

# *CALYPSO BULBOSA* (ORCHIDACEAE) НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА (РЕСПУБЛИКА КОМИ, РОССИЯ): СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ И СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ

И. А. Кириллова\*<sup>ID</sup>, Д. В. Кириллов<sup>ID</sup>

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Россия

\*e-mail: kirillova\_orchid@mail.ru

Поступила: 22.11.2022. Исправлена: 15.02.2023. Принята к опубликованию: 03.03.2023.

Виды семейства Orchidaceae являются одними из самых уязвимых представителей мировой флоры. Для успешного сохранения этих растений необходимы всесторонние исследования их биологии и экологии. Особенно ценны в этом отношении долгосрочные демографические исследования. В статье представлены результаты многолетних наблюдений за двумя популяциями *Calypso bulbosa*, редкой орхидеи, включенной в Красную книгу Российской Федерации, на северной границе ее ареала, на территории Республики Коми (северо-восток Европейской России). Изучено сезонное развитие, онтогенез, численность и структура популяций, репродуктивный успех вида. Выявлено влияние погодных факторов на особенности прохождения малого и большого жизненного цикла этого вида. Популяции *C. bulbosa*, расположенные в разных биотопах, отличаются по ряду признаков (численности, пространственному размещению растений, их размерам, числу генеративных особей). Основное влияние на это оказывают условия освещения. Завязываемость плодов этого вида на северной границе ареала довольно низкая (28.4%), что компенсируется образованием огромного числа мельчайших ( $0.68 \times 0.11$  мм) семян. На эффективность опыления влияет температура начала вегетационного периода и осадки второй декады июня, а также время цветения. Выявлена закономерность – при ухудшении условий произрастания (более северные или затененные местообитания) происходит увеличение индекса семени, семена удлиняются, что обеспечивает им лучшую летучесть и увеличивает шансы достичь благоприятных мест для прорастания. В одной коробочке *C. bulbosa* содержится в среднем 19 900 семян, реальная семенная продуктивность генеративного растения – 6500 семян. Семенная продуктивность вида сильно варьирует по годам и зависит от погодных условий первой декады июня. Присутствие ювенильных особей (от 3.3% до 41.4%) во все годы изучения в обеих популяциях свидетельствует об успешном семенном размножении, которое, наряду с вегетативным возобновлением, обеспечивает устойчивое существование популяций вида на северной границе ареала.

**Ключевые слова:** влияние климата, завязываемость плодов, мониторинг, орхидные, репродуктивный успех

## Введение

Сохранение биоразнообразия – важнейшая проблема современности. Одна из ее составляющих – сохранение отдельных видов и групп растений, при этом первостепенное внимание следует уделять тем видам, которые наиболее подвержены исчезновению (Larsen et al., 2011). Виды семейства Orchidaceae особенно чувствительны к изменениям среды обитания и первыми выпадают из состава фитоценозов при любых антропогенных нагрузках (Swarts & Dixon, 2009; Fay et al., 2015). Они являются своеобразными «индикаторами» состояния экосистем (Gale et al., 2018). Причины редкости орхидных связаны с особенностями их биологии, такими как микосимбиотрофизм, высокая специализация опыления, стенотопность и слабая конкурентоспособность, а также высокая декоративность. Несмотря на многочисленные исследования биологии орхидей (Swarts & Dixon, 2009; McCormick & Jacquemyn, 2014; Rasmussen et al., 2015; Bohman et al., 2016; Fay,

2018; McCormick et al., 2018), информации по отдельным видам до сих пор недостаточно.

В данной работе представлены результаты многолетних наблюдений за двумя популяциями *Calypso bulbosa* (L.) Oakes, редкой орхидеи, включенной в Красную книгу Российской Федерации (2008), на северной границе ее ареала (на территории Республики Коми). Целью работы стала оценка современного состояния этих популяций и выявление особенностей биологии вида (сезонное развитие, онтогенез, численность и структура популяций, репродуктивный успех) на северной границе ареала.

## Материал и методы

*Calypso bulbosa* (рис. 1) – многолетнее травянистое зимнезеленое короткокорневищно-клубнелуковичное растение (Татаренко, 1996). Вид имеет голарктический ареал. По территории Республики Коми проходит северная граница его распространения. Произрастает в хвойных зеленомошных лесах с достаточным увлажнением, в

районах распространения карбонатных и других богатых кальцием и магнием пород. Размножается как семенным, так и вегетативным способом (Куликов, 1997). Вид безнектарный, опыляется шмелями. При этом молодые неопытные насекомые обманываются в первичной аттракции и посещают цветки орхидеи (Mosquin, 1970; Boyden, 1982; Alexandersson & Ågren, 1996; Argue, 2012; Tuomi et al., 2015).

Исследования проводили в 2016–2022 гг. в двух популяциях на юге Республики Коми. Первая популяция (ЦП 1) располагалась в еловом травяно-кустарничково-зеленомошном лесу в пойме ручья Убшор (61.5360° N, 50.6040° E), вторая (ЦП 2) – в сосновом травяно-кустарничково-зеленомошном лесу в окрестностях пос. Нювчим (61.4020° N, 50.7150° E).

В качестве меры освещенности на участках произрастания *C. bulbosa* использовали показатель степени затенения «canopy closure» (Jennings et al., 1999; Kirillova & Kirillov, 2019). Для ее измерения использовали метод анализа цифровых полусферических фотоснимков, полученных при использовании 180° сверхширокоугольного объектива Fish-eye (Anderson, 1964; Mitchell & Whitmore, 1993; Mailly et al., 2013). Снимки делали фотокамерой Canon D60 (Canon Inc., Япония) с фотообъективом «Sigma AF» EX DG Fish-eye (Sigma Co, Япония). Полученные снимки обработаны средствами графического пакета Gimp 2.8.

Пространственное картографирование группировок вида в границах популяций выполняли

методом одной базисной точки (Панченко, 2011). За базис принимали четко различимый на местности ориентир, расположенный в непосредственной близости к участку расположения популяции и с помощью приемника Glonass/GPS фиксировали его географические координаты. При групповом характере произрастания растений измеряли магнитный азимут и расстояние от базиса до центра группировки. Для определения площади группы измеряли ее максимальную длину и ширину в перпендикуляре. Для следующей группы базисной точкой служил центр предыдущей, базис переходит по цепочке. При сплошном произрастании определяли границы группировки, фиксируя магнитный азимут и расстояние до крайних особей, для этого использовали переходящую базисную точку, отмечая угловые точки на периметре участка, занятого растениями. Для измерения магнитного азимута использовали буссоль Suunto KB-20 (Финляндия) на штативе. Для измерения расстояния использовали рулетку (10 м, класс точности 2) или нитевой измеритель расстояния WalkTax (Швеция). В камеральных условиях на основании полученных данных проецировали точки центров куртин или угловые точки группировки на карту с помощью геоинформационной среды QGIS 3.0 и генерировали векторные полигональные слои для дальнейшего анализа и составления схем пространственного размещения популяций. Магнитное склонение определяли на дату проведения полевых работ с помощью сервиса NOAA Magnetic Field Calculator ([www.ngdc.noaa.gov](http://www.ngdc.noaa.gov)).



Рис. 1. *Calypso bulbosa* в Республике Коми (Европейская Россия).

Fig. 1. *Calypso bulbosa* in the Komi Republic, European Russia.

С 2016 г. в ЦП 1 и с 2018 г. в ЦП 2 заложены постоянные площадки, на которых ежегодно отмечали местоположение каждой особи, учитывали их морфологические параметры (высоту растений, размеры листа и цветка, число жилок) и онтогенетические состояния. Это позволило следить за судьбой каждой отдельной особи от появления до отмирания. В ЦП 1, где распределение растений диффузно-групповое, наблюдения проводили над 20 группами растений, а в ЦП 2, где растения распределены по площади более или менее равномерно, было заложено шесть трансект, общей площадью 77 м<sup>2</sup>.

Во время фазы плодоношения 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 ×) с цифровой видеокамерой ТС-500 (ЛОМО, Россия). Измерения проводили на цифровых фотоснимках в программе TourView (TourTek, Китай). Оценивали среднюю длину и ширину семени и зародыша и их объем (Arditti et al., 1979; Healey et al., 1980) у 40–50 семян из выборки каждого года. Для определения качества семян брали смесь семян из коробочек,

отобранных с разных растений в пределах популяции (не менее 600 семян каждый год), их просматривали под световым микроскопом МСП-2, отмечая семена с зародышем и неполноценные семена (без нормально развитого зародыша). Подсчет количества семян в коробочках проводили с применением разработанного нами метода анализа цифровых изображений семян орхидных в программном пакете ImageJ (Кириллова, Кириллов, 2017).

Температура воздуха и количество осадков на исследуемой территории, а также характеристика вегетационных периодов 2016–2022 гг. приведены в табл. 1. Температуру воздуха оценивали с помощью информации, полученной с температурных логгеров Thermochron, установленных в местах произрастания *Calypso bulbosa*. Данные по количеству осадков оценивали с помощью информации, размещенной в открытом «Массиве срочных данных об основных метеорологических параметрах на станциях России» ВНИИ Гидрометеорологической информации, МЦД (<http://aisori-m.meteo.ru>). Использовали данные по метеостанции «Сыктывкар» (международный индекс 23804) (61.67720858° N, 50.78470815° E).

**Таблица 1.** Среднесуточные температуры 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	
2016	9.5	10.8	15.4	10.6	16.4	14.7	18	18.3	18.8	18.9	17.7	13.8	1854.6
2017	2.2	4.5	4.4	10.1	13.5	11.8	14.6	18.3	17.4	14.3	15.4	14.8	1323.3
2018	2.3	8.7	8.7	7.0	13.1	19.8	17.7	20.1	18.3	15.3	14.3	12.6	1489.4
2019	8.5	10.8	10.2	12.6	11.5	14.5	15.1	14.2	14.1	9.7	12.2	10.1	1233.6
2020	7.3	10.1	10.8	15.4	13.8	10.5	21.3	19.1	17.6	13.9	11.0	13.7	1628.2
2021	6.6	16.4	11.1	13.8	16.0	22.1	18.8	19.2	14.4	16.4	19.3	12.6	1796.8
2022	4.9	7.7	7.8	15.7	13.9	12.4	17.3	20.0	17.5	18.2	15.0	15.8	1608.6
Год	Среднесуточное 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	
2016	59.4	15	95.3	17.8	6.5	26.3	18.2	35.9	16.3	31.3	81	58.7	268.8
2017	6.7	9.6	36.7	20.5	43.0	34.1	14.8	10.6	53.6	60.9	15.6	6.7	225.9
2018	6.0	18.4	27.5	35.6	30.9	9.4	46.9	39.8	0	16.2	24.3	11.4	274.5
2019	82.7	23.7	28.8	18.8	13.9	56.7	64.3	17.6	2.4	15.2	10.3	12.0	332.2
2020	14.2	19.2	33.0	10.0	13.0	17.5	1.8	17.3	39	41.8	7.2	21.5	204.6
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	214.8

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

*Note:* САТ – Sum of temperature values (°C) over the period with temperature values > 10°C; СО – Precipitation amount (mm) over the period with temperature values > 10°C.

