

ДИНАМИКА И СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ПОПУЛЯЦИИ *DACTYLORHIZA MACULATA* (ORCHIDACEAE) В РЕСПУБЛИКЕ КОМИ (ЕВРОПЕЙСКАЯ РОССИЯ) КАК ОТВЕТ НА ДЕЙСТВИЕ ПОГОДНЫХ ФАКТОРОВ

И. А. Кириллова*^{ID}, Д. В. Кириллов^{ID}

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Россия

*e-mail: kirillova_orchid@mail.ru

Поступила: 22.01.2024. Исправлена: 21.05.2024. Принята к опубликованию: 19.06.2024.

Сохранение биоразнообразия – важнейшая проблема современности. Одна из ее задач – сохранение отдельных видов и групп растений. Семейство Orchidaceae, несмотря на огромное видовое разнообразие, является одной из наиболее угрожаемых групп цветковых растений в мире, что связано с особенностями их биологии и декоративностью. Одним из приоритетных направлений в изучении и сохранении орхидей является проведение долгосрочных мониторинговых исследований. В статье представлены результаты девятилетнего изучения популяции редкой орхидеи *Dactylorhiza maculata* на территории Республики Коми (северо-восток Европейской России). Изучены морфометрия особей и семян, численность особей, структура и семенная продуктивность популяции. Выявлено, что на размеры растений *Dactylorhiza maculata* влияют погодные условия текущего вегетационного сезона, а на число листьев и цветков – предыдущего. Количество генеративных особей в популяции было положительно связано с температурой июля предыдущего вегетационного периода. Завязываемость плодов варьировала от 26.0% до 73.7% в разные годы исследований. Выявлена достоверная положительная корреляционная связь между размерами семян и количеством осадков середины июля текущего вегетационного периода. В одной коробочке содержится в среднем 3865 семян (от 2557 шт. до 4808 шт. в разные годы исследования), реальная семенная продуктивность растения составила 32 761 шт. (от 17 830 шт. до 41 548 шт.). Зафиксирована положительная корреляционная связь между размерами цветков и числом семян в коробочке; эти признаки положительно коррелируют с суммой осадков в начале вегетационного периода. Присутствие ювенильных особей (от 10.8% до 24.2%) во все годы изучения свидетельствует об успешном семенном размножении в данной популяции *Dactylorhiza maculata*.

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

Введение

Данные долгосрочного мониторинга необходимы для лучшего понимания демографии растений и точного прогнозирования рисков их исчезновения, в том числе для таких уязвимых видов, как представители семейства Orchidaceae. Подобные исследования, особенно связанные с многолетними наблюдениями, до сих пор редки (Shefferson et al., 2020). Поэтому мониторинг популяций и их мест обитания остается одним из приоритетных направлений в изучении орхидей и требует серьезных полевых изысканий и долгосрочных оценок среды обитания (Whigham & Willems, 2003; Kull et al., 2008; Vakhrameeva et al., 2008; Wraith et al., 2020). Информация, полученная в ходе мониторинга, позволяет оценить текущее состояние популяции вида и предсказать влияние различных факторов окружающей среды на ее показатели (Crone et al., 2013; Gamelon et al., 2017; Dostálek et al., 2018).

Климатические факторы (температура воздуха и количество осадков) – одно из важных условий среды, оказывающее влияние как на распространение орхидных, так и на их демографию. Оценка последствий такого влияния на разные стороны жизни орхидей – важная задача, которую исследователи пытаются решить в настоящее время. Тем более, что оно может отличаться у разных видов и у одного и того же вида в пределах ареала и в разных экологических условиях. Так, было выявлено, что численность популяций орхидных на северо-западе России (Мурманская область) связана с температурой как текущего, так и предыдущего вегетационных периодов (Blinova, 2008). Однако, численность цветущих растений *Platanthera praeclara* Sheviak & M.L. Bowles в Канаде (Bleho et al., 2015) и *P. chlorantha* (Custer) Rchb. в Англии (Bateman et al., 2023) коррелировала только с температурой предыдущего вегетационного периода.

Высокие температуры июля и августа на севере Европейской России (Архангельская область) оказывают отрицательное влияние на численность особей в популяциях *Calypso bulbosa* (L.) Oakes и положительное – на численность особей в популяциях *Cypripedium calceolus* L. (Пучнина, 2017). Осадки в предыдущие и текущие вегетационные периоды оказывают влияние на цветение и размножение *Platanthera hookeri* (Torr.) Lindl. в Канаде (Reddoch & Reddoch, 2007), а также *Dactylorhiza traunsteineri* (Saut. ex Rchb.) Soó и *D. incarnata* (L.) Soó s. l. на северо-востоке Европейской России (Kirillova & Kirillov, 2020; Кириллова, Кириллов, 2022).

Целью нашей работы стало выявление влияния погодных факторов (температуры воздуха и атмосферных осадков) на структуру популяции и репродуктивный успех редкой орхидеи *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó на территории Республики Коми, на основе данных многолетнего мониторинга (2015–2023 гг.).

Материал и методы

Dactylorhiza maculata (L.) Soó – еurasийский вид, распространенный практически по всей Европе и на значительной части Азии (Вахрамеева, 2000). Несмотря на обширный ареал, вид довольно редок и взят под охрану во многих регионах России, в том числе в Республике Коми, по территории которой проходит северная граница его распространения (рис. 1А, где ареал *D. maculata* приведен по работам Vakhrameeva et al. (2008) и Kühn et al. (2019) с дополнениями авторов). Здесь *D. maculata* произрастает в однотипных сообществах, в основном, на осоково-сфагновых болотах и в заболоченных кустарничково-сфагновых и сфагновых сосняках (Кириллова, Кириллов, 2017). *Dactylorhiza maculata* размножается семенами, характеризуется обманной стратегией опыления. В качестве основных опылителей отмечены шмели (*Bombus*, Apidae), а также представители Empidae, Syrphidae и Halictidae.

Исследования проводили в 2015–2023 гг. на территории Сыктывдинского административного района Республики Коми (южная часть региона, подзона средней тайги). Изучаемая популяция расположена в сосняке вахтово-сфагновом с березой в долине р. Емваль (61.79291° N; 50.61391° E) (рис. 1).

При изучении популяции *Dactylorhiza maculata* использовали общепринятые в по-

пуляционной биологии методики (Уранов, Серебрякова, 1976; Серебрякова, 1977; Серебрякова, Соколова, 1988) с учетом специфики изучения редких видов (Злобин и др., 2013). Морфометрические признаки (высоту растений, длину соцветия, число и размеры листьев и цветков) учитывали ежегодно с 2015 по 2023 гг. в полевых условиях у 30 генеративных особей. Для установления размеров частей цветка отдельной особи с каждого цветущего растения для измерений брали по два цветка из средней части соцветия. Их фиксировали с помощью прозрачного скотча на картон. В лабораторных условиях при помощи сканера получали электронные изображения цветков, которые в дальнейшем использовали для измерения их частей (губы, шпорца, лепестков) в программе Gimp 2.8 (<https://www.gimp.org/>).

Численность популяции определяли как произведение средней популяционной плотности особей на пробных трансектах на площадь популяции (Злобин, 2009). 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 определения онтогенетического спектра и динамики численности популяции в 2016 г. была заложена постоянная площадка, площадью 15 м², на которой ежегодно подсчитывали число растений и фиксировали их онтогенетические состояния. Выделение онтогенетических состояний проводили по общепринятым методикам с учетом специфических для орхидных особенностей (Блинова, 1998а). Выделяли следующие онтогенетические состояния: ювенильное (j) (растения с одним листом срединной формации с 2–4 жилками), имматурное (im) (растение с одним листом с 6–12 жилками или двумя листьями срединной формации с 4–6 жилками), взрослое вегетативное (v) (2–3 листа с 8–14 жилками) и генеративное (g) (цветущие растения). В группу генеративных растений мы включали также поврежденные генеративные растения с соцветиями, поврежденными заморозками. Сенильные растения у орхидных обычно не учитывают, так как в большинстве случаев растения отмирают, не переходя в сенильное состояние (Блинова, 1998а; Вахрамеева, 2006).

