

УДК 581.14

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИИ РЕДКОЙ УЯЗВИМОЙ ОРХИДЕИ БАШМАЧКА НАСТОЯЩЕГО В СТАРИЦКОМ РАЙОНЕ ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ

М.В. Марков, Е.Д. Тихомирова

Тверской государственный университет, Тверь

Весной 2015 г. в пределах ООПТ «Щаповский овраг» Старицкого района проведено обследование популяции башмачка настоящего – редкого, декоративного и потому уязвимого вида, занесенного в ряд Красных книг, включая Красную книгу РФ и оба издания Красной книги Тверской области. Выявлены полночленность и уникально высокая численность популяции, убеждающие в благоприятности условий ее местообитания и действенности охранного режима. Обсуждаются объективные сложности анализа возрастных спектров в популяциях орхидных с гомоластным развитием побегов.

Ключевые слова: *орхидные, башмачок настоящий, природоохранный статус, популяция, возрастной спектр (спектр онтогенетических состояний)*

Число видов в обширном семействе орхидных составляет примерно 10% от общего числа (~250 тыс.) известных видов цветковых растений. Многие из видов семейства в силу их декоративности и особенностей биологии (микосимбиотрофности подземных проростков протокормов) перешли в разряд *редких, охраняемых и подлежащих тщательному мониторингу* на самом высоком международном уровне (IUCN, 1994, 2001). При этом даже в Западной Европе, где ведется подробный учет встречаемости видов в пределах квадратов 50×50 км, ощущается явный дефицит данных по редким видам растений, хотя настоящий период, по признанию специалистов, можно охарактеризовать как накопительный для информации по популяционной биологии орхидных [2].

Методика, рекомендованная IUCN как универсальная для оценки статуса редких и исчезающих видов растений, предполагает не только оценку сегодняшней *численности популяций*, но и *статистический прогноз* их развития, подготовленный по многолетним данным о динамике численности. Однако, даже в отношении наиболее изученных видов орхидных, каким является башмачок настоящий (*Cypripedium calceolus* L.), используемую разными исследователями методику нельзя признать универсальной. Из-за этого получаемые количественные данные очень трудно сравнивать между собой, хотя нельзя отрицать возрастания глубины наших знаний о функционировании популяций этого вида.

У растений, подобных многим орхидным, из-за гомобластного характера развития, т. е. сходства фитомеров, формирующихся на побеге, возрастная периодизация и выделение онтогенетических состояний заведомо сложны по нескольким объективным причинам:

1. Выделять онтогенетические (возрастные) состояния (ОС) приходится по *морфологическим признакам побега*, используемого в качестве счетной единицы при оценке численности популяций корневищных видов. Склонность таких видов (и, среди них, башмачка настоящего) к образованию *куртин* приводит подчас к соседству в составе одной куртины побегов, отличающихся морфологическими признаками, которые используют для выделения ОС. Например, в составе одной куртины у башмачка настоящего можно найти генеративные и (по совокупности других признаков) взрослые вегетативные побеги (Фардеева, Чижикова, Красильникова, 2010). Если учесть, что каждый побег живет всего один сезон, возникает проблема, как считать процент участия особей какого-либо ОС в спектре.

2. Морфологическое сходство фитомеров гомобластного (с однотипными по форме и структуре листьями) побега заставляет привлекать для выделения ОС *количественные признаки*: длину и ширину листа, и число листьев (иногда число жилок). Но количественным показателям свойственна *изменчивость и притом непрерывного характера*, а это порождает вопрос о достоверности выделения ОС, различия их друг от друга, а, стало быть, требует *применения статистики*. Статистика в свою очередь требует выборки достаточного объема, что, принимая во внимание редкость объекта, не всегда имеются в распоряжении исследователя. *Природоохранный статус* видов и необходимость применения только индеструктивных методов дополнительно регламентируют возможности исследователя.

3. Однотипность устройства побегов и необходимость оперировать количественными показателями провоцирует исследователя на параллельную *оценку жизненного состояния особей* (фактически, счетных единиц) или т. н. виталитета [12], и тогда статус популяции среди других популяций и ее перспективы представляются туманными.