Подготовительную обработку и анализ данных проводили в приложении Microsoft Office Excel 2010. Статистические расчеты выполнены с помощью среды R 3.4.2 (R Core Team, 2020). В тексте и таблицах приведены среднее арифметическое (M) и стандартное отклонение (SD). Проверку на нормальность распределения выборок значений морфометрических параметров растений и семян проводили с помощью W-теста Шапиро-Уилка. Для сравнения выборок использовали две группы методов: параметрические (t-критерий Стьюдента для выборок с нормальным распределением) и непараметрические (критерий Уилкоксона-Манна-Уитни для данных с отклонениями от нормального распределения).

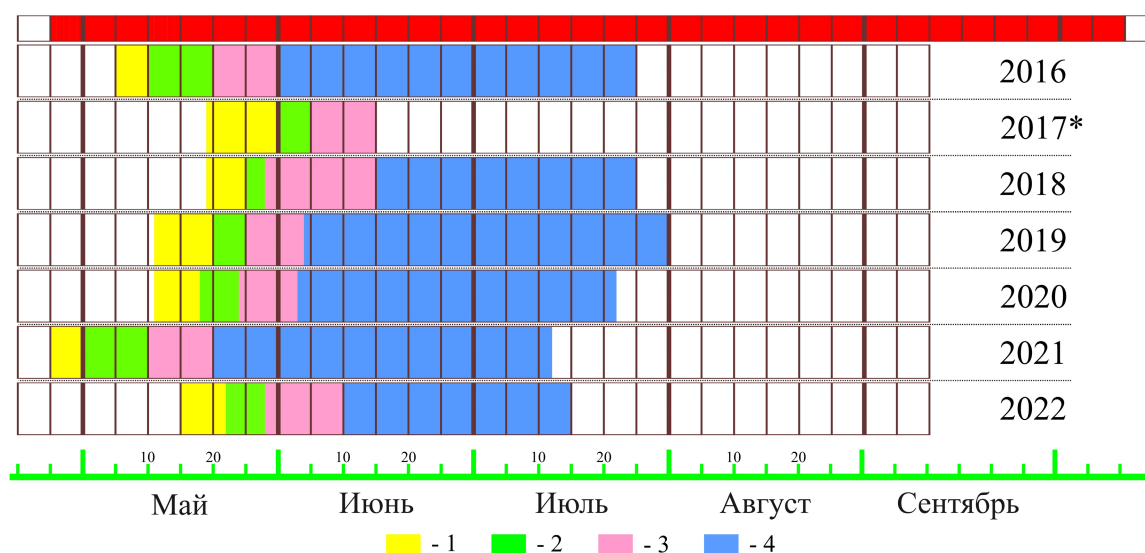
### Результаты

Наши исследования показали, что *Calypso bulbosa* в южной части Республики Коми произрастает при степени затенения от 57% до 78%. Две изученные популяции отличаются по условиям освещения. ЦП 1 характеризуется более высокой степенью затенения (74%), а в ЦП 2 данный показатель составляет 66%.

Вегетация *C. bulbosa* на исследуемой территории начинается почти одновременно со сходом снега в местах произрастания вида. По многолетним данным (2016–2022 гг.), ее начало приходится на первую-вторую декады мая, среднемноголетняя дата – 15 мая (рис. 2). Фаза цветения проходит

обычно в третьей декаде мая, но в зависимости от погодных условий может сдвигаться. Так, самое раннее цветение (вторая декада мая) отмечено в 2021 г. и связано с необычайно высокой температурой этого периода (+16.4°C). Наиболее позднее (начало июня) цветение отмечено в 2017 г. (температура второй декады мая составила +4.5°C, почва прогрелась до положительных температур только в третьей декаде мая). Фаза цветения обычно длится около десяти дней, иногда затягивается до двух недель. Известно (Proctor & Harder, 1995), что опыленные цветы этого вида завядают в течение четырех дней, а неопыленные могут оставаться в хорошем состоянии до 11 дней. В 2018 г. отмечено самое длительное цветение вида, что связано с холодным началом лета; температура первой декады июня была ниже среднемноголетней почти в два раза и составила +7°C, что, видимо, отрицательно сказалось на активности насекомых-опылителей.

После цветения зеленый лист отмирает и наблюдается перерыв в вегетации. В конце июля – августе над землей появляется зеленый лист нового годовичного прироста, с которым растение уйдет под зиму. Семена созревают и высыпаются в конце июля. К осени в цветочных почках полностью сформирована генеративная сфера растения, имеющего зеленый зимующий лист. Сроки наступления фаз в двух изученных популяциях почти не отличаются. Лишь цветение в ЦП 2 приходится на чуть более ранние даты.



**Рис. 2.** Сезонное развитие *Calypso bulbosa* в Республике Коми (Европейская Россия) в 2016–2022 гг. Каждый месяц разделен на шесть периодов по пять дней. Обозначения: \* – в 2017 г. плоды не образовались; цифрами обозначены фенологические фазы: 1 – вегетация, 2 – бутонизация II, 3 – цветение, 4 – образование плодов и распространение семян. Красным цветом показана средняя продолжительность вегетационного сезона в 2016–2022 гг.

**Fig. 2.** Seasonal development of *Calypso bulbosa* in the Komi Republic (European Russia) in 2016–2022. Each month is divided into six five-day periods. Designations: \* – in 2017, the fruits were not formed; the numbers indicate the following phenological phases: 1 – vegetation, 2 – budding II, 3 – flowering, 4 – fruiting and seeds dissemination. Average length of the thermal growing season for 2016–2022 is marked in red.

Морфометрические признаки особей разных онтогенетических состояний *Calypso bulbosa* в Республике Коми приведены в табл. 2. Генеративные особи этого вида в регионе очень близки по параметрам с растениями из Архангельской области, где средняя высота составляет 8.8–10.6 см, длина листа – 3.8 см, ширина – 2.2–2.4 см (Дровнина и др., 2016; Пучнина, 2017).

Обобщенная по годам морфометрическая характеристика двух изученных популяций вида приведена в табл. 3. Генеративные растения *C. bulbosa*, произрастающие в разных условиях, статистически достоверно отличаются друг от друга. В ЦП 1 они крупнее по всем параметрам.

Характер произрастания растений в ЦП 1 можно охарактеризовать как групповой. Растения расположены здесь отдельными куртинами на расстоянии друг от друга. В ходе работ по пространственному картографированию популяции было выявлено 49 отдельных куртин, насчитывающих от 1 до 39 растений на площади в 30 000 м<sup>2</sup> (рис. 3). Общая численность популяции, оцененная в 2021 г., составила 380 растений. В ЦП 2 растения распространены более или менее равномерно на площади около 1800 м<sup>2</sup> (рис. 3); общая численность этой популяций – около 1000 особей при средней плотности размещения 0.60 ± 0.17 экземпляров на 1 м<sup>2</sup>.

**Таблица 2.** Морфометрические параметры особей разных онтогенетических состояний *Calypso bulbosa* в Республике Коми (Европейская Россия)

**Table 2.** Morphometric parameters of *Calypso bulbosa* individuals at various ontogenetic states in the Komi Republic, European Russia

Признак	Онтогенетическое состояние			
	Ювенильное	Иматурное	Взрослое вегетативное	Генеративное
	n = 70	n = 70	n = 90	n = 510
Число жилок, шт.	(2)4–6	8–10	12–22	14–26
Длина листа, см	1.81 ± 0.65	2.92 ± 0.62	3.82 ± 0.74	4.47 ± 0.82
Ширина листа, см	0.77 ± 0.28	1.36 ± 0.26	2.03 ± 0.46	2.70 ± 0.61
Длина черешка листа, см	1.72 ± 0.62	2.10 ± 0.74	2.60 ± 30.84	1.84 ± 0.67
Высота растения, см	–	–	–	10.80 ± 2.38
Длина верхнего лепестка цветка, см	–	–	–	1.89 ± 0.27
Длина бокового лепестка цветка, см	–	–	–	1.85 ± 0.24
Длина губы, см	–	–	–	1.95 ± 0.19
Ширина губы, см	–	–	–	1.01 ± 0.15

**Таблица 3.** Морфометрические параметры растений двух популяций *Calypso bulbosa* в Республике Коми, Европейская Россия

**Table 3.** Morphometric parameters of *Calypso bulbosa* individuals in the two studied populations in the Komi Republic, European Russia

Признак	ЦП 1	ЦП 2
Высота растения, см	11.19 ± 2.29 (5.0–19.0)	10.07 ± 2.38 (3.0–16.0)**
Длина черешка листа, шт.	1.99 ± 0.68 (0.5–4.5)	1.53 ± 0.53 (0.5–4.0)**
Длина листа, см	4.64 ± 0.83 (2.3–7.0)	4.13 ± 0.69 (2.3–5.8)**
Ширина листа, см	2.81 ± 0.60 (1.8–6.0)	2.47 ± 0.54 (1.2–4.8)**
Длина верхнего лепестка, см	1.91 ± 0.27 (1.2–2.9)	1.85 ± 0.27 (1.2–2.5)
Длина бокового лепестка, см	1.87 ± 0.25 (1.2–2.6)	1.81 ± 0.23 (1.2–2.5)*
Длина губы, см	1.96 ± 0.19 (1.2–2.5)	1.91 ± 0.19 (1.5–2.4)**
Ширина губы, см	1.04 ± 0.15 (0.7–1.5)	0.98 ± 0.14 (0.7–1.4)**
Длина семени, мм	0.71 ± 0.14 (0.3–1.1)	0.64 ± 0.12 (0.34–0.93)**
Ширина семени, мм	0.10 ± 0.01 (0.06–0.15)	0.11 ± 0.02 (0.07–0.17)**
Индекс семени	7.10 ± 1.57 (3.78–12.0)	5.95 ± 1.40 (2.18–9.22)**
Объем семени × 10 <sup>-3</sup> , мм <sup>3</sup>	2.06	2.07
Длина зародыша, мм	0.11 ± 0.06 (0.03–0.08)	0.10 ± 0.01 (0.07–0.14)
Ширина зародыша, мм	0.06 ± 0.01 (0.04–0.08)	0.06 ± 0.01 (0.03–0.09)
Объем зародыша × 10 <sup>-3</sup> , мм <sup>3</sup>	0.18	0.17
Доля пустого воздушного пространства в семени, %	89.48	90.79

*Примечание:* Значения приведены в формате M ± SD (min–max); M – среднее арифметическое, SD – стандартное отклонение, min – минимальное значение, max – максимальное значение; \* – p < 0.05, \*\* – p < 0.01.