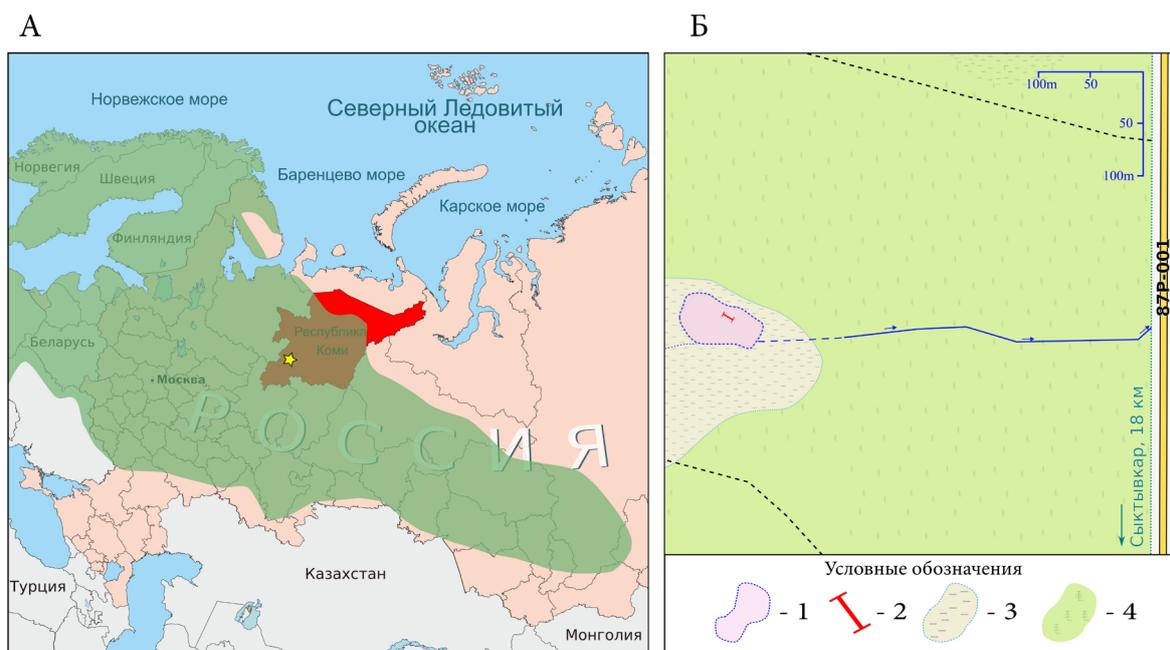


Рис. 1. Ареал *Dactylorhiza maculata* и локализация изученной популяций вида (желтая звездочка) на территории Республики Коми (Европейская Россия) (А) и схема ее границ в пределах болотного массива в пойме р. Емваль (Б). Обозначения: 1 – участок произрастания *Dactylorhiza maculata*, 2 – мониторинговая площадка, 3 – болото, 4 – лесной массив.
Fig. 1. The distribution range of *Dactylorhiza maculata* and localisation of the studied population (yellow star) in the Komi Republic, European Russia (А) and its borders within a fen in the Emval River floodplain (Б). Designations: 1 – *Dactylorhiza maculata* growth area, 2 – monitoring site, 3 – swamp, 4 – woodland area.

Во время фазы плодоношения в 2015, 2016, 2019, 2020, 2022 и 2023 гг. подсчитывали количество завязавшихся плодов и собирали коробочки со зрелыми семенами до начала их раскрытия. Семена анализировали с помощью светового микроскопа МСП-2 (увеличение $4.5 \times$) с цифровой видеокамерой ТС-500 (ЛОМО, Россия). Измерения проводили на цифровых фотоснимках в программе TourView (TourTek, Китай). Оценивали среднюю длину и ширину семени, 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 способа анализа цифровых изображений семян орхидных в программном пакете ImageJ 1.54b (Kirillova & Kirillov, 2015).

Температура воздуха и количество осадков на исследуемой территории, а также характеристика вегетационных периодов 2015–2023 гг. приведены в табл. 1. Темпера-

туру воздуха оценивали с помощью информации, полученной с температурных логгеров Thermochron, установленных в месте произрастания *Dactylorhiza maculata*. Данные по количеству осадков устанавливали 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) (61.67720°N , 50.78470°E).

Подготовительную обработку и анализ данных проводили в приложении Microsoft Office Excel 2010. Статистические расчеты выполнены с помощью среды R (v. 3.6.3) (R Core Team, 2020). В тексте и таблицах приведены среднее арифметическое (M) и стандартное отклонение (SD). Проверку на нормальность распределения выборок значений морфометрических параметров растений и семян проводили с помощью W-теста Шапиро-Уилка. Для сравнения выборок использовали две группы методов: параметрические (t-критерий Стьюдента для выборок с нормальным распределением) и непараметрические (критерий Уилкоксона-Манна-Уитни для данных с отклонениями от нормального распределения).

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

Table 1. Average daily air temperatures and precipitation amount obtained from May to August (05–08) every ten days (I, II, III) in the study area (Komi Republic, European Russia)

Год	Среднесуточные температуры, °С												САТ
	05_I	05_II	05_III	06_I	06_II	06_III	07_I	07_II	07_III	08_I	08_II	08_III	
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
2023	5.6	13.5	16.1	11.8	11.6	14.8	17.7	18.5	19.1	20.1	19.5	9.4	1958.3
Год	Количество осадков, мм												СО
	05_I	05_II	05_III	06_I	06_II	06_III	07_I	07_II	07_III	08_I	08_II	08_III	
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
2023	33.4	2.5	58.3	19.6	1.1	19.8	60.6	40.0	25.1	6.0	0.8	16.7	264.4

Примечание: САТ – сумма активных температур > 10°C; СО – сумма осадков за период с температурой > 10°C.

Результаты

В ходе работ по пространственному картографированию выявлено, что популяция *Dactylorhiza maculata* имеет замкнутую островную конфигурацию (рис. 1Б). Ее площадь составляет 40 000 м². Границы имеют вытянутую эллиптическую форму с шириной по большой оси до 100 м. Общая численность популяции, оцененная в 2023 г., составила 20 000 особей. Характер произрастания растений по всей площади популяции – равномерно-рассеянный.

В условном центре популяции заложена постоянная площадка, численность особей на которой варьировала за время исследования от 227 до 440 растений. В целом за период наблюдений отмечен рост численности популяции (рис. 2). Выявлена достоверная отрицательная корреляционная связь между численностью особей и осадками третьей декады сентября предшествующего вегетационного периода ($r = -0.88$ при $p < 0.05$) (табл. 2). После самой сырой за все время изучения третьей декады сентября 2018 г., когда количество осадков превышало среднееголетнее значение для этого периода в два раза и составило 21.8 мм, в 2019 г. отмечено небольшое снижение численности – с 300 до 275 растений. На численность растений положительно влияют температура второй декады октября ($r = +0.71$ при $p < 0.05$) и осадки в конце

июня ($r = +0.63$ при $p < 0.10$) предшествующего вегетационного периода (табл. 2).

Во все годы изучения онтогенетические спектры популяции были полночленными с максимумом на взрослых вегетативных, реже – генеративных растениях (рис. 2). Усредненный онтогенетический спектр популяции за все время исследований составил 17.4:21.1:31.9:29.6 (j:im:v:g). Доля ювенильных растений в разные годы варьировала от 10.8% до 24.2%. Выявлена достоверная положительная корреляционная связь между числом ювенильных растений и суммой активных температур текущего вегетационного периода ($r = +0.68$ при $p < 0.10$), а также количеством осадков за третью декаду июня предыдущего вегетационного периода ($r = +0.79$ при $p < 0.05$) и отрицательная корреляционная связь с осадками третьей декады сентября предшествующего вегетационного периода ($r = -0.84$ при $p < 0.05$) (табл. 2). Наибольшее число ювенильных растений отмечено в самом теплом сезоне 2023 г.

Доля генеративных особей изменялась за время наблюдений от 17.6% до 45.8%. Обнаружено, что на число цветущих растений влияют погодные условия предыдущего вегетационного периода: положительно – температура воздуха в первую ($r = +0.79$ при $p < 0.05$) и вторую декады июля ($r = +0.71$ при $p < 0.05$) и отрицательно – сумма осадков за весь период вегетации ($r = -0.77$ при $p < 0.05$) (табл. 2).

Таблица 2. Корреляции между климатическими параметрами (температурой воздуха и количеством атмосферных осадков в 2015–2023 гг.) и признаками изученной популяции *Dactylorhiza maculata* в Республике Коми (Европейская Россия)
Table 2. Correlations between climatic variables (air temperature and precipitation amount in 2015–2023) and traits in the studied *Dactylorhiza maculata* population in the Komi Republic, European Russia

Признак	Средняя температура по декадам		Сумма осадков по декадам	
	Предыдущий вегетационный период	Текущий вегетационный период	Предыдущий вегетационный период	Текущий вегетационный период
Высота растения				+06 III
Длина соцветия	+08 I		+08 III	-05 II
Число листьев	+07 II		+08 III	
Длина нижнего листа		+05 II		
Ширина нижнего листа		+06 II		-06 I
Длина второго снизу листа		+05 II		
Ширина второго снизу листа		+06 II		-06 I
Число цветков	+07 I			
Длина верхнего лепестка		+07 I		+05 II
Длина нижнего лепестка		+07 I		+05 II
Длина губы		+07 I		
Ширина губы		+07 I		+05 II
Объем семени				+07 II
Объем зародыша				+07 II
Численность популяции	+10 II		+06 III, -09 III	
Число ювенильных особей		+CAT	+06 III, -09 III	
Число генеративных особей	+07 I, +07 II, +10 II		-CO	
Доля поврежденных генеративных растений	+09 I		+09 II	
Число семян				+05 II
Доля неполноценных семян				+06 III
Реальная семенная продуктивность особи				+05 II, +08 I

Примечание: приведены периоды в формате месяц_декада, с погодными условиями которых обнаружена статистически достоверная коррелятивная связь (плюс – положительная связь, минус – отрицательная связь; полужирный шрифт обозначает периоды со значением коэффициента корреляции при $p < 0.05$; остальные – при $p < 0.10$); CAT – сумма активных температур $> 10^{\circ}\text{C}$ всего вегетационного периода; CO – сумма осадков за период с температурой $> 10^{\circ}\text{C}$.