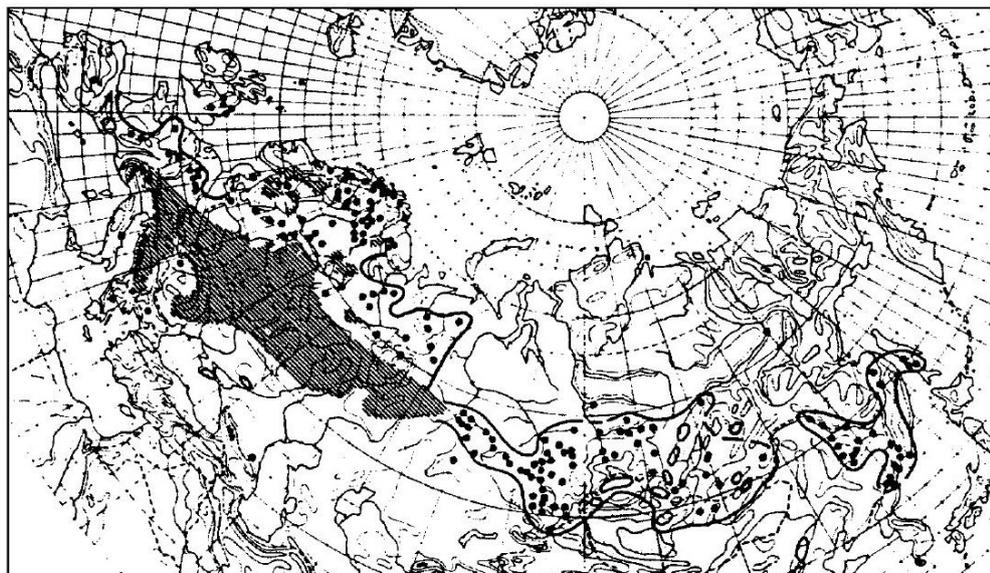
Целью настоящей работы был анализ структуры и численности популяции башмачка настоящего, проведенный весной (26-30 мая 2015 г.) в период цветения в пределах ООПТ «Щаповский овраг» Старицкого района Тверской области. В *задачи* входил анализ флористического состава фитоценоза, компонентом которого является изучаемая популяция; пространственной структуры исследованного популяционного локуса; подсчет активных, представленных фотосинтезирующими надземными органами, особей башмачка; определение их онтогенетического (возрастного) и жизненного состояния с построением соответствующих спектров.

Материалы и методы. Башмачок настоящий, или венерин башмачок (*Cypripedium calceolus* L.) – вид семейства Орхидных (*Orchidaceae*) (рис.1) по причине научно установленного сокращения его численности был занесен в Красную книгу СССР [3].



Р и с. 1. Мощные генеративные особи венерина башмачка настоящего *Cypripedium calceolus* L. с двумя цветками каждая (26.05.2015) на склоне Щаповского оврага

Позднее его включили в Красную книгу РСФСР в статусе **3г** – *редкого бореального вида* [4], имеющего значительный *общий ареал*, который охватывает большую часть Европы, включая Скандинавию (в Норвегии доходит до 70° с. ш.) и Балканский п-ов, а в Азии – территорию от Урала до Монголии, Японии, Китая (рис. 2), а в пределах России – на границе распространения этого вида [1]. Фигурирует он и в обоих изданиях Красной книги Тверской области [7], где ему также оставлен статус **3** – просто редкого вида [9].

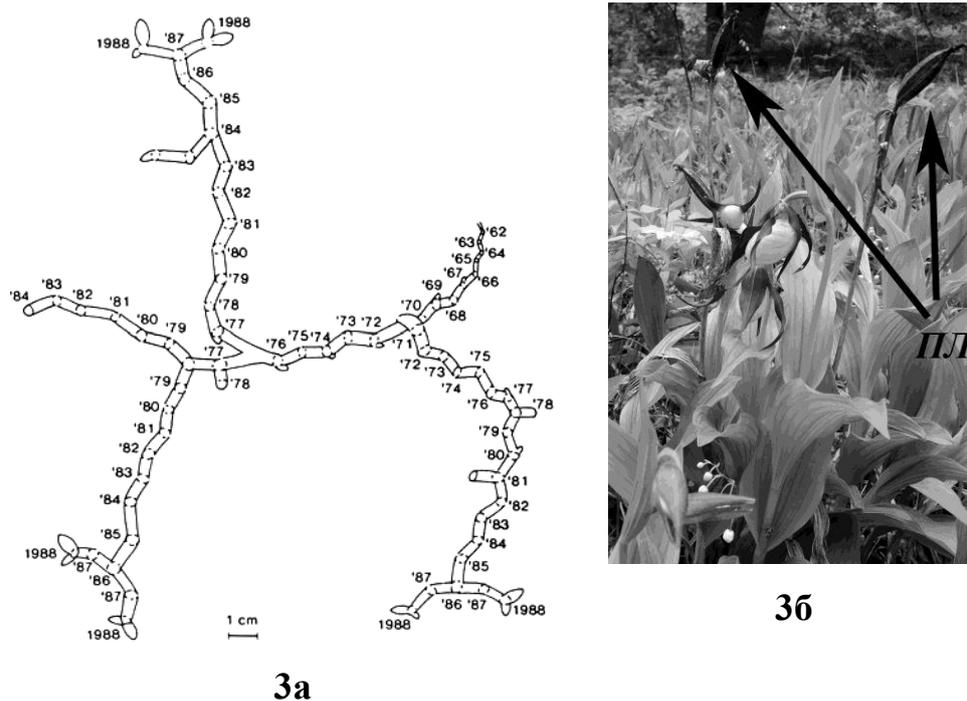


Р и с. 2. Распространение башмачка настоящего в Европе и Азии [14]

Это травянистое многолетнее поликарпическое растение, имеющее в почве на глубине около 10 см горизонтальное корневище до 6 мм в диаметре, которое усажено мясистыми извилистыми корнями до 2 мм в диаметре. Хоть башмачок из-за относительно небольших годовых приростов (около 1 см) и считается короткокорневищным растением [1], при отсутствии помех его генета способна формировать систему ветвящихся корневищ, общая длина которых может превышать 75 см (рис. 3а).

