

© И. А. Кириллова, Л. В. Тетерюк, С. В. Пестов, Д. В. Кириллов

**РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS*
(*ORCHIDACEAE*) НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРО-ВОСТОКЕ РОССИИ**

I. A. KIRILLOVA, L. V. TETERYUK, S. V. PESTOV, D. V. KIRILLOV. REPRODUCTION
BIOLOGY OF *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS* (*ORCHIDACEAE*) IN THE EUROPEAN NORTH-EAST
OF RUSSIA

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167000 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28
Факс 8(212)240163

E-mail: plotnikova@ib.komisc.ru, teteryuk@ib.komisc.ru, pestov@ib.komisc.ru,
kirdimka@mail.ru

Поступила 12.04.2012

Окончательный вариант получен 08.06.2012

Приведены данные об особенностях репродуктивной биологии *Cypripedium calceolus* L. на северной границе ареала (Республика Коми). Показано, что на севере основное отрицательное воздействие на семенную репродукцию *C. calceolus* оказывают погодные условия. Нерегулярность плодоношения компенсируется эффективностью опыления, высокой семенной продуктивностью и высоким качеством семян.

Ключевые слова: репродуктивная биология, граница ареала, *Orchidaceae*, *Cypripedium calceolus*.

Орхидные в силу своих эколого-биологических и ценологических особенностей, таких как микосимбиотрофизм, высокая специализация опыления, низкая конкурентоспособность, являются одним из наиболее уязвимых компонентов растительного покрова умеренной зоны. При разработке научных основ сохранения представителей этого семейства одним из актуальных направлений является выявление особенностей их репродуктивной биологии в разных условиях произрастания. На сегодняшний день собрано недостаточно информации о семенной продуктивности орхидных (из-за сложности подсчета огромного числа мельчайших семян), опылителях отдельных видов, изменчивости генеративной сферы и т. п. Изучение различных аспектов репродуктивной биологии орхидных важно для понимания процесса коэволюции насекомых и растений, а также для выявления репродуктивной стратегии видов, факторов, лимитирующих их семенное размножение, и механизмов устойчивого существования краевых популяций.

Cypripedium calceolus L. (башмачок настоящий) — евразийский бореальный вид (Аверьянов, 1999). Этот вид редок по всему ареалу, включен в списки охраняемых растений России (Красная книга Российской Федерации, 2008) и других стран (Stewart, 1992). На северо-востоке европейской части России *C. calceolus* sporadически встречается в среднем течении р. Онеги, верховьях Емцы, по рекам Северной Двине, Пинеге, Сотке, Полте, Сояне и др. (Мартыненко, 1976). В Республике Коми известно около 100 его местонахождений (рис. 1). Почти все местообитания этого вида на территории республики включены в систему ООПТ региона (Кадастр, 1993, 1995; Лавренко и др., 1995).

Целью данной работы стало изучение особенностей репродуктивной биологии *C. calceolus* на территории Республики Коми. Здесь проходит северная граница распространения данного вида. Репродуктивная биология *C. calceolus* на северо-востоке европейской части России изучается впервые.



Рис. 1. Распространение *Cypripedium calceolus* в Республике Коми.

1 — Северный Урал, 2 — Приполярный Урал, 3 — Южный Тиман, 4 — Средний Тиман, 5 — Вычегодско-Мезенская равнина.

Материал и методика

Республика Коми расположена на северо-востоке европейской части России. Протяженность ее с юга на север составляет 785 км, с запада на восток — 695 км. По рельефу и геологическому строению восток территории относится к горному Уралу (Северный, Приполярный и Полярный Урал), а остальная часть — к Русской равнине (Тиманский кряж, Печорская низменность, Вычегодско-Мезенская равнина).

Климат умеренно-континентальный. Лето короткое и прохладное, зима длинная и холодная, с устойчивым снежным покровом. В южной части республики климат более мягкий. Сумма среднесуточных температур выше 10° достигает 1550°, годовая сумма осадков составляет 550—600 мм. Безморозный период составляет около 105 дней. Самый теплый месяц — июль, с температурой в среднем около 16—17 °С, холодный — декабрь (средняя температура — -15—-17 °С). На севере и северо-востоке республики условия более суровые. За вегетационный период сумма средних суточных температур выше 10° составляет только 800—1000°, за год выпадает 420—460 мм осадков. Безморозный период составляет 70—85 дней и меньше. Самый теплый месяц — июль (со среднемесячной температурой 12—13 °С), холодный — декабрь (средняя температура — -19—-20 °С).

Изучение разных аспектов репродуктивной биологии *C. calceolus* проводили в 1995—2010 гг. на участках Вычегодско-Мезенской равнины (61°39'—60°25' с. ш., 50°38'—53°40' в. д.), Южного (62°53'—61°40' с. ш., 54°08'—55°50' в. д.) и Среднего Тимана (65°33'—64°18' с. ш., 50°26'—52°48' в. д.), Северного (62°58'—62°02' с. ш., 58°06'—58°58' в. д.) и Приполярного Урала (65°21'—65°35' с. ш., 60°31'—60°48' в. д.). Наблюдения за регулярностью цветения и плодоношения вида проведены в 33 ценопопуляциях (ЦП) во время маршрутных обследований 12 заказников и памятников природы, Национального парка «Югыд ва» и Печоро-Илычского биосферного заповедника, а также в ходе многолетних полустационарных исследований в ряде ООПТ. За счетную единицу *C. calceolus* в популяционных исследованиях принят парциальный побег. На ранних этапах онтогенеза, до начала ветвления корневища, побег соответствует особи. Условные онтогенетические состояния побегов выделены по ранее разработанным для данного вида ключам (Татаренко, 1996; Баталов, 1998; Пучнина, 1999) с учетом особенностей его развития в Республике Коми (Тетерук, 2003).

Состав опылителей изучен на двух модельных участках — притеррасных болотах р. Сысола (комплексный заказник «Важъелью» и ботанический заказник «Сыктывкарский») и выходах известняков (Южный Тиман, ботанический заказник «Сойвинский»). Динамика среднесуточных температур воздуха в летний период в данных местообитаниях приведена на рис. 2. Для сбора насекомых в период активного цветения применяли метод ручного сбора. Помимо отлова активных опылителей, учитывали насекомых, обнаруженных в губе-ловушке цветков *C. calceolus*. Выборка составляла около 50—80 цветков в каждой ценопопуляции.

