

Т. Ю. Дьячкова, С. Н. Милевская, С. Б. Скороходова

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS* (ORCHIDACEAE) В ЗАПОВЕДНИКЕ «КИВАЧ» (КАРЕЛИЯ)

T. U. DYACHKOVA, S. N. MYLEVSKAYA, S. B. SKOROKHODOVA. DISTRIBUTION AND STATE OF *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS* (ORCHIDACEAE) COENOPULATIONS IN THE NATURE RESERVE «KIVACH» (KARELIA)

Излагаются материалы многолетних наблюдений за состоянием ценопопуляций *Cypripedium calceolus* в заповеднике «Кивач». На основе обобщения архивных и современных данных составлена фитоценоотека *C. calceolus*, изучено сезонное развитие растений, дана оценка состояния 3 ценопопуляций из 38 выявленных на территории заповедника. Исследованные ценопопуляции *C. calceolus* отличали по ряду популяционных признаков и морфологическим параметрам отдельных особей. В возрастном спектре отмечено преобладание взрослых вегетативных и генеративных растений. Доля ювенильных и имматурных растений составляет от 10 до 30 %.

Cypripedium calceolus L. — венерин башмачок настоящий из сем. *Orchidaceae* — одно из первых охраняемых растений в мире. В настоящее время вид занесен в Красные книги СССР, РСФСР, Украины, Белоруссии, стран Прибалтики и других стран Европы. Внесен вид также в Красную книгу Международного союза охраны природы. В «Красной книге Карелии» (1995) *C. calceolus* отнесен к категории 4 (J).

На территории Карелии *C. calceolus* встречается спорадически на севере и к югу от оз. Выгозеро; охраняется в заповедниках «Кивач», «Костомукшский», в национальном парке «Пааянярви».

C. calceolus — бореальный евразийский вид, произрастает в лиственных, смешанных, иногда в хвойных лесах, на облесенных болотах, редко встречается на травяных склонах и пойменных лугах. Короткокорневищный геофит, надземные побеги достигают высоты 25—55 см. Относится к I функциональному типу редких видов, к группе фитоценологических пациентов (Заугольнова и др., 1992), для которых характерны выраженный период старения, низкая или средняя семенная продуктивность и, как правило, правосторонний онтогенетический спектр. Для *C. calceolus* характерен длительный прегенеративный период (до 15—17 лет) и высокая степень стабильности популяций (Куль, 1988).

Распространение *C. calceolus* на территории Карелии и конкретно заповедника «Кивач» изучено. Следующий этап работы — оценка современного состояния ценопопуляции вида, так как для разработки любых форм охраны необходим анализ данных о стабильности и устойчивости его популяций с целью прогнозирования дальнейшего развития. Такая цель и была поставлена в начале работы. Одновременно мы попытались определить типы основных растительных сообществ с участием *C. calceolus* на территории заповедника. Для этого были использованы и обобщены материалы «Летописи Природы» заповедника, научных отчетов, материалы лесоустройства, карта растительности центральной и юго-восточной частей заповедника (рукопись, составитель Я. Л. Пааль, 1978 г.), а также данные картотеки, где регистрировались находки всех сотрудников заповедника, за что авторы выражают им большую благодарность.

Особенности популяционной биологии и сезонное развитие *C. calceolus* изучались в Московской обл. (Денисова, Вахрамеева, 1978, 1980), Мурманской обл. (Воробьева, 1980; Воробьева, Москвичева, 1987; Блинова, 1995), Белоруссии (Моисеева, Лознуха, 1980; Ставровская, 1984), Сибири (Елагин, 1980; Очиров, Бардонова, 1988), Эстонии (Куль, 1988; Kull, Kull, 1991; Kull, 1995). В Карелии такая работа проводится впервые.

