонный, темный; эпихилий с более-менее заостренным вершинным краем; листья хотя бы по краям с микроскопическими папиллами, заметными в микроскоп; корневище с укороченными (менее 2 см) междуузлиями (секция *Epipactis* s. str.) ..... 3
2. Ось соцветия и завязи густо опушены хорошо заметными невооруженным глазом волосками; эпихилий более-менее округлый (группа *E. palustris*) ..... *E. palustris*
  - + Ось соцветия и завязи голые или в едва заметных невооруженным глазом волосках; эпихилий с параллельными краями в основании и более-менее стреловидно расширенный к вершине (группа *E. veratrifolia*) ..... *E. thunbergii*
3. Ось соцветия, а иногда и завязи густо опушены хорошо заметными невооруженным глазом волосками ..... 4
  - + Ось соцветия и завязи голые или в едва заметных невооруженным глазом волосках (группа *E. phyllanthes*) ..... 17
4. Завязи опушены не менее густо, чем ось соцветия (группа *E. atrorubens*) ..... 5
  - + Завязи голые или в заметно более редких, чем на оси соцветия волосках ..... 8
5. Бугорки у основания эпихилия слиты в единую зубчато-морщинистую структуру сердцевидной формы; цветки мелкие (наружные листочки околоцветника менее 7 мм длиной), с хорошо выраженным ванильным или гвоздич-



- ным запахом; прилипальце всегда хорошо развито (по крайней мере, в недавно распустившихся цветках); листья различной длины ..... 6
- + Бугорки у основания эпихилия разделены продольным вдавлением, морщинистые, но не зубчатые; цветки крупнее (наружные листочки околоцветника более 7 мм длиной), с невнятным слабым запахом; прилипальце развито или отсутствует; листья всегда примерно равны по длине междуузлиям ..... 7
6. Цветки зеленые или беловато-зеленые; листья короче или не более чем в полтора раза длиннее междуузлий; растения Крыма и Северного Кавказа ..... *E. microphylla*
- + Цветки пурпурные (за исключением гипохромных форм); листья в несколько раз превышают по длине междуузлия; растения европейской части России, Урала и Западной Сибири ..... *E. atrorubens*
7. Прилипальце хорошо развито; эпихилий обычно от бледно-розового до ярко-розового, с хорошо выраженными бугорками в основании; завязи 3,5–4,5 мм шириной ..... *E. condensata*
- + Прилипальце отсутствует; эпихилий обычно от зеленовато-белого до грязно-розового, часто со слабо выступающими бугорками в основании; завязи 2,5–3,5 мм шириной ..... *E. krymmontana*
8. Клювик отсутствует, в результате чего поллинии уже на стадии бутона целиком выпадают из гнезд пыльника на рыльце; прилипальце отсутствует; эпихилий примерно равной длины и ширины, с двумя слабо выраженными бугорками в основании или почти плоский (группа *E. leptochila*) ..... *E. muelleri*
- + Клювик присутствует, поллинии не выпадают из гнезд пыльника на рыльце; прилипальце часто развито, если отсутствует, то длина эпихилия заметно (примерно в 1,5 раза) превышает его ширину, а бугорки в его основании хорошо развиты ..... 9
9. Эпихилий заметно (примерно в 1,5 раза) длиннее своей ширины; прилипальце развито не всегда (группа *E. leptochila*) ..... 10
- + Эпихилий обычно примерно равной длины и ширины, лишь у растений с Дальнего Востока несколько длиннее своей ширины; прилипальце всегда хорошо развито (по крайней мере, в недавно распустившихся цветках) ..... 12
10. Листья несколько короче, равны или едва длиннее междуузлий; прилипальце хорошо развито (по крайней мере, в недавно распустившихся цветках); эпихилий зеленоватый, его боковые края не отвернуты вверх; растения Восточной Сибири ..... *E. tangutica*