Для изучения семенной продуктивности плоды со зрелыми семенами собирали до начала их раскрытия и помещали в бумажные пакеты. Для определения полноценности семян брали смешанные образцы (выборка составляла не менее 500 шт.) из 5—10 плодов, отобранных с разных растений в пределах одной ценопопуляции. Семена просматривали под биноклем МБС-10. Неполюценными считали семена без зародыша. Морфометрические показатели (длину семени, ширину семени, отношение длины к ширине — (индекс семени) измеряли у 30 выполненных семян из каждого образца. Учитывали длину и ширину коробочки.

Подсчет количества семян в коробочке проводили с применением разработанной нами оригинальной методики, которая основывается на выделении абрисов семян по фотоснимкам и дальнейшем автоматическом подсчете их количества. В каждой ценопопуляции просчитаны семена в 5—6 коробочках. В работе использованы такие показатели, как условно-реальная семенная продуктивность (УРСП) — общее число семян на один генеративный побег (Ходачек, 1970. 2000), реальная семенная продуктивность (РСП) — число полноценных зрелых семян на один генеративный побег (Левина, 1981) и условно-потенциальная семенная продуктивность (УПСП) — средняя семенная продуктивность в случае 100%-го опыления цветков (Блинова, 2009), урожай семян ценопопуляции (Работнов, 1960). Их рассчитывали по следующим формулам:

УПСП = число семян в коробочке × число цветков на генеративном побеге (среднее для ЦП);

РСП = (число полноценных семян в коробочке × число цветков на генеративном побеге (среднее для ЦП) × процент завязываемости плодов ЦП)/100;

УРСП = (число семян в коробочке × число цветков на генеративном побеге (среднее для ЦП) × процент завязываемости плодов ЦП)/100.

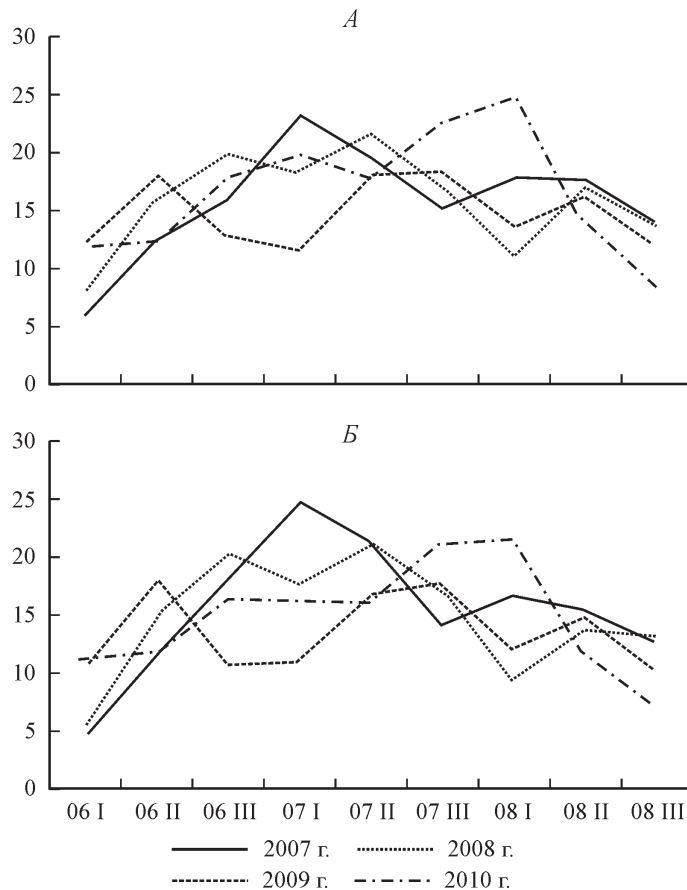


Рис. 2. Среднесуточные температуры воздуха в летний период по декадам.
 А — Вычегодско-Мезенская равнина, Б — Южный Тиман (заказник «Сойвинский»). По оси абсцисс — месяцы и декады; по оси ординат — среднесуточные температуры, °С.

Результаты и обсуждение

В южной части региона, на Вычегодско-Мезенской равнине, *C. calceolus* встречается на притеррасных болотах в долинах рек, облесенных окраинах болот, приручейных (с проточным увлажнением) или заболоченных (избыточно увлажненные) лесах, где иногда образует крупные популяции площадью до 3—4 га и численностью более 1500—2000 парциальных побегов. Севернее местонахождения этого вида связаны с выходами кальцийсодержащих пород на Тиманском кряже и Урале. Ценопопуляции на известняках отличаются меньшей площадью и численностью. Наряду с вегетативным размножением в регионе отмечено активное семенное возобновление вида (Тетерюк, 2003, 2006; Плотникова, 2010; Кириллова, 2010).

Доля генеративных побегов в обследованных ценопопуляциях *C. calceolus* составляла от 14,7 до 90 %. Высокая вариабельность этого показателя связана с погодными условиями и разнообразием местообитаний вида на обширной территории Республики Коми. В других регионах доля генеративных побегов в ценопопуляциях *C. calceolus* более стабильна: в Эстонии — 35—71 % (Kull, Kull, 1991), в Мурманской обл. — всего 3—9 % (Blinova, 2002). Анализ онтогенетических спек-

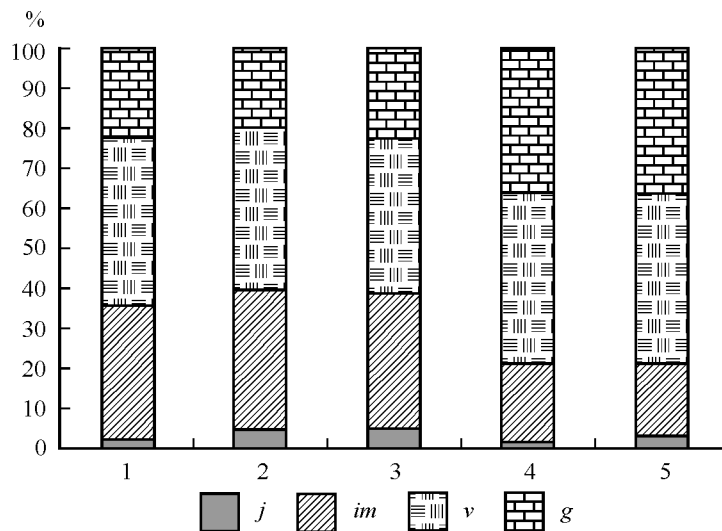


Рис. 3. Базовые онтогенетические спектры популяций *Cyripedium calceolus* для разных орографических выделов Республики Комию.

