

Динамика популяций, репродуктивный успех и сезонное развитие *Cypripedium calceolus* в разных условиях произрастания как ответ на действие погодных факторов

И. А. КИРИЛЛОВА, Д. В. КИРИЛЛОВ

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167000, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28
E-mail: kirillova_orchid@mail.ru

Статья поступила 03.02.2021

После доработки 23.03.2021

Принята к печати 24.03.2021

АННОТАЦИЯ

Представлены результаты семилетнего изучения двух популяций редкой орхидеи *Cypripedium calceolus* L., расположенных в разных экотопах (в лесу и на болоте) на территории Республики Коми. Выявлено, что на размеры побегов этого вида влияют погодные условия как текущего, так и предыдущего вегетационного периода, при этом отмечена специфика действия факторов погоды в зависимости от условий произрастания. Количество генеративных побегов в изученных популяциях положительно связано с температурой и влажностью августа предыдущего вегетационного периода, дополнительное воздействие на их число оказывают заморозки. Численность побегов в разных условиях произрастания за период исследований менялась синхронно и была положительно связана (как и количество ювенильных растений) с погодой (температурой и осадками) начала вегетационного периода. При этом популяции *C. calceolus*, произрастающие в разных экотопах, отличались по целому ряду характеристик: пространственному размещению побегов, их размерам, количеству цветков на побег и т. д. Это свидетельствует о том, что на все параметры популяций большое влияние оказывают локальные условия участка. В более затененной среде обитания (лес) популяция *C. calceolus* оставалась стабильной в течение семи лет изучения, тогда как на болоте популяция была более динамичной. Отмечено увеличение ее численности и активное семенное возобновление. Несмотря на разную семенную продуктивность плода в двух популяциях, реальная семенная продуктивность генеративного побега оказалась одинаковой в одни и те же годы исследований.

Ключевые слова: Orchidaceae, мониторинг, структура популяций, репродуктивный успех.

Сохранение биоразнообразия – важнейшая проблема современности [Ceballos et al., 2015; Díaz et al., 2019]. Одна из ее задач – сохранение отдельных видов и групп живых организмов. Семейство Орхидные, несмотря на огромное видовое разнообразие, является одной из наиболее угрожаемых групп цветковых растений в мире [Cribb et al., 2003;

Swarts, Dixon, 2009; Fay, 2018], что связано с особенностями их биологии и декоративностью. Одним из приоритетных направлений в изучении и сохранении орхидей является проведение долгосрочных мониторинговых исследований [Kull et al., 2008; Wraith et al., 2020], которые дают бесценные данные для понимания того, как и почему естествен-

ные популяции меняются по размеру и структуре [Hutchings, 2010]. Однако даже с учетом многочисленных публикаций последних лет [Brzosko, 2002, 2003; Вахрамеева, 2006; Pfeifer et al., 2006; Shefferson, 2006; Jacquemyn et al., 2007; Блинова, 2008, 2009; Hutchings, 2010; Sletvold et al., 2010; van der Meer et al., 2016; Пучнина, 2017; Khapugin et al., 2017; Dibble et al., 2019; Stroh, 2019; Kirillova, Kirillov, 2020] многие вопросы динамики популяций орхидей все еще недостаточно изучены.

Цель данной работы – оценка влияния погодных факторов (температуры и осадков) на сезонное развитие, структуру популяций и репродуктивный успех редкой орхидеи *Cypripedium calceolus* L. в разных условиях произрастания (лес и болото) на территории Республики Коми.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Cypripedium calceolus – евразийский бореальный вид, относящийся к короткокорневищной жизненной форме. Несмотря на широкое распространение вид редок по всему ареалу, включен в списки охраняемых растений России [Красная книга..., 2008] и стран Европы [Kull et al., 2016]. В Республике Коми (северо-восток европейской части России) находится на северной границе своего распространения [Kirillov, Kirillova, 2018]. Размножается как вегетативным, так и семенным способом. Основными опылителями вида в регионе являются *LasioGLOSSUM fulvicorne*, *L. calceatum* и *Andrena lapponica* [Кириллова и др., 2012].

Исследования проводили с 2014 по 2020 г. на двух особо охраняемых природных территориях (ООПТ) (заказники “Сыктывкарский” и “Важелью”) на территории Сыктывдинского административного района Республики Коми (юг региона). Первая популяция располагалась в пойме р. Сысола (61,55610800° с. ш., 50,65508100° в. д.), в сосново-березовом хвощово-осоково-сфагновом лесу (ЦП1), вторая – в пойме р. Важелью (61,62988300° с. ш., 50,67978100° в. д.) на разнотравно-хвощово-сфагновом болоте (ЦП2). Расстояние между популяциями около 10 км. В 2017 г. в данных популяциях была измерена степень затенения [Kirillova, Kirillov, 2019], она составила в ЦП1 – 81,3 %, в ЦП2 – 63,7 %.

Ежегодно в полевых условиях у 30 генеративных побегов из каждой популяции измеряли следующие морфологические признаки: высота, число и размеры листьев, размер брактеей и число цветков. Кроме того, в 2017 и 2020 гг. были собраны коробочки с семенами. Семена анализировали с помощью светового микроскопа МСП-2 (увеличение $\times 4,5$) с цифровой видеокамерой ТС-500 (ЛОМО, Россия). Измерения проводили на цифровых фотоснимках в программе TourView (TourTek, Китай). Оценивали среднюю длину и ширину семени, зародыша и их объем у 40–50 выполненных семян из выборки каждого года [Arditti et al., 1979; Healey et al., 1980]. Для определения качества семян брали смесь семян из коробочек, отобранных с разных растений в пределах популяции (не менее 600 семян), их просматривали под световым микроскопом МСП-2, отмечая семена с зародышем и неполноценные семена (без нормально развитого зародыша). Подсчет количества семян в коробочках проводили с применением разработанного нами метода анализа цифровых изображений семян орхидных в программном пакете ImageJ [Kirillova, Kirillov, 2015; Кириллова, Кириллов, 2017].