- + Листья обычно заметно длиннее междуузлий; прилипальце слабо развито или отсутствует; эпихилий от розовато-зеленого до бледно-розового, если иногда зеленоватый, то его боковые края отвернуты вверх; растения Крыма и Северного Кавказа ..... 11
11. Боковые края эпихилия отвернуты вверх; прилипальце обычно слабо развито; листья обычно желтовато-зеленые ..... *E. leptochila* subsp. *leptochila*
- + Боковые края эпихилия не отвернуты вверх; прилипальце обычно отсутствует; листья обычно ярко-зеленые ..... *E. leptochila* subsp. *neglecta*
12. Цветки мелкие (наружные листочки околоцветника менее 7 мм длиной); эпихилий с двумя слабо выраженными бугорками в основании или почти плоский, зеленый или зеленовато-белый (группа *E. leptochila*) ..... *E. pontica*
- + Цветки крупнее (наружные листочки околоцветника более 7 мм длиной); эпихилий обычно с двумя хорошо выраженными бугорками в основании, различной окраски ..... 13
13. Листья в несколько раз превышают по длине междуузлия; развитых стеблевых листьев 5–15; эпихилий от розовато-белого до малинового (группа *E. helleborine*) ..... 14
- + Листья несколько короче, равны или не более чем в полтора раза длиннее междуузлий; развитых стеблевых листьев 2–7; эпихилий обычно бледно-розовый (группа *E. purpurata*) ..... 16
14. Папиллы на краях листьев обычно длиннее своей ширины; эпихилий часто несколько длиннее своей ширины; растения Дальнего Востока ..... *E. helleborine* subsp. *papillosa*
- + Папиллы на краях листьев обычно короче своей ширины; эпихилий примерно равной длины и ширины; растения остальной территории России ..... 15
15. Цветки относительно мелкие (наружные листочки околоцветника менее 10 мм длиной), часто ярко окрашены (эпихилий от розовато-белого до малинового); растения Крыма и Северного Кавказа ..... *E. helleborine* subsp. *tremolsii*
- + Цветки крупнее (наружные листочки околоцветника более 10 мм длиной), обычно окрашены бледнее (эпихилий от розовато-белого до розового или бледно-кирпичного); растения европейской части России, Урала и Сибири ..... *E. helleborine* subsp. *helleborine*
16. Бугорки у основания эпихилия всегда хорошо выражены; эпихилий обычно бледнее

внутренних листочков околоцветника, имеющих красновато-зеленую окраску; стебель в верхней части зеленый; растения Крыма ..... *E. distans*

+ Бугорки у основания эпихилия часто более-менее сглажены; эпихилий обычно окрашен не бледнее внутренних листочков околоцветника, имеющих бледно-розовую или зеленовато-белую окраску; стебель в верхней части обычно с пурпурным оттенком; растения Калининградской области ..... *E. purpurata*

17. Длина цветоножки примерно равна длине завязи; длина эпихилия заметно (примерно в 1,5 раза) превышает его ширину; прилипальце слабо развито или отсутствует ..... *E. euxina*

+ Длина цветоножки в несколько раз меньше длины завязи; длина эпихилия обычно примерно равна его ширине; прилипальце хорошо развито (по крайней мере, в недавно распутившихся цветках) ..... *E. persica*

### Благодарности

Авторы признательны Петру Геннадьевичу Ефимову (Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия) и Карлу Кройтцу (Karel Kreutz, Naturalis Biodiversity Center, Лейден, Нидерланды) за ряд консультаций.

### REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- AHO (Arbeitskreis Heimische Orchideen Bayern e. V.) 2011. Einblicke in die Gattung *Epipactis*. URL: [http://www.aho-bayern.de/epipactis/fs\\_epipactis\\_1.html](http://www.aho-bayern.de/epipactis/fs_epipactis_1.html) (Accessed 18 March 2018).
- Akhalkatsi M., Kimeridze M., Künkele S., Lorenz R., Mosulishvili M. 2003. *Diversity and conservation of Georgian orchids*. CGS Ltd., Tbilisi, 40 pp.
