

УДК 582.594.4:574.3(292.471)

Современное состояние ценопопуляции *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) в Крыму

Фатерыга В. В.

Карадагская научная станция имени Т. И. Вяземского – природный заповедник РАН – филиал Института биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН
Феодосия, Республика Крым, Россия
valentina_vt@mail.ru

Единственный известный современный локалитет *Cypripedium calceolus* L. в Крыму находится в окрестностях села Соколиное. Вид произрастает вдоль небольшого ручья на лесной прогалине с участием *Fagus sylvatica* L. и *Pinus sylvestris* L. Всего в составе сообщества в пределах ценопопуляции *C. calceolus* выявлено 32 вида сосудистых растений, из которых 2 вида относятся к древесному ярусу, 5 – к кустарниковому и 24 – к травяному. Численность ценопопуляции *C. calceolus* на сегодняшний день составляет 52 экземпляра: 4 ювенильных (7,7 %), 19 иматурных (36,5 %), 22 взрослых вегетативных (42,3 %) и 7 генеративных (13,5 %). Изученная ценопопуляция является нормальной полночленной с левосторонним типом онтогенетического спектра (с преобладанием взрослых вегетативных и иматурных растений), что характерно для ценопопуляций этого вида, произрастающих на границе ареала. В будущих исследованиях необходимо установить, происходит ли в крымской популяции опыление и семенное возобновление.

Ключевые слова: редкие виды, венерин башмачок настоящий, ценопопуляционная структура, фитоценотическая характеристика, Крымский полуостров.

ВВЕДЕНИЕ

В Крыму по последним данным произрастает 45 видов семейства орхидных (Фатерыга, 2019). Все они являются охраняемыми растениями и включены в Красную книгу Республики Крым (2016) и Красную книгу города Севастополя (2018). Более половины крымских видов орхидей (24) занесены также в Красную книгу Российской Федерации (2008) и шесть видов – в Приложение I Бернской конвенции (Appendix I – Strictly..., 2002). Однако для многих видов орхидей только этих мер недостаточно для обеспечения их полноценной охраны в Крыму. Прежде всего, это касается наиболее редких видов, имеющих статус находящихся под угрозой исчезновения. К ним относятся четыре вида: *Anacamptis laxiflora* subsp. *elegans* (Heuff.) Kuropatkin & Efimov, *Ophrys apifera* Huds., *Cypripedium calceolus* L. и *Epipogium aphyllum* Sw. (Красная книга..., 2016). Среди них особое внимание заслуживает *C. calceolus*. Известно, что это первая орхидея, взятая под охрану в мире (Блинова, 2003).

Cypripedium calceolus (венерин башмачок настоящий) – это бореальный евразийский вид, который произрастает в Европе (кроме крайнего юга и севера), на юге Сибири и Дальнего Востока, в Монголии, Северном Китае, Корее, Японии, на Сахалине (Аверьянов, 1999). Это многолетнее растение с ползучим корневищем. Стебель округлый, 20–60 см высотой, на вершине немного загнут. Листорасположение спиральное. Листьев 3–5, от эллиптических до широколанцетных. Они представлены тремя формациями: низовые (чешуевидные влагилищные), срединные и верхушечные (прицветники или брактеи). Соцветие обычно состоит из одного, реже двух очень крупных цветков. Листочки околоцветника от эллиптических до ланцетных, нижние наружные – сросшиеся между собой, остальные – свободные, коричневые; губа мешковидно вздутая, напоминает вид башмачка, от желто-зеленой до ярко-желтой. Завязь не скрученная (Денисова, Вахрамеева, 1978; Блинова, 2003; Красная книга..., 2016; Kreutz et al., 2018).