Исследования начаты в 1994 г. Основные ассоциации, к которым приурочены ценопопуляции *C. calceolus*, выделяли на доминантной основе. Ценопопуляции изучали, руководствуясь методикой наблюдений за ценопопуляциями редких видов (Программа и методика..., 1986). Состояние популяций оценивали по совокупности морфологических признаков (высоте, числу листьев на побеге, числу цветков в соцветии, числу созревших коробочек на одно растение, линейным размерам элементов цветка) и популяционных (численности и возрастной структуре) (Заугольнова и др., 1993). Пробные площадки заложены в разных типах фитоценозов (размер площадки определялся площадью, занимаемой ценопопуляцией *C. calceolus*). Отнесение растений к определенной возрастной группе (ювенильные, имматурные, виргинильные, генеративные, сенильные) проводили по морфологическим признакам надземных побегов (длине и ширине листовых пластинок, числу жилок, числу и форме листьев). Всходы, ведущие подземный образ жизни, не учитывались.

Результаты исследования

На территории заповедника выявлено 38 ценопопуляций *C. calceolus* (рис. 1). Встречаемость *C. calceolus* довольно высокая, вид произрастает во всех типах ландшафтов заповедника (Тихомиров, 1988). Обобщение имеющихся архивных материалов и новых данных по геоботанической характеристике местообитаний *C. calceolus* позволили составить его фитоценотеку. Выделено 10 ассоциаций, к которым приурочены ценопопуляции (табл. 1). Наиболее распространенными являются следующие: *Betula pubescens*¹ + *Picea abies*—*Vaccinium myrtillus* + *Myxtoherbo*

¹ Названия видов даны по сводке С. К. Черепанова (1981).

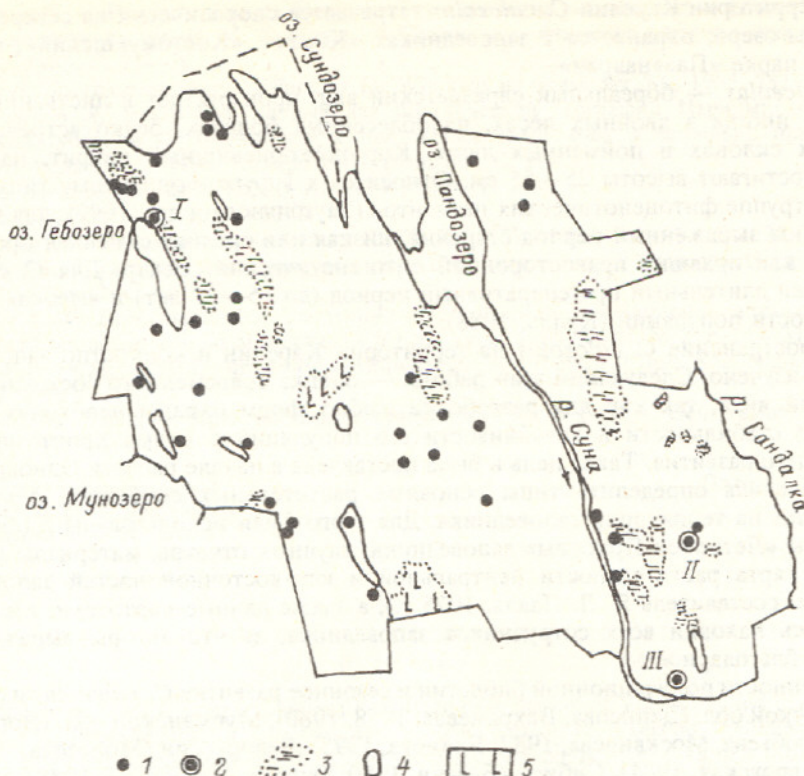


Рис. 1. Местонахождения ценопопуляций *Cyripedium calceolus* на территории заповедника «Кивач». 1 — выявленные ценопопуляции; 2 — исследованные ценопопуляции; 3 — безлесные болотные массивы; 4 — озера и озёрки; 5 — облесенные болота.

ТАБЛИЦА 1
Ценокомплекс *Cyripedium calceolus* на территории заповедника «Кивач»

Ассоциации	Число описаний
<i>Picea abies</i> + <i>Betula pubescens</i> — <i>Vaccinium myrtillus</i> — <i>Sphagnum</i> sp. + <i>Hylocomium splendens</i>	3
<i>Picea abies</i> + <i>Betula pubescens</i> — <i>Filipendula ulmaria</i>	6
<i>Picea abies</i> + <i>Betula pubescens</i> — <i>Filipendula ulmaria</i> — <i>Oxalis acetosella</i> — <i>Sphagnum</i> sp. + <i>Hylocomium splendens</i>	7
<i>Betula pubescens</i> + <i>Picea abies</i> — <i>Vaccinium myrtillus</i> + <i>Myxtoherbosa</i> — <i>Hylocomium splendens</i>	8
<i>Betula pubescens</i> + <i>Populus tremula</i> — <i>Myxtoherbosa</i> — <i>Oxalis acetosella</i> — <i>Pleurozium schreberi</i>	4
<i>Betula pubescens</i> + <i>Pinus sylvestris</i> — <i>Graminae</i> + <i>Herbosa</i>	4
<i>Populus tremula</i> + <i>Betula pubescens</i> — <i>Aegopodium podagraria</i>	1
<i>Pinus sylvestris</i> + <i>Betula pubescens</i> — <i>Phragmites australis</i> + <i>Carex</i> sp.— <i>Sphagnum</i> sp.	2
<i>Pinus sylvestris</i> + <i>Betula pubescens</i> — <i>Vaccinium myrtillus</i> — <i>Pleurozium schreberi</i>	2
<i>Pinus sylvestris</i> — <i>Phragmites australis</i> — <i>Sphagnum warnstorffii</i>	1

sa—*Hylocomium splendens*; *Picea abies* + *Betula pubescens*—*Filipendula ulmaria*—*Oxalis acetosella*—*Sphagnum* sp. + *Hylocomium splendens*; *Picea abies* + *Betula pubescens*—*Filipendula ulmaria*. Редко, но можно встретить *Cypripedium calceolus* на сфагновых болотах (ассоциация *Pinus sylvestris*—*Phragmites australis*—*Sphagnum warnstorffii*).

Геоботаническую характеристику пробных площадей приводим более подробно, далее в тексте при обсуждении результатов исследований будет даваться ссылка на пробные площади (пр. пл.).

Первая пробная площадь (I пр. пл.) заложена в древесно-тростниково-сфагновом ценозе на слабо облесенном болоте Рудное. Микрорельеф участка западинно-кочковатый, 80 % площади занимают кочки и 20 % травяно-гипновые западинки. Сомкнутость крон — 0.1, состав древостоя 4С2Е4Б. В составе древесного яруса *Pinus sylvestris* (максимальная высота 6 / средняя — 4 м), *Betula pubescens* (4/2.5 м) и *Picea abies* (6/3.5 м). На кочках доминируют *Phragmites australis*, *Vaccinium uliginosum*, *Oxycoccus palustris*, *Polygonum bistorta*, в меньшем обилии представлены *Molinia caerulea*, *Carex dioica* и *C. lasiocarpa*. Практически сплошной моховой покров сформирован *Sphagnum warnstorffii* и *S. angustifolium*. В узких западинах между кочками доминируют *Menyanthes trifoliata*, *Carex lasiocarpa* и *Drepanocladus intermedius*.

Вторая пробная площадь (II пр. пл.) находится в заболоченном ельнике логового типа. Микрорельеф кочковато-равнинный. Кочки до 30 см высотой занимают 20 %, ровные участки — 80 % площади. Сомкнутость крон — 0.4, состав древостоя 8Е2Б. Максимальная высота ели — 20 м, березы — 15 м. В подлеске в небольшом обилии встречаются *Sorbus aucuparia*, *Alnus incana*, *Ribes nigrum*, *Rosa acicularis*. Ценозы кочек представлены кустарничками *Vaccinium vitis-idaeus* и *V. myrtillus* и сфагновыми мхами *Sphagnum warnstorffii* и *S. magellanicum*. В растительном покрове ровных участков доминируют *Filipendula ulmaria*, *Equisetum fluviatile*, местами *Cypripedium calceolus*. Не так значительно представлены *Gymnocarpium dryopteris*, *Rubus saxatilis*, *Crepis paludosa*. Моховой покров в основном образует *Sphagnum warnstorffii*, небольшими куртинками встречаются *Mnium pseudopunctatum*, *Rhytidiadelphus triquetris*, *Ptilium crista-castrensis*.

Третья пробная площадь (III пр. пл.) заложена в полидоминантном разнотравном фитоценозе. Микрорельеф равнинный. Древесный ярус образуют *Pinus sylvestris*, *Betula pubescens*, *Picea abies*, *Populus tremula*; состав древостоя 3С2Е3Б2Ос. Максимальная высота сосны — до 27 м, березы — 22 м, ели — 20 м, осины — 28 м. Довольно обильно представлен подлесок из *Alnus incana*, *Sorbus aucuparia*, *Rubus idaeus*, *Rosa acicularis*. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют *Geranium sylvaticum*, *Convallaria majalis*; очень обилен *Cypripedium calceolus*. Значительно, но неравномерно, в сложении яруса участвуют *Calamagrostis arundinacea*, *Fragaria vesca*, *Pyrola rotundifolia*, *Maianthemum bifolium*. Из мхов очень небольшими пятнами (на всей пробной площади не более 5 %) около стволов деревьев встречаются *Rhytidiadelphus triquetris* и *Pleurozium schreberi*.

Специальные детальные фенологические наблюдения в ценопопуляциях не проводили. Для характеристики сезонного развития *Cypripedium calceolus* обобщены материалы многолетних фенологических маршрутов через данные пробные площади.

Вегетация *C. calceolus* в заповеднике начинается во второй декаде мая. В конце мая—начале июня в ценопопуляциях начинают появляться первые бутоны, сама фаза бутонизации длится 10—12 дней. По многолетним данным среднее время зацветания на II пр. пл. — 13 июня, на III пр. пл. — 9 июня. Самое раннее зацветание наблюдалось 6 июня и 29 мая соответственно, самое позднее — 19 и 15 июня. Массовое цветение отмечается в среднем через 4 дня после зацветания первых растений; продолжительность цветения ценопопуляции в разных местообитаниях составляет от 14 до 17 дней. Молодые растения заканчивают вегетацию в третьей декаде августа, плодоносящие вегетируют до октября. В целом период вегетации у *C. calceolus* длится 100—105 дней.

В более северных районах, в Кандалакшском заповеднике, даты наступления

ТАБЛИЦА 2

Морфологические показатели генеративных побегов
Cypripedium calceolus на разных пробных площадях

Показатели	Пробные площади		
	I	II	III
Высота генеративных побегов, см	24.5±2.3	38.5±2.1	40.3±1.9
Число листьев на одном побеге, шт.	4.8±0.1	4.0±0.1	3.9±0.1
Длина второго листа, см	11.6±0.8	14.8±0.9	15.1±0.6
Ширина второго листа, см	5.4±0.2	7.2±0.1	8.3±0.2
Длина губы, см	2.7±0.1	3.1±0.1	3.0±0.1
Ширина губы, см	1.5±0.1	1.6±0.1	2.2±0.1

основных фаз в разные годы запаздывают по сравнению с Карелией примерно на 10—16 дней (Воробьева, Москвичева, 1987). В Московской обл. вегетация *C. calceolus* начинается раньше на 8—10 дней, соответственно раньше наступают цветение и плодоношение (Денисова, Вахрамеева, 1978). В Красноярском крае период вегетации и продолжительность цветения значительно меньше (Елагин, 1980).

На I пр. пл. ценопопуляция *C. calceolus* представлена 5 отдельными клонами, находящимися друг от друга на расстоянии 0.5—1.5 м. Число побегов в клонах от 4 до 22. Общая численность ценопопуляции составляет 43 побега. Жизненный уровень невысокий. Средняя высота цветущих растений составляет 24.5 см. На одном побеге развивается 4—5 некрупных листа, длина второго листа в среднем не превышает 12 см, ширина — 5.4 см (табл. 2). Возрастной спектр неполноценный, ценопопуляция представлена только взрослыми растениями, ювенильных и имматурных растений не обнаружено.

Численность ценопопуляции на II пр. пл. — 152 побега. В клонах число побегов варьирует в пределах от 6 до 35. Побеги довольно мощные, средняя высота генеративных побегов — 38.5 см. Большинство побегов несут 4 листа, средняя длина второго листа — 14.8, ширина — 7.2 см (табл. 2). В данной ценопопуляции *C. calceolus* велика доля взрослых растений — 90 %, но в отличие от I пр. пл. в ценопопуляции есть молодые растения, их доля — 10 % (рис. 2).