- Averyanov L. V. 1994. Review of the species of the family Orchidaceae in the Caucasus flora. *Bot. Zhurn. (St. Petersburg)* 79(10): 108–127 [In Russian]. (Аверьянов Л. В. Обзор видов семейства Orchidaceae флоры Кавказа // Бот. журн., 1994. Т. 79, № 10. С. 108–127).
- Averyanov L. V. 2006. Orchidaceae Juss. In: *Caucasian flora conspectus*. Vol. 2. Ed. A. L. Takhtadjan. St. Petersburg University Press, St. Petersburg, 84–101 pp. [In Russian]. (Аверьянов Л. В. Orchidaceae Juss. // Конспект флоры Кавказа. Т. 2. Под ред. А. Л. Тахтаджяна. СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2006. С. 84–101).
- Averyanova E. A. 2013. *Epipactis pontica* Taubenheim – new species for the flora of Russia. *Turczaninowia* 16, 3: 38–43 [In Russian]. (Аверьянова Е. А. *Epipactis pontica* Taubenheim (Orchidaceae) – новый вид для флоры России // Turczaninowia, 2013. Т. 16, № 3. С. 38–43). DOI: 10.14258/turczaninowia.16.3.7
- Baumann H., Künkele S., Lorenz R. 2002. Taxonomische Liste der Orchideen Deutschlands. *J. Eur. Orch.* 34(1): 129–206.
- Baumann H., Lorenz R. 2005. Beiträge zur Taxonomie europäischer und mediterraner Orchideen. *J. Eur. Orch.* 37(3): 705–743.
- Brantjes N. B. M. 1981. Ant, bee and fly pollination in *Epipactis palustris* (L.) Crantz. *Acta Bot. Neerl.* 30(1/2): 59–68. DOI: 10.1111/j.1438-8677.1981.tb00387.x
- Brodmann J., Twele R., Francke W., Hölzler G., Zhang Q.-H., Ayasse M. 2008. Orchids mimic green-leaf volatiles to attract prey-hunting wasps for pollination. *Curr. Biol.* 18(10): 740–744. DOI: 10.1016/j.cub.2008.04.040
- Brullo S., Zimmitti A. 2014. *Epipactis hyblaea* (Orchidaceae; Epidendroideae; Neottieae) a new species from Sicily. *Phytotaxa* 186(1): 42–50. DOI: 10.11646/phytotaxa.186.1.3
- Burns-Balogh P., Szlachetko D. L., Dafni A. 1987. Evolution, pollination, and systematics of the tribe Neottieae (Orchidaceae). *Plant Syst. Evol.* 156(1/2): 91–115. DOI: 10.1007/BF00937204
- Chase M. W., Cameron K. M., Freudenstein J. V., Pridgeon A. M., Salazar G., van den Berg C., Schuiteman A. 2015. An updated classification of Orchidaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 177(2): 151–174. DOI: 10.1111/boj.12234
- Darwin C. 1862. *On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects and on the good effect of intercrossing*. John Murray, London, iv + 366 pp.
- Delforge P. 2016. *Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient*, 4<sup>e</sup> éd. Delachaux & Nistlé, Paris, 544 pp.
- Djordjević V. 2016. *Epipactis muelleri* (Orchidaceae – Neottieae), a species new to the flora of Serbia. *Phyton (Horn)* 56(2): 303–312. DOI: 10.12905/0380.phyton56(2)2016-0303
- Efimov P. G. 2004. Genus *Epipactis* Zinn (Orchidaceae) in the Russia. *Turczaninowia* 7, 3: 8–42 [In Russian]. (Ефимов П. Г. Род *Epipactis* Zinn (Orchidaceae) на территории России // Turczaninowia, 2004. Т. 7, № 3. С. 8–42).
- Efimov P. G. 2007. Taxonomic revision of the genus *Arthrochilium* (Orchidaceae). *Komarovia* 5(1): 25–37.
- Efimov P. G. 2008a. A hybrid orchid, *Epipactis* × *schmalhauseni* K. Richt. (*E. helleborine* × *E. atrorubens*) in Russia. *J. Eur. Orch.* 40(3): 545–562.
