

Оригинальная статья

УДК 582.594:581.16(470.13)

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-3-272-292>

DACTYLORHIZA INCARNATA (L.) SOÓ (ORCHIDACEAE, LILIOPSIDA) НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА: СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ И СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ

И. А. Кириллова , Д. В. Кириллов

*Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН
Россия, 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28*

Поступила в редакцию 18.02.2021 г., после доработки 07.08.2021 г., принята 10.08.2021 г.

Аннотация. Приведены результаты изучения некоторых аспектов популяционной биологии редкой орхидеи *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó на территории Республики Коми (северо-восток Европейской России), где вид находится на северной границе своего ареала. Представлены данные о структуре популяций, морфометрических особенностях растений и репродуктивных характеристиках вида. Выявлено, что на территории региона размеры растений и количество цветков в соцветии этого вида меньше, чем в более южных частях его ареала. Численность популяций колеблется от 30 до 350 растений при средней плотности размещения от 0.7 до 3.7 особей на 1 м². Репродуктивный успех связан с погодными условиями второй декады июня (время цветения вида в регионе). Обнаружено, что размеры семян *D. incarnata* (в среднем 0.55×0.20 мм) на северной границе меньше, чем в других частях ареала вида. Семенная продуктивность довольно высокая, одна коробочка содержит в среднем 6.2 тыс. семян, реальная семенная продуктивность особи – 49.4 тыс. шт. Качество семян зависит от погодных условий – температуры во время цветения и количества осадков в момент формирования семян. Присутствие ювенильных особей во всех изученных популяциях свидетельствует об успешном семенном возобновлении вида на северном пределе ареала, несмотря на уменьшение семенной продуктивности, по сравнению с более южными его частями.

Ключевые слова: орхидные, структура популяций, завязываемость плодов, репродуктивный успех, семенная продуктивность, Республика Коми

Финансирование. Работа выполнена в рамках госзадания Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН (№ AAAA-A19-119011790022-1).

Для цитирования. Кириллова И. А., Кириллов Д. В. *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó (Orchidaceae, Liliopsida) на северной границе ареала: структура популяций и семенная продуктивность // Поволжский экологический журнал. 2021. № 3. С. 272 – 292. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-3-272-292>

 Для корреспонденции. Отдел флоры и растительности Севера Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН.

ORCID и e-mail адреса: Кириллова Ирина Анатольевна: <https://orcid.org/0000-0001-7774-7709>, kirillova_orchid@mail.ru;
Кириллов Дмитрий Валерьевич: <https://orcid.org/0000-0002-6577-693X>, kirdimka@mail.ru.

ВВЕДЕНИЕ

Семейство Орхидные – одно из крупнейших семейств цветковых растений, насчитывающее около 28000 видов (Fay, 2018), и одно из наиболее привлекательных, благодаря необычайной декоративности большинства его представителей и удивительному своеобразию биологии. Орхидные чувствительны к изменениям среды обитания и первыми выпадают из состава фитоценозов при любых антропогенных нагрузках (Swarts, Dixon, 2009; Fay et al., 2015), они являются своеобразными «индикаторами» состояния экосистем (Gale et al., 2018). Причины редкости орхидных связаны в основном с особенностями их биологии, такими как микосимбиотрофизм, высокая специализация опыления, стеноитопность и слабая конкурентоспособность. В последнее время происходит снижение общей численности орхидей во всем мире (Kull, Hutchings, 2006; Ghorbani et al., 2014; Liu et al., 2015; Vogt-Schilb et al., 2015; Wraith, Pickering, 2019). Для успешного сохранения природных популяций этих уязвимых растений в условиях усиливающейся антропогенной трансформации ландшафтов необходимы всесторонние исследования их биологии и экологии (Fay, 2018). Особенно актуальны такие работы близ границ ареалов видов, где они существуют на пределе своих биологических возможностей.

Dactylorhiza incarnata (L.) Soó s. l. – высокополиморфный таксон (Vallius et al., 2008; Hedrén et al., 2009), включенный в список исчезающих растений во многих региональных красных списках Центральной Европы, России и Скандинавии (Вахрамеева и др., 2014; Kull et al., 2016). В последние десятилетия отмечено сокращение его численности во всем мире, что связано с деградацией естественных местообитаний. *D. incarnata* s. l. имеет несколько разновидностей, две из которых произрастают на территории Республики Коми (Кириллова и др., 2018). Объектом нашего исследования стала *D. incarnata* subsp. *incarnata* (L.) Soó (далее *D. incarnata*) – редкий таксон, включенный в Красные книги 30 регионов России, в том числе и Республики Коми.

Целью данной работы стало изучение особенностей биологии *D. incarnata* на территории региона, где вид находится на северной границе своего ареала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Dactylorhiza incarnata – евразийский вид. В Республике Коми довольно редок, отмечен в бассейнах рек Цильма, Кожва, Мезень, по р. Ижма и ее притокам (Седью, Белая Кедва, Айюва), по рекам Щугор, Подчерье, Илыч, Печора (верхнее течение), Вычегда, Локчим, Нившера (рис. 1). Произрастает на низинных и переходных болотах, реже – на сырых заболоченных лугах и по берегам рек. Включен в «Красную книгу Республики Коми» (2019) с категорией 3 – редкий вид. Цветет на территории региона в июне. Размножается в основном семенами. Цветы не имеют запаха и не содержат нектара (Lammi, Kuitunen, 1995). Опыление основано на немимическом обмане рабочих шмелей (*Bombus* sp.) (Nilsson, 1981).

Исследования проведены в 2000 – 2018 гг. на территории Республики Коми. Регион расположен на северо-востоке европейской части России. Протяженность его с юга на север составляет 785 км, с запада на восток – 695 км. По рельефу и

геологическому строению восток территории относится к горному Уралу (Северный, Приполярный и Полярный Урал), а остальная часть – к Русской равнине (Тиманский кряж, Печорская низменность, Вычегодско-Мезенская равнина). Климат умеренно континентальный. Лето короткое и прохладное, зима длинная и холодная с устойчивым снежным покровом.

Рис. 1. Распространение *Dactylorhiza incarnata* в Республике Коми. Цифрами обозначены обследованные популяции: 1 – окрестности пос. Югыдъяг, осоково-сфагновое болото; 2 – правый берег р. Печора, травяно-осоково-гипновое болото; 3 – левый берег р. Малый Шежым, осоково-сфагновое болото; 4 – устье р. Большая Порожная, разнотравно-осоково-гипновое болото; 5 – левый берег р. Укью, осоково-вахтово-сфагновое болото; 6 – правый берег р. Илыч, разнотравный каменистый бечевник; 7 – правый берег р. Илыч, сырой осоковый бечевник; 8 – правый берег р. Подчерем, 500 м выше скалы Пачакырты, осоково-гипново-сфагновое болото с ерником и горцем; 9 – правый берег р. Подчерем, 300 м ниже о-ва Летник, разнотравный бечевник; 10 – правый берег р. Подчерем, напротив острова Кузьма-ди, разнотравно-моховый бечевник с выходами камней; 11 – правый берег р. Щугор, вахтово-гипново-сфагновое болото

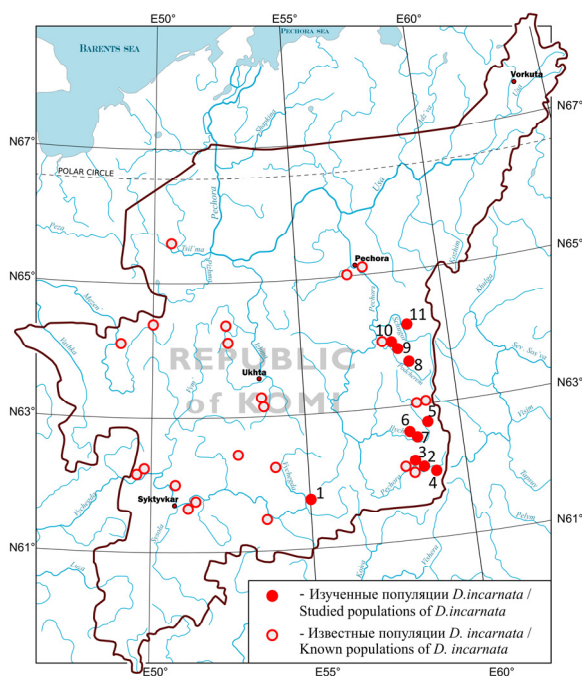


Fig. 1. Distribution of *Dactylorhiza incarnata* in the Komi Republic. Numbers indicate the populations studied: 1 – Yugyd'yag village vicinities, *Carex-Sphagnum* mire; 2 – right bank of the Pechora river, grass-*Carex-Hypnum* fen; 3 – left bank of the Maliy Schezhim river, *Carex-Sphagnum* mire; 4 – Bolshaya Porozhnaya river mouth, grass-*Carex-Hypnum* fen; 5 – left bank of the Uk'yu river, *Carex-Menyanthes-Sphagnum* mire; 6 – right bank of the Ilich river, grassy pebble towpath; 7 – right bank of the Ilich river, wet towpath with *Carex*; 8 – right bank of the Podcherem river, 500 m upstream of the Pachakyrtta rock, *Polygonum-Carex-Hypnum-Sphagnum* mire with *Betula nana*; 9 – right bank of the Podcherem river, 300 m downstream of the Letnik island, grass-mossy towpath; 10 – right bank of the Podcherem river, opposite the Kuz'ma-Di island, grass-mossy towpath with stone outcrops; 11 – right bank of the Schugor river, *Menyanthes-Hypnum-Sphagnum* mire

