

## ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ

УДК 582.594:581.16(470.13)

**Жизнь на краю ареала: сравнительное изучение центральных и краевых популяций *Dactylorhiza traunsteineri* (Orchidaceae) на европейском северо-востоке России****И.А. Кириллова\* , Д.В. Кириллов ***Институт биологии Коми научного центра, Уральское отделение Российской Академии наук, Россия, 167000, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28**\*e-mail: kirillova\_orchid@mail.ru*

Периферийные популяции считаются более уязвимыми, чем центральные, однако недавние исследования поставили под сомнение существование четких закономерностей в пределах ареалов видов. Мы изучили репродуктивные и демографические характеристики редкой орхидеи *Dactylorhiza traunsteineri* на северо-восточном пределе ее распространения (Приполярный Урал) и сравнили их с данными четырех популяций, находящихся ближе к центру ареала этого вида (юг Республики Коми). Значения численности популяций, размеров растений, числа цветков на особь и семян в плоде в периферийных популяциях были достоверно ниже, чем в популяциях, расположенных ближе к центру ареала. Вопреки ожиданиям, периферийные популяции возобновлялись лучше, чем центральные популяции, что, возможно, связано с высоким уровнем влагообеспеченности территории Приполярного Урала. Доля ювенильных особей в периферийных популяциях составила 18,7%, в популяциях на юге Республики Коми – 6,3–6,9%. Кроме того выявлено, что в направлении от центра к периферии ареала увеличивается доля пустого пространства в семенах (с 63,9 до 75,6%). Это обеспечивает им лучшую летучесть и повышает шансы достичь благоприятных для прорастания мест, которых на краю ареала становится меньше.

**Ключевые слова:** орхидные, граница ареала, репродуктивный успех, структура популяции, Республика Коми, морфометрия семян

DOI: 10.55959/MSU0137-0952-16-78-2-9

Каждый вид занимает ограниченную географическую область — ареал. Идея о том, что популяции в центре ареала и на его окраинах отличаются, является фундаментальным принципом экологии и биогеографии [1]. Существует гипотеза «обильного центра», согласно которой виды в центре ареала чаще всего населяют большее разнообразие типов местообитаний, тогда как по краям они в основном произрастают в ограниченном спектре растительных сообществ [2]. Считается, что условия окружающей среды являются оптимальными вблизи центра ареала и более суровыми на периферии, поэтому индивидуальная приспособленность и показатели демографии снижаются от центра к окраинам ареала [3]. Краевые популяции из-за изоляции и ограничений, вызванных экстремальными условиями среды обитания, считаются более уязвимыми по сравнению с популяциями, встречающимися в центре ареала. Ряд исследований показали более низкие показатели жизнедеятельности на границе ареала [4, 5], тогда как другие не обнаружили ожидаемых различий [6, 7].

Виды семейства орхидные являются своеобразными «индикаторами» состояния экосистем [8] и первыми выпадают из состава фитоценозов при любых антропогенных нарушениях. Для успешного сохранения природных популяций этих уязвимых растений необходимы всесторонние исследования их биологии и экологии [9]. Особенно актуальны такие исследования близ границ ареалов видов, где они существуют на пределе своих биологических возможностей.

*Dactylorhiza traunsteineri* (Saut. ex Rchb.) Soó [10] — редкий вид семейства орхидные, включенный в Красную книгу Российской Федерации [11], однако на ее территории практически не исследован [12]. Данные по виду представлены лишь в публикации И.В. Блиновой [13] по Мурманской области и в исследовании, посвященном динамике одной популяции этого вида в Республике Коми [14]. Кроме того, есть несколько работ по разным вопросам биологии близкого вида — *D. lapponica* (Laest. ex Hartm.) Soó, который иногда рассматривают в составе *D. traunsteineri* s. l., выполненных на территории Норвегии [15, 16].

Целью данной работы стала оценка состояния периферийных популяций этого вида, расположенных на северо-восточном пределе распространения, и сравнение их демографических показателей с показателями популяций, находящихся ближе к центру ареала в пределах территории Республики Коми.