По оси абсцисс — орографические выделы: 1 — Вычегодско-Мезенская равнина, 2 — Южный Тиман, 3 — Северный Урал, 4 — Средний Тиман, 5 — Приполярный Урал; по оси ординат — доля парциальных побегов разных условных онтогенетических состояний, %: *j* — ювенильного, *im* — имматурного, *v* — взрослого вегетативного, *g* — генеративного.

тров ценопопуляций *C. calceolus* в регионе показал, что на Вычегодской равнине, Южном Тимане и Северном Урале цветет около 20—23 % от общего числа побегов (рис. 3). С продвижением на север (Средний Тиман, Приполярный Урал) доля генеративных побегов в популяциях повышается до 36—37 %, но такое повышение возрастности ценопопуляций связано в основном со снижением числа молодых побегов семенного происхождения.

По ритму цветения *C. calceolus* на юге региона относится к раннелетним растениям, цветет в I—III декадах июня (длительность цветения 7—10 дней), плоды созревают в I—II декадах августа. Основным фактором изменчивости по годам времени цветения *C. calceolus* является повышение или понижение весенних температур. Ранняя теплая весна может сместить начало цветения на I декаду июня, холодная — на конец месяца. Для начала лета на севере характерны возвратные весенние заморозки. В зависимости от фазы развития, на которой находятся в тот момент растения, они приводят либо к массовому недоразвитию бутонов на генеративных побегах, либо к гибели уже распустившихся цветков. От силы заморозков зависят число и степень повреждения побегов.

Наиболее сильно влияние поздних весенних заморозков проявляется в ценопопуляциях притеррасных заболоченных местообитаний *C. calceolus* на Вычегодско-Мезенской равнине. На слабо прогреваемых солнцем болотах, часто ключевых, растения *C. calceolus* регулярно подвергаются действию отрицательных температур. Заморозки, массово повредившие генеративные побеги, наблюдали в 2000, 2004—2005, 2007 и 2010 гг. Например, в 2004, 2005, 2007 гг. на болоте в заказнике «Важъелью» кратковременными ночными заморозками до -1 — -4 °C были повреждены все генеративные побеги, а летом 2010 г. — около 22 %. Такие же явления отмечены и в других частях ареала этого вида, например, в Мурманской обл. (Blinova, 2002) и на Южном Урале (Ишмуратова и др., 2005). На выходах известня-

ков Тимана *C. calceolus*, как правило, произрастает на хорошо прогреваемых южных и юго-западных склонах, которые нивелируют влияние кратковременных заморозков. Это позволяет его побегам сохраняться в период возврата ночных отрицательных температур.

На севере территории *C. calceolus* цветет позднее: на Северном Урале — в III декаде июня—I декаде июля, на Приполярном Урале — в I—II декадах июля. Периоды цветения и плодоношения вида здесь еще более сжаты по срокам, и повреждения растений низкими температурами часты. Поздние весенние заморозки больше влияют на растения открытых местообитаний. Например, на бывшем полигоне золотодобычи в долине р. Кожим (Приполярный Урал) в 2010 г. заморозками были повреждены 27 % генеративных побегов *C. calceolus*, тогда как скальные ценопопуляции этого вида они не затронули. Поскольку сроки цветения и плодообразования вида на севере региона сдвинуты на более поздние даты, на семенную репродукцию вида влияют и ранние осенние заморозки.

Консортивные связи. Наиболее важным фактором, ограничивающим завязываемость плодов *C. calceolus* как облигатного энтомофила, является недостаток опылителей. Цветки этого вида относятся к типу гомогамных полуловушек с обманной аттракцией (Фегри, Пэйл, 1982), а аттрактантом считается сладкий запах губы цветка (Bergström et al., 1992).

Состав опылителей и видов-консорттов *C. calceolus* в регионе исследован на примере двух модельных участков, отражающих экологические особенности основных типов местообитаний вида в Республике Коми. По нашим данным, цветки *C. calceolus* посещает 21 вид насекомых из отрядов перепончатокрылых и двукрылых (табл. 1).

Среди облигатных опылителей *C. calceolus* (Мазинг, 1980) отмечены три вида перепончатокрылых, отловленных на выходе из губы цветка: *Lasioglossum fulvicorne*, *L. calceatum* и *Andrena lapponica*. Первые два вида достаточно широко распространены в регионе и опыляют цветки башмачка настоящего в разных эколого-ценоотических условиях. Это виды бореальной зоны Евразии, ранее они были отмечены среди опылителей *C. calceolus* в Скандинавии и Дании (Antonelli et al., 2009; Erneberg, Holm, 1999). Виды рода *Andrena* указываются в качестве основных опылителей *C. calceolus* по всему ареалу: *Andrena cineraria* (L.), *A. carantonica* Perez, *A. haemorrhhoa* (F.), *A. helvola* (L.), *A. nigroaenea* (Kirby), *A. praesox* (Scop.) — в Скандинавии (Antonelli et al., 2009); *A. tibialis* (Kirby) и *A. nigroaenea* (Kirby) — в Чехословакии (Daumann, 1968); *A. scotica* Perkins и *A. haemorrhhoa* (F.) — в Англии (Kull, 1999); *A. albicans* Müller и *A. cineraria* (L.) — на Южном Урале (Ишмуратова и др., 2005). Среди перечисленных видов в Республике Коми отмечены *A. haemorrhhoa*, *A. praesox* и *A. cineraria* (Седых, 1974). Однако в наших исследованиях как опылитель *C. calceolus* на Южном Тимане была выявлена только *A. lapponica*. Ее присутствие здесь может быть связано с наличием мест, пригодных для гнездования, так как большинство представителей сем. *Andrenidae* строят гнезда на открытых хорошо прогреваемых солнцем местах (Осычнюк, 1977).