- Efimov P. G. 2008b. Notes on *Epipactis condensata*, *E. rechingeri* and *E. purpurata* (Orchidaceae) in the Caucasus and Crimea. *Willdenowia* 38(1): 71–80. DOI: 10.3372/wi.38.38104



- Efimov P. G., Verkhovina A. V.** 2014. *Epipactis helleborine* var. *tangutica* (Orchidaceae), a new taxon for the flora of Russia and Middle Asia. *Bot. Zhurn. (St. Petersburg)* 99(1): 91–95 [In Russian]. (**Ефимов П. Г., Верховина А. В.** *Epipactis helleborine* var. *tangutica* (Orchidaceae) – новый таксон для флоры России и Средней Азии // Бот. журн., 2014. Т. 99, № 1. С. 91–95).
- Ehlers B. K., Olesen J. M.** 1997. The fruit-wasps rout to toxic nectar in *Epipactis* orchids? *Flora* 192(3): 223–229. DOI: 10.1016/S0367-2530(17)30787-9
- Fateryga A. V.** 2015. Dremlik redkolistnyy. In: *Red book of the Republic of Crimea. Plants, algae and fungi*. Eds. A. V. Yena, A. V. Fateryga. Aerial, Simferopol, p. 125 [In Russian]. (**Фатерыга А. В.** Дремлик редколиственный // Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы. Под ред. А. В. Ены и А. В. Фатерыги. Симферополь: Ариал, 2015. С. 125).
- Fateryga A. V., Ivanov S. P.** 2012. Pollination ecology of the species from the genus *Epipactis* (Orchidaceae) in the Crimea. *Ekosistemy, ikh optimizatsiya i okhrana [Optimization and Protection of Ecosystems]* (Simferopol) 6: 136–150 [In Russian]. (**Фатерыга А. В., Иванов С. П.** Экология опыления видов рода *Epipactis* (Orchidaceae) в Крыму // Экосист. оптимизация охр., 2012. Вып. 6. С. 136–150).
- Fateryga A. V., Kreutz C. A. J.** 2012. A new *Epipactis* species from the Crimea, South Ukraine (Orchidaceae). *J. Eur. Orch.* 44(1): 199–206.
- Fateryga A. V., Kreutz C. A. J.** 2014. Checklist of the orchids of the Crimea (Orchidaceae). *J. Eur. Orch.* 46(2): 407–436.
- Fateryga A. V., Kreutz C. A. J., Fateryga V. V., Efimov P. G.** 2014. *Epipactis krymmontana* (Orchidaceae), a new species endemic to the Crimean Mountains and notes on the related taxa in the Crimea and bordering Russian Caucasus. *Phytotaxa* 172(1): 22–30. DOI: 10.11646/phytotaxa.172.1.3
- Fateryga A. V., Popovich A. V., Fateryga V. V., Averyanova E. A., Kreutz C. A. J.** New data on the genus *Epipactis* (Orchidaceae) in the North Caucasus with description of a new species. *Phytotaxa* 358(3): 278–288. DOI: 10.11646/phytotaxa.358.3.5
- Fateryga V. V., Fateryga A. V., Svirin S. A.** 2015. *Epipactis leptochila* (Godfery) Godfery (Orchidaceae), a new species for the flora of Russia. *Turczaninowia* 18, 4: 36–40 [In Russian]. (**Фатерыга В. В., Фатерыга А. В., Свиринов С. А.** *Epipactis leptochila* (Godfery) Godfery (Orchidaceae) – новый вид для флоры России // Turczaninowia, 2015. Т. 18, № 4. С. 36–40). DOI: 10.14258/turczaninowia.18.4.4
- Fateryga V. V., Kreutz C. A. J., Fateryga A. V., Reinhardt J.** 2013. *Epipactis muelleri* Godfery (Orchidaceae), a new species for the flora of Ukraine. *Ukr. Bot. Zhurn.* 70(5): 652–654.