### Материалы и методы

*D. traunsteineri* — редкая орхидея, охраняемая во многих европейских странах и в 26 регионах России [12]. Преимущественно европейский вид (рисунок). Растет на открытых сфагновых болотах переходного и низинного типа с повышенным минеральным питанием и на ключевых болотах. В Республике Коми находится на северо-восточной границе своего распространения. Произрастает на травяно-сфагновых, осоково-гипново-сфагновых и травяно-гипновых болотах [17].

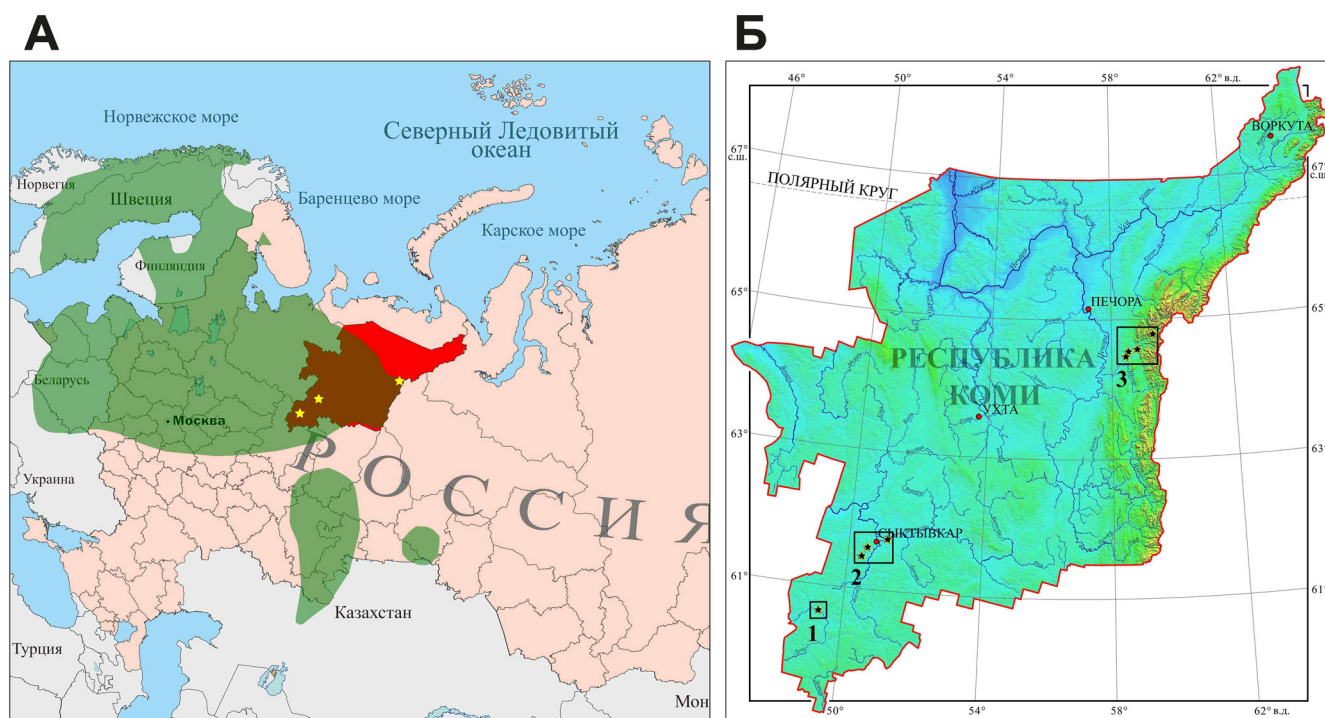
Исследования проводили в 2022 г. на трех участках территории Республики Коми (рисунок), расположенных по градиенту юг–север. Первый участок находился в подзоне южной тайги, на территории Прилузского административного района, в пределах Северных увалов. Здесь исследована одна популяция (№ 1, табл. 1), самая южная из изученных нами. Среднегодовая температура воздуха составляет на данной территории  $+1,1^{\circ}\text{C}$ , количество осадков за год — 622 мм, продолжительность вегетационного периода 106 сут [18].