Преобладающей группой посетителей *C. calceolus* являются попадающие в губу-ловушку представители сем. *Syrphidae* (Diptera). Среди мух-журчалок в разные годы доля погибших особей достигала 10—50 %, что может быть связано с низкими ориентационными способностями этой группы насекомых по сравнению с представителями пчелиных. Важную роль играют размеры тела насекомых-посетителей. Насекомые с размерами тела 5—9 мм легко проникают внутрь цветка и имеют больше шансов выбраться из него. Насекомые с длиной тела 10—12 мм (*Epistrophe nitidicollis*, *Eupeodes lapponicus*, *E. nitens*, *Syrphus ribesii*) имеют затруд-

ТАБЛИЦА 1
Видовой состав посетителей цветков *Cypripedium calceolus*

Виды насекомых	Южный Тиман	Мезенско-Вычегодская равнина	Длина тела насекомого, мм
Отряд Нymenoptera			
Сем. Andrenidae			
<i>Andrena lapponica</i> Ztt.	+		9—11
Сем. Halictidae			
<i>Lasioglossum fulvicorne</i> (Kirby)	+	+	5—6
<i>L. calceatum</i> (Scop.)	+	+	8.5—10
Отряд Diptera			
Сем. Syrphidae			
<i>Vaccha elongata</i> (F.)		+	7—11
<i>Brachyopa dorsata</i> Ztt.	+	+	6—8
<i>Cheilosia longula</i> (Ztt.)	+		6—9
<i>Ch. chloris</i> (Mg.)	+		8—11
<i>Dasysyrphus pinastri</i> (DG)	+	+	9—10
<i>D. venustus</i> (Mg.)	+	+	8—10
<i>Epistrophe nitidicollis</i> (Mg.)	+	+	11—12
<i>Eupeodes corollae</i> (F.)	+		7—10
<i>E. nitens</i> (Ztt.)	+		10—11
<i>E. lapponicus</i> (Ztt.)		+	10—12
<i>Melangyna compositarum</i> (Verrall)		+	9—10
<i>Melanostoma mellinum</i> (L.)		+	5—7
<i>Parasyrphus annulatus</i> (Ztt.)		+	6—8
<i>P. nigratarsis</i> (Ztt.)	+	+	7—10
<i>Platycheirus perpallidus</i> (Verrall)		+	8
<i>P. scutatus</i> (Mg.)	+		7.5
<i>Syrirta pipiens</i> (L.)	+		7—9
<i>Syrphus ribesii</i> (L.)		+	10—12

Примечание. Названия видов мух-журчалок приведены по Haarto и Kerppola (2007), пчелиных — по Svensson с соавт. (1990).

нения с выходом из цветка и чаще всего погибают внутри него. Пять видов (*Brachyopa dorsata* Ztt., *Dasysyrphus pinastri*, *D. venustus*, *Epistrophe nitidicollis*, *Parasyrphus nigratarsis*) являются общими в консортивных комплексах изучаемого вида (табл. 1). Различия в видовом составе могут быть связаны с биотопической приуроченностью мух-журчалок. В цветках *C. calceolus* на Вычегодско-Мезенской равнине встречаются гигромезофильные виды *Platycheirus perpallidus* и *Vaccha elongata*. Журчалки антофильного комплекса башмачка настоящего на Южном Тимане приурочены к мезофильным стациям (*Cheilosia longula*, *C. chloris*) либо являются эвритопными (*Syrirta pipiens*). На составе консортов отражается также погодичная изменчивость времени цветения *C. calceolus*, на которую накладывается ритм активности имаго мух-журчалок. Например, *Parasyrphus annulatus* летает только в I—II декадах июня, а вылет имаго *Cheilosia longula* и *Eupeodes nitens* приходится на июль.

Как и в других регионах (Мазинг, 1980; Ишмуратова и др., 2005; Блинова, 2008), в качестве видов-консортов *C. calceolus* в Республике Коми отмечены пауки-бокоходы (Thomisidae) вида *Misumena vatia*. Они используют цветок в качестве ловуш-

ки, располагаясь внутри губы, или в качестве субстрата для устройства паутиной сети. К насекомым-консортам также отнесены муравьи родов *Formica* и *Murmica*, которые активно утилизируют трупы насекомых, погибших внутри цветка. В заболоченных лесных популяциях *C. calceolus* в пойме р. Сысола было отмечено повреждение губы цветка гусеницами совки из рода *Orthosia* sp.

Цветение и плодоношение. На европейском северо-востоке России *C. calceolus* развивает одно- и двухцветковые генеративные побеги (при выборке 2.5 тыс. побегов их соотношение составило 78.9 и 21.1 % соответственно). Изменчивость этого признака в ценопопуляциях *C. calceolus* на Вычегодско-Мезенской равнине в разные годы варьирует в пределах 30—35 %. В отдельных ценопопуляциях под влиянием погодных условий их соотношение меняется из года в год (рис. 4). В хорошо увлажненных местообитаниях растения *C. calceolus* развивают больше побегов с двумя цветками, в общей выборке из 840 побегов их доля составила 27.6 %. На открытых заболоченных и хорошо освещенных участках в некоторые годы они составляют до 53—58 % от общего числа генеративных побегов.

В более сухих местообитаниях в карстовых ландшафтах Южного Тимана для ценопопуляций *C. calceolus* характерно развитие меньшего числа (15.1 % при выборке 747 побегов) двухцветковых генеративных побегов. В благоприятные годы для отдельных ценопопуляций этот показатель достигал 25 %. При продвижении на север (на Среднем Тимане) количество двухцветковых побегов еще больше сокращается (14.3 % при выборке 610 побегов).

Низкий процент завязывания плодов обычен среди орхидных (Waite et al., 1991), особенно у безнектарных видов (Neiland, Wilcock, 1998). При искусственном опылении, как правило, процент завязывания плодов высокий — 90—100 % (Gregg, 1989; Calvo, 1993; Primack, Stacy, 1998; Blinova, 2002; Мамаев и др., 2004). Плодообразование у облигатных энтомофилов при свободном опылении ограничивается численностью опылителей, тем самым число завязавшихся плодов зависит от складывающихся в биоценозах отношений между растениями и опылителями, которые существенно зависят от погодных условий.