*Note:* Values are presented as M ± SD (min–max); M – mean value, SD – standard deviation, min – minimal value, max – maximal value; \* – p < 0.05, \*\* – p < 0.01.

Изменения численности особей на постоянных площадках в двух изученных популяциях носили, в основном, синхронный характер (рис. 4). ЦП 1 изучали дольше, начиная с 2016 г. Численность этой популяции резко снизилась в 2018 г., что связано с деятельностью мышевидных грызунов. С 2019 г. отмечен рост численности особей в этой популяции. Численность особей ЦП 2, наблюдения за которой ведутся с 2018 г., также растет, но более медленно.

Онтогенетические спектры двух исследованных популяций во все годы изучения представлены в табл. 4. В популяциях преобладали преимущественно взрослые вегетативные, реже генеративные, особи. Только в 2018 г. в ЦП 1 максимум приходился на молодые (ювенильные) растения. Усредненный онтогенетический спектр ЦП 1 (за все время изучения) составил – 20.6:19.1:34.8:25.5 (j:im:v:g), а ЦП 2 – 7.8:10.8:48.2:33.3 (j:im:v:g). ЦП 1 отличается повышенной долей молодых (ювенильных) особей и пониженной долей генеративных.

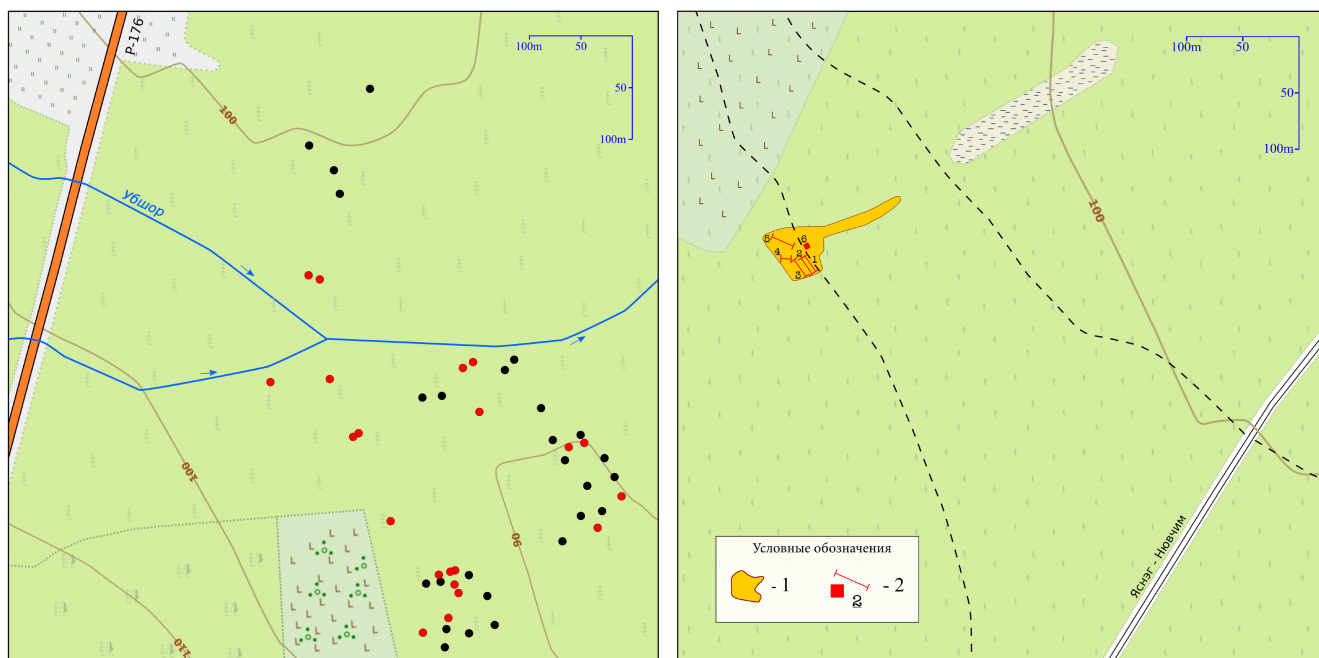
Часть генеративных растений в исследованных популяциях была повреждена весенними заморозками. Их доля варьировала в разные годы от 3% до 33%. Повреждаются цветочные стрелки или бутоны. Обнаружена отрицательная статистически достоверная коррелятивная связь между их числом и температурой воздуха первой декады

мая ( $r = -0.77$  при  $p < 0.05$ ), а также температурой почвы второй декады мая ( $r = -0.78$  при  $p < 0.05$ ).

В годы с крупными листьями в популяциях отмечено больше цветущих растений. Число генеративных растений оказалось статистически достоверно связано с длиной листа в обеих популяциях ( $r = +0.70$  при  $p < 0.10$ ).

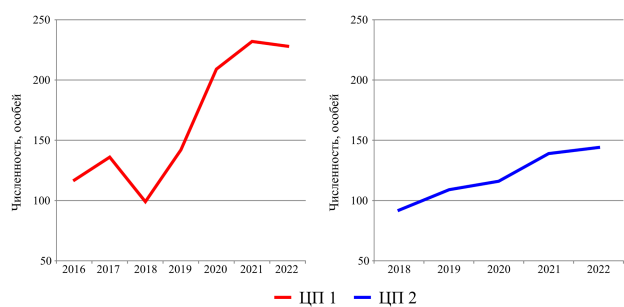
Многолетние наблюдения над маркированными особями *Calypso bulbosa* позволили выявить следующие закономерности. В ювенильном состоянии растения проводят от одного до четырех лет (большая часть (64.3%) – один год, реже – два (20.2%), три (11.9%) или четыре (3.6%) года). Часть ювенильных растений (14.6%) переходит в состояние вторичного покоя, который длится в основном год. Выходят из него чаще в таком же онтогенетическом состоянии, реже – в имматурном или взрослом вегетативном. Около 34% от всех появившихся ювенильных растений погибает через один или два года.

В имматурном онтогенетическом состоянии растения проводят один год (76%), реже два (24%) года. В состоянии вторичного покоя имматурные особи впадали реже, чем ювенильные. За период наблюдений мы обнаружили всего 2.9% таких растений. При этом чаще всего они переходили в ювенильное состояние. Около 33.5% растений этой группы погибали, не переходя в следующее онтогенетическое состояние.



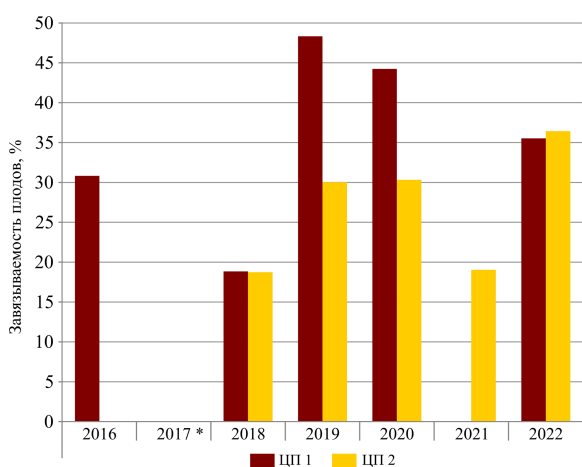
**Рис. 3.** Пространственная структура двух популяций *Calypso bulbosa* в Республике Коми (Европейская Россия). Слева – ЦП 1 (точками отмечены куртины *C. bulbosa*; красным цветом выделены участки многолетних наблюдений); справа – ЦП 2 (1 – участок произрастания *C. bulbosa*, 2 – мониторинговые трансекты).

**Fig. 3.** Spatial structure of two *Calypso bulbosa* populations in the Komi Republic, European Russia. Left: population 1 (*Calypso bulbosa* clumps are marked by dots; red dots – long-term monitoring plots). Right: population 2 (1 – *C. bulbosa* population location, 2 – transects of the monitoring).



**Рис. 4.** Динамика численности *Calypso bulbosa* на постоянных площадках в двух популяциях в 2016–2022 гг. в Республике Коми (Европейская Россия).

**Fig. 4.** Dynamics of the population size of *Calypso bulbosa* in 2016–2022 (data from permanent plots) in the Komi Republic, European Russia.



**Рис. 5.** Завязываемость плодов *Calypso bulbosa* в двух популяциях в 2016–2022 гг. в Республике Коми (Европейская Россия). По оси X – годы изучения, по оси Y – завязываемость плодов, в % (\* – в 2017 г. плоды не завязались).

**Fig. 5.** Fruit set of *Calypso bulbosa* in the studied populations in 2016–2022 in the Komi Republic, European Russia. Designations: X-axis – years of the study, Y-axis – fruit set, %; \* – no fruits were formed in 2017.

Во взрослом вегетативном состоянии растения находятся один год (52%), реже – дольше (два (34.9%), три (11.2%), четыре (1.8%) года). Из этой группы всего 5% растений за период наших наблюдений переходили в состояние вторичного покоя, которое длилось один, реже два года; растения оставались в том же онтогенетическом состоянии. Около 18% особей, находящихся во взрослом вегетативном состоянии, отмирают.

В генеративном состоянии растения проводили от одного до пяти лет. Часто после цветения растение отдыхает один год (в виде взрослой вегетативной особи), потом опять цветет. Не отмечено случаев перехода генеративных растений в состояние вторичного покоя; после последнего цветения растения отмирают.