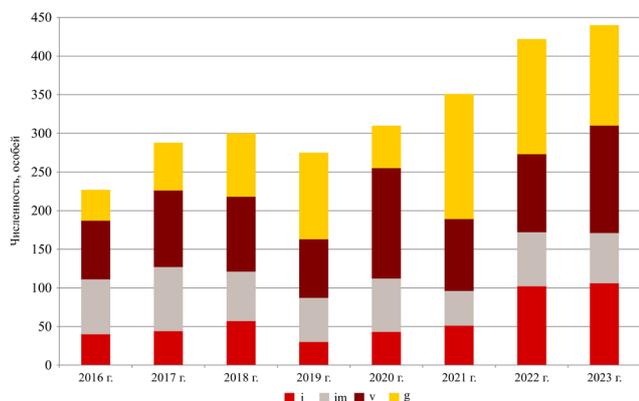


Рис. 2. Численность особей *Dactylorhiza maculata* на учетной площадке (Республика Коми, Европейская Россия) в 2016–2023 гг. Обозначения: j – ювенильная особь, im – имматурная особь, v – взрослая вегетативная особь, g – генеративная особь.

Fig. 2. Number of individuals of *Dactylorhiza maculata* on the monitoring site (Komi Republic, European Russia) in 2016–2023. Designations of ontogenetic stages of individuals: j – juvenile, im – immature, v – vegetative mature, g – generative.

Ежегодно в популяции отмечены генеративные растения с поврежденными заморозками соцветиями, их доля варьировала за период наблюдений от 1.2% до 53.1% (рис. 3). Выявлена положительная достоверная корреляционная связь этого признака с температурой воздуха ($r = +0.77$ при $p < 0.05$) и осадками начала сентября ($r = +0.86$ при $p < 0.05$) предыдущего вегетационного пери-

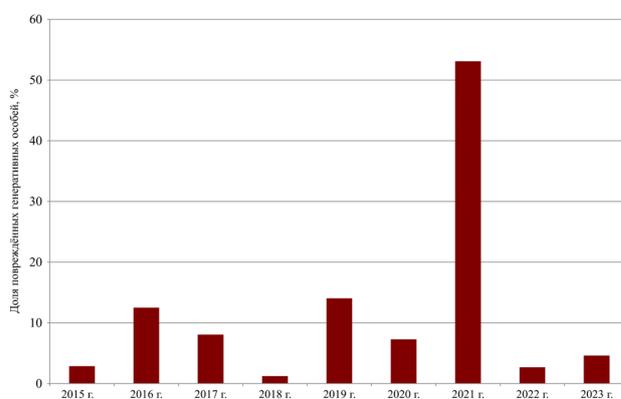


Рис. 3. Доля поврежденных генеративных растений в популяции *Dactylorhiza maculata* в 2015–2023 гг. в Республике Коми (Европейская Россия).

Fig. 3. The proportion of damaged generative plants in the population of *Dactylorhiza maculata* in the Komi Republic (European Russia) in 2015–2023.

ода. Максимальное число поврежденных генеративных растений зафиксировано в 2021 г. Начало сентября 2020 г. было очень теплым (12.3°C) с максимальным количеством осадков второй декады месяца за все время изучения (73 мм) (табл. 1).

Исследования морфометрических параметров генеративных особей *Dactylorhiza maculata* показали, что их средняя высота на исследу-

дуемой территории составляет 42.08 ± 6.24 см. На каждое растение приходится в среднем по три листа, нижний лист 9.88 ± 2.07 см длиной и 1.45 ± 0.38 см шириной, второй лист снизу – 11.46 ± 2.06 см длиной и 1.26 ± 0.34 см шириной. Соцветие 7.60 ± 1.76 см длиной, состоит из 23.77 ± 6.54 (от 7 до 46) цветков. Длина верхнего лепестка наружного круга околоцветника составила 10.60 ± 1.20 мм, нижнего – 11.23 ± 1.21 . Губа цветка – 10.32 ± 1.22 мм длиной и – 12.44 ± 1.40 мм шириной. Длина шпорца составила 7.79 ± 1.05 мм, а ширина – 2.23 ± 0.32 мм.

Размеры растений варьируют по годам (табл. 3). Наименьшая высота растений отмечена в 2018–2019 гг., а наибольшая – в 2017 и 2022 гг. Выявлена положительная статистически значимая корреляция между высотой растений и суммой осадков за третью декаду июня ($r = +0.73$ при $p < 0.05$) (табл. 2). Число листьев связано с температурой воздуха во второй декаде июля ($r = +0.71$ при $p < 0.05$) и осадками третьей декады августа ($r = +0.69$ при $p < 0.10$) предшествующего вегетационного периода. Самые крупные листья зафиксированы в 2021 г.; их длина составляла 11.0–12.9 см, мелкие – в 2022 г. (8.5–9.8 см). Обнаружена достоверная корреляционная связь между длиной листьев и температурой воздуха в начале текущего вегетационного периода ($r = +0.67$ при $p < 0.05$), а на ширину листьев влияет температура воздуха во второй декаде июня ($r = +0.65$ при $p < 0.05$) (табл. 2).

На размерах цветков положительно сказываются температура воздуха первой декады июля ($r = +0.67$ – 0.89 при $p < 0.05$) и сумма осадков за

вторую декаду мая ($r = +0.73$ – 0.76 при $p < 0.05$) текущего вегетационного периода (табл. 2). Самые мелкие размеры цветков зафиксированы в 2023 г., когда средняя температура составила 12.3°C , наиболее крупные – в 2020 г. (при средней температуре воздуха 19.8°C) (табл. 1). В разные годы изучения число цветков варьировало от 21 (в 2016 г.) до 30 шт. (в 2022 г.). Обнаружена положительная достоверная корреляционная связь между числом цветков и температурой начала июля предшествующего вегетационного периода ($r = +0.63$ при $p < 0.10$) (табл. 2).

Средняя завязываемость плодов *Dactylorhiza maculata* на территории исследования составила 43.8%. Данный показатель варьировал в разные годы наблюдений от 26.0% до 73.7%. Наиболее высокие значения завязываемости плодов были отмечены в 2016 г. (рис. 4).

Семена *Dactylorhiza maculata* темно-бежевого цвета, вытянутой веретеновидной формы (рис. 5). Средняя длина семян в изученной популяции составила 0.83 ± 0.10 мм, ширина семени – 0.20 ± 0.03 мм, длина зародыша – 0.23 ± 0.03 мм, ширина зародыша – 0.14 ± 0.02 мм. В среднем 69.7% семени занимает пустое воздушное пространство. Периодически в популяции *D. maculata* встречаются семена с двумя зародышами.

Размеры семян и зародышей в разные годы исследований приведены в табл. 4. Самые крупные семена отмечены в 2016 г., а мелкие – в 2020 и 2022 гг. Выявлена достоверная положительная корреляционная связь между объемом семени, зародыша и осадками второй декады июля ($r = +0.76$ при $p < 0.10$) (табл. 2).