Стебель надземных побегов у него круглый в сечении, опушен железистыми волосками и достигает 20–60(70) см высоты. В основании побега расположено коричневое покрывало из буроватых чешуйчатых листьев. На удлиненной части побега имеется 3–5 овальных или продолговатых зеленых листьев с хорошо заметными жилками. Листья заостренные – (7)10–17(22) см длины, (3)5–7(10) см ширины, с обеих сторон и по краю немного волосистые, сверху светло-зеленые, а снизу бледные. Форма этих листьев и в пределах побега и на побегах, формируемых особью в разные годы, не меняется.

Е.С. Смирнова (1990) [10], предложившая различать у орхидных 9 форм роста, отнесла башмачок к VII форме роста, включающей корневищные растения с неутолщенными побегами, междуузлия которых по длине разновелики. Все междуузлия побега, несущего терминальное соцветие, равны по толщине и разновелики по длине, все длинные, кроме 2–3 самых нижних коротких.



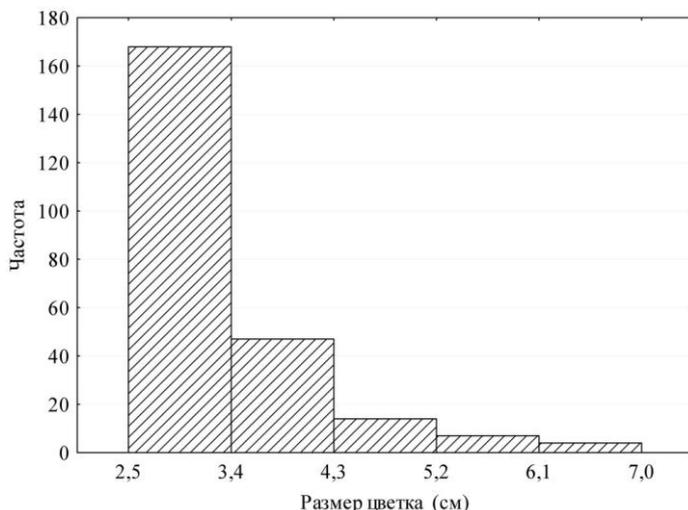
Р и с. 3.

- 3а.** Схема нарастания корневища ~26 летней особи-клона (=куртины) *Cypripedium calceolus* из сосняка в Эстонии с обозначением года (1962–1988) формирования остающихся на корневище и выходящих на поверхность покоящихся почек [15];
- 3б.** Сухие прошлогодние плоды (ПЛ)

Очень *крупные цветки* (рис. 4) венерина башмачка (диаметром от 25 до 70 мм) с листовидными ланцетными прицветниками, превышающими сами цветки, имеют темно-бурые листочки околоцветника и светло-желтую губу, с красноватыми крапинками внутри. Исключительная *декоративность* цветков нашей самой знаменитой и *рано цветущей орхидеи* делает ее заметной и потому уязвимой. Урон ее популяциям могут нанести любители сбора букетов, и, в еще большей степени, любители пересаживать красивые растения к себе в сад, без попытки вырастить их из семян, созревающих естественным образом в плодах.

Плод, имеющий длину до 3 см, диаметр около 1 см, и форму огурца содержит огромное число (6000–17000) семян. Сухие прошлогодние плоды на верхушках засохших побегов можно видеть весной рядом с цветущими побегами этого года (рис. 3б). Венерин башмачок настоящий по сравнению с другими северными орхидеями

имеет *самые крупные семена*, которые при этом все же очень мелки – объем семени составляет всего $0,02 \text{ мм}^3$ [16].



Р и с. 4. Гистограмма распределения по классам размера цветка (см) в популяции башмачка настоящего ($X = 3,4 \pm 0,05$; $N = 240$)

Обследованная нами популяция, в составе которой удалось найти 504 активных особи (счетные единицы), несомненно, уникальна по своей численности (для сравнения, в соседней Московской области максимальная по численности популяция имела в составе всего 63 активных особи) и по возможности применения статистики для ее анализа.

На 16 заложённых площадках (по 1 м^2) плотность колебалась в пределах от 14 до 50 при распределении близком к нормальному (рис. 5).