Цветет *C. calceolus* в Крыму в середине мая – середине июня (Kreutz et al., 2018). Цветки перекрестноопыляющиеся, безнектарные. Опыление осуществляется мелкими пчелами из рода *Andrena*, мелкими жуками и мухами, которых привлекает запах цветков. Уровень посещения цветков довольно низкий. Соответственно, уровень опыления и плодоношения

тоже низкий и составляет в среднем 15 %, но часто может быть равен нулю (Claessens, Kleunen, 2011). Плод – коробочка, длиной 2,5–4,5 см, по форме напоминающая огурец, содержащая несколько тысяч семян. Семенное размножение у *C. calceolus* слабое, и для прорастания семян необходимо присутствие определенных грибов. От прорастания семени до первого цветения, по оценкам разных авторов, проходит 15–20 лет (Денисова, Вахрамеева, 1978; Татаренко, 1996; Блинова, 2003). Размножение может происходить и вегетативным способом (в некоторых районах это основной способ размножения) за счет боковых спящих почек (Денисова, Вахрамеева, 1978).

Согласно литературным данным (Вульф, 1930; Kreutz et al., 2018) еще в начале прошлого века в Крыму было известно около 10–15 мест произрастания *C. calceolus*, приуроченных к западной части Крымских гор. Данный вид приурочен к тенистым буковым и буково-грабовым лесам, предпочитая произрастать вблизи небольших ручьев на высоте от 500 до 1100 м (Kreutz et al., 2018).

В настоящее время установлено лишь единственное место произрастания *C. calceolus* на горе Бойка (окр. с. Соколиное), которое впервые было выявлено в 2009 году П. Е. Евсеенковым (личное сообщение). Особые опасения вызывает нахождение его вблизи туристического маршрута (Kreutz et al., 2018). В связи с этим большой интерес представляет оценка современного состояния единственной известной в настоящее время ценопопуляции *C. calceolus* в Крыму, что и является целью данной работы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 2019 году в окрестностях села Соколиное (гора Бойка) на высоте 1000 м над уровнем моря. При описании сообщества в пределах ценопопуляции *C. calceolus* глазомерным способом определяли общее проективное покрытие травостоя (в процентах). Обилие и проективного покрытия каждого вида оценивали по 7-балльной шкале Ж. Браун-Бланке (Миркин, Розенберг, 1983). Для определения общей численности и возрастной структуры использовали метод сплошного пересчета особей. Учет проводили в период начала цветения *C. calceolus* – в конце мая. За счетную единицу принимали «условную особь» – парциальный побег.

Онтогенетические состояния определяли на основании диагностических ключей, разработанных для этого вида рядом авторов (Татаренко, 1996; Блинова, 2003; Железная, 2008; Фардеева и др., 2010; Марков, Тихомирова, 2016). В онтогенезе *C. calceolus* выделяли следующие онтогенетические состояния: ювенильное (*j*), имматурное (*im*), взрослое вегетативное (*v*) и генеративное (*g*) растения (рис. 1). Краткое описание каждого онтогенетического состояния приводится ниже.

Ювенильное растение (*j*). Высота надземной части побега – 2–6 см. Листьев срединной формации 1 (реже 2), длиной 2 см, шириной 0,5 см. Жилок 3.

Имматурное растение (*im*). Высота надземной части побега – 4–15 см. Листьев срединной формации 2–3, длиной 5–7 см, шириной 2–4 см. Жилок 10–20.

Взрослое вегетативное растение (*v*). Высота надземной части побега – 15–30 см. Листьев срединной формации 2–3, длиной 8–10 см, шириной 4–6 см. Жилок 20–30. К этой группе относили как виргинильные растения, так и временно нецветущие генеративные.

Генеративное растение (*g*). Высота надземной части побега – 20–40 см. Побег заканчивается одним (реже двумя) цветками. Листьев срединной формации 3–4, длиной 10–17 см, шириной 5–10 см. Жилок 30–40.

Проростки, субсенильные и сенильные растения не выделяли, поскольку первые являются трудноразличимой от ювенильных растений группой (Блинова, 2003), а последние две группы относятся к постгенеративному периоду, который в онтогенезе орхидных выражен слабо или отсутствует (Хапугин и др., 2014).

Структуру ценопопуляции *C. calceolus* изучали, используя классические методики (Уранов, 1975; Ценопопуляции растений, 1976, 1988). Названия растений приведены, преимущественно, согласно чеклисту А. В. Ены (2012).