Таблица 3. Морфометрические параметры особей в популяции *Dactylorhiza maculata* в 2015–2023 гг. в Республике Коми (Европейская Россия)

Table 3. Morphometric parameters of *Dactylorhiza maculata* individuals in the population studied in 2015–2023 in the Komi Republic, European Russia

Признак	2015 г.	2016 г.	2017 г.	2018 г.	2019 г.	2020 г.	2021 г.	2022 г.	2023 г.
ВР, см	40.37	42.44	47.95	39.83*	39.47	43.53**	40.28*	46.77**	42.92*
ДС, см	8.49	7.29**	7.94	7.02	7.28	7.39	7.68	7.32	8.19*
ЧЛ, шт.	2.48	2.67	3.13	3.03*	2.73*	2.80	3.07	3.10	3.07
Д1Л, см	10.00	9.81	9.69	9.31	11.27**	9.34**	11.03**	8.49**	10.34**
Ш1Л, см	1.30	1.60**	1.57**	1.28*	1.38	1.57	1.70	1.59	1.50
Д2Л, см	11.15	11.43	11.12	11.49	12.16	10.70**	12.86**	9.84**	12.16**
Ш2Л, см	1.15	1.36**	1.39**	1.13	1.13	1.34**	1.44	1.40	1.29
ЧЦ, шт.	22.19	21.07	26.93	21.20	26.6**	21.70**	23.73	29.6**	24.77*
ДГ, мм	9.17	10.24**	10.31	10.73	10.08*	10.76*	10.77	10.54	10.23
ДВЛ, мм	9.59	10.75**	10.63	11.10	10.76	11.23	10.66	10.90	9.70**
ДНЛ, мм	10.21	11.46**	11.17	11.73*	11.42	11.92*	11.63	11.72	10.49**
ДШп, мм	7.82	8.30	8.11	8.30	7.77*	7.37	7.62	7.45	7.45
ШШп, мм	2.16	2.40*	2.45	2.53*	2.29**	2.45*	2.36	2.38	2.17*
ШГ, мм	11.09	13.02**	12.95	12.93	12.65	12.87	12.05*	12.82*	12.21

Примечание: ВР – высота растения, ДС – длина соцветия, ЧЛ – число листьев, Д1Л – длина первого (нижнего) листа, Ш1Л – ширина нижнего листа, Д2Л – длина второго листа, Ш2Л – ширина второго листа, ЧЦ – число цветков, ДГ – длина губы, ДВЛ – длина верхнего лепестка наружного круга околоцветника, ДНЛ – длина нижнего лепестка наружного круга околоцветника, ДШп – длина шпорца, ШШп – ширина шпорца, ШГ – ширина губы. Обозначение статистической значимости отличий признаков по годам: * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$.

В табл. 5 приведены данные по семенной продуктивности изучаемой популяции. Одна коробочка *Dactylorhiza maculata* содержит в среднем 3865 ± 214 (от 1440 шт. до 6256 шт.). Число семян положительно коррелировало с длиной верхнего ($r = +0.97, p < 0.05$) и нижнего ($r = +0.98, p < 0.05$) лепестков наружного круга околоцветника и с шириной губы ($r = +0.99$ при $p < 0.05$). В 2020 г., когда отмечено максимальное за время исследований число семян в коробочке (5153 шт.), зафиксированы наиболее крупные по размерам цветки (табл. 3). Признак число семян, как и размеры цветков, оказался положительно связан с суммой осадков за вторую декаду мая ($r = +0.90$ при $p < 0.05$) (табл. 2). В годы с высоким числом семян (2020 и 2022 гг.) были зафиксированы минимальные размеры семян и зародышей (табл. 4).

Некоторые семена в коробочках были неполноценными. Они не содержали нормально развитого зародыша и отличались по размерам, будучи щуплыми (мелкими) семенами в отличие от семян нормального размера (рис. 5b). Доля таких семян была невелика, и она варьировала за время изучения от 6.2% до 8.9% (табл. 4). Выявлена связь данного признака с осадками третьей декады июня ($r = +0.68$ при $p < 0.10$) (табл. 2). Максимальное число неполноценных семян было отмечено в 2022 г., когда было зафиксировано наибольшее за время исследований количество осадков (49.5 мм) в конце июня (табл. 1) и самые мелкие размеры семян. Реальная семенная продуктивность плодов в изученных популяциях составила 2557–4808 семян в разные годы наблюдений (табл. 5).

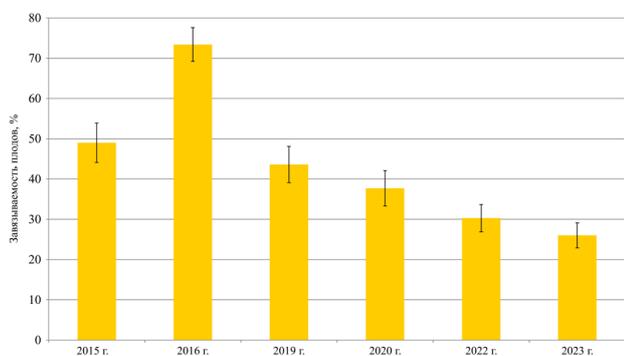


Рис. 4. Завязываемость плодов в популяции *Dactylorhiza maculata* в 2015–2023 гг. в Республике Коми (Европейская Россия).

Fig. 4. The fruit set of the studied *Dactylorhiza maculata* population in 2015–2023 in the Komi Republic, European Russia.

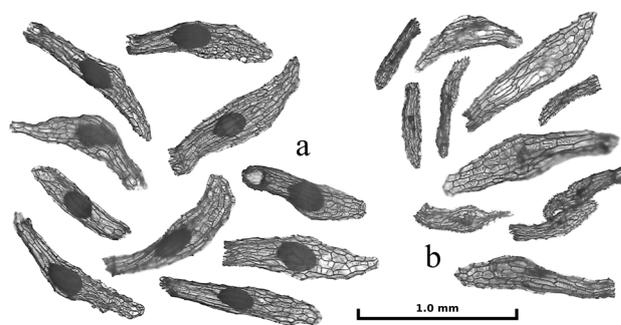


Рис. 5. Семена *Dactylorhiza maculata* из изученной популяции в Республике Коми (Европейская Россия). Обозначения: а – нормальные семена; б – неполноценные семена.

Fig. 5. *Dactylorhiza maculata* seeds from the studied population in the Komi Republic, European Russia. Designations: a – normal seeds, b – defective seeds.

Таблица 4. Морфометрическая характеристика семян в популяции *Dactylorhiza maculata* в 2015–2023 гг. в Республике Коми (Европейская Россия)

Table 4. Morphometric characteristics of seeds in *Dactylorhiza maculata* population in 2015–2023 in the Komi Republic, European Russia

Признак	2015 г.	2016 г.	2019 г.	2020 г.	2022 г.	2023 г.
Длина семени, мм	0.83 ± 0.08	$0.93 \pm 0.10^{**}$	$0.82 \pm 0.07^{**}$	0.83 ± 0.09	0.80 ± 0.09	$0.83 \pm 0.10^*$
Ширина семени, мм	0.19 ± 0.03	$0.21 \pm 0.03^*$	0.21 ± 0.03	$0.19 \pm 0.02^*$	0.19 ± 0.03	$0.20 \pm 0.03^{**}$
Объем семени $\times 10^{-3}$, мм ³	8.43	10.89 ^{**}	9.23 [*]	8.32	8.04	8.99 [*]
Длина зародыша, мм	0.23 ± 0.02	0.24 ± 0.03	$0.22 \pm 0.03^{**}$	0.22 ± 0.02	0.22 ± 0.03	$0.23 \pm 0.03^*$
Ширина зародыша, мм	0.15 ± 0.02	0.15 ± 0.02	0.14 ± 0.02	0.14 ± 0.02	0.14 ± 0.01	$0.15 \pm 0.02^{**}$
Объем зародыша $\times 10^{-3}$, мм ³	2.67	2.84	2.48	2.40	2.22	2.57 ^{**}
Доля пустого пространства в семени, %	66.6	72.4 ^{**}	71.9	69.1	70.5	69.7
Доля семян без зародыша, %	7.3	6.7	8.4	6.7	8.9	6.2

Примечание: Значения приведены в формате $M \pm SD$, где M – среднее арифметическое, SD – стандартное отклонение. Обозначение статистической значимости отличий признаков по годам: * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$.

Таблица 5. Семенная продуктивность *Dactylorhiza maculata* в Республике Коми (Европейская Россия) в 2015–2023 гг.

Год	Число семян в коробочке, шт.	Реальная семенная продуктивность плода, шт.	Реальная семенная продуктивность растения, шт.	Урожай семян, шт./м ²
2015	2758 (1440–3976)	2557	27 811	–
2019	3911 (2895–5217)	3582	41 548	261 753
2020	5153 (3437–6256)	4808	39 332	137 661
2022	4563 (3101–5760)	4157	37 282	354 182
2023	2948 (2366–3869)	2765	17 830	144 424

Средняя реальная семенная продуктивность растения за весь период изучения составила 32 761 шт. (от 17 830 шт. до 41 548 шт.). Максимальное значение показателя было отмечено в 2019 г., минимальное – в 2023 г. Выявлена связь этого признака с количеством осадков в середине мая ($r = +0.91$ при $p < 0.05$) и начале августа ($r = +0.82$ при $p < 0.10$) текущего вегетационного периода (табл. 2).

Урожай семян в зависимости от года исследования варьировал в популяции в пределах 137 700–354 200 шт. на 1 м². Этот показатель связан с плотностью генеративных растений на единицу площади, которое составляло 3.5–9.5 особей на 1 м².