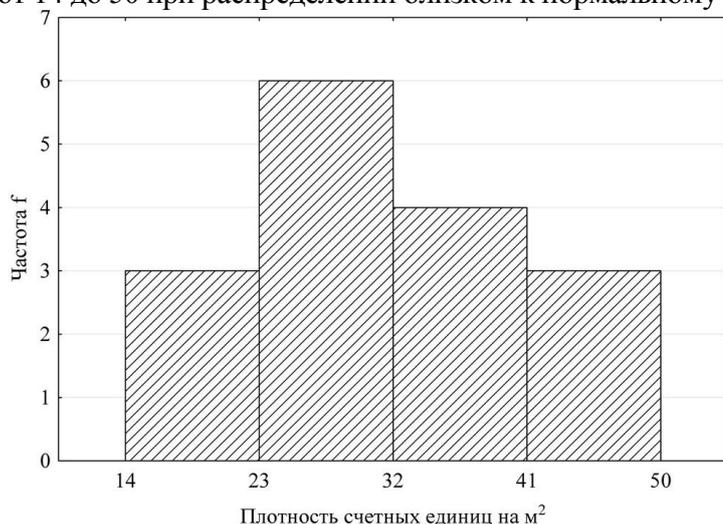


Рис. 5. Гистограмма распределения пробных площадок по классам плотности счетных единиц

Это свидетельствовало о присутствии в составе популяции как куртин, так и единичных побегов, большинство которых цвело или бутонизировало (рис. 6; 7). В составе одной куртины можно было насчитать от 11 до 20 побегов (счетных единиц). У каждой счетной единицы измеряли высоту (длину ортотропного побега), длину (L) и ширину (D) максимального по размерам листа, подсчитывали число листьев (N) как косвенный показатель возраста (онтогенетического состояния). Для интегральной оценки возрастного и жизненного состояния вычисляли индекс – произведение $N \times D \times L$.



Р и с. 6. Фрагмент популяции с куртинами (показаны белыми стрелками) и одиночными побегами (показаны черными стрелками)



Р и с. 7. Особь *Supripedium calceolus* в фазе бутонизации



Р и с. 8. Куртина башмачка настоящего из 18 цветущих побегов

Представляется весьма важной возможность использования этого интегрального показателя для определения возрастных состояний, поскольку число требуемых измерений минимально и степень нарушающего воздействия на популяцию, и ее местообитание в процессе измерения и подсчета тоже сведено к минимуму.

Результаты и их обсуждение. Флористический состав травяно-кустарничкового яруса фитоценоза с участием венерина башмачка в окрестностях ПП «*Овраг Щаповский*» в местообитании, которое представляет собой участок террасы реки Волги с произрастающим на нем елово-широколиственным лесом, включает следующие *семейства* (29) и *виды* (49) растений:

Страусник обыкновенный – *Matteuccia struthiopteris* (L.) Todaro (сем. Onocleaceae); Щитовник игольчатый – *Dryopteris carthusiana* (Vill.) Н.Р.Fuchs; Щ. мужской – *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott (сем. Aspidiceae), *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (сем. Dennstaedtiaceae); Хвощ лесной – *Equisetum sylvaticum* L. (сем. Equisetaceae); Борец высокий – *Aconitum septentrionale* Koelle; Лютик кашубский – *Ranunculus cassubicus* L.; Л. едкий – *Ranunculus acris* L.; Купальница европейская – *Tróllius europaéus* L.; Воронец колосистый – *Actaéa spicata* L.; *Hepatica nobilis* Mill; *Clematis recta* L. (сем. Ranunculaceae); Звездчатка дубравная – *Stellaria nemorum* L. (сем. Caryophyllaceae); Малина – *Ríbus idáeus* L.;

Костяника – *Rúbus saxátilis* L.; Гравилат речной – *Géum rivále* L. (сем. Rosaceae); Селезеночник – *Chrysosplénium alternifolium* (сем. Saxifragaceae); Горошек лесной – *Vicia sylvatica* L.; Чина весенняя – *Láthyrus vérnus* (L.) Bernh. (сем. Fabaceae); Хохлатка плотная – *Corydalis sólida* (L.) Clairv. (Papaveraceae); Медуница неясная – *Pulmonária obscura* Dumort. (сем. Boraginaceae); Копытень европейский – *Asarum europaéum* L. (сем. Aristolochiaceae); Бересклет бородавчатый – *Euonymus verrucosus* Scop. (сем. Celastraceae); Волчье лыко – *Dáphne mezéreum* L. (сем. Thymelaeaceae); Жимолость лесная – *Lonicera xylosteum* (сем. Caprifoliaceae); Первоцвет весенний – *Prímula veris* (сем. Primulaceae); Пролесник многолетний – *Mercuriális perénnis* (сем. Euphorbiaceae); Иван-чай узколистый – *Chamenerion angustifolium* (L.) Scop. (сем. Onagraceae); Фиалка удивительная – *Viola mirábilis* (сем. Violaceae); Коровяк медвежье-ухо – *Verbáscum thapsus* (сем. Scrophulariaceae); Зеленчук желтый – *Galeobdolon luteum* Huds.; Живучка ползучая – *Ajúga réptans* L.; Чистец лекарственный *Stachys officinalis* (L.) Franch. (сем. Labiatae); Подмаренник северный – *Galium boreale* L. (сем. Rubiaceae); Купырь лесной – *Anthriscus sylvéstris* (L.) Hoffm.; Дудник лесной – *Angélica sylvéstris* L.; Жабрица порезниковая – *Seseli libanotis* (L.) W.D.J. Koch; Бутень ароматный – *Chaerophýllum aromáticum* L.; Гладыш – *Laserpitium prutenicum* L.; Тмин – *Cárum carvi* L. (сем. Umbelliferae); Колокольчик рапунцелевидный – *Campanula rapunculoídes* L. К. широколистный – *C. latifolia* L. (сем. Campanulaceae); Василек шероховатый – *Centauréa scabiósa* (сем. Asteraceae); Ландыш – *Convallária majalis* L.; *Polygonatum multiflorum* (L.) All. *P. odoratum* (Mill.) Druce (сем. Convallariaceae); Осока пальчатая – *Carex digitata* L. (сем. Cyperaceae); Ожика волосистая – *Luzula pilosa* (L.) Willd. (сем. Juncaceae); Бор развесистый – *Milium effusum* L.; Перловник поникающий – *Mélica nutans* L. (сем. Gramineae). Можно видеть, что во флористическом списке соседствуют *бореальные и неморальные элементы*. Следует заметить также, что входящие в состав фитоценоза виды растений заметно отличаются по их отношению к содержанию Са: кальцефиты произрастают рядом с видами, относящимися к содержанию этого элемента безразлично.