Средняя завязываемость плодов *Calypso bulbosa* на территории исследования составила 28.4%. Данный показатель варьировал в двух популяциях в разные годы изучения от 0% до 48.3% (рис. 5). Наиболее низкие показатели отмечены в 2017 и 2018 гг. В ЦП 1 в 2017 г. не завязалось ни одного плода. Обнаружена отрицательная статистически достоверная коррелятивная связь между эффективностью опыления и осадками второй декады июня ( $r = -0.90$  при  $p < 0.05$ ). В 2017 г. вторая декада июня была самой сырой за все время наблюдений, когда выпало 43 мм осадков (табл. 1). Кроме того, 2017 и 2018 гг. характеризовались самым холодным началом вегетационного периода (табл. 1).

**Таблица 4.** Онтогенетический спектр популяций *Calypso bulbosa* в 2016–2022 гг. в Республике Коми (Европейская Россия)  
**Table 4.** Ontogenetic spectrum of *Calypso bulbosa* populations in 2016–2022 in the Komi Republic, European Russia

Популяция	Год	Доля особей разных онтогенетических состояний, %			
		j	im	v	g
ЦП 1	2016	6.0	14.5	36.8	42.7
	2017	19.1	22.1	30.9	27.9
	2018	41.4	23.2	26.3	9.1
	2019	20.4	26.1	34.5	19.0
	2020	20.1	26.3	34.9	18.7
	2021	19.8	14.7	35.8	29.7
	2022	17.1	7.0	44.7	31.1
ЦП 2	2018	3.3	9.8	35.9	51.1
	2019	10.1	12.8	51.4	25.7
	2020	7.8	15.5	45.7	31.0
	2021	12.2	11.5	46.0	30.2
	2022	5.6	4.2	61.8	28.5

Примечание: j – ювенильные особи, im – имматурные особи, v – вегетативные особи, g – генеративные особи.  
 Note: j – juvenile individuals, im – immature individuals, v – vegetative individuals, g – generative individuals.

Семена *Calypso bulbosa* – узкие, вытянутые (индекс семени: 6.46), веретеновидные, светло-коричневого цвета (рис. 6). Длина их в регионе составляет  $0.68 \pm 0.13$  мм, ширина –  $0.11 \pm 0.02$  мм, средний объем –  $2.06 \times 10^{-3}$  мм<sup>3</sup>. Зародыш в семенах *C. bulbosa* округлой формы, в среднем 0.10 мм длиной и 0.06 мм шириной (объем:  $0.17 \times 10^{-3}$  мм<sup>3</sup>); заканчивается сужающимся «хвостиком», в среднем,  $0.08 \pm 0.01$  мм длиной. Для образцов из Республики Карелия приведены подобные размеры зародыша этого вида:  $0.108 \times 0.067$  мм (Виноградова, Пегова, 2007). В семенах американских клонов *C. bulbosa* из Калифорнии и Колорадо зародыш крупнее:  $0.12 \times 0.08$  мм, объемом  $0.40 \times 10^{-3}$  мм<sup>3</sup> (Arditti et al., 1980).

Морфометрические параметры семян в двух популяциях в разные годы изучения приведены в табл. 5. По годам больше варьирует размер семян. Размер зародыша почти не изменяется. Наиболее мелкие семена в обеих популяциях отмечены в 2020 и 2022 гг. Возможно, это связано с тем, что вегетационные периоды этих лет характеризовались очень сухим началом июля, на который приходится фаза формирования семян. В первой декаде июля выпало 0.7–1.8 мм осадков (среднегодовое значение для этого периода составляет 25 мм).

Усредненные размеры семян двух изученных популяций *C. bulbosa* приведены в табл. 3. Объемы семян и зародышей не отличаются. Значимо различается лишь форма семян: в ЦП 1 они более длинные и узкие (индекс семени: 7.10), а в ЦП 2 – более короткие и широкие (индекс семени: 5.95).

Среднее число семян в коробочке *Calypso bulbosa* в Республике Коми –  $19\,989 \pm 1954$  шт., минимальное – 5028, максимальное – 47 813 семян. Для Северной Америки, по данным разных авторов, приводится от 5067–16 870 (Proctor & Harder, 1994) до 10 000–20 000 семян в коробочке (Kershaw et al., 1998). Для северо-запада России указывается от 5638 (Блинова, 2009б) до 9500 семян (Воробьева и др., 1994), для Пермского края – 6437 шт. (Шибанова, Долгих, 2010).

Семенная продуктивность в двух популяциях в разные годы изучения приведена в табл. 6. Число семян в коробочке в ЦП 1 варьирует от 8500 шт. до 25 000 шт. в зависимости от года наблюдений. В ЦП 2 этот показатель варьирует от 13 900 шт. до 27 000 шт. В обеих популяциях обнаружена достоверная положительная корреляционная связь между числом семян в ко-

робочке и температурой первой декады июня, а в ЦП 2 – также и отрицательная достоверная корреляционная связь с осадками этого периода ( $r = -0.91$ , при  $p < 0.05$ ). Максимальное число семян в обеих популяциях отмечено в 2020 г.

Часть семян в коробочке являются неполноценными, так как не содержат нормально развитого зародыша (рис. 6b). Доля таких семян невелика: в среднем 1.8% (варьирует от 0.8% до 6.8% в разные годы исследования) (табл. 5). Среднее значение реальной семенной продуктивности коробочки вида на территории исследования (с учетом неполноценных семян) – 19 689 шт. В Северной Америке этот показатель составил 4909–15 720 семян (Proctor & Harder, 1994).

Средняя реальная семенная продуктивность генеративного растения в регионе ((число полноценных семян в коробочке  $\times$  процент плодообразования ЦП)/100) составил  $6458 \pm 955$  шт. В изученных популяциях она варьирует по годам от 2500 семян до 11 000 семян. Наибольшие показатели реальной семенной продуктивности отмечены в 2020 и 2022 гг. Эти годы характеризовались и минимальными размерами семян (табл. 5).

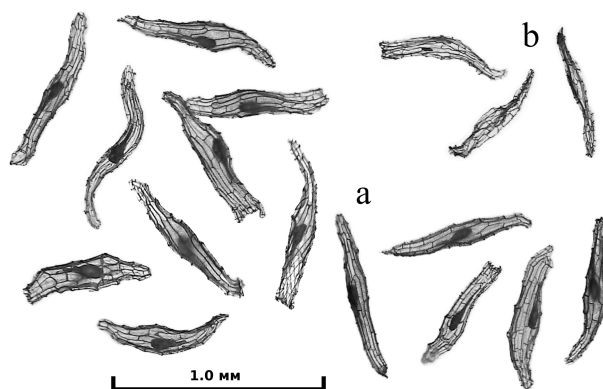
### Обсуждение

Изученные нами популяции *Calypso bulbosa* в Республике Коми, несмотря на довольно близкое расположение, отличаются целым рядом факторов, и прежде всего – доступностью света. Это оказывает влияние на габитус растений. Адаптивным ответом на более слабое освещение в ЦП 1 стало увеличение размеров растений и площади листьев для увеличения поверхности улавливания света. Подобная закономерность отмечена и для другого представителя семейства Orchidaceae в Республике Коми, *Cypripedium calceolus* (Kirillova & Kirillov, 2021). Уменьшение доступности света приводит к увеличению инвезтиций в вегетативный рост.

Разница в степени затенения сказывается и на пространственном расположении растений. Для сомкнутого лесного сообщества, елового травяно-кустарничково-зеленомошного леса (ЦП 1) характерно групповое (куртинное) размещение, где растения занимают более освещенные участки с «окнами» в древесном пологе. Особи *Calypso bulbosa* сгруппированы здесь в небольшие куртины, которые находятся на расстоянии друг от друга. Для более светлого местообитания (ЦП 2) характерен бо-



лее или менее сплошной вариант размещения растений, когда они занимают всю пригодную территорию. Данный массив соснового травяно-кустарничково-зеленомошного леса представляет собой благоприятные условия для произрастания *C. bulbosa*, популяция которой достигает здесь 1000 особей. Это довольно высокая численность для этого вида. Обычно его популяции малочисленны, насчитывая несколько десятков особей, реже – до 300 растений (Блинова, 2009а; Abeli et al., 2013; Vozic, 2015; Дровнина и др., 2016; Пучнина, 2017). Довольно крупная популяция *C. bulbosa* (около 1000 особей) отмечена на Среднем Урале, в похожем местообитании – сосновом травяно-зеленомошном лесу (Куликов, 1997).



**Рис. 6.** Семена *Calypso bulbosa* в Республике Коми (Европейская Россия). Обозначения: а – нормальные семена, b – неполноценные семена.

**Fig. 6.** *Calypso bulbosa* seeds in the Komi Republic, European Russia. Designations: a – normal seeds, b – defective seeds.

**Таблица 5.** Морфометрическая характеристика семян *Calypso bulbosa* в двух популяциях в 2016–2022 гг. в Республике Коми (Европейская Россия)

**Table 5.** Morphometric characteristics of *Calypso bulbosa* seeds in two populations in 2016–2022 in the Komi Republic, European Russia

ЦП	Год	Семя				Доля семян без зародыша, %
		Длина, мм (M ± SD)	Ширина, мм (M ± SD)	Индекс (M)	Объем × 10 <sup>-3</sup> , мм <sup>3</sup> (M)	
ЦП 1	2016	0.79 ± 0.14	0.11 ± 0.01	7.47	2.46	0.8
	2019	0.78 ± 0.09	0.11 ± 0.01	7.23	2.52	1.0
	2020	0.69 ± 0.09**	0.10 ± 0.01**	6.88	1.91**	1.0
	2022	0.61 ± 0.15*	0.09 ± 0.01**	6.82	1.35**	1.3
ЦП 2	2018	0.64 ± 0.11	0.12 ± 0.01	5.61	2.34	1.0
	2019	0.72 ± 0.09**	0.11 ± 0.01**	6.85**	2.22	6.8
	2020	0.65 ± 0.07**	0.11 ± 0.01	6.09**	2.01	1.8
	2021	0.63 ± 0.12	0.12 ± 0.02**	5.37*	2.37**	0.8
	2022	0.56 ± 0.13*	0.10 ± 0.01**	5.86	1.40**	1.6
ЦП	Год	Зародыш				Доля пустого воздушного пространства в семени, %
		Длина, мм (M ± SD)	Ширина, мм (M ± SD)	Индекс (M)	Объем × 10 <sup>-3</sup> , мм <sup>3</sup> (M)	
ЦП 1	2016	0.10 ± 0.01	0.05 ± 0.01	1.91	0.14	93.9
	2019	0.11 ± 0.01*	0.06 ± 0.01**	1.84	0.21**	90.9**
	2020	0.10 ± 0.01**	0.06 ± 0.01*	1.84	0.17**	90.5
	2022	0.12 ± 0.01	0.05 ± 0.01	2.25	0.19	82.6**
ЦП 2	2018	0.10 ± 0.01	0.05 ± 0.01	1.96	0.15	92.9
	2019	0.10 ± 0.01	0.05 ± 0.01	1.99	0.15	92.8
	2020	0.11 ± 0.01	0.06 ± 0.01**	1.88	0.19**	90.2**
	2021	0.11 ± 0.01	0.06 ± 0.01	1.78	0.21	90.8
	2022	0.10 ± 0.01*	0.05 ± 0.01**	1.87	0.15**	87.2*

Примечание: M – среднее арифметическое, SD – стандартное отклонение; \* – p < 0.05, \*\* – p < 0.01.

Note: M – mean value, SD – standard deviation; \* – p < 0.05, \*\* – p < 0.01.

**Таблица 6.** Семенная продуктивность *Calypso bulbosa* в двух популяциях в 2016–2022 гг. в Республике Коми (Европейская Россия)

**Table 6.** Seed set of *Calypso bulbosa* in two populations in 2016–2022 in the Komi Republic, European Russia

ЦП	Год	Число семян в коробочке, шт.	Реальная семенная продуктивность плода, шт.	Реальная семенная продуктивность растения, шт.
ЦП 1	2016	8472 (5028–11014)	8404	2589
	2019	16 262 (11 640–20 884)	16 099	7776
	2020	25 158 (16 300–47 813)	24 906	11 009
	2022	22 511 (15 484–26 390)	22 218	7888
ЦП 2	2018	13 891 (11 740–15 153)	13 752	2572
	2019	17 685 (17 114–18 256)	16 482	4945
	2020	27 044 (20 576–33 512)	26 557	8047
	2021	25 877 (10 534–43 676)	25 670	4877
	2022	23 493 (18 525–27 868)	23 117	8415

Примечание: Значения приведены в формате M (min–max); M – среднее арифметическое, min – минимальное значение, max – максимальное значение.

Note: Values are presented as M (min–max); M – mean value, min – minimal value, max – maximal value.

Изменения численности особей в двух популяциях *Calypso bulbosa* по годам носили в основном синхронный характер. Однако на численность ЦП 1 оказывал влияние дополнительный фактор, который отсутствует в ЦП 2 – деятельность мышевидных грызунов (полевок), численность которых в еловых лесах значительно выше, чем в сосновых. Это обусловлено тем, что в ельниках складываются более благоприятные условия для данной группы животных ввиду лучших защитных условий и значительно большей и разнообразной кормовой базы (Бобрецов и др., 2005). В 2017 г. на территории Республики Коми наблюдался пик численности мышевидных грызунов (Бобрецов и др., 2020), а в 2018 г. в ЦП 1 численность растений снизилась на 27%. На многих постоянных площадках были съедены клубнелуковицы, отмечены многочисленные норы и поковки грызунов в местах произрастания *C. bulbosa* рядом с мониторинговыми метками растений. Факты повреждения подземных частей *C. bulbosa* мышевидными грызунами отмечены и в других точках его ареала (Куликов, 1997; Жирнова, Тляубаева, 2012).

Изучение характеристик онтогенеза *Calypso bulbosa* в разных частях ареала (Куликов, 1997; Быченко, 2004; Блинова, Куликов, 2006) выявило интересную особенность – размеры листьев и число жилок различаются в разных районах. Наши данные по периодизации онтогенеза близки к показателям, приведенным для северной границы ареала (Мурманская область, Россия), но отличаются от соответствующих показателей из более южных частей ареала (Блинова, Куликов, 2006). Так, ювенильные особи в Республике Коми, так же, как и в Мурманской области имеют 4–6 жилок, а в Свердловской области (южная граница ареала) – 9–10 жилок. В Республике Коми способность к цветению приобретают особи с 14 жилками на листе, однако большинство генеративных растений имеет лист с 18 жилками. В Мурманской области растение может перейти в генеративную фазу, имея 12 жилок на листе, а на Среднем Урале отмечено, что 16 жилок – минимальное число у цветущего растения (Блинова, Куликов, 2006).

Многолетние наблюдения над маркированными особями позволили выявить основные показатели динамики популяций и длительность нахождения особей в разных стадиях онтогенеза. За период наблюдений в обеих популяциях преобладали взрослые растения, что характерно для *Calypso bulbosa* и в других частях ареала (Куликов, 1997; Дровнина и др., 2016; Пучнина, 2017)

и указывает на устойчивое состояние его популяций. Ежегодно отмечались растения, находящиеся в состоянии вторичного покоя. Среди них преобладают ювенильные и иммагурные особи. Пребывание в состоянии вторичного покоя, которое длится обычно один год, может сопровождаться как переходом в следующее онтогенетическое состояние, так и омоложением.

Доля генеративных растений меньше в ЦП 1, что, возможно, связано с меньшей доступностью света в данном местообитании (степень затенения 74% в ЦП 1 против 65% в ЦП 2). Исследования по другим видам Orchidaceae показали, что недостаток света часто отрицательно сказывается на цветении растений (Brzosko, 2002; Jacquemyn et al., 2010; Brzosko et al., 2017; Kirillova & Kirillov, 2021), включая и *Calypso bulbosa* (Abeli et al., 2013). На численность цветущих растений отрицательное влияние также оказывают заморозки (низкие температуры) в начале мая. Кроме того, цветение *C. bulbosa* оказалось положительно связанным с площадью листа текущего вегетационного периода. Такая закономерность отмечена для вида и в Северной Америке (Bozic, 2015).

Завязываемость плодов *Calypso bulbosa* на территории исследования довольно низкая (28.4%), что характерно для этого вида и в других частях ареала: 6–43% в Архангельской области (Пучнина, Захарченко, 1994), 14–25% на Южном Урале (Куликов, 1995), 34% в Швеции (Alexandersson & Ågren, 1996). Невысокая эффективность опыления свойственна большинству безнектарных видов Orchidaceae (Neiland & Wilcock, 1998; Kindlmann & Jersáková, 2006; Кириллова, Кириллов, 2021). Выявлено, что на данный показатель отрицательное воздействие оказывают низкие температуры в период цветения *C. bulbosa* и осадки во второй половине июня (время формирования коробочек). Влияние температуры описано и другими исследователями. Например, в Финляндии шмели посещали растения этого вида только при температуре выше 14°C (Tuomi et al., 2015).

Кроме того, на эффективность опыления *Calypso bulbosa* влияет время ее цветения. Позднее и кратковременное цветение вида уменьшает посещаемость растений опылителями (Internicola & Harder, 2012). Это связано с тем, что опыление безнектарных видов Orchidaceae осуществляется, в основном, недавно появившимися неопытными шмелями, которые пробуют небольшое количество цветов без нектара прежде,

чем научиться искать более выгодные источники пищи (Smithson & Gigord, 2003). После первых посещений шмели, привлеченные эффектными цветами, учатся избегать цветов без нектара. Посещение их происходит еще реже, когда начинают цвести другие полезные виды. В наших исследованиях также отмечено негативное влияние позднего цветения на завязываемость плодов *C. bulbosa*. Самые низкие показатели эффективности опыления отмечены в годы с наиболее поздним цветением растений (2017 и 2018 гг.).

В Республике Карелия семена этого вида такой же ширины, как на территории нашего исследования, но более длинные (0.80 мм), соответственно с большим (7.0) индексом семени (Виноградова, Пегова, 2007). Значения средней длины семян *Calypso bulbosa* в Калифорнии (США) – 0.72 мм. Семена американских образцов более широкие – 0.14 мм, с меньшим индексом семени (5.14) и большим объемом семени ( $3.69 \times 10^{-3} \text{ мм}^3$ ) (Arditti et al., 1980; Arditti & Ghani, 2000). Для Предуралья приводятся следующие размеры семян:  $0.92 \times 0.15$  мм (индекс семени: 6.13) (Шибанова, Долгих, 2010). Выявлена тенденция удлинения семян (увеличение индекса семян, который обуславливает их летучесть) по направлению от южной части ареала вида на север (от 5.1 в Калифорнии до 7.0 в Республике Карелия). Такая же закономерность отмечена при увеличении степени затенения. Так, в ЦП 1 индекс семени больше, чем в ЦП 2. Рассеивание семян у *C. bulbosa* ограничено из-за низкорослости особей и слабых воздушных потоков в лесных сообществах, где данный вид встречается; при этом семена чаще оседают рядом с материнским растением (Alexandersson & Ågren, 2000). По мере ухудшения условий для произрастания *C. bulbosa* (более северные местообитания или меньшая доступность света в темнохвойных насаждениях с высокой сомкнутостью лесного полога) происходит удлинение семян. Увеличенная длина семени уменьшает скорость падения, улучшает эффект планирования и увеличивает вероятность того, что семя будет переноситься даже самыми слабыми потоками воздуха (Shimizu et al., 2012), характерными для густых лесных насаждений с высокой сомкнутостью полога. Удлиненные семена рассеиваются на более дальние расстояния (Eriksson & Kainulainen, 2011), что увеличивает шансы достичь благоприятных мест для прорастания.

Семенная продуктивность *Calypso bulbosa* значительно варьирует по ареалу вида, и в Республике Коми выявлены одни из самых высоких ее показателей. Отмечена изменчивость

семенной продуктивности по годам, что характерно и для других видов орхидных (Neiland & Wilcock, 1995; Jersáková & Kindlmann, 2004). Она зависит от погоды в первую декаду июня. Благоприятные погодные условия способствуют активности опылителей. Интересно, что в годы с наибольшей семенной продуктивностью отмечены самые мелкие семена. Подобная закономерность описана и для другого представителя семейства Orchidaceae (*Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó) на территории Республики Коми (Kirillova & Kirillov, 2022). Это связано с тем, что растение имеет ограниченные ресурсы на размножение (Eriksson & Kainulainen, 2011), которые в случае образования большого числа семян обеспечивают их формирование и созревание только при минимально возможных размерах.