Обсуждение

Наши исследования показали, что погодные факторы (температура воздуха и количество осадков) оказывают влияние на динамику и жизнеспособность популяций *Dactylorhiza maculata*. Данная работа подкрепляет другие исследования (Вахрамеева, 2006; Blinova, 2008; Пучнина, 2017; Morrison et al., 2015; Kirillova & Kirillov, 2020, 2023; Bateman et al., 2023), которые выявили многолетнее влияние климата на демографические процессы орхидей. Обнаружено, что на число листьев и цветков положительно влияет температура воздуха в первую и вторую декады июля предшествующего вегетационного периода. Этот период совпадает с фазой цветения вида в Республике Коми. Как раз в это время, по данным Блиновой (1998б), изучавшей морфогенез *D. maculata* в Мурманской области, у растений идет формирование зачатков генеративной и вегетативной сферы. На число листьев и длину соцветия, кроме этого, положительно влияет количество осадков за третью декаду августа предшествующего вегетационного периода. В этот период идет активное формирование органов будущего побега, которое требует запаса питательных веществ. Биомасса нового клубня увеличивается даже после прекращения ассимиляции от фотосинтеза, что происходит за счет микотрофной активности и перераспределения питательных веществ из наземных побегов (Øien & Pedersen, 2003), а на активность микотрофного компонента благоприятно влияет достаточная влажность.

Численность изучаемой популяций *Dactylorhiza maculata* (несколько тысяч растений) – довольно высокая для этого вида; при этом отмечена тенденция ее роста. Популяции

D. maculata в Московской области насчитывают до 40–60 особей (Vakhrameeva et al., 2008), в Мурманской области – от 25–70 до 600 растений (Вахрамеева, 2000; Блинова, 2009), в Республике Карелия – от единичных особей до 500 растений и более (Марковская и др., 2007). На численность растений и число ювенильных особей отрицательно влияют осадки в конце сентября предыдущего вегетационного периода, а на число цветущих особей – сумма осадков всего этого периода. Отрицательная зависимость численности побегов от осадков в предыдущем году отмечена для ряда популяций *Dactylorhiza maculata*, произрастающих во влажных местообитаниях Мурманской области (Blinova, 2008).

За время наблюдений в популяции *Dactylorhiza maculata* преобладали в основном взрослые особи (вегетативные и генеративные), что связано с более длительным нахождением растений в данных фазах онтогенеза (Вахрамеева, 2000). Самой вариабельной оказалась доля цветущих растений. Она изменялась за время наблюдений в три раза. Этот параметр оказался положительно связан с температурой июля предыдущего вегетационного периода, когда идет формирование зачатков будущей генеративной сферы. Подобная закономерность обнаружена для другого представителя рода *Dactylorhiza* в Республике Коми, *Dactylorhiza cruenta* (O.F.Müll.) Soó (Кириллова, Кириллов, 2022). Кроме того, на число генеративных растений и общее число растений в популяции положительно сказывается теплое окончание предыдущего вегетационного сезона (температура воздуха во второй декаде октября).

Ежегодно в популяции отмечены генеративные растения с соцветиями, поврежденными заморозками. Выявлено, что их число увеличивается после теплого и влажного сентября предыдущего вегетационного периода. По нашим наблюдениям, если в этот период складываются благоприятные условия (тепло и влажно), то почка нового клубня продолжает расти и может достигнуть поверхности субстрата. Во время осенних заморозков, которые в регионе приходятся на вторую – третью декады октября, почки со сформированными цветочными зачатками, из которых разовьются новые побеги на следующий год, будут находиться над землей, и вероятность их повреждения возрастает.

Завязываемость плодов *Dactylorhiza maculata* на территории исследования сопоста-

вима с этим показателем в других частях ареала вида (Vallius, 2000; Вахрамеева, 2000; Claessens & Kleynen, 2011). Она довольно высока по сравнению с другими видами орхидных с обманной аттракцией (Neiland & Wilcock, 1998; Kindlmann & Jersáková, 2006). Есть предположение (Niinistö, 2011), что вид не является полностью безнаградным, а дает некоторую награду (в виде сладкой жидкости) усачам (Cerambycidae), которые нередко выступают в качестве опылителей *D. maculata*. Они были неоднократно отмечены нами на цветах этого вида в южной части Республики Коми, в том числе в качестве переносчиков поллиний (рис. 6).

Кроме того, на цветках *Dactylorhiza maculata* в изученных популяциях нами были часто замечены муравьи (рис. 6). Известно, что эти насекомые также могут выступать как эффективные опылители для некоторых видов растений, в том числе орхидных (Rostás & Tautz, 2010; Schiestl & Glaser, 2012). Ранее они были отмечены на других представителях рода *Dactylorhiza* в Республике Коми (Kirillova & Kirillov, 2020).

Выявлена изменчивость всех показателей семенной продуктивности *Dactylorhiza maculata* по годам, что характерно и для других видов орхид-

ных (Jersáková & Kindlmann, 2004; Хомутовский, 2013; Кириллова, Кириллов, 2023а,б). В годы с максимальной семенной продуктивностью отмечены минимальные размеры семян. Видимо, это связано с тем, что растение имеет ограниченные ресурсы на размножение (Eriksson & Kainulainen, 2011), и в случае образования большого числа семян оно обеспечивает их формирование и созревание только при минимально возможных размерах. Подобная закономерность описана для *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó и *Calypso bulbosa* (L.) Oakes на территории Республики Коми (Кириллова, Кириллов, 2021, 2023а). Обнаружена достоверная положительная корреляция между размерами цветков и числом семян. Осадки в начале вегетационного сезона (во второй декаде мая) положительно сказываются на размерах цветков и семенной продуктивности этого вида.

Часть семян в коробочке не имела нормально развитого зародыша. Доля неполноценных семян увеличивалась, если во время цветения вида (в конце июня) выпадало большее количество осадков. Корреляция между числом неполноценных семян и осадками в июне отмечена и для *Dactylorhiza traunsteineri* (Saut. ex Rchb.) Soó на территории Республики Коми (Kirillova & Kirillov, 2020).



Рис. 6. Усачи и муравьи на соцветиях *Dactylorhiza maculata* в Республике Коми (Европейская Россия). В правом верхнем углу – жук с поллиниями (автор фото: Д.В. Кириллов, 02.07.2019).

Fig. 6. Cerambycids and ants on *Dactylorhiza maculata* inflorescences in the Komi Republic, European Russia. In the upper right corner – a beetle with pollinia (Author: D.V. Kirillov, 02.07.2019).

Семена *Dactylorhiza maculata* не способны к образованию даже кратковременного запаса в почве в связи с отсутствием приспособлений для преждевременного прорастания и непродолжительностью сохранения жизнеспособности (менее одного года) (Куликов, Филиппов, 2000). Они не имеют покоя и прорастают сразу, попав в почву. Только небольшая часть из них вступает в контакт с совместимым микосимбиотом и получает возможность для дальнейшего развития. Количество ювенильных растений часто рассматривают как показатель успешности репродуктивного процесса популяции (Злобин и др., 2013). В исследуемой популяции ювенильные особи присутствовали каждый год. Их средняя доля за все время изучения составила 17.4%.

Высокая численность популяции, большая семенная продуктивность и постоянное пополнение молодыми растениями свидетельствуют о благоприятных условиях для семенного возобновления в данной популяции. В ближайшее время данной популяции *Dactylorhiza maculata* не угрожает исчезновение по естественным причинам.

Заключение

Мониторинг популяции *Dactylorhiza maculata* в Республике Коми позволил выявить влияние погодных условий на различные стороны демографии этого вида. Размеры растений связаны с погодными условиями текущего вегетационного периода. Так, была обнаружена статистически значимая зависимость между размерами листьев и температурой воздуха в начале вегетационного периода, между размерами цветков и количеством осадков в начале вегетационного периода и температурой воздуха во время начала цветения вида, между высотой растений и суммой осадков за третью декаду июня. На число листьев и цветов положительно влияет температура июля предшествующего вегетационного периода. Численность изученной популяции *D. maculata* высокая. Была отмечена тенденция ее роста. На численность растений и число ювенильных особей отрицательно влияют осадки в конце сентября предыдущего вегетационного периода, а на число цветущих особей – сумма осадков всего этого периода. Выявлена изменчивость размеров семян и зародышей по годам, связанная с количеством осадков в середине июля. Завязываемость плодов была довольно высокая – 43.8%. В одной коробочке

образовывалось 2557–4808 семян в разные годы исследования. Обнаружена положительная корреляция между размерами цветков и числом семян. На оба эти признака положительно влияют осадки во второй декаде мая текущего вегетационного периода. Реальная семенная продуктивность особи варьировала от 17 800 до 41 500 семян в разные годы исследования, урожай семян – от 137 700 до 354 200 шт. на 1 м². Изученная популяция находится в устойчивом состоянии, о чем свидетельствует высокая численность особей и успешное семенное возобновление.

Благодарности

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

Литература

- Блинова И.В. 1998а. Особенности онтогенеза некоторых корнеклубневых орхидных (Orchidaceae) Крайнего Севера // Ботанический журнал. Т. 83(1). С. 85–94.
- Блинова И.В. 1998б. Особенности морфогенеза некоторых корнеклубневых орхидных // Ботанический журнал. Т. 83(12). С. 83–92.
- Блинова И.В. 2009. Численность популяций орхидных и их динамика на северном пределе распространения в Европе // Ботанический журнал. Т. 94(2). С. 212–240.
- Вахрамеева М.Г. 2000. Род Пальчатокоренник // Биологическая флора Московской области. Вып. 14. М.: Гриф и К. С. 55–86.
- Вахрамеева М.Г. 2006. Онтогенез и динамика популяций *Dactylorhiza fuchsii* (Orchidaceae) // Ботанический журнал. Т. 91(11). С. 1683–1695.
- Злобин Ю.А. 2009. Популяционная экология растений; современное состояние, точка роста. Сумы: Университетская книга. 263 с.
- Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. 2013. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы: Университетская книга. 439 с.
- Кириллова И.А., Кириллов Д.В. 2017. Пальчатокоренник пятнистый *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó (Orchidaceae) в Республике Коми: структура ценопопуляций и репродуктивная биология // Известия Коми научного центра УрО РАН. №3(31). С. 5–14.
- Кириллова И.А., Кириллов Д.В. 2021. *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó (Orchidaceae, Liliopsida) на северной границе ареала: структура популяций и семенная продуктивность // Поволжский экологический журнал. №3. С. 272–292. DOI: 10.35885/1684-7318-2021-3-272-292
- Кириллова И.А., Кириллов Д.В. 2022. Влияние погодных условий на сезонное развитие, структуру популяции и репродуктивный успех *Dactylorhiza incarnata* s. l. (Orchidaceae, Liliopsida) в Республике Коми // По-

- вожжский экологический журнал. №2. С. 173–192. DOI: 10.35885/1684-7318-2022-2-173-192
- Кириллова И.А., Кириллов Д.В. 2023а. *Calypso bulbosa* (Orchidaceae) на северной границе ареала (Республика Коми, Россия): структура популяций и семенная продуктивность // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 8(2). С. 81–97. DOI: 10.24189/ncr.2023.017
- Кириллова И.А., Кириллов Д.В. 2023б. Мониторинг популяции *Cypripedium guttatum* (Orchidaceae, Liliopsida) на северной границе ареала (Республика Коми, Европейская Россия) // Поволжский экологический журнал. №4. С. 420–436. DOI: 10.35885/1684-7318-2023-4-420-436
- Куликов П.В., Филиппов Е.Г. 2000. Репродуктивная стратегия орхидных умеренной зоны // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3: Системы репродукции. СПб.: Мир и семья. С. 510–513.
- Марковская Н.В., Дьячкова Т.Ю., Марковская Е.Ф., Шредерс М.А. 2007. Орхидные Заонежья. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. 82 с.
- Панченко С.М. 2011. Методы картирования при изучении экологии популяций редких видов растений // Украинский ботанический журнал. Т. 68(5). С. 672–685.
- Пучнина Л.В. 2017. Состояние популяций *Calypso bulbosa* и *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) в Пинежском заповеднике // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 2(Suppl.1). С. 125–150. DOI: 10.24189/ncr.2017.023
- Серебрякова Т.И. (ред.). 1977. Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). М.: Наука. 182 с.
- Серебрякова Т.И., Соколова Т.Г. (ред.). 1988. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука. 131 с.
- Уранов А.А., Серебрякова Т.И. (ред.). 1976. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука. 217 с.
- Хомутовский М.И. 2013. Биология и экология *Liparis loeselii* (L.) Rich.(Orchidaceae Juss.) в Тверской области // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 15(3–7). С. 2105–2115.
- Arditti J., Michaud J.D., Healey P.L. 1979. Morphometry of orchid seeds. I. Paphiopedilum and native California and related species of *Cypripedium* // American Journal of Botany. Vol. 66(10). P. 1128–1137. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1979.tb06332.x
- Bateman R.M., Stott K.M., Pearce D.F. 2023. Trait analysis in a population of the Greater Butterfly-orchid observed through a 16-year period // Frontiers in Plant Science. Vol. 14. Article: 1213250. DOI: 10.3389/fpls.2023.1213250
- Bleho B.I., Koper N., Borkowsky C.I., Hamel C.D. 2015. Effects of Weather and Land Management on the Western Prairie Fringed-orchid (*Platanthera praeclara*) at the Northern Limit of its Range in Manitoba, Canada // American Midland Naturalist. Vol. 174(2). P. 191–203. DOI: 10.1674/0003-0031-174.2.191
- Blinova I.V. 2008. Populations of orchids at the northern limit of their distribution (Murmansk Oblast): Effect of climate // Russian Journal of Ecology. Vol. 39(1). P. 26–33. DOI: 10.1134/s1067413608010050
- Claessens J., Kleynen J. 2011. The flower of the European orchid. Form and function. Geulle: Claessens & Kleynen publishers. 440 p.
- Crone E.E., Ellis M.M., Morris W.F., Stanley A., Bell T., Bierzychudek P., Ehrlén J., Kaye T.N., Knight T.M., Lesica P., Oostermeijer G., Quintana-Ascencio P.F., Ticktin T., Valverde T., Williams J.L., Doak D.F., Ganesan R., McEachern K., Thorpe A.S., Menges E.S. 2013. Ability of matrix models to explain the past and predict the future of plant populations // Conservation Biology. Vol. 27(5). P. 968–978. DOI: 10.1111/cobi.12049
- Dostálek T., Rokaya M.B., Münzbergová Z. 2018. Altitude, habitat type and herbivore damage interact in their effects on plant population dynamics // PLoS ONE. Vol. 13(12). Article: e0209149. DOI: 10.1371/journal.pone.0209149
- Eriksson O., Kainulainen K. 2011. The evolutionary ecology of dust seeds // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. Vol. 13(2). P. 73–87. DOI: 10.1016/j.ppees.2011.02.002
- Gamelon M., Grøtan V., Nilsson A.L.K., Engen S., Hurrell J.W., Jerstad K., Phillips A.S., Røstad O.W., Slagsvold T., Walseng B., Stenseth N.C., Sæther B.E. 2017. Interactions between demography and environmental effects are important determinants of population dynamics // Science Advances. Vol. 3(2). Article: e1602298. DOI: 10.1126/sciadv.1602298
- Healey P.L., Michaud J.D., Arditti J. 1980. Morphometry of orchid seeds. III. Native California and related species of *Goodyera*, *Piperia*, *Platanthera* and *Spiranthes* // American Journal of Botany. Vol. 67(4). P. 508–518. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1980.tb07678.x
- Jersáková J., Kindlmann P. 2004. Reproductive success and sex variation in nectarless and rewarding orchids // International Journal of Plant Sciences. Vol. 165(5). P. 779–785. DOI: 10.1086/422044
- Kindlmann P., Jersáková J. 2006. Effect of floral display on reproductive success in terrestrial orchids // Folia Geobotanica. Vol. 41(1). P. 47–60. DOI: 10.1007/BF02805261
- Kirillova I.A., Kirillov D.V. 2015. Reproduction biology of *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. (Orchidaceae) on its northern distribution border // Contemporary Problems of Ecology. Vol. 8(4). P. 512–522. DOI: 10.1134/S1995425515040095
- Kirillova I.A., Kirillov D.V. 2020. Impact of weather conditions on seasonal development, population structure and reproductive success on *Dactylorhiza traunsteineri* (Orchidaceae) in the Komi Republic (Russia) // Nature Conservation Research. Vol. 5(Suppl.1). P. 77–89. DOI: 10.24189/ncr.2020.016
- Kirillova I.A., Kirillov D.V. 2023. Impact of weather conditions on the population dynamics and reproductive success of *Platanthera bifolia* (L.) Rich. in the Komi Republic // Contemporary Problems of Ecology. Vol. 16(6). P. 819–830. DOI: 10.1134/S1995425523060136
- Kühn R., Pedersen H., Cribb P. 2019. Field guide to the orchids of Europe and the Mediterranean. Kew: Kew Publishing. 430 p.