Пространственное картирование 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 куртинном характере произрастания растений измеряли магнитный азимут и расстояние от базиса до центра ближайшей куртины. Для определения площади куртины измеряли ее максимальную длину и ширину в перпендикуляре. Для следующей куртины 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. Расстояния измеряли рулеткой (10 м, 2-й класс

Т а б л и ц а 1

**Среднесуточные температуры воздуха и количество осадков с мая по сентябрь каждые десять дней месяца
(в формате месяц – десять дней) и метеорологическая характеристика вегетационных периодов
на участке проведения исследований**

Год	Среднесуточная температура, °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	09_I	09_II	09_III	
2014	4,9	13,6	13,3	15,5	11,8	13,1	16,2	13,8	13,6	19,4	16,2	12,6	9,6	7,9	9,8	1284,5
2015	8,0	15,2	17,7	15,0	13,8	20,0	12,3	13,9	15,0	14,9	13,3	9,2	9,4	10,8	11,1	1203,0
2016	8,3	10,3	15,4	10,5	17,8	15,6	19,6	19,7	20,3	20,7	19,4	14,5	10,1	9,1	7,8	1548,1
2017	4,0	5,7	5,4	10,6	14,3	12,4	15,8	20,6	18,6	14,9	16,7	16,4	9,0	8,5	5,0	1355,7
2018	3,9	10,7	9,5	7,1	12,9	20,6	18,2	20,7	19,4	15,6	14,8	13,2	10,8	9,7	8,2	1343,7
2019	11,4	11,3	10,2	13,4	12,2	15,3	15,7	15,5	14,8	10,2	13,4	10,5	11,6	10,1	2,5	946,9
2020	9,4	10,7	10,7	16,2	14,2	11,0	21,3	19,7	19,1	15,0	11,7	14,6	12,9	7,1	8,6	1815,7

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	09_I	09_II	09_III	
2014	28,5	0,6	17,4	10,8	63,1	30,5	8,3	9,1	66,8	26,8	7,7	48,1	8,1	18,9	4,2	247,4
2015	12,8	1,8	26,6	21,0	14,6	19,3	4,1	13,3	25,1	44,4	31,6	8,4	20,7	23,1	26,3	168,0
2016	59,4	15,0	95,3	17,8	6,5	26,3	18,2	35,9	16,3	31,3	81,0	58,7	6,7	27,5	22,2	253,5
2017	6,7	9,6	36,7	20,5	43,0	34,1	14,8	10,6	53,6	60,9	15,6	6,7	9,3	36,1	31,0	238,5
2018	6,0	18,4	27,5	35,6	30,9	9,4	46,9	39,8	0,0	16,2	24,3	11,4	11,1	0,6	19,8	180,0
2019	82,7	23,7	28,8	18,8	13,9	56,7	64,3	17,6	2,4	15,2	10,3	12,0	11,1	0,6	19,8	266,4
2020	14,2	19,2	33,0	10,0	13,0	17,5	1,8	17,3	39,0	41,8	7,2	21,5	10,2	72,5	12,8	210,1

П р и м е ч а н и е. САТ – сумма активных температур >10 °С; СО – сумма осадков за период с температурой >10 °С.

точности) или нитевым измерителем расстояния WalkTach (Финляндия). 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).

В 2014 г. в популяциях заложены постоянные учетные площадки, на которых ежегодно подсчитывали число побегов и фиксировали их онтогенетические состояния: ювенильное (побеги с 1–2 листьями), имматурное (побеги с 2 листьями), взрослое вегетативное (с 3 и более листьями) и генеративное (цветущие).

Температура воздуха и количество осадков на исследуемой территории, а также характеристика вегетационных периодов 2014–2020 гг. приведены в табл. 1. Метеоданные оценивали с помощью информации, размещенной в открытом “Массиве срочных данных об основ-

ных метеорологических параметрах на станциях России” ВНИИ гидрометеорологической информации – МЦД (<http://aisori-m.meteo.ru>). Использовали данные по метеостанции “Сыктывкар” (международный индекс 23804) (61,67720858° с. ш., 50,78470815° в. д.).

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

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сезонное развитие особей. Средняя продолжительность вегетационного периода

в Республике Коми (со среднесуточными температурами воздуха более +5 °С) за период наших наблюдений составила 149 дней (142–170 дней), сроки – с 26 апреля по 11 октября. Сезонное развитие *C. calceolus* в южной части Республики Коми (Вычегодско-Мезенская равнина) длится с мая по август, в сентябре надземные побеги отмирают. Вегетация начинается обычно в середине мая (рис. 1), но иногда сдвигается, что связано с разными сроками наступления вегетационного периода. Так, поздние сроки наступления вегетационного периода в 2017–2018 гг. (11–18 мая) сместили сроки начала вегетации на конец мая. Обычно растения начинают цвести в начале июня, полного цветения достигают в середине июня. Однако в зависимости от погодных условий фаза цветения также может сдвигаться, в 2017–2018 гг. растения зацвели только в конце июня. Фаза цветения длится около двух недель. Плоды созревают в августе–сентябре.

Фенология *C. calceolus* в двух изученных популяциях несколько отличается (см. рис. 1). В ЦП2 (на болоте) растения начинают вегетировать несколько позже, чем в лесной ЦП1. Это связано с тем, что болота в условиях Вычегодско-Мезенской равнины сильно промерзают в зимний период, и оттаивание почвы происходит позже, чем в лесах.

Морфометрические параметры растений.

Обобщенная по годам характеристика морфометрических признаков двух изученных попу-

ляций *C. calceolus* приведена в табл. 2. Генеративные побеги *C. calceolus*, произрастающие в разных условиях, статистически достоверно отличаются друг от друга, в ЦП1 они крупнее по всем параметрам, однако с меньшим количеством цветков на побеге, чем в ЦП2. Семена также крупнее в лесной популяции, зародыши одинаковые, объем семян увеличивается за счет большего объема пустого воздушного пространства в семени.

Размеры генеративных побегов *C. calceolus* варьируют и по годам. Число листьев меняется в разных популяциях одинаково, минимальное их количество отмечено в 2016 и 2017 гг., максимальное – в 2014 г. Остальные признаки варьируют в основном асинхронно. Наименьшая высота побегов (31,7 и 25,2 см соответственно) отмечена в обеих популяциях в 2019 г., наибольших размеров этот признак достигал в ЦП1 в 2014 и 2020 гг. (35,3 см), а в ЦП2 – в 2016 г. (29,8 см). Выявлено, что на высоту побега положительно влияют температуры июня текущего вегетационного периода, в ЦП1 – первой декады, ЦП2 – второй (табл. 3). Это связано с тем, что растения ЦП1 начинают вегетировать немного раньше, чем в ЦП2. На размеры листьев *C. calceolus* в ЦП1 отрицательно влияют количество осадков середины мая и температура начала мая текущего вегетационного периода (см. табл. 3), в ЦП2 положительно влияют температуры сентября предыдущего ве-