Второй участок расположен в подзоне средней тайги, на территории Сыктывдинского административного района, в пределах Вычегодско-Ме-

зенской равнины. Климат района умеренно континентальный, среднегодовая температура воздуха  $+0,4^{\circ}\text{C}$ , количество осадков за год 560 мм, продолжительность вегетационного периода 100 сут [19]. На данном участке исследовано три популяции вида (№ 2–4, табл. 1), в популяции № 2 с 2014 г. ведутся мониторинговые исследования [14].

Третий участок расположен на северо-востоке Республики Коми, в подзоне северной тайги на Приполярном Урале. В административном отношении он входит в состав Вуктыльского административного района (национальный парк «Югыд ва»). Климат здесь резко континентальный, с преобладанием холодного времени над умеренно теплым. Это обусловлено географическим положением и наличием горных хребтов меридионального направления, вдоль которых с севера на юг проникают холодные арктические массы воздуха. Среднегодовая температура воздуха  $-4,5^{\circ}\text{C}$ . Количество осадков более 1000 мм за год [18]. Вегетационный период длится 60–75 сут. На данной территории исследовали четыре популяции вида (№ 5–8, табл. 1), они находятся на северо-восточном краю его ареала.

При изучении популяций *D. traunsteineri* использовали общепринятые в популяционной биологии методики с учетом специфики изучения редких видов [20]. В каждой популяции были заложены трансекты ( $1 \times 10 \text{ м}^2$ ), по 2–3 для каждой популяции. Трансекты разбивали на учетные площадки по  $1 \text{ м}^2$ . На каждой учетной площадке подсчитывали число особей изучаемого вида, определяли его плотность и онтогенетическую



**Рисунок.** Ареал *Dactylorhiza traunsteineri* (отмечен зеленым цветом) (А) и локализация изученных популяций вида (черные звездочки) на территории Республики Коми (Б), цифрами обозначены участки исследований.

структуру популяций. Условные онтогенетические состояния растений выделены по ранее разработанным для данного вида ключам [14]. Выделяли следующие онтогенетические состояния: ювенильное (j) (растения с одним листом срединной формации с 2–4 жилками), имматурное (im) (растения с 1–2 листьями срединной формации с 6–8 жилками), взрослое вегетативное (v) (2–3 листа с 8–12 жилками) и генеративное (g) (цветущие растения).

Во время плодоношения подсчитывали количество завязавшихся плодов и собирали коробочки со зрелыми семенами из центральной части соцветия до начала их раскрытия. Семена просматривали при увеличении 4,5× под световым микроскопом МСП-2 (ЛОМО, Россия) и фотографировали цифровой видеокамерой ТС-500 (ЛОМО, Россия). Измерения проводили в программе TourView (TourTek, Китай). Анализировали среднюю длину и ширину семени и зародыша, отношение этих показателей друг к другу, объем семени и зародыша, долю воздушного пространства в семени [21, 22] у 40 выполненных семян из каждой популяции.

Для определения качества семян взята смесь семян из коробочек, отобранных с разных растений в пределах одной популяции (не менее 600 семян с каждой популяции). Семена просматривали под микроскопом, неполноценными считали семена без нормально развитого зародыша. Подсчет числа семян в коробочках проведен с применением разработанной нами оригинальной методики абсолютного учета количества семян средствами программного пакета ImageJ 1.53t [23] на сканированном материале в автоматическом режиме (алгоритм Find Maxima) с ручной корректировкой. Для каждой популяции подсчитаны семена в 5–7 коробочках из средней части соцветия.

Подготовительную обработку и анализ данных проводили в приложении Microsoft Office Excel 2010. Статистические расчеты выполнены с помощью среды R (v.3.6.3) [24]. 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 численность популяций *D. traunsteineri* на юге Республики Коми (участки 1–2) высокая – свыше 1000 растений, плотность – 5–20 особей на 1 м². Самая большая популяция (№ 2) насчитывает 23722 растения [14]. Краевые популяции на Приполярье Урале (участок 3) характеризуются меньшей численностью – 100–500 особей, при средней плотности размещения 8–18 экземпляров на 1 м².

