

Оригинальная статья

УДК 582.594.2

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2023-4-420-436>

МОНИТОРИНГ ПОПУЛЯЦИИ *CYPRIPEDIUM GUTTATUM* (ORCHIDACEAE, LILIOPSIDA) НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА (РЕСПУБЛИКА КОМИ, ЕВРОПЕЙСКАЯ РОССИЯ)

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 13.04.2023 г., после доработки 15.05.2023 г., принята 15.05.2023 г., опубликована 12.12.2023 г.

Аннотация. Представлены результаты 12-летнего изучения популяции редкой орхидеи *Cypripedium guttatum* Sw. на северной границе ее ареала, на территории Республики Коми (северо-восток Европейской России). Наши исследования показали, что погодные факторы (температура воздуха и количество осадков) оказывают влияние на сезонное развитие побегов и габитус растений. На численность побегов влияют погодные условия предыдущего вегетационного периода: положительно – температура первой декады августа и отрицательно – ранние осенние заморозки и сумма осадков всего периода. Выявлена отрицательная корреляционная связь числа цветущих побегов с температурой второй декады июля предыдущего вегетационного периода и положительная связь числа ювенильных растений с осадками августа предыдущего вегетационного периода. Завязываемость плодов довольно низкая (17.1%), что характерно для этого вида. На эффективность опыления *C. guttatum* отрицательно влияет высокая температура воздуха во время его цветения (вторая декада июня). Одна коробочка содержит в среднем 4065 семян. Реальная семенная продуктивность побега варьирует от 1989 до 7064 шт., она связана с осадками второй декады июля текущего вегетационного периода. Высокая численность исследуемой популяции (25 тыс. побегов), соответствие онтогенетического спектра базовому спектру вида, ежегодное присутствие ювенильных растений семенного происхождения свидетельствуют об устойчивом ее состоянии.

Ключевые слова: орхидные, мониторинг, завязываемость плодов, семенная продуктивность

Финансирование. Работа выполнена в рамках госзадания Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН (№ 122040600026-9).

Соблюдение этических норм. В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Кириллова И. А., Кириллов Д. В. Мониторинг популяции *Cypripedium guttatum* (Orchidaceae, Liliopsida) на северной границе ареала (Республика Коми, Европейская Россия) // Поволжский экологический журнал. 2023. № 4. С. 420 – 436. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2023-4-420-436>

 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

Долгосрочные мониторинговые исследования необходимы для понимания демографии растений и прогнозирования рисков их исчезновения. Особенно важны они для редких видов, характеризующихся особыми требованиями. К таким видам относятся все представители семейства Орхидные. Жизненный цикл этих растений уникален. Семена орхидей крошечные и лишены запаса питательных веществ, поэтому для прорастания им необходимо сформировать ассоциацию с симбиотическими грибами (Rasmussen et al., 2015). Кроме того, орхидеи характеризуются высокой специализацией опыления, стеноитностью, слабой конкурентоспособностью и высокой декоративностью. В настоящее время существует очень мало исследований динамики численности различных наземных видов орхидей (Shefferson et al., 2020).

Один из представителей этого семейства – *Cypripedium guttatum* Sw., редкий вид, включенный в Красные книги 43 регионов России, в том числе и в Красную книгу Республики Коми (2019). Численность и ареал его в последние несколько десятилетий сокращаются, особенно в европейской части России. Вид исчез в Тульской, Тамбовской, Тверской и Ярославской областях (Вахрамеева и др., 2014).

Цель статьи – оценка долгосрочной динамики и жизнеспособности популяции этого вида на северной границе его ареала, на территории Республики Коми (северо-восток европейской части России).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Cypripedium guttatum – многолетнее длиннокорневищное растение. Голарктический бореальный вид. В России встречается в центральных, восточных и северо-восточных районах европейской части, на Урале, в Сибири, на Дальнем Востоке, Камчатке и Сахалине (Аверьянов, 1999). В Республике Коми проходит северо-западная граница его ареала, *C. guttatum* встречается в южных районах региона, на Тимане и Урале (Kirillov, Kirillova, 2022). Кальцефил, растет в хвойных и смешанных лесах, часто заболоченных, по низинным и переходным болотам, на облесенных и осыпных известняковых склонах. Вид размножается в основном вегетативно, реже – семенным способом. В Республике Коми опылителями *C. guttatum* являются пчелы (*Lasioglossum calceatum* и *L. brevicorne*) и мухи-журчалки (Кириллова и др., 2017).

Исследования проводили с 2009 по 2022 гг. на территории заказника «Сыктывкарский» (юг Республики Коми). Популяция расположена в пойме р. Сысола (N61.555°, E50.659°), в сосново-берёзовом хвощово-осоково-сфагновом лесу. При ее изучении использовали общепринятые в популяционной биологии методики с учетом специфики изучения редких видов (Злобин и др., 2013). За счетную единицу принимали парциальный побег. Численность популяции определяли как произведение средней популяционной плотности побегов на пробных трансектах на площадь популяции. Для оценки площади популяции применяли смешанную технику совместного использования материалов общедоступных данных дистанционного зондирования земли и данных наземной съемки границ популяции методом одной базисной точки (Панченко, 2011). Для измерения магнитного азимута ис-

пользовали буссоль Suunto KB-20 (Suunto, Финляндия) на штативе. Расстояния измеряли рулеткой (10 м, 2-й класс точности) или нитевым измерителем расстояния WalkTach (Haglof, Швеция). В камеральных условиях на основании полученных данных проецировали точки центров куртин или угловые точки группировки на карту с помощью геоинформационной среды QGIS 3.0 и генерировали векторные полигональные слои для дальнейшего анализа и составления схем пространственного размещения популяции. Магнитное склонение определяли на дату проведения полевых работ с помощью сервиса NOAA Magnetic Field Calculator (www.ngdc.noaa.gov).

Для определения онтогенетического спектра популяции в 2010 г. заложили постоянную площадку – 18 м², на которой ежегодно (за исключением 2012 и 2013 гг.) подсчитывали число побегов и фиксировали их онтогенетические состояния. Выделяли ювенильное (*j*) (побеги с одним-двумя листьями срединной формации с 1 – 3 жилками), имматурное (*im*) (побеги с двумя листьями с 5 жилками), взрослое вегетативное (*v*) (побеги с двумя листьями с 7 жилками), генеративное (*g*) (цветущие растения) онтогенетические состояния.

Ежегодно с 2009 по 2022 гг. (за исключением 2012 и 2013 гг.) в полевых условиях у 30 генеративных побегов в популяции были измерены следующие морфологические признаки: высота, размеры листьев и прицветников (брактей), в отдельные годы измерены и размеры частей цветка. Кроме того, подсчитывали количество завязавшихся плодов и собирали коробочки со зрелыми семенами. Семена анализировали с помощью светового микроскопа МСП-2 (увеличение 4.5×) с цифровой видеокамерой TC-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 нами метода анализа цифровых изображений семян орхидных в программном пакете ImageJ 1.54b (Кириллова, Кириллов, 2017).

Характеристика вегетационных периодов 2009 – 2022 гг. приведена в табл. 1. Температуру воздуха оценивали с помощью информации, полученной с температурных логгеров Thermochron (Maxim Integrated, США), установленных в месте произрастания *C. guttatum*. Данные по количеству осадков 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) (61.677° N, 50.785° E).

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: па-

МОНИТОРИНГ ПОПУЛЯЦИИ *CYPRIPEDIUM GUTTATUM*

раметрические (t -критерий Стьюдента для выборок с нормальным распределением) и непараметрические (критерий Уилкоксона – Манна – Уитни для данных с отклонениями от нормального распределения).

Таблица 1. Среднесуточные температуры воздуха и количество осадков с мая по август каждые десять дней месяца (в формате месяц_десять дней) и метеорологическая характеристика вегетационных периодов на участке проведения исследований (Республика Коми, Европейская Россия)

Table 1. Average daily air temperatures and precipitation amount from May to August (5–8) every ten days ("month_10 days") and the meteorological characteristics of vegetation periods at the study site (Komi Republic, European Russia)

Год / Year	Среднесуточные температуры, °C / Average daily temperatures, °C												CAT/ST
	5 I	5 II	5 III	6 I	6 II	6 III	7 I	7 II	7 III	8 I	8 II	8 III	
2009	7.1	8.0	11.3	12.6	18.1	13.0	11.8	18.1	18.1	13.5	16.2	11.7	1717.0
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	1896.0
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	1874.6
2013	6.4	8.5	11.6	15.4	15.5	21.0	21.1	17.2	19.8	18.8	16.6	13.2	1875.7
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	1708.9
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	1822.0
2016	9.5	10.8	15.4	10.6	16.4	14.7	18.0	18.3	18.8	18.9	17.7	13.8	1834.6
2017	3.6	6.0	5.5	11.2	14.4	12.2	15.4	19.7	18.4	15.0	15.9	15.6	1449.0
2018	3.8	10.5	9.6	7.7	13.3	20.3	18.1	20.4	18.7	15.3	14.4	12.8	1552.6
2019	10.9	12.2	10.7	13.7	12.3	15.3	15.8	15.2	14.9	10.1	12.9	10.5	1462.1
2020	7.9	10.6	10.7	15.0	14.4	10.9	19.8	19.8	18.5	14.7	12.0	14.4	1717.6
2021	7.1	17.4	11.1	13.8	15.7	21.0	17.9	18.3	13.9	15.3	17.1	12.6	1735.9
2022	6.0	8.6	8.4	16.5	14.8	13.3	18.4	20.9	18.3	19.1	15.9	16.8	1827.5
Год / Year	Количество осадков, мм / Precipitation amount, m												CO/PA
	5 I	5 II	5 III	6 I	6 II	6 III	7 I	7 II	7 III	8 I	8 II	8 III	
2009	2.7	9.0	30.0	48.7	52.5	30.3	37.7	23.9	20.1	5.7	48.3	7.2	281.9
2010	14.4	0.2	20.5	42.2	53.4	1.1	11.0	17.9	3.0	0.8	13.6	33.9	192.8
2011	9.7	21.2	15.4	20.0	11.1	1.0	20.0	39.4	2.0	11.2	3.0	16.1	182.5
2013	14.8	13.8	16.8	2.0	15.6	16.3	22.3	0.0	7.9	5.8	19.5	13.1	122.9
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	282.5
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	251.3
2016	5.0	28.0	1.8	17.8	6.5	26.3	18.2	35.9	16.3	31.3	81.0	58.7	293.8
2017	27.4	7.6	19.2	20.5	43.0	34.1	14.8	10.6	53.6	60.9	15.6	6.7	254.7
2018	30.9	18.0	28.5	35.6	30.9	9.4	46.9	39.8	0.0	16.2	24.3	11.4	235.3
2019	2.4	17.6	64.3	66.7	5.9	17.8	15.8	31.7	86.7	43.4	11.7	56.0	336.4
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	222.8
2021	46.0	9.0	7.5	2.4	31.8	28.0	27.1	0.3	38.5	15.1	7.6	13.8	196.7
2022	7.5	13.5	37.4	6.0	10.9	49.5	0.7	4.7	26.7	39.9	7.2	32.0	225.9

Примечание. CAT – сумма активных температур >10°C; CO – сумма осадков за период с температурой >10°C.

Note. ST – Sum of temperature values (°C) over the period with temperature values > 10°C; PA – Precipitation amount (mm) over the period with temperature values > 10°C.

Подготовительную обработку и анализ данных проводили в приложении Microsoft Office Excel 2010 (Microsoft Corp.). Статистические расчеты выполнены с помощью среды R (вер.3.6.3) (The R foundation).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Наши исследования показали, что вегетация *C. guttatum* начинается в конце мая – начале июня (рис. 1). Считается, что отрастание новых побегов этого вида приходится на период, когда подстилка и верхний слой почвы прогреется до $+7 - +9^{\circ}\text{C}$ (Вахрамеева и др., 2014). В 2017 – 2018 гг. почва прогрелась до необходимой температуры только ко второй декаде июня, соответственно и побеги появились позже обычного. Зацветает *C. guttatum* обычно в середине июня (средняя многолетняя дата начала цветения – 16 июня). Однако, в зависимости от температуры текущего вегетационного периода, время цветения может сдвинуться в ту или иную сторону (см. рис. 1). Самое раннее цветение отмечено в 2015 г. (первая декада июня), наиболее позднее – в 2017 г. (первая декада июля). Плоды созревают к началу августа. К октябрю коробочки растрескиваются и семена высыпаются.

Исследования морфометрических параметров генеративных побегов показали, что их средняя высота в изученной популяции за все время наблюдений составила 24.7 ± 2.72 см. Нижний лист 8.5 ± 0.59 см длиной и 5.0 ± 1.06 см шириной, второй снизу лист – 9.5 ± 1.06 см длиной и 5.1 ± 0.65 см шириной. Прицветник (брактея) – 2.8 ± 0.52 см длиной и 1.2 ± 0.25 см шириной. Верхний лепесток цветка 2.6 ± 0.24 см длиной и 1.9 ± 0.20 см шириной; боковой – 2.0 ± 0.18 см длиной и 0.7 ± 0.08 см шириной, нижний – 1.8 ± 0.21 см длиной и 0.7 ± 0.09 см шириной. Губа 2.0 ± 0.17 см длиной, 1.3 ± 0.16 см шириной и 1.5 ± 0.14 см высотой.

Морфометрические признаки генеративных побегов и цветов *C. guttatum* в разные годы изучения приведены в табл. 2 и 3. Высота их варьировала от 22.7 (в 2011 г.) до 26.4 см (в 2009 г.). Наибольшая длина листьев отмечена в 2010 г., наименьшая – в 2021 г. (см. табл. 2). Размеры листьев связаны с погодными условиями предыдущего вегетационного периода: длина – с температурой и осадками сентября, ширина – с температурой второй и третьей декады июля (табл. 4). Выявлена отрицательная корреляционная связь между размерами прицветников и температурой второй декады июня текущего вегетационного периода.

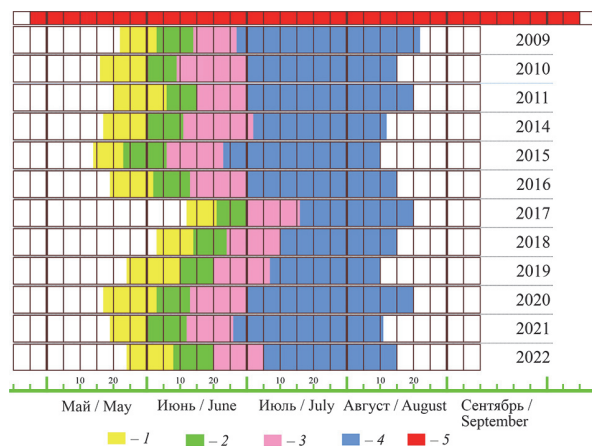


Рис. 1. Сезонное развитие *Cypripedium guttatum* на юге Республики Коми (Европейская Россия): 1 – вегетация, 2 – бутонизация II, 3 – цветение, 4 – образование плодов и распространение семян, 5 – средняя продолжительность вегетационного сезона в 2009 – 2022 гг.

Fig. 1. Seasonal development of *Cypripedium guttatum* in the south of the Komi Republic (European Russia): 1 – vegetation, 2 – budding II, 3 – flowering, 4 – fruiting and seed dissemination, 5 – average length of the thermal growing season for 2009–2022

Таблица 2. Морфометрические признаки генеративных побегов *Cypripedium guttatum* в 2009 – 2022 гг.

Table 2. Morphometric parameters of *Cypripedium guttatum* generative shoots in 2009–2022

Год / Year	Высота побега, см / Shoot height, cm	Нижний лист / First leaf		Второй лист / Second leaf		Брактя / Bract	
		Длина, см / Length, cm	Ширина, см / Width, cm	Длина, см / Length, cm	Ширина, см / Width, cm	Длина, см / Length, cm	Ширина, см / Width, cm
2009	26.41±1.89	8.73±0.86	4.48±0.36	9.95±0.67	4.57±0.57	2.74±0.47	1.07±0.23
2010	25.26±2.32*	9.45±0.86**	5.12±0.63**	10.14±0.98	5.11±0.64**	2.92±0.55	1.15±0.33*
2011	22.65±3.21*	8.62±0.69**	5.06±0.42	9.61±0.75*	5.33±0.52	3.36±0.44**	1.33±0.19
2014	25.75±2.82**	9.00±0.94	5.00±0.64	9.89±1.10	5.02±0.75	3.10±0.59	1.29±0.23
2015	24.78±2.30	9.05±1.04	4.92±0.58	9.98±1.08	4.93±0.54	2.87±0.44	1.23±0.20
2016	25.53±2.93	8.80±0.95	4.76±0.64	9.52±1.12	4.82±0.54	2.74±0.36	1.18±0.19
2017	24.57±2.13	8.45±1.01	5.03±0.59	9.33±1.12	5.21±0.66*	2.59±0.39	0.93±0.20**
2018	25.17±2.46	7.91±0.81*	5.05±0.55	8.99±0.87	5.22±0.50	2.72±0.43	1.23±0.17**
2019	24.84±1.66	8.61±0.80**	5.32±0.65	9.84±0.99**	5.57±0.78	3.00±0.59*	1.36±0.25
2020	24.08±2.05	8.10±0.81*	4.86±0.46**	9.23±0.86*	5.14±0.52*	2.90±0.51	1.22±0.19*
2021	22.82±3.05	7.65±0.97	5.13±0.55*	8.58±0.88**	5.56±0.55**	2.64±0.48*	1.07±0.21*
2022	25.04±3.06*	7.83±0.81	4.64±0.45**	8.67±0.91	4.78±0.48**	2.48±0.38	0.97±0.17

Примечание. Сравнение признаков проводили попарно в порядке строк, приведенных в таблице (* – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$).

Note. Comparison of features was carried out in pairs in the order of the rows given in the table (* – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$).

Таблица 3. Морфометрические признаки цветка *Cypripedium guttatum* в разные годы изучения

Table 3. Morphometric parameters of *Cypripedium guttatum* flower in several years of the study

Признак / Parameter	Год / Year			
	2009	2010	2011	2014
Длина губы, см / Lip length, cm	2.03±0.23	2.01±0.16	1.92±0.13**	1.94±0.15
Ширина губы, см / Lip width, cm	1.34±0.12	1.38±0.26	1.29±0.10*	1.26±0.08
Высота губы, см / Lip height, cm	1.50±0.15	1.49±0.19	1.52±0.09	1.42±0.07**
Длина верхнего лепестка, см / Upper petal length, cm	2.56±0.29	2.58±0.22	2.56±0.27	2.61±0.20*
Ширина верхнего лепестка, см / Upper petal width, cm	1.89±0.30	1.93±0.18	1.82±0.12**	1.87±0.11
Длина бокового лепестка, см / Side petal length, cm	1.94±0.20	1.91±0.19	2.01±0.11*	1.97±0.20
Ширина бокового лепестка, см / Side petal width, cm	0.71±0.07	0.74±0.12**	0.72±0.05	0.72±0.05
Длина нижнего лепестка, см / Bottom petal length, cm	1.66±0.19	1.85±0.22**	1.83±0.21	1.71±0.16*
Ширина нижнего лепестка, см / Bottom petal width, cm	0.65±0.09	0.71±0.08*	0.76±0.06*	0.78±0.05

Примечание. Сравнение признаков проводили попарно в порядке столбцов, приведенных в таблице (* – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$).

Note. Comparison of features was carried out in pairs in the order of the columns given in the table (* – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$).

Общая численность исследуемой популяции составила 25 тыс. побегов, занимаемая площадь – 2510 м². В ходе работ по пространственному картографированию выявлены два смежных участка произрастания растений в изучаемой популяции (рис. 2), которые приурочены к переходной зоне, расположенной на стыке массивов старовозрастного ельника разнотравно-зеленомошного и смешанного заболоченного сосново-березового разнотравного леса. Популяция полосой (шириной 30 – 45 м) проходит по этой зоне, что и предопределяет вытянутую форму конфигурации ее границ. Характер произрастания побегов по всей площади попу-

ляции – равномерно-рассеянный. Кроме того, выявлены несколько точечных куртин (площадью до 0.5 м²), объединяющих несколько побегов и отдаленных от основных участков на расстояние до 50 м.

Таблица 4. Связь между климатическими параметрами и различными показателями популяции *Cypripedium guttatum*

Table 4. Correlation between weather parameters and various parameters of the *Cypripedium guttatum* population studied

Признак / Feature	Климатические показатели / Weather parameters			
	Температура (в формате месяц_десять дней) / Air temperature ("month 10 days")		Осадки (в формате месяц_десять дней) / Precipitation amount ("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
Длина нижнего листа / First leaf length	–	–	+09_III	–
Ширина нижнего листа / First leaf width	+07_II, +07_III	–	–	–
Длина второго снизу листа / Second leaf length	+09_II	–	–	–
Ширина второго снизу листа / Second leaf width	+07_II, +07_III	–	–	–
Длина прицветника / Bract length	+09_II	-06_II	–	-06_III
Ширина прицветника / Bract width	–	-06_II	–	-06_III
Длина губы цветка / Lip length	–	-05_III, -06_I	–	–
Объем семени / Seed volume	–	-07_II	–	–
Объем зародыша / Embryo volume	–	-06_III	–	+06_II
Число ювенильных растений / Number of juvenile plants	–	–	+08_III	–
Доля генеративных растений / Proportion of generative plants	-07_II	+CAT	–	–
Численность / Number of plants	+08_I	–	-CO	–
Реальная семенная продуктивность побега / Real seed productivity	–	–	–	+07_II
Урожай семян / Seed yield	–	–	–	+05_II, +07_II

Примечание. В таблице приведены периоды, с погодными условиями которых обнаружена достоверная корреляционная связь ($p < 0.05$).

Note. The table shows the periods with the weather conditions of which a significant correlation was found ($p < 0.05$).

В условном центре популяции заложена постоянная площадка, на которой расположены две мониторинговые трансекты. Численность побегов *C. guttatum* на трансектах варьировала за время исследований от 292 до 522 побегов (рис. 3), плотность от 16.2 до 29.0 побегов на 1 м². Выявлена отрицательная корреляционная связь между численностью побегов и суммой осадков предыдущего вегетационного периода и положительная – с температурой первой декады августа предыдущего вегетационного периода (см. табл. 4). Максимальная численность отмечена в 2011 г. после самого теплого начала августа 2010 г., когда температура соста-

вила 24.9°C. После наиболее сырых вегетационных периодов 2014, 2016 и 2018 гг. (см. табл. 1), происходило снижение численности побегов (см. рис. 3).

Кроме того, на численность *C. guttatum* отрицательно влияют ранние осенние заморозки. В этот период почки с зачатками новых побегов уже сформированы и крайне уязвимы для неблагоприятных факторов среды, особенно промерзания почвы, которое может возникать при отсутствии снежного покрова, изолирующего почву от заморозков. Так, в 2015 г. после заморозков во второй половине октября 2014 г., когда средняя температура составляла -5°C и отсутствовал снежный покров, численность побегов резко сократилась (с 473 до 313 шт.).

Онтогенетические спектры популяции во все годы изучения были полночленными, правосторонними, с максимумом на взрослых вегетативных побегах (рис. 4). Средний онтогенетический спектр популяции *C. guttatum* за все время наблюдений составил 0.5:10.7:66.5:22.3 (*j:im:v:g*). Доля генеративных побегов варьировала от 8.9 до 35.6%, она оказалась отрицательно связанной с температурой второй декады июля предыдущего вегетационного периода (см. табл. 4). Доля ювенильных побегов составляла 0.2 – 0.9%. Выявлена положительная корреляционная связь между этим показателем и количеством осадков в третьей декаде августа предыдущего вегетационного периода (см. табл. 4).

Средняя завязываемость плодов в популяции составила 17.1%, она варьировала по годам от 3.3 до 55.6% (рис. 5). Максимальный показатель отмечен в 2011 г. Обнаружена отрицательная корреляционная связь между эффективностью опыления и темпе-



Рис. 2. Пространственное расположение популяции *Cypripedium guttatum*.

Fig. 2. Location of the *Cypripedium guttatum* population studied

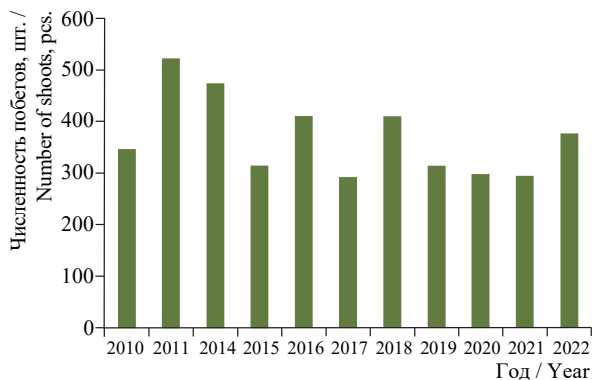


Рис. 3. Численность побегов *Cypripedium guttatum* на учетной площадке в 2010 – 2022 гг.

Fig. 3. Number of *Cypripedium guttatum* shoots in the study plot in 2010–2022

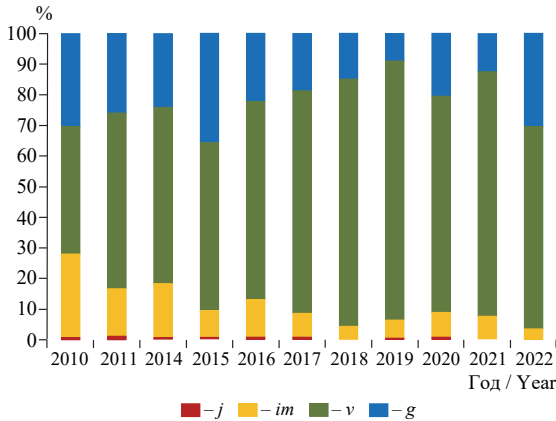


Рис. 4. Онтогенетические спектры популяции *Cypripedium guttatum* в 2010 – 2022 гг.

Fig. 4. Ontogenetic spectra of the *Cypripedium guttatum* population in 2010–2022

2014 г. Выявлена отрицательная корреляционная связь между объемом семян и температурой второй декады июля, а также между объемом зародыша и температурой третьей декады июня текущего вегетационного периода (см. табл. 4).

Среднее число семян в коробочке *C. guttatum* за все время изучения составило 4065 шт., этот показатель варьировал от 2270 (в 2014 г.) до 7374 шт. (в 2010 г.). Часть семян в коробочках оказалась неполноценной – не имела нормально развитого зародыша. Доля таких семян составляла в разные годы от 0.7 до 12.4% (см. табл. 5). Реальная семенная продуктивность коробочки варьировала от 1989 до 7064 шт. (табл. 6). Реальная семенная продуктивность побега, которая складывается из таких показателей, как число полноценных семян в коробочке и завязываемость плодов, составляла от 217 до 2378 шт. в разные годы исследований (см. табл. 6). Выявлена положительная корреляционная связь между показателем реальной семенной продуктивности побега и осадками второй декады июля текущего вегетационного периода (см. табл. 4).

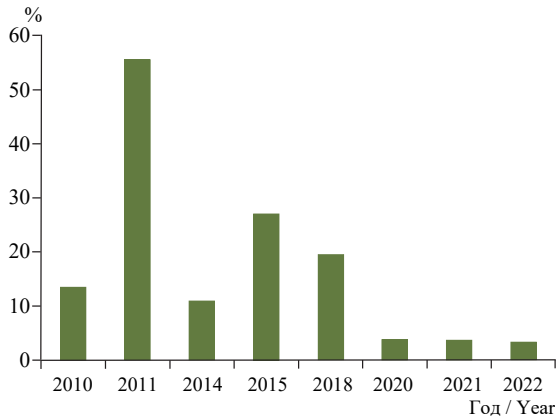


Рис. 5. Завязываемость плодов *Cypripedium guttatum* в разные годы изучения

Fig. 5. Fruit set of *Cypripedium guttatum* in several years of the study

ратурой второй декады июня текущего вегетационного периода (-0.65 , при $p < 0.10$).

Семена *C. guttatum* – темно-коричневого цвета, удлинённой веретеновидной формы (индекс семени 5.57). Средняя длина семян за все время изучения составила 1.10 ± 0.12 мм, ширина – 0.20 ± 0.03 мм. Около 89% объема семени занимает пустое воздушное пространство. Средняя длина зародыша – 0.20 ± 0.02 мм, ширина – 0.11 ± 0.01 мм. Морфометрическая характеристика семян и зародышей вида в разные годы изучения приведена в табл. 5. Наиболее крупные по объему семена и зародыши отмечены в

2014 г. Выявлена отрицательная корреляционная связь между объемом семян и температурой второй декады июля, а также между объемом зародыша и температурой третьей декады июня текущего вегетационного периода (см. табл. 4).

МОНИТОРИНГ ПОПУЛЯЦИИ *CYPRIPEDIUM GUTTATUM*

Таблица 5. Морфометрическая характеристика семян *Cypripedium guttatum* в разные годы исследований

Table 5. Morphometric characteristics of *Cypripedium guttatum* seeds in several years of the study

Признак / Characteristic	Год / Year					
	2010	2011	2014	2015	2017	2018
Длина семени, мм / Seed length, mm	1.20±0.10	1.18±0.06	1.05±0.09**	1.01±0.10*	1.06±0.11**	1.10±0.09
Ширина семени, мм / Seed width, mm	0.22±0.03	0.19±0.03**	0.23±0.03**	0.21±0.02**	0.18±0.02**	0.18±0.02
Индекс семени / Seed index	5.60±0.78	6.36±1.06**	4.64±0.77**	4.79±0.64**	5.87±0.87	6.15±0.73
Объем семени ×10 ⁻³ , мм ³ / Seed volume ×10 ⁻³ , mm ³	15.26	11.22**	14.95**	11.87**	9.40**	9.76
Длина зародыша, мм / Embryo length, mm	0.21±0.02	0.20±0.02**	0.20±0.01	0.18±0.02**	0.20±0.02**	0.19±0.01**
Ширина зародыша, мм / Embryo width, mm	0.11±0.01	0.10±0.01**	0.11±0.01**	0.10±0.01**	0.11±0.01*	0.10±0.01*
Индекс зародыша / Embryo index	1.91±0.29	2.00±0.21**	1.84±0.25**	1.74±0.28	1.85±0.21*	1.82±0.24
Объем зародыша ×10 ⁻³ , мм ³ / Embryo volume ×10 ⁻³ , mm ³	1.49	1.14**	1.38**	1.0**	1.27**	1.05**
Доля неполноценных семян, % / Proportion of seeds without embryo, %	4.2	0.9	12.4	8.6	0.7	6.7

Примечание. Сравнение признаков проводили попарно в порядке столбцов, приведенных в таблице (* – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$).

Note. Comparison of features was carried out in pairs in the order of the columns given in the table (* – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$).

Урожай семян определяли умножением показателя реальной семенной продуктивности побега на среднее число генеративных побегов на 1 м². Он составлял в изученной популяции в разные годы от 1972 до 18311 семян на 1 м². Выявлена положительная корреляционная связь между этим показателем и осадками во вторых декадах мая и июля текущего вегетационного периода (см. табл. 4).

Таблица 6. Семенная продуктивность *Cypripedium guttatum*

Table 6. Seed productivity of *Cypripedium guttatum*

Признак / Parameter	Год / Year			
	2010	2011	2014	2015
Среднее число семян в плоде, шт. / Seed number per fruit, pcs.	7374	4316	2270	2303
Реальная семенная продуктивность плода, шт. / Number of the seeds with embryo per fruit, pcs.	7064	4277	1989	2105
Реальная семенная продуктивность генеративного побега, шт. / Real seed production of shoot, pcs.	947	2378	217	568
Урожай семян, шт./м ² / Seed yield, pcs./m ²	5490	18311	1972	3523

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Наши исследования показали, что погодные факторы (температура и количество осадков) оказывают влияние на динамику и жизнеспособность популяции

Cypripedium guttatum на северной границе ее ареала. Выявлено их воздействие на сезонное развитие побегов и габитус растений. Так, на размеры листьев положительное воздействие оказывает температура июля предшествующего вегетационного периода, в этот период формируется почка возобновления, из которой развивается побег следующего года и произойдет закладка будущих органов побега.

Численность изученной популяции (25 тыс. побегов) – довольно высокая для этого вида. На Южном Урале популяции *C. guttatum* насчитывают несколько сотен побегов и имеют плотность 18 – 63 побега на 1 м² (Ишмуратова и др., 2003), на территории Башкирского заповедника численность популяций вида составляет от 11 до 577 побегов (Ишмуратова и др., 2010), в Якутии – 38 – 6600 шт. (Афанасьева и др., 2010; Хомутовский, Галкина, 2015). *C. guttatum* относится к видам длиннокорневищной жизненной формы (Татаренко, 1996) и для него характерны довольно большие по площади куртины, которые могут достигать десятков квадратных метров. Изученный нами массив пойменного заболоченного леса представляет собой благоприятные условия для произрастания *C. guttatum*, популяция которого занимает здесь площадь в 2510 м².

Колебания численности в изученной популяции носят флуктуационный характер, что характерно для видов рода *Cypripedium* (Блинова, 2009; Кириллова, Кириллов, 2021a; Kull, 1995; Brzosko, 2002). Выявлена положительная связь между численностью побегов и температурой первой декады августа предыдущего вегетационного периода. Подобная закономерность отмечена и для другого представителя сем. Орхидные в Республике Коми – *Dactylorhiza cruenta* (Кириллова, Кириллов, 2022). Кроме того, на численность побегов в изученной популяции отрицательно влияют сумма осадков предыдущего вегетационного периода и ранние осенние заморозки.

Во все годы изучения в популяции преобладали взрослые вегетативные побеги, доля которых составляла от 41.6 до 84.8%. Это характерно для вида и в других частях его ареала (Татаренко, 1996; Ишмуратова и др., 2003; Мартыненко и др., 2003; Афанасьева и др., 2010; Kharugin, Senchugova, 2023) и связано с активным вегетативным размножением, которое происходит с частичным омоложением потомства до имматурного и взрослого вегетативного состояний (Татаренко, 1996). Выявлено, что на долю генеративных побегов отрицательно влияют высокие положительные температуры июля предшествующего вегетационного периода. В этот период в почке возобновления начинают закладываться цветочные зачатки будущего года. Высокие температуры могут увеличить сухость почвы за счет увеличения испарения, что может быть губительным для цветочных зачатков.

Средняя завязываемость плодов в исследуемой популяции составила 17.1%. Низкая завязываемость плодов характерна для этого вида по всему ареалу. Так, на Южном Урале она составляет 5.0 – 8.5% (Ишмуратова и др., 2005), в Приморском крае – 26% (Татаренко, 1996), в Якутии – 16.7% (0 – 44%) (Афанасьева и др., 2013), в Прибайкалье – 1 – 7% (Быченко, 2009), в Пермском крае – 7.1 – 23.8% (Шибанова, 2016), в Тюменской области – 6.5% (Kharugin, Senchugova, 2023). Невысокая эффективность опыления свойственна большинству безнектарных видов орхидных (Кириллова, Кириллов, 2021b; Neiland, Wilcock, 1998; Kindlmann,

Jersáková, 2006). Выявлено, что на эффективность опыления *C. guttatum* отрицательно влияет высокая температура во время цветения вида (вторая декада июня). Подобная закономерность отмечена и для другого представителя сем. Орхидные – *Dactylorhiza traunsteineri* в Республике Коми (Kirillova, Kirillov, 2020). Жаркая погода в конце июня – второй декаде июля отрицательно сказывается и на размерах семян и зародышей *C. guttatum*.

Отмечена изменчивость семенной продуктивности по годам, что характерно и для других видов орхидных (Кириллова, Кириллов, 2023; Neiland, Wilcock, 1995; Jersáková, Kindlmann, 2004). Выявлено, что реальная семенная продуктивность побега связана с осадками второй декады июля текущего вегетационного периода. Подобная закономерность (положительная корреляция реальной семенной продуктивности с осадками текущего вегетационного периода) отмечена и для некоторых других видов орхидных с территории Республики Коми – *Dactylorhiza traunsteineri* (Kirillova, Kirillov, 2020) и *D. cruenta* (Кириллова, Кириллов, 2022).

C. guttatum размножается в основном вегетативно, однако ежегодное присутствие ювенильных растений в исследованной популяции свидетельствует о наличии в ней и семенного возобновления. Выявлена положительная корреляционная связь между числом ювенильных растений и суммой осадков третьей декады августа предыдущего вегетационного периода. Это связано с тем, что для прорастания семян орхидных обычно требуется обильная влажность почвы (Rasmussen et al., 2015). Недостаток осадков негативно сказывался и на числе ювенильных побегов этого вида в Якутии (Афанасьева и др., 2013).

Высокая численность и площадь популяции, соответствие онтогенетических спектров базовому спектру вида свидетельствуют о благоприятных условиях для произрастания *C. guttatum* на изученной территории. Сочетание вегетативного и семенного размножения способствует устойчивому существованию вида в наблюдаемой популяции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мониторинг популяции *Cypripedium guttatum* на северной границе его ареала позволил выявить влияние погодных факторов (температуры воздуха и осадков) на разные аспекты демографии этого вида. На численность побегов положительно влияет температура первой декады августа предыдущего вегетационного периода и отрицательно – ранние осенние заморозки и сумма осадков предыдущего вегетационного периода. Число генеративных и ювенильных побегов связано с погодными условиями предшествующего вегетационного периода: на долю цветущих побегов отрицательно влияют высокие температуры в июле, а на число ювенильных растений положительное влияние оказывают осадки третьей декады августа. Завязываемость плодов связана с температурой воздуха во время цветения вида. Отмечена изменчивость семенной продуктивности *C. guttatum* по годам: в одной коробочке в разные годы исследований содержалось от 2270 до 7374 семян, реальная семенная продуктивность побега составляла 1989 – 7064 шт.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверьянов Л. В. Род башмачок – *Cypripedium* (Orchidaceae) на территории России // Turczaninowia. 1999. Т. 2, № 2. С. 5 – 40.
- Афанасьева Е. А., Иванова Н. С., Данилова Н. С., Рожкова О. Ю. Состояние ценопопуляций *Cypripedium guttatum* (Orchidaceae) на охраняемых и неохраняемых территориях Якутии // Растительные ресурсы. 2010. Т. 46, вып. 1. С. 27 – 38.
- Афанасьева Е. А., Галкина М. А., Казанцева Е. С. Ценопопуляции *Cypripedium guttatum* Sw. в Центральной Якутии // Вестник Северо-Восточного федерального университета им. М. К. Аммосова. 2013. Т. 10, № 4. С. 11 – 18.
- Блинова И. В. Численность популяций орхидных и их динамика на северном пределе распространения в Европе // Ботанический журнал. 2009. Т. 94, № 2. С. 212 – 240.
- Быченко Т. М. Онтогенетическая структура и динамика ценопопуляций *Cypripedium guttatum* (Orchidaceae) в Прибайкалье // Растительные ресурсы. 2009. Т. 45, № 1. С. 22 – 35.
- 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.
- Ишмуратова М. М., Суюндуков И. В., Ишбирдин А. Р., Журнова Т. В., Набиуллин М. И. Состояние ценопопуляций некоторых видов сем. Orchidaceae на Южном Урале. Сообщение 2. Корневищные виды // Растительные ресурсы. 2003. Т. 39, вып. 2. С. 18 – 37.
- Ишмуратова М. М., Журнова Т. В., Ишбирдин А. Р., Суюндуков И. В., Магафуров А. М. Антэкология, фенология и консорты *Cypripedium calceolus* L. и *Cypripedium guttatum* Sw. на Южном Урале // Бюллетень МОИП. Отд. биологический. 2005. Т. 110, № 6. С. 40 – 46.
- Ишмуратова М. М., Набиуллин М. И., Суюндуков И. В., Ишбирдин А. Р. Орхидеи Башкирского заповедника и сопредельных территорий. Уфа: Гилем, 2010. 176 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. Динамика популяций, репродуктивный успех и сезонное развитие *Cypripedium calceolus* в разных условиях произрастания как ответ на действие погодных факторов // Сибирский экологический журнал. 2021a. Т. 28, № 5. С. 590 – 602. <https://doi.org/10.15372/SEJ20210508>
- Кириллова И. А., Кириллов Д. В. Репродуктивный успех орхидных на северном пределе их распространения (Северо-восток Европейской России) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2021b. Т. 6, № 1. С. 17 – 27. <https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2021.014>
- 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>
- Кириллова И. А., Кириллов Д. В. *Calypso bulbosa* (Orchidaceae) на северной границе ареала (Республика Коми, Россия): структура популяций и семенная продуктивность // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2023. Т. 8, № 2. С. 81 – 97. <https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2023.017>
- Кириллова И. А., Пестов С. В., Кириллов Д. В. Репродуктивная биология *Cypripedium guttatum* Sw. (Orchidaceae, Monocotyledones) на северной границе ареала // Поволжский экологический журнал. 2017. № 2. С. 117–127.
- Красная книга Республики Коми. Сыктывкар: ООО «Коми республиканская типография», 2019. 768 с.

Мартыненко В. А., Полетаева И. И., Тетерюк Б. Ю., Тетерюк Л. В. Биология и экология редких растений Республики Коми. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 181 с.

Панченко С. М. Методы картирования при изучении экологии популяций редких видов растений // Украинский ботанический журнал. 2011. Т. 68, № 5. С. 672 – 685.

Татаренко И. В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Аргус, 1996. 207 с.

Хомутовский М. И., Галкина М. А. К репродуктивной биологии *Cypripedium guttatum* Sw. (Orchidaceae Juss.) в Якутии // Бюллетень Брянского отделения Российского ботанического общества. 2015. Т. 5, № 1. С. 3 – 7.

Шибанова Н. Л. Демографическая и экологическая характеристики орхидных Пермского края // Пермский аграрный вестник. 2016. № 2(14). С. 113 – 128.

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>

Brzosko E. Dynamics of island populations of *Cypripedium calceolus* in the Biebrza river valley (North-East Poland) // Botanical Journal of Linnean Society. 2002. Vol. 139, iss. 1. P. 67 – 77. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8339.2002.00049.x>

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>

Jersáková J., Kindlmann P. Reproductive success and sex variation in nectarless and rewarding orchids // International Journal of Plant Sciences. 2004. Vol. 165, №. 5. P. 779 – 785. <https://doi.org/10.1086/422044>

Khapugin A., Senchugova M. A. The age structure of a *Cypripedium guttatum* (Orchidaceae) population in the Tyumen region, Western Siberia // Journal of Wildlife and Biodiversity. 2023. Vol. 7, № 2. P. 35 – 44. <https://doi.org/10.5281/zenodo.7178289>

Kindlmann P., Jersáková J. Effect of floral display on reproductive success in terrestrial orchids // Folia Geobotanica. 2006. Vol. 41, iss. 1. P. 47 – 60. <https://doi.org/10.1007/BF02805261>

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, suppl. 1. P. 77 – 89. <https://doi.org/10.24189/ncr.2020.016>

Kirillov D., Kirillova I. *Cypripedium guttatum* Sw. in the Komi Republic. 2022. Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Occurrence dataset. <https://doi.org/10.15468/pdjzui> accessed via GBIF.org on 2023-04-10

Kull T. Genet and ramet dynamics of *Cypripedium calceolus* in different habitats // Abstracta Botanica. 1995. Vol. 19. P. 95 – 104.

Neiland M. R. M., Wilcock C. C. Maximisation of reproductive success by European orchidaceae under conditions of infrequent pollination // Protoplasma. 1995. Vol. 187, iss. 1. P. 39 – 48. <https://doi.org/10.1007/BF01280231>

Neiland M. R. M., Wilcock C. C. Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae // American Journal of Botany. 1998. Vol. 85, iss. 12. P. 1657 – 1671. <https://doi.org/10.2307/2446499>

Rasmussen H. N., Dixon K. W., Jersáková J., Těšitelová T. Germination and seedling establishment in orchids: A complex of requirements // Annals of Botany. 2015. Vol. 116, iss. 3. P. 391 – 402. <https://doi.org/10.1093/aob/mcv087>

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>

Monitoring of a *Cypripedium guttatum* (Orchidaceae, Liliopsida) population on the northern border of its distribution range (Komi Republic, European Russia)

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: April 13, 2023 / revised: May 15, 2023 / accepted: May 15, 2023 / published: December 12, 2023

Abstract. The results of our 12-year study of a population of the rare orchid *Cypripedium guttatum* Sw. on the northern border of its range, on the territory of the Komi Republic (north-east of European Russia) are presented. Our research has shown that weather factors (temperature and precipitation) have an impact on the seasonal development of shoots and plant size. The number of shoots is influenced by the weather conditions of the previous growing season, namely: the temperature of the first decade of August influences positively while early autumn frosts and the amount of precipitation of the entire period do negatively. A negative correlation was found between the number of flowering shoots and the temperature of the second decade of July of the previous growing season and a positive relationship between the number of juvenile plants and the precipitation of August of the previous growing season. Fruit set was quite low (17.1%), which is typical for this species. The pollination efficiency of *C. guttatum* was negatively affected by the high temperature during its flowering (the second decade of June). One box contained an average of 4065 seeds. The real seed productivity per shoot varied from 1989 to 7064 pcs., it is associated with precipitation in the second decade of July of the current growing season. The high number of the population studied (25 thousand shoots), the correspondence of the ontogenetic spectrum to the basic one of the species, the annual presence of juvenile plants of seed origin indicates its stable condition.

Keywords: orchids, monitoring, fruit set, 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. 122040600026-9).

Ethics approval and consent to participate: This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

For citation: Kirillova I. A., Kirillov D. V. Monitoring of a *Cypripedium guttatum* (Orchidaceae, Liliopsida) population on the northern border of its distribution range (Komi Republic, European Russia). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2023, no. 4, pp. 420–436. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-420-436>

 *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.

REFERENCES

- Averyanov L. V. Genus *Cypripedium* (Orchidaceae) in the Russia. *Turczaninowia*, 1999, vol. 2, no. 2, pp. 5–40 (in Russian).
- Afanasieva E. A., Ivanova N. S., Danilova N. S., Rozhkova O. Yu. The state of *Cypripedium guttatum* (Orchidaceae) coenopopulations in protected and unprotected territories of Yakutia. *Rastitelnye Resursy*, 2010, vol. 46, iss. 1, pp. 27–38 (in Russian).
- Afanasieva E. A., Galkina M. A., Kazantseva E. S. Cenopopulation of *Cypripedium guttatum* in the Central Yakutia. *Vestnik of the M. K. Ammosov North-Eastern Federal University*, 2013, vol. 10, no. 4, pp. 11–18 (in Russian).
- Blinova I. V. The number of orchid populations and their dynamics at the northern limit of distribution in Europe. *Botanicheskii zhurnal*, 2009, vol. 94, no. 2, pp. 212–240 (in Russian).
- Bychenko O. M. Ontogenetic structure and dynamics of coenopopulations of *Cypripedium guttatum* (Orchidaceae) in Cisbaikalia. *Rastitelnye Resursy*, 2009, vol. 45, iss. 1, pp. 22–35 (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).
- Zlobin Yu. A., Sklyar V. G., Klimenko A. A. *Populiatsii redkikh vidov rastenii: teoreticheskie osnovy i metodika izucheniya* [Populations of Rare Plant Species: Theoretical Bases and Methodology of Study]. Sumi, Universitetskaya kniga, 2013. 439 p. (in Russian).
- Ishmuratova M. M., Sujundukov I. V., Ishbirdin A. R., Zhirmova T. V., Nabiullin M. I. A state of coenopopulations of some species of the family Orchidaceae on the South Urals. Communication 2. Rhizome species. *Rastitelnye Resursy*, 2003, vol. 39, iss. 2, pp. 18–37 (in Russian).
- Ishmuratova M. M., Zhirmova T. V., Ishbirdin A. R., Sujundukov I. V., Magafurov A. M. Anthecology, phenology and consorts of *Cypripedium calceolus* L. and *Cypripedium guttatum* Sw. in Southern Ural. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists, Biological Series*, 2005, vol. 110, no. 6, pp. 40–46 (in Russian).
- Ishmuratova M. M., Nabiullin M. I., Sujundukov I. V., Ishbirdin A. R. *Orhidei Bashkirskogo zapovednika i sopredel'nyh territorij* [Orchids of the Bashkir Nature Reserve and Adjacent Territories]. Ufa, Gilem, 2010. 176 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. Population dynamics, reproductive success, and seasonal development of *Cypripedium calceolus* under different growing conditions as a response to weather factors. *Contemporary Problems of Ecology*, 2021a, vol. 14, no. 5, pp. 472–482. <https://doi.org/10.1134/S1995425521050061>
- Kirillova I. A., Kirillov D. V. Reproductive success of orchids at the northern border of their distribution areas (North-East of European Russia). *Nature Conservation Research*, 2021b, vol. 6, no. 1, pp. 17–27 (in Russian). <https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2021.014>
- 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>
- Kirillova I. A., Kirillov D. V. *Calypso bulbosa* (Orchidaceae) on the northern border of its distribution range (Komi Republic, Russia): population structure, fruit and seed set. *Nature Conservation Research*, 2023, vol. 8, no. 2, pp. 81–97 (in Russian). <https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2023.017>
- Kirillova I. A., Pestov S. V., Kirillov D. V. Reproductive biology of *Cypripedium guttatum* Sw. (Orchidaceae, Monocotyledones) at the northern border of its habitat. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2017, no. 2, pp. 117–127 (in Russian).

- Krasnaya kniga Respubliki Komi* [The Red Data Book of the Komi Republic]. Syktyvkar, Komi respublikanskaia tipografiia Publ., 2019. 768 p. (in Russian).
- Martynenko V. A., Poletaeva I. I., Teteryuk B. J., Teteryuk L. V. *Biology and Ecology of Rare Plants of the Komi Republic*. Ekaterinburg, Ural Division RAS, 2003. 181 p. (in Russian).
- Panchenko S. M. Mapping methods for studying the ecology of populations of rare plant species. *Ukrainian Botanical Journal*, 2011, vol. 68, no. 5, pp. 672–685 (in Russian).
- Tatarenko I. V. *Orkhidnye Rossii: zhiznennye formy, biologiya, voprosy okhrany* [Orchids of Russia: Life Forms, Biology, Strategy of Preservation]. Moscow, Argus, 1996. 207 p. (in Russian).
- Khomutovskiy M. I., Galkina M. A. Reproductive biology of *Cypripedium guttatum* Sw. (Orchidaceae Juss.) in Yakutia. *Bulletin of the Bryansk Department of the Russian Botanical Society*, 2015, vol. 5, no. 1, pp. 3–7 (in Russian).
- Shibanova N. L. Demographic and ecological characteristics of orchidaceae in Permskii krai. *Perm Agrarian Journal*, 2016, no. 2(14), pp. 113–128 (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>
- Brzozko E. Dynamics of island populations of *Cypripedium calceolus* in the Biebrza river valley (North-East Poland). *Botanical Journal of Linnean Society*, 2002, vol. 139, iss. 1, pp. 67–77. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8339.2002.00049.x>
- 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>
- Jersáková J., Kindlmann P. Reproductive success and sex variation in nectarless and rewarding orchids. *International Journal of Plant Sciences*, 2004, vol. 165, no. 5, pp. 779–785. <https://doi.org/10.1086/422044>
- Khapugin A., Senchugova M. A. The age structure of a *Cypripedium guttatum* (Orchidaceae) population in the Tyumen region, Western Siberia. *Journal of Wildlife and Biodiversity*, 2023, vol. 7, no. 2, pp. 35–44. <https://doi.org/10.5281/zenodo.7178289>
- Kindlmann P., Jersáková J. Effect of floral display on reproductive success in terrestrial orchids. *Folia Geobotanica*, 2006, vol. 41, iss. 1, p. 47–60. <https://doi.org/10.1007/BF02805261>
- 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, suppl. 1, pp. 77–89. <https://doi.org/10.24189/ncr.2020.016>
- Kirillov D., Kirillova I. *Cypripedium guttatum* Sw. in the Komi Republic. 2022. Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Occurrence dataset. <https://doi.org/10.15468/pdjzui> accessed via GBIF.org on 2023-04-10
- Kull T. Genet and ramet dynamics of *Cypripedium calceolus* in different habitats. *Abstracta Botanica*, 1995, vol. 19, pp. 95–104.
- Neiland M. R. M., Wilcock C. C. Maximisation of reproductive success by European orchidaceae under conditions of infrequent pollination. *Protoplasma*, 1995, vol. 187, iss. 1, pp. 39–48. <https://doi.org/10.1007/BF01280231>
- Neiland M. R. M., Wilcock C. C. Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae. *American Journal of Botany*, 1998, vol. 85, iss. 12, pp. 1657–1671. <https://doi.org/10.2307/2446499>
- Rasmussen H. N., Dixon K. W., Jersáková J., Těšitelová T. Germination and seedling establishment in orchids: A complex of requirements. *Annals of Botany*, 2015, vol. 116, iss. 3, pp. 391–402. <https://doi.org/10.1093/aob/mcv087>
- 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>