Многолетние наблюдения (1995—2010 гг.) на территории европейского Северо-Востока России показали, что в среднем завязывают плоды около 30 % цветков (этот показатель варьировал в зависимости от года и местообитания от 0 до 86 %). Учитывая, что наблюдения проводили вблизи северной границы ареала *C. calceolus*, это высокие показатели. Эти данные близки с таковыми, полученными для Южного Урала (Ишмуратова и др., 2005). В других регионах этот показатель существенно ниже. Так, в центре ареала в Московской обл., он составляет 4—14 % (Варлыгина, Маценко, 1987), в Пермском крае — 14.8 (Шибанова, 1996), в Швеции — 0—25 (Nilsson, 1979), в Эстонии — 10.5 (Kull, 1998), в Польше — 9.5—17.5 % (Brzosko, 2002).

Выявлены различия в плодоношении *C. calceolus* в зависимости от условий произрастания. На Вычегодско-Мезенской равнине в заболоченных местообитаниях плоды образует примерно 1/5 часть цветков. Здесь ярко выражена зависимость этого процесса от погодных условий. Так, в заказнике «Сыктывкарский» коэффициент плодозавязывания изменялся от 0 до 42.7 % (за 11 лет наблюдений), в заказнике «Важелью» составил на болоте 0—84.5 % (6 лет наблюдений) и на его облеженной окраине 0—74.3 % (5 лет наблюдений). Максимальные значения наблюдали в особо благоприятные вегетационные периоды (2009, 2010 гг.). В обычные годы этот показатель варьировал в пределах 20—40 %, а в годы с сильными возвратными заморозками семенная репродукция этих ценопопуляций была полностью нарушена или минимальна (завязывали плоды 2—8 % сохранившихся цветков).

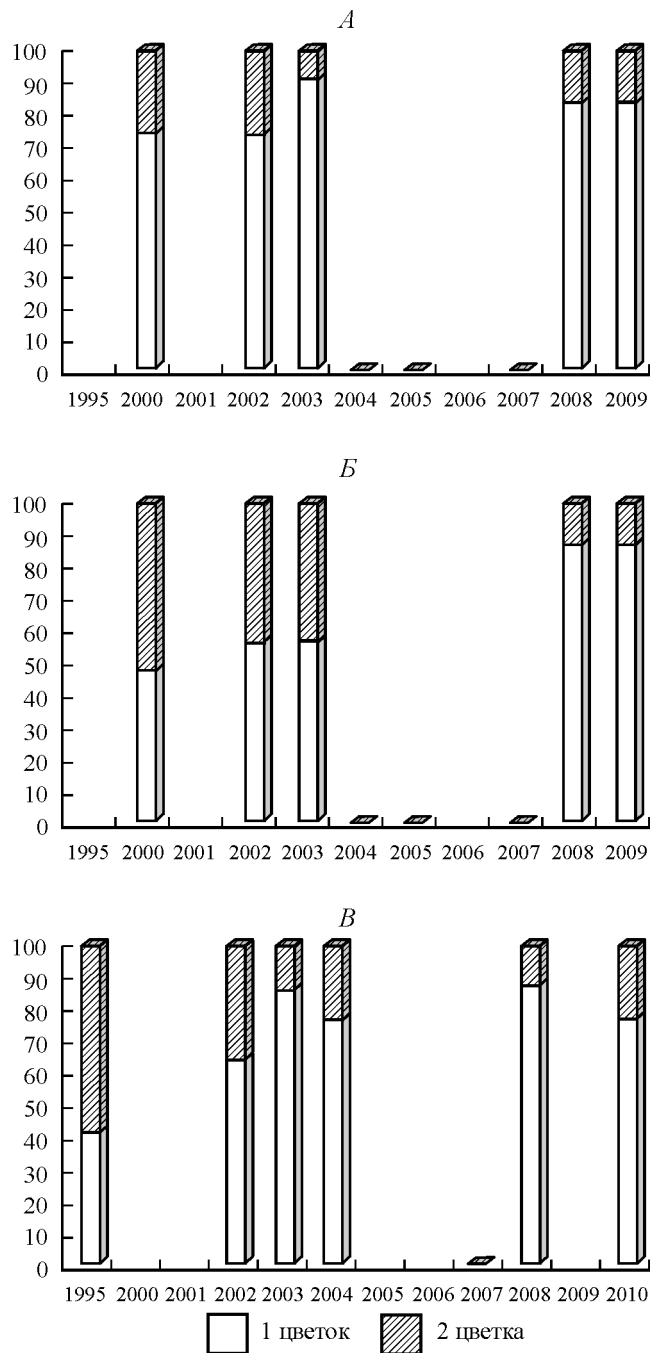


Рис. 4. Динамика соотношения одно- и двухцветных побегов в популяциях *Cypripedium calceolus*. А — березняк крупнотравный (Вычегодско-Мезенская равнина), Б — травяно-осоково-сфагновое болото (Вычегодско-Мезенская равнина), В — заболоченный сосново-березовый хвощово-осоково-сфагновый лес (Вычегодско-Мезенская равнина), Г — еловое редколесье травяно-зеленомошное на склоне известняков юго-западной экспозиции (Южный Тиман), Д — сосновое редколесье травяно-зеленомошное на склоне известняков юго-западной экспозиции (Южный Тиман). По оси абсцисс — годы наблюдений (пустые места означают отсутствие данных); по оси ординат — доля одно- и двухцветковых генеративных побегов, % (значения «0» отмечены в годы с сильными возвратными заморозками).

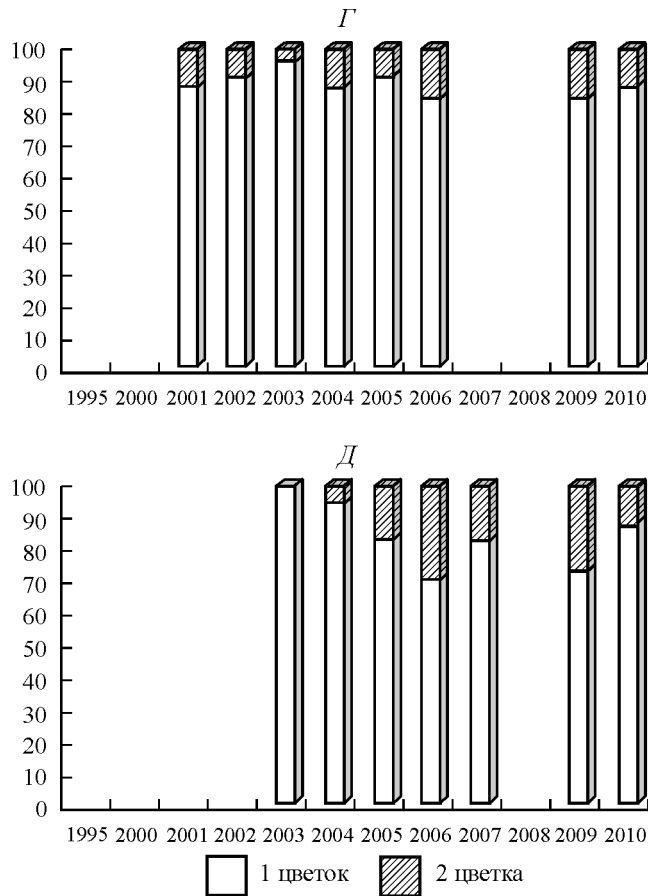


Рис. 4. (продолжение)

