НАУЧНАЯ СТАТЬЯ

УДК 502.75

РИТМ СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ И ОСОБЕННОСТИ ПЛОДОНОШЕНИЯ *CYPRIPEDIUM GUTTATUM* SW. (ORCHIDACEAE) В УСЛОВИЯХ БАШКИРСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (ЮЖНЫЙ УРАЛ)

Татьяна Васильевна Жирнова

Башкирский государственный заповедник, Россия, zhirnova.t@inbox.ru

Аннотация. В статье представлены результаты многолетних стационарных наблюдений за тремя ценопопуляциями *Cypripedium guttatum* – редкого вида из семейства Orchidaceae, включенного в Красную книгу Республики Башкортостан, в одном из наиболее южных местонахождений его на Урале – Башкирском государственном природном заповеднике (горный массив Южный Крака, предгорья восточного макросклона Южного Урала). Отмечена четкая зависимость сезонного ритма развития растений, интенсивности цветения и плодообразования от погодных условий. По срокам цветения в условиях заповедника *C. guttatum* относится к раннелетним растениям. Определена средняя продолжительность периода цветения вида в целом и отдельного цветка, длительность периода вегетации. Приведен процент цветущих и плодоносящих побегов по годам.

Ключевые слова: *Cypripedium guttatum*, Башкирский заповедник, Красная книга, многолетний мониторинг, плодоношение, сезонное развитие

DOI: 10.55959/MSU0027-1403-BB-2024-129-5-57-67

Благодарности. За помощь в проведении полевых работ в отдельные годы автор статьи выражает большую благодарность лаборанту Башкирского заповедника Н.И. Гущенской и научному сотруднику Р.К. Тляубаевой, а также сотрудникам кафедры энтомологии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова за определение насекомых.

Для цитирования: Жирнова Т.В. Ритм сезонного развития и особенности плодоношения *Cypripedium guttatum* Sw. (Orchidaceae) в условиях Башкирского заповедника (Южный Урал) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2024. Т. 129. Вып. 5. С. 57–67.

ORIGINAL ARTICLE

THE RHYTHM OF SEASONAL DEVELOPMENT AND FEATURES OF FRUITING *CYPRIPEDIUM GUTTATUM* SW. (ORCHIDACEAE) IN THE CONDITIONS OF THE BASHKIR NATURE RESERVE (SOUTHERN URAL)

Tatiana V. Zhirnova

The Bashkir state nature reserve, Russia, zhirnova.t@inbox.ru

The article presents results of long-term stationary observations for three cenopopulations of *Cypripedium guttatum* – rare species from the family Orchidaceae included in the Red books of the Republic of Bashkortostan, in one of its most southern locations in the Urals – the Bashkir state nature reserve (the Southern Kraka range, the foothills of the Eastern macro slope of the Southern Urals). It was noted that the seasonal rhythm of plant development, the intensity of blossoming and fruit formation on weather conditions. According to the timing of flowering in the conditions of the reserve, C. guttatum belongs to early-summer plants. The average duration of the flowering period of the species as a whole and an individual flower, the duration of the growing season is determined. The percentage of flowering and fruiting shoots by year is given.

Keywords: Cypripedium guttatum, Bashkir Nature Reserve, Red Book, long-term monitoring, fruiting, seasonal development

Acknowledgements. For assistance in carrying out field work in some years, the author of the article expresses great gratitude to the laboratory assistant of the Bashkir Nature Reserve N.I. Gushchenskaya and researcher R.K. Tlyaubaeva, as well as to the staff of the Department of Entomology of the Faculty of Biology of Lomonosov Moscow State University for the identification of insects.

For citation: Zhirnova T.V. The Rhythm of seasonal development and features of fruiting *Cypripedium guttatum* Sw. (Orchidaceae) in the conditions of the Bashkir nature reserve (Southern Ural) // Bul. MOIP. Otd. Biol. 2024. T. 129. Vyp. 5. S. 57–67.

Многие представители семейства Orchidaceae являются редкими и исчезающими видами и включены в государственные и региональные Красные книги. К таким видам относится *Cypripedium guttatum* Sw. (венерин башмачок крапчатый), занесенный в Красные книги 43 регионов России (Вахрамеева и др., 2014), в том числе и в Красную Книгу Республики Башкортостан (2021) (3-я категория – редкий вид). Башмачок крапчатый рекомендован к особой охране в Уральском регионе, включая Южный Урал (Кучеров и др., 1987; Мамаев и др., 2004). С возрастанием антропогенной нагрузки на природные комплексы России происходит сокращение ареала *C. guttatum*. Так, на территории Средней России, куда входят 25 регионов Федерации, вид ранее встречался в 11 регионах, в 7 из них к настоящему времени исчез (Варлыгина, 2022).

В сохранении редких видов орхидных России огромная роль принадлежит федеральным особо охраняемым природным территориям. Лучше всего на государственном уровне обеспечивается охрана видов в заповедниках. Важную роль в сохранении орхидных Южно-Уральского региона выполняет один из старейших на Урале Башкирский государственный природный заповедник (в июне 2023 г. исполнилось 93 года со времени его создания). В заповеднике охраняются 18 видов орхидей из 14 родов, подвергающихся опасности исчезновения в государственном или региональном масштабе (Жирнова, 2015).

Большое значение для понимания процессов, происходящих в жизни популяций орхидных, и перспектив их сохранения имеют многолетние популяционные и фенологические наблюдения, проводимые на постоянных пробных площадях в ненарушенных условиях заповедников (Вахрамеева и др., 2011).

Цель настоящей работы – многолетний мониторинг за ритмом сезонного развития, интенсивностью цветения и плодообразования *C. guttatum* в разных фитоценотических и экологических условиях на территории Башкирского заповедника.

Объект и методы исследования

Район исследования. Башкирский заповедник, созданный в 1930 г., занимает площадь 49,6 тыс. га, расположен на юго-востоке Республики Башкортостан в зоне гемибореальных светлохвойно-мелколиственных травяных лесов сибирского типа (Мартыненко и др., 2003). Основной фон почвенного покрова заповедника составляют горно-лесные серые почвы (Тайчинов, 1956). Протяженность Башкирского заповедника с севера на юг (от 53°31ʹ до 53°16ʹ с.ш.) – 23 км, протяженность с запада на восток (от 57°44ʹ до 58°13ʹ в.д.) – 32 км. В его границы входят сильно расчлененный перидотитовый горный массив Южный Крака и часть западного макросклона водораздельного плосковершинного кварцитово-сланцевого хребта Урал-Тау (предгорья восточного макросклона Южного Урала). Климат Башкирского заповедника относится к континентальному типу умеренных широт (Филонов, 1963). Среднегодовая температура воздуха +0,6 ºС. Средняя температура наиболее теплого месяца (июля) и самого холодного (января) составляет соответственно +16,9 и –16,2 ºС. Поздние весенние и ранние летние заморозки, повреждающие растения в период вегетации и цветения, для Башкирского заповедника явление обычное. Последние заморозки иногда бывают в конце июня, первые – в начале августа, поэтому средняя продолжительность безморозного периода всего 72 дня (в отдельные годы от 32 до 117 дней). Годовая сумма осадков в среднем равна 565,1 мм, с колебаниями по годам от 365,5 до 901,2 мм. Многолетние метеоданные получены с местной Гидрометеорологической станции III разряда «Башгосзаповедник», расположенной на надпойменной террасе р. Южный Узян (53°20ʹ с.ш., 57°47ʹ в.д., 492 м над ур. моря).

Объект исследования. *C. guttatum* Sw. – голарктический вид, ареал которого охватывает Восточную Европу, Азию и Северную Америку. В России встречается как в европейской части (центральные, восточные и северо-восточные районы), так и в азиатской (Урал, Сибирь, Дальний Восток, Сахалин, п-ов Камчатка) (Вахрамеева и др., 2014). По зональной приуроченности башмачок крапчатый относится к бореальным видам, по экологической группе (по приуроченности к местообитаниям с определенным водным режимом) – к мезофитам, по ценотической группе – к лесным видам (Вахрамеева и др., 1994; Куликов, 2005). Согласно классификации И.В. Татаренко (1996), жизненная форма вида – длиннокорневищная летнезеленая. По классификации П.В. Куликова (2005), это геофит, длиннокорневищный травянистый поликарпик.

В Башкирском заповеднике *C. guttatum* встречается редко на горном массиве Южный Крака и хребте Урал-Тау в зеленомошных и разнотравновейниковых сосновых, березовых и смешанных лесах. В ходе многолетних флористических исследований и геоботанического обследования лесов заповедника растение обнаружено лишь в 13 (из 130) кварталах (Жирнова, 1999; Мартыненко и др., 2003).

Изменчивость и таксономический статус *C. guttatum*, географическое распространение, экология и фитоценология, морфология, онтогенетическая структура, динамика и жизненное состояние популяций, способы размножения и распространения, консортивные связи, устойчивость вида к антропогенному воздействию, возможности культивирования, охрана и другие аспекты жизни *C. guttatum* отражены в ряде публикаций (Денисова, Вахрамеева, 1978; Амельченко и др., 1986; Вахрамеева, Варлыгина, 1996; Татаренко, 1996; Куликов, 1998; Аверьянов, 1999; Жирнова, 1999; Суюндуков, 2002; Мамаев и др., 2004; Быченко, 2009; Кириллова, 2010; Вахрамеева и др., 2014; Широков и др., 2015; Варлыгина, 2022; и др.).

Однако некоторые особенности биологии вида (ритм сезонного развития, продолжительность фазы цветения отдельного цветка, протяженность периода плодоношения, процент завязывания плодов, зависимость интенсивности цветения и плодообразования от эндогенных и экзогенных факторов), которые можно выявить только при многолетних наблюдениях на постоянных пробных площадях, изучены недостаточно.

Согласно И.В. Татаренко (1996), по сезонному ритму развития побегов *C. guttatum* относится к весенне-летне-осеннезеленым растениям с периодом зимнего покоя, по ритму цветения – к весенне-раннелетним видам. Процент плодообразования в различных частях ареала низкий (1–26%) (Вахрамеева и др., 1994).

Методика исследования. Фитоценотическая приуроченность *C. guttatum* установлена в системе синтаксонов эколого-флористической классификации Браун–Бланке (Braun–Blanquet, 1964; Мартыненко и др., 2003). Оценка экологических условий произрастания башмачка крапчатого в ценотических популяциях (ЦП) проведена по составу видов в сообществах с использованием экологических шкал Элленберга (Ellenberg, 1974).

Численность и возрастную структуру трех ЦП оценивали по годичным побегам («условным особям») (Ценопопуляции…, 1976). В ЦП 1 (квартал 117, выдел 81) учитывали все побеги *C. guttatum*, которые сконцентрированы в пятне площадью 7 м². В ЦП 2 (квартал 117, выдел 87) наблюдения проводили на 12, в ЦП 3 (квартал 125, выдел 45) – на 13 постоянных учетных площадках (1×1 м²), заложенных в местах наибольшего скопления растений башмачка крапчатого.

Сезонное развитие вида изучали по традиционной методике И.Н. Бейдеман (1974) с учетом собственных корректировок. Определяли сроки каждой фенологической фазы, продолжительность периода цветения вида в целом и отдельного цветка, длительность периода вегетации. Статистическую обработку календарных фенодат проводили в пакете программ EXCEL и STATISTICA в соответствии с рекомендациями Г.Н. Зайцева (1978), вычисляли среднее арифметическое значение (M) и стандартную ошибку среднего арифметического (m); при вычислении статистических показателей перевод календарных дат в непрерывный ряд производился путем отсчета дней года от 1 марта. Уровни варьирования фенологических дат приняты по Г.Н. Зайцеву (1973): V = 0–10% – низкий, V = 11–20% – средний и V > 20% – высокий.

Репродуктивную биологию вида оценивали по числу бутонов, цветков и плодов.

Для оценки воздействия погодных условий на численность, возрастную структуру и погодичную динамику ЦП, на сезонное развитие растений, интенсивность цветения и плодообразования использованы многолетние метеоданные, полученные штатными сотрудниками Гидрометеорологической станции III разряда «Башгосзаповедник», которая расположена на расстоянии около 1,2 км от ЦП 1; 0,6 км от ЦП 2 и 1,8 км от ЦП 3.

Результаты и обсуждение

Фитоценотические и экологические особенности местообитаний ценопопуляций. Все три исследованные ЦП *C. guttatum* произрастают на массиве Южный Крака в сосняках-зеленомошниках, в составе сообществ ассоциации Pleurospermo uralensis-Pinetum sylvestris. Ассоциация относится к союзу ксеромезофитных светлохвойных (сосновых и лиственничных) зеленомошных лесов Южного Урала Dicrano-Pinion sylvestris (Libbert 1933) Matuszkiewicz 1962 порядка Piceetalia excelsae Pawłowski, Sokołowski et Wallisch 1928 класса Vaccinio-Piceetea Br.-Bl. in Br.-Bl., Sissing et Vlieger 1939 (Мартыненко и др., 2003). Доминируют *Pinus sylvestris* L., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Rubus saxatilis* L. и *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., а в ЦП 3, помимо перечисленных выше видов, еще *Vaccinium myrtillus* L.

ЦП находятся в сходных экологических условиях. Вид обитает в полутени, в умеренно теплом месте, при средних условиях увлажнения. Почва горная серая лесная, промежуточная между слабокислой и нейтральной, с небольшим содержанием минерального азота (табл. 1).

Численность и плотность цветущих и не цветущих побегов. Исследованные ЦП достаточно многочисленны (табл. 1), онтогенетические спектры ЦП на протяжении периода наблюдений полночленные, правосторонние с преобладанием взрослых вегетативных растений, при низком проценте ювенильных побегов (в разные годы – менее 10%). Доля не цветущих побегов (в прегенеративных возрастных состояниях и временно не цветущие генеративные побеги) составила от общей численности ЦП в среднем

Таблица 1

Фитоценотические и экологические характеристики местообитаний *Cypripedium guttatum* и динамика численности ценопопуляций

<table>
<tr><td colspan="7">Орографические и фитоценотические условия</td></tr>
<tr><td>ЦП</td><td>экспозиция, крутизна склона</td><td>ПП древесного яруса, %</td><td colspan="2">ПП кустарникового яруса, %</td><td>ПП травяного яруса, %</td><td>ПП напочвенных мхов, %</td></tr>
<tr><td>1</td><td>север, 2°</td><td>50</td><td colspan="2">1</td><td>45</td><td>25</td></tr>
<tr><td>2</td><td>запад, 30°</td><td>55</td><td colspan="2">1</td><td>30</td><td>65</td></tr>
<tr><td>3</td><td>северо-запад, 15°</td><td>55</td><td colspan="2">1</td><td>40</td><td>70</td></tr>
<tr><td colspan="7">Экологические факторы*</td></tr>
<tr><td>ЦП</td><td>освещенность</td><td>температура</td><td colspan="2">влажность почвы</td><td>богатство почвы</td><td>кислотность почвы</td></tr>
<tr><td>1</td><td>5,7</td><td>5,1</td><td colspan="2">4,8</td><td>3,8</td><td>6,0</td></tr>
<tr><td>2</td><td>5,7</td><td>5,0</td><td colspan="2">4,7</td><td>3,8</td><td>5,9</td></tr>
<tr><td>3</td><td>5,6</td><td>4,8</td><td colspan="2">4,9</td><td>3,9</td><td>5,7</td></tr>
<tr><td colspan="7">Динамика численности, плотности и возрастной структуры ЦП</td></tr>
<tr><td rowspan="2">ЦП</td><td rowspan="2">численность ЦП</td><td rowspan="2">средняя плотность ЦП, побегов/м²</td><td colspan="2">численность генеративных побегов</td><td colspan="2">численность не цветущих побегов</td></tr>
<tr><td>экз.</td><td>%</td><td>экз.</td><td>%</td></tr>
<tr><td>1</td><td>112–733</td><td>28,0–104,7</td><td>1–183</td><td>0,9–25,0</td><td>111–550</td><td>75,0–99,1</td></tr>
<tr><td>2</td><td>160–465</td><td>13,3–38,8</td><td>2–49</td><td>0,8–14,4</td><td>154–416</td><td>85,6–99,2</td></tr>
<tr><td>3</td><td>219–375</td><td>16,8–28,8</td><td>0–54</td><td>0–16,8</td><td>206–321</td><td>83,2–100</td></tr>
</table>

* Ступени экологических факторов даны по шкалам Элленберга (Ellenberg, 1974).

Таблица 2

Интенсивность цветения и плодообразования *Cypripedium guttatum* в разные годы в сосняке разнотравно-вейниково-зеленомошном (ЦП 1)

Год	Общее число генеративных побегов в ЦП	Доля раскрывшихся цветков от числа сформированных бутонов в ЦП, %	Число нормальных и щуплых плодов в ЦП*	Доля генеративных побегов в ЦП с вызревшими плодами, %**
1990	11	100	1	9,1
1992	1	0,0	0	0,0
1993	3	100	0	0,0
1994	13	100	1	7,7
1995	29	96,6	0	0,0
1996	1	100	0	0,0
1997	6	100	0	0,0
1998	14	100	5	35,7
1999	8	25	0	0,0
2000	13	84,6	1	9,1
2001	24	54,2	0	0,0
2002	2	100	0	0,0
2003	8	100	2	25,0
2005	24	100	1	5,6
2006	27	100	3 (1)	11,1
2007	25	100	4	16,0
2008	71	22,5	11 (4)	73,3
2009	24	100	10 (1)	52,6
2010	14	100	3	23,1
2011	6	100	2	40,0
2012	34	97,1	12 (1)	36,4
2013	60	100	40	69,0
2014	68	100	27 (7)	16,7
2015	101	100	11	10,9
2016	125	97,6	20	16,8
2017	11	100	3	27,3
2018	62	95,2	27	45,8
2019	103	100	46	45,1
2020	177	100	34	19,2
2021	183	100	21	11,5
2022	1	100	0	0,0

* В скобках число щуплых плодов; ** процентное содержание относительно числа генеративных побегов в ЦП с нормально развитыми неповреждёнными (к концу цветения) цветками.

90,5±2,1% в ЦП 1, 94,0±1,7% в ЦП 2 и 92,2±2,5% в ЦП 3 (Жирнова, 1999).

Максимальная общая численность парциальных побегов башмачка (733) за 31 год наблюдений отмечена в 2021 г. в ЦП 1. В этот же год был зафиксирован и максимум цветущих побегов – 183 (25% от численности ЦП). Минимальное число цветущих побегов (всего по 1 экз.) наблюдалось на следующий год после жарких и засушливых (в весенне-летний период) вегетационных сезонов 1991, 1995 и 2021 гг. В 2022 г., возможно, сказалось также истощение генеративных побегов после необычно обильного цветения вида в предшествующий 2021 г. (табл. 2). Максимальная плотность побегов на 1 м² в течение периода наблюдений составила 233 (64 генеративных) в ЦП 1, 130 (19) в ЦП 2 и 92 (19) побега в ЦП 3.

Ритм сезонного развития. Сроки наступления и темпы прохождения фенологических фаз у *C. guttatum* на территории Башкирского заповедника зависят от метеорологических параметров текущего вегетационного сезона, особенно от средней месячной температуры воздуха.

Согласно нашим многолетним фенологическим наблюдениям, по срокам вегетации *C. guttatum* является весенне-летне-раннеосеннезеленым видом с периодом зимнего покоя. Средняя многолетняя дата начала вегетации в ЦП 1 – середина мая (табл. 3). Самым ранним за все годы наблюдений был вегетационный период 1995 г. (2 мая); по данным метеостанции «Башгосзаповедник», в весенний сезон 1995 г. среднемесячная сумма атмосферных осадков составила 58% от средней многолетней нормы при среднесуточной температуре воздуха (5,4 °С), превышающей многолетнюю на 4 ºС. С отставанием в две недели от средней многолетней даты началась вегетация *C. guttatum* в 1998 г. (29 мая) в связи с холодной погодой весеннего сезона (со среднесуточной температурой воздуха 0,0 °С, что на 1,4 °С ниже нормы). Разница в сроках появлении почек на поверхности почвы у отдельных растений башмачка крапчатого (взрослые вегетативные и генеративные побеги) в пределах одной и той же ЦП может составлять в разные годы до одной – двух недель.

В условиях заповедника по средним срокам цветения (июнь) *C. guttatum* относится к раннелетним растениям. В разные годы от начала вегетации до зацветания вида проходит 14–33 дня (в среднем 23,3±1,1 день). За время наблюдений разница между самой ранней и самой поздней датой наступления фазы цветения составила 27 дней. Пик цветения приходится на середину июня. Продолжительность периода цветения вида по годам: (9)12–21(24), в среднем 18,0±0,7 дней, зависит от погодных условий текущего вегетационного сезона (температуры и влажности воздуха), активности насекомых-опылителей и количества цветущих растений в ЦП.

Шестилетние наблюдения в ЦП 1 за фазами цветения маркированных побегов *C. guttatum*, которые в период цветения проводили ежедневно (при этом всего в разные годы было обследовано 117 растений), показали, что цветение отдельного побега (одного цветка) длится (6)7–16(17) дней, среднее значение для 117 цветков составило 12,4±0,2 дня. Неопыленные цветки увядают позже, чем опыленные. В ЦП 2 отдельный цветок может сохранять свежесть в среднем 2 недели (табл. 4).

Семена в зеленых коробочках начинают созревать (принимают бежевую, а затем светло-коричневую окраску) в среднем в третьей декаде июля. При сухой погоде диссеминация продолжается обычно со второй декады до конца сентября, и лишь в отдельные годы рассеивание семян затягивается до октября (табл. 3).

В разные годы период от первых осенних изменений (почернения) в окраске листьев до отмирания надземной массы растений может длиться со второй декады августа до конца сентября. Длительность вегетационного периода у взрослых вегетативных и генеративных особей составляет 111–138 (в среднем 122,7±2,2) дней.

По сравнению с ЦП 1, в ЦП 3 (расположена на меньше освещенном и менее прогреваемом горном склоне) у *C. guttatum* установлены несколько более поздние среднегодовые даты наступления отдельных фенологических фаз. В обеих ЦП всем фенофазам присуща низкая вариабельность фенологических дат (табл. 3, 5).

Сроки цветения и плодоношения *C. guttatum* в разных частях ареала обобщены М.Г. Вахрамеевой с соавторами (2014). В Средней России и Башкирском заповеднике различия в сезонном развитии башмачка крапчатого незначительны: в средней полосе цветение начинается в конце мая – июне, плоды созревают в августе – сентябре. В северных областях, по сравнению с заповедником, цветение происходит позже (в зависимости от места произрастания – с июня до сентября), созревание плодов в сентябре – октябре.

Таблица 3

Сезонное развитие *Cypripedium guttatum* в сосняке разнотравно-вейниково-зеленомошном (ЦП 1) в 1990–2021 гг.

Фенологические фазы	Дата наступления фенологических фаз		
	интервал	M±m	V, %*****
Начало вегетации*	2.05–29.05	15.05±1,0	7,1
Распускание почек	6.05–2.06	21.05±1,2	7,3
Отрастание листьев**	16.05–7.06	28.05±1,0	6,1
Развертывание нижнего листа	19.05–13.06	2.06±1,3	7,0
Бутонизация***	21.05–16.06.	3.06±1,4	7,3
Начало цветения	26.05–22.06	8.06±1,5	7,7
Полное цветение	2.06–28.06.	14.06±1,2	5,8
Конец цветения	13.06–6.07	25.06±1,2	5,1
Начало созревания семян****	13.07–10.08	26.07±1,7	4,2
Массовое созревание семян	31.07–9.09	19.08±2,0	5,9
Начало высыпания семян	8.09–26.09	17.09±2,5	3,5
Массовое высыпание семян	14.09–3.10 (13.10)	26.09±3,0	4,3
Начало почернения листьев	11.08–8.09	22.08±1,8	4,7
Полное почернение листьев	1.09–28.09	15.09±1,8	3,7

* Появление почек на поверхности почвы. ** Ассимилирующие зелёные листья не развёрнуты, свернуты в трубочку. *** Бутоны показались над листьями срединной формации (при этом листья до конца не развернулись). **** При зеленых коробочках. ***** Коэффициент вариации фенологических дат, %.

Таблица 4

Продолжительность периода цветения одного цветка *Cypripedium guttatum* в сосняке разнотравно-вейниково-зеленомошном

Год	Число изученных растений	Интервал цветения, дней	Среднее число дней цветения, M±m	Коэффициент вариации, %
ЦП 1 (квартал 117, выдел 81)				
2005	14	6–15	12,4±0,6	19,4
2008	16	8–15	12,3±0,6	21,0
2009	21	7–15	10,2±0,6	27,3
2010	14	10–14	11,7±0,3	8,5
2012	33	9–17	13,8±0,4	14,9
2013	19	10–16	12,8±0,3	11,7
ЦП 2 (квартал 117, выдел 87)				
2001	10	8–17	14,0±1,2	24,4

Интенсивность цветения и плодоношения. В Башкирском заповеднике, как и в других частях своего ареала (Вахрамеева и др., 2014), растения *C. guttatum* размножаются чаще вегетативно, с помощью корневищ, редко семенами.

В условиях заповедника, несмотря на высокий процент раскрывшихся цветков от числа сформированных бутонов в ЦП 1, плодообразо-

Таблица 5

Сезонное развитие *Cypripedium guttatum* в сосняке чернично-вейниково-зеленомошном (ЦП 3) в 1987–1993 гг.

Фенологические фазы	Дата наступления фенологических фаз		
	интервал	M±m	V, %
Начало вегетации	18.05–26.05	23.05±1,1	3,6
Бутонизация	28.05–10.06.	5.06±1,7	4,5
Начало цветения	1.06–20.06	10.06±2,3	6,0
Полное цветение	7.06–27.06.	17.06±2,5	6,0
Конец цветения	15.06 –1.07	23.06±2,2	5,0

вание башмачка крапчатого из-за недостатка или отсутствия специфических опылителей не ежегодное (табл. 2); большая часть завязей гибнет по причине неопыления.

Число завязавшихся плодов возросло с 2008 г. при изменении экологических условий: выпадение в 2007 г. из-за ветровала двух взрослых деревьев сосны привело к увеличению освещенности напочвенного покрова, что, в свою очередь, благоприятно сказалось на активности насекомых-опылителей. По нашим наблюдениям, цветки *C. guttatum* чаще посещают мухи (семейство Muscidae – *Musca corvina*) и очень редко пауки.

В разные годы в ЦП 1 плодообразование колеблется в значительных пределах – от 0 до 73,3% (табл. 2), среднее значение – 19,6±3,7%. За 31 год наблюдений из 1249 изученных генеративных побегов *C. guttatum* плодоносили только 299 (23,9%), на которых образовалось 285 нормальных и 14 недоразвитых щуплых плодов без семян. В неблагоприятные сезоны часть бутонов в ЦП засыхает, не раскрывшись: от 2,5 до 45,8% (в среднем 14,4%) от числа генеративных побегов со сформированными бутонами.

В ЦП 2 за 9 лет у 193 генеративных побегов образовалось лишь 16 нормальных плодов (плодоносили 8,3% особей).

Самый низкий процент плодообразования (1,1%) в ЦП 3: за 8 лет завязалось и вызрело всего 2 нормальных плода (обследовано 202 генеративных побега со 176 неповрежденными цветками), причем после жаркой и засушливой весны 1995 г. в 1996–1997 гг. цветущих растений в ЦП 3 не было вообще (Жирнова, 1999).

На семенную продуктивность башмачка крапчатого в отдельные годы отрицательно влияют ранние летние заморозки, сильно повреждающие растения в период бутонизации и цветения. Например, заморозок 9 июня 2008 г. (до –7 °C на почве и до –3 °C в воздухе) побил бутоны и тем самым исключил образование плодов у 77,5% (из 71) генеративных побегов в ЦП 1. Заморозок 8 июня 1986 г. (– 6 °C на почве и –2,2 °C в воздухе) погубил цветоносы в фазе бутонизации у 61,9% (из 21) генеративных побегов в ЦП 2. Заморозок 7 июня 1992 г. (до –7,4 °C на почве и до –7,7 °C в воздухе) повредил 67,9% (из 28) генеративных побегов в стадии формирования бутонов в ЦП 3.

Июньский (17.06) град 2014 г., повредил цветки и молодые коробочки у 47,1% (из 68) генеративных растений в ЦП 1.

Реальное плодоношение *C. guttatum* может быть ослаблено из-за повреждения бутонов, цветков и плодов насекомыми-фитофагами (в разные годы у 1–33,3%, в среднем у 14,2% генеративных побегов в ЦП 1). Из насекомых-вредителей отмечены гусеницы бабочек и жуки-долгоносики (семейство Curculionidae – *Phyllobius* sp.). В ЦП 2 (1995 г.) у 44,9% (из 49) генеративных побегов цветки и бутоны были оборваны глухарями.

Увеличение численности и устойчивое существование ЦП *C. guttatum* обеспечиваются вегетативным размножением (взрослые вегетативные и генеративные растения). Так, площадь, занимаемая ЦП 1, за 33 года расширилась с 4 м² в 1990 г. (первый год учета) до 7 м² в 2022 г. (последний год наблюдений).

Заключение

Анализ данных многолетних стационарных фенологических наблюдений показал, что в разные годы у *C. guttatum* даты наступления и темпы прохождения отдельных фенологических фаз существенно различаются в зависимости от погодных условий вегетационного сезона. В жаркие и засушливые весенне-летние периоды фазы в развитии башмачка крапчатого (от начала вегетации до окончания цветения) проходили с опережением многолетних сроков на 12–15 дней. Прохладная и дождливая погода задерживает наступление этих фенологических фаз по сравнению со средними многолетними датами на 10–14 дней. В зависимости от условий погоды и опыления каждый распустившийся цветок живет от 6 до 17 дней. В сравниваемых ЦП на сроки наступления фенологических фаз влияют не только погодные, но и фитоценотические, а также орографические условия.

Интенсивность цветения *C. guttatum* на территории заповедника зависит от температуры и влажности воздуха текущего и предыдущего вегетационных сезонов. В годы максимального цветения доля генеративных растений составляет 14,4–16,8 (25,0)% от общей численности исследованных ЦП. Из-за недостаточного числа специализированных опылителей плоды образуются нерегулярно и в малых количествах. В ценопопуляциях плодоносили лишь от 1 до 24% генеративных побегов (от общего числа всех изученных генеративных растений в каждой ЦП за период исследований). На плодоношении башмачка крапчатого в отдельные годы отрицательно сказываются (особенно в период формирования бутонов и цветения) поздние возвратные заморозки, засухи, град. В незначительной степени плодоношение может быть ослаблено из-за повреждения генеративных органов насекомыми-фитофагами.

В ЦП 1 имеется тенденция к увеличению общей численности в результате вегетативного размножения: от 112 (1992 г.) до 733 (2021 г.) побегов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ
REFERENCES

Аверьянов Л.В. Род башмачок – *Cypripedium* (Orchidaceae) на территории России // Turczaninowia. Т. 2. Вып. 2. Барнаул, 1999. С. 5–40 [Averyanov L.V. Genus *Cypripedium* (Orchidaceae) on the territory of Russia // Turczaninowia. Vol. 2 (2). Barnaul, 1999. P. 5–40 (in Russ.)].

Амельченко В.П., Игнатенко Н.А., Агафонова Г.И. Башмачок пятнистый – *Cypripedium guttatum* Sw. // Биологические особенности растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск, 1986. С. 27–33 [Amel'chenko V.P., Ignatenko N.A., Agafonova G.I. Bashmachok pyatnistyi – *Cypripedium guttatum* Sw. // Biologicheskie osobennosti rastenii Sibiri, nyzhdayushchikhsya v okhrane. Novosibirsk, 1986. S. 27–33].

Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск, 1974. 156 с. [Beideman I.N. Metodika izucheniya fenologii rastenii i rastitel'nykh soobshchestv. Novosibirsk, 1974. 156 s.].

Быченко Т.М. Онтогенетическая структура и динамика ценопопуляций *Cypripedium guttatum* (Orchidaceae) в Прибайкалье // Растительные ресурсы, 2009. Т. 45. №1. С. 22–35 [Bychenko T.M. Ontogenetic structure and dynamics of cenopopulations of *Cypripedium guttatum* (Orchidaceae) in the Baikal region // Plant Resources, 2009. Vol. 45. N 1. P. 22–35(in Russ.)].

Варлыгина Т.И. Состояние охраны орхидных (Orchidaceae) Средней России // Охрана и культивирование орхидей: Мат-лы XII Междунар. науч. конф. (7–10 июня 2022, Москва, Россия). М., 2022. С. 48–53 [Varlygina T.I. State of protection of orchids (Orchidaceae) of Central Russia // Conservation and cultivation of orchids: Proceedings of the 12th International Scientific Conference (7–10 Jun. 2022, Moscow, Russia). Moscow, 2022. P. 48–53 (in Russ.)].

Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И. Вопросы устойчивости и охраны популяций орхидных на территории Московской области // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. 1996. №3. С. 30–35 [Vakhrameeva M.G., Varlygina T.I. Problems of stability and protection of orchids in Moscow Province // Vestn. Mosk. un-ta. Ser. 16. Biol. 1996. N 3. P. 30–35 (in Russ.)].

Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В. Орхидные России (биология, экология и охрана). М., 2014. 437 с. [Vakhrameeva M.G., Varlygina T.I., Tatarenko I.V. Orchids of Russia (biology, ecology and protection). Moscow, 2014. 437 p. (in Russ.)].

Вахрамеева М.Г., Жирнова Т.В., Мельникова А.Б. К вопросу о необходимости многолетнего мониторинга популяций редких видов орхидных на особо охраняемых территориях // Охрана и культивирование орхидей: Мат-лы IX Междунар. науч. конф. (СПб., 26–30 сент. 2011 г.). М., 2011. С. 96–100 [Vakhrameeva M.G., Zhirnova T.V., Melnikova A.B. To the necessity of long-term monitoring of orchid rare species populations in protected areas // Protection and cultivation of orchids: Proceedings of the 9th International Scientific Conference (Saint Petersburg, 26–30 Sept. 2011), Moscow, 2011. P. 96–100 (in Russ.)].

Вахрамеева М.Г., Татаренко И.В., Быченко Т.М. Экологические характеристики некоторых видов евразиатских орхидных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 4. С. 75–82 [Vakhrameeva M.G., Tatarenko I.V., Bychenko T.M. Ecological characteristics of some euro-asian orchid species // Bull. MOIP. Otd. Biol. 1994. Vol. 99 (4). P. 75–82 (in Russ).].

Денисова Л.В., Вахрамеева М.Г. Род Башмачок (Венерин башмачок) – *Cypripedium* L. // Биол. флора Московской обл. Вып. 4. М., 1978. С. 62–70 [Denisova L.V., Vakhrameeva M.G. Rod Bashmachok (Venerin bashmachok) – *Cypripedium* L. // Biol. flora Moskovskoi obl. Vyp. 4. M., 1978. S. 62–70].

Жирнова Т.В. Башмачок пятнистый в Башкирском заповеднике (Южный Урал) // Охорона і культивування орхідей: Матеріали міжнарод. наук. конф. (Київ, вересень 1999 р.). Київ, 1999. С. 52–54 [Zhirnova T.V. Bashmachok pyatnistyi v Bashkirskom zapovednike (Yuzhnyi Ural) // Охорона і культивування орхідей: Матеріали міжнарод. наук. konf. (Київ, вересень 1999 р.). Київ, 1999. S. 52–54].

Жирнова Т.В. Состояние изученности орхидных в Башкирском заповеднике (Южный Урал) // Охрана и культивирование орхидей: Мат-лы X Междунар. науч.-практ. конф. (1–5 июня 2015 г., Минск, Беларусь). Минск, 2015. С. 74–78 [Zhirnova T.V. State of study of orchids in the Bashkir nature reserve (Southern Ural) // Conservation and cultivation of orchids: Proceedings of the 10th International Scientific and Practical Conference (1–5 Jun. 2015. Minsk, Belarus). Minsk, 2015. P. 74–78 (in Russ.)].

Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов: Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1973. 256 с. [Zaitsev G.N. Metodika biometricheskikh raschetov: Matematicheskaya statistika v eksperimental'noi botanike. M., 1973. 256 s.].

Зайцев Г.Н. Фенология травянистых многолетников. М., 1978. 150 с. [Zaitsev G.N. Fenologiya travyanistykh mnogoletnikov. M., 1978. 150 s.].

Кириллова И.А. Орхидные Печоро-Илычского заповедника (Северный Урал). Сыктывкар, 2010. 144 с. [Kirillova I.A. Orkhidnye Pechoro-Ilychskogo zapovednika (Severnyi Ural). Syktyvkar, 2010. 144 s.].

Красная книга Республики Башкортостан: в 2 т. Т. 1: Растения и грибы / Под ред. д-ра биол. наук В.Б. Мартыненко. 3-е изд., доп. и перераб. М., 2021. 392 с. [Krasnaya kniga Respubliki Bashkortostan: v 2 t. T. 1: Rasteniya i griby / Pod red. d-ra biol. nauk V.B. Martynenko. 3-e izd., dop. i pererab. M., 2021. 392 s.].

Куликов П.В. Семенное и микроклональное размножение представителей рода *Cypripedium* L. в культуре in vitro // Бюл. Бот. сада им. И.С. Косенко. № 7. Краснодар, 1998. С. 85–87 [Kulikov P.V. Semennoe i mikroklonal'noe razmnozhenie predstavitelei roda *Cypripedium* L. v kul'ture in vitro // Byul. Bot. sada im. I.S. Kosenko. № 7. Krasnodar, 1998. S. 85–87].

Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург-Миасс, 2005. 537 с. [Kulikov P.V. Konspekt flory Chelyabinskoi oblasti (sosudistye rasteniya). Ekaterinburg-Miass, 2005. 537 s.].

Кучеров Е.В., Мулдашев А.А., Галеева А.Х. Охрана редких видов растений на Южном Урале. М., 1987. 205 с. [Kucherov E.V., Muldashev A.A., Galeeva A.Kh. Okhrana redkikh vidov rastenii na Yuzhnom Urale. M., 1987. 205 s.].

Мамаев С.А., Князев М.С., Куликов П.В., Филиппов Е.Г. Орхидные Урала: систематика, биология, охрана. Екатеринбург, 2004. 124 с. [Mamaev S.A., Knyasev M.S., Kulikov P.V., Filippov E.G. Orkhidnye Urala: sistematika, biologiya, okhrana. Ekaterinburg, 2004. 124 s.].

Мартыненко В.Б., Соломещ А.И., Жирнова Т.В. Леса Башкирского государственного природного заповедника: синтаксономия и природоохранная значимость. Уфа, 2003. 203 с. [Martynenko V.B., Solomeshch A.I., Zhirnova T.V. Lesa Bashkirskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika: sintaksonomiya i prirodookhrannaya znachimost'. Ufa, 2003. 203 s.].

Суюндуков И.В. Особенности биологии, состояние ценопопуляций некоторых видов семейства Orchidaceae на Южном Урале (Башкортостан) // Автореф. дис. … канд. биол. наук. Пермь, 2002. 19 с. [Suyundukov I.V. Osobennosti biologii, sostoyanie tsenopopulyatsii nekotorykh vidov semeistva Orchidaceae na Yuzhnom Urale (Bashkortostan) // Avtoref. dis. … kand. biol. nauk. Perm', 2002. 19 s.].

Тайчинов С.Н. Некоторые особенности почв района Крака и Урал-Тау Башкирского Южного Урала // Тр. Башкирск. с.-х. ин-та. Т. 7. Уфа, 1956. С. 16–26 [Taichinov S.N. Nekotorye osobennosti pochv raiona Kraka i Ural-Tau Bashkirskogo Yuzhnogo Urala // Tr. Bashkirsk. s.-kh. in-ta. T. 7. Ufa, 1956. S. 16–26].

Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М., 1996. 207 с. [Tatarenko I.V. Orchids of Russia: life forms, biology, strategy of preservation. Moscow, 1996. 207 p. (in Russ.)].

Филонов К.П. Очерк сезонного развития природы Башкирского заповедника // Тр. Башкирского гос. заповедника. Вып. 2. М., 1963. С. 13–43 [Filonov K.P. Ocherk sezonnogo razvitiya prirody Bashkirskogo zapovednika // Tr. Bashkirskogo gos. zapovednika. Vyp. 2. M., 1963. S. 13–43].

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 216 с. [Tsenopopulyatsii rastenii (osnovnye ponyatiya i struktura). M., 1976. 216 s.].

Широков А.И., Сырова В.В., Штаркман Н.Н., Салохин А.В., Крюков Л.А. К полиморфности *Cypripedium guttatum* Sw. в условиях Приморского края // Охрана и культивирование орхидей: Мат-лы X Междунар. науч.-практ. конф. (1–5 июня 2015 г., Минск, Беларусь). Минск, 2015. С. 266–269 [Shirokov A.I., Syrova V.V., Shtarkman N.N., Salokhin A.V., Kryukov L.A. Polymorphism of *Cypripedium guttatum* Sw. in conditions of Primorsky Kray // Conservation and cultivation of orchids: Proceedings of the 10th International Scientific and Practical Conference (1–5 Jun. 2015. Minsk, Belarus). Minsk, 2015. P. 266–269 (in Russ.)].

Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Grundzuge der Vegetationskunde. 3 Aufl. Wien-New York: Springer-Verlag, 1964. 865 S.

Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefäβpflanzen Mitteleuropas // Scripta Geobotanica. 1974. Bd. 9. S. 1–97.

Информация об авторе

Татьяна Васильевна Жирнова - заслуженный эколог РФ., вед. науч. сотр. Башкирского заповедника, канд. биол. наук, ныне пенсионер (zhirnova.t@inbox.ru).

Information about the author

Tatiana V. Zhirnova - Honored Ecologist of the Russian Federation., ved. sci. sotr. Bashkir Nature Reserve, Candidate of Sciences. Biol. sciences, now retired.

Статья поступила в редакцию 14.11.2023; одобрена после рецензирования 12.03.2024; принята к публикации 21.04.2024.

The article was submitted 14.11.2023; approved after reviewing 12.03.2024; accepted for publication 21.04.2024.