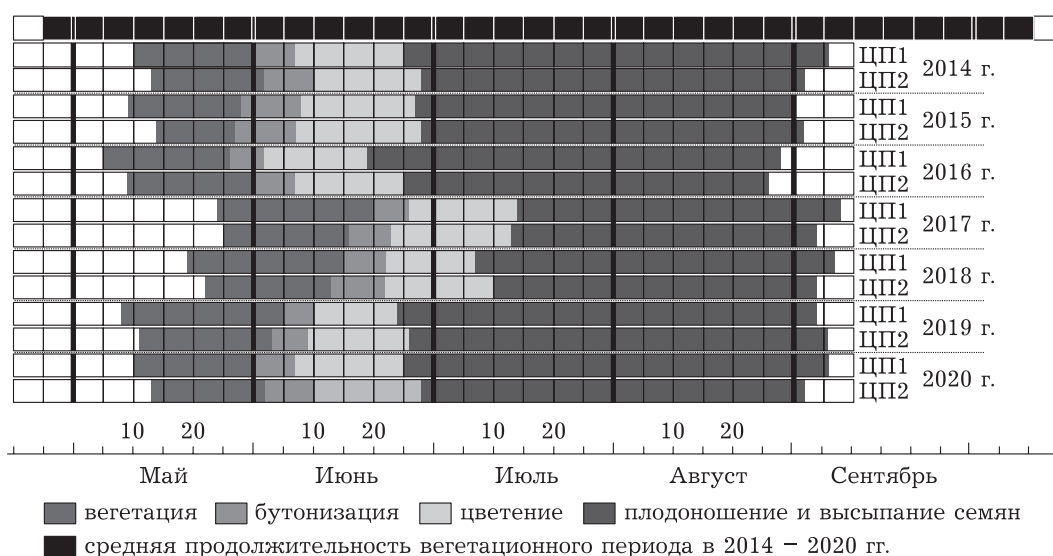


Рис. 1. Сезонное развитие *Cypripedium calceolus* в двух популяциях в южной части Республики Коми в 2014–2020 гг. (каждый месяц разделен на шесть периодов по пять дней)

Т а б л и ц а 2

Морфометрические параметры побегов двух популяций *Cypripedium calceolus*

Признак	ЦП1	ЦП2
Высота побега, см	33,71 ± 4,32	27,50 ± 3,91**
Число листьев, шт.	3,60 ± 0,55	3,41 ± 0,55**
Длина первого листа, см	11,48 ± 1,81	9,33 ± 1,59**
Ширина первого листа, см	8,08 ± 1,31	5,53 ± 1,05**
Длина второго листа, см	14,48 ± 1,63	11,36 ± 1,37**
Ширина второго листа, см	8,87 ± 1,34	5,85 ± 1,05**
Длина прицветника, см	9,58 ± 1,81	6,88 ± 1,44**
Ширина прицветника, см	3,98 ± 1,17	2,60 ± 0,77**
Длина губы, см	3,87 ± 0,34	3,24 ± 0,20**
Ширина губы, см	2,90 ± 0,30	2,35 ± 0,18**
Высота губы, см	1,95 ± 0,16	1,63 ± 0,22**
Длина верхнего листочка околоцветника, см	6,29 ± 0,57	5,21 ± 0,55**
Ширина верхнего листочка околоцветника, см	2,60 ± 0,26	2,24 ± 0,26**
Длина бокового листочка околоцветника, см	6,98 ± 0,72	5,55 ± 0,68**
Ширина бокового листочка околоцветника, см	0,71 ± 0,08	0,62 ± 0,12**
Длина нижнего листочка околоцветника, см	5,77 ± 0,78	4,86 ± 0,50**
Ширина нижнего листочка околоцветника, см	2,13 ± 0,25	1,79 ± 0,31**
Число цветков, шт.	1,15 ± 0,35	1,26 ± 0,44**
Длина семени, мм	1,11 ± 0,15	1,08 ± 0,15
Ширина семени, мм	0,21 ± 0,03	0,18 ± 0,02**
Индекс семени	5,48 ± 1,0	6,22 ± 1,41**
Объем семени ×10 ⁻³ , мм ³	12,98 ± 4,49	9,12 ± 2,58**
Длина зародыша, мм	0,18 ± 0,02	0,18 ± 0,02
Ширина зародыша, мм	0,10 ± 0,01	0,11 ± 0,01*
Объем зародыша ×10 ⁻³ , мм ³	0,98 ± 0,31	1,09 ± 0,28
Доля пустого воздушного пространства в семени, %	91,81 ± 3,63	87,12 ± 4,58**

П р и м е ч а н и е. Полужирным шрифтом выделены признаки, подчиняющиеся нормальному распределению;
* – $p < 0,05$, ** – $p < 0,01$.

гетационного периода, а также температуры середины июня и осадки третьей декады мая текущего вегетационного периода. На число цветков в лесной ЦП1 положительно влияет температура конца августа предыдущего вегетационного периода, для болотной ЦП2 никаких связей количества цветков с погодными условиями не выявлено.

Численность, структура и динамика популяций. Характер произрастания побегов *C. calceolus* в ЦП1 можно охарактеризовать как групповой (куртинный) (рис. 2, а). Растения здесь расположены плотными куртинами на небольших по площади участках. В ходе работ по пространственному картированию этой популяции выявлено 99 отдельных куртин площадью от 0,04 до 44 м². В каждой куртине зафиксировано от 2 до 491 побега. Плотность расположения растений в куртинах варьировала от 1,3 до 98 побегов/м², составляя в среднем 30 побегов/м². Куртины в фи-

тоценозе расположены диффузно на большом участке лесного массива размером 400 × 350 м (140 га), причем общая площадь, занимаемая непосредственно куртинами *C. calceolus*, составляет 0,3 % этой территории (358 м²). Общая численность данной популяции составила 4690 побегов.

При пространственном картировании ЦП2 выявлено пять территориальных группировок вида со сплошным произрастанием (рис. 2, б), которые занимают площадь от 35 до 2500 м². Число обнаруженных на этих группировках растений, по данным количественного учета на трансектах, варьирует от 297 до 10 159 шт. Плотность произрастания невысокая – от 1,0 до 13,3 побега/м², в среднем для ЦП2 она составляет 6,1 побега/м² (это в 5 раз меньше, чем в ЦП1). Общая площадь данной популяции 37,5 га, в том числе непосредственно занятая растениями – 3450 м² (9,2 %). Численность ЦП2 составила 12 707 побегов.

Связь между климатическими параметрами (температурой воздуха и количеством атмосферных осадков) и различными признаками двух популяций *Cypripedium calceolus*

Признак	Температура (в формате месяц – десять дней)		Осадки (в формате месяц – десять дней)	
	Вегетационный период		Вегетационный период	
	Предыдущий	Текущий	Предыдущий	Текущий
ЦП1				
Высота побега		+06_I		
Число листьев		+05_II	-08_II	
Длина нижнего листа			-07_I	
Ширина нижнего листа	+08_I, +08_II		+08_III	-05_II
Длина второго снизу листа		-05_I	-07_I, -07_II	-05_II
Ширина второго снизу листа			-09_III	-05_II
Длина прицветника		-05_I		-05_I
Ширина прицветника	+06_I			-05_I, -05_II
Число цветков	+08_III			
Число ювенильных растений	+07_II, +08_III			+06_I
Доля генеративных растений	+08_I		+08_II	
Численность растений		+05_I	-09_II	
Доля поврежденных генеративных побегов		-05_III		
ЦП2				
Высота побега		+06_II		+05_III
Длина нижнего листа	+09_III			+05_I
Ширина нижнего листа	+09_II		+09_I	
Длина второго снизу листа		+06_II		+05_III
Ширина второго снизу листа	+09_II	+06_II		+05_III
Длина прицветника	+09_III		+08_I	+05_III
Ширина прицветника	+08_I, 09_III			
Число ювенильных растений		+05_I		+05_I, +05_II
Доля генеративных растений	+08_I		+08_III	
Численность растений	+07_I, +09_I	+05_I		+05_II
Доля поврежденных генеративных побегов	-08_I, -09_III			

П р и м е ч а н и е. Приведены периоды, с погодными условиями которых обнаружена статистически достоверная коррелятивная связь (полужирный шрифт для периодов со значением коэффициента корреляции при $p < 0,05$; остальные – $p < 0,10$).

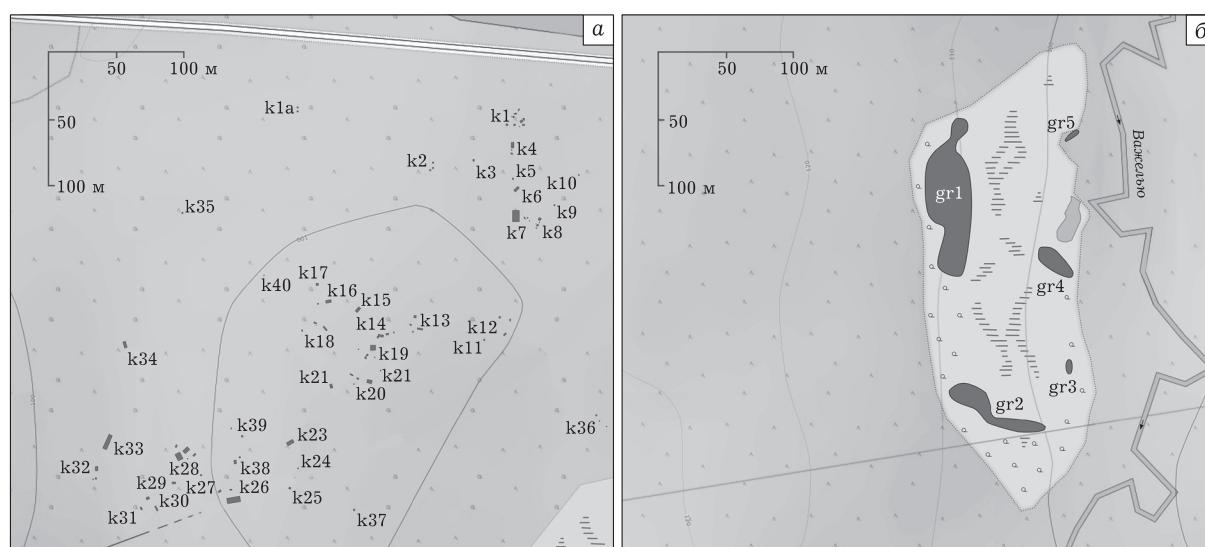


Рис. 2. Пространственное расположение популяций *Cypripedium calceolus* в заказниках “Сыктывкарский” (а, ЦП1) и “Важелью” (б, ЦП2)

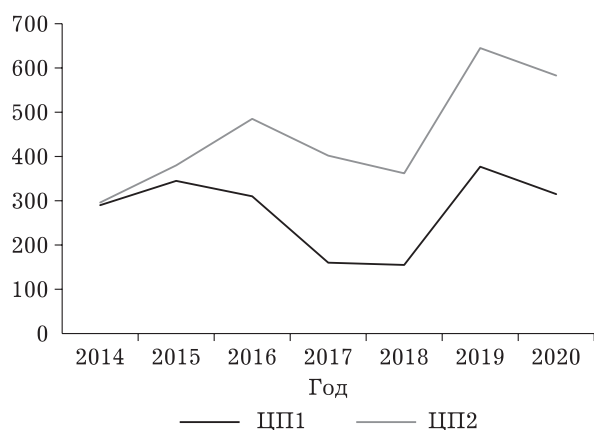


Рис. 3. Численность *Cypripedium calceolus* на постоянных площадках в двух популяциях в 2014–2020 гг.

Изменения численности на постоянных площадках в двух изученных популяциях носили в основном синхронный характер (рис. 3). Исключением стал 2016 г., в ЦП1 численность несколько понизилась, в ЦП2 – выросла. Установлено, что на численность побегов в обеих популяциях положительно влияла температура первой декады мая, а в ЦП2 – еще и осадки второй декады мая (см. табл. 3). Резкий скачок численности в обеих популяциях произошел в 2019 г., когда отмечена максимальная за все годы наблюдений температура первой декады мая – 11,4 °С (см. табл. 1).

Онтогенетические спектры двух исследуемых популяций во все годы исследования

были полночленными (табл. 4). В ЦП1 преобладали взрослые вегетативные побеги, в ЦП2 – взрослые вегетативные и имматурные при большом числе молодых растений. Доля цветущих побегов оказалась выше в ЦП1. Наибольшая доля цветущих побегов в обеих популяциях отмечена в 2017 г. после необычайно теплого сезона 2016 г. (сумма активных температур 1548,1). В целом, доля генеративных побегов менялась синхронно в разных условиях произрастания растений в разные годы исследования, она положительно связана с температурой первой декады августа и осадками в конце августа предыдущего вегетационного периода (см. табл. 3).

На генеративном побеге *C. calceolus* развивается один, реже два цветка. Средняя доля побегов с двумя цветками оказалась выше на болоте (ЦП2) (20,5 %), вместо 11,7 % в лесу. Отмечена достоверная отрицательная коррелятивная связь ($r = -0,86$) между количеством генеративных побегов с двумя цветками и численностью ЦП2. То есть в годы с наименьшей численностью популяции отмечено максимальное количество генеративных побегов с двумя цветками. Так, в 2014 г. (когда была отмечена наименьшая численность ЦП2 (см. рис. 3)) доля двухцветковых генеративных побегов составила 46,7 %, а в 2019 и 2020 гг. на пике численности ЦП2 отмечено всего 5–8 % таких растений. Подобная зако-

Т а б л и ц а 4
Онтогенетические спектры двух популяций *Cypripedium calceolus* в разные годы изучения

Популяция	Год	Онтогенетический спектр популяции, %				Доля поврежденных генеративных побегов, %
		j	im	v	g	
ЦП1	2014	2,8	3,8	63,1	30,3	9,0
	2015	1,4	6,1	70,7	21,7	5,3
	2016	1,6	5,8	66,1	26,5	3,5
	2017	5,0	3,8	53,8	37,5	18,3
	2018	9,0	18,7	54,8	17,4	7,4
	2019	2,1	8,0	71,6	18,3	10,0
	2020	2,2	7,3	75,6	14,9	14,9
ЦП2	2014	22,3	26,3	27,0	24,3	1,4
	2015	20,0	25,3	33,7	21,1	0
	2016	21,2	28,9	37,3	12,6	0
	2017	12,7	29,1	36,1	22,1	0
	2018	26,8	36,2	31,5	5,5	5,0
	2019	23,9	23,6	45,0	7,6	10,2
	2020	17,2	37,9	34,6	10,3	46,7

П р и м е ч а н и е. j – ювенильные; im – имматурные; v – вегетативные; g – генеративные.

Семенная продуктивность *Cypripedium calceolus* в двух популяциях в 2017 и 2020 гг.

Показатель	ЦП1		ЦП2	
	2017 г.	2020 г.	2017 г.	2020 г.
Среднее число семян в плоде, шт.	12988	2353	5487	5604
Плодозавязываемость, %	6,7	13,3	15,7	4,9
Число цветков, шт.	1,1	1,1	1,2	1,3
Реальная семенная продуктивность плода, шт.	12884	1979	5467	4668
Реальная семенная продуктивность побега, шт.	950	290	1030	297

номерность зафиксирована Е. Brzosko [2002] для популяции этого вида на северо-востоке Польши.

Каждый год в ЦП1 мы наблюдали поврежденные генеративные побеги, их доля варьировала от 3,5 до 18,3 % (см. табл. 4). Число таких растений в ЦП1 оказалось отрицательно связанным с погодой третьей декады мая (см. табл. 3). Максимальное количество поврежденных генеративных побегов было в 2017 г., характеризующемся самым холодным началом вегетационного периода. В ЦП2 такие побеги встречаются не каждый год (см. табл. 4), и связаны они с температурами предыдущего вегетационного периода. Максимальная доля поврежденных генеративных побегов в этой популяции (46,7 %) отмечена в 2020 г., после холодного конца августа и сентября 2019 г.

Кроме того, наблюдали повреждения побегов *C. calceolus* мелкими мышевидными грызунами. Так, в ЦП1 в 2017 г. когда на территории Республики Коми наблюдался пик численности мышевидных грызунов [Бобрецов, 2020] у 26 % побегов на постоянных площадках были съедены листья.

Репродуктивные характеристики. Завязываемость плодов в двух популяциях вида в разные годы исследования была небольшой – 4,9–15,7 % (табл. 5). Число семян в коробочке *C. calceolus* в ЦП1 в 2017 г. составило 2353 шт., в 2020 г. – 12 988. Этот показатель в ЦП2 в 2017 и 2020 гг. был примерно одинаков – 5,5 тыс. семян. Реальная семенная продуктивность генеративного побега в двух популяциях оказалась примерно одинаковой в разные годы исследования, в 2017 г. – около 1 тыс. семян, в 2020 г. – 300 семян на побег.

Количество ювенильных растений выше в ЦП2 (рис. 4). Выявлено, что данный признак в этой популяции положительно связан с погодными условиями начала текущего ве-

гетационного периода – температурой первой декады мая и осадками первой и второй декад мая (см. табл. 3). Наибольшее число молодых растений (154) на постоянных площадках отмечено в 2019 г., когда зафиксированы максимальные температуры начала мая, минимальное (51 растение) – в 2017 г., характеризующемся самым холодным началом вегетационного сезона (см. табл. 1). На постоянных площадках ЦП1 количество молодых растений на протяжении семи лет изучения оставалось практически на одном уровне (5–14 растений), данный признак оказался положительно связанным с температурой третьей декады августа предшествующего вегетационного периода (см. табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Два изученных нами местонахождения *C. calceolus*, несмотря на довольно близкое расположение, отличаются целым рядом факторов, прежде всего доступностью света, а также влажностью и кислотностью почвы,

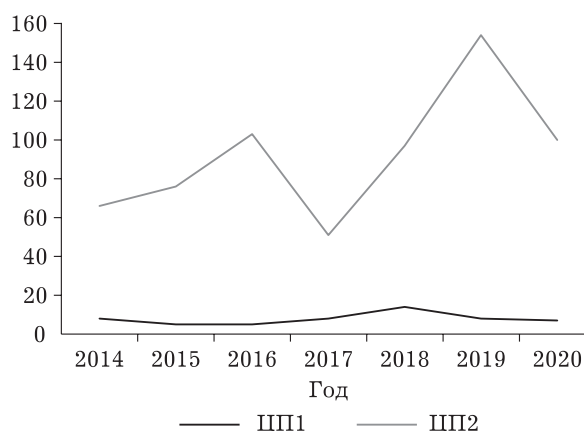


Рис. 4. Количество ювенильных побегов *Cypripedium calceolus* на постоянных площадках в двух популяциях в 2014–2020 гг.

микроклиматом, видовым составом растительности и грибов и т. д. Все это сказывается на характеристиках изученных популяций и прежде всего на пространственном расположении побегов. Для *C. calceolus* как вида, относящегося к короткокорневищной жизненной форме, характерно групповое размещение особей. По данным Т. Kull [1999], европейским популяциям *C. calceolus* присущи разные типы пространственного распределения – от агрегированного (очень плотные группы, находящиеся на удалении друг от друга) до равномерного. В нашем исследовании отмечены два этих типа. Групповое (куртинное) размещение характерно для сомкнутых лесных местообитаний (ЦП1), где вид занимает более освещенные участки с “окнами” в древесном пологе. Побегов *C. calceolus* здесь расположены плотными куртинами на небольших по площади участках, преобладает вегетативное размножение.

Для открытых местообитаний характерен сплошной вариант размещения побегов, когда они равномерно занимают пригодную для жизни территорию, площадь которой может достигать нескольких сотен квадратных метров. Такой тип произрастания отмечен в ЦП2. Массив пойменного болота с редколесьем из мелколиственных пород деревьев по краю, по всей видимости, представляет неплохие условия для обитания *C. calceolus*, который образует здесь крупную популяцию, насчитывающую 12,7 тыс. побегов. Это очень высокая численность для данного вида [Блинова, 2009; Вахрамеева и др., 2014].

Многолетние исследования разных авторов [Kull, 1995; Brzosko, 2002; Блинова, 2009] показали флуктуационный характер изменения численности популяций *C. calceolus*. Подобная картина отмечена и нами для ЦП1: в течение семи лет наблюдений численность на постоянных площадках колебалась на уровне 300 побегов. В ЦП2 зафиксирован рост численности (с 296 до 583 побегов на постоянных площадках), при этом изменения численности по годам в двух популяциях происходили в основном синхронно (см. рис. 3) и были связаны с температурой первой декады мая текущего вегетационного периода. Кроме того, некоторое влияние на численность вида оказывали мелкие млекопитающие, которые в отдельные годы, когда случались всплески численности

мышевидных грызунов, повреждали побеги *C. calceolus* в лесных биотопах.

Морфометрические показатели генеративных побегов *C. calceolus*, произрастающих в разных условиях, оказались различными. Адаптивным ответом на слабое освещение в лесу стало увеличение площади и числа листьев для максимального увеличения поверхности улавливания света в ЦП1. Подобная закономерность отмечена для другого представителя сем. Orchidaceae – *Orchis purpurea* [Jasquemyen et al., 2010]. Уменьшение доступности света приводит к увеличению инвестиций в вегетативный рост и развитие листьев.

На габитус растений оказывали влияние и погодные условия, при этом специфика их действия зависела от условий произрастания (см. табл. 3). Выявлено, что на размеры листьев ЦП1 отрицательно влияли температура и количество осадков мая текущего вегетационного периода, а ЦП2 – положительно сказались температуры августа предшествующего вегетационного периода и осадки мая текущего периода.

В обеих изученных популяциях преобладали в основном взрослые вегетативные побеги, что характерно для этого вида [Вахрамеева и др., 2014] и свидетельствует об устойчивом состоянии его популяций. Доля генеративных побегов изменялась за время наблюдений в 3–4 раза. Значительные годовые флуктуации числа цветущих особей орхидных показали и результаты других исследователей [Øien, Moen, 2002; Pfeifer et al., 2006; Jacquemyn et al., 2007; Hutchings, 2010; van der Meer et al., 2016]. Количество генеративных побегов в разных условиях произрастания оказалось положительно связано с температурой и осадками августа предыдущего вегетационного периода, когда происходит формирование цветочного зачатка. Эта же закономерность отмечена нами и для другого представителя сем. Орхидные – *Dactylorhiza traunsteineri* (Saut. ex Rchb.) Soó в Республике Коми [Kirillova, Kirillov, 2020].

На количество цветущих побегов влияет резкое понижение температуры воздуха в начале или конце вегетационного сезона – так называемые заморозки, которые нередко возникают на исследуемой территории. Похожие повреждения генеративных побегов *C. calceolus* отмечены И. В. Блиновой для

Мурманской области [Blinova, 2002]. Выявлена специфичность воздействия заморозков в зависимости от условий произрастания. Поздние весенние заморозки (в конце мая) приводят к недоразвитию бутонов в лесу (ЦП1). На болоте, где оттаивание почвы происходит позже, растения в этот период еще не вегетируют, и это позволяет им сохраниться в период возврата ночных отрицательных температур. Повреждения генеративных побегов на болоте (ЦП2) связаны с погодными условиями конца предыдущего вегетационного периода. В это время уже сформированы зачатки цветков в почках, и заморозки в этот период губительны для будущих генеративных растений. В лесных фитоценозах действие таких заморозков сглаживается особым “лесным” микроклиматом и наличием покрова из листовенного опада и не наносит ущерба будущим растениям.

Средняя доля генеративных побегов с двумя цветками ниже в ЦП1, что, вероятно, связано с меньшей доступностью света в лесном биотопе (степень затенения более 81 % против 60 % на болоте). Многочисленные исследования показали, что недостаток света отрицательно сказывается на цветении *C. calceolus* [Brzosko, 2002; Вахрамеева и др., 2014; Brzosko et al., 2017], так же как и других видов орхидных [Jasqueuiyen et al., 2010].

Плодозавязываемость *C. calceolus* в исследованных популяциях низкая, что характерно для этого вида [Kull, 1998; Brzosko, 2002; Brzosko et al., 2017]. Данный показатель не связан с числом цветущих растений и биотопом. В ЦП1 число семян в коробочке варьирует в разные годы исследования, в ЦП2 сохраняется на одном уровне. Семена крупнее в ЦП1, зародыши семян одинаковы, увеличение размера семян в лесу связано с увеличением пустого воздушного пространства в семени. Известно [Arditti, Ghani, 2000], что семена с большим объемом пустого воздушного пространства имеют более низкую скорость осаднения и дольше находятся в воздухе и, следовательно, переносятся на большие расстояния. Ветер в лесных местообитаниях слаб, и орхидеи, которые здесь растут, должны адаптироваться к использованию малейших воздушных потоков для рассеивания семян. По всей видимости, увеличение пустого воздушного пространства в семени и является таким приспособлением.

Реальная семенная продуктивность, которая складывается из таких показателей, как число полноценных семян в коробочке, число цветков на генеративном побеге и плодозавязываемость, оказалась одинаковой в разных местообитаниях в одни и те же годы исследования, несмотря на разное образующееся количество семян в коробочках. При этом число ювенильных растений, являющееся конечным показателем репродуктивного успеха популяций, отличается в двух популяциях. На болоте (ЦП2) семенное возобновление идет активнее, чем в лесу (ЦП1), о чем свидетельствует высокая доля ювенильных растений. Известно [Kull, 1998; Garsia et al., 2010; Kirillova, Kirillov, 2020], что лучшие условия для семенного возобновления этого вида складываются в светлых местообитаниях, кроме того, участки, пригодные для появления проростков, должны иметь обширный моховой покров и больше влаги, но меньше сосудистых растений в растительном покрове [Kull, 1998]. Следовательно, количество ювенильных растений этого вида зависит не от количества семян, а от количества благоприятных мест (“microsites”).

Хотя затенение является ограничивающим фактором, оно не представляет угрозы для выживания ЦП1. Семенное возобновление в данной популяции имеет низкую эффективность, что компенсируется большой продолжительностью жизни клонов (по данным некоторых исследователей [Kull, 1988; Nicolé et al., 2005], она составляет до 200 лет) и способностью к вегетативному возобновлению. Основной причиной низкой эффективности семенного возобновления этого вида является затрудненное прорастание семян, обусловленное наличием структурных адаптаций в семени [Куликов, Филиппов, 2000].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мониторинговые исследования двух популяций редкой орхидеи *Cypripedium calceolus* L. в Республике Коми показали, что сезонное развитие этого вида длится с мая по август. На размеры побегов влияют погодные условия как текущего, так и предыдущего вегетационного периода, при этом отмечена специфика действия факторов погоды в зависимости от условий произрастания. Выявлено, что ко-

личество генеративных побегов в обеих изученных популяциях положительно связано с температурой и влажностью августа предыдущего вегетационного периода, дополнительное воздействие на их число оказывают заморозки (поздние весенние заморозки повреждают генеративные побеги в лесной популяции, а ранние осенние – на болоте). Численность побегов в двух популяциях в течение семи лет наблюдений менялась синхронно и была положительно связана (как и количество ювенильных растений) с погодой (температурой и осадками) начала вегетационного периода.

Популяции *C. calceolus*, произрастающие в разных условиях (болото и лес), отличались по целому ряду характеристик (пространственное размещение побегов, их размеры, количество цветков на побег и т. д.), что указывает на большое влияние локальных условий участка обитания на динамику популяций этого вида. В более затененной среде обитания (лес) популяция *C. calceolus* оставалась стабильной в течение семи лет изучения, тогда как на болоте популяция была более динамичной – для нее отмечено увеличение численности и большее количество ювенильных растений. При этом реальная семенная продуктивность генеративного побега одинакова в разных популяциях в разные годы изучения, а увеличение численности проростков на болоте произошло за счет лучших условий для прорастания семян.

Работа выполнена в рамках госзадания № АА-АА-А19-119011790022-1.

ЛИТЕРАТУРА

- Блинова И. В. Популяции орхидных на северном пределе их распространения в Европе (Мурманская область): влияние климата // Экология. 2008. № 1. С. 28–35.
- Блинова И. В. Численность популяций орхидных и их динамика на северном пределе распространения в Европе // Ботан. журн. 2009. Т. 94, № 2. С. 212–240.
- Бобрецов А. В., Лукьянова Л. Е., Петров А. Н., Быховец Н. М. Результаты мониторинга населения мелких млекопитающих в припечорской части предгорного района Печоро-Ильчского заповедника // Тр. Печоро-Ильчского заповедника. Якша, 2020. Вып. 18. С. 12–23.
- Вахрамеева М. Г. Онтогенез и динамика популяций *Dactylorhiza fuchsii* (Orchidaceae) // Ботан. журн. 2006. Т. 91, № 11. С. 1683–1695.
- Вахрамеева М. Г., Варлыгина Т. И., Татаренко И. В. Орхидные России (биология, экология и охрана). М.: Т-во науч. изд. КМК, 2014. 437 с.
- Кириллова И. А., Кириллов Д. В. Репродуктивная биология *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) на северной границе ареала (Республика Коми) // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2017. № 38. С. 68–88.
- Кириллова И. А., Тетерюк Л. В., Пестов С. В., Кириллов Д. В. Репродуктивная биология *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae) на европейском Северо-Востоке России // Ботан. журн. 2012. № 12. С. 1516–1532.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. 855 с.
- Куликов П. В., Филиппов Е. Г. Репродуктивная стратегия орхидных умеренной зоны // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции. СПб.: Мир и семья, 2000. С. 510–513.
- Панченко С. М. Методы картирования при изучении экологии популяций редких видов растений // Укр. ботан. журн. 2011. Т. 68, № 5. С. 672–685.
- Пучнина Л. В. Состояние популяций *Calypso bulbosa* и *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) в Пинежском заповеднике // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2017. Т. 2 (1). С. 125–150.
- Arditti J., Ghani A. K. A. Tansley Review No. 110. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications // New Phytologist. 2000. Vol. 145, N 3. P. 367–421.
- Arditti J., Michaud J. D., Healey P. L. Morphometry of orchid seeds. 1. *Paphiopedilum* and native California and related species of *Calypso*, *Cephalanthera*, *Coralorhiza* and *Epipactis* // Am. J. Bot. 1979. Vol. 66, N 10. P. 1128–1137.
- Blinova I. A northernmost population of *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae): Demography, flowering, and pollination // Selbyana. 2002. Vol. 23, N 1. P. 111–120.
- Brzosko E. Dynamics of island populations of *Cypripedium calceolus* in the Biebrza river valley (north-east Poland) // Bot. J. Linnean Soc. 2002. Vol. 139, N 1. P. 67–77.
- Brzosko E. The dynamics of island populations of *Platanthera bifolia* in the Biebrza National Park (NE Poland) // Ann. Bot. Fennici. 2003. Vol. 40. P. 243–253.
- Brzosko E., Ostrowiecka B., Mirski P., Jermakowicz E., Tałaj I., Wryblewska A. Pollinator limitation affects low reproductive success in populations of nectarless orchid in the Biebrza National Park // Acta Agrobotanica. 2017. Vol. 70, N 1. P. 1706.
- Ceballos G., Ehrlich P. R., Barnosky A. D., García A., Pringle R. M., Palmer T. M. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction // Sci. Advan. 2015. Vol. 1, N 5. P. 1400253.
- Cribb P. J., Kell S. P., Dixon K. W., Barrett R. L. Orchid conservation: a global perspective // Orchid conservation / K. W. Dixon, S. P. Kell, R. L. Barrett, P. J. Cribb (eds.). Kota Kinabalu: Natural History Publications, 2003. P. 1–24.
- Díaz S., Settele J., Brondizio E. S., Ngo H. T., Guéze M., Agard J., Arneth A., Balvanera P. et al. IPBES. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the // Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, IPBES secretariat. Bonn, Germany, 2019. P. 3–14.
- Dibble A. C., Gawler S. C., Wright W. A., Vitt P., Cameron D. S., Bajcz A. W., Campbell C. S. Demography of the Rare Orchid, *Isotria medeoloides* (Orchidaceae) and Its Response to a Canopy Thinning Treatment // Rhodora. 2019. Vol. 121, N 986. P. 67–107.

- Fay M. F. Orchid conservation: how can we meet the challenges in the twenty-first century? // *Bot. Stud.* 2018. Vol. 59, N 1. P. 1–16.
- García M. B., Gofí D., Guzmán D. Living at the edge: local versus positional factors in the long-term population dynamics of an endangered orchid // *Conservat. Biol.* 2010. Vol. 24, N 5. P. 1219–1229.
- Healey P. L., Michaud J. D., Arditti J. Morphometry of Orchid Seeds. III. Native California and Related Species of *Goodyera*, *Piperia*, *Platanthera* and *Spiranthes* // *Am. J. Bot.* 1980. Vol. 67, N 4. P. 508–518.
- Hutchings M. J. The population biology of the early spider orchid *Ophrys sphegodes*. Mill. III. Demography over three decades // *J. Ecol.* 2010. Vol. 98, N 4. P. 867–878.
- Jacquemyn H., Brys R., Hermy M., Willems J. H. Long-term dynamics and population viability in one of the last populations of the endangered *Spiranthes spiralis* (Orchidaceae) in the Netherlands // *Biol. Conservat.* 2007. Vol. 134. P. 14–21.
- Jacquemyn H., Brys R., Jongejans E. Size-dependent flowering and costs of reproduction affect population dynamics in a tuberous perennial woodland orchid // *J. Ecol.* 2010. Vol. 98, N 5. P. 1204–1215.
- Khapugin A. A., Chugunov G. G., Vargot E. V. *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) in Central Russia: A case study for its populations in two protected areas in the Republic of Mordovia (Russia) // *Lankesteriana*. 2017. Vol. 17, N 3. P. 417–431.
- Kirillov D., Kirillova I. *Cypripedium calceolus* L. in the Komi Republic. 2018. Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Occurrence dataset. doi: 10.15468/2tvr0w accessed via GBIF.org on 2019-03-27
- Kirillova I. A., Kirillov D. V. Reproduction biology of *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (Orchidaceae) on its northern distribution border // *Contemporary Problems of Ecology*. 2015. Vol. 8, N 4. P. 512–522.
- Kirillova I. A., Kirillov D. V. Effect of lighting conditions on the reproductive success of *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae, Liliopsida) // *Biol. Bull.* 2019. Vol. 46, N 10. P. 1317–1324.
- Kirillova I. A., Kirillov D. V. Impact of weather conditions on seasonal development, population structure and reproductive success on *Dactylorhiza traunsteineri* (Orchidaceae) in the Komi Republic (Russia) // *Nat. Conservat. Res.* 2020. Vol. 5, N 1. P. 77–89.
- Kull T. Identification of clones in *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) // *Proc. of the Estonian Acad. Sci. Biol.* 1988. Vol. 37. P. 195–199.
- Kull T. Genet and ramet dynamics of *Cypripedium calceolus* in different habitats // *Abstr. Bot.* 1995. Vol. 19. P. 95–104.
- Kull T. Fruit-set and recruitment in populations of *Cypripedium calceolus* L. in Estonia // *Bot. J. Linnean Soc.* 1998. Vol. 126, N 1–2. P. 27–38.
- Kull T. Biological flora of the British Isles. *Cypripedium calceolus* L. // *J. Ecol.* 1999. Vol. 87, N 5. P. 913–924.
- Kull T., Sammul M., Kull K., Lanno K., Tali K., Gruber B., Schmeller D., Henle K. Necessity and reality of monitoring threatened European vascular plants // *Biodiver. and Conservat.* 2008. Vol. 17, N 14. P. 3383–3402.
- Kull T., Selgis U., Peciña M. V., Metsare M., Ilves A., Tali K., Sepp K., Kull K., Shefferson R. P. Factors influencing IUCN threat levels to orchids across Europe on the basis of national red lists // *Ecol. Evolut.* 2016. Vol. 6, N 17. P. 6245–6265.
- Nicole F., Brzosko E., Till-Bottraud I. R. E. N. E. Population viability analysis of *Cypripedium calceolus* in a protected area: longevity, stability and persistence // *J. Ecol.* 2005. Vol. 93, N 4. P. 716–726.
- Øien D. I., Moen A. Flowering and survival of *Dactylorhiza lapponica* and *Gymnadenia conopsea* in the Suldendet Nature Reserve, Central Norway // P. Kindlmann, J. H. Willems, D. F. Whigham (eds.). *Trends and fluctuations and underlying mechanisms in terrestrial orchid populations*. Leiden: Backhuys, 2002. P. 3–22.
- Pfeifer M., Wiegand K., Heinrich W., Jetschke G. Long-term demographic fluctuations in an orchid species driven by weather: implications for conservation planning // *J. Appl. Ecol.* 2006. Vol. 43. P. 313–324.
- R Core Team. R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria, 2020. R Foundation for Statistical Computing. Available from: <http://www.R-project.org/> [Internet]
- Shefferson R. P. Survival costs of adult dormancy and the confounding influence of size in lady's slipper orchids, genus *Cypripedium* // *Oikos*. 2006. Vol. 115. P. 253–262.
- Sletvold N., Øien D. I., Moen A. Long-term influence of mowing on population dynamics in the rare orchid *Dactylorhiza lapponica*: the importance of recruitment and seed production // *Biol. Conservat.* 2010. Vol. 143. P. 747–755.
- Stroh P. A Long-term monitoring of Green-winged Orchid (*Anacamptis morio*) at Upwood Meadows NNR, Huntingdonshire // *British & Irish Bot.* 2019. Vol. 1, N 2. P. 107–116.
- Swarts N. D., Dixon K. W. Terrestrial orchid conservation in the age of extinction // *Ann. Botany.* 2009. Vol. 104, N 3. P. 543–556.
- van der Meer S., Jacquemyn H., Carey P. D., Jongejans E. Recent range expansion of a terrestrial orchid corresponds with climate-driven variation in its population dynamics // *Oecologia*. 2016. Vol. 181, N 2. P. 435–448.
- Wraith J., Norman P., Pickering C. Orchid conservation and research: An analysis of gaps and priorities for globally Red Listed species // *Ambio*. 2020. Vol. 49. P. 1601–1611.

Population dynamics, reproductive success, and seasonal development of *Cypripedium calceolus* under different growing conditions as a response to weather factors

I. A. KIRILLOVA, D. V. KIRILLOV

*Institute of Biology of the Komi Science Center of the Ural Branch of the RAS
167000, Syktyvkar, Kommunisticheskaya str., 28
E-mail: kirilova_orchid@mail.ru*

The results of a seven-year study of two populations of the rare orchid *Cypripedium calceolus* L. located in different ecotopes (in the forest and in the swamp) on the territory of the Komi Republic are presented. It was revealed that the size of the shoots of this species is influenced by the weather conditions of both the current and previous growing seasons, while the specifics of the action of weather factors depending on the growing conditions are noted. The number of generative shoots in the studied populations is positively associated with the temperature and humidity of August of the previous growing season, and frosts have an additional effect on their number. The number of shoots in different growing conditions during the study period changed synchronously and was positively associated (as well as the number of juvenile plants) with the weather (temperature and precipitation) at the beginning of the growing season. At the same time, the population of *C. calceolus*, growing in different ecotopes, differed in a number of characteristics: the spatial placement of shoots, their size, the number of flowers per shoot, etc. This indicates that all population parameters are strongly influenced by the local conditions of the site. In a more shaded habitat (forest), the population of *C. calceolus* remained stable during the seven years of study, whereas in the swamp the population was more dynamic. There was an increase in its number and active seed renewal. Despite the different seed productivity of the fruit in the two populations, the actual seed productivity of the generative shoot was the same in the same years of research.

Key words: Orchidaceae, monitoring, population structure, reproductive success.