Рис. 1. *Cypripedium calceolus* L. в окрестностях села Соколиное в Крыму

a – имматурное растение; *b* – взрослые вегетативные растения; *c* – генеративное (справа) и взрослое вегетативное растения.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследуемая ценопопуляция *C. calceolus* произрастала вдоль небольшого ручья на лесной прогалине среди букового леса с общим проективным покрытием травостоя около 30 % и участием 32 видов сосудистых растений (табл. 1). Рядом с ней пролегла туристическая тропа. В состав древостоя входили *Fagus sylvatica* L. (Fagaceae) и *Pinus sylvestris* L. (Pinaceae). Кустарниковый ярус формировали *Euonymus latifolia* (L.) Mill. (Celastraceae), *Crataegus* sp., *Malus sylvestris* (L.) Mill., *Rosa* sp., *Sorbus torminalis* (L.) Crantz и *Sorbus aucuparia* L. (Rosaceae). Остальные 24 вида сосудистых растений (табл. 1) входили в состав травяного яруса. Кроме *C. calceolus*, здесь отмечено еще 4 вида из семейства Orchidaceae: *Cephalanthera rubra* (L.) Rich., *Corallorhiza trifida* Châtel., *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. и *Neottia ovata* (L.) Bluff & Fingerh.

Таблица 1

Видовой состав и обилие (в баллах) сосудистых растений в месте произрастания *Cypripedium calceolus* L. в окрестностях села Соколиное

Таксон	Обилие	Таксон	Обилие
<i>Fagus sylvatica</i> L.	1	<i>Lathyrus laxiflorus</i> (Desf.) O. Kuntze	+
<i>Pinus sylvestris</i> L.	r	<i>Piptatherum virescens</i> (Trin.) Boiss.	+
<i>Crataegus</i> sp.	r	<i>Primula vulgaris</i> Huds.	+
<i>Euonymus latifolia</i> (L.) Mill.	r	<i>Sanicula europea</i> L.	+
<i>Malus sylvestris</i> (L.) Mill.	r	<i>Trifolium</i> sp.	+
<i>Rosa</i> sp.	r	<i>Viola sieheana</i> W. Beck	+
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	r	<i>Cephalanthera rubra</i> (L.) Rich.	r
<i>Sorbus torminalis</i> (L.) Crantz	r	<i>Corallorhiza trifida</i> Châtel.	r
<i>Convallaria majalis</i> L.	1	<i>Galanthus plicatus</i> M. Bieb.	r
<i>Salvia glutinosa</i> L.	1	<i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Br.	r
<i>Solidago virgaurea</i> L.	1	<i>Hedera helix</i> L.	r
<i>Alchemilla</i> sp.	+	<i>Neottia ovata</i> (L.) Bluff & Fingerh.	r
<i>Carex digitata</i> L.	+	<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	r
<i>Cypripedium calceolus</i> L.	+	<i>Plantago media</i> L.	r
<i>Euphorbia tauricola</i> Prokh.	+	<i>Platanthera chlorantha</i> (Cust.) Rehb.	r
<i>Galium mollugo</i> L.	+	<i>Taraxacum</i> sp.	r

Ценопопуляция *C. calceolus* занимала небольшую площадь (около 300 м²) и включала два локальных участка, находящихся на некотором отдалении друг от друга. При этом часть ценопопуляции произрастала среди сомкнутого древостоя, а другая, бóльшая ее часть была приурочена к окнам в пологе древостоя с незначительным затенением от кустарникового яруса.

Общая численность ценопопуляции *C. calceolus* составила 52 особи. Из них ювенильное состояние (*j*) отмечали у 4 особей, имматурное (*im*) – у 19, взрослое вегетативное состояние (*v*) – у 22 и генеративное (*g*) – у 7 растений. Среди взрослых вегетативных растений у 4 особей отмечено наличие 4 срединных листьев, что, по мнению некоторых авторов (Фардеева и др., 2010; Марков, Тихомирова, 2016), относит их к временно нецветущим генеративным растениям. Последние, вне всякого сомнения, представляют собой потенциально генеративные особи, которые по каким-то причинам пропускают цветение в этом году.

Наличие ювенильных и имматурных растений в исследуемой ценопопуляции косвенно свидетельствует о протекании семенного возобновления. Тем не менее, по данному вопросу имеются противоречивые сведения. Так, большинство исследователей (Татаренко, 1996; Фардеева и др., 2010; Марков, Тихомирова, 2016; Горнова и др., 2018) утверждают, что ювенильные и имматурные растения имеют только семенную природу, и их наличие прямым образом говорит о семенном возобновлении в ценопопуляции. Однако существует альтернативное мнение (Железная, 2008), автор которого утверждает, что особенностью онтогенеза *C. calceolus* является наличие ювенильных, имматурных и виргинильных растений разного происхождения, в том числе, образующихся в результате вегетативного размножения генеративных растений. Развиваются они в неблагоприятных условиях освещенности и почвенного увлажнения, а также при повреждениях растений роющими животными. Идентифицировать то или иное происхождение прегенеративного растения *C. calceolus* возможно только при анализе строения подземных органов, что в условиях Крыма является недопустимым, поскольку этот вид здесь находится под угрозой исчезновения. Для того чтобы установить потенциальную возможность семенного возобновления в крымской популяции, следует выяснить, как минимум, происходит ли в ней завязывание плодов.

В целом ценопопуляцию *C. calceolus* можно охарактеризовать как нормальную полночленную с левосторонним возрастным спектром, в котором преобладают взрослые вегетативные (42,3 %) и имматурные (36,5 %) растения. Доля ювенильных и генеративных растений была незначительна и составила 7,7 % и 13,5 %, соответственно. Имеются сведения, что такой тип онтогенетического спектра со значительным числом имматурных и абсолютным доминированием взрослых вегетативных растений характерен для ценопопуляций, находящихся на границе распространения вида (Блинова, 2003). Для подобных спектров характерно постоянное господство только одной, негенеративной группы, незначительное участие генеративной группы, ответственной за семенное возобновление, и, как следствие, очень низкий процент ювенильных растений. По мнению И. В. Блиновой (2003), для *C. calceolus* в центральной части ареала при благоприятных условиях характерен пропорциональный базовый спектр, при котором прегенеративная и генеративная группы стремятся к эквивалентному участию. Однако анализ литературных данных показал, что большинство исследованных ценопопуляций в центральной части ареала имеют однотипный и относительно стабильный правосторонний онтогенетический спектр с преобладанием виргинильных и генеративных групп особей (Железная, Евстигнеев, 2005; Железная, 2008; Фардеева и др., 2010; Хапугин и др., 2014; Марков, Тихомирова, 2016; Горнова и др., 2018), что в целом характерно для корневищных видов со сложным онтогенезом и неполным омоложением (Татаренко, 1996; Фардеева и др., 2010). Таким образом, утверждение о стремлении к эквивалентному участию всех групп, по-видимому, сильно преувеличено, поскольку в большинстве случаев доля ювенильных и имматурных растений очень незначительна или даже стремится к нулю. По мнению И. В. Татаренко (1996), базовый спектр *C. calceolus* имеет следующее соотношение возрастных групп: 0 : 8 : 44 : 48 (*j* : *im* : *v* : *g*), что подтверждается также рядом авторов (Железная, Евстигнеев, 2005;

Железная, 2008; Фардеева и др., 2010; Хапугин и др., 2014; Марков, Тихомирова, 2016; Горнова и др., 2018).

Для ценопопуляций *C. calceolus*, произрастающих в антропогенно преобразованных биотопах, характерен, как правило, левосторонний онтогенетический спектр с преобладанием вегетативных и имматурных растений (Железная, 2008; Попугаева, Османова, 2016). Подобный возрастной спектр, как уже было отмечено выше, характерен и для ценопопуляций этого вида, произрастающих на северной границе ареала (Блинова, 2003; Дровнина, Юровская, 2017; Пучнина, 2017). Существует мнение, что базовый спектр, характерный для *C. calceolus* в центре ареала, изменяется на его северной границе по причине лимитирующих факторов (низких температур и дефицита специфических опылителей) (Блинова, 2003). Исследуемая нами ценопопуляция *C. calceolus* в Крыму произрастает на южной границе ареала и вероятно тоже подвергается воздействию лимитирующих факторов (возможно, недостаток опылителей, засуха), что делает ее спектр сходным с другими популяциями вида, произрастающими на северной границе ареала.

Стоит отметить, что численность исследуемой ценопопуляции подвержена изменчивости. По наблюдениям А. В. Фатерыги (личное сообщение) в 2012 году число генеративных растений составило 12 экземпляров, а в 2014 – 18 (прегенеративные растения им учтены не были). Таким образом, в 2019 году, по сравнению с предыдущими годами наблюдений, было выявлено самое низкое число генеративных растений.

В работе М. В. Горновой с соавторами (2018) установлено, что минимальная численность самовозобновляющейся ценопопуляции *C. calceolus* должна составлять не менее 24 растений, а минимальная площадь – не менее 4 м². Таким образом, несмотря на относительно низкую численность, ценопопуляция *C. calceolus* в окрестностях села Соколиное в настоящее время способна к самовоспроизведению и находится в относительно стабильном устойчивом состоянии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Необходим дальнейший мониторинг численности и структуры популяции *C. calceolus* в единственном известном месте произрастания этого вида в Крыму. Кроме того, в будущих исследованиях очень важно установить, происходит ли опыление цветков и завязывание плодов, а также выявить круг опылителей крымской популяции. Также необходимо продолжить поиск новых современных мест произрастания *C. calceolus* в Крыму.

Благодарности. Автор признательна С. А. Свиринову (Севастополь) и А. В. Фатерыге (Карадагская научная станция имени Т. И. Вяземского – природный заповедник РАН – филиал Института биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН, Феодосия) за помощь в сборе материала.

Исследования выполнены в рамках темы государственного задания (№ АААА-А19-119012490044-3).

Список литературы

- Аверьянов Л. В. Род башмачок – *Cypripedium* (Orchidaceae) на территории России // Turczaninowia. – 1999. – Т. 2, № 2. – С. 5–40.
- Блинова И. В. Онтогенетическая структура и динамика популяций *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) в разных частях ареала вида // Ботанический журнал. – 2003. – Т. 88, № 6. – С. 36–47.
- Вульф Е. В. Флора Крыма. – Л.: Издание Никитского ботанического сада, 1930. – Т. 1, вып. 3. – 126 с.
- Горнова М. В., Евстигнеев О. И., Горнов А. В., Ручинская Е. В. Состояние ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae) в Брянской области // Бюллетень Брянского отделения РБО. – 2018. – № 4. – С. 19–29.
- Денисова Л. В., Вахрамеева М. Г. Род башмачок (венерин башмачок) – *Cypripedium* L. // Биологическая флора Московской области / [Под. ред. Т. А. Работнова]. – М.: Изд-во Московского университета, 1978. – Вып. 4. – С. 62–70.

Дровнина С. И., Юровская Л. И. Особенности ценопопуляции *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae) на севере озера Коломенское в Каргопольском секторе Кенозерского национального парка // Мордовский заповедник. – 2017. – № 13. – С. 16–18.

Ена А. В. Природная флора Крымского полуострова. – Симферополь: Н. Орианда, 2012. – 232 с.

Железная Е. Л. Особенности популяционной биологии некоторых видов орхидных в разных типах фитоценозов (на примере Московской и Брянской областей): автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 2008. – 20 с.

Железная Е. Л., Евстигнеев О. И. Состояние популяций башмачка настоящего в Брянской области // Изучение и охрана биологического разнообразия Брянской области. Материалы по ведению Красной книги Брянской области. – Трубчевск: Кириллица, 2005. – Т. 1. – С. 104–109.

Красная книга города Севастополя. – Калининград; Севастополь: РОСТ-ДООАФК, 2018. – 432 с.

Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы / [Ред. А. В. Ена, А. В. Фатерыга]. – Издание второе. – Симферополь: Ариал, 2016. – 480 с.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 885 с.

Марков М. В., Тихомирова Е. Д. 2016 Оценка состояния популяции редкой уязвимой орхидеи башмачка настоящего в Старицком районе Тверской области // Вестник Тверского государственного университета. Сер. «География и геоэкология». – 2016. – № 2. – С. 176–192.

Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Толковый словарь современной фитоценологии. – М.: Наука, 1983. – 134 с.

Попугаева Т. А., Османова Г. О. Онтогенетическая структура ценопопуляций башмачка настоящего *Cypripedium calceolus* (L.) в окрестностях деревни Коркатово // Альманах мировой науки. – 2016. – № 2–1. – С. 23–24.

Пучнина Л. В. Состояние популяций *Calypso bulbosa* и *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) в Пинежском заповеднике // Nature Conservation Research. Заповедная наука. – 2017. – Т. 2, suppl. 1. – С. 125–150.

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

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. – 1975. – № 2. – С. 7–34.

Фардеева М. Б., Чижикова Н. А., Красильникова О. В. Многолетняя динамика онтогенетической и пространственной структуры ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. // Ученые записки Казанского университета. Сер. «Естественные науки». – 2010. – Т. 152, № 3. – С. 159–173.

Фатерыга А. В. 2019. Новый чеклист орхидных (Orchidaceae) флоры Крыма // Экосистемы. – 2019. – Вып. 17. – С. 38–43.

Хапугин А. А., Семчук А. А., Силаева Т. Б., Чугунов Г. Г. Сравнительная характеристика ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae, Monocotyledones) в республике Мордовия // Поволжский экологический журнал. – 2014. – № 3. – С. 403–410.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / [Ред. А. А. Уранов, Т. И. Серебрякова]. – М.: Наука, 1976. – 217 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / [Ред. Т. И. Серебрякова, Т. Г. Соколова]. – М.: Наука, 1988. – 184 с.

Appendix I – Strictly protected flora species // Convention on the conservation of European wildlife and natural habitats (Bern, 19.IX.1979) [Электронный ресурс]. – 2002. Режим доступа: <http://rm.coe.int/1680304354/> (дата обращения 12.01.2019).

Claessens J., Kleynen J. The flower of the European orchid. Form and function. – Voerendaal & Stein: Jean Claessens & Jacques Kleynen, 2011. – 440 p.

Kreutz C. A. J., Fateryga A. V., Ivanov S. P. Orchids of the Crimea. – Sint Geertruid: Kreutz Publishers, 2018. – 576 p.

Fateryga V. V. Modern state of the coenopopulation of *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) in the Crimea // Ekosistemy. 2019. Iss. 20. P. 76–81.

The only known modern locality of *Cypripedium calceolus* L. in the Crimea is situated in the vicinity of Sokolinoye. The species is growing along a small stream on a forest gap with participation of *Fagus sylvatica* L. and *Pinus sylvestris* L. A total of 32 vascular plant species were revealed in the community within the limits of the coenopopulation of *C. calceolus*; 2 of them belong to the tree layer, 5 ones to the bush layer, and 24 ones to the grass layer. The coenopopulation size of *C. calceolus* currently amounts 52 specimens: 4 juvenile ones (7.7 %), 19 immature (36.5 %), 22 mature vegetative (42.3 %), and 7 generative plants (13.5 %). Studied coenopopulation is normal full component, with left-hand type of ontogenetic spectrum (with predomination of mature vegetative and immature plants). Such a type of the ontogenetic spectrum is peculiar to coenopopulations of the species at the edge of its distributional range. It is necessary to establish in further research whether pollination and seed reproduction occur in the Crimean population.

Key words: rare species, Lady's Slipper Orchid, coenopopulation structure, phytocoenotic characteristic, Crimean Peninsula.

Поступила в редакцию 30.09.19