На уровне популяций мерой репродуктивного успеха является количество молодых (ювенильных) растений. Ювенильные особи присутствовали в изученных популяциях *Calypso bulbosa* ежегодно; их доля варьировала от 3.3% до 41.4%. В ЦП 1 средняя доля молодых растений была выше (20.6%), чем в ЦП 2 (7.8%). Возможно, это связано с тем, что в ЦП 1 отмечены лучшие условия для развития проростков. Семена *C. bulbosa* не имеют структурных особенностей, ограничивающих прорастание, и обладают слабовыраженным покоем. Жизнеспособность семян сохраняется непродолжительное время (менее одного года). Поэтому они не способны к формированию банка семян в почве; продолжительность подземной фазы невелика (Куликов, Филиппов, 2000). Для прорастания семенам видов Orchidaceae необходима встреча с совместимым микосимбионтом, определенная температура и влажность субстрата (Rasmussen et al., 2015). Погодные условия на открытых участках зачастую более экстремальные, чем в затененных местообитаниях, особенно в начале и в конце вегетационного периода. Плотный навес может защитить растения от ночных заморозков (Langvall & Löfvenius, 2002); кроме того, здесь лучше условия увлажнения. Возможно, поэтому в более затененной ЦП 1 было отмечено больше ювенильных особей.

Для *Calypso bulbosa* характерно и вегетативное возобновление (Куликов, 1995, 1997). Оно происходит при развитии спящей почки на первом утолщенном междоузлии клубнелуковицы, не сопровождается значительным омоложением потомства и не приводит к значительному разрастанию особи.

### Заключение

Мониторинговые исследования двух популяций редкой орхидеи *Calypso bulbosa* в Республике Коми позволили выявить некоторые особенности ее биологии на северной границе ареала. Численность изученных популяций довольно высокая для этого вида; отмечена тенденция ее роста. Онтогенетические спектры популяций соответствуют базовому спектру вида, что свидетельствует об их устойчивом состоянии. Наблюдения над маркированными особями позволили выявить длительность нахождения растений в разных стадиях онтогенеза. Завязываемость плодов невысокая (28.4%), что характерно для вида и в других частях ареала. На нее отрицательно влияют низкие температуры в период цветения вида и осадки во второй половине июня. Кроме того, выявлено отрицательное влияние позднего цветения на эффективность опыления. Семенная продуктивность высокая. Одна коробочка содержит в среднем 19 900 семян, что выше, чем в других частях ареала *C. bulbosa*. Этот показатель варьирует по годам и зависит от погодных условий первой декады июня; в годы с высоким числом семян их размер уменьшается. Выявлена тенденция удлинения семян при ухудшении условий произрастания, что повышает их аэродинамические показатели (летучесть) и шанс достичь благоприятных мест для прорастания. Конечным индикатором репродуктивного успеха вида на уровне популяции является число молодых растений. Доля ювенильных особей в популяциях довольно высокая (в среднем 15.2%), что свидетельствует об успешном семенном возобновлении.

### Благодарности

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

### Литература

Блинова И.В. 2009а. Численность популяций орхидных и их динамика на северном пределе распространения в Европе // Ботанический журнал. Т. 94(2). С. 212–240.

Блинова И.В. 2009б. Оценка репродуктивного успеха орхидных за Полярным кругом // Вестник Тверского государственного университета. Серия Биология и экология. 2009б. № 12. С. 76–83.

Блинова И.В., Куликов П.В. 2006. Характеристика онтогенеза *Calypso bulbosa* (Orchidaceae) // Ботанический журнал. Т. 91(6). С. 903–916.

Бобрецов А.В., Лукьянова Л.Е., Порошин Е.А. 2005. Население мелких млекопитающих Печоро-Ильчского

го заповедника // Труды Печоро-Ильчского государственного заповедника. Вып. 14. С. 168–182.

Бобрецов А.В., Лукьянова Л.Е., Петров А.Н., Быховец Н.М. 2020. Результаты мониторинга населения мелких млекопитающих в припечорской части предгорного района Печоро-Ильчского заповедника // Труды Печоро-Ильчского государственного заповедника. Вып. 18. С. 12–23.

Быченко Т.М. 2004. Онтогенез калипсо луковичной *Calypso bulbosa* (L.) Oakes // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Т. 4. Йошкар-Ола: МарГУ. С. 196–201.

Виноградова Т.Н., Пегова А.Н. 2007. Варьирование доли беззародышевых семян у некоторых бореальных орхидных на индивидуальном и популяционном уровнях // Ботанический журнал. Т. 92(10). С. 1559–1568.

Воробьева Е.Г., Москвичева Л.А., Горохова Г.Л. 1994. Калипсо луковичная (*Calypso bulbosa* (L.) Oakes) на островах Кандалакшского залива // Растения Красных книг в заповедниках России. Москва. С. 40–45.

Дровнина С.И., Хмара К.А., Бурлаков П.С. 2016. Особенности популяции *Calypso bulbosa* (Orchidaceae) на северном краю ареала (Беломорско-Кулойское плато, бассейн р. Полта) // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. №1. С. 91–97.

Жирнова Т.В., Гляубаева Р.К. 2012. Некоторые особенности биологии *Calypso bulbosa* (Orchidaceae) в Башкирском заповеднике // Вопросы изучения биологического разнообразия и геологические памятники природы охраняемых природных территории Южного Урала. Вып. 6. Уфа. С. 64–77.

Кириллова И.А., Кириллов Д.В. 2017. Репродуктивная биология *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) на северной границе ареала (Республика Коми) // Вестник Томского государственного университета. Биология. №38. С. 68–88. DOI: 10.17223/19988591/38/4

Кириллова И.А., Кириллов Д.В. 2021. Репродуктивный успех орхидных на северном пределе их распространения (Северо-восток Европейской России) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 6(1). С. 17–27. DOI: 10.24189/ncr.2021.014

Красная книга Российской Федерации (Растения и грибы). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 855 с.

Куликов П.В. 1995. Экология и репродуктивные особенности редких орхидных Урала. Автореферат дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург. 24 с.

Куликов П.В. 1997. Биологические особенности, воспроизведение и популяционная динамика *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (Orchidaceae) на Среднем Урале // Бюллетень МОИП. Т. 102(5). С. 61–67.

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.