Ценопопуляция на III пр. пл. отличается наибольшей численностью — 197 побегов. В клонах плотность побегов составляет от 25 до 65. По сравнению с двумя другими, в данной ценопопуляции молодые растения в возрастном спектре составляют

третью часть. Генеративных побегов 24 %, взрослых вегетативных — 47 % (рис. 2). Морфологические показатели генеративных растений незначительно отличаются от растущих на II пр. пл. (табл. 2).

Сопоставление морфологических полигонов *C. calceolus* в разных эко-топах наглядно демонстрирует выше-сказанное (рис. 3). Практически по всем морфологическим признакам

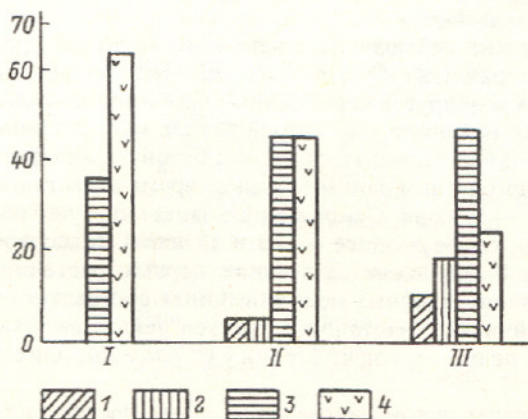


Рис. 2. Возрастные спектры *Cypripedium calceolus*.

I—III — пробные площади. 1—4 — возрастные группы растений: 1 — ювенильные; 2 — имматурные; 3 — виргинильные; 4 — генеративные. По вертикальной оси — количество особей, %.

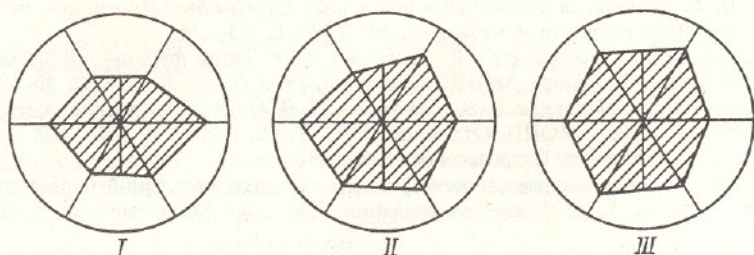
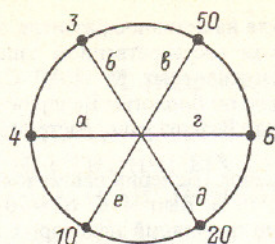


Рис. 3. Морфологические полигоны *Cypripedium calceolus*.

I—III — пробные площади. На масштабных осях: а — длина губы, см; б — ширина губы, см; в — высота генеративного побега, см; г — число листьев, шт., д — длина второго листа, см; е — ширина второго листа, см.

отличается ценопопуляция на слабо облесенном болоте. Цветущие растения характеризуются небольшой высотой и недлинными узкими листьями.

Закключение

В заповеднике «Кивач» *C. calceolus* встречается практически во всех природных ландшафтах в составе 10 типов растительных ассоциаций. Выявлено 38 ценопопуляций, отличающихся по численности, возрастной структуре и морфологическим признакам составляющих их особей. Многолетние наблюдения за сезонным развитием растений позволили определить средние и крайние даты основных фенофаз и их продолжительность. По сравнению с данными для других областей распространения вида (Мурманская, Московская области, Прибалтика, Сибирь) сезонное развитие *C. calceolus* на территории Карелии имеет свои особенности. Отличаются сроки наступления и продолжительность основных фенофаз.

Исследованные в разных фитоценозах ценопопуляции *C. calceolus* имеют некоторые отличия в возрастной структуре. Общая характерная особенность возрастных спектров — преобладание виргинильных и генеративных растений, доля ювенильных и имматурных растений составляет 10—30 %. Семенная продуктивность низкая, семена в коробочках созревают не более чем у 10 % цветущих растений. Растения, перешедшие в генеративное состояние, характеризуются средним или высоким уровнем жизненности. У двух ценопопуляций хорошо выражена способность к самоподдержанию в основном вегетативным путем. Исходя из проведенного анализа, состояние ценопопуляций на II и III пр. пл. в настоящее время можно оценить как довольно стабильное и на ближайшее будущее прогнозировать их устойчивость. Для прогнозов развития ценопопуляции на I пр. пл. необходимы повторные исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Блинова И. В. Эколого-биологические особенности некоторых представителей семейства *Orchidaceae* Мурманской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1995. 24 с.

Воробьева Е. Г. Влияние температуры воздуха на сезонное развитие популяций венерина башмачка и родиолы розовой в Кандалакшском государственном заповеднике // Сезонная ритмика редких и исчезающих видов растений и животных. М., 1980. С. 41—42.

Воробьева Е. Г., Москвичева Л. А. Материалы по биологии Венерина башмачка *Cypripedium calceolus* L. в Кандалакшском заповеднике // Редкие виды растений в заповедниках. М., 1987. С. 137—145.

Денисова Л. В., Вахрамеева М. Г. Род Башмачок (Венерин башмачок) — *Cypripedium* L. // Биологическая флора Московской области. М., 1978. Вып. 4. С. 62—70.

Денисова Л. Г., Вахрамеева М. Г. Состояние популяций некоторых декоративных орхидных на территориях различного хозяйственного использования // Охрана редких растений и фитоценозов. М., 1980. С. 49—53.

Елагин И. Н. Фенология исчезающих видов рода *Cypripedium* // Сезонная ритмика редких и исчезающих видов растений и животных. М., 1980. С. 23—24.

Заугольнова Л. Б., Никитина С. В., Денисова Л. В. Типы функционирования популяций редких видов растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 3. С. 80—91.

Заугольнова Л. Б., Денисова Л. В., Никитина С. В. Подходы к оценке состояния ценопопуляций растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 5. С. 100—108.

Красная книга Карелии. Петрозаводск, 1995. 286 с.

Куль Т. В. Количественные закономерности динамики популяций башмачка настоящего (*Cypripedium calceolus* L.) // Экология популяций. (Тез. докл. всесоюз. совещ. АН СССР). М., 1988. Ч. 1.

Моисеева А. Б., Лознуха И. В. Ритмы роста и развития некоторых редких видов флоры Белоруссии // Сезонная ритмика редких и исчезающих видов растений и животных. М., 1980. С. 61—62.

Очиров А., Бардонова Л. К. Структура ценопопуляций трех видов башмачков в Забайкалье // Экология популяций (Тез. докл. всесоюз. совещ. АН СССР). М., 1988. Ч. 1. С. 264—268.

Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР. М., 1986. 34 с.

Ставровская Л. А. Экологические характеристики *Cypripedium calceolus* в Березинском национальном парке // Национальные парки Белоруссии. Минск, 1984. С. 32—40.

Тихомиров А. А. Растительность и флора заповедника «Кивач» // Флористические исследования в Карелии. Петрозаводск, 1988. С. 62—95.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. С. 510.

Kull T. Flowering and fruit set in Estonian populations of *Cypripedium calceolus* L. (*Orchidaceae*) // Consortium Masingii. Tartu, 1995. P. 96—105.

Kull T., Kull K. Preliminary results from a study of populations of *Cypripedium calceolus* in Estonia // Population ecology of terrestrial orchids. Hague, 1991. P. 69—76.

Институт биологии КНЦ РАН
Петрозаводск
Государственный заповедник «Кивач»
Кондопога

Получено 30 IV 1996

SUMMARY

The materials of the long-term records on the state of *Cypripedium calceolus* populations in the Kivach Nature Reserve are presented. On the basis of archived materials and the new data obtained, the list of phytocoenoses with *C. calceolus* was compiled. The seasonal development of *C. calceolus* plants was studied. There were 38 coenopopulations found on the territory of the Reserve, 3 of them being comprehensively assessed. The coenopopulations investigated differed in both the number of populational characters and some morphological parameters of individual plants. Within the age spectrum of plants adult vegetative and generative individuals were dominated, a proportion of juvenile plants of *C. calceolus* varied from 10 to 30 %.