- Govaerts R., Bernet P., Kratochvil K., Gerlach G., Carr G., Alrich P., Pridgeon A. M., Pfahl J., Campacci M. A., Holland Baptista D., Tigges H., Shaw J., Cribb P., George A., Kreutz C. A. J., Wood J.** 2005–2018. World Checklist of Orchidaceae. Royal Botanic Gardens, Kew. URL: <http://apps.kew.org/wcsp/> (Accessed 14 March 2018).
- Gubareva I. Yu., Dedkov V. P., Napreyenko M. G., Petrova N. G., Sokolov A. A.** 1999. *Konspekt sosudistykh rasteniy Kaliningradskoy oblasti [Synopsis of vascular plants of the Kaliningrad Province]*. Kaliningrad State University Press, Kaliningrad, 107 pp. [In Russian]. (**Губарева И. Ю., Дедков В. П., Напреенко М. Г., Петрова Н. Г., Соколов А. А.** Конспект сосудистых растений Калининградской области. Калининград: Изд-во Калининградского гос. ун-та, 1999. 107 с.).
- Hahn W.** 2012. Auf den Spuren von Christian von Steven: Orchideen- und Bestäuberuntersuchungen im Krimgebirge 2011 und 2012. *Ber. Arbeitskreis. Heimische Orchid.* 29(2): 5–63.
- Hollingsworth P. M., Squirrell J., Hollingsworth M. L., Richards A. J., Bateman R. M.** 2006. Taxonomic complexity, conservation and recurrent origins of self-pollination in *Epipactis* (Orchidaceae). In: *Current taxonomic research on the British and European Flora*. Eds. J. Bailey, R. G. Ellis. BSBI, London, 27–44 pp.
- Jakubská A., Prządka D., Steininger M., Aniol-Kwiatkowska J., Kadej M.** 2005. Why do pollinators become “sluggish”? Nectar chemical constituents from *Epipactis helleborine* (L.) Crantz (Orchidaceae). *Applied Ecol. Environm. Res.* 3(2): 29–38. DOI: 10.15666/aer/0302\_029038
- Jakubská-Busse A., Gola E. M.** 2014. Validation of leaf undulation traits in the taxonomy of *Epipactis muelleri* Godfery, 1921 (Orchidaceae, Neottieae). *Plant Syst. Evol.* 300(7): 1707–1717. DOI: 10.1007/s00606-014-0996-x
- Jakubská-Busse A., Kadej M.** 2011. The pollination of *Epipactis* Zinn, 1757 (Orchidaceae) species in Central Europe – the significance of chemical attractants, floral morphology and concomitant insects. *Acta Soc. Bot. Poloniae* 80(1): 49–57. DOI: 10.5586/asbp.2011.007
- Jakubská-Busse A., Proćków J., Górniak M., Gola E. M.** 2012. Is *Epipactis pseudopurpurata* distinct from *E. purpurata* (Orchidaceae)? Evidence from morphology, anatomy, DNA and pollination biology. *Bot. J. Linn. Soc.* 170(2): 243–256. DOI: 10.1111/j.1095-8339.2012.01288.x
- Jakubská-Busse A., Żołubak E., Łobas Z., Gola E. M.** 2017. Leaf arrangements are invalid in the taxonomy of orchid species. *PeerJ* 5: e3609. DOI: 10.7717/peerj.3609
- Judd W.** 1971. Wasps (Vespidae) pollinating helleborine, *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, at Owen Sound, Ontario. *Proc. Entomol. Soc. Ontario* 102: 115–118.

- Khokhrjakov A. P.** 1991. New taxa of plants from the Caucasus. *Byulleten MOIP. Otdel biologicheskij* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series] 96, 4: 106–110 [In Russian]. (**Хохряков А. П.** Новые таксоны растений с Кавказа // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1991. Т. 96, № 4. С. 106–110).