- 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
- Пучнина Л.В., Захарченко Ю.В. 1994. Динамика популяций *Calypso bulbosa* (L.) Оакес на северной границе ее ареала // Редкие виды растений в заповедниках. Москва. С. 49–57.
- Татаренко И.В. 1996. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Аргус. 207 с.
- Шибанова Н.Л., Долгих Я.В. 2010. Морфометрическая характеристика семян и реальная семенная продуктивность редких видов орхидных Предуралья // Вестник Пермского университета. Вып. 2. С. 4–6.
- Abeli T., Jäkäläniemi A., Wannas L., Mutikainen P., Tuomi J. 2013. Pollen limitation and fruiting failure related to canopy closure in *Calypso bulbosa* (Orchidaceae), a northern food-deceptive orchid with a single flower // Botanical Journal of the Linnean Society. Vol. 171(4). P. 744–750. DOI: 10.1111/boj.12014
- Alexandersson R., Ågren J. 1996. Population size, pollinator visitation and fruit production in the deceptive orchid *Calypso bulbosa* // Oecologia. Vol. 107(4). P. 533–540. DOI: 10.1007/BF00333945
- Alexandersson R., Ågren J. 2000. Genetic structure in the nonrewarding, bumblebee-pollinated orchid *Calypso bulbosa* // Heredity. Vol. 85(4). P. 401–409. DOI: 10.1046/j.1365-2540.2000.00777.x
- Anderson M.C. 1964. Studies of the woodland light climate: 1. The photographic computation of light conditions // Journal of Ecology. Vol. 52(1). P. 27–41. DOI: 10.2307/2257780
- Arditti J., Ghani A.K.A. 2000. Tansley Review No. 110. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications // New Phytologist. Vol. 145(3). P. 367–421. DOI: 10.1046/j.1469-8137.2000.00587.x
- 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
- Arditti J., Michaud J.D., Healey P.L. 1980. Morphometry of orchid seeds. II. Native California and related species of *Calypso*, *Cephalanthera*, *Corallorhiza* and *Epipactis* // American Journal of Botany. Vol. 67(3). P. 347–360. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1980.tb07660.x
- Argue C.L. 2012. The Pollination Biology of North American Orchids. Vol. 1: North of Florida and Mexico. New York: Springer. 228 p. DOI: 10.1007/978-1-4614-0592-4
- Bohman B., Flematti G.R., Barrow R.A., Pichersky E., Peakall R. 2016. Pollination by sexual deception – it takes chemistry to work // Current Opinion in Plant Biology. Vol. 32. P. 37–46. DOI: 10.1016/j.pbi.2016.06.004
- Boyden T.C. 1982. The pollination biology of *Calypso bulbosa* var. *americana* (Orchidaceae): initial deception of bumblebee visitors // Oecologia. Vol. 55(2). P. 178–184. DOI: 10.1007/BF00384485
- Bozic A.L. 2015. Habitat characteristics and demography of *Calypso bulbosa* and *Cypripedium arietinum* in the Grand Sable Dunes. MSc Thesis. Michigan. 67 p.
- Brzosko E. 2002. Dynamics of island populations of *Cypripedium calceolus* in the Biebrza river valley (north-east Poland) // Botanical Journal of the Linnean Society. Vol. 139(1). P. 67–77. DOI: 10.1046/j.1095-8339.2002.00049.x
- Brzosko E., Ostrowiecka B., Mirski P., Jermakowicz E., Tałałaj I., Wróblewska A. 2017. Pollinator limitation affects low reproductive success in populations of nectarless orchid in the Biebrza National Park // Acta Agrobotanica. Vol. 70(1). Article: 1706. DOI: 10.5586/aa.1706
- 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
- Fay M.F. 2018. Orchid conservation: how can we meet the challenges in the twenty-first century? // Botanical Studies. Vol. 59(16). Article: 16. DOI: 10.1186/s40529-018-0232-z
- Fay M.F., Pailler T., Dixon K.W. 2015. Orchid conservation: making the links // Annals of Botany. Vol. 116(3). P. 377–379. DOI: 10.1093/aob/mcv142
- Gale S.W., Fischer G.A., Cribb P.J., Fay M.F. 2018. Orchid conservation: bridging the gap between science and practice // Botanical Journal of the Linnean Society. Vol. 186(4). P. 425–434. DOI: 10.1093/botlinnean/boy003
- 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
- Internicola A.I., Harder L.D. 2012. Bumble-bee learning selects for both early and long flowering in food-deceptive plants // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. Vol. 279(1733). P. 1538–1543. DOI: 10.1098/rspb.2011.1849
- Jacquemyn H., Brys R., Jongejans E. 2010. Size-dependent flowering and costs of reproduction affect population dynamics in a tuberous perennial woodland orchid // Journal of Ecology. Vol. 98(5). P. 1204–1215. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2010.01697.x
- Jennings S.B., Brown N.D., Sheil D. 1999. Assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures // Forestry. Vol. 72(1). P. 59–74. DOI: 10.1093/forestry/72.1.59
- 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
- Kershaw L.J., MacKinnon A., Pojar J. 1998. Plants of the rocky mountains. Edmonton: Lone Pine Publishing. 384 p.
- 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. 2019. Effect of lighting conditions on the reproductive success of *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae, Liliopsida) // Biology Bulletin. Vol. 46(10). P. 1317–1324. DOI: 10.1134/S1062359019100157
- Kirillova I.A., Kirillov D.V. 2021. Population dynamics, reproductive success, and seasonal development of *Cypripedium calceolus* under different growing conditions as a response to weather factors // Contemporary Problems of Ecology. Vol. 14(5). P. 472–482. DOI: 10.1134/S1995425521050061
- Kirillova I.A., Kirillov D.V. 2022. Population structure and seed productivity of *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó (Orchidaceae, Liliopsida) at the northern border of its habitat // Biology Bulletin. Vol. 49(10). P. 272–292. DOI: 10.1134/S1062359022100119
- Langvall O., Löfvenius M.O. 2002. Effect of shelterwood density on nocturnal near-ground temperature, frost injury risk and budburst date of Norway spruce // Forest Ecology and Management. Vol. 168(1–3). P. 149–161. DOI: 10.1016/S0378-1127(01)00754-X
- Larsen F.W., Londoño-Murcia M.C., Turner W.R. 2011. Global priorities for conservation of threatened species, carbon storage, and freshwater services: Scope for synergy? // Conservation Letters. Vol. 4(5). P. 355–363. DOI: 10.1111/j.1755-263X.2011.00183.x
- Maily D., Turbis S., Chazdon R.L. 2013. SOLARCALC 7.0: An enhanced version of a program for the analysis of hemispherical canopy photographs // Computers and Electronics in Agriculture. Vol. 97. P. 15–20. DOI: 10.1016/j.compag.2013.06.004
- McCormick M.K., Jacquemyn H. 2014. What constrains the distribution of orchid populations? // New Phytologist. Vol. 202(2). P. 392–400. DOI: 10.1111/nph.12639
- McCormick M.K., Whigham D.F., Sanchani-Viruet A. 2018. Mycorrhizal fungi affect orchid distribution and population dynamics // New Phytologist. Vol. 219(4). P. 1207–1215. DOI: 10.1111/nph.15223
- Mitchell P.L., Whitmore T.C. 1993. Use of hemispherical photographs in forest ecology. O.F.I. Occasional Papers. №44. Oxford: Oxford Forestry Institute. 39 p.
- Mosquin T. 1970. The reproductive biology of *Calypso bulbosa* (Orchidaceae) // Canadian Field-Naturalist. Vol. 84. P. 291–296.
- Neiland M.R.M., Wilcock C.C. 1995. Maximisation of reproductive success by European Orchidaceae under conditions of infrequent pollination // Protoplasma. Vol. 187(1). P. 39–48. DOI: 10.1007/BF01280231
- 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
- Proctor H.C., Harder L.D. 1994. Pollen load, capsule weight, and seed production in three orchid species // Canadian Journal of Botany. Vol. 72(2). P. 249–255. DOI: 10.1139/b94-033
- Proctor H.C., Harder L.D. 1995. Effect of pollination success on floral longevity in the orchid *Calypso bulbosa* (Orchidaceae) // American Journal of Botany. Vol. 82(9). P. 1131–1136. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1995.tb11584.x
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Available from <https://www.R-project.org/>
- Rasmussen H.N., Dixon K.W., Jersáková J., Těšitelová T. 2015. Germination and seedling establishment in orchids: a complex of requirements // Annals of Botany. Vol. 116(3). P. 391–402. DOI: 10.1093/aob/mcv087
- Shimizu N., Sawa Y., Sawa S. 2012. Adaptation and evolution of seed shape on bleeding area in Japanese orchids // International Journal of Biology. Vol. 4(2). P. 47–53. DOI: 10.5539/ijb.v4n2p47
- Smithson A., Gigord L.D.B. 2003. The evolution of empty flowers revisited // American Naturalist. Vol. 161(4). P. 537–552. DOI: 10.1086/368347
- Swarts N.D., Dixon K.W. 2009. Terrestrial orchid conservation in the age of extinction // Annals of Botany. Vol. 104(3). P. 543–556. DOI: 10.1093/aob/mcp025
- Tuomi J., Lämsä J., Wannas L., Abeli T., Jäkäläniemi A. 2015. Pollinator behaviour on a food-deceptive orchid *Calypso bulbosa* and coflowering species // Scientific World Journal. Vol. 2015. Article: 482161. DOI: 10.1155/2015/482161

## References

- Abeli T., Jäkäläniemi A., Wannas L., Mutikainen P., Tuomi J. 2013. Pollen limitation and fruiting failure related to canopy closure in *Calypso bulbosa* (Orchidaceae), a northern food-deceptive orchid with a single flower. *Botanical Journal of the Linnean Society* 171(4): 744–750. DOI: 10.1111/boj.12014
- Alexandersson R., Ågren J. 1996. Population size, pollinator visitation and fruit production in the deceptive orchid *Calypso bulbosa*. *Oecologia* 107(4): 533–540. DOI: 10.1007/BF00333945
- Alexandersson R., Ågren J. 2000. Genetic structure in the nonrewarding, bumblebee-pollinated orchid *Calypso bulbosa*. *Heredity* 85(4): 401–409. DOI: 10.1046/j.1365-2540.2000.00777.x
- Anderson M.C. 1964. Studies of the woodland light climate: 1. The photographic computation of light conditions. *Journal of Ecology* 52(1): 27–41. DOI: 10.2307/2257780
- Arditti J., Ghani A.K.A. 2000. Tansley Review No. 110. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications. *New Phytologist* 145(3): 367–421. DOI: 10.1046/j.1469-8137.2000.00587.x
- 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
- Arditti J., Michaud J.D., Healey P.L. 1980. Morphometry of orchid seeds. II. Native California and related species of *Calypso*, *Cephalanthera*, *Corallorhiza* and *Epipactis*.

- American Journal of Botany* 67(3): 347–360. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1980.tb07660.x
- Argue C.L. 2012. The Pollination Biology of North American Orchids. Vol. 1: North of Florida and Mexico. New York: Springer. 228 p. DOI: 10.1007/978-1-4614-0592-4
- Blinova I.V. 2009a. 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]
- Blinova I.V. 2009b. The estimation of reproductive success of orchid species north of the Arctic Circle in Europe. *Herald of Tver State University. Series: Biology and Ecology* 12: 76–83. [In Russian]
- Blinova I.V., Kulikov P.V. 2006. The distinguishing of ontogenetic stages in *Calypso bulbosa* (Orchidaceae). *Botanicheskii Zhurnal* 91(6): 903–916. [In Russian]
- Bobretsov A.V., Lukyanova L.E., Poroshin E.A. 2005. The population of small mammals in the Pechora-Ilych State Nature Reserve. *Proceedings of the Pechora-Ilych State Nature Reserve* 14: 168–182. [In Russian]
- Bobretsov A.V., Lukyanova L.E., Petrov A.N., Bykhovets N.M. 2020. Results of monitoring of the small mammals population in the Pripechorsky part of the foothill area in the Pechora-Ilych State nature Reserve. *Proceedings of the Pechora-Ilych State Nature Reserve* 18: 12–23. [In Russian]
- Bohman B., Flematti G.R., Barrow R.A., Pichersky E., Peakall R. 2016. Pollination by sexual deception – it takes chemistry to work. *Current Opinion in Plant Biology* 32: 37–46. DOI: 10.1016/j.pbi.2016.06.004
- Boyden T.C. 1982. The pollination biology of *Calypso bulbosa* var. *americana* (Orchidaceae): initial deception of bumblebee visitors. *Oecologia* 55(2): 178–184. DOI: 10.1007/BF00384485
- Bozic A.L. 2015. *Habitat characteristics and demography of Calypso bulbosa and Cypripedium arietinum in the Grand Sable Dunes*. MSc Thesis. Michigan. 67 p.
- Brzosko E. 2002. Dynamics of island populations of *Cypripedium calceolus* in the Biebrza river valley (north-east Poland). *Botanical Journal of the Linnean Society* 139(1): 67–77. DOI: 10.1046/j.1095-8339.2002.00049.x
- Brzosko E., Ostrowiecka B., Mirski P., Jermakowicz E., Tałałaj I., Wróblewska A. 2017. Pollinator limitation affects low reproductive success in populations of nectarless orchid in the Biebrza National Park. *Acta Agrobotanica* 70(1): 1706. DOI: 10.5586/aa.1706
- Bychenko T.M. 2004. Ontogenesis of *Calypso bulbosa* (L.) Oakes. In: *Ontogenetic atlas of medicinal plants*. Vol. 4. Yoshkar-Ola: Mari El State University. P. 196–201. [In Russian]
- Drovnina S.I., Khmara K.A., Burlakov P.S. 2016. Population of *Calypso bulbosa* (Orchidaceae) at the northern part of its distribution range (Belomor-Kuloy plateau, River Polta basin). *Herald of Tver State University. Series: Biology and Ecology* 1: 91–97. [In Russian]
- 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
- Fay M.F. 2018. Orchid conservation: how can we meet the challenges in the twenty-first century?. *Botanical Studies* 59(16): 16. DOI: 10.1186/s40529-018-0232-z
- Fay M.F., Paillet T., Dixon K.W. 2015. Orchid conservation: making the links. *Annals of Botany* 116(3): 377–379. DOI: 10.1093/aob/mcv142
- Gale S.W., Fischer G.A., Cribb P.J., Fay M.F. 2018. Orchid conservation: bridging the gap between science and practice. *Botanical Journal of the Linnean Society* 186(4): 425–434. DOI: 10.1093/botlinnean/boy003
- 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
- Internicola A.I., Harder L.D. 2012. Bumble-bee learning selects for both early and long flowering in food-deceptive plants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279(1733): 1538–1543. DOI: 10.1098/rspb.2011.1849
- Jacquemyn H., Brys R., Jongejans E. 2010. Size-dependent flowering and costs of reproduction affect population dynamics in a tuberous perennial woodland orchid. *Journal of Ecology* 98(5): 1204–1215. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2010.01697.x
- Jennings S.B., Brown N.D., Sheil D. 1999. Assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry* 72(1): 59–74. DOI: 10.1093/forestry/72.1.59
- 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
- Kershaw L.J., MacKinnon A., Pojar J. 1998. *Plants of the rocky mountains*. Edmonton: Lone Pine Publishing, 384 p.
- 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. 2017. Reproductive biology of *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) on its northern distribution border (The Komi Republic). *Tomsk State University Journal of Biology* 38: 68–88. DOI: 10.17223/19988591/38/4 [In Russian]
- Kirillova I.A., Kirillov D.V. 2019. Effect of lighting conditions on the reproductive success of *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae, Liliopsida). *Biology Bulletin* 46(10): 1317–1324. DOI: 10.1134/S1062359019100157
- Kirillova I.A., Kirillov D.V. 2021. Population dynamics, reproductive success, and seasonal development of *Cypripedium calceolus* under different growing conditions as a response to weather factors. *Contemporary Problems of Ecology* 14(5): 472–482. DOI: 10.1134/S1995425521050061
- Kirillova I.A., Kirillov D.V. 2021. Reproductive success of orchids at the northern border of their distribution areas (North-East of European Russia). *Nature Conservation Research* 6(1): 17–27. DOI: 10.24189/ncr.2021.014 [In Russian]
- Kirillova I.A., Kirillov D.V. 2022. Population structure and seed productivity of *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó

- (Orchidaceae, Liliopsida) at the northern border of its habitat. *Biology Bulletin* 49(10): 272–292. DOI: 10.1134/S1062359022100119
- Kulikov P.V. 1995. *Ecology and reproductive features of rare orchids of the Urals*. PhD Thesis Abstract. Ekaterinburg. 24 p. [In Russian]
- Kulikov P.V. 1997. The biological features, reproduction and population dynamics of *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (Orchidaceae) in the Middle Urals. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists* 102(3): 61–67. [In Russian]
- Kulikov P.V., Philippov E.G. 2000. Reproductive Strategy of Orchids in Moderate Zone. In: *Embryology of flowering Plants. Terminology and Concepts. Vol. 3: Reproductive Systems*. Saint Petersburg: Mir i Semya. P. 510–513. [In Russian]
- Langvall O., Löfvenius M.O. 2002. Effect of shelterwood density on nocturnal near-ground temperature, frost injury risk and budburst date of Norway spruce. *Forest Ecology and Management* 168(1–3): 149–161. DOI: 10.1016/S0378-1127(01)00754-X
- Larsen F.W., Londoño-Murcia M.C., Turner W.R. 2011. Global priorities for conservation of threatened species, carbon storage, and freshwater services: Scope for synergy?. *Conservation Letters* 4(5): 355–363. DOI: 10.1111/j.1755-263X.2011.00183.x
- Maily D., Turbis S., Chazdon R.L. 2013. SOLARCALC 7.0: An enhanced version of a program for the analysis of hemispherical canopy photographs. *Computers and Electronics in Agriculture* 97: 15–20. DOI: 10.1016/j.compag.2013.06.004
- McCormick M.K., Jacquemyn H. 2014. What constrains the distribution of orchid populations?. *New Phytologist* 202(2): 392–400. DOI: 10.1111/nph.12639
- McCormick M.K., Whigham D.F., Canchani-Viruet A. 2018. Mycorrhizal fungi affect orchid distribution and population dynamics. *New Phytologist* 219(4): 1207–1215. DOI: 10.1111/nph.15223
- Mitchell P.L., Whitmore T.C. 1993. *Use of hemispherical photographs in forest ecology*. O.F.I. Occasional Papers. №44. Oxford: Oxford Forestry Institute. 39 p.
- Mosquin T. 1970. The reproductive biology of *Calypso bulbosa* (Orchidaceae). *Canadian Field-Naturalist* 84: 291–296.
- Neiland M.R.M., Wilcock C.C. 1995. Maximisation of reproductive success by European Orchidaceae under conditions of infrequent pollination. *Protoplasma* 187(1): 39–48. DOI: 10.1007/BF01280231
- 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
- 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]
- Proctor H.C., Harder L.D. 1994. Pollen load, capsule weight, and seed production in three orchid species. *Canadian Journal of Botany* 72(2): 249–255. DOI: 10.1139/b94-033
- Proctor H.C., Harder L.D. 1995. Effect of pollination success on floral longevity in the orchid *Calypso bulbosa* (Orchidaceae). *American Journal of Botany* 82(9): 1131–1136. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1995.tb11584.x
- 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]
- Puchnina L.V., Zakharchenko Yu.V. 1994. Dynamics of *Calypso bulbosa* (L.) Oakes populations on the northern border of its range. In: *Rare plant species in state nature reserves*. Moscow. P. 49–57. [In Russian]
- R Core Team. 2020. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Available from <https://www.R-project.org/>
- Rasmussen H.N., Dixon K.W., Jersáková J., Těšitelová T. 2015. Germination and seedling establishment in orchids: a complex of requirements. *Annals of Botany* 116(3): 391–402. DOI: 10.1093/aob/mcv087
- Red Data Book of the Russian Federation (plants and fungi). Moscow: KMK Scientific Press Ltd., 2008. 855 p. [In Russian]
- Shibanova N.L., Dolgikh Ya.V. 2010. The morphometric characteristic of seeds and real seed production of rare species Orchidaceae of Preduralie. *Bulletin of Perm University* 2: 4–6. [In Russian]
- Shimizu N., Sawa Y., Sawa S. 2012. Adaptation and evolution of seed shape on bleeding area in Japanese orchids. *International Journal of Biology* 4(2): 47–53. DOI: 10.5539/ijb.v4n2p47
- Smithson A., Gigord L.D.B. 2003. The evolution of empty flowers revisited. *American Naturalist* 161(4): 537–552. DOI: 10.1086/368347
- Swarts N.D., Dixon K.W. 2009. Terrestrial orchid conservation in the age of extinction. *Annals of Botany* 104(3): 543–556. DOI: 10.1093/aob/mcp025
- Tatarenko I.V. 1996. *Orchids of Russia: life forms, biology, strategy of preservation*. Moscow: Argus. 207 p. [In Russian]
- Tuomi J., Lämsä J., Wannas L., Abeli T., Jäkäläniemi A. 2015. Pollinator behavior on a food-deceptive orchid *Calypso bulbosa* and coflowering species. *Scientific World Journal* 2015: 482161. DOI: 10.1155/2015/482161
- Vinogradova T.N., Pegova A.N. 2007. Variation of embryoless seeds share in some boreal orchids on individual and population levels. *Botanicheskii Zhurnal* 92(10): 1559–1568. [In Russian]
- Vorobyeva E.G., Moskvicheva L.A., Gorokhova G.L. 1994. *Calypso bulbosa* (L.) Oakes on islands of the Kandalaksha Bay. In: *Plants of Red Data Books in state nature reserves of Russia*. Moscow. P. 40–45. [In Russian]
- Zhirnova T.V., Tlyubaeva R.K. 2012. Some features of the *Calypso bulbosa* biology (Orchidaceae) in the Bashkir State Nature Reserve. In: *Issues of studying the biological diversity and geological natural monuments of Protected Areas in the Southern Urals*. Vol. 6. Ufa. P. 64–77. [In Russian]



## **CALYPSO BULBOSA (ORCHIDACEAE) ON THE NORTHERN BORDER OF ITS DISTRIBUTION RANGE (KOMI REPUBLIC, RUSSIA): POPULATION STRUCTURE, FRUIT AND SEED SET**

**Irina A. Kirillova\*** , **Dmitry V. Kirillov** 

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

*\*e-mail: kirillova\_orchid@mail.ru*

Orchids form one of the most threatened plant families in the world. For a successful conservation of these species, comprehensive studies of their biology and ecology are necessary, and long-term demographic studies are especially valuable in this regard. This article aimed to present results of long-term observations of two populations of *Calypso bulbosa*, a rare orchid included in the Red Data Book of the Russian Federation, on the northern border of its range, in the Komi Republic (northeast of European Russia). Seasonal development, ontogenesis, number of individuals and structure of populations, and reproductive success of *C. bulbosa* were studied. The influence of weather factors on the peculiarities of the small and large life cycles of this species has been revealed. Populations of *C. bulbosa* located in various habitats differ in a number of characteristics (e.g. number of individuals, spatial placement of plants, their size, the number of generative individuals). The fruit set of *C. bulbosa* on the northern border of the range is quite low (28.4%). This is compensated by the formation of a large number of tiny ( $0.68 \times 0.11$  mm) seeds. The pollination efficiency of the species is affected by the temperature of the beginning of the growing season and precipitation of the second decade of June, as well as by the flowering time. With deterioration of habitat conditions (more northern or shaded habitats), the seed index increases. The seeds become more volatile, which increases chances of reaching favourable sites for seed germination. One capsule of *C. bulbosa* contains an average of 19 900 seeds. The real seed production is 6500 seeds per plant. The seed production of *C. bulbosa* varies greatly year by year; it depends on the weather conditions of the first decade of June. In both studied populations, the presence of juvenile individuals (from 3.3% to 41.4%) during all years of the study indicates a successful seed regeneration, which, along with vegetative growth, ensures the stable existence of *C. bulbosa* populations on the northern border of the range.

**Key words:** climate influence, fruit set, monitoring, orchids, reproductive success