

Оригинальная статья

УДК 582.594.2

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-2-173-192>

ВЛИЯНИЕ ПОГОДНЫХ УСЛОВИЙ НА СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ, СТРУКТУРУ ПОПУЛЯЦИИ И РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ *DACTYLORHIZA INCARNATA* S. L. (ORCHIDACEAE, LILIOPSIDA) В РЕСПУБЛИКЕ КОМИ

И. А. Кириллова , Д. В. Кириллов

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН

Россия, 167982, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28

Поступила в редакцию 04.04.2022 г., после доработки 11.05.2022 г., принята 14.05.2022 г.

Аннотация. Представлены результаты восьмилетнего изучения популяции редкой орхидеи *Dactylorhiza incarnata* subsp. *cruenta* на северном пределе ее распространения (на территории Республики Коми). Выявлено, что погодные факторы (температура воздуха и осадки) оказывают влияние на особенности прохождения малого и большого жизненных циклов этого вида. На численность растений в исследованной популяции оказывали влияние погодные условия предыдущего вегетационного периода, положительно – температура августа и отрицательно – заморозки в октябре. Число генеративных растений связано с температурой июля предыдущего вегетационного периода. Плодозавязываемость высокая (71.2%), при этом она отрицательно связана с количеством осадков во время цветения вида. Число семян в коробочке в изученной популяции (в среднем 9831 шт.) выше, чем в более южных частях ареала этого вида. Данный показатель, как и реальная семенная продуктивность вида, положительно связаны с уровнем влагообеспеченности текущего вегетационного периода. Урожай семян высокий, от 34 тыс. до 154.6 тыс. семян на 1 м² в разные годы исследования, он положительно связан с суммой активных температур предшествующего вегетационного периода. Присутствие ювенильных особей (10.0 – 31.7%) во все годы изучения свидетельствует об успешном семенном возобновлении в данной популяции.

Ключевые слова: орхидные, мониторинг, структура популяций, семенная продуктивность

Финансирование. Работа выполнена в рамках госзадания Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН (№ 1021051101424-8-1.6.11;1.6.19;1.6.20).

Для цитирования. Кириллова И. А., Кириллов Д. В. Влияние погодных условий на сезонное развитие, структуру популяции и репродуктивный успех *Dactylorhiza incarnata* s. l. (Orchidaceae, Liliopsida) в Республике Коми // Поволжский экологический журнал. 2022. № 2. С. 173 – 192. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-2-173-192>

 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

Для успешного сохранения редких видов необходима информация о текущем состоянии их популяций и о том, как они реагируют на изменения в среде обитания (Hegland et al., 2001). Эту информацию можно получить с помощью долгосрочных мониторинговых наблюдений (Waite, Hutchings, 1991; Fieberg, Ellner, 2001). Сбор и анализ многолетних данных о состоянии популяций имеет большое значение для понимания факторов, определяющих их будущее (Hutchings, 2010; Černá, Münzbergová, 2013; Rokaya et al., 2017; Dostálek et al., 2018; Shefferson et al., 2020). Подобные исследования особенно важны для сохранения таких редких и уязвимых растений, как орхидные (Wraith et al., 2020), жизненный цикл которых уникален из-за симбиоза со специфическими грибами и опылителями (Fay, Chase, 2009; Fay et al., 2015). Долгосрочные демографические исследования показали, что орхидеи сильно зависят от погодных условий (Wells, 1981; Hutchings, 2010), которые влияют на их размер, вероятность цветения и выживаемость (Inghe, Tamm, 1988; Wells, Cox, 1991; Carey, Farrell, 2002; Carey et al., 2002). Однако до сих пор существует недостаток информации о динамике численности различных наземных видов орхидей (Shefferson et al., 2020).

В этом исследовании рассмотрено влияние погодных факторов (температуры воздуха и осадков) на сезонное развитие, структуру популяции и репродуктивный успех редкой орхидеи *Dactylorhiza incarnata* subsp. *cruenta* на северном пределе ее распространения (на территории Республики Коми).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Dactylorhiza incarnata (L.) Soó s. l. – высоко полиморфный таксон (Vallius et al., 2008; Hedrén, Nordström, 2009), включенный в список исчезающих растений во многих региональных красных списках Центральной Европы, России и Скандинавии (Вахрамеева и др., 2014; Kull et al., 2016). *D. incarnata* s. l. имеет много разновидностей, две из которых произрастают на территории Республики Коми (Кириллова и др., 2018). Объектом нашего исследования стала *D. incarnata* subsp. *cruenta* (далее *D. cruenta*) – редкий и слабоизученный вид (Вахрамеева и др., 2014), занесенный в Красные книги 27 регионов России, в том числе и Республики Коми (2019).

Распространение *D. cruenta* в Республике Коми ограничено в основном южной частью региона, отдельные местонахождения отмечены на Тимане и Северном Урале (Кириллова, Кириллов, 2020). Произрастает вид на низинных и переходных болотах. Цветы не имеют запаха и не содержат нектара (Lammi, Kuitunen, 1995). Опыление основано на немимическом обмане рабочих шмелей (*Bombus* sp.) (Nilsson, 1981). Успешное размножение *D. cruenta* ограничено опылением. Естественный уровень плодозавязываемости обычно составляет 20 – 50%, но значение данного показателя может возрасти до 100% после успешного опыления (Lammi, Kuitunen, 1995; Mattila, Kuitunen, 2000).

Исследования проводили с 2010 по 2021 г. на территории Сыктывдинского административного района Республики Коми (южная часть региона). Изучаемая

популяция расположена в пойме р. Важелью (N61.65632588°, E50.66531586°), на открытом ключевом вахтово-гипново-сфагновом болоте (рН = 7.6).

Морфометрические признаки, такие как высота растений, длина соцветия, число и размеры листьев, число цветков, учитывали ежегодно (с 2014 по 2021 г.) в полевых условиях у 30 генеративных особей. Для установления размеров частей цветка отдельной особи с каждого цветущего растения для измерений брали по два цветка из средней части соцветия, их фиксировали с помощью прозрачного скотча на картон. В лабораторных условиях при помощи сканера получали электронные изображения цветков, которые в дальнейшем использовали для измерения их частей (губы, шпорца, лепестков) в программе Gimp 2.8.

Во время фазы плодоношения в 2010 – 2011 и 2015 – 2021 гг. подсчитывали количество завязавшихся плодов, определяли плодозавязываемость (как отношение числа плодов к числу цветков) и собирали коробочки со зрелыми семенами из центральной части соцветия до начала их раскрытия. Семена анализировали с помощью светового микроскопа МСП-2 (увеличение 4.5×) с цифровой видеокамерой ТС-500 (ЛОМО, Россия). Измерения проводили на цифровых фотоснимках в программе TourView (TourTek, Китай). Оценивали среднюю длину и ширину семени и зародыша и их объем (Arditti et al., 1979; Healey et al., 1980) у 40 – 50 семян из выборки каждого года. Для определения качества семян брали смесь семян из коробочек, отобранных с разных растений в пределах популяции (не менее 600 семян каждый год), их просматривали под световым микроскопом МСП-2, отмечая семена с зародышем и неполноценные семена (без нормально развитого зародыша).

Подсчет количества семян в коробочках проводили с применением разработанного авторами статьи метода анализа цифровых изображений семян орхидных в программном пакете ImageJ (Кириллова, Кириллов, 2017). Проведен учет следующих показателей: условно-потенциальная семенная продуктивность (УПСП) (число семян в коробочке × число цветков на растении (среднее для популяции)); условно-реальная семенная продуктивность (УРСП) (число семян в коробочке × число цветков на растении (среднее для популяции) × плодозавязываемость/100); реальная семенная продуктивность (РСП) (число полноценных семян в коробочке × число цветков на растении (среднее для популяции) × плодозавязываемость популяции/100); урожай семян (РСП особи × плотность генеративных растений на 1 м²).

Для картирования популяции, оценки ее площади и численности применяли смешанную технику совместного использования материалов аэрофотосъемки (полученных с использованием UAV-аппарата DJI Phantom 2 Vision+ (DJI, Китай)) и данных наземной съемки границ популяции методом одной базисной точки.

В 2014 г. в популяции были заложены две постоянные учетные площадки (каждая по 10 м²), на которых ежегодно подсчитывали число растений и фиксировали их онтогенетические состояния: ювенильное (растения с одним листом срединной формации с 4 – 6 жилками), имматурное (растения с двумя листьями срединной формации с 8 – 12 жилками), взрослое вегетативное (3 (реже 4) листа с 12 – 20 жилками), генеративное (цветущие растения). Сенильные растения мы не отмечали, так как в природе они встречаются крайне редко, из-за того что многие орхидные после последнего цветения отмирают (Вахрамеева, 2000).

Температура воздуха и количество осадков на исследуемой территории, а также характеристика вегетационных периодов 2010 – 2011 и 2014 – 2021 гг. приведены в табл. 1. Метеоданные оценивали с помощью информации, размещенной в открытом «Массиве срочных данных об основных метеорологических параметрах на станциях России» ВНИИ Гидрометеорологической информации – МЦД (<http://aisori-m.meteo.ru>). Использовали данные по метеостанции «Сыктывкар» (международный индекс 23804) (N61.67720858°, E50.78470815°).

Подготовительную обработку и анализ данных проводили в приложении Microsoft Office Excel 2010 (Microsoft Corp.). Статистические расчеты выполнены с помощью среды R (версия 3.4.2) (R Core Team, 2020). 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 группы методов: параметрические (t -критерий Стьюдента для выборок с нормальным распределением) и непараметрические (критерий Уилкоксона – Манна – Уитни для данных с отклонениями от нормального распределения).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сезонное развитие. Сезонное развитие *D. cruenta* в Республике Коми длится с мая по август (рис. 1), в конце августа листья желтеют и надземные побеги отмирают. Вегетация начинается обычно в середине мая, но иногда сдвигается, что связано с разными сроками наступления вегетационного периода. Начало цветения наступает в третьей декаде июня. Однако в зависимости от погодных условий фаза цветения также может сдвигаться. В 2021 г. отмечено самое раннее цветение вида (в середине июня), в 2017 г., наоборот, растения зацвели позже обычного (в июле). В конце июля – августе плоды созревают, темнеют, растрескиваются и начинают

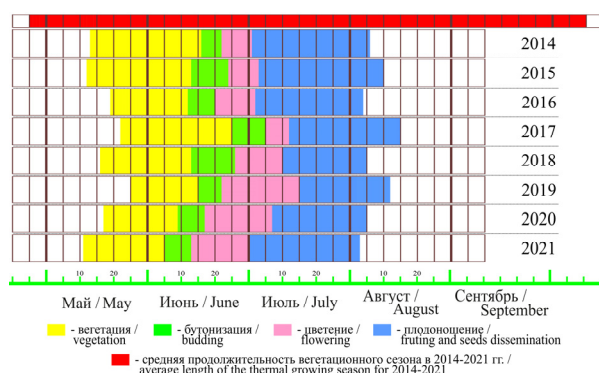


Рис. 1. Сезонное развитие *Dactylorhiza cruenta* в южной части Республики Коми в 2014 – 2021 гг. (каждый месяц разделен на шесть периодов по пять дней)

Fig. 1. Seasonal development of *Dactylorhiza cruenta* in the southern Komi Republic in 2014–2021 (each month is divided into six five-day periods)

высыпаться семена. В это время становится заметной почка возобновления, из которой разовьется побег следующего года. К осени в ней будут полностью сформированы как вегетативные, так и генеративные органы будущего растения. В таком состоянии почка зимует, а весной из нее развивается новый побег.

Морфометрические параметры растений. Исследования морфометрических параметров генеративных особей *D. cruenta* показали, что средняя их высота в исс-

Таблица 1. Среднесуточные температуры воздуха и количество осадков с мая по сентябрь каждые десять дней месяца (в формате месяц_десять дней) и метеорологическая характеристика вегетационных периодов на участке проведения исследований
Table 1. Average daily air temperatures and precipitation amount from May to September every ten days of each month (month_ten days) and meteorological characteristics of the vegetative seasons on the study site

Год / Year	Среднесуточные температуры, °C / Average daily temperatures, °C															ST
	05 I	05 II	05 III	06 I	06 II	06 III	07 I	07 II	07 III	08 I	08 II	08 III	09 I	09 II	09 III	
2010	11.0	16.9	11.6	11.8	12.5	17.8	19.9	17.9	22.7	24.9	14.0	8.5	7.5	10.0	6.5	1388.8
2011	11.4	6.0	15.2	16.4	11.5	19.6	18.6	18.9	22.9	14.4	13.6	11.0	12.0	9.7	5.9	1414.4
2014	4.9	13.6	13.3	15.5	11.8	13.1	16.2	13.8	13.6	19.4	16.2	12.6	9.6	7.9	9.8	1284.5
2015	8.0	15.2	17.7	15.0	13.8	20.0	12.3	13.9	15.0	14.9	13.3	9.2	9.4	10.8	11.1	1203.0
2016	8.3	10.3	15.4	10.5	17.8	15.6	19.6	19.7	20.3	20.7	19.4	14.5	10.1	9.1	7.8	1548.1
2017	4.0	5.7	5.4	10.6	14.3	12.4	15.8	20.6	18.6	14.9	16.7	16.4	9.0	8.5	5.0	1355.7
2018	3.9	10.7	9.5	7.1	12.9	20.6	18.2	20.7	19.4	15.6	14.8	13.2	10.8	9.7	8.2	1343.7
2019	11.4	11.3	10.2	13.4	12.2	15.3	15.7	15.5	14.8	10.2	13.4	10.5	11.6	10.1	2.5	946.9
2020	9.4	10.7	10.7	16.2	14.2	11	21.3	19.7	19.1	15.0	11.7	14.6	12.9	7.1	8.6	1815.7
2021	7.3	18.3	11.0	15	16.8	22.3	18.8	19.2	14.4	16.4	19.3	12.6	7.5	5.3	5.9	1851.5
Год / Year	Среднесуточное количество осадков, мм / Average daily precipitation amount, mm															PA
	05 I	05 II	05 III	06 I	06 II	06 III	07 I	07 II	07 III	08 I	08 II	08 III	09 I	09 II	09 III	
2010	24.5	0.2	33.5	41.5	53.5	1.3	11.3	16.9	1.6	0.8	12	37.1	5.9	34.4	20.8	146.1
2011	10.3	21.0	15.7	20.2	11.1	1.5	20.1	38.1	2.5	17.8	3.4	15.2	27.1	25.4	32.0	122.1
2014	28.5	0.6	17.4	10.8	63.1	30.5	8.3	9.1	66.8	26.8	7.7	48.1	8.1	18.9	4.2	247.4
2015	12.8	1.8	26.6	21.0	14.6	19.3	4.1	13.3	25.1	44.4	31.6	8.4	20.7	23.1	26.3	168.0
2016	59.4	15.0	95.3	17.8	6.5	26.3	18.2	35.9	16.3	31.3	81.0	58.7	6.7	27.5	22.2	253.5
2017	6.7	9.6	36.7	20.5	43.0	34.1	14.8	10.6	53.6	60.9	15.6	6.7	9.3	36.1	31.0	238.5
2018	6.0	18.4	27.5	35.6	30.9	9.4	46.9	39.8	0.0	16.2	24.3	11.4	11.1	0.6	19.8	180.0
2019	82.7	23.7	28.8	18.8	13.9	56.7	64.3	17.6	2.4	15.2	10.3	12.0	11.1	0.6	19.8	266.4
2020	14.2	19.2	33.0	10.0	13.0	17.5	1.8	17.3	39.0	41.8	7.2	21.5	10.2	72.5	12.8	210.1
2021	46.0	9.0	7.5	2.4	31.8	28	27.1	0.3	38.5	15.1	7.6	13.8	30.3	27.0	3.2	189.1

Примечание. ST – сумма активных температур >10°C; PA – сумма осадков (мм) за период с температурой >10°C.
Note. ST is the sum of active temperature values (>10°C); PA the precipitation amount (mm) over the period with temperature values >10°C.

ледуемой популяции составляет 36.18 ± 6.68 см. На каждое растение приходится в среднем по три листа, нижний лист 10.63 ± 2.30 см длиной и 1.72 ± 0.39 см шириной, второй лист снизу 13.25 ± 2.12 см длиной и 1.93 ± 0.41 см шириной. Соцветие, 5.93 ± 1.71 см длиной, состоит из 26 ± 8.50 (от 11 до 58) цветков. Лепестки $7 - 9$ мм длиной, губа цветка 7.13 ± 0.50 мм длиной и 7.06 ± 0.61 мм шириной.

Морфометрические параметры растений в разные годы изучения приведены в табл. 2. Высота растений варьирует от 32.5 до 38.8 см. Минимальная высота отмечена в самом холодном и сыром 2019 г. Отмечена положительная значимая корреляция между высотой растения и длиной соцветия ($r = 0.92$, при $p < 0.05$). Размеры листьев связаны с температурой начала вегетационного периода (табл. 3). Минимальные размеры листьев зафиксированы в 2018 г., когда была отмечена наименьшая температура первой декады июня – 7.1°C (в два раза ниже среднемесячной температуры за этот период).

Таблица 2. Морфометрические параметры особей изучаемой популяции *Dactylorhiza cruenta* в 2014 – 2021 гг.

Table 2. Morphometric parameters of *Dactylorhiza cruenta* individuals of the studied population in 2014–2021

Признак / Parameter	Год / Year						
	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2021
BP / PH	33.46±7.11	38.50±6.84	35.70±6.42	38.77±6.41	37.65±5.23	32.49±5.72	38.57±6.08
ДС / LI	5.62±1.42	6.16±1.43	5.63±1.47	7.09±1.75	6.01±1.23	4.84±1.22	6.95±2.23
ЧЛ / NL	3.13±0.35	3.03±0.41	3.17±0.38	3.20±0.41	3.23±0.43	3.17±0.38	3.10±0.31
Д1Л / L1L	10.09±2.14	10.76±2.14	10.62±2.53	10.40±1.67	<i>9.36±2.08</i>	11.19±1.92	10.85±2.23
Ш1Л / W1L	1.60±0.31	1.62±0.36	1.66±0.39	1.89±0.34	1.71±0.46	1.63±0.26	<i>1.83±0.43</i>
Д2Л / L2L	13.52±1.99	13.49±2.17	13.02±1.89	13.15±2.18	<i>11.85±1.76</i>	13.81±1.94	13.50±2.48
Ш2Л / W2L	1.84±0.36	1.80±0.39	1.89±0.33	2.04±0.43	2.03±0.42	1.85±0.39	<i>2.10±0.43</i>
ЧЦ / NF	25.77±6.61	<i>21.35±6.69</i>	23.17±7.09	30.77±9.54	<i>24.87±6.67</i>	25.07±7.01	<i>25.27±8.07</i>
ДГ / LL	6.98±0.41	–	6.99±0.49	7.22±0.49	7.14±0.53	6.89±0.48	7.33±0.50
ДВЛ / LUP	7.64±0.42	–	8.14±0.47	7.78±0.53	8.12±0.40	7.58±0.60	8.18±0.44
ДНЛ / LBP	8.29±0.43	–	8.60±0.55	8.54±0.58	8.68±0.49	<i>8.35±0.50</i>	8.95±0.45
ДШп / LS	6.78±0.41	–	6.58±0.66	<i>6.91±0.56</i>	6.65±0.56	6.14±0.57	6.03±0.43
ШШп / WS	2.38±0.20	–	2.49±0.33	2.51±0.27	2.41±0.19	2.42±0.29	2.53±0.21
ШГ / WL	7.31±0.61	–	7.17±0.59	6.96±0.59	6.86±0.63	6.91±0.61	7.17±0.64
ДПр / LB	19.42±3.05	–	20.24±2.60	23.37±3.25	20.60±2.38	20.80±3.02	20.93±2.45
ДЗ / LO	11.41±1.19	–	11.68±1.39	12.20±1.50	12.08±1.39	10.35±1.57	10.51±1.39

Примечание. BP – высота растения, см; ДС – длина соцветия, см; ЧЛ – число листьев, шт.; Д1Л – длина первого (нижнего) листа, см; Ш1Л – ширина первого листа, см; Д2Л – длина второго снизу листа, см; Ш2Л – ширина второго листа, см; ЧЦ – число цветков; ДГ – длина губы, мм; ДВЛ – длина верхнего лепестка наружного круга околоцветника, мм; ДНЛ – длина нижнего лепестка наружного круга околоцветника, мм; ДШп – длина шпорца, мм; ШШп – ширина шпорца, мм; ШГ – ширина губы, мм; ДПр – длина прицветника, мм; ДЗ – длина завязи, мм; полужирным шрифтом – $p < 0.01$; курсивом – $p < 0.05$.

Note. PH – Plant height, cm; LI – Inflorescence length, cm; NL – Number of leaves, pcs.; L1L – First leaf length, cm; W1L – First leaf width, cm; L2L – Second leaf length, cm; W2L – Second leaf width, cm; NF – Number of flowers, pcs.; LL – Lip length, mm; LUP – Upper petal length, mm; LBP – Bottom petal length, mm; LS – Spur length, mm; WS – Spur width, mm; WL – Lip width, mm; LB – Bract length, mm; LO – Ovar length, mm; $p < 0.01$ in bold; $p < 0.05$ in italics.

ВЛИЯНИЕ ПОГОДНЫХ УСЛОВИЙ НА СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ

Число цветков варьировало в разные годы от 21 до 31 (см. табл. 2). Этот признак оказался связан с погодными условиями предыдущего вегетационного периода – положительно с температурой июля (и суммой активных температур всего сезона) и осадками третьей декады августа. Размеры цветка (длины лепестков и ширина губы) отрицательно связаны с температурой предыдущего вегетационного периода (см. табл. 3). Самые крупные цветки отмечены в 2020 г. после наиболее холодного 2019 г. (сумма активных температур составляла 946.9°), а самые мелкие – в 2021 г. после жаркого 2020 г. (1851.5°).

Таблица 3. Связь между климатическими параметрами (температурой воздуха и количеством атмосферных осадков) и различными признаками растений изученной популяции *Dactylorhiza cruenta*

Table 3. Correlation between two weather parameters (air temperature and precipitation amount) and various signs of the *Dactylorhiza cruenta* individuals in the studied population

Признак / Parameters	Температура (в формате месяц_десять_дней) / Air temperature (in format month 10 days)		Осадки (в формате месяц_десять_дней) / Precipitation amount (in format month 10 days)	
	Предыдущий вегетационный период / Previous vegetative period	Текущий вегетационный период / Current vegetative period	Предыдущий вегетационный период / Previous vegetative period	Текущий вегетационный период / Current vegetative period
1	2	3	4	5
Высота растения / Plant height	–	–	+09_II	-PA
Длина соцветия / Inflorescence length	+ST	–	+09_II	–
Число листьев / Number of leaves	+08_II	–	+09_III	–
Длина нижнего листа / First leaf length	+09_I	+05_I, +06_I	–	-06_I
Ширина нижнего листа / First leaf width	–	+ST	–	–
Длина второго снизу листа / Second leaf length	–	+06_I	–	-06_I
Ширина второго снизу листа / Second leaf width	–	–	–	-05_III
Число цветков / Number of flowers	+07_I, +07_II, +07_III, +ST	–	+08_III	–
Длина губы / Lip length		+ST	–	-PA
Длина верхнего лепестка / Upper petal length	-ST	–	–	–
Длина нижнего лепестка / Bottom petal length	-ST	–	–	–
Ширина губы / Lip width	-07_II			–
Длина прицветника / Bract length	+08_III	-05_III	+08_II	–
Длина завязи / Ovar length	–	-05_I, -06_I	+08_I	–
Численность / Number of plants	+08_II, +08_III	–	-PA	+06_II
Число ювенильных растений / Number of juvenile individuals	–	–	+09_I, -PA	+06_II
Число генеративных растений / Number of generative individuals	+07_I	–	–	+06_II

Окончание табл. 3
Table 3. Continuation

1	2	3	4	5
Плодозавязываемость / Fruit set	—	—	—	-07 I
Объем семени / Embryo volume	—	—	—	-06 III, +07 II, -07 III
Доля неполноценных семян / Proportion of seeds without embryo	—	—	—	-06 II, +07 II
Число семян в коробочке / Seed number per fruit	—	—	—	+PA
Реальная семенная продуктивность особи / Real seed production per individual	—	—	—	+06 III, +07 III, +08 I, +PA

Примечание. Приведены периоды, с погодными условиями которых обнаружена статистически достоверная коррелятивная связь (полужирный шрифт для периодов со значением коэффициента корреляции при $p < 0.05$; остальные – $p < 0.10$); ST – сумма активных температур $>10^{\circ}\text{C}$ всего вегетационного периода; PA – сумма осадков (мм) за период с температурой $>10^{\circ}\text{C}$.

Note. The table shows the periods whose weather conditions have a statistically significant correlation with the studied parameters (the periods with $p < 0.05$ are in bold, the others $p < 0.10$). ST – the sum of active temperature values ($> 10^{\circ}\text{C}$) over the vegetation period; PA – Precipitation amount (mm) over the period with temperature values $> 10^{\circ}\text{C}$.

Структура и динамика популяции. Численность исследуемой популяции – около 300 растений, занимаемая площадь – 2500 м². В ходе работ по пространственному картированию выявлены два участка произрастания растений в изучаемой популяции (рис. 2), на каждом из них в 2014 г. были заложены постоянные учетные площадки. Численность на них в 2014 г. составляла 147 растений, в 2015 г. она резко понизилась – до 40 особей (рис. 3). Октябрь 2014 г. был очень холодным, температура второй и третьей декады октября составила около -5°C (самый холодный октябрь за весь период наблюдений). Количество осадков в этот период было минимальным, снежный покров не сформировался, что привело к промерзанию верхнего слоя почвы и это оказалось губительным для растений.

С 2015 по 2021 г. численность особей *D. cruenta* на постоянных

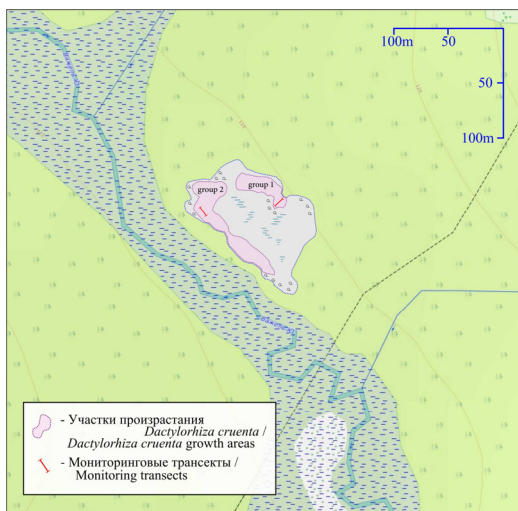


Рис. 2. Пространственное расположение популяции *Dactylorhiza cruenta* в заказнике «Важелью»

Fig. 2. Localization of the *Dactylorhiza traunsteineri* population studied

площадках составляла 49 ± 3.6 особей. Выявлено, что на численность растений в популяции положительно влияет температура августа предшествующего вегетационного периода (см. табл. 3). Так, после теплого августа 2016 г. численность на постоянных площадках в 2017 г. выросла с 40 до 64 особей.

Во все годы изучения онтогенетические спектры популяции были полночленными, менялось лишь соотношение разных онтогенетических групп, в основном преобладали имматурные особи, и только в 2018 г. максимум приходился на взрослые вегетативные, а в 2021 г. – на генеративные растения (см. рис. 3).

Выявлено, что число цветущих растений положительно связано с температурой первой декады июля предшествующего вегетационного периода. Кроме того, число генеративных растений положительно связано с числом ювенильных особей и общей численностью растений. Эти признаки зависят от суммы осадков предыдущего вегетационного периода и осадков в июне текущего вегетационного сезона (см. табл. 3).

Доля ювенильных особей в популяции за все годы изучения варьировала от 10 до 31.7%. Выявлено, что на число ювенильных растений отрицательно влияет сумма осадков предыдущего вегетационного периода и положительно – осадки первой декады сентября предшествующего вегетационного периода (см. табл. 3).

Репродуктивная биология. Средняя плодозавязываемость изучаемой популяции составила 71.2%, она варьировала по годам от 61 до 89.4% (рис. 4). Выявлено, что на данный показатель отрицательно влияют осадки первой декады июля текущего вегетационного периода (см. табл. 3).

Средняя длина семян в изученной популяции составила 0.54 ± 0.06 мм, ширина – 0.17 ± 0.02 мм. Зародыш 0.16 ± 0.01 мм длиной и 0.10 ± 0.01 мм шириной. В

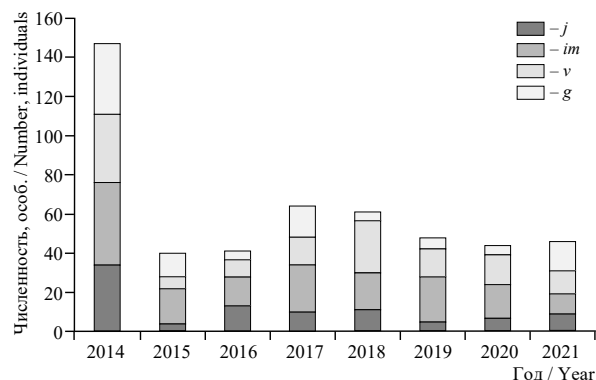


Рис. 3. Численность особей *Dactylorhiza cruenta* на учетной площади в 2014 – 2021 гг. разных онтогенетических состояний: *j* – ювенильного, *im* – имматурного, *v* – взрослого вегетативного, *g* – генеративного

Fig. 3. Numbers of *Dactylorhiza cruenta* individuals in the study plot in 2014–2021 with different ontogenetic stages: *j* – juvenile, *im* – immature, *v* – mature vegetative, *g* – generative

среднем 78% семени занимает воздушное пространство. По годам размеры семян слабо различаются (табл. 4). Объем зародыша достоверно не меняется, а объем семени уменьшился в 2017 г. и увеличился в 2018 г. Выявлено, что этот показатель отрицательно связан с количеством осадков в третьей декаде июля текущего вегетационного периода.

Среднее число семян в коробочке *D. cruenta* за все годы изучения составило 9831 ± 315 семян. Минимальный показатель отмечен в 2010 г. (8261 семян), максимальный – в 2016 г. (11494 шт.)

(табл. 5). Выявлена положительная достоверная корреляция числа семян с размерами коробочки. Число семян также положительно связано с объемом зародыша, размерами цветков и суммой осадков всего вегетационного периода.

Часть семян в коробочке ($6.0 \pm 1.3\%$) – неполноценные (без нормально развитого зародыша). Доля таких семян была максимальна в 2016 г. – 11.5%, наименьшее их количество отмечено в 2010 и 2021 гг. – 2.6%. Число неполноценных семян отрицательно связано с осадками второй декады июня и положительно – с количеством осадков во второй декаде июля (см. табл. 3).

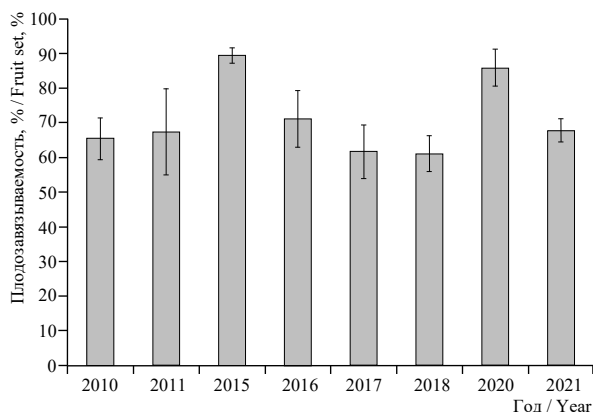


Рис. 4. Плодозавязываемость *Dactylorhiza cruenta* в разные годы изучения

Fig. 4. Fruit set of *Dactylorhiza cruenta* in the years of study

Таблица 4. Морфометрическая характеристика семян *Dactylorhiza cruenta* в разные годы изучения

Table 4. Morphometric characteristics of *Dactylorhiza cruenta* seeds in the years of study

Признак	Год / Year							
	2010	2011	2015	2016	2017	2018	2020	2021
ДС, мм / LS, mm	0.55±0.06	0.56±0.06	0.55±0.06	0.56±0.06	0.54±0.05	0.55±0.06	0.51±0.07	0.52±0.05
ШС, мм / WS, mm	0.17±0.02	0.18±0.02	0.17±0.03	0.17±0.02	<i>0.16±0.03</i>	<i>0.18±0.02</i>	0.18±0.03	0.17±0.03
ДЗ, мм / LE, mm	0.16±0.01	0.16±0.01	0.17±0.01	0.16±0.02	0.16±0.01	0.16±0.01	0.16±0.02	0.16±0.02
ШЗ, мм / WE, mm	0.09±0.01	0.10±0.01	0.10±0.01	0.10±0.01	0.10±0.01	0.10±0.02	0.11±0.01	0.10±0.01
VS, ×10 ⁻³ мм ³	4.38	4.63	4.41	4.56	<i>3.86</i>	<i>4.58</i>	4.47	4.28
VE, ×10 ⁻³ мм ³	0.75	0.80	0.88	0.91	0.87	0.96	0.93	0.91
AS, %	81.71	81.53	78.14	78.70	<i>75.70</i>	74.69	77.12	76.81

Примечание. ДС – длина семени; ШС – ширина семени; ДЗ – длина зародыша; ШЗ – ширина зародыша; VS – объем семени; VE – объем зародыша; AS – доля пустого воздушного пространства в семени; полужирным шрифтом – $p < 0.01$, курсивом – $p < 0.05$.

Note. LS – Seed length; WS – Seed width; LE – Embryo length; WE – Embryo width; VS – Seed volume; VE – Embryo volume; AS – Proportion of seeds without embryo; $p < 0.01$ in bold, $p < 0.05$ in italics.

Условно-потенциальная семенная продуктивность генеративного растения (семенная продуктивность в случае 100%-ного опыления) варьировала в разные годы изучения от 195.5 тыс. до 304.9 тыс. шт. на особь, условно-реальная семенная

ВЛИЯНИЕ ПОГОДНЫХ УСЛОВИЙ НА СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ

продуктивность (в которой учитывается и эффективность опыления) – от 127.9 тыс. до 233.8 тыс. семян (см. табл. 5). Средний показатель реальной семенной продуктивности особи за восемь лет изучения составил 167612 семян. Максимальный показатель отмечен в 2020 г. – 213221 семян, минимальный (124539 шт.) – в 2010 г. (см. табл. 5). Реальная семенная продуктивность особи связана с суммой осадков всего текущего вегетационного периода (+0.71, при $p < 0.05$), а также осадками третьей декады июня, июля и первой декады августа (см. табл. 3).

Таблица 5. Семенная продуктивность *Dactylorhiza cruenta* в 2010 – 2021 гг.
Table 5. Seed production of *Dactylorhiza cruenta* in 2010–2021

Год / Year	Число семян в плоде, шт. / Seed number per fruit, pcs.			Число полноцен- ных семян в пло- де, шт. / Number of the seeds with embryo per fruit, pcs.	УПСП особи, шт. / Conditionally potential seed production, pcs.	УРСП особи, шт. / Conditionally real seed production, pcs.	РСП осо- би, шт. / Real seed production, pcs.	Урожай семян, шт./м ² / Seed yield, seeds/m ²
	<i>M±m</i>	<i>min</i>	<i>max</i>					
2010	8261±381	7532	8815	8046	195510	127864	124539	–
2011	9259±429	8082	10411	8361	225421	151708	136993	–
2015	9270±1382	6386	14424	8946	197959	180143	173838	99088
2016	11494±468	9935	12495	10172	266278	196779	174150	38313
2017	9912±1392	7731	13897	9634	304959	193954	188523	154589
2018	10627±658	9739	13246	9936	264258	165161	154426	33974
2020	10963±538	9905	12744	9999	277009	233795	213221	59702
2021	8514±579	6206	9774	8292	262216	179880	175203	145419

Урожай семян изменялся за время наблюдений от 34 тыс. (в 2018 г.) до 154.6 тыс. семян на 1 м² (в 2017 г.). Этот показатель оказался положительно статистически достоверно связан с суммой активных температур предшествующего вегетационного периода ($r = +0.8$).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты наших исследований показали, что погодные факторы (температура воздуха и осадки) оказывают влияние на особенности прохождения большого и малого жизненного цикла *D. cruenta*. Выявлено, что теплое начало вегетационного периода положительно сказывается на размерах листьев, так как наземная биомасса у видов рода *Dactylorhiza* увеличивается в течение всего периода цветения (Øien, Pedersen, 2003). Осадки в конце предыдущего вегетационного периода оказывают положительное влияние на высоту растений, длину соцветий, число цветков и листьев. Это можно объяснить тем, что в данный период у видов рода *Dactylorhiza* в почке идет активная закладка органов будущего побега, которая требует запаса питательных веществ. Высокая влажность благоприятно влияет на активность микотрофного компонента связанного с растением симбионтного гриба, который осенью, после прекращения ассимиляции от фотосинтеза, становится главным поставщиком питательных веществ для активно нарастающего биомассу клубня растения наряду с перераспределением питательных веществ из наземных побегов (Øien, Pedersen, 2003).

Численность изученной популяции (около 300 растений) – довольно высокая для этого вида. Обычно его популяции насчитывают несколько десятков растений (Вахрамеева, 2000). Выявлено, что на данный показатель отрицательно влияют осенние заморозки. В этот период почки с зачатками новых растений уже сформированы и крайне уязвимы для неблагоприятных факторов среды, особенно промерзания почвы, которое может возникать при отсутствии снежного покрова, изолирующего почву от заморозков (Schimel et al., 2004). Так, заморозки в 2014 г. уничтожили 40% растений на постоянных площадках в исследуемой популяции. Поздние заморозки вызвали демографический спад и другого представителя семейства Орхидные – *Ophrys argolica* в Южной Италии (Romano et al., 2020). С 2015 г. численность изученной популяции оставалась довольно стабильной. Это характерно для многих многолетних видов (Ramula et al., 2008; Shefferson et al., 2020; Timsina et al., 2021). Отмечено (García et al., 2008), что стабильная динамика численности является общей чертой многолетних видов с клубневыми луковицами, которые обычно хранят ресурсы в подземных частях и, как следствие, способны лучше выдерживать меняющиеся условия окружающей среды. На численность растений в исследованной популяции положительно влияла температура августа предшествующего вегетационного периода.

В популяции *D. cruenta* преобладали в основном имматурные особи. Самой изменчивой оказалась доля генеративных растений, она изменялась за время наблюдений в 5 раз. Значительные годовые флуктуации числа цветущих особей орхидных показали и результаты других исследователей (Øien, Moen, 2002; Jacquemyn et al., 2007; Hutchings, 2010; Van der Meer et al., 2016), в том числе и в Республике Коми (Kirillova, Kirillov, 2020; Кириллова, Кириллов, 2021). Число генеративных растений оказалось положительно связано с температурой июля предыдущего вегетационного периода, видимо, в этот период начинается формирование цветочных зачатков. Значимое влияние погодных условий на число цветущих растений в популяциях орхидных отмечено и другими исследователями (Pfeifer et al., 2006).

Плодозавязываемость изученной популяции довольно высокая – 71.2%, сопоставима с этим показателем в Европе – 75.2% (Sonkoly et al., 2016). Выявлено, что она не зависит от числа цветков в соцветии или их размеров, плодозавязываемость отрицательно связана с осадками первой половины июля. Это объясняется тем, что в сухую погоду активность опылителей этого вида выше.

Коробочка *D. cruenta* содержит множество мельчайших семян, их число положительно коррелирует с ее размерами, размерами цветков и зародышей. В среднем на одну коробочку в исследованной популяции приходится 9831 семян. Это довольно высокий показатель, для других частей ареала приводится более низкое число семян: 7076 шт. – для Центральной Европы (Sonkoly et al., 2016), 7142 шт. – для Тверской области (Хомутовский, 2011), 7270 – для Крыма (Nazarov, 1998), 4112 шт. – для Южного Урала (Кривошеев и др., 2014). Число семян в коробочке и реальная семенная продуктивность особи положительно связаны с суммой осадков текущего вегетационного периода. Эта же закономерность описана нами для дру-

ного представителя рода *Dactylorhiza* – *Dactylorhiza traunsteineri* с территории Республики Коми (Kirillova, Kirillov, 2020).

Конечным показателем успешного репродуктивного процесса является количество появившихся молодых растений (Злобин и др., 2013). Ювенильные особи присутствовали в исследуемой популяции каждый год, их средняя доля за все время изучения составила $18.0 \pm 2.5\%$. Выявлено, что на число ювенильных растений положительно влияет сумма осадков первой декады сентября предыдущего вегетационного периода. Важность наличия влаги в момент рассеивания семян на землю указывают и для других видов орхидей (Scott, Carey, 2002; Kirillova, Kirillov, 2020).

Банк семян *D. cruenta* не образует, семена в почве сохраняют жизнеспособность в течение нескольких недель (Pritchard, Seaton, 1993), и если за это время не сложились благоприятные условия для прорастания – семена погибают. Кроме того, для успешного развития проростков необходим контакт с мицелием совместимого грибного симбионта. После прорастания семени образуется подземный протокорм, первый зеленый лист появляется только через 2-3 года после прорастания семян (Вахрамеева, 2000).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мониторинговые исследования редкой орхидеи *Dactylorhiza cruenta* в Республике Коми показали, что сезонное развитие этого вида длится с мая по август. Прохождение фенофаз зависит от сроков наступления вегетационного периода. На размеры растений вида оказывают влияние погодные условия: теплое начало текущего вегетационного периода положительно сказывается на размерах листьев, а осадки в конце предыдущего – на высоту растений, длину соцветий, число цветков и листьев. На численность растений влияет температура августа предшествующего вегетационного периода. Плодозавязываемость *D. cruenta* высокая (71.2%), она отрицательно связана с осадками во время цветения вида. Число семян, содержащееся в коробочке в исследованной популяции (в среднем 9831 шт.), выше, чем в более южных частях ареала этого вида. Реальная семенная продуктивность особи положительно связана с суммой осадков текущего вегетационного периода. Конечным индикатором репродуктивного успеха вида на уровне популяции является число молодых растений. Оно оказалось положительно связано с осадками начала сентября предшествующего вегетационного периода. Доля ювенильных растений довольно высокая (в среднем 18.0%), что свидетельствует об успешном семенном возобновлении.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вахрамеева М. Г. Род Пальчатокоренник // Биологическая флора Московской области. М. : Изд-во «Гриф и К», 2000. Вып. 14. С. 55 – 86.

Вахрамеева М. Г., Варлыгина Т. И., Татаренко И. В. Орхидные России (биология, экология и охрана). М. : Т-во науч. изд. КМК, 2014. 437 с.

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

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. Репродуктивный успех *Dactylorhiza incarnata* ssp. *cruenta* (Orchidaceae) на северном пределе ареала // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2020. № 49. С. 25 – 49. <https://doi.org/10.17223/19988591/49/2>

Кириллова И. А., Кириллов Д. В. Динамика популяций, репродуктивный успех и сезонное развитие *Cypripedium calceolus* в разных условиях произрастания как ответ на действие погодных факторов // Сибирский экологический журнал. 2021. Т. 28, № 5. С. 590 – 602. <https://doi.org/10.15372/SEJ20210508>

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., Сунюндуков 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. С. 49 – 57.

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>

Carey P. D., Farrell L. *Himantoglossum hircinum* (L.) Sprengel. // Journal of Ecology. 2002. Vol. 90, iss. 1. P. 206 – 218. <https://doi.org/10.1046/j.0022-0477.2001.00640.x>

Carey P. D., Farrell L., Stewart N. F. The sudden increase in the abundance of *Himantoglossum hircinum* in England in the past decade and what has caused it // Trends and Fluctuations and Underlying Mechanisms in Terrestrial Orchid Populations / eds. P. Kindlmann, J. H. Willem, D. F. Whigham. Leiden : Backhuys Publishers, 2002. P. 187 – 208.

Černá L., Münzbergová Z. Comparative population dynamics of two closely related species differing in ploidy level // PLoS ONE. 2013. Vol. 8, № 10. P. 8:e75563. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0075563>

Dostálek T., Rokaya M. B., Münzbergová Z. Altitude, habitat type and herbivore damage interact in their effects on plant population dynamics // PLoS ONE. 2018. Vol. 13, № 12. P. 13:e0209149. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0209149>

Fay M. F., Chase M. W. Orchid biology: From Linnaeus via Darwin to the 21st century // Annals of Botany. 2009. Vol. 104, iss. 3. P. 359 – 364. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp190>

Fay M. F., Paillet 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>

Fieberg J., Ellner S. P. Stochastic matrix models for conservation and management : A comparative review of methods // Ecology Letters. 2001. Vol. 4, iss. 3. P. 244 – 266. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00202.x>

García M. B., Pico F. X., Ehrlén J. Life span correlates with population dynamics in perennial herbaceous plants // American Journal of Botany. 2008. Vol. 95, iss. 2. P. 258 – 262. <https://doi.org/10.3732/ajb.95.2.258>

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>

- 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. P. 527 – 542. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp102>
- Hegland S. J., Van Leeuwen M., Oostermeijer J. G. B. Population structure of *Salvia pratensis* in relation to vegetation and management of Dutch dry floodplain grasslands // *Journal of Applied Ecology*. 2001. Vol. 38, iss. 6. P. 1277 – 1289. <https://doi.org/10.1046/j.0021-8901.2001.00679>.
- Hutchings M. J. The population biology of the early spider orchid *Ophrys sphegodes* Mill. III. Demography over three decades : Population biology of early spider orchid // *Journal of Ecology*. 2010. Vol. 98, iss. 4. P. 867 – 878. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01661.x>
- Inghe O., Tamm C. O. Survival and flowering of perennial herbs. V. Patterns of flowering // *Oikos*. 1988. Vol. 51, № 2. P. 203 – 219. <https://doi.org/10.2307/3565644>
- Jacquemyn H., Brys R., Hermy M., Willems J. H. Long-term dynamics and population viability in one of the last populations of the endangered *Spiranthes spiralis* (Orchidaceae) in the Netherlands // *Biological Conservation*. 2007. Vol. 134, iss. 1. P. 14 – 21. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.07.016>
- Kirillova I. A., Kirillov D. V. Impact of weather conditions on seasonal development, population structure and reproductive success on *Dactylorhiza traunsteineri* (Orchidaceae) in the Komi Republic (Russia) // *Nature Conservation Research*. 2020. Vol. 5, № 1. P. 77 – 89. <https://doi.org/10.24189/ncr.2020.016>
- 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>
- 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.
- Øien D. I., Moen A. Flowering and survival of *Dactylorhiza lapponica* and *Gymnadenia conopsea* in the Sølendet Nature Reserve, Central Norway // *Trends and Fluctuations and Underlying Mechanisms in Terrestrial Orchid Populations* / eds. P. Kindlmann, D. Whigham, J. Willems. Leiden : Bakkhuys Publishers, 2002. P. 3 – 32.
- Øien D. I., Pedersen B. Seasonal pattern of dry matter allocation in *Dactylorhiza lapponica* (Orchidaceae) and the relation between tuber size and flowering // *Nordic Journal of Botany*. 2003. Vol. 23, iss. 4. P. 441 – 451. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2003.tb00418.x>
- Pfeiffer M., Heinrich W., Jetschke G. Climate, size and flowering history determine flowering pattern of an orchid // *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2006. Vol. 151, iss. 4. P. 511 – 526. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2006.00539.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).
- Ramula S., Knight T. M., Burns J. H., Buckley Y. M. General guidelines for invasive plant management based on comparative demography of invasive and native plant populations // *Journal*

of Applied Ecology. 2008. Vol. 45, iss. 4. P.1124 – 1133. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01502.x>

Rokaya M. B., Münzbergová Z., Dostálek T. Sustainable harvesting strategy of medicinal plant species in Nepal – results of a six-year study // Folia Geobotanica. 2017. Vol. 52, № 2. P. 239 – 252. <https://doi.org/10.1007/s12224-017-9287-y>

Romano V. A., Rosati L., Fascetti S. Trends in population size of *Ophrys argolica* subsp. *bis-cutella* in the Appennino Lucano-Val d'Agri-Lagonegrese National Park (Italy) // Nature Conservation Research. 2020. Vol. 5. P. 155 – 164. <https://doi.org/10.24189/ncr.2020.058>

Scott H. S., Carey P. D. The effects of fungicide and water application on seed germination and infection in *Gymnadenia conopsea* under field conditions // Trends and Fluctuations, and Underlying Mechanisms in Terrestrial Orchid Populations / eds. P. Kindlmann, J. H. Willems, D. F. Whigham. Leiden : Bakhuis Publishers, 2002. P. 155 – 165.

Schimel J. P., Bilbrough C., Welker J. M. Increased snow depth affects microbial activity and nitrogen mineralization in two Arctic tundra communities // Soil Biology and Biochemistry. 2004. Vol. 36, iss. 2. P. 217 – 227. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2003.09.008>

Shefferson R. P., Jacquemy H., Kull T., Hutchings M. J. The demography of terrestrial orchids : Life history, population dynamics and conservation // Botanical Journal of the Linnean Society. 2020. Vol. 192, iss. 2. P. 315 – 332. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boz084>

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>

Timsina B., Kindlmann P., Münzbergová Z., Rokaya M. B. Six-year demographic study of the terrestrial orchid, *Crepidium acuminatum*: implications for conservation // Frontiers in Ecology and Evolution. 2021. Vol. 9. Article number 676993. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.676993>

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>

Van der Meer S., Jacquemyn H., Carey P. D., Jongejans E. Recent range expansion of a terrestrial orchid corresponds with climate-driven variation in its population dynamics // Oecologia. 2016. Vol. 181, № 2. P. 435 – 448. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3592-7>

Waite S., Hutchings M. J. The effects of different management regimes on the population dynamics of *Ophrys sphegodes* : Analysis and description using matrix models // Population Ecology of Terrestrial Orchids / eds. T. C. E. Wells, J. H. Willems. Hague : SPB Publishing, 1991. P. 161 – 175.

Wells T. C. E. Population ecology of terrestrial orchids // Biological Aspects of Rare Plant Conservation / ed. H. Synge. Chichester : Wiley, 1981. P. 281 – 295.

Wells T. C. E., Cox R. Demographic and biological studies on *Ophrys apifera*: Some results from a 10 years study // Population Ecology of Terrestrial Orchids / eds. T. C. E. Wells, J. H. Willems. Hague : SPB Publishing, 1991. P. 47 – 62.

Wraith J., Norman P., Pickering C. Orchid conservation and research: An analysis of gaps and priorities for globally Red Listed species // Ambio. 2020. Vol. 49. P. 1 – 11. <https://doi.org/10.1007/s13280-019-01306-7>

Impact of weather conditions on the seasonal development, population structure and reproductive success of *Dactylorhiza incarnata* s. l. (Orchidaceae, Liliopsida) in the Komi Republic

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: 4 April 2022 / revised: 11 May 2022 / accepted: 14 May 2022

Abstract. The results of our eight-year study of a population of the rare orchid *Dactylorhiza incarnata* subsp. *cruenta* at the northern limit of its range (the Komi Republic) are presented. Weather factors (air temperature and precipitations) were revealed to influence features of the small and big life cycles of this species. The number of plants in the studied population was influenced by the weather conditions of the previous growing season, positively by the temperature in August and negatively by frosts in October. The number of generative (flowering) plants had a positive correlation with the air temperature in July of the previous vegetative season. The fruit set was high (71.2%) and negatively associated with precipitation during flowering of this species. The seed number per fruit in the studied population (9,831 pcs on average) was higher than that in the more southern parts of the range of this species. This indicator, as well as the real seed productivity of the species, is positively related to the level of moisture availability of the current growing season. The seed production is high, from 34 thousand to 154.6 thousand seeds per 1 m² in several study years, it is positively associated with the sum of active temperatures of the previous growing season. The presence of juvenile individuals (10.0–31.7%) over all study years indicates a successful seed reproduction in this population.

Keywords: orchids, monitoring, population structure, seed productivity

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. 1021051101424-8-1.6.11;1.6.19;1.6.20).

For citation: Kirillova I. A., Kirillov D. V. Impact of weather conditions on the seasonal development, population structure and reproductive success of *Dactylorhiza incarnata* s. l. (Orchidaceae, Liliopsida) in the Komi Republic. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2022, no. 2, pp. 173–192. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-2-173-192>

REFERENCES

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

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).

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, no. 38, pp. 68–88 (in Russian). <https://doi.org/10.17223/19988591/38/4>

Kirillova I. A., Kirillov D. V. Reproductive success of *Dactylorhiza incarnata* ssp. *cruenta* (Orchidaceae) on the northern border of its distribution area. *Tomsk State University Journal of Biology*, 2020, no. 49, pp. 25–49 (in Russian). <https://doi.org/10.17223/19988591/49/2>

Kirillova I. A., Kirillov D. V. Population dynamics, reproductive success, and seasonal development of *Cypripedium calceolus* under different growing conditions as a response to weather factors. *Contemporary Problems of Ecology*, 2021, vol. 14, no. 5, pp. 472–482. <https://doi.org/10.1134/S1995425521050061>

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).

Homutovskiy M. I. Pollination efficiency of some orchids species in Valday Elevation. In: *Okhrana i kul'tivirovanie orkhidei: materialy LX Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii* [Conservation and Cultivation of Orchids. Proceedings of International Scientific Conference]. Moscow, MKM Scientific Press Ltd., 2011, pp. 456–461 (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>

Carey P. D., Farrell L. *Himantoglossum hircinum* (L.) Sprengel. *Journal of Ecology*, 2002, vol. 90, iss. 1, pp. 206–218. <https://doi.org/10.1046/j.0022-0477.2001.00640.x>

Carey P. D., Farrell L., Stewart N. F. The sudden increase in the abundance of *Himantoglossum hircinum* in England in the past decade and what has caused it. In: P. Kindlmann, J. H. Willem, D. F. Whigham, eds. *Trends and Fluctuations and Underlying Mechanisms in Terrestrial Orchid Populations*. Leiden, Backhuys Publishers, 2002, pp. 187–208.

Černá L., Münzbergová Z. Comparative population dynamics of two closely related species differing in ploidy level. *PLoS One*, 2013, vol. 8, no. 10, pp. 8:e75563. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0075563>

Dostálek T., Rokaya M. B., Münzbergová Z. Altitude, habitat type and herbivore dam-age interact in their effects on plant population dynamics. *PLoS One*, 2018, vol. 13, no. 12, pp. 13:e0209149. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0209149>

Fay M. F., Chase M. W. Orchid biology: From Linnaeus via Darwin to the 21st century. *Annals of Botany*, 2009, vol. 104, iss. 3, pp. 359–364. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp190>

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

Fieberg J., Ellner S. P. Stochastic matrix models for conservation and management: A comparative review of methods. *Ecology Letters*, 2001, vol. 4, iss. 3, pp. 244–266. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00202.x>

García M. B., Pico F. X., Ehrlén J. Life span correlates with population dynamics in perennial herbaceous plants. *American Journal of Botany*, 2008, vol. 95, iss. 2, pp. 258–262. <https://doi.org/10.3732/ajb.95.2.258>

- Healey P. L., Michaud J. D., Arditti J. Morphometry of Orchid Seeds. III. Native Claifornia 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>
- 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, pp. 527–542. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp102>
- Hegland S. J., Van Leeuwen M., Oostermeijer J. G. B. Population structure of *Salvia pratensis* in relation to vegetation and management of Dutch dry floodplain grasslands. *Journal of Applied Ecology*, 2001, vol. 38, iss. 6, pp. 1277–1289. <https://doi.org/10.1046/j.0021-8901.2001.00679>
- Hutchings M. J. The population biology of the early spider orchid *Ophrys sphegodes* Mill. III. Demography over three decades: Population biology of early spider orchid. *Journal of Ecology*, 2010, vol. 98, iss. 4, pp. 867–878. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01661.x>
- Inghe O., Tamm C. O. Survival and flowering of perennial herbs. V. Patterns of flowering. *Oikos*, 1988, vol. 51, no. 2, pp. 203–219. <https://doi.org/10.2307/3565644>
- Jacquemyn H., Brys R., Hermy M., Willems J. H. Long-term dynamics and population viability in one of the last populations of the endangered *Spiranthes spiralis* (Orchidaceae) in the Netherlands. *Biological Conservation*, 2007, vol. 134, iss. 1, pp. 14–21. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.07.016>
- Kirillova I. A., Kirillov D. V. Impact of weather conditions on seasonal development, population structure and reproductive success on *Dactylorhiza traunsteineri* (Orchidaceae) in the Komi Republic (Russia). *Nature Conservation Research*, 2020, vol. 5, no. 1, pp. 77–89. <https://doi.org/10.24189/ncr.2020.016>
- 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>
- 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 Europaischer 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.
- Øien D. I., Moen A. Flowering and survival of *Dactylorhiza lapponica* and *Gymnadenia conopsea* in the Sølendet Nature Reserve, Central Norway. In: P. Kindlmann, D. Whigham, J. Willems, eds. *Trends and Fluctuations and Underlying Mechanisms in Terrestrial Orchid Populations*. Leiden, Bakkhuys Publishers, 2002, pp. 3–32.
- Øien D. I., Pedersen B. Seasonal pattern of dry matter allocation in *Dactylorhiza lapponica* (Orchidaceae) and the relation between tuber size and flowering. *Nordic Journal of Botany*, 2003, vol. 23, iss. 4, pp. 441–451. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2003.tb00418.x>
- Pfeifer M., Heinrich W., Jetschke G. Climate, size and flowering history determine flowering pattern of an orchid. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2006, vol. 151, iss. 4, pp. 511–526. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2006.00539.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).

Ramula S., Knight T. M., Burns J. H., Buckley Y. M. General guidelines for invasive plant management based on comparative demography of invasive and native plant populations. *Journal of Applied Ecology*, 2008, vol. 45, iss. 4, pp. 1124–1133. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01502.x>

Rokaya M. B., Münzbergová Z., Dostálek T. Sustainable harvesting strategy of medicinal plant species in Nepal – results of a six-year study. *Folia Geobotanica*, 2017, vol. 52, no. 2, pp. 239–252. <https://doi.org/10.1007/s12224-017-9287-y>

Romano V. A., Rosati L., Fascetti S. Trends in population size of *Ophrys argolica* subsp. *biscutella* in the Appennino Lucano-Val d'Agri-Lagonegrese National Park (Italy). *Nature Conservation Research*, 2020, vol. 5, pp. 155–164. <https://doi.org/10.24189/ncr.2020.058>

Scott H. S., Carey P. D. The effects of fungicide and water application on seed germination and infection in *Gymnadenia conopsea* under field conditions. In: P. Kindlmann, J. H. Willems, D. F. Whigham, eds. *Trends and Fluctuations, and Underlying Mechanisms in Terrestrial Orchid Populations*. Leiden, Bakkhuys Publishers, 2002, pp. 155–165.

Schimel J. P., Bilbrough C., Welker J. M. Increased snow depth affects microbial activity and nitrogen mineralization in two Arctic tundra communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, vol. 36, iss. 2, pp. 217–227. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2003.09.008>

Shefferson R. P., Jacquemy H., Kull T., Hutchings M. J. The demography of terrestrial orchids: Life history, population dynamics and conservation. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2020, vol. 192, iss. 2, pp. 315–332. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boz084>

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>

Timsina B., Kindlmann P., Münzbergová Z., Rokaya M. B. Six-year demographic study of the terrestrial orchid, *Crepidium acuminatum*: implications for conservation. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2021, vol. 9, article number 676993. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.676993>

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>

Van der Meer S., Jacquemyn H., Carey P. D., Jongejans E. Recent range expansion of a terrestrial orchid corresponds with climate-driven variation in its population dynamics. *Oecologia*, 2016, vol. 181, no. 2, pp. 435–448. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3592-7>

Waite S., Hutchings M. J. The effects of different management regimes on the population dynamics of *Ophrys sphegodes*: Analysis and description using matrix models. In: T. C. E. Wells, J. H. Willems, eds. *Population Ecology of Terrestrial Orchids*. Hague, SPB Publishing, 1991. pp. 161–175.

Wells T. C. E. Population ecology of terrestrial orchids. In: H. Synge ed. *Biological Aspects of Rare Plant Conservation*. Chichester, Wiley, 1981, pp. 281–295.

Wells T. C. E., Cox R. Demographic and biological studies on *Ophrys apifera*: Some results from a 10 years study. In: T. C. E. Wells, J. H. Willems, eds. *Population Ecology of Terrestrial Orchids*. Hague, SPB Publishing, 1991, pp. 47–62.

Wraith J., Norman P., Pickering C. Orchid conservation and research: An analysis of gaps and priorities for globally Red Listed species. *Ambio*, 2020, vol. 49, pp. 1–11. <https://doi.org/10.1007/s13280-019-01306-7>