

Оригинальная статья

УДК 582.594.2

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-1-18-30>

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ И РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS* (ORCHIDACEAE, LILIOPSIDA) НА КАРСТОВЫХ ЛАНДШАФТАХ ЮЖНОГО ТИМАНА (РЕСПУБЛИКА КОМИ): ВЛИЯНИЕ ЭКСПОЗИЦИИ СКЛОНА

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 04.03.2024 г., после доработки 15.05.2024 г., принята 15.05.2024 г., опубликована 31.03.2025 г.

Аннотация. Изучено влияние экспозиции склона на структуру популяций, морфометрические особенности и репродуктивные характеристики редкой орхидеи *Cypripedium calceolus* L. на карстовых ландшафтах Южного Тимана на территории природного заказника «Параськины озера» (северо-восток европейской части России). В 2023 г. обследовано шесть популяций вида на карстовых формах рельефа: пять – на склонах разной экспозиции, одна – на равнинном участке. Выявлено, что наиболее крупные популяции вид образует на склонах западной и северо-западной экспозиции. Во всех популяциях отмечены поврежденные заморозками генеративные побеги, на западных склонах их доля составляет более 50%. Экспозиция склона влияет на морфометрические показатели побегов и семян. Завязываемость плодов связана как с погодными условиями, так и с экспозицией: на холодных северо-западных склонах отмечена наименьшая эффективность опыления, на южных – самая высокая. Выявлено уменьшение реальной семенной продуктивности плода по мере изменения ориентации склонов с севера в сторону юга (от 9861 до 3761 шт.), что связано с недоразвитием части семян. Средняя реальная семенная продуктивность генеративного побега на карстовых выходах Южного Тимана составила 1292 шт. (от 985 до 1769 шт. в разных популяциях). Наравне с вегетативным возобновлением, характерным для данного вида, в изученных популяциях отмечено и семенное, о чем свидетельствует наличие в них ювенильных особей, доля которых варьирует от 1 до 13.5%.

Ключевые слова: орхидные, карстовые выходы, завязываемость плодов, семенная продуктивность.

Финансирование. Работа выполнена в рамках госзадания Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН (№ 12125021902460-2).

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

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

 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.

Для цитирования. Кириллова И. А., Кириллов Д. В. Структура популяций и репродуктивный успех *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae, Liliopsida) на карстовых ландшафтах Южного Тимана (Республика Коми): влияние экспозиции склона // Поволжский экологический журнал. 2025. № 1. С. 18 – 30. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-1-18-30>

ВВЕДЕНИЕ

Семейство Орхидные – одно из наиболее интересных семейств покрытосеменных растений, представители которого отличаются своеобразной биологией и необычайной декоративностью. Орхидные являются своеобразными «индикаторами» состояния экосистем (Gale et al., 2018), они особенно чувствительны к изменениям среды обитания и первыми выпадают из состава фитоценозов при любых антропогенных нагрузках (Swarts, Dixon, 2009; Fay et al., 2015). Редкость и уязвимость орхидей связана с особенностями их биологии, такими как уникальные репродуктивные стратегии, специфические взаимодействия с микоризными грибами и опылителями, специализированные требования к условиям среды обитания. Для эффективных природоохранных мероприятий необходимы сведения о биологии и экологии этих видов, где, несмотря на пристальное внимание к этой группе, до сих пор остается много белых пятен.

Cypripedium calceolus L. – один из наиболее угрожаемых видов орхидей в Европе, численность которого значительно снизилась за последние два десятилетия (Terschuren, 1999; Jakubska-Busse et al., 2021). Во многом это связано с внешними факторами, вызывающими нарушения условий среды обитания (Nicolè et al., 2005), а также высокой декоративностью. Исследования последствий изменения климата на *C. calceolus* обнаружили, что к 2070 г. его ареал сократится примерно на 30 – 63% (Kolanowska, Jakubska-Busse, 2020). Для того чтобы предотвратить дальнейшее сокращение популяций этого вида необходимы сведения о его биологии и экологии.

Целью данной работы стало изучение особенностей биологии *C. calceolus* на карстовых ландшафтах Южного Тимана (в пределах государственного природного заказника федерального значения «Параськины озера»), где до этого подобных исследований не проводилось, а также выявление влияния экспозиции склонов на структуру популяций, морфометрические особенности побегов и репродуктивный успех этого вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Cypripedium calceolus – евразийский бореальный вид, относящийся к короткостебельной жизненной форме. Несмотря на широкое распространение, вид редок по всему ареалу, включен в списки охраняемых растений России (The Red Data Book..., 2008) и стран Европы (Kull et al., 2016; Jakubska-Busse et al., 2021). В Республике Коми (северо-восток европейской части России) находится на северной границе своего распространения (Kirillov, Kirillova, 2019). Наряду с вегетативным размножением, характерным для данного вида (Kull, 1999; Brzosko, 2002), в регионе отмечено активное семенное возобновление (Kirillova et al., 2012). Цветки

этого вида относятся к типу гомогамных полуловушек с обманной аттракцией, а аттрактантом считается сладкий запах губы цветка. Основными опылителями вида в регионе являются *Lasioglossum fulvicorne* (Kirby), *L. calceatum* (Scop.) и *Andrena lapponica* Ztt. (Kirillova et al., 2012).