На выходах известняков Южного и Среднего Тимана плоды образует примерно 1/4 часть цветков. Коэффициент плодозавязывания изменяется от 9 до 57.6 % (25 ЦП). Влияние заморозков здесь проявляется реже и не в полной мере. Широкий диапазон экологических условий на известняках способствует неодновременному зацветанию растений и их частичному сохранению. Например, если на болотах и в заболоченных лесных сообществах в долине р. Сысола после заморозков 2004 и 2005 гг. практически все генеративные побеги *C. calceolus* были повреждены, то на скалах Южного Тимана в этот период повреждения были отмечены лишь у отдельных особей.

Единичные наблюдения в самых северных местонахождениях *C. calceolus* (заказник «Адак», 2008 г.; Приполярный Урал, 2010 г.) показали, что при высоком коэффициенте плодозавязывания (66.7—84.6 %) репродукцию семян осложняет короткий период вегетации. Понижение температуры в конце лета повреждает завязавшиеся плоды и семена не успевают дозреть. Так, в ценопопуляции в пихтово-еловом травянистом лесу на Приполярном Урале в 2010 г. побеги с еще зелеными коробочками замерзли из-за рано выпавшего снега. Хотя в этом же районе на облесенных скалистых склонах, где растения цвели раньше, семена успели вызреть и высыпаться до начала заморозков.

ТАБЛИЦА 2
Морфометрические характеристики цветов и плодов *Cypripedium calceolus*
на европейском Северо-Востоке России

Признак	Вычегодско-Мезенская равнина ¹	Южный Тиман ²	Приполярный Урал ³
Губа			
Длина, см	3.6 ± 0.4 (2.8—7.0)	3.1 ± 0.1 (2.2—3.7)	2.6 ± 0.1 (2.2—3.0)
Ширина, см	2.4 ± 0.1 (1.6—3.2)	2.0 ± 0.1 (1.4—2.4)	1.6 ± 0.1 (1.4—1.8)
Высота, см	2.2 ± 0.1 (1.7—3.5)	1.8 ± 0.1 (1.4—2.2)	1.6 ± 0.1 (1.2—2.0)
Верхний листочек околоцветника			
Длина, см	5.5 ± 0.1 (2.0—8.0)	4.7 ± 0.1 (3.6—5.6)	3.6 ± 0.1 (3.0—4.5)
Ширина, см	2.1 ± 0.1 (1.4—2.8)	1.8 ± 0.1 (1.2—2.2)	1.5 ± 0.1 (1.3—1.7)
Боковой листочек околоцветника			
Длина, см	6.2 ± 0.1 (3.6—8.5)	5.3 ± 0.1 (3.6—7.0)	4.0 ± 0.1 (3.2—5.2)
Ширина, см	0.5 ± 0.1 (0.4—0.8)	0.5 ± 0.1 (0.3—0.8)	0.5 ± 0.1 (0.3—0.7)
Нижний листочек околоцветника			
Длина, см	5.2 ± 0.1 (3.2—7.4)	4.4 ± 0.1 (3.0—5.5)	3.6 ± 0.1 (2.5—4.6)
Ширина, см	1.7 ± 0.1 (1.2—2.4)	1.4 ± 0.1 (0.6—1.9)	1.3 ± 0.1 (1.2—1.6)
Коробочка			
Длина, см	3.1 ± 0.1 (2.2—4.5)	2.3 ± 0.1 (1.2—3.0)	2.1 ± 0.1 (1.5—2.8)
Ширина, см	0.8 ± 0.1 (0.7—1.0)	0.7 ± 0.1 (0.5—1.0)	0.8 ± 0.1 (0.7—0.8)

Примечание. ¹ — выборка 136 цветков и 60 плодов, ² — 60 цветков и 40 плодов, ³ — 35 цветков и 25 плодов.

Характеристика плодов и семян. Плод *C. calceolus* — коробочка с многочисленными мельчайшими семенами. Длина коробочек варьирует от 1.2 до 4.5 см (в среднем 2.1—3.1 см), ширина — от 0.5 до 1 см (в среднем 0.7—0.9 см). Размеры формирующихся коробочек уменьшаются при продвижении на север и коррелируют с размерами цветков (табл. 2). Так, на юге Республики Коми (Вычегодско-Мезенская равнина) длина коробочек составляет в среднем 3.1 см, на Южном Тимане — 2.3 см, на Приполярном Урале — 2.1 см.

Семена *C. calceolus* темно-коричневого цвета, веретенообразной формы, одни из наиболее крупных среди семян орхидных умеренной зоны. Длина их у растений в Республике Коми варьирует от 0.7 до 1.5 мм (в среднем от 0.92 до 1.33 мм), ширина — от 0.2 до 0.3 (в среднем от 0.22 до 0.27 мм), отношение длины к ширине — от 3.58 до 5.53. Значительных различий в размерах семян в зависимости от условий произрастания растений не выявлено (табл. 3). Показано лишь влияние погодных условий — в 2009 г. семена во всех изученных ценопопуляциях были несколько крупнее. Возможно, это связано с благоприятными погодными условиями этого года, сильных заморозков в начале вегетационного сезона не наблюдалось, II декада июня, когда отмечено массовое цветение вида, была очень теплой (рис. 2).