Все изученные нами популяции *D. traunsteineri* – нормальные, полноценные. В табл. 2 представлены усредненные онтогенетические спектры популяций вида с разных частей Республики Коми. На юге региона в популяциях преобладают взрослые вегетативные растения, при большом числе генеративных особей. В онтогенетических спектрах популяций вида на Приполярье Урале преобладают генеративные и имматурные особи. Кроме того, они отличаются повышенной долей молодых растений. Ювенильные особи присутствовали во всех изученных нами популяциях на территории Республики Коми, в краевых популяциях их доля оказалась выше (18,7%), чем в популяциях с юга региона (6,3–6,9%).

Таблица 1

Местонахождения изученных популяций *Dactylorhiza traunsteineri* в Республике Коми

№	Местонахождение	Координаты	Местообитание
1	Окрестности деревни Занулье	60,6275° с.ш. 49,4203° в.д.	Вахтово-сфагновое болото
2	Пойма реки Тылаю	61,5927° с.ш. 50,6244° в.д.	Вахтово-осоково-гипновое болото
3	Пойма реки Юил	61,5161° с.ш. 50,4323° в.д.	Вахтово-осоково-сфагновое болото с ерником
4	Истоки реки Фирма	61,6698° с.ш. 51,0488° в.д.	Вахтово-гипново-сфагновое болото
5	Правый берег реки Большой Паток, 600 м ниже ручья Лиственичный	64,7417° с.ш. 59,2857° в.д.	Пушицево-гипново-сфагновое болото
6	Правый берег реки Большой Паток, 3 км выше устья реки Седью	64,5630° с.ш. 58,8087° в.д.	Хвощово-осоково-сфагновое болото
7	Левый берег реки Большой Паток, 400 м ниже острова Кузыльнди	64,5111° с.ш. 58,5245° в.д.	Разнотравно-осоково-гипновое болото
8	Левый берег реки Большой Паток, 1 км выше острова Давди	64,4991° с.ш. 58,5045° в.д.	Пушицево-осоково-гипновое болото

В трех из четырех исследованных популяциях вида на Приполярном Урале отмечены поврежденные генеративные особи, их доля составила 6–15%. На самом юге Республики Коми (участок 1) поврежденных генеративных растений не обнаружено. На участке 2 такие особи отмечены лишь в одной популяции, где ведутся мониторинговые исследования (в 2015 г. после заморозков в начале октября предыдущего года 7% генеративных растений оказались повреждены).

Усредненные морфометрические параметры растений *D. traunsteineri* с разных частей Республики Коми приведены в табл. 3. Наши исследования показали, что в направлении с юга на север происходит значимое уменьшение размеров растений и числа цветков (при  $p < 0,05$ ).

Завязываемость плодов варьирует в разных популяциях от 14 до 69% (табл. 2). Не выявлено достоверной корреляции между этим показателем и числом цветков в соцветии. Размеры семян в крайних популяциях *D. traunsteineri* значимо больше,

чем в расположенных южнее: длина семени на самом юге региона составляет 0,67 мм, в крайних популяциях – 0,73 мм, ширина – 0,19 и 0,21 мм соответственно (табл. 3). Выявлено, что в направлении от центра к периферии ареала у растений в изученных популяциях увеличивается доля пустого воздушного пространства – от 63,9 до 75,6%, отношение длины семени к его ширине не меняется, а зародыш становится более вытянутым (табл. 3).

На самом юге Республики Коми в коробочке *D. traunsteineri* образуется в среднем  $5233 \pm 433$  семян, в пределах средней тайги –  $4472 \pm 563$  шт., а на Приполярном Урале –  $4222 \pm 386$  шт. Часть семян в коробочках – неполноценная, не содержит нормально развитый зародыш. Доля таких семян в изученных нами популяциях невелика – не превышает 4,9% (табл. 2). Реальная семенная продуктивность генеративной особи максимальна на участке 2 – 29 740 семян. На самом юге региона и на Приполярном Урале на растение приходится в среднем 20 тыс. семян.

Таблица 2

Онтогенетические спектры и репродуктивные характеристики популяций *Dactylorhiza traunsteineri* на трех участках Республики Коми

Признак	Участок 1	Участок 2	Участок 3
Усредненные онтогенетические спектры популяций (j:im:v:g)	6,9:18,5:38,6:36,0	6,3:15,3:41,6:36,8	18,7:29,8:19,8:31,7
Завязываемость плодов, %	26,9	46,2 (28,5–69,1)	28,8 (13,3–47,8)
Среднее число семян в коробочке, шт.	5233	4472	4221
Доля неполноценных семян, %	3,3	4,9	3,0
Реальная семенная продуктивность особи, шт.	19 057	29 740	20 277

Таблица 3

Морфометрические параметры растений и семян *Dactylorhiza traunsteineri* на трех участках Республики Коми

Признак	Участок 1	Участок 2	Участок 3	Уровень значимости		
	1	2	3	1-2	2-3	1-3
Высота растения, см	25,28±3,44	21,83±4,33	20,93±3,70	**	**	**
Длина соцветия, см	5,11±1,13	4,91±1,14	4,82±1,46	—	—	—
Число листьев, шт.	2,78±0,48	3,01±0,37	2,55±0,52	**	**	**
Длина нижнего листа, см	8,09±1,80	7,61±1,97	5,17±1,56	*	**	**
Ширина нижнего листа, см	1,57±0,32	1,24±0,29	1,13±0,26	**	**	**
Длина второго листа, см	8,99±1,80	9,35±1,71	6,54±1,66	—	**	**
Ширина второго листа, см	1,45±0,39	1,22±0,30	1,07±0,28	**	**	**
Число цветков, шт.	13,8±3,60	14,87±4,92	11,26±4,05	—	**	**
Длина семени, мм	0,67±0,07	0,71±0,10	0,73±0,11	**	—	**
Ширина семени, мм	0,19±0,03	0,21±0,03	0,21±0,03	**	—	**
Длина зародыша, мм	0,21±0,02	0,23±0,03	0,22±0,05	**	**	*
Ширина зародыша, мм	0,14±0,02	0,15±0,02	0,13±0,03	**	**	**
Отношение длины семени к ширине	3,55±0,70	3,51±0,73	3,52±0,80	—	—	—
Отношение длины зародыша к ширине	1,56±0,14	1,60±0,18	1,71±0,27	—	**	**
Объем семени × 10 <sup>-3</sup> , мм <sup>3</sup>	6,65	8,34	8,94	**	—	**
Объем зародыша × 10 <sup>-3</sup> , мм <sup>3</sup>	2,20	2,74	2,15	**	**	*
Доля пустого воздушного пространства в семени, %	63,88	65,07	75,65	*	**	**

Примечание: В таблице приведены среднее арифметическое (M) и стандартное отклонение (SD).  
«—» — различия недостоверны; \* —  $p < 0,05$ ; \*\* —  $p < 0,01$



### Обсуждение

Границы ареала вида часто совпадают с экологическими границами. Поэтому виды достигают здесь предела своей экологической толерантности и плохо адаптируются к условиям вне ареала. В связи с этим численность популяций видов с удалением от центра ареала уменьшается в ответ на все более неблагоприятную окружающую среду [25]. По территории Республики Коми проходит северо-восточная граница распространения *D. traunsteineri* и обследованные нами популяции на Приполярном Урале можно отнести к самым крайним точкам его ареала. Численность этих популяций ниже, чем на юге Республики Коми, но сопоставима с данными для Центральной Норвегии [26, 16], где популяции насчитывают 400–500 цветущих растений.

В результате снижения благоприятности окружающей среды при продвижении от центра к периферии ареала возрастает уровень экологического стресса [27]. Следствием этого может быть уменьшение энергии, доступной для роста и размножения, при приближении к краю ареала, и, следовательно, уменьшение размеров растений и снижение производства семян [5]. Уменьшение морфометрических параметров растений и числа цветков также отмечено нами в периферийных популяциях *D. traunsteineri* на Приполярном Урале, по сравнению с более южными популяциями вида на территории Республики Коми.

В большинстве изученных краевых популяций *D. traunsteineri* отмечены поврежденные заморозками генеративные особи, по направлению к югу Республики Коми их число уменьшается. То есть низкие температуры на северо-восточной границе ареала влияют и на количество цветущих растений этого вида.

Эффективность опыления *D. traunsteineri* не связана с нахождением в разных точках ареала. Она сильно варьирует в разных популяциях и зависит от погодных условий во время цветения вида, а также конкретных условий фитоценоза. Средняя завязываемость плодов *D. traunsteineri* в краевых популяциях на Приполярном Урале (28,8%) сопоставима с данными из Центральной Норвегии и Мурманской области, где этот показатель не превышает 30% [13, 15]. В более южных популяциях, в Московской области, он составляет 10–15% и только в особо благоприятные годы достигает 60–65% [12].

Отмечено небольшое снижение семенной продуктивности в направлении от центра к краю ареала *D. traunsteineri*. Сокращение производства семян на северной границе ареала отмечено и для некоторых других видов орхидных, например *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Besser [28],

*D. incarnata* (L.) Soó [29] и *D. fuchsii* (Druce) Soó [30]. Размер семян *D. traunsteineri* на территории Республики Коми при продвижении на север, напротив, увеличивается, в основном за счет увеличения доли пустого воздушного пространства в семени. В Мурманской области, где проходит северная граница ареала *D. traunsteineri*, семена этого вида еще крупнее, их размер составляет  $0,89 \times 0,27$  мм [13]. Известно, что увеличение объема воздушной прослойки в семенах повышает их парусность и плавучесть и, следовательно, расширяет зону их возможного распространения с помощью воды и ветра [31]. Возможно, это является приспособлением к лучшему распространению, так как на границе ареала подходящих мест для прорастания становится меньше. Подобная закономерность обнаружена и для другого представителя рода *Dactylorhiza* (*D. maculata* (L.) Soó) на северной границе ареала [32]. Снижения качества семян на границе ареала, описанного для некоторых видов [6], для *D. traunsteineri* не отмечено.

Конечным показателем репродуктивного успеха вида на уровне популяции является число появившихся и закрепившихся молодых растений [20]. Доля ювенильных особей оказалась выше в периферийных популяциях *D. traunsteineri* на Приполярном Урале, чем в более южных популяциях вида. Подобная закономерность описана и для *Plantago coronopus* L. на северной границе ареала [33]. Возможно, это связано с тем, что среднегодовое количество осадков на территории, где находятся краевые популяции *D. traunsteineri* (участок 3) в два раза выше (1000 мм), чем в более южных частях (560–620 мм). А наши предыдущие исследования [14] показали, что уровень влагообеспеченности является основным фактором, положительно влияющим на репродуктивный успех этого вида.

Таким образом, нами показано, что, несмотря на ряд свойств изученных краевых популяций *D. traunsteineri* (уменьшение размеров растений, числа цветков и семян, снижение численности популяций, повреждение заморозками генеративных растений), местообитания на периферии ареала могут быть благоприятными для этого вида — по крайней мере, для некоторых показателей жизнедеятельности. Так, здесь выше число молодых (ювенильных) растений, что свидетельствует о благоприятных условиях для семенного возобновления, основного у этого вида.

Работа выполнена в рамках госзадания Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН (№ 122040600026-9). Исследования проводили без использования животных и без привлечения людей в качестве испытуемых. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Pironon S., Papuga G., Villellas J., Angert A.L., García M.B., Thompson J. Geographic variation in genetic and demographic performance: new insights from an old biogeographical paradigm. *Biol. Rev.* 2017;92(4):1877–1909.
2. Sagarin R.D., Gaines S.D. The 'abundant centre' distribution: to what extent is it a biogeographical rule? *Ecol. Lett.* 2002;5(1):137–147.
3. Abeli T., Gentili R., Mondoni A., Orsenigo S., Rossi G. Effects of marginality on plant population performance. *J. Biogeogr.* 2014;41(2):239–249.
4. Tremblay M.F., Bergeron Y., Lalonde D., Mauffette Y. The potential effects of sexual reproduction and seedling recruitment on the maintenance of red maple (*Acer rubrum* L.) populations at the northern limit of the species range. *J. Biogeogr.* 2002;29(3):365–373.
5. Jump A.S., Woodward F.I. Seed production and population density decline approaching the range-edge of *Cirsium* species. *New Phytol.* 2003;160(2):349–358.
6. García M.B., Goni D., Guzmán D. Living at the edge: Local versus positional factors in the long-term population dynamics of an endangered orchid. *Conserv. Biol.* 2010;24(5):1219–1229.
7. Pironon S., Villellas J., Morris W.F., Doak D.F., García M.B. Do geographic, climatic or historical ranges differentiate the performance of central versus peripheral populations? *Glob. Ecol. Biogeogr.* 2015;24(6):611–620.
8. Gale S.W., Fischer G.A., Cribb P.J., Fay M.F. Orchid conservation: bridging the gap between science and practice. *Bot. J. Linn. Soc.* 2018;186(4):425–434.
9. Fay M.F. Orchid conservation: how can we meet the challenges in the twenty-first century? *Bot. Stud.* 2018;59(1):16.
10. Efimov P.G. Orchids of Russia: annotated checklist and geographic distribution. *Nat. Conserv. Res.* 2020;5(Suppl.1):1–18.
11. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Тов-во научн. изд. КМК; 2008. 855 с.
12. Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В. Орхидные России (биология, экология и охрана). М.: Тов-во научн. изд. КМК; 2014. 437 с.
13. Blinova I.V., Uotila P. *Dactylorhiza traunsteineri* (Orchidaceae) in Murmansk Region (Russia). *Memo. Soc. Fauna Flora Fenn.* 2012;88:67–79.
14. 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. Conserv. Res.* 2020;5(Suppl.1):77–89.
15. 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. Conserv.* 2010;143(3):747–755.
16. Sletvold N., Grindeland J.M., Ågren J. Pollinator-mediated selection on floral display, spur length and flowering phenology in the deceptive orchid *Dactylorhiza lapponica*. *New Phytol.* 2010;188(2):385–392.
17. Красная книга Республики Коми. Сыктывкар: Коми респ. типогр., 2019. 766 с.
18. Атлас Республики Коми по климату и гидрологии. М.: Дик, Дрофа; 1997. 116 с.
19. Атлас почв Республики Коми. Под ред. Г.В. Добровольского, А.И. Таскаева и И.В. Забоевой. Сыктывкар: Коми респ. типогр.; 2010. 356 с.
20. Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы: Унив. книга; 2013. 439 с.
21. Arditti J., Michaud J.D., Healey P.L. Morphometry of orchid seeds. I. *Paphiopedilum* and native California and related species of *Calypso*, *Cephalanthera*, *Corallorhiza* and *Epipactis*. *Am. J. Bot.* 1979;66(10):1128–1137.
22. 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;67(4):508–518.
23. Kirillova I.A., Kirillov D.V. Reproduction biology of *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. (Orchidaceae) on its northern distribution border. *Contemp. Probl. Ecol.* 2015;8(4):512–522.
24. R Core Team. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing; 2020. URL <https://www.R-project.org/>.
25. Kawecki T.J. Adaptation to marginal habitats. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2008;39:321–342.
26. Øien D.I., Moen A. Flowering and survival of *Dactylorhiza lapponica* and *Gymnadenia conopsea* in the Solendet Nature Reserve, Central Norway. *Trends and fluctuations and underlying mechanisms in terrestrial orchid populations*. Eds. P. Kindlmann, J.H. Willems, and D.F. Whigham. Leiden: Backhuys; 2002. P. 3–22.
27. Hall C.A., Stanford J.A., Hauer F.R. The distribution and abundance of organisms as a consequence of energy balances along multiple environmental gradients. *Oikos*. 1992;65(3):377–390.
28. Kirillova I.A., Kirillov D.V. Seed Productivity of *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Besser (Orchidaceae, Liliopsida) on the northern border of its distribution range. *Biol. Bull. Russ. Acad. Sci.* 2021;48(10):1813–1821.
29. Kirillova I.A., Kirillov D.V. Population structure and seed productivity of *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó (Orchidaceae, Liliopsida) at the northern border of its habitat. *Biol. Bull. Russ. Acad. Sci.* 2022;49(10):272–292.
30. Kirillova I.A., Kirillov D.V. Reproductive success of *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó at the northern border of its distribution range. *Biol. Bull. Russ. Acad. Sci.* 2023;50(1):68–78.
31. Arditti J., Michaud J.D., Healey P.L. Morphometry of orchid seeds. II. Native California and related species of *Calypso*, *Cephalanthera*, *Corallorhiza* and *Epipactis*. *Am. J. Bot.* 1980;67(3):347–360.
32. Kirillova I.A., Kirillov D.V. Reproductive success of marginal populations of *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó (Orchidaceae). *Russ. J. Ecol.* 2022;53(3):152–157.
33. Villellas J., Ehrlén J., Olesen J.M., Braza R., García M.B. Plant performance in central and northern peripheral populations of the widespread *Plantago coronopus*. *Ecography*. 2013;36(2):136–145.

Поступила в редакцию 07.02.2023

После доработки 04.05.2023

Принята в печать 15.06.2023

## RESEARCH ARTICLE

# Living at the edge: a comparative study of the central and marginal populations of *Dactylorhiza traunsteineri* (Orchidaceae) in European Northeast of Russia

I.A. Kirillova<sup>\*</sup> , D.V. Kirillov 

*Institute of Biology, Komi Science Center, Ural Branch of Russian Academy of Sciences,  
28 Kommunisticheskaya str, Syktyvkar, Komi Republic, 167982, Russia*

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

Peripheral populations are considered more vulnerable than central ones, but recent studies have questioned the existence of clear patterns within species ranges. We studied reproductive and demographic characteristics of the rare orchid *Dactylorhiza traunsteineri* at the northeastern limit of its distribution range (the Subpolar Urals) and compared them with the data of four populations located closer to the center of the range (south of the Komi Republic). In peripheral populations, number of individuals per population, plant sizes, number of flowers per individual and seeds per fruit were significantly lower than those in populations located closer to the center of the area. Contrary to expectations, the peripheral populations were renewed better than the central ones, which may be due to the high level of moisture availability in the Subpolar Urals. The proportion of juvenile individuals in the peripheral populations was 18.7%, in populations in the south of the Komi Republic – 6.3–6.9%. In addition, we found that in the direction from the center to the periphery of the species range, the proportion of empty space in seeds increased (from 63.9 to 75.6%). This provides the seeds with better volatility and increases the chances of reaching places favorable for germination, which are becoming fewer at the edge of the range.

**Keywords:** *orchids, range boundary, reproductive success, population structure, Komi Republic, seed morphometry*

**Funding:** This study was performed as part of the state assignment of the Institute of Biology, Komi Science Center, Ural Branch of Russian Academy of Sciences (no. 122040600026-9).

## Сведения об авторах

*Кириллова Ирина Анатольевна* — канд. биол. наук, науч. сотр. отдела флоры и растительности Севера Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Тел.: 8-821-221-68-55; e-mail: kirillova\_orchid@mail.ru; ORCID <https://orcid.org/0000-0001-7774-7709>

*Кириллов Дмитрий Валерьевич* — канд. биол. наук, науч. сотр. отдела флоры и растительности Севера Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Тел.: 8-821-221-68-55; e-mail: kirdimka@mail.ru; ORCID <https://orcid.org/0000-0002-6577-693X>