- Klein E.** 1997. *Epipactis helleborine* (L.) Crantz subsp. *orbicularis* (Richter) Klein comb. nova, eine xerophile Unterart (Orchidaceae – Neottieae). *Phyton (Horn)* 37(1): 71–83.
- Kreutz C. A. J.** 1997. Zwei neue Orchideenarten aus der Türkei. *Eurorchis* 9: 48–76.
- Kreutz C. A. J.** 2010 (publ. 2011). Beitrag zur Kenntnis europäischer, mediterraner und vorderasiatischer Orchideen. *Ber. Arbeitskreis. Heimische Orchid.* 27(2): 171–236.
- Kreutz C. A. J., Fateryga A. V.** 2012. Two taxa of the genus *Epipactis* Zinn (Orchidaceae) new for the flora of Ukraine. *Ukr. Bot. Zhurn.* 69(5): 713–716.
- Kreutz C. A. J., Fateryga A. V., Ivanov S. P.** 2018. *Orchids of the Crimea*. Kreutz Publishers, Sint Geertruid, 576 pp.
- Nilsson L. A.** 1978. Pollination ecology of *Epipactis palustris* (L.) Crantz (Orchidaceae). *Bot. Not.* 131: 355–368.
- Notov A. A.** 2005. *Materialy k flore Tverskoy oblasti. Chast 1. Vysshiyе rasteniya* [Materials to the flora of the Tver Province. Part 1. Higher plants], 4<sup>th</sup> ed. Tver, 156 pp. [In Russian]. (**Нотов А. А.** Материалы к флоре Тверской области. Часть 1. Высшие растения. 4-я версия. Тверь, 2005. 156 с.).
- Popovich A. V.** 2017. New and rare species of vascular plants for the flora of Northwestern Caucasus. *Byulleten MOIP. Otdel biologicheskij* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series] 122, 3: 69–72 [In Russian]. (**Попович А. В.** Новые и редкие виды сосудистых растений флоры Северо-Западного Кавказа // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 2017. Т. 122, № 3. С. 69–72).
- Seregin A. P.** (ed.). 2018. Moscow University Herbarium (MW). Version 1.14. Lomonosov Moscow State University. Occurrence Dataset. URL: <https://doi.org/10.15468/cpnhec> (Accessed via GBIF.org 20 March 2018).
- Stöckl J., Brodmann J., Dafni A., Ayasse M., Hansson B. S.** 2011. Smells like aphids: orchid flowers mimic aphid alarm pheromones to attract hoverflies for pollination. *Proc. Roy. Soc. B* 278(1709): 1216–1222. DOI: 10.1098/rspb.2010.1770
- Suetsugu K.** 2013. Delayed autonomous self-pollination in two Japanese varieties of *Epipactis helleborine* (Orchidaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 173(4): 733–743. DOI: 10.1111/boj.12111
- Sugiura N.** 1996. Pollination of the orchid *Epipactis thunbergii* by syrphid flies (Diptera: Syrphidae). *Ecol. Res.* 11(3): 249–255. DOI: 10.1007/BF02347782
- Tranchida-Lombardo V., Cafasso D., Cristaudo A., Cozzolino S.** 2011. Phylogeographic patterns, genetic affinities and morphological differentiation between *Epipactis helleborine* and related lineages in a Mediterranean glacial refugium. *Ann. Bot. (Oxford)* 107(3): 427–436. DOI: 10.1093/aob/mcq256
- Yena A. V.** 2012. *Spontaneous flora of the Crimean Peninsula*. N. Orianda, Simferopol, 232 pp. [In Russian]. (**Ена А. В.** Природная флора Крымского полуострова. Симферополь: Н. Орианда, 2012. 232 с.).
- Zhou T., Jin X.-H.** 2018. Molecular systematics and the evolution of mycoheterotrophy of tribe *Neottieae* (Orchidaceae, Epidendroideae). In: *Plant diversity in Southeast Asia*. Eds. X.-H. Jin, Y.-M. Shui, Y.-H. Tan, M. Kang. *PhytoKeys* 94: 39–49. DOI: 10.3897/phytokeys.94.21346