- Kull T., Sammul M., Kull K., Lanno K., Tali K., Gruber B., Schmeller D., Henle K. 2008. Necessity and reality of monitoring threatened European vascular plants // *Biodiversity and Conservation*. Vol. 17(14). P. 3383–3402. DOI: 10.1007/s10531-008-9432-2
- Morrison L.W., Haack-Gaynor J.L., Young C.C., DeBacker M.D. 2015. A 20-Year Record of the Western Prairie Fringed Orchid (*Platanthera praeclara*): Population Dynamics and Modeling of Precipitation Effects // *Natural Areas Journal*. Vol. 35(2). P. 246–255. DOI: 10.3375/043.035.0205
- Neiland M.R.M., Wilcock C.C. 1998. Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae // *American Journal of Botany*. Vol. 85(12). P. 1657–1671. DOI: 10.2307/2446499
- Niiniahio J. 2011. The role of geitonogamy in the reproduction success of a nectarless *Dactylorhiza maculata* (Orchidaceae). MSc. Thesis. Jyväskylä: University of Jyväskylä. 18 p.
- Øien D.I., Pedersen B. 2003. Seasonal pattern of dry matter allocation in *Dactylorhiza lapponica* (Orchidaceae) and the relation between tuber size and flowering // *Nordic Journal of Botany*. Vol. 23(4). P. 441–451. DOI: 10.1111/j.1756-1051.2003.tb00418.x
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Available from <https://www.rproject.org/>
- Reddoch J.M., Reddoch A.H. 2007. Population ecology of *Platanthera hookeri* (Orchidaceae) in southwestern Quebec, Canada // *Journal of the Torrey Botanical Society*. Vol. 134(3). P. 369–378. DOI: 10.3159/1095-5674(2007)134[369:PEOPHO]2.0.CO;2
- Rostás M., Tautz J.Ü. 2010. Ants as pollinators of plants and the role of floral scents // *All Flesh Is Grass*. Dordrecht: Springer. P. 149–161. DOI: 10.1007/978-90-481-9316-5_6
- Schiestl F.P., Glaser F. 2012. Specific ant-pollination in an alpine orchid and the role of floral scent in attracting pollinating ants // *Alpine Botany*. Vol. 122(1). P. 1–9. DOI: 10.1007/s00035-011-0098-0
- Shefferson R.P., Jacquemyn H., Kull T., Hutchings M.J. 2020. The demography of terrestrial orchids: life history, population dynamics and conservation // *Botanical Journal of the Linnean Society*. Vol. 192(2). P. 315–332. DOI: 10.1093/botlinnean/boz084
- Vakhrameeva M.G., Tatarenko I.V., Varlygina T.I., Torosyan G., Zagulskii M.N. 2008. Orchids of Russia and Adjacent Countries (within the Borders of the Former USSR). Ruggell: A.R.G Ganter Verlag. 690 p.
- Vallius E. 2000. Position-dependent reproductive success of flowers in *Dactylorhiza maculata* (Orchidaceae) // *Functional Ecology*. Vol. 14(5). P. 573–579. DOI: 10.1046/j.1365-2435.2000.t01-1-00450.x
- Whigham D.F., Willems J.H. 2003. Demographic studies and life-history strategies of temperate terrestrial orchids as a basis for conservation // *Orchid Conservation / K.W. Dixon, S.P. Kell, R.L. Barrett, P.J. Cribb (Eds.)*. Kota Kinabalu: Natural History Publications (Borneo). P. 138–158.
- Wraith J., Norman P., Pickering C. 2020. Orchid conservation and research: An analysis of gaps and priorities for globally Red Listed species // *Ambio*. Vol. 49(10). P. 1601–1611. DOI: 10.1007/s13280-019-01306-7

References

- Arditti J., Michaud J.D., Healey P.L. 1979. Morphometry of orchid seeds. I. Paphiopedilum and native California and related species of *Cypripedium*. *American Journal of Botany* 66(10): 1128–1137. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1979.tb06332.x
- Bateman R.M., Stott K.M., Pearce D.F. 2023. Trait analysis in a population of the Greater Butterfly-orchid observed through a 16-year period. *Frontiers in Plant Science* 14: 1213250. DOI: 10.3389/fpls.2023.1213250
- Bleho B.I., Koper N., Borkowsky C.I., Hamel C.D. 2015. Effects of Weather and Land Management on the Western Prairie Fringed-orchid (*Platanthera praeclara*) at the Northern Limit of its Range in Manitoba, Canada. *American Midland Naturalist* 174(2): 191–203. DOI: 10.1674/0003-0031-174.2.191
- Blinova I.V. 1998a. Specific features of the ontogeny in some root-tuber orchids (Orchidaceae) in the extreme North. *Botanicheskii Zhurnal* 83(1): 85–94. [In Russian]
- Blinova I.V. 1998b. Patterns of morphogenesis in some root-tuber orchids (Orchidaceae). *Botanicheskii Zhurnal* 83(12): 83–92. [In Russian]
- Blinova I.V. 2008. Populations of orchids at the northern limit of their distribution (Murmansk Oblast): Effect of climate. *Russian Journal of Ecology* 39(1): 26–33. DOI: 10.1134/s1067413608010050
- Blinova I.V. 2009. Number of individuals and dynamics of orchid populations at the northern limit of their distribution in Europe. *Botanicheskii Zhurnal* 94(2): 212–240. [In Russian]
- Claessens J., Kleynen J. 2011. *The flower of the European orchid. Form and function*. Geulle: Claessens & Kleynen publishers. 440 p.
- Crone E.E., Ellis M.M., Morris W.F., Stanley A., Bell T., Bierzuchudek P., Ehrlén J., Kaye T.N., Knight T.M., Lesica P., Oostermeijer G., Quintana-Ascencio P.F., Ticktin T., Valverde T., Williams J.L., Doak D.F., Ganesan R., McEachern K., Thorpe A.S., Menges E.S. 2013. Ability of matrix models to explain the past and predict the future of plant populations. *Conservation Biology* 27(5): 968–978. DOI: 10.1111/cobi.12049
- Dostálek T., Rokaya M.B., Münzbergová Z. 2018. Altitude, habitat type and herbivore damage interact in their effects on plant population dynamics. *PLoS ONE* 13(12): e0209149. DOI: 10.1371/journal.pone.0209149
- Eriksson O., Kainulainen K. 2011. The evolutionary ecology of dust seeds. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 13(2): 73–87. DOI: 10.1016/j.ppees.2011.02.002
- Gamelon M., Grøtan V., Nilsson A.L.K., Engen S., Hurrell J.W., Jerstad K., Phillips A.S., Røstad O.W., Slagsvold T., Walseng B., Stenseth N.C., Sæther B.E. 2017. Interactions between demography and environmental effects are important determinants of population dynamics. *Science Advances* 3(2): e1602298. DOI: 10.1126/sciadv.1602298

- Healey P.L., Michaud J.D., Arditti J. 1980. Morphometry of orchid seeds. III. Native California and related species of *Goodyera*, *Piperia*, *Platanthera* and *Spiranthes*. *American Journal of Botany* 67(4): 508–518. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1980.tb07678.x
- Jersáková J., Kindlmann P. 2004. Reproductive success and sex variation in nectarless and rewarding orchids. *International Journal of Plant Sciences* 165(5): 779–785. DOI: 10.1086/422044
- Khomutovskiy M.I. 2013. Biology and ecology of *Liparis loeselii* (L.) Rich. (Orchidaceae Juss.) in the Tver Region. *Proceedings of Samara Scientific Center of RAS* 15(3–7): 2105–2115.
- Kindlmann P., Jersáková J. 2006. Effect of floral display on reproductive success in terrestrial orchids. *Folia Geobotanica* 41(1): 47–60. DOI: 10.1007/BF02805261
- Kirillova I.A., Kirillov D.V. 2015. Reproduction biology of *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. (Orchidaceae) on its northern distribution border. *Contemporary Problems of Ecology* 8(4): 512–522. DOI: 10.1134/S1995425515040095
- Kirillova I.A., Kirillov D.V. 2017. *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó (Orchidaceae) in the Komi Republic: coenopopulation structure and reproductive biology. *Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Division of the Russian Academy of Sciences* 3(31): 5–14. [In Russian]
- Kirillova I.A., Kirillov D.V. 2020. Impact of weather conditions on seasonal development, population structure and reproductive success on *Dactylorhiza traunsteineri* (Orchidaceae) in the Komi Republic (Russia). *Nature Conservation Research* 5(Suppl.1): 77–89. DOI: 10.24189/ncr.2020.016
- Kirillova I.A., Kirillov D.V. 2021. *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó (Orchidaceae, Liliopsida) on the northern border of its distribution area: Population structure and seed productivity. *Povolzhskiy Journal of Ecology* 3: 272–292. DOI: 10.35885/1684-7318-2021-3-272-292 [In Russian]
- Kirillova I.A., Kirillov D.V. 2022. 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* 2: 173–192. DOI: 10.35885/1684-7318-2022-2-173-192 [In Russian]
- Kirillova I.A., Kirillov D.V. 2023. Impact of weather conditions on the population dynamics and reproductive success of *Platanthera bifolia* (L.) Rich. in the Komi Republic. *Contemporary Problems of Ecology* 16(6): 819–830. DOI: 10.1134/S1995425523060136
- Kirillova I.A., Kirillov D.V. 2023a. *Calypso bulbosa* (Orchidaceae) on the northern border of its distribution range (Komi Republic, Russia): population structure, fruit and seed set. *Nature Conservation Research* 8(2): 81–97. DOI: 10.24189/ncr.2023.017 [In Russian]
- Kirillova I.A., Kirillov D.V. 2023b. Monitoring of a *Cypripedium guttatum* (Orchidaceae, Liliopsida) population on the northern border of its distribution range (Komi Republic, European Russia). *Povolzhskiy Journal of Ecology* 4: 420–436. DOI: 10.35885/1684-7318-2023-4-420-436 [In Russian]
- Kühn R., Pedersen H., Cribb P. 2019. *Field guide to the orchids of Europe and the Mediterranean*. Kew: Kew Publishing. 430 p.
- Kulikov P.V., Philippov E.G. 2000. Reproductive strategy of orchids in moderate Zone. In: T.B. Batygina (Ed.): *Embryology of flowering plants. Terminology and concepts*. Vol. 3: Reproductive Systems. Saint Petersburg: Mir i semya. P. 510–513. [In Russian]
- Kull T., Sammul M., Kull K., Lanno K., Tali K., Gruber B., Schmeller D., Henle K. 2008. Necessity and reality of monitoring threatened European vascular plants. *Biodiversity and Conservation* 17(14): 3383–3402. DOI: 10.1007/s10531-008-9432-2
- Markovskaya N.V., Dyachkova T.Yu., Markovskaya E.F., Shreders M.A. 2007. *Orchids of Zaonezhye*. Petrozavodsk: Petrozavodsk State University. 82 p. [In Russian]
- Morrison L.W., Haack-Gaynor J.L., Young C.C., DeBacker M.D. 2015. A 20-Year Record of the Western Prairie Fringed Orchid (*Platanthera praeclara*): Population Dynamics and Modeling of Precipitation Effects. *Natural Areas Journal* 35(2): 246–255. DOI: 10.3375/043.035.0205
- Neiland M.R.M., Wilcock C.C. 1998. Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae. *American Journal of Botany* 85(12): 1657–1671. DOI: 10.2307/2446499
- Niiniahio J. 2011. *The role of geitonogamy in the reproduction success of a nectarless Dactylorhiza maculata (Orchidaceae)*. MSc. Thesis. Jyväskylä: University of Jyväskylä. 18 p.
- Øien D.I., Pedersen B. 2003. Seasonal pattern of dry matter allocation in *Dactylorhiza lapponica* (Orchidaceae) and the relation between tuber size and flowering. *Nordic Journal of Botany* 23(4): 441–451. DOI: 10.1111/j.1756-1051.2003.tb00418.x
- Panchenko S.M. 2011. Mapping methods for studying the ecology of populations of rare plant species. *Ukrainian Botanical Journal* 68(5): 672–685. [In Russian]
- Puchnina L.V. 2017. Status of *Calypso bulbosa* and *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) populations in the Pinega State Nature Reserve. *Nature Conservation Research* 2(Suppl.1): 125–150. DOI: 10.24189/ncr.2017.023 [In Russian]
- R Core Team. 2020. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Available from <https://www.rproject.org/>
- Reddoch J.M., Reddoch A.H. 2007. Population ecology of *Platanthera hookeri* (Orchidaceae) in southwestern Quebec, Canada. *Journal of the Torrey Botanical Society* 134(3): 369–378. DOI: 10.3159/1095-5674(2007)134[369:PEOPHO]2.0.CO;2
- Rostás M., Tautz J.Ü. 2010. Ants as pollinators of plants and the role of floral scents. In: Z. Dubinsky, J. Seckbach (Eds.): *All Flesh is Grass*. Dordrecht: Springer. P. 149–161. DOI: 10.1007/978-90-481-9316-5_6
- Schiestl F.P., Glaser F. 2012. Specific ant-pollination in an alpine orchid and the role of floral scent in attracting pollinating ants. *Alpine Botany* 122(1): 1–9. DOI: 10.1007/s00035-011-0098-0

- Serebryakova T.I. (Ed.). 1977. *Coenopopulations of plants (development and relationships)*. Moscow: Nauka. 182 p. [In Russian]
- Serebryakova T.I., Sokolova T.G. (Eds.). 1988. *Coenopopulations of plants (essays on population biology)*. Moscow: Nauka. 131 p. [In Russian]
- Shefferson R.P., Jacquemyn H., Kull T., Hutchings M.J. 2020. The demography of terrestrial orchids: life history, population dynamics and conservation. *Botanical Journal of the Linnean Society* 192(2): 315–332. DOI: 10.1093/botlinnean/boz084
- Uranov A.A., Serebryakova T.I. (Eds.). 1976. *Coenopopulations of plants (basic concepts and structure)*. Moscow: Nauka. 217 p. [In Russian]
- Vakhrameeva M.G. 2000. Genus *Dactylorhiza*. In: V.N. Pavlov (Eds.): *Biological Flora of the Moscow Region*. Vol. 14. Moscow: Grif & K. P. 55–86. [In Russian]
- Vakhrameeva M.G. 2006. Ontogeny and population dynamics of *Dactylorhiza fuchsii* (Orchidaceae). *Botanicheskii Zhurnal* 91(11): 1683–1695. [In Russian]
- Vakhrameeva M.G., Tatarenko I.V., Varlygina T.I., Torosyan G., Zagulskii M.N. 2008. *Orchids of Russia and Adjacent Countries (within the Borders of the Former USSR)*. Ruggell: A.R.G. Ganter Verlag. 690 p.
- Vallius E. 2000. Position-dependent reproductive success of flowers in *Dactylorhiza maculata* (Orchidaceae). *Functional Ecology* 14(5): 573–579. DOI: 10.1046/j.1365-2435.2000.t01-1-00450.x
- Whigham D.F., Willems J.H. 2003. Demographic studies and life-history strategies of temperate terrestrial orchids as a basis for conservation. In: K.W. Dixon, S.P. Kell, R.L. Barrett, P.J. Cribb (Eds.): *Orchid Conservation*. Kota Kinabalu: Natural History Publications (Borneo). P. 138–158.
- Wraith J., Norman P., Pickering C. 2020. Orchid conservation and research: An analysis of gaps and priorities for globally Red Listed species. *Ambio* 49(10): 1601–1611. DOI: 10.1007/s13280-019-01306-7
- Zlobin Yu.A. 2009. *Population Ecology of Plants: A Modern Condition, Points of Growth*. Sumy: Universitetskaya Kniga. 263 p. [In Russian]
- Zlobin Yu.A., Sklyar V.G., Klimenko A.A. 2013. *Populations of rare plant species: Theoretical bases and methodology of study*. Sumy: Universitetskaya Kniga. 439 p. [In Russian]

POPULATION DYNAMICS AND SEED PRODUCTIVITY OF *DACTYLORHIZA MACULATA* (ORCHIDACEAE) POPULATION IN THE KOMI REPUBLIC (EUROPEAN RUSSIA) AS A RESPONSE TO THE EFFECTS OF WEATHER FACTORS

Irina A. Kirillova , Dmitriy V. Kirillov 

Institute of Biology of the Komi Scientific Centre, Ural Branch of RAS, Russia

*e-mail: kirillova_orchid@mail.ru

Conservation of biodiversity is the most important problem at present time. One of its important tasks is a preserving of selected species and groups of plants. The Orchidaceae family, despite its high species diversity, is one of the most threatened groups of flowering plants in the world, which is caused by peculiarities of their biology and ornamental properties. One of the priorities in the study and conservation of Orchidaceae is long-term monitoring studies. This paper presents results of a nine-year study of the population of a rare orchid, *Dactylorhiza maculata*, in the Komi Republic (north-east of European Russia). The morphological features of plants and seeds, the number and structure of population and the reproductive success have been studied. It was revealed that the height of the *Dactylorhiza maculata* shoots is influenced by the weather conditions of the current growing season, while the number of leaves and flowers is influenced by the conditions of the previous year. The number of reproductive shoots in the *Dactylorhiza maculata* population is positively correlated with the temperature in July of the previous growing season. The fruit set varied between 26.0% and 73.7% during various study years. A significant positive correlation was found between the seed size and the precipitation amount at the mid-July of the current growing season. The average seed number was 3865 per fruit (by changing between 2557 and 4808 seeds in various study years). The real seed productivity was 32 761 seeds (with changes from 17 830 seeds to 41 548 seeds). A positive correlation was observed between the size of flowers and the number of seeds per fruit; these parameters positively correlate with the precipitation amount at the beginning of the growing season. The presence of juvenile individuals (from 10.8% to 24.2%) in all study years indicates the successful seed reproduction in the studied *Dactylorhiza maculata* population.

Key words: fruit set, monitoring, orchid, population structure, seed productivity