М.Б. Фардеева [11] предложила выделять *онтогенетические (возрастные) состояния* в популяциях башмачка настоящего по числу листьев на побегах, характеризуя их количественными признаками (см. табл. 1) и полагая, не приводя статистических параметров, что различия между разными состояниями достоверны [12]. Однако в более поздних ее работах с соавторами [13] после констатации однотипности базовых спектров, построенных для двух разных лет (1994 и 2007 гг.) и имеющих правосторонний (центрированный) характер с преобладанием виргинильных и генеративных групп особей, предпочтение было отдано

изучению *пространственной*, а еще позже [12] – *виталитетной структуры*, а не спектру онтогенетических (возрастных) состояний.

Т а б л и ц а 1

Количественные признаки, использованные для выделения типов онтогенетических состояний у башмачка

(составлено на основании данных М.Б. Фардеевой [11])

Признаки	Ювениль- ные	Имматур- ные	Виргинильные			Молодые генератив- ные	Взрослые генератив- ные
	J	Im	V ₁	V ₂	V ₃	G1	G2
Высота побега	4,5 см	11 см	25 см	40 см	40 см	до 50 см	до 50 см
Длина листьев	до 3,0 см	до 9 см	до 12 см	до 18 см	18 см	18 см	18 см
Ширина листьев	1,2 см	до 4 см	6 см	9 см	10 см	10 см	11 см
Число листьев	1	2	3	4	5	6	6
Число цветков	0	0	0	0	0	1, редко 2	2, редко 1
NDL*	3,6	72	216	648	900	1080	1188

*Примечание: индекс NDL высчитан нами по данным таблицы.

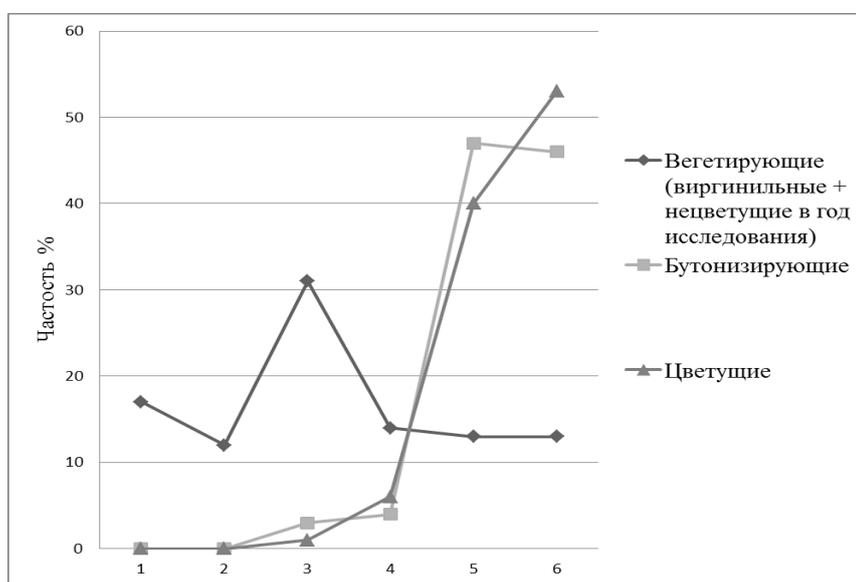
Ю.А. Злобин (2009) [5], разработавший методику виталитетного анализа популяций, в своей монографии «Популяционная экология растений» находит нужным привести дословную цитату, из текста которой становится ясно, как оценивает виталитетный анализ Б.М. Миркин: «виталитетный подход... реализуется проще и часто дает не меньше информации, чем онтогенетический подход. При этом он более прагматичен, так как исследователь избавляется от необходимости субъективных домыслов о возрасте растений по их внешнему облику» [8, с.95].

Обычно, как и поступила М.Б. Фардеева, используются генеративные особи, поскольку методикой предписано брать в анализ особи одного возрастного состояния, но, как справедливо отмечает сам Ю.А. Злобин, при обследовании популяций редких видов генеративные особи зачастую могут вообще отсутствовать. В таком случае для установления виталитетного состояния популяций, как это было показано А.А. Клименко и С.М. Панченко (2010) на примере *Lilium martagon*, можно использовать вегетирующие особи, но «строго одного онтогенетического состояния» [6, с.255]. Отсюда понятно, что без обоснованного объективным анализом (а не субъективными домыслами!) выделения морфологически различимых возрастных (онтогенетических) состояний все равно никак не обойтись, а

возрастной спектр, давно доказавший свою значимость в популяционной биологии растений, нельзя подменить виталитетным.

Про левую часть спектра сказано вскользь, что доля ювенильных и имматурных особей всегда небольшая, они появляются только в результате семенного возобновления и зависят от микоризообразующих грибов [13]. Отметим, что это не делает левую часть спектра маловажной, ведь именно здесь фигурируют особи – генеты, свидетельствующие о непрерывающемся семенном возобновлении в популяции и эволюционном процессе.

Полигоны распределения по классам числа листьев (рис 9), построенные для исследуемой нами популяции показывают, что по количественным признакам и, прежде всего, по числу листьев есть основание разделить особи и наметить онтогенетические (условно, возрастные) группы для отражения их соотношения в спектре.



Р и с. 9. Полигоны распределения по классам числа листьев особей (счетных единиц), представляющих различные фазы и условные возрастные группы

На двух сильно похожих полигонах (для бутонизирующих и цветущих особей) видно, что в генеративное состояние переходят почти исключительно особи, образовавшие побеги с 4–6 листьями. Наоборот, среди вегетирующих на фоне более широкого спектра вариантов числа листьев особей с 1–3 листьями в два раза больше, чем особей с 4–6 листьями. Последние, вне всякого сомнения, представляют собой потенциально генеративные особи (счетные единицы), которые по каким-то причинам пропускают этот год для репродукции семенами.

Таким образом, подтверждая в целом упомянутый выше вывод М.Б. Фардеевой [11] о правостороннем характере спектра, нельзя не отметить, что в изученной нами популяции 119 особей (счетных единиц), а это 23,6% от общего числа, т. е. почти четверть всей популяции, относятся к виргинильным особям.

В разработанных М.Б. Фардеевой шестибалльных шкалах жизненного состояния для молодых и зрелых генеративных особей башмачка обыкновенного используется общая площадь листьев в качестве главного параметра. В статье не указана методика вычисления средней площади листа. Ясно только, что общую площадь вычисляли, оперируя этой средней площадью, которую умножали на число листьев.

На основе наших данных, полученных в результате обработки достаточно больших выборок, представляется очень важной возможность использования **индекса NDL** как количественного показателя для диагностики и уточнения *онтогенетических (возрастных) состояний особей* в популяциях башмачка обыкновенного. Вычисленные его реальные значения для разных категорий особей приведены в табл. 2 вместе со шкалой, которую предполагается использовать в полевых условиях для неповреждающего (индеструктивного) выявления онтогенетических состояний.

Т а б л и ц а 2

Значения индекса $N \times D \times L$ для особей разных онтогенетических состояний

Категории	Число нормально развитых листьев как показатель возрастного (онтогенетического) состояния					
	1	2	3	4	5	6
Категория особей (2015 г.)	Виргинильные особи			Потенциально генеративные (не цветущие в год исследования) особи		
Нецветущие особи (N=196)	19,3±2,7 (N=34)	60,3±5,9 (N=23)	135,3±5,9 (N=62)	241,2±8,2 (N=27)	413,2±15,7 (N=25)	415,7±15,5 (N=25)
	Генеративные особи					
Цветущие+бутонализирующие (N=301)				316,0±17,2 (N=21)	390,7±8,8 (N=124)	515,4±8,3 (N=156)
Шкала для оценки онтогенетических состояний	20	60	120	240	400	500

В табл. 3 приведены статистические данные для сравнения между собой двух групп особей – одноцветковых и двуцветковых, так как число цветков тоже фигурирует среди показателей онтогенетического состояния (см. табл. 1). Интересно, что, не отличаясь ни по высоте, ни по числу листьев, сравниваемые группы высоко достоверно ($p < 0.009$) отличаются по величине индекса NDL.

Т а б л и ц а 3

Сопоставление по основным параметрам особей
с одним и с двумя цветками

Особи	Число особей	Высота побега	Число листьев	Индекс NDЛ
Двухцветковые	96	31,8 ± 0,65	5,6 ± 0,05	490,1 ± 13,9
Одноцветковые	144	32,8 ± 0,52	5,3 ± 0,06	436,6 ± 9,5

Более детальная статистика для особей (счетных единиц) изучаемой популяции башмачка представлена в табл. 4. Из этих данных можно еще раз убедиться в том, что возрастной спектр изучаемой популяции *Cyripedium calceolus* полночленный и правосторонний с преобладанием взрослых генеративных особей (около 66%).

Т а б л и ц а 4

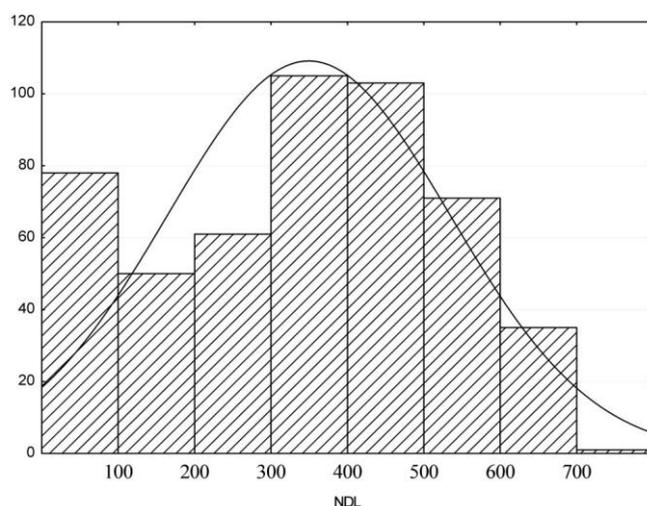
Средние биометрические показатели, вычисленные для групп особей *Cyripedium calceolus*, различающихся числом листьев (26.05.2015) и потому условно отнесенных к разным возрастным (онтогенетическим) состояниям

Показатели	Ювенильные J	Имматурные Im	Взрослые вегетативные V1	Взрослые Вегетативные + (молодые генеративные) V1+G1	Взрослые вегетативные+(молодые генеративные) V2+G1	Взрослые Вегетативные + (зрелые генеративные) V3+G2
Число листьев/число особей в группе	1 (34)	2 (23)	3 (66)	4 (27+18)	5 (25+96)	6 (25+126)
Число цветков				0 (1,1±0,06)	0 (1,37±0,05)	0 (1,48±0,05)
Длина цветка см				- (3,14±0,1)	- (3,38±0,09)	- (3,46±0,08)
Высота побега	6,9± 0,5	11,9±0,3	16,6 ± 0,2	20,2±0,7 (29,7±1,0)	25,9±0,5 (30,7±0,6)	25,5±0,6 (34,0±0,6)
Длина листа	5,2± 0,5	7,7± 0,9	10,2 ± 0,2	12,0±0,3 (12,6±0,4)	14,8±0,2 (12,9±0,2)	14,5±0,3 (13,9±0,2)
Ширина листа	3,1± 0,1	3,7± 0,1	4,4 ± 0,1	5,0±0,1 (6,3±0,3)	5,6±0,2 (6,1±0,1)	4,8±0,1 (6,3±0,1)
Индекс NDЛ	16,1±0,4	57,0±2,2	134,6 ±3,0	241,2± 8,2 (323,3±19,5)	413,2± 15,7 500,4 17,5	415,7±15,5 (526,8±9,3)

Почти не вызывает сомнений недоучет проростков, ювенильных и имматурных особей в силу их слабой заметности в популяциях. Именно поэтому очевидна недооценка их участия в составе популяции.

Но главное, что немало их (57 экз.) все же было обнаружено. Значит процесс семенного возобновления идет, а это главное, что внушает оптимизм при оценке перспектив популяции. Формирование куртин убеждает в том, что и вегетативное возобновление идет достаточно успешно.

Индекс NDL, используемый и в качестве показателя, характеризующего общую мощность растения, и в качестве показателя, позволяющего подразделять особи на возрастные группы, дает яркую картину сильной изменчивости (рис. 10) при бимодальном и нормальном распределении и тесной достоверной корреляции с длиной (высотой) побега ($r=+0,83$; $p<0.05$).



Р и с. 10. Гистограмма распределения всей выборки особей (счетных единиц) с 16 площадок по классам значений индекса NDL ($N=504$; $X = 347,7 \pm 8,2$)

На цветке одной из генеративных особей нами был сфотографирован довольно крупный белый паук, оказавшийся тем же пауком-бокоходом *Misumena vatia* (рис. 11), который был встречен раньше в цветке ятрышника шлемоносного (Марков, Тихомирова, 2015). Этот паук-хищник специализируется на поимке опылителей орхидных, причем самка может менять свою окраску с желтой на белую.



Р и с. 11. Паук-бокоход *Misumena vatia*, паук хищник, охотящийся на опылителей орхидных на нижней губе цветка с добычей и внутри губы

Добычей цветочного паука-краба, или бокохода бывают различные насекомые-опылители, например, журчалки, пчёлы, осы, бабочки или небольшие жуки. Они могут быть даже крупнее самого паука. Паук схватывает свою добычу сильными, широко расставленными передними ногами и молниеносно наносит укус в голову. Ущерб, наносимый опылителям пауками, может негативно сказаться на осуществлении функции опыления и эффективности семенного размножения орхидных, если только сам паук не выступает при этом в роли опылителя.

Выводы

1. Изученная на территории Старицкого района популяция венерина башмачка настоящего *Cypripedium calceolus*, произрастание которой в Старицком районе в большой степени обусловлено геохимической спецификой почв (высоким содержанием кальциевых горных пород), температурным режимом умеренного сезонного климата, приуроченностью к разреженному елово-широколиственному лесному растительному сообществу с богатым видами травяным ярусом, находится в настоящее время в *относительно нормальном состоянии*.

2. В составе фитоценоза, компонентом которого является венерин башмачок настоящий, расположенного в окрестностях памятника природы «Овраг Щаповский» в местообитании, представляющем собой участок террасы реки Волги, 45 видов из 31 семейства, среди которых *сосредоточены бореальные и неморальные виды*.

3. Выявленные полночленность спектра онтогенетических состояний и высокая общая численность популяции башмачка настоящего свидетельствуют о том, что в ней идет семенное возобновление, а это внушает уверенность в *благоприятности условий*

произрастания для ее выживания в будущем и соответствии ООПТ «Щаповский овраг» выполнению природоохранных функций.

4. Цветки башмачка обыкновенного используются как укрытие белой цветовой вариацией паука-бокохода мизумены косолапой *Misumena vatia* при охоте на насекомых опылителей орхидных. *Ущерб, наносимый опылителям пауками*, может негативно сказаться на эффективности семенного размножения изученных видов орхидных, если только сам паук не выступает при этом в роли опылителя.

5. Ежегодный мониторинг с отслеживанием «самочувствия» популяции башмачка, присутствие которой в свое время даже не было учтено при учреждении ООПТ «Щаповский овраг», абсолютно необходимо как средство охраны и выявления лимитирующих факторов, ограничивающих распространение и обуславливающих редкость вида в Тверской области.

Список литературы

1. Аверьянов Л.В. Венерин башмачок настоящий // Красная книга Российской Федерации (Растения и грибы). М.: Товарищество научных изданий КМК. 2008. С. 363–364.

2. Блинова И.В. Численность популяций орхидных и их динамика на северном пределе распространения в Европе // Бот. журн., 2009. Т. 94, № 2 С. 212–240.

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

4. Денисова Л. В., Лукс Ю.А., Вахрамеева М. Г. Башмачок настоящий, Венерин башмачок //Красная книга СССР. 1984. С. 274–275.

5. Злобин Ю.А. Популяционная экология растений. Современное состояние, точки роста. Сумы: Университетская книга. 2009. 263 с.

6. Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения: монография. Сумы: Университетская книга, 2013. 439 с.

7. Красная книга Тверской области /Ред. А.С. Сорокин. — Тверь, ООО «Издательство АНТЭК». 2002. 256 с.

8. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности. Уфа: Гилем. 1998. 413 с.

9. Пушай Е.С., Хомутовский М.И. Башмачок настоящий *Surgipedium calceolus* // Красная книга Тверской области, издание 2-е, перераб. и доп. – Тверь: Тверской Печатный двор. 2016. С. 347.

10. Смирнова Е.С. Морфологическая классификация систем орхидных. 1990. М.: Наука. 208 с.

11. Фардеева М.Б. Онтогенез башмачка настоящего, или Венерина башмачка (*C. calceolus* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола, 2002. – С.114–120.

12. Фардеева М.Б., Лукоянова С.В. Виталитетная структура и различные подходы к ее изучению на примере *Cypripedium calceolus* L. // Вестник ТГГПУ. Казань. 2011. Т.24. №2.

13. Фардеева М.Б., Чижикова Н.А., Красильникова О.В. Многолетняя динамика онтогенетической и пространственной структуры ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. // Ученые записки Казанского университета. Естественные науки 2010 Том 152, кн. 3. С. 159–173.

14. Hulten E., Fries M. Atlas of North European Vascular Plants. Koeltz Scientific Books, Koningstein, Germany. 1986. 531 p.

15. Kull T., Kull K., 1991: Preliminary results from a study of populations of *Cypripedium calceolus* in Estonia. In: Wells T.C.E.; Willems J.H. (eds) Population Ecology of Terrestrial Orchids. The Hague, SPB Academic Publishing. P. 69–76.

16. Kull Tiiu Biological flora of the British Isles. *Cypripedium calceolus* L. Journal of Ecology 1999. V. 87. No 5. P. 913–924.

POPULATION ANALYSIS OF THE RARE ENDANGERED ORCHID SPECIES *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS* IN STARITSA DISTRICT OF TVER REGION

M.V. Markov, E.D. Tikhomirova

Tver State University, Tver

In spring 2015 within a territory of nature reserve “Stchapovski ovrag” in Staritza district an analysis of rare decorative and hence endangered species *Cypripedium calceolus* population included to several Red Books was made. The unique high number of individuals as well as complete age spectrum revealed convinced us the habitat conditions are favorable and therefore declared protection is good. Objective complexities of age spectrum research in population of orchids with homoblast shoots are discussed.

Keywords: *orchids, lady's slipper, population, protection status, age spectrum (life-history phases spectrum)*

Об авторах:

МАРКОВ Михаил Витальевич – академик РАЕН, д. б. н., профессор кафедры физической географии и экологии, e-mail: markovsmail@gmail.com

ТИХОМИРОВА Евгения Дмитриевна – магистр кафедры физической географии и экологии, e-mail: motuzenko92@mail.ru.