Размеры семян *C. calceolus* в Республике Коми (на северной границе ареала) соответствуют таковым в других точках ареала вида — Центральной и Восточной Европе, Британских островах, Московской и Свердловской областях (Kull, 1999; Виноградова, Пегова, 2007; Atlas ..., 2007). На Южном Урале (Кривошеев, Ишмурато-

ТАБЛИЦА 3

Характеристика семян *Cypripedium calceolus* в разных ценопопуляциях (ЦП) в Республике Коми

ЦП	Год	Размеры семян				Индекс семени	Доля полноценных семян, %
		длина, мм		ширина, мм			
		M ± m	min—max	M ± m	min—max		
1	2007	1.14 ± 0.01	1.0—1.3	0.23 ± 0.01	0.2—0.3	5.06 ± 0.18	99.8
	2009	1.33 ± 0.02	1.0—1.5	0.27 ± 0.01	0.2—0.3	5.14 ± 0.19	98.9
	2010	1.08 ± 0.03	0.7—1.3	0.25 ± 0.01	0.2—0.3	4.48 ± 0.18	98.8
2	2008	0.94 ± 0.02	0.8—1.1	0.23 ± 0.01	0.2—0.3	4.18 ± 0.15	97.9
	2009	1.05 ± 0.02	0.9—1.2	0.22 ± 0.01	0.2—0.3	4.84 ± 0.14	99.0
	2010	0.92 ± 0.02	0.7—1.1	0.26 ± 0.01	0.2—0.3	3.58 ± 0.12	99.2
3	2007	1.10 ± 0.02	0.9—1.3	0.23 ± 0.01	0.2—0.3	4.88 ± 0.16	99.2
4	2009	1.32 ± 0.02	1.0—1.5	0.25 ± 0.01	0.2—0.3	5.53 ± 0.17	94.8
	2010	1.15 ± 0.03	0.8—1.4	0.24 ± 0.01	0.2—0.3	4.98 ± 1.17	99.6
5	2010	1.16 ± 0.02	0.9—1.4	0.23 ± 0.01	0.2—0.3	5.10 ± 0.17	99.8
6	2010	1.05 ± 0.02	0.9—1.2	0.23 ± 0.01	0.2—0.3	4.70 ± 0.16	97.5

Примечание. ЦП 1 — основное редколесье разнотравно-осоково-зеленомошное на склоне южной экспозиции, выходы известняков по правому берегу р. Омра (Южный Тиман); ЦП 2 — еловое редколесье разнотравно-зеленомошное на склоне юго-западной экспозиции, выходы известняков по левому берегу р. Сойва (Южный Тиман); ЦП 3 — основное редколесье разнотравно-зеленомошно-лишайниковое на склоне северной экспозиции, выходы известняков по правому берегу р. Сойва (Южный Тиман); ЦП 4 — заболоченный сосново-березовый хвощово-осоково-сфагновый лес на притеррасном участке поймы р. Сысола (Вычегодско-Мезенская равнина); ЦП 5 — травяно-осоково-сфагновое болото в пойме р. Важелью (Вычегодско-Мезенская равнина); ЦП 6 — лиственничное редколесье кустарничково-зеленомошное на склоне южной экспозиции, выходы известняков по правому берегу р. Кожим (Приполярный Урал).

ва, 2009) и в Нижегородской обл. (Широков и др., 2007) семена этого вида значительно мельче — 0.45—0.47 мм дл. и 0.07—0.09 мм шир.

А. И. Широков с соавт. (2007) относит *C. calceolus* к видам, образующим значительное количество полноценных семян. В изученных нами ценопопуляциях доля полноценных семян составила 94.8—99.8 % (табл. 3). В скальных местообитаниях Южного Тимана доля семян без зародыша изменялась от 0.2 до 2.1 % независимо от ориентации склонов и погодных условий. Выборка образцов благоприятного для развития семян 2009 г. показала, что в болотных ценопопуляциях Вычегодско-Мезенской равнины формируется больше пустых семян (5.1 %), чем в скальных местообитаниях на Южном Тимане. Однако в другие годы эти отличия не сохранялись. В целом, как показали наши исследования, выполненность семян на северной границе распространения выше, чем в популяциях из Свердловской и Московской областей, Карелии, где процент беззародышевых семян составляет 6.1—6.7 % (Виноградова, Пегова, 2007).

Семенная продуктивность и урожай семян. Коробочка *C. calceolus* на европейском Северо-Востоке России содержит в среднем 7758.1 семян (от 489 до 20449 шт.). В Мурманской обл. (Блинова, 2009) этот показатель составил 2981 шт., в Эстонии число семян (в выборке из пяти коробочек) варьировало от 5940 до 16700 шт. (Kull, 1997).

Число семян в плодах *C. calceolus* изменяется в зависимости от многих факторов (табл. 4). Так, на болотах Вычегодско-Мезенской равнины и склонах южной экспозиции Южного Тимана одна коробочка этого вида продуцирует от 6.1—6.8 до

ТАБЛИЦА 4
Семенная продуктивность *Cypripedium calceolus*

ЦП	Год	Число побегов в ЦП	Среднее число цветков на побег	Завязываемость плодов, %	Число семян в одном плоде, шт.		
					среднее	min	max
1	2010	до 1000	1.1	40.1	11485.8	5810	13778
2	2010	до 1000	1.1	34.7	6105.6	1397	15234
3	2007	до 1000	1.2	22.9	3307.0	489	7280
4	2009	более 1000	—	—	6794.7	2845	11127
	2010	более 1000	1.2	32.8	11221.4	2981	18356
5	2010	более 1000	1.2	25.8	10697.4	3921	20449
6	2010	до 500	1.1	73.3	2620.0	688	4899

Продолжение таблицы

ЦП	Год	Среднее число полноценных семян в плоде, шт.	УПСП	УРСП	РСП	Число генеративных побегов на 1 м ²	Урожай семян ЦП, шт./м ²
1	2010	11347.2	12634.4	5066.4	5005.2	—	—
2	2010	6056.8	6716.2	2330.5	2311.9	1.2	2774.3
3	2007	3280.5	3968.4	908.7	901.5	—	—
4	2009	6441.4	—	—	—	—	—
	2010	11176.5	13465.7	4416.7	4399.1	10.0	43990.7
5	2010	10676.1	13836.9	3311.8	3305.3	6.4	21154.1
6	2010	2554.5	2882.0	2112.5	2059.7	3.5	7208.9

Примечание. Нумерация ценопопуляций (ЦП) та же, что и в табл. 3. Прочерк означает отсутствие данных. УПСП — условно-потенциальная семенная продуктивность генеративного побега, УРСП — условно-реальная семенная продуктивность генеративного побега, РСП — реальная семенная продуктивность генеративного побега.