Исследования проводили в 2023 г. на территории федерального заказника «Параськины озера», расположенного в Ухтинском административном районе Республики Коми. Заказник находится на отрогах древней низкогорной системы – Тиманского кряжа (на юго-западном склоне Южного Тимана), характеризующейся специфическим рельефом, геологическим строением и развитием карста. Климат в районе исследований континентальный умеренно холодный с продолжительной и довольно суровой зимой и коротким, но сравнительно теплым летом. Среднегодовая температура составляет -2°C . Продолжительность безморозного периода – 80 – 90 дней. Период с устойчивыми низкими температурами (ниже -5°C) держится около 150 дней, заморозки возможны и в летнее время. Вегетационный период (выше 5°C) продолжается 132 дня, выше 10°C – 90 дней. Район Тиманского кряжа отличается повышенным годовым количеством осадков, в среднем за год выпадает – 600 – 700 мм осадков (Biological Diversity..., 2024).

Обследовано шесть популяций вида в местах распространения карстовых форм рельефа: четыре – на склонах карстовых воронок разной экспозиции, по одной – на известняковом склоне на берегу реки Ухта и на облесенном равнинном участке в зоне формирования карстовых воронок (табл. 1).

Таблица 1. Местонахождения изученных популяций (ЦП) *Cypripedium calceolus* на Южном Тимане

Table 1. Locations of the *Cypripedium calceolus* populations (CP) studied in the Southern Timan

ЦП / CP	Координаты / Coordinates	Местообитание / Habitat	Экспозиция / Slope exposure
1	63.433° N 52.972° E	Разнотравно-зеленомошный склон на правом берегу р. Ухты / Herbaceous-green-mossy slope on the right bank of the Ukhta river	Северо-западная / Northwestern
2	63.343° N 52.888° E	Облесенный кустарничково-разнотравно-зеленомошный склон карстовой воронки / Deforested shrubby-brushy-grassy-green-mossy slope of a karst sinkhole	Западная / Western
3	63.345° N 52.893° E	Облесенный разнотравно-зеленомошный склон карстовой воронки / Deforested herbaceous-green-mossy slope of the karst sinkhole	Западная / Western
4	63.331° N 52.914° E	Разнотравно-зеленомошный склон карстовой воронки / Herbaceous-green-mossy slope of the karst sinkhole	Юго-западная / Southwestern
5	63.341° N 52.888° E	Облесенный кустарничково-разнотравный лишайниково-зеленомошный склон карстовой воронки / Wooded shrubby-different herbaceous lichen-green-mossy slope of karst sinkhole	Южная / Southern
6	63.330° N 52.905° E	Облесенная разнотравно-зеленомошная терраса в зоне формирования карстовой воронки / Deforested grass-green-moss terrace in the area of karst sinkhole formation	–

При их изучении использовали общепринятые в популяционной биологии методики с учетом специфики изучения редких видов (Zlobin et al., 2013). Счетной единицей в популяционных исследованиях был принят парциальный побег. На ранних этапах онтогенеза, до начала ветвления корневища, побег соответствует

особи. Выделяли следующие онтогенетические состояния: ювенильное (*j*) – побеги с одним листом, имматурное (*im*) – побеги с 2 листьями, взрослое вегетативное (*v*) – с 3 и более листьями, генеративное (*g*) – цветущие растения. При изучении морфометрических особенностей растений в каждой популяции измерено по 30 генеративных побегов, учитывали следующие признаки: высоту, число и размеры листьев, число цветков и размеры брактеей.

Во время фазы плодоношения в каждой популяции подсчитывали число завязавшихся плодов, определяли завязываемость плодов (как отношение числа плодов к числу цветков) и собирали коробочки со зрелыми семенами до начала их раскрытия. Семена анализировали с помощью светового микроскопа МСП-2 (увеличение $\times 4.5$) 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, а также их объем (Arditti et al., 1979; Healey et al., 1980) у 40 – 50 семян из каждой популяции. Для определения качества семян брали смесь семян из коробочек, отобранных с разных растений в пределах популяции (не менее 600 семян), 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 1.53 (Kirillova, Kirillov, 2015).

Экспозицию склонов определяли с помощью магнитного компаса-буссоли Suunto KB-20 (Suunto, Финляндия). Выделяли восемь секторов экспозиции (по 45 градусов каждый), соответствующих основным и четырем промежуточным румбам горизонта (сторонам света).

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).

Подготовительную обработку и анализ данных проводили в приложении Microsoft Office Excel 2010. Статистические расчеты выполнены с помощью среды R (вер.3.6.3) (R Core Team, 2020).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Наши исследования показали, что на территории комплексного заказника «Параськины озера» *C. calceolus* встречается на облесенных склонах карстовых воронок южной, юго-западной, западной и северо-западной экспозиций, одна популяция расположена на равнинном участке. Вид образует здесь небольшие популяции, численностью от 83 до 280 побегов (табл. 2). Характер произрастания побегов – групповой, они расположены плотными куртинами площадью от 1 до 12 м², насчитывающими от 9 до 92 побегов. Самая малочисленная популяция расположена на склоне южной экспозиции (ЦП 5), наиболее крупные – на склонах западной и северо-западной экспозиции (см. табл. 2).

Таблица 2. Онтогенетические спектры популяций (ЦП) *Cypripedium calceolus* на Южном Тимане**Table 2.** Ontogenetic spectra of *Cypripedium calceolus* populations (CP) in the Southern Timan

ЦП / CP	Численность / Population size	Доля побегов разных онтогенетических состояний, % / Proportion of shoots of different ontogenetic states, %				Доля поврежденных генеративных побегов, % / Proportion of damaged generative shoots, %
		<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i>	
1	200	1.0	12.7	44.1	42.2	11.6
2	111	3.6	9.9	33.3	53.2	64.4
3	280	4.6	10.0	53.1	32.3	59.5
4	177	9.1	10.9	39.1	40.9	11.0
5	83	4.3	8.7	47.8	39.1	38.9
6	120	13.5	16.7	29.2	40.6	7.7

Все изученные популяции *C. calceolus* – нормальные полночленные, с преобладанием взрослых вегетативных или генеративных растений (см. табл. 2). На долю генеративных побегов приходится от 32.3 до 53.2%. Часть из них повреждена. На склоны западной экспозиции приходится наибольший процент таких растений – 59.5 – 64.4%. В ЦП 6, находящейся на равнинном участке, доля поврежденных генеративных побегов минимальна – 7.7%. Ювенильные особи присутствовали во всех изученных популяциях вида, их доля составляла от 1% в ЦП 1 (на склоне северо-западной экспозиции) до 13.5% – в ЦП 6 (на равнине).

В результате проведенных исследований выявлено, что средняя высота генеративных побегов *C. calceolus* на Южном Тимане составляет 24.0 ± 5.2 см, на каждое растение приходится (2) 3 – 4 листа, нижний 9.9 ± 1.9 см длиной и 5.7 ± 1.2 см шириной, второй – 11.3 см длиной и 6.3 см шириной и один (реже два) цветка. Морфометрические параметры побегов в изученных популяциях представлены в табл. 3. Наименьших размеров они достигали в ЦП 1, а максимальных – в ЦП 6. Высота побегов *C. calceolus* на склонах северо-западной экспозиции составляет 19 см, западной – 21.6 – 23.4 см, южной – 23.3 – 25.3 см и на равнине – 29.6 см. По мере изменения ориентации склонов в направлении от севера к югу и на равнине происходит увеличение размеров растений. Число листьев и цветков значимо не меняется. Доля побегов с двумя цветами оказалась наиболее высокой в ЦП 1 и 5 – 20% и 17% соответственно, в ЦП 3 они отсутствовали, в остальных популяциях их доля составляла от 3.3 до 10%.

Таблица 3. Морфометрическая характеристика генеративных побегов и семян *Cypripedium calceolus* на Южном Тимане**Table 3.** Morphometric parameters of *Cypripedium calceolus* generative shoots and seeds in the Southern Timan

Признак / Parameter	Популяция (ЦП) / Populations (CP)					
	ЦП 1 / CP 1	ЦП 2 / CP 2	ЦП 3 / CP 3	ЦП 4 / CP 4	ЦП 5 / CP 5	ЦП 6 / CP 6
1	2	3	4	5	6	7
ВП / SH	18.98 ± 3.83	21.65 ± 4.04	23.43 ± 4.20	25.30 ± 3.09	23.33 ± 4.56	29.63 ± 3.60
ЧЛ / NL	3.10 ± 0.54	3.35 ± 0.48	3.45 ± 0.52	3.27 ± 0.45	3.42 ± 0.51	3.20 ± 0.41
Д1Л / L1L	8.42 ± 1.14	9.23 ± 1.85	10.75 ± 1.94	10.38 ± 1.88	9.20 ± 1.24	11.13 ± 1.57
Ш1Л / W1L	4.74 ± 0.89	6.03 ± 1.14	5.72 ± 0.92	6.24 ± 1.03	5.44 ± 0.88	6.12 ± 1.13

Окончание табл. 3
Table 3. Continuation

1	2	3	4	5	6	7
Д2Л / L2L	9.62±1.14	<i>10.52±1.41</i>	12.05±1.33	12.0±1.88	<i>10.90±1.24</i>	12.51±1.87
Ш2Л / W2L	5.28±0.86	6.60±1.01	6.40±0.74	6.83±0.69	<i>6.35±0.65</i>	6.71±1.18
ДБр / LBr	5.69±1.38	5.87±0.99	6.47±1.37	6.64±1.36	6.37±1.51	<i>7.70±1.93*</i>
ШБр / WBr	2.50±0.89	<i>3.02±0.81</i>	2.76±0.72	3.05±0.90	3.03±0.86	3.21±1.01
ЧЦ / NF	1.20±0.41	1.10±0.31	1.0	1.03±0.18	1.17±0.39	1.13±0.34
ДС / LS	0.92±0.12	0.98±0.08	0.91±0.12	0.93±0.13	0.83±0.07	0.92±0.10
ШС / WS	0.20±0.03	0.17±0.02	0.17±0.02	0.19±0.03	0.16±0.02	<i>0.17±0.03</i>
ДЗ / LE	0.18±0.02	0.19±0.03	0.19±0.02	0.18±0.02	<i>0.18±0.02</i>	0.18±0.02
ШЗ / WE	0.11±0.02	0.12±0.01	0.12±0.01	0.11±0.01	<i>0.11±0.01</i>	0.10±0.01
VS	9.49	7.48	6.88	9.02	5.86	7.53
VE	1.26	1.36	1.35	1.28	1.10	1.03
AS	84.9	80.8	78.4	84.4	80.6	85.1

Примечание. ВП – высота побега, см; ЧЛ – число листьев; Д1Л – длина первого (нижнего) листа, см; Ш1Л – ширина нижнего листа, см; Д2Л – длина второго листа, см; Ш2Л – ширина второго листа, см; ДБр – длина брактей, см; ШБр – ширина брактей, см; ЧЦ – число цветков, шт.; ДС – длина семени, мм; ШС – ширина семени, мм; ДЗ – длина зародыша, мм; ШЗ – ширина зародыша, мм; VS – объем семени, $\times 10^{-3}$ мм³; VE – объем зародыша, $\times 10^{-3}$ мм³; AS – доля пустого пространства в семени, %; жирным шрифтом – $p < 0.01$; курсивом – $p < 0.05$.

Note. SH – shoot height, cm; NL – number of leaves; L1L – first leaf length, cm; W1L – first leaf width, cm; L2L – second leaf length, cm; W2L – second leaf width, cm; LBr – bract length, cm; WBr – bract width, cm; NF – number of flowers, pcs; LS – seed length, mm; WS – seed width, mm; LE – embryo length, mm; WE – embryo width, mm; VS – seed volume, $\times 10^{-3}$ mm³; VE – embryo volume, $\times 10^{-3}$ mm³; AS – proportion of seeds without embryo, %; $p < 0.01$ in bold; $p < 0.05$ in italics.

Завязываемость плодов в изученных популяциях в 2023 г. варьировала от 11 до 35.7% (рис. 1), составляя в среднем 20.7%. В 2020 г. значения этого показателя были выше, в среднем 67.1% (от 15.4 до 93.7%). Наименьшая эффективность опыления в оба года исследований отмечена на склоне северо-западной экспозиции (ЦП 1), наибольшая – на склоне южной экспозиции (ЦП 5).

Морфометрические параметры семян из разных популяций вида представлены в табл. 3. Самые крупные семена отмечены в ЦП 1, находящейся на склоне северо-западной экспозиции, мелкие – в ЦП 5, на склоне южной экспозиции, наиболее мелкие зародыши – в ЦП 5 и 6. Доля пусто-

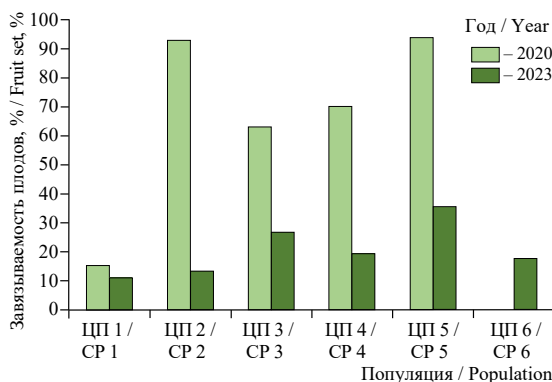


Рис. 1. Завязываемость плодов в популяциях *Cypripedium calceolus* на Южном Тимане

Fig. 1. Fruit set in *Cypripedium calceolus* populations in the Southern Timan

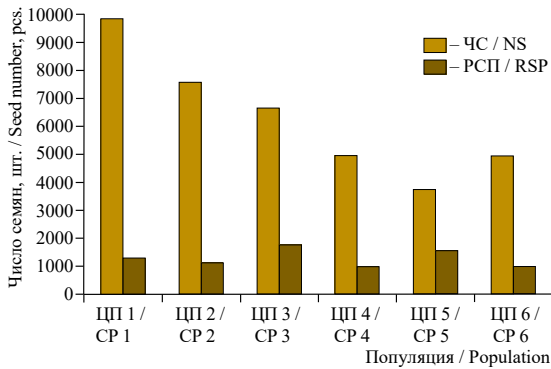


Рис. 2. Семенная продуктивность *Cypripedium calceolus* на Южном Тимане, шт.: ЧС – число семян в коробочке, РСП – реальная семенная продуктивность побега

Fig. 2. Seed productivity of *Cypripedium calceolus* in the Southern Timan, pcs.: NS – number of seeds in per fruit, RSP – actual seed productivity per shoot

lus мы отмечали абортированные (недоразвитые, очень мелкие, беловатые) семена, которые составляли до 90% от всех семян в отдельных коробочках. Их размер был в несколько раз меньше размера обычных семян, сопоставим с размером зародыша. При подсчете семян в коробочках мы их не учитывали. Неполноценными считали семена обычного размера, в которых отсутствовал нормально сформированный зародыш. Таких семян в коробочках было немного – от 0.2 до 0.7%.

Средний показатель реальной семенной продуктивности побега *C. calceolus* на исследуемой территории составил 1292 шт. Он варьировал среди изученных популяций от 985 до 1769 семян (см. рис. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Карстовые ландшафты занимают около 20% поверхности суши Земли (White et al., 1995). Их сложный рельеф обеспечивает наличие различных экологических ниш для произрастания растений в природе, играя большую роль в поддержании биологического разнообразия (Culver, 2000; Clements et al., 2008; Bátori et al., 2019). Растительность на карстовых воронках часто отличается от окружающей из-за крутизны склона и разной экспозиции. Ориентация склона, прежде всего, влияет на температурный режим местообитаний, являющийся одним из важнейших климатических элементов и зависящий от интенсивности притока солнечной радиации. Инсоляция максимальна на склонах южной экспозиции и минимальна – на северных склонах (Elsakov, Teteryuk, 2012; Bárány-Kevei, 1999; Bátori et al., 2019).

Конусовидные склоны карстовых воронок оказались основным местом произрастания *Cypripedium calceolus* на юго-западном макросклоне Южного Тимана в границах государственного природного заказника федерального значения «Параськины озера». Наши исследования выявили приуроченность местообитаний

го воздушного пространства в семени варьирует на уровне 78.4 – 85%, максимальный показатель отмечен в ЦП 6.

Коробочка *C. calceolus* на обследованной территории в 2023 г. содержала в среднем 6030 семян. Наибольшее их количество образовалось в ЦП 1 (9861 шт.), затем, по мере изменения ориентации склонов к югу их число снижалось (рис. 2), достигая минимума (3761 шт.) в ЦП 5, в ЦП 6 составило 4971 шт. Изначально в коробочке закладывается большее количество семян, но часть из них не растет и не развивается. В большинстве изученных популяций *C. calceolus*

вида к склонам южной, юго-западной, западной и северо-западной экспозиции, и отсутствие его на склонах восточных румбов. При этом наиболее многочисленные популяции отмечены на склонах западной и северо-западной экспозиции. R. Fekete с соавторами (Fekete et al., 2023) изучив орхидеи, произрастающие на склоновых местообитаниях в 18 странах Европы, пришли к заключению, что большинство из них также были приурочены к склонам северной и западной экспозиции, а на склонах южной экспозиции вероятность появления орхидей была ниже. Они связывают это с тем, что орхидеи в основном являются представителями экологической группы «специалистов» и в более жарких и сухих условиях (на южных склонах) не могут конкурировать с универсалами и сорняками. К аналогичным выводам пришли B. Déak с соавторами (Déak et al., 2021). Их исследования показали, что склоны курганов, обращенные к югу и востоку, были в большей степени покрыты сорняками и универсалами, в то время как специализированные виды произрастали в основном на склонах, обращенных к северу и западу, с более мягкими климатическими условиями.

Для *C. calceolus* как вида, относящегося к короткокорневищной жизненной форме (Tatarenko, 1996), характерно групповое (куртинное) размещение особей. На облесенных склонах Южного Тимана вид занимает более освещенные участки с «окнами» в древесном пологе. Побеги расположены здесь плотными куртинами на небольших по площади участках. В изученных популяциях *C. calceolus* преобладают взрослые вегетативные или генеративные побеги, что характерно для этого вида (Vakhrameeva et al., 2014) и свидетельствует об устойчивом состоянии его популяций. Часть генеративных побегов во всех популяциях оказалась повреждена. Для Республики Коми характерны возвратные весенние заморозки, которые в зависимости от фазы развития растений приводят либо к массовому недоразвитию бутонов на генеративных побегах, либо к гибели уже распустившихся цветков (Kirillova et al., 2012). Максимальное число таких побегов (более 50%) отмечено на склонах западной экспозиции. Повреждение заморозками генеративных побегов *C. calceolus* выделено в отдельную угрозу для этого вида (Jakubská-Busse et al., 2021) и особенно актуально на северной границе его ареала (Blinova, 2008).

Морфометрические показатели генеративных побегов *C. calceolus*, произрастающих на склонах разной экспозиции, оказались различны, что связано с разным количеством тепла, поступающим на них в дневные часы. Наиболее мелкие растения отмечены на склоне северо-западной экспозиции, самые крупные – на равнинном участке. На такой показатель, как доля генеративных побегов с двумя цветками экспозиция склона влияния не оказывает. Этот признак больше связан с доступностью света (Kirillova, Kirillov, 2021).

Наиболее низкая завязываемость плодов за два года исследований отмечена в ЦП 1 на склоне северо-западной экспозиции, что, вероятно, связано с недостатком опылителей. Наши предыдущие исследования (Kirillova et al., 2012) выявили, что основным опылителем *C. calceolus* на Южном Тимане является *Andrena lapponica*. Большинство представителей семейства Andrenidae строят гнезда на открытых хорошо прогреваемых солнцем местах. На южном склоне отмечена наиболее высокая эффективность опыления. Большое отличие в величине средней завязываемости

мости плодов между разными годами исследований – 20.7% (в 2023 г.) и 67.1% (в 2020 г.) указывает на значительное влияние погодного фактора на этот показатель.

Средний размер семян *C. calceolus* на территории Южного Тимана в Республике Коми составил 0.91×0.18 мм, зародыша – 0.18×0.11 мм. На юге региона (на Вычегодско-Мезенской равнине) семена этого вида крупнее – 1.10×0.21 мм, но с таким же по размеру зародышем (Kirillova, Kirillov, 2018), то есть в них больше объем пустого воздушного пространства – свыше 90% (вместо 78 – 85% – на Южном Тимане). Надо отметить, что *C. calceolus* в южной части Республики Коми встречается на болотах и в заболоченных лесах, а севернее его местонахождения связаны с выходами кальцийсодержащих пород на Тиманском кряже. Видимо, из-за разных условий произрастания у вида сложились различные приспособления к распространению семян. На равнинных участках Вычегодско-Мезенской равнины, где поток ветра в приземном слое слабее, чем на более открытых склонах Тимана, семена этого вида характеризуются наибольшим объемом пустого воздушного пространства, которое отвечает за повышение летучести семян. Такие семена дольше находятся в воздухе, что увеличит вероятность их перенесения ветром. Среди изученных популяций семена с наибольшей долей пустого воздушного пространства также отмечены на облесенном равнинном участке (ЦП 6).

Максимальное число нормальных зрелых семян в коробочке отмечено на склоне северо-западной экспозиции, затем по мере изменения ориентации склонов в направлении южного румба оно уменьшается. Изначально в коробочках у растений со всех изученных популяций закладывалось большее число семян, и если на склонах северо-западной экспозиции они все вызревали и достигали нормальных размеров, то на других склонах часть семян не развивалась (оставалось много абортированных семян). На склоне южной экспозиции всего 33% от общего числа заложившихся в коробочке семян достигли нормального размера.

Реальная семенная продуктивность побега, которая складывается из таких параметров, как реальная семенная продуктивность коробочки, число цветков и завязываемость плодов, показала довольно сглаженный уровень значений, не зависящих от экспозиции склона (от 985 до 1769 шт.). Образование большого числа семян на склоне северо-западной экспозиции нивелировалось низкой завязываемостью плодов.

Итогом репродукции является новое поколение растений, и в этом отношении главным и конечным индикатором репродуктивного успеха популяций считается численность молодых особей (Zlobin et al., 2013). Ювенильные растения семенного происхождения присутствовали во всех изученных нами популяциях *C. calceolus*, на склонах их доля составляла от 1 до 9.1%, на равнинном участке – 13.5%.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наши исследования показали, что местонахождения *C. calceolus* на юго-западном склоне Южного Тимана приурочены исключительно к карстовым формам рельефа. Вид образует здесь полночленные правосторонние популяции, наиболее крупные из них приурочены к склонам западной и северо-западной экспозиции. Во всех популяциях зарегистрированы поврежденные заморозками генеративные

побеги, на западные склоны приходится максимальное их количество (более 50%). Экспозиция склона влияет на морфометрические показатели побегов и семян: на северо-западном склоне отмечены самые мелкие растения и наиболее крупные семена, максимальный размер генеративных побегов зарегистрирован на равнинном участке, а минимальные размеры семян – на склоне южной экспозиции. Выявлено, что эффективность опыления связана в основном с погодными условиями, однако и экспозиция склонов оказывает свое влияние: на холодных северо-западных склонах отмечена наименьшая завязываемость плодов. Семенная продуктивность коробочки также меняется в зависимости от экспозиции склона. Выявлено уменьшение реальной семенной продуктивности плода по мере изменения ориентации склонов с севера в сторону юга (от 9861 до 3761 шт.), что связано с недоразвитием (абортированием) части семян. Размножение *C. calceolus* на Южном Тимане осуществляется как вегетативным, так и семенным способом, о чем свидетельствует присутствие во всех изученных популяциях молодых ювенильных растений семенного происхождения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- 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>
- Bárányi-Kevei I. Microclimate of karstic dolines. *Acta Climatologica*, 1999, vol. 32, no. 33, pp. 19–27.
- Bátori Z., Vojtkó A., Maák I., Lőrinczi G., Farkas T., Kántor N., Tanács E., Kiss P., Juhász O., Módra G., Tölgyesi C., Erdős L., Aguilon D., Keppel G. Karst dolines provide diverse microhabitats for different functional groups in multiple phyla. *Scientific Reports*, 2019, vol. 9, article no. 7176. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-43603-x>
- Biological Diversity of the Specially Protected Nature Conservation Areas of the Komi Republic. Iss. 9. Federal Reserve “Paraskiny Lakes”*. Syktyvkar, FRC Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences Publ., 2024. 442 p. (in Russian).
- Blinova I. V. Populations of orchids at the northern limit of their distribution (Murmansk Oblast): Effect of climate. *Russian Journal of Ecology*, 2008, vol. 39, iss. 1, pp. 26–33. <https://doi.org/10.1134/S1067413608010050>
- 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, pp. 67–77. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8339.2002.00049.x>
- Clements R., Ng P. K., Lu X. X., Ambu S., Schilthuizen M., Bradshaw C. J. Using biogeographical patterns of endemic land snails to improve conservation planning for limestone karsts. *Biological Conservation*, 2008, vol. 141, iss. 11, pp. 2751–2764.
- Culver D. C. Hotspots of subterranean biodiversity in caves and wells. *Journal of Cave and Karst Studies*, 2000, vol. 62, no. 1, pp. 11–17.
- Deák B., Rádai Z., Kelemen A., Kiss R., Lukács K., Báthori F., Valkó O., Kovács B., Apostolova I., Palpurina S., Sopotlieva D. Linking environmental heterogeneity and plant diversity: The ecological role of small natural features in homogeneous landscapes. *Science of the Total Environment*, 2021, vol. 763, article no. 144199. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.144199>
- Elsakov V. V., Teteryuk L. V. Satellite images for investigation of topography effect on floristic biodiversity of karst landscapes phytocenosis in the North East Part of European Russia. *Izvestiya, Atmospheric and Oceanic Physics*, 2012, no. 3, pp. 78–93 (in Russian).

- 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>
- Fekete R., Vincze O., Nagy J., Löki V., Süveges K., Bódis J., Malkócs T., Lovas-kiss A., Molnár A. North-facing roadside slopes: Anthropogenic climate microrefugia for orchids. *Global Ecology and Conservation*, 2023, vol. 47, article no. e02642. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2023.e02642>
- Gale S. W., Fischer G. A., Cribb P. J., Fay M. F. Orchid conservation: Bridging the gap between science and practice. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2018, vol. 186, iss. 4, pp. 425–434. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy003>
- 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>
- Jakubska-Busse A., Tsiftsis S., Śliwiński M., Křenová Z., Djordjević V., Steiu C., Kolanowska M., Efimov P., Hennigs S., Lustyk P., Kreutz K. C. How to protect natural habitats of rare terrestrial orchids effectively: A comparative case study of *Cypripedium calceolus* in different geographical regions of Europe. *Plants*, 2021, vol. 10, no. 2, article no. 404. <https://doi.org/10.3390/plants10020404>
- Kirillov D., Kirillova I. *Cypripedium calceolus* in the Komi Republic. Version 1.2. Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. *Occurrence dataset*, 2019. <https://doi.org/10.15468/2tvr0w> (accessed via GBIF.org on 2024-02-20)
- Kirillova I. A., Kirillov D. V. Reproduction biology of *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (Orchidaceae) on its northern distribution border. *Contemporary Problems of Ecology*, 2015, vol. 8, no. 4, pp. 512–522. <https://doi.org/10.1134/S1995425515040095>
- Kirillova I. A., Kirillov D. V. Effect of lighting conditions on the reproductive success of *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae, Liliopsida). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2018, no. 3, pp. 259–273.
- 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., Teteryuk L. V., Pestov S. V., Kirillov D. V. Reproduction biology of *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) in the European North-East of Russia. *Botanicheskiy zhurnal*, 2012, vol. 97, no. 12, pp. 1516–1532 (in Russian).
- Kolanowska M., Jakubska-Busse A. Is the lady's-slipper orchid (*Cypripedium calceolus*) likely to shortly become extinct in Europe? Insights based on ecological niche modeling. *PLoS One*, 2020, vol. 15, no. 1, article no. e0228420. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0228420>
- Kull T. *Cypripedium calceolus* L. *Journal of Ecology*, 1999, vol. 87, iss. 5, pp. 913–924. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1999.00407.x>
- Kull T., Selgis U., Peciña M. V., Metsare M., Ilves A., Tali 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>
- Nicolè F., Brzosko E., Till-Bottraud I. Population viability analysis of *Cypripedium calceolus* in a protected area: Longevity, stability and persistence. *Journal of Ecology*, 2005, vol. 93, iss. 4, pp. 716–726. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01010.x>
- R Core Team. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria, 2020. Available at: <http://www.R-project.org> (accessed December 17, 2023).
- Swarts N. D., Dixon K. W. Terrestrial orchid conservation in the age of extinction. *Annals of Botany*, 2009, vol. 104, iss. 3, pp. 543–556. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp025>
- 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).

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ И РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS*

Terschuren J. *Action Plan for Cypripedium calceolus in Europe*. Strasbourg, Council of Europe Publications, 1999. 58 p.

The Red Data Book of the Russian Federation (Plants and Fungi). Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2008. 855 p. (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).

White W. B., Culver D. C., Herman J. S., Kane T. C., Mylroie J. E. Karst Lands. The dissolution of carbonate rock produces unique landscapes and poses significant hydrological and environmental concerns. *American Scientist*, 1995, vol. 83, no. 5, pp. 450–459.

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).

**Population structure and reproductive success
of *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae, Liliopsida)
on karst landscapes of Southern Timan (Komi Republic):
Slope exposure influence**

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: March 4, 2024 / revised: May 15, 2024 / accepted: May 15, 2024 / published: March 31, 2025

Abstract. The influence of slope exposure on the population structure, morphometric features and reproductive characteristics of the rare orchid *Cypripedium calceolus* L. on karst landscapes of the Southern Timan in the territory of the Paraskiny Lakes Nature Reserve (northeast of the European Russia) was studied. In 2023, six populations of the species were surveyed on karst landforms, namely: five ones on slopes with different exposures, and one on a flat area. It has been revealed that the species forms its largest populations on the slopes of the western and northwestern exposures. Generative shoots damaged by light frosts were noted in all populations, and their share was more than 50% on the western slopes. The slope exposure affects the morphometric parameters of shoots and seeds. Fruit set is associated with both weather conditions and exposure, namely: the lowest fruit set was noted on the cold northwestern slopes, while the highest was on the southern ones. A decrease in the actual seed productivity of the fruit was revealed as the orientation of the slopes changed from north to south (from 9861 down to 3761 pcs), which is associated with the underdevelopment of some seeds. The average actual seed productivity of the generative shoot at the karst outlets of the Southern Timan was 1292 pcs (from 985 up to 1769 seeds in different populations). Along with the vegetative renewal characteristic of this species, seed renewal was also noted in the studied populations, as evidenced by the presence of juvenile individuals therein, whose proportion varied from 1 to 13.5%.

Keywords: orchid, karst outlets, 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. 12125021902460-2).

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. Population structure and reproductive success of *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae, Liliopsida) on karst landscapes of Southern Timan (Komi Republic): Slope exposure influence. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2025, no. 1, pp. 18–30 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-1-18-30>

 *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.