Изучено 11 популяций *D. incarnata* (см. рис. 1), одну из них (ЦП 2) наблюдали в течение ряда лет. Основная часть популяций расположена в пределах Северного Урала, на территории двух ООПТ – Печоро-Илычского заповедника и Националь-

ного парка «Югыд ва», одна популяция (ЦП 1) – в долине р. Вычегда, в пределах отрогов Южного Тимана. При изучении популяций использовали общепринятые в популяционной биологии методики с учетом специфики изучения редких видов (Злобин и др., 2013). В пределах исследуемых сообществ были заложены трансекты ($1 \times 10 \text{ м}^2$), по 3 – 5 для каждой популяции. Трансекты разбивали на учетные площадки по 1 м^2 . На каждой учетной площадке подсчитывали число особей изучаемого вида, определяли онтогенетическую структуру популяций. Выделение онтогенетических состояний проводили по разработанной ранее методике (Кириллова, 2015). Выделяли следующие онтогенетические состояния: ювенильное (растения с одним, реже двумя, листьями срединной формации с 2 – 4 жилками), имматурное (растения с двумя листьями срединной формации с 6 – 8 жилками), взрослое вегетативное (3 (реже 4) листа с 10 жилками), генеративное (цветущие растения).

При изучении морфометрических особенностей растений в каждой популяции измерено по 30 генеративных особей. При исследовании генеративной сферы с каждого цветущего растения для измерений брали по два цветка из средней части соцветия, их фиксировали с помощью прозрачного скотча на картон, затем сканировали и проводили измерения в программе Gimp 2.8. В последующем данные усредняли и использовали как показатели размеров частей цветка для отдельного растения.

В четырех популяциях (ЦП 1, 2, 9 и 10) изучены репродуктивные характеристики. В августе подсчитывали количество завязавшихся плодов. Для изучения семян собирали коробочки со зрелыми семенами из средней части соцветия до начала их раскрытия. Семена просматривали при увеличении $4.5\times$ под световым микроскопом МСП-2 (ЛОМО, Россия) и фотографировали цифровой видеокамерой ТС-500 (ЛОМО, Россия). Измерения проводили в программе TourView (TourTek, Китай). Анализировали среднюю длину и ширину семени и зародыша, отношение этих показателей друг к другу, объем семени и зародыша, долю воздушного пространства в семени (Arditti et al., 1979; Healey et al., 1980) у 40 выполненных семян из каждой популяции в каждый год исследований (10 выборок). Всего измерено 400 семян. Для определения качества семян взята смесь семян из коробочек, отобранных с разных растений в пределах одной популяции (не менее 600 семян с каждой популяции). Всего определено качество у 5.5 тыс. семян. Семена просматривали под микроскопом, неполноценными считали семена без нормально развитого зародыша. Подсчет числа семян в коробочках проведен с применением разработанной нами оригинальной методики абсолютного учета количества семян средствами программного пакета ImageJ 1.5 (Кириллова, Кириллов, 2015, 2017) на сканированном материале в автоматическом режиме (алгоритм Find Maxima) с ручной корректировкой. Для каждой популяции подсчитаны семена в шести коробочках из средней части соцветия.

Подготовительную обработку и анализ данных проводили в приложении Microsoft Office Excel 2010. В тексте и таблицах приведены среднее арифметическое (M) и стандартное отклонение (SD). Проверку на нормальность распределения выборок значений морфометрических параметров растений и семян проводили с помощью W -теста Шапиро – Уилка. Для сравнения выборок использовали две груп-

пы методов: параметрические (t -критерий Стьюдента для выборок с нормальным распределением) и непараметрические (критерий Уилкоксона – Манна – Уитни для данных с отклонениями от нормального распределения). Статистические расчеты выполнены с помощью среды R (v.3.4.2) (R Core Team, 2020).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфометрические параметры растений. В результате проведенных исследований выявлено, что средняя высота *D. incarnata* на территории Республики Коми составляет 26.3 ± 4.86 см (минимальная – 13 см, максимальная – 46 см). На каждое растение приходится в среднем по 3-4 листа, нижний лист 7.8 ± 2.04 см длиной и 1.4 ± 0.33 см шириной, второй снизу лист 9.5 ± 2.03 см длиной и 1.5 ± 0.35 см шириной. Соцветие 5.4 ± 1.61 см длиной, состоит из 19.9 ± 6.53 (минимально – 7, максимально – 43) цветков. Прицветники 18.5 ± 3.28 мм длиной. Наружные листочки околоцветника – ланцетные или широко ланцетные; верхний – 7.3 ± 0.76 мм длиной, боковые 7.9 ± 0.82 мм длиной. Губа цветка – 6.6 ± 0.74 мм длиной и 6.3 ± 0.06 мм шириной. Шпорец – 6.5 ± 0.78 мм длиной и 2.2 ± 0.39 мм толщиной. Завязь 9.9 ± 1.26 мм длиной.

В Московской области (Вахрамеева, 2000) отмечено большее количество листьев у растений этого вида (5 – 6 шт.) и более крупные их размеры: длина нижнего листа – 14 – 17 см, ширина – 2.0 – 2.4 см. Для Центральной Европы приводятся следующие показатели: высота растений – 32.2 см, длина соцветия – 6.5 см, число цветков – от 23 (Kluza-Wieloch, Maciejewska-Rutkowska, 2009) до 31 – 34 (Kindlmann, Jersáková, 2006; Sonkoly et al., 2016).

На территории Республики Коми *D. incarnata* встречается в двух типах местообитаний – на болотах и по сырым разнотравным берегам рек (бечевникам). Мы сравнили генеративные растения, произрастающие в этих типах местообитаний (табл. 1). Болотные растения оказались достоверно выше, с более длинными листьями, коротким, но более плотным соцветием и крупными цветками. Число цветков одинаково, у растений на травяных сообществах по берегам рек более длинное (вытянутое) и расставленное соцветие.

Таблица 1. Морфометрические параметры генеративных растений *Dactylorhiza incarnata* в разных экотопах

Table 1. Morphometric parameters of *Dactylorhiza incarnata* generative individuals in several ecotopes

Признак / Character	Болото / Fen	Бечевник / Riverside
	$n = 360$	$n = 120$
1	2	3
Высота растения, см / Plant height, cm	27.07 ± 4.70	$24.07 \pm 4.72^{**}$
Длина соцветия, см / Length of inflorescence, cm	5.02 ± 1.24	$6.66 \pm 1.97^{**}$
Число листьев, шт. / Number of leaves, pcs.	3.48 ± 0.63	$2.98 \pm 0.29^{**}$
Длина первого (нижнего) листа, см / Length of the first (lower) leaf, cm	8.24 ± 1.98	$6.44 \pm 1.58^{**}$
Ширина первого листа, см / Width of the first (lower) leaf, cm	1.36 ± 0.33	1.35 ± 0.33
Длина второго снизу листа, см / Length of the second leaf, cm	9.87 ± 1.98	$8.57 \pm 1.91^{**}$
Ширина второго листа, см / Width of the second leaf, cm	1.49 ± 0.36	1.48 ± 0.35

Окончание табл. 1
Table 1. Continuation

1	2	3
Число цветков, шт. / Number of flowers, pcs.	20.06±6.49	19.29±6.88
Плотность соцветия / Inflorescence density	4.05±1.15	2.91±0.62**
Длина губы, мм / Length of lip, mm	6.84±0.54	5.63±0.56**
Длина верхнего лепестка наружного круга околоцветника, мм / Length of the upper petal of the outer circle of the perianth, mm	7.50±0.69	6.63±0.64**
Длина нижнего лепестка наружного круга околоцветника, мм / Length of the lower petal of the outer circle of the perianth, mm	8.07±0.73	7.06±0.67**
Длина шпорца, мм / Length of spur, mm	6.53±0.76	6.48±0.52
Ширина шпорца, мм / Width of spur, mm	2.35±0.32	1.83±0.30**
Ширина губы, мм / Width of lip, mm	6.57±0.91	5.34±0.61**
Длина прицветника, мм / Length of bract, mm	19.26±3.19	15.87±2.22**
Длина завязи, мм / Length of ovary, mm	10.28±1.17	9.16±1.12**

Примечание. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$.

Note. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$.

Структура и динамика популяций. Изученные популяции насчитывают от 30 до 350 растений, при средней плотности размещения 0.7 – 3.7 особей на 1 м² (табл. 2). В онтогенетических спектрах популяций *D. incarnata* преобладают имматурные или генеративные особи (см. табл. 2). Усредненный спектр всех изученных в регионе популяций этого вида составил: 14.6:32.6:16.8:35.9 (*j:im:v:g*).

Таблица 2. Характеристика изученных популяций *Dactylorhiza incarnata*
Table 2. Characteristics of *Dactylorhiza incarnata* studied populations

Популяция / Population	Год / Year	Численность, шт. / Number, pcs.	Плотность, шт./м ² / Density, spec./m ²	Онтогенетический спектр, % / Ontogenetic spectrum, %			
				<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i>
ЦП 1 / CP 1	2017	≈ 200	3.1	26.9	47.3	18.3	7.5
ЦП 2 / CP 2	2000	≤ 350	0.7	25.6	30	13.3	31.1
	2001		1.0	10.6	26.5	12.9	50
	2002		1.0	12	51	14	23
	2006		1.3	30.3	31.8	12.1	25.8
	2010		0.9	8.3	30.6	13.9	47.2
	2011		1.0	0	27.5	30.0	42.5
	2012		0.9	8.3	27.8	8.3	55.6
ЦП 3 / CP 3	2005	≈ 200	3.7	33.7	38.5	13.9	13.9
ЦП 4 / CP 4	2005	≈ 150	1.7	11.9	29.8	10.7	47.6
ЦП 5 / CP 5	2003	≈ 150	1.1	14.3	51.8	10.7	23.2
ЦП 6 / CP 6	2008	≈ 200	3.1	27	20	14	39
ЦП 7 / CP 7	2008	≈ 150	1.6	18.4	46.9	2	32.7
ЦП 8 / CP 8	2017	30	0.7	10	20	10	60
ЦП 9 / CP 9	2017	≈ 250	1.7	4	34	28	34
ЦП 10 / CP 10	2017	≈ 300	2.9	3.2	19.4	38.7	38.7
ЦП 11 / CP 11	2015	≈ 300	2.6	3.9	11.7	45.5	39.0

За одной популяцией (ЦП 2) наблюдали в течение 2000 – 2012 гг. (см. табл. 2). Во все годы в онтогенетических спектрах преобладали имматурные или генеративные особи, спектры были полночленными, кроме 2011 г., когда не было отме-

чено ювенильных растений. Возможно, это связано с неблагоприятными погодными условиями начала этого вегетационного периода, первая половина мая была очень холодной, до 20 мая отмечены заморозки на почве и в воздухе, заморозки продолжались и в июне. Доля генеративных особей варьировала от 23 до 55.9%. Выявлено, что она связана с температурой третьей декады июня предшествующего года ($r = +0.89$, $p < 0.05$).

Репродуктивная биология. Средняя завязываемость плодов особей *D. incarnata* в регионе составила 44.2%. Данный показатель значительно варьирует по годам, в ЦП 2 он изменялся от 9 до 78.4% в зависимости от года наблюдений (рис. 2). Завязываемость плодов не связана с количеством цветков в соцветии. Обнаружена достоверная коррелятивная связь этого признака с погодными условиями второй декады июня текущего вегетационного периода ($r = +0.78$, $p < 0.10$). Минимальная завязываемость плодов отмечена в 2011 г., когда средняя температура воздуха составила 9.8°C, а наибольшая – в 2012 г. (при средней температуре 16.8°C).

Семена *D. incarnata* светло-коричневого цвета, состоят из прозрачной тесты и недифференцированного зародыша (рис. 3). Морфометрические характеристики семян этого вида на территории Республики Коми приведены в табл. 3. Их средняя длина в регионе составляет 0.55 ± 0.09 мм, ширина – 0.20 ± 0.03 мм. Индекс семени 2.9. В Мурманской области семена этого вида более широкие 0.57×0.30 мм (индекс семени 1.92) (Gamaña et al., 2015). Т. Н. Виноградова с соавторами (2003), изучавшие изменчивость семян этого вида, приводят следующие их размеры: длина семян варьирует от 0.56 (Москва) до 0.59 – 0.60 мм (Свердловская область, Мордовия, Санкт-Петербург), ширина составляет 0.23 – 0.24 мм. По данным Т. В. Никишиной с соавторами (2007), длина семян данного вида – 0.78 мм. А. В. Сидоров с соавторами (2018) для Центральной России (Ярославская область) приводят следующие размеры семян этого вида – 0.66×0.22 мм. Размеры семян этого вида в Европе – $0.65 - 0.75 \times 0.2 - 0.3$ мм (Bojňanský, Fargašová, 2007) и $0.56 - 0.73 \times 0.19 - 0.26$ мм (Gamaña et al., 2015).

Средний размер зародыша семян *D. incarnata* в Республике Коми составляет $0.16 \pm 0.02 \times 0.11 \pm 0.02$ мм. В Европе и Мурманской области он несколько крупнее – $0.18 - 0.23 \times 0.12 - 0.16$ мм и 0.19×0.14 мм соответственно (Gamaña et al., 2015). В Центральной России (Ярославская область) – 0.22×0.15 мм (Сидоров и др., 2018).

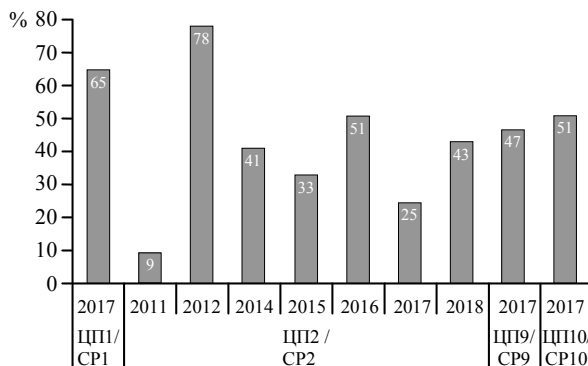


Рис. 2. Завязываемость плодов *Dactylorhiza incarnata* в Республике Коми

Fig. 2. Fruit set of the studied populations of *Dactylorhiza incarnata* in the Komi Republic

В ЦП 2 морфометрические показатели семян изучали в течение нескольких лет (см. табл. 3). Выявлено, что объемы семян и зародышей связаны с температурой третьей декады августа текущего вегетационного периода ($r = +0.82$, $p < 0.05$). Наиболее крупные семена отмечены в 2017 г., когда температура этого периода составляла 16°C, наименьшие – в 2011 и 2015 гг. (при средней температуре 7.5 – 7.9°C).

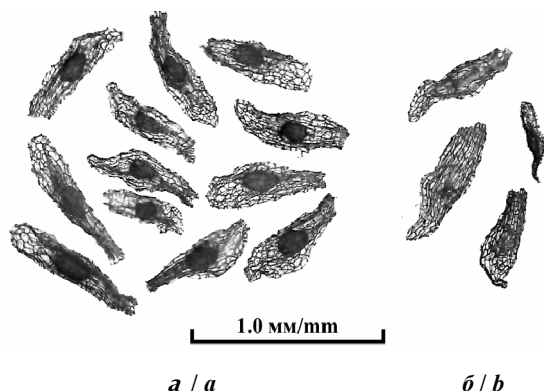


Рис. 3. Семена *Dactylorhiza incarnata* с Республики Коми: а – нормальные семена, б – неполноценные

Fig. 3. Seeds of *Dactylorhiza incarnata* in the Komi Republic: а – normal seeds, b – defective seeds

Коробочка *D. incarnata* в Республике Коми содержит в среднем 6217±350 семян. В Мурманской области, расположенной севернее исследуемого региона, где также проходит северная граница ареала вида, этот показатель еще ниже – 5099 шт. (Блинова, 2009 а). Для более южных частей ареала вида приводится большее число семян в коробочке – 7076 – 7270 шт. (Хомутовский, 2011; Nazarov, 1998; Sonkoly et al., 2016).

Таблица 3. Морфометрическая характеристика семян *Dactylorhiza incarnata* в Республике Коми
Table 3. Morphometric characteristics of *Dactylorhiza incarnata* seeds in the Komi Republic

Популяция / Population	Год / Year	Семя / Seed				Доля неполноценных семян, % / Percentage of defective seeds
		Длина, мм / Length, mm	Ширина, мм / Width, mm	Индекс семени / Seed index	Объем × 10 ⁻³ , мм ³ / Volume × 10 ⁻³ , mm ³	
1	2	3	4	5	6	7
ЦП 1 / CP 1	2017	0.54±0.05	0.19±0.02	2.94±2.14	4.99±0.01	1.3
ЦП 2 / CP 2	2011	0.49±0.05	0.19±0.02	2.58±0.49	4.82±0.01	12.2
	2012	0.61±0.07	0.20±0.03	3.16±0.62	6.31±0.01	15.8
	2014	0.60±0.07	0.18±0.03	3.32±0.62	5.45±0.01	14.9
	2015	0.46±0.06	0.17±0.03	2.74±0.69	3.67±0.01	-
	2016	0.52±0.08	0.20±0.03	2.68±0.55	5.71±0.01	12.9
	2017	0.67±0.08	0.20±0.02	3.42±0.56	7.09±0.01	24.3
	2018	0.54±0.06	0.20±0.03	2.81±0.58	5.73±0.01	5.9
ЦП 9 / CP 9	2017	0.54±0.06	0.21±0.03	2.64±0.48	6.37±0.01	4.2
ЦП 10 / CP 10	2017	0.53±0.06	0.22±0.03	2.49±0.47	6.62±0.01	4.6
Популяция / Population	Год / Year	Зародыш / Embryo				Доля пустого воздушного пространства в семени, % / Portion of empty air space in the seed, %
		Длина, мм / Length, mm	Ширина, мм / Width, mm	Индекс зародыша / Seed index	Объем × 10 ⁻³ , мм ³ / Volume × 10 ⁻³ , mm ³	
ЦП 1 / CP 1	2017	0.14±0.01	0.08±0.01	1.66±0.25	0.50±0.01	89.4±3.56

Окончание табл. 3
Table 3. Continuation

1	2	3	4	5	6	7
ЦП 2 / CP 2	2011	0.15±0.02	0.10±0.01	1.63±0.28	0.75±0.01	83.6±5.84
	2012	0.16±0.02	0.10±0.01	1.57±0.18	0.93±0.01	82.9±9.70
	2014	0.17±0.02	0.10±0.01	1.72±0.22	0.88±0.01	82.1±8.62
	2015	0.18±0.02	0.11±0.01	1.77±0.27	1.10±0.01	67.9±12.7
	2016	0.15±0.01	0.10±0.01	1.52±0.16	0.85±0.01	84.0±4.88
	2017	0.19±0.03	0.12±0.02	1.56±0.16	1.68±0.01	75.3±13.2
	2018	0.16±0.02	0.11±0.01	1.41±0.17	1.03±0.01	80.5±7.05
ЦП 9 / CP 9	2017	0.16±0.01	0.11±0.01	1.46±0.16	1.09±0.01	81.1±7.51
ЦП 10 / CP 10	2017	0.17±0.02	0.12±0.01	1.37±0.15	1.30±0.01	79.1±7.98

Число семян в коробочке варьирует среди изученных популяций от 3649 до 8252 шт. (табл. 4). Наибольшее их количество отмечено в ЦП 1 (самой южной из исследуемых популяций). В ЦП 2 семенная продуктивность была исследована в течение трех лет, она варьировала в зависимости от года наблюдений в два раза. Максимальный показатель отмечен в 2011 г., который отличался наибольшей суммой активных температур ($>10^{\circ}\text{C}$) вегетационного периода (1859). Число семян в ЦП 2 коррелирует с их размерами, чем больше семян образуется в коробочке, тем мельче их размеры. Так, в 2011 г. отмечен самый маленький объем семян ($4.8 \times 10^{-3} \text{ мм}^3$) при максимальном их количестве, а в 2017 г. – наибольший объем семян ($7.1 \times 10^{-3} \text{ мм}^3$) при их минимальном числе (см. табл. 3, 4).

Таблица 4. Семенная продуктивность *Dactylorhiza incarnata* в Республике Коми
Table 4. Seed productivity of *Dactylorhiza incarnata* in the Komi Republic

Популяция / Population	Год / Year	Число семян в плоде, шт. / Number of seeds in one fruit, pcs.			ЧПС в плоде, шт. / NSE, pcs.	УПСП особи, шт. / CPSP, pcs.	УРСП особи, шт. / CRSP, pcs.	РСП особи, шт. / RSP, pcs.	Урожай семян, шт./м ² / Seed yield, pcs./m ²
		средн. / mean	min	max					
ЦП 1 / CP 1	2017	8252	4656	10930	8145	171642	111395	109947	25288
ЦП 2 / CP 2	2011	7513	5964	10129	6596	243421	21908	19235	8271
	2017	3649	2671	4548	2762	83562	20556	15561	7781
	2018	5990	4764	7163	5637	91647	39500	37169	–
ЦП 9 / CP 9	2017	6602	4428	8457	6325	120817	56301	53936	34519
ЦП 10 / CP 10	2017	5302	4656	10930	5058	125127	63690	60760	79596

Примечание. ЧПС – число полноценных семян; УПСП – условно-потенциальная семенная продуктивность (число семян в коробочке × число цветков на растении (среднее для популяции)); УРСП – условно-реальная семенная продуктивность (число семян в коробочке × число цветков на растении × процент плодозавязываемости/100); РСП – реальная семенная продуктивность (число полноценных семян в коробочке × число цветков на растении × процент плодозавязываемости/100).

Note. NSE – Average number of the seeds with embryo per fruit; CPSP – Conditionally potential seed production (average number of seeds in one fruit × average number of flowers per plant); CRSP – Conditionally real seed production (average number of seeds in one fruit × average number of flowers per plant × fruit set/100); RSP – Real seed production (average number of seed with embryo in the fruit × average number of flowers per plant × fruit set/100).

Часть семян в коробочках – неполноценная (см. рис. 3, б), средняя доля таких семян в изученных нами популяциях составила 10.7%. Для Центральной России приведено чуть меньшее количество неполноценных семян в коробочках этого вида – 7% (Сидоров и др., 2018). Минимальный показатель отмечен нами на Южном Тимане (ЦП 1), на Северном Урале (ЦП 2, 9 и 10) качество семян ниже (см. табл. 3). Количество неполноценных семян варьирует и в зависимости от года исследования, в ЦП 2 в разные годы наблюдений оно составляло от 5.9 до 24.3% (см. табл. 3). Выявлено, что оно связано с температурой третьей декады июня ($r = -0.84$, $p < 0.05$) и осадками третьей декады июля ($r = +0.98$, $p < 0.05$).

Реальная семенная продуктивность коробочки *D. incarnata* на северной границе ареала – 5754 шт., в Центральной России этот показатель, по данным разных авторов, составляет от 4446 семян – в Ярославской области (Сидоров и др., 2018) до 7128 – в Тверской области (Хомутовский, 2011).

Условно-реальная семенная продуктивность особи (число семян на генеративный побег) составляет на северной границе ареала *D. incarnata* – 52225 шт. В Мурманской области на один генеративный побег приходится чуть меньшее количество семян – 45891 семян (Блинова, 2009 а). В Центральной Европе этот показатель выше – 178710 шт. (Sonkoly et al., 2016) за счет большего числа цветков в соцветии и высокой плодозавязываемости.

Реальная семенная продуктивность генеративного растения (с учетом того, что часть семян в плоде – неполноценная) составила 49435 семян. На Южном Урале реальная семенная продуктивность генеративного растения *D. incarnata* – 69930 шт. (Кривошеев и др., 2014), в Ярославской области – 56401 шт. (Сидоров и др., 2018).

Урожай семян в изученных популяциях составил 7.8 – 79.6 тыс. семян на 1 м² (см. табл. 4). Этот показатель определяется, наравне с эффективностью опыления и семенной продуктивностью, также количеством генеративных особей в популяции. Максимальное количество семян на квадратный метр приходится на ЦП 10 (см. табл. 4), где отмечена наибольшая плотность генеративных растений на 1 м² (1.3), тогда как в других популяциях она составила 0.2 – 0.6 экз. на 1 м².

ОБСУЖДЕНИЕ

Географический ареал видов определяется большей частью климатом, а северная граница ограничена низкими температурами (Woodward, 1990). Считается, что уровни экологического стресса возрастают от центра ареала к периферии в результате снижения благоприятности окружающей среды (Hall et al., 1992). Прогнозируемым следствием этого является уменьшение энергии, доступной для роста и размножения, приближающееся к границе ареала, и, следовательно, уменьшение размера особей, численности популяций и семенной продуктивности (Brown, 1984; Lawton, 1993; Sagarin, Gaines, 2002; Jump, Woodward, 2003). Наши исследования также показали, что размеры растений и количество цветков у *D. incarnata* на северной границе ареала меньше, чем в более южных его частях.

В Республике Коми популяции *D. incarnata* встречаются в двух основных типах местообитаний – на осоково-сфагновых болотах и по сырым разнотравным

берегам рек. На болотах из-за более плотного окружения соседних растений степень затенения особей данного вида больше, а влажность субстрата выше, чем в береговых сообществах (бечевниках). Сравнение морфометрических особенностей особей в двух группах местообитаний показало, что на болотах особи крупнее как по высоте побегов, так и по длине листьев (см. табл. 1), что может быть признаком синдрома избегания тени (Smith, Whitelam, 1997). Результаты работы Janeckova et al. (2006) показали, что затенение генеративных особей другого вида этого рода (*Dactylorhiza majalis*) также вызывает удлинение их стеблей, подобный эффект описан и Schrautzer et al. (2011) для *D. incarnata*.

Число цветков у растений, произрастающих в разных типах местообитаний, одинаково, а их размеры крупнее в болотных популяциях. *D. incarnata* – безнектарный вид с обманной стратегией опыления. В отсутствие нектара визуальное изображение может быть наиболее важным компонентом притяжения насекомых (Kindlmann, Jersáková, 2006). По-видимому, в густой растительности на болотах крупные цветы служат для более эффективного привлечения насекомых-опылителей.

Изученные нами популяции *D. incarnata* в Республике Коми насчитывают до 350 особей при средней плотности размещения 0.7 – 3.7 особей на 1 м². Популяции, численностью от нескольких десятков до нескольких сотен растений, со средней плотностью в 1 – 5 особей на 1 м², свойственны этому виду по всему ареалу (Вахрамеева, 2000; Блинова, 2009 б). Это соответствует ряду исследований по другим видам (Herlihy, Eckert, 2005; Samis, Eckert, 2007), которые также не обнаружили различий в численности и плотности растений в центре ареала и на его границах.

Усредненный онтогенетический спектр изученных популяций *D. incarnata* соответствует базовому спектру вида (Вахрамеева и др., 2014), отличается лишь несколько повышенной долей имматурных особей (32.6 вместо 22%), что может быть связано с задержкой в онтогенезе, обусловленной нахождением растений на пределе своего ареала. В целом, онтогенетическая структура популяций этого вида в разных частях ареала похожа (Вахрамеева, 2000).

Завязываемость плодов *D. incarnata* на северной границе ареала в Республике Коми (44.2%) ниже, чем в более южных его частях, где она варьирует от 57 до 96.6% (Вахрамеева, 2000; Хомутовский, 2011; Sonkoly et al., 2016). Это, вероятно, связано с недостатком опылителей или низкой их активностью на севере. Однако в Мурманской области, расположенной севернее исследуемого региона, этот вид отличается постоянным высоким уровнем завязывания плодов (от 70 до 100%), что может указывать на его переход к автогамии (Блинова, 2008).

Репродуктивный успех вида в регионе не связан с количеством цветков в соцветии, что подтверждается и результатами других исследователей (Mattila, Kuitunen, 2000). Выявлено, что успешность опыления *D. incarnata* в Республике Коми зависит от погодных условий во время его цветения (вторая декада июня).

Наши исследования показали, что *D. incarnata* в регионе образует меньшее число семян в коробочке и на растение, чем в более южных частях его ареала, при этом объем семян и зародышей меньше, чем в центре ареала вида. Эта закономер-

ность описана и другими исследователями (Pigott, Huntley, 1981; García et al., 2000; Dorken, Eckert, 2001; Jump, Woodward, 2003), многие виды демонстрируют спад семенной продуктивности с удалением от центра ареала, в том числе и орхидные (Кириллова, Кириллов, 2020).

В литературе есть сведения о том, что у ряда видов растений, в том числе и орхидных существует «плата за репродукцию» («cost of reproduction») (Snow, Whigham, 1989; Obeso, 2002). Подобный эффект был обнаружен и у *D. incarnata* (Блинова, 2009 а; Tamm, 1972:). Многолетний мониторинг в Мурманской области позволил утверждать, что популяциям этого вида присущи черты поведения монокарпических растений (Блинова, 2009 а). Возможно, в Республике Коми, где вид находится на северной границе ареала, в условиях ограниченности ресурсов виду не выгодно образовывать большое количество плодов и семян.

На примере одной популяции (ЦП 2), обследованной в течение ряда лет, выявлена интересная закономерность: чем меньше семян образуется в коробочке, тем они крупнее. Компромисс между размерами семян и их количеством обычен среди растений и может рассматриваться как неизбежное ограничение, обусловленное тем, что растение имеет ограниченное количество ресурсов для размножения (Eriksson, Kainulainen, 2011). Вероятно, при образовании большего числа семян у растения не остается ресурсов для формирования крупных семян.

Часть сформировавшихся семян к моменту диссеминации из-за отсутствия или недоразвития зародыша могут быть нежизнеспособными (см. рис. 3, б). Неполюценность семян орхидных связывают с недостаточностью опыления, нехваткой ресурсов, повреждением фитофагами и болезнями и аномалиями в строении и развитии зародыша (Андропова, 2011). Выявлено, что на число неполноценных семян влияют погодные условия: чем холоднее погода во время цветения *D. incarnata* и чем больше количество осадков в момент формирования семян, тем ниже их качество.

По наблюдениям П. В. Куликова и Е. Г. Филиппова (1991), семена *D. incarnata* отличаются низкой всхожестью. Кроме того, этот вид не образует банка семян, так как семена выживают в почве всего несколько недель (Pritchard, Seaton, 1993). Сочетание этих факторов делают его зависимым от большого количества семян и наличия подходящих мест (условий) для их прорастания. Для видов рода *Dactylorhiza* характерны «волны возобновления» – значительные колебания численности ювенильных растений в популяциях (Вахрамеева и др., 1987), причиной которых является чередование благоприятных и неблагоприятных периодов для выживания протокормов в почве. Данный эффект мы наблюдали и на примере ЦП 2, доля ювенильных особей в которой за время исследований изменялась от 0 до 30%.

Конечным показателем успешности репродуктивного процесса является количество появившихся молодых ювенильных растений (Злобин и др., 2013). Присутствие ювенильных особей во всех изученных нами популяциях свидетельствует об успешном семенном возобновлении этого вида на северном пределе ареала, несмотря на уменьшение семенной продуктивности, по сравнению с более южными его частями.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наши исследования показали, что *Dactylorhiza incarnata* в Республике Коми образует популяции численностью до 350 особей, со средней плотностью размещения – 0.7 – 3.7 растений на 1 м². На исследуемой территории, где вид находится на северной границе своего ареала, происходит миниатюризация растений и спад семенной продуктивности по сравнению с более южными популяциями. На репродуктивный успех *D. incarnata* влияет температура второй декады июня, на которую приходится фаза цветения вида в регионе. Одна коробочка содержит в среднем 6.2 тыс. семян, реальная семенная продуктивность растения – 49.4 тыс. семян, урожай семян составляет от 7.8 до 79.6 тыс. шт./м². Присутствие достаточного количества ювенильных растений в популяциях вида в регионе указывает на благоприятные условия для его семенного возобновления на данной территории.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андропова Е. В. Летальные аномалии строения и развития зародыша у *Dactylorhiza fuchsii* (Orchidaceae) // Ботанический журнал. 2011. Т. 96, № 7. С. 858 – 863.
- Блинова И. В. Особенности опыления орхидных в северных широтах // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2008. Т. 113, № 1. С. 39 – 47.
- Блинова И. В. Оценка репродуктивного успеха орхидных за Полярным кругом // Вестник Тверского государственного университета. Серия : Биология и экология. 2009 а. № 12. С. 76 – 83.
- Блинова И. В. Численность популяций орхидных и их динамика на северном пределе распространения в Европе // Ботанический журнал. 2009 б. Т. 94, № 2. С. 212 – 240.
- Вахрамеева М. Г. Род Пальчатокоренник // Биологическая флора Московской области. М. : Изд-во «Гриф и К», 2000. Вып. 14. С. 55 – 86.
- Вахрамеева М. Г., Денисова Л. В., Никитина С. В. Особенности структуры ценопопуляций видов семейства орхидных // Популяционная экология растений. М. : Наука, 1987. С. 147 – 150.
- Вахрамеева М. Г., Варлыгина Т. И., Татаренко И. В. Орхидные России (биология, экология и охрана). М. : Т-во науч. изд. КМК, 2014. 437 с.
- Виноградова Т. Н., Пегова А. Н., Осипьянц А. И., Пугачева П. В., Савченко А. С. Потенциальная всхожесть, индивидуальная и географическая изменчивость семян пальчатокоренника мясотолистного – *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó // Биологический вестник Харьковского национального университета. 2003. Т. 7, № 1. С. 64 – 66.
- Злобин Ю. А., Складар В. Г., Клименко А. А. Популяции редких видов растений : теоретические основы и методика изучения. Сумы : Университетская книга, 2013. 439 с.
- Кириллова И. А. *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó на Северном Урале // Труды Печоро-Илычского заповедника. 2015. Вып. 17. С. 101 – 105.
- Кириллова И. А., Кириллов Д. В. Особенности репродуктивной биологии *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. (Orchidaceae) на северной границе ареала // Сибирский экологический журнал. 2015. Т. 22, № 4. С. 617 – 629. <https://doi.org/10.15372/SEJ20150413>
- Кириллова И. А., Кириллов Д. В. Репродуктивная биология *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) на северной границе ареала (Республика Коми) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 38. С. 68 – 88. <https://doi.org/10.17223/19988591/38/4>
- Кириллова И. А., Кириллов Д. В. Семенная продуктивность *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Besser (Orchidaceae, Liliopsida) на северной границе ареала // Поволжский экологический журнал. 2020. № 2. С. 191 – 208. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-2-191-208>

Кириллова И. А., Кириллов Д. В., Шадрин Д. М. Морфологический и молекулярно-генетический подходы к изучению рода *Dactylorhiza* в Республике Коми // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2018. № 43. С. 44 – 65. <https://doi.org/10.17223/19988591/43/3>

Красная книга Республики Коми. Сыктывкар : ООО «Коми республиканская типография», 2019. 768 с.

Кривошеев М. М., Ишмуратова М. М., Суюндуков И. В. Показатели семенной продуктивности некоторых видов орхидей (Orchidaceae Juss.) Южного Урала, рассчитанные с применением программы ImageJ // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского. 2014. № 3, ч. 3. С. 49 – 57.

Куликов П. В., Филиппов Е. Г. Прорастание семян и развитие проростков *in vitro* у некоторых орхидных умеренной зоны // Экология и интродукция растений на Урале. Свердловск : УрО РАН, 1991. С. 39 – 43.

Никишина Т. В., Попов А. С., Вахрамеева М. Г., Варлыгина Т. И., Широков А. И., Коломейцева Г. Л. Криоконсервация семян орхидей // Вестник Тверского государственного университета. Серия : Биология и экология. 2007. № 8 (36). С. 38 – 43.

Сидоров А. В., Зайцева Ю. В., Маракаев О. А. Морфофизиологические особенности семян двух видов орхидных Центрально-Европейской России и их способность к прорастанию в культуре *in vitro* // Вестник Тверского государственного университета. Серия : Биология и экология. 2018. № 4. С. 143 – 153.

Хомутовский М. И. Эффективность опыления некоторых видов орхидных Валдайской возвышенности // Охрана и культивирование орхидей : материалы IX Международной научной конференции. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2011. С. 456 – 461.

Arditti J., Michaud J. D., Healey P. L. Morphometry of orchid seeds. I. *Paphiopedilum* and native California and related species of *Cypripedium* // American Journal of Botany. 1979. Vol. 66, iss. 10. P. 1128 – 1137. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1979.tb06332.x>

Bojňanský V., Fargašová A. Atlas of seeds and fruits of Central and East-European Flora : The Carpathian Mountains Region. Dordrecht : Springer Science & Business Media, 2007. 1046 p.

Brown J. H. On the relationship between abundance and distribution of species // The American Naturalist. 1984. Vol. 124, № 2. P. 255 – 279. <https://doi.org/10.1086/284267>

Dorken M. E., Eckert C. G. Severely Reduced Sexual Reproduction in Northern Populations of a Clonal Plant, *Decodon verticillatus* (Lythraceae) // Journal of Ecology. 2001. Vol. 89, iss. 3. P. 339 – 350. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2001.00558.x>

Eriksson O., Kainulainen K. The evolutionary ecology of dust seeds // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. 2011. Vol. 13, iss. 2. P. 73 – 87. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.02.002>

Fay M. F. Orchid conservation : How can we meet the challenges in the twenty-first century? // Botanical Studies. 2018. Vol. 59, № 1. P. 16. <https://doi.org/10.1186/s40529-018-0232-z>

Fay M. F., Pailler T., Dixon K. W. Orchid conservation : Making the links // Annals of Botany. 2015. Vol. 116, iss. 3. P. 377 – 379. <https://doi.org/10.1093/aob/mcv142>

Gale S. W., Fischer G. A., Cribb P. J., Fay M. F. Orchid conservation: bridging the gap between science and practice // Botanical Journal of the Linnean Society. 2018. Vol. 186, iss. 4. P. 425 – 434. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy003>

Gamarra R., Galán P., Pedersen H. Æ., Ortúñez E., Sanz E. Seed micromorphology in *Dactylorhiza* Necker ex Nevski (Orchidaceae) and allied genera // Turkish Journal of Botany. 2015. Vol. 39, iss. 2. P. 298 – 309. DOI: 10.3906/bot-1401-66

García D., Zamora R., Gómez J. M., Jordano P., Hódar J. A. Geographical Variation in Seed Production, Predation and Abortion in *Juniperus communis* Throughout its Range in Europe // Journal Ecology. 2000. Vol. 88, iss. 3. P. 436 – 446. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00459.x>

- Ghorbani A., Gravendeel B., Naghibi F., de Boer H. Wild orchid tuber collection in Iran : A wake-up call for conservation // Biodiversity and Conservation. 2014. Vol. 23, № 11. P. 2749 – 2760. <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0746-y>
- Hall C. A. S., Stanford J. A., Hauer F. R. The distribution and abundance of organisms as a consequence of energy balances along multiple environmental gradients // Oikos. 1992. Vol. 65, № 3. P. 377 – 390. <https://doi.org/10.2307/3545553>
- Healey P. L., Michaud J. D., Arditti J. Morphometry of Orchid Seeds. III. Native California and Related Species of Goodyera, Piperia, Platanthera and Spiranthes // American Journal of Botany. 1980. Vol. 67, iss. 4. P. 508 – 518. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1980.tb07678.x>
- Hedrén M., Nordström S. Polymorphic populations of *Dactylorhiza incarnata* s. l. (Orchidaceae) on the Baltic island of Gotland : Morphology, habitat preference and genetic differentiation // Annals of Botany. 2009. Vol. 104, iss. 3. P. 527 – 542. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp102>
- Herlihy C. R., Eckert C. G. Evolution of self-fertilization at geographical range margins? A comparison of demographic, floral, and mating system variables in central vs. peripheral populations of *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae) // American Journal of Botany. 2005. Vol. 92, iss. 4. P. 744 – 751. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.4.744>
- Janečková P., Wotavová K., Schödelbauerová I., Jersáková J., Kindlmann P. Relative effects of management and environmental conditions on performance and survival of populations of a terrestrial orchid, *Dactylorhiza majalis* // Biological Conservation. 2006. Vol. 129, iss. 1. P. 40 – 49. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.045>
- Jump A. S., Woodward F. I. Seed production and population density decline approaching the range-edge of *Cirsium* species // New Phytologist. 2003. Vol. 160, iss. 2. P. 349 – 358. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00873.x>
- Kindlmann P., Jersáková J. Effect of floral display on reproductive success in terrestrial orchids // Folia Geobotanica. 2006. Vol. 41. P. 47 – 60. <https://doi.org/10.1007/BF02805261>
- Kluza-Wieloch M., Maciejewska-Rutkowska I. Population of *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soo (Orchidaceae) in south-western part of Poznan (“Kopanina I”) – results of monitoring in the years 1997–2009 // Roczniki Akademii Rolniczej w Poznaniu. Botanika-Steciana. 2009. Vol. 13. P. 125 – 132.
- Kull T., Hutchings M. J. A comparative analysis of decline in the distribution ranges of orchid species in Estonia and the United Kingdom // Biological Conservation. 2006. Vol. 129, iss. 1. P. 31 – 39. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.046>
- Kull T., Selgis U., Pecina M. V., Metsare M., Ilves A., Tali K., Sepp K., Kull K., Shefferson R. P. Factors influencing IUCN threat levels to orchids across Europe on the basis of national red lists // Ecology and Evolution. 2016. Vol. 6, iss. 17. P. 6245 – 6265. <https://doi.org/10.1002/ece3.2363>
- Lammi A., Kuitunen M. Deceptive pollination of *Dactylorhiza incarnata* : an experimental test of the magnet species hypothesis // Oecologia. 1995. Vol. 101, № 4. P. 500 – 503. <https://doi.org/10.1007/BF00329430>
- Lawton J. H. Range, population abundance and conservation // Trends in Ecology & Evolution. 1993. Vol. 8, iss. 11. P. 409 – 413. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(93\)90043-O](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90043-O)
- Liu Q., Chen J., Corlett R. T., Fan X., Yu D., Yang H., Gao J. Orchid conservation in the biodiversity hotspot of southwestern China // Conservation Biology. 2015. Vol. 29, iss. 6. P. 1563 – 1572. <https://doi.org/10.1111/cobi.12584>
- Mattila E., Kuitunen M. T. Nutrient versus pollination limitation in *Platanthera bifolia* and *Dactylorhiza incarnata* (Orchidaceae) // Oikos. 2000. Vol. 89, iss. 2. P. 360 – 366. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.890217.x>
- Nazarov V. V. Samenproduktivität europäischer Orchideen. I. Methoden zur Bestimmung der Samenzahl // Journal Europäischer Orchideen. 1998. Vol. 30, № 3. P. 591 – 602.
- Nilsson L. A. Pollination ecology and evolutionary process in six species of orchids // Abstracts of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology. 1981. Vol. 593. P. 1 – 40.

- Obeso J. R.* The costs of reproduction in plants // *New Phytologist*. 2002. Vol. 155, iss. 3. P. 321 – 348. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00477.x>
- Pigott C. D., Huntley J. P.* Factors Controlling the Distribution of *Tillia cordata* at the Northern Limits of its Geographical Range. III. Nature and Causes of Seed Sterility // *New Phytologist*. 1981. Vol. 87, iss. 4. P. 817 – 839. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1981.tb01716.x>
- Pritchard H. W., Seaton P. T.* Orchid seed storage: historical perspective, current status and future prospects for long-term conservation // *Selbyana*. 1993. Vol. 14. P. 89 – 104.
- R Core Team. R : A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria, 2020. Available at: <http://www.R-project.org> (accessed 17 December 2020).
- Sagarin R. D., Gaines S. D.* The «abundant centre» distribution: to what extent is it a biogeographical rule? // *Ecology Letters*. 2002. Vol. 5, iss. 1. P. 137 – 147. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00297.x>
- Samis K. E., Eckert C. G.* Testing the abundant center model using range-wide demographic surveys of two coastal dune plants // *Ecology*. 2007. Vol. 88, iss. 7. P. 1747 – 1758. <https://doi.org/10.1890/06-1153.1>
- Schrautzer J., Fichtner A., Huckauf A., Rasran L., Jensen K.* Long-term population dynamics of *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó after abandonment and re-introduction of mowing // *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. 2011. Vol. 206, iss. 7. P. 622 – 630. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2010.11.008>
- Smith H., Whitelam G. C.* The shade avoidance syndrome : Multiple responses mediated by multiple phytochromes // *Plant, Cell & Environment*. 1997. Vol. 20, iss. 6. P. 840 – 844. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1997.d01-104.x>
- Snow A. A., Whigham D. F.* Costs of flower and fruit production in *Tipularia discolor* (Orchidaceae) // *Ecology*. 1989. Vol. 70, iss. 5. P. 1286 – 1293. <https://doi.org/10.2307/1938188>
- Sonkoly J. E., Vojtkó A., Török P., Illyés Z., Sramkó G., Tökölyi J., Molnár V. A.* Higher seed number compensates for lower fruit-set of deceptive orchids // *Journal of Ecology*. 2016. Vol. 104, iss. 2. P. 343 – 351. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12511>
- Swarts N. D., Dixon K. W.* Terrestrial orchid conservation in the age of extinction // *Annals of Botany*. 2009. Vol. 104, iss. 3. P. 543 – 556. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp025>
- Vallius E., Salonen V., Kull T.* Pollen flow and post-pollination barriers in two varieties of *Dactylorhiza incarnata* s. l. (Orchidaceae) // *Plant Systematics and Evolution*. 2008. Vol. 274, № 3–4. P. 171 – 178. <https://doi.org/10.1007/s00606-008-0045-8>
- Vogt-Schilb H., Munoz F., Richard F., Schatz B.* Recent declines and range changes of orchids in Western Europe (France, Belgium and Luxembourg) // *Biological Conservation*. 2015. Vol. 190. P. 133 – 141. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.05.002>
- Woodward F. I.* The impact of low temperatures in controlling the geographical distribution of plants // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*. 1990. Vol. 326, iss. 1237. P. 585 – 593. <https://doi.org/10.1098/rstb.1990.0033>
- Wraith J., Pickering C.* A continental scale analysis of threats to orchids // *Biological Conservation*. 2019. Vol. 234. P. 7 – 17. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.03.015>

***Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó (Orchidaceae, Liliopsida) on the northern border of its distribution area: Population structure and seed productivity**

I. A. Kirillova , D. V. Kirillov

*Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
28 Kommunisticheskaya St., Syktyvkar 167982, Russia*

Received: 18 February 2021 / revised: 7 August 2021 / accepted: 10 August 2021

Abstract. The results of the study of the population biology of the rare orchid *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó on the territory of the Komi Republic (north-east of European Russia), where the species is located on the northern border of its range, are presented. Data on the population structure, morphometric features of plants, and reproductive characteristics of the species are given. It was found that the size of plants and the number of flowers in the inflorescence of this species in the region is lower than in the more southern parts of its range. The populations size ranges from 30 to 350 individuals with their average density of 0.7–3.7 per 1 m², and it is common for this species in other parts of its distribution area. Reproductive success is associated with the weather of the second decade of June because the flowering time of the species in the region happens in this time. It was found that the seed size of *D. incarnata* (0.55×0.20 mm) on its northern border is smaller than in other parts of the range. The seed productivity is rather high: one fruit contains an average of 6.2 thousands of seeds and one individual could produce about 49.4 thousands of seeds. Temperature during flowering time and precipitation during seed ripening may affect seed quality. The presence of juvenile individuals (%) in all the studied populations shows seed recruitment in populations of this species at the northern limit of the range, despite a lower seed set in comparison with southern populations.


Keywords: Orchidaceae, population structure, fruit set, reproductive success, seed productivity, Komi Republic

Funding. The study was conducted in framework of the state assignment of the Institute of Biology of Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (No. AAAA-A19-119011790022-1).

For citation: Kirillova I. A., Kirillov D. V. *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó (Orchidaceae, Liliopsida) on the northern border of its distribution area: Population structure and seed productivity. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2021, no. 3, pp. 272–292. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-3-272-292>

REFERENCES

- Andronova E. V. Lethal anomalies of the structure and development of the embryo in *Dactylorhiza fuchsii* (Orchidaceae). *Botanicheskii zhurnal*, 2011, vol. 96, no. 7, pp. 858–863 (in Russian).
Blinova I. V. Orchid population in Northern Latitudes. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists, Biological series*, 2008, vol. 113, iss. 1, pp. 39–47 (in Russian).

 *Corresponding author.* Department of Flora and Vegetation of the North, Institute of Biology of Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Irina A. Kirillova: <https://orcid.org/0000-0001-7774-7709>, kirillova_orchid@mail.ru; Dmitry V. Kirillov: <https://orcid.org/0000-0002-6577-693X>, kirdimka@mail.ru.

Blinova I. V. The Estimation of Reproductive Success in Orchid Species North of the Arctic Circle in Europe. *Gerald of Tver State University, Ser. Biology and Ecology*, 2009 a, iss. 12, pp. 76–83 (in Russian).

Blinova I. V. Number of individuals and dynamics of orchid populations at the northern limit of their distribution in Europe. *Botanicheskii zhurnal*, 2009 b, vol. 94, no. 2, pp. 212–240 (in Russian).

Homutovskiy M. I. Pollination efficiency of some orchids species in Valday Elevation. In: *Okhrana i kultivirovanie orkhidei: materialy IX Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii* [Conservation and Cultivation of Orchids. Proceedings of International Scientific Conference]. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2011, pp. 456–461 (in Russian).

Kirillova I. A. *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó in the Northern Urals. *Proceedings of the Pechora-Ilych Nature Reserve*, 2015, iss. 17, pp. 101–105 (in Russian).

Kirillova I. A., Kirillov D. V. Reproduction biology of *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. (Orchidaceae) on its northern distribution border. *Contemporary Problems of Ecology*, 2015, vol. 8, no. 4, pp. 512–522. <https://doi.org/10.1134/S1995425515040095>

Kirillova I. A., Kirillov D. V. Reproductive Biology of *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) on its Northern Distribution Border (The Komi Republic). *Tomsk State University Journal of Biology*, 2017, vol. 38, pp. 68–88 (in Russian). <https://doi.org/10.17223/19988591/38/4>

Kirillova I. A., Kirillov D. V. Seed Productivity of *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Besser (Orchidaceae, Liliopsida) on the Northern Border of its Distribution Area. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2020, vol. 2, pp. 191–208 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-2-191-208>

Kirillova I. A., Kirillov D. V., Shadrin D. M. Molecular and morphological approaches to studying the *Dactylorhiza* genus in the Komi Republic. *Tomsk State University Journal of Biology*. 2018, no. 43, pp. 44–65 (in Russian). <https://doi.org/10.17223/19988591/43/3>

Krasnaya kniga Respubliki Komi [The Red Date Book of the Komi Republic]. Syktyvkar, Komi respublikanskaia tipografiia Publ., 2019. 768 p. (in Russian).

Krivosheev M. M., Ishmuratova M. M., Suyundukov I. V. Seed productivity indicators of certain orchid species (Orchidaceae Juss.) in South Urals calculated by using the ImageJ Program. *Vestnik of Lobachevsky University of Nizhni Novgorod*. 2014, no. 3, pp. 49–57 (in Russian).

Kulikov P. V., Filippov E. G. Seed germination and seedling development in vitro in some temperate zone orchids. In: *Ekologiya i introdukciya rastenij na Urale* [Ecology and Introduction of Plants in the Urals]. Sverdlovsk, UrO RAN Publ., 1991, pp. 39–43 (in Russian).

Nikishina T. V., Popov A. S., Vakhrameeva M. G., Varlygina T. I., Shirokov A. I., Kolomeitseva G. L. Cryoconservation of seeds of several temperate orchids. *Gerald of Tver State University, Ser. Biology and Ecology*, 2007, no. 8 (36), pp. 38–43 (in Russian).

Sidorov A. V., Zaitseva J. V., Marakaev O. A. Morphophysiological peculiarities of two species orchid's seeds from Central European part of Russia and their ability to germinate *in vitro*. *Gerald of Tver State University, Ser. Biology and Ecology*, 2018, no. 4, pp. 143–153 (in Russian).

Vakhrameeva M. G. Genus *Dactylorhiza*. Biological Flora of the Moscow Region. Moscow, Grif & K Publ., 2000, iss. 14, pp. 55–86 (in Russian).

Vakhrameeva M. G., Denisova L. V., Nikitina S. V. Features of the coenopopulation structure of the orchid family species. In: *Population Ecology of Plants*. Moscow, Nauka Publ., 1987. 147–150 pp. (in Russian).

Vakhrameeva M. G., Varlygina T. I., Tatarenko I. V. *Orchids of Russia (Biology, Ecology and Protection)*. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2014. 437 p. (in Russian)

Vinogradova T. N., Pegova A. N., Osip'yants A. I., Pugacheva P. V., Savchenko A. S. Potential viability and individual and geographic changeability of seeds of the early marsh orchid – *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó. *Biologicheskii vestnik Khar'kovskogo natsional'nogo universiteta*, 2003, vol. 7, no. 1, pp. 64–66 (in Russian).

- Zlobin Yu. A., Sklyar V. G., Klimenko A. A. *Populations of Rare Plant Species: Theoretical Bases and Methodology of Study*. Sumi, Universitetskaya kniga Publ., 2013. 439 p. (in Russian).
- Arditti J., Michaud J. D., Healey P. L. Morphometry of orchid seeds. I. Paphiopedilum and native California and related species of Cypripedium. *American Journal of Botany*, 1979, vol. 66, iss. 10, pp. 1128–1137. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1979.tb06332.x>
- Bojňanský V., Fargašová A. *Atlas of seeds and fruits of Central and East-European Flora: The Carpathian Mountains Region*. Dordrecht, Springer Science & Business Media, 2007. 1046 p.
- Brown J. H. On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist*, 1984, vol. 124, no. 2, pp. 255–279. <https://doi.org/10.1086/284267>
- Dorken M. E., Eckert C. G. Severely Reduced Sexual Reproduction in Northern Populations of a Clonal Plant, *Decodon verticillatus* (Lythraceae). *Journal of Ecology*, 2001, vol. 89, iss. 3, pp. 339–350. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2001.00558.x>
- Eriksson O., Kainulainen K. The evolutionary ecology of dust seeds. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2011, vol. 13, iss. 2, pp. 73–87. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.02.002>
- Fay M. F. Orchid conservation: How can we meet the challenges in the twenty-first century? *Botanical Studies*, 2018, vol. 59, no. 1, pp. 16. <https://doi.org/10.1186/s40529-018-0232-z>
- Fay M. F., Paillet T., Dixon K. W. Orchid conservation: Making the links. *Annals of Botany*, 2015, vol. 116, iss. 3, pp. 377–379. DOI: 10.1093/aob/mcv142
- Gale S. W., Fischer G. A., Cribb P. J., Fay M. F. Orchid conservation: bridging the gap between science and practice. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2018, vol. 186, iss. 4, pp. 425–434. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy003>
- Gamarra R., Galán P., Pedersen H. Æ., Ortúñez E., Sanz E. Seed micromorphology in *Dactylorhiza Necker ex Nevski* (Orchidaceae) and allied genera. *Turkish Journal of Botany*, 2015, vol. 39, iss. 2, pp. 298–309. <https://doi.org/10.3906/bot-1401-66>
- García D., Zamora R., Gómez J. M., Jordano P., Hódar J. A. Geographical Variation in Seed Production, Predation and Abortion in *Juniperus communis* Throughout its Range in Europe. *Journal of Ecology*, 2000, vol. 88, iss. 3, pp. 436–446. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00459.x>
- Ghorbani A., Gravendeel B., Naghibi F., de Boer H. Wild orchid tuber collection in Iran: A wake-up call for conservation. *Biodiversity and conservation*, 2014, vol. 23, no. 11, pp. 2749–2760. DOI: 10.1007/s10531-014-0746-y
- Hall C. A. S., Stanford J. A., Hauer F. R. The distribution and abundance of organisms as a consequence of energy balances along multiple environmental gradients. *Oikos*, 1992, vol. 65, no. 3, pp. 377–390. <https://doi.org/10.2307/3545553>
- Healey P. L., Michaud J. D., Arditti J. Morphometry of Orchid Seeds. III. Native California and Related Species of Goodyera, Piperia, Platanthera and Spiranthes. *American Journal of Botany*, 1980, vol. 67, iss. 4, pp. 508–518. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1980.tb07678.x>
- Hedré M., Nordström S. Polymorphic populations of *Dactylorhiza incarnata* s. l. (Orchidaceae) on the Baltic island of Gotland: Morphology, habitat preference and genetic differentiation. *Annals of Botany*, 2009, vol. 104, iss. 3, pp. 527–542. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp102>
- Herlihy C. R., Eckert C. G. Evolution of self-fertilization at geographical range margins? A comparison of demographic, floral, and mating system variables in central vs. peripheral populations of *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany*, 2005, vol. 92, iss. 4, pp. 744–751. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.4.744>
- Janečková P., Wotavová K., Schödelbauerová I., Jersáková J., Kindlmann P. Relative effects of management and environmental conditions on performance and survival of populations of a terrestrial orchid, *Dactylorhiza majalis*. *Biological Conservation*, 2006, vol. 129, iss. 1, pp. 40–49. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.045>

Jump A. S., Woodward F. I. Seed production and population density decline approaching the range-edge of *Cirsium* species. *New Phytologist*, 2003, vol. 160, iss. 2, pp. 349–358. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00873.x>

Kindlmann P., Jersáková J. Effect of floral display on reproductive success in terrestrial orchids. *Folia Geobotanica*, 2006, vol. 41, pp. 47–60. <https://doi.org/10.1007/BF02805261>

Kluza-Wieloch M., Maciejewska-Rutkowska I. Population of *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soo (Orchidaceae) in south-western part of Poznań (“Kopanina I”) – results of monitoring in the years 1997–2009. *Roczniki Akademii Rolniczej w Poznaniu. Botanika-Steciana*, 2009, vol. 13, pp. 125–132.

Kull T., Hutchings M. J. A comparative analysis of decline in the distribution ranges of orchid species in Estonia and the United Kingdom. *Biological Conservation*, 2006, vol. 129, iss. 1, pp. 31–39. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.046>

Kull T., Selgis U., Pecina M. V., Metsare M., Ilves A., Tali K., Sepp K., Kull K., Shefferson R. P. Factors influencing IUCN threat levels to orchids across Europe on the basis of national red lists. *Ecology and Evolution*, 2016, vol. 6, iss. 17, pp. 6245–6265. <https://doi.org/10.1002/ece3.2363>

Lammi A., Kuitunen M. Deceptive pollination of *Dactylorhiza incarnata*: an experimental test of the magnet species hypothesis. *Oecologia*, 1995, vol. 101, no. 4, pp. 500–503. <https://doi.org/10.1007/BF00329430>

Lawton J. H. Range, population abundance and conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 1993, vol. 8, iss. 11, pp. 409–413. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(93\)90043-O](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90043-O)

Liu Q., Chen J., Corlett R. T., Fan X., Yu D., Yang H., Gao J. Orchid conservation in the biodiversity hotspot of southwestern China. *Conservation Biology*, 2015, vol. 29, iss. 6, pp. 1563–1572. <https://doi.org/10.1111/cobi.12584>

Mattila E., Kuitunen M. T. Nutrient versus pollination limitation in *Platanthera bifolia* and *Dactylorhiza incarnata* (Orchidaceae). *Oikos*, 2000, vol. 89, iss. 2, pp. 360–366. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.890217.x>

Nazarov V. V. Samenproduktivität europäischer Orchideen. I. Methoden zur Bestimmung der Samenzahl. *Journal Europäischer Orchideen*, 1998, vol. 30, no. 3, pp. 591–602.

Nilsson L. A. Pollination ecology and evolutionary process in six species of orchids. *Abstracts of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology*, 1981, vol. 593, pp. 1–40.

Obeso J. R. The costs of reproduction in plants. *New Phytologist*, 2002, vol. 155, iss. 3, pp. 321–348. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00477.x>

Pigott C. D., Huntley J. P. Factors Controlling the Distribution of *Tillia cordata* at the Northern Limits of its Geographical Range. III. Nature and Causes of Seed Sterility. *New Phytologist*, 1981, vol. 87, iss. 4, pp. 817–839. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1981.tb01716.x>

Pritchard H. W., Seaton P. T. Orchid seed storage: historical perspective, current status and future prospects for long-term conservation. *Selbyana*, 1993, vol. 14, pp. 89–104.

R Core Team. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria, 2020. Available at: <http://www.R-project.org> (accessed 17 December 2020).

Sagarin R. D., Gaines S. D. The «abundant centre» distribution: to what extent is it a biogeographical rule? *Ecology Letters*, 2002, vol. 5, iss. 1, pp. 137–147. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00297.x>

Samis K. E., Eckert C. G. Testing the abundant center model using range-wide demographic surveys of two coastal dune plants. *Ecology*, 2007, vol. 88, iss. 7, pp. 1747–1758. <https://doi.org/10.1890/06-1153.1>

Schrautzer J., Fichtner A., Huckauf A., Rasran L., Jensen K. Long-term population dynamics of *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó after abandonment and re-introduction of mowing. *Flora-*

Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants, 2011, vol. 206, iss. 7, pp. 622–630. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2010.11.008>

Smith H., Whitelam G. C. The shade avoidance syndrome: multiple responses mediated by multiple phytochromes. *Plant, Cell & Environment*, 1997, vol. 20, iss. 6, pp. 840–844. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1997.d01-104.x>

Snow A. A., Whigham D. F. Costs of flower and fruit production in *Tipularia discolor* (Orchidaceae). *Ecology*, 1989, vol. 70, iss. 5, pp. 1286–1293. <https://doi.org/10.2307/1938188>

Sonkoly J. E., Vojtkó A., Török P., Illyés Z., Sramkó G., Tökölyi J., Molnár V. A. Higher seed number compensates for lower fruit-set of deceptive orchids. *Journal of Ecology*, 2016, vol. 104, iss. 2, pp. 343–351. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12511>

Swarts N. D., Dixon K. W. Terrestrial orchid conservation in the age of extinction. *Annals of Botany*, 2009, vol. 104, iss. 3, pp. 543–556. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp025>

Vallius E., Salonen V., Kull T. Pollen flow and post-pollination barriers in two varieties of *Dactylorhiza incarnata* s. l. (Orchidaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 2008, vol. 274, no. 3–4, pp. 171–178. <https://doi.org/10.1007/s00606-008-0045-8>

Vogt-Schilb H., Munoz F., Richard F., Schatz B. Recent declines and range changes of orchids in Western Europe (France, Belgium and Luxembourg). *Biological Conservation*, 2015, vol. 190, pp. 133–141. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.05.002>

Woodward F. I. The impact of low temperatures in controlling the geographical distribution of plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 1990, vol. 326, iss. 1237, pp. 585–593. <https://doi.org/10.1098/rstb.1990.0033>

Wraith J., Pickering C. A continental scale analysis of threats to orchids. *Biological Conservation*, 2019, vol. 234, pp. 7–17. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.03.015>