10.7—11.5 тыс. семян, а в более суровых условиях (на крутых известняковых склонах северной ориентации на Южном Тимане, которые получают очень мало тепла, и самой северной ценопопуляции на Приполярном Урале) — 2.6—3.3 тыс. семян. Вместе с тем в годы, различные по погодным условиям, в одной и той же ценопопуляции на болоте в заказнике «Сыктывкарский» число семян в плодах отличалось почти в два раза: в 2009 г. — 6.8 тыс., а в 2010 — 11.2 тыс. Интересно, что увеличение числа семян сопровождалось уменьшением их размеров (табл. 3).

Средний показатель условно-потенциальной семенной продуктивности генеративного побега *C. calceolus* в Республике Коми — 8750.6 шт. В Мурманской обл., по данным И. В. Блиновой (2009), он составляет 3279 шт. Максимальный показатель отмечен для ценопопуляций с Вычегодско-Мезенской равнины (ЦП 4, 5), минимальный — для Приполярного Урала (ЦП 6) (табл. 4). На Южном Тимане условно-потенциальная семенная продуктивность генеративного побега *C. calceolus* зависит от экспозиции склона. На крутых по разному ориентированных склонах, отличающихся количеством получаемого тепла, она возрастает от 3968.4 (на северном) до 12634.4 шт. (на южном). Средний показатель условно-реальной семенной продуктивности генеративного побега составил 3024.4, он варьировал в

разных местообитаниях от 908.7 до 5066.4 шт. В Мурманской обл., по данным И. В. Блиновой (2009), он в 3 раза ниже — 894 шт. Средний показатель реальной семенной продуктивности *C. calceolus* в регионе составил 2997.1 шт. Наивысшая реальная семенная продуктивность генеративного побега отмечена на выходах известняков южной экспозиции Тимана (5066.4) и болотах Вычегодско-Мезенской равнины (3305.3—4399.1).

Урожай семян связан с плотностью размещения генеративных побегов в ценопопуляциях. В изученных ценопопуляциях *C. calceolus* она варьировала в разные годы от 0.2 до 8.5 шт./м². Экологическая плотность побегов в куртинах была значительно выше — до 26 и более растений на 1 м². Проведенные исследования показали, что этот показатель у *C. calceolus* крайне изменчив и зависит от множества факторов, в том числе от погодных условий как предыдущего года (которые определяют успешность заложения цветочных почек), так и текущего вегетационного сезона (которые могут вызвать недоразвитие бутонов). При повышенной активности насекомых-вредителей личинки гусениц могут повредить бутоны еще в зачаточном состоянии и побег остается в вегетативном состоянии. Проследить какие-либо закономерности не представилось возможным.

Урожай семян в ценопопуляциях *C. calceolus* определяли умножением показателя реальной семенной продуктивности на среднее число генеративных побегов на 1 м². Число генеративных побегов на единицу площади различно: если в скальных ценопопуляциях (ЦП 2, 6) они распространены относительно равномерно по общей площади, занимаемой ценопопуляцией, то на болотах (ЦП 4, 5) генеративные побеги сгруппированы в отдельные крупные куртины, находящиеся на удалении друг от друга, поэтому в данных ценопопуляциях мы учитывали их урожайность. Урожай семян болотных ценопопуляций *C. calceolus* составил 21154.1—43990.7, скальных — 2774.3—7208.9 шт./м².

Известно, что при огромном числе семян, формирующихся в коробочках *C. calceolus*, прорастают далеко не все. В литературе приводятся данные о наличии различных структурных адаптаций в семенах данного вида, препятствующих их прорастанию (Куликов, Филиппов, 2000): кутинизированный внутренний слой семенной кожуры плотно прилегает к зародышу и препятствует поступлению к нему воды (Luske, 1981; Waes van, Debergh, 1986), в семенах обнаружено присутствие абсцизовой кислоты, являющейся ингибитором прорастания (Kinderen van der, 1987) и т. д. Процент прорастающих семян обычно незначителен, что и является одной из причин редкости вида по ареалу. Однако в ценопопуляциях *C. calceolus* на европейском Северо-Востоке России выявлено активное семенное возобновление вида, доля молодых особей семенного происхождения в отдельные годы превышает 60 % от общего числа побегов. Это связано с тем, что в основных типах местообитаний *C. calceolus* на севере существуют благоприятные условия для прорастания семян: на болотах — мощная моховая подушка из представителей рода *Sphagnum*, на выходах известняков — рендзины с нейтральной реакцией pH и высокой активностью грибной флоры, хорошо сохраняющий влагу моховой покров из *Pleurozium shreberi* и *Hylocomium splendens*, а также сниженная межвидовая конкуренция.

Заключение

Проведенные исследования показали, что на северной границе ареала существуют дополнительные ограничения в воспроизводстве *C. calceolus* — нерегулярность цветения и плодоношения. Основное отрицательное воздействие на семен-

ную репродукцию вида оказывают погодные условия. Поздние весенние заморозки повреждают бутоны или уже раскрытые цветы, а ранние осенние заморозки на севере региона не дают созреть семенам. На скальных выходах Тимана растения меньше повреждаются поздними весенними заморозками, здесь наблюдается более стабильная продукция семян. В заболоченных экотопах Вычегодско-Мезенской равнины образование семян происходит лишь в наиболее благоприятные годы, что, возможно, и является основной причиной хорошо выраженных «волн возобновления» в этих ценопопуляциях. Нерегулярность плодоношения на Севере компенсируется эффективностью опыления (средний процент завязавшихся плодов за период исследований составил 30 %), высокой семенной продуктивностью и высоким качеством семян (94.8—99.8 % семян полноценные). Опылителями *C. calceolus* являются одиночные пчелы *Lasioglossum fulvicorne*, *L. calceatum* и *Andrena lapponica*. Анализ онтогенетической структуры ценопопуляций *C. calceolus* показывает, что, несмотря на нерегулярность плодоношения, семенное размножение играет важную роль в самоподдержании вида на северной границе ареала.

Благодарности

Авторы выражают глубокую благодарность за помощь в идентификации пчелиных Г. И. Юфереву (заповедник «Нургуш», Кировская обл., за помощь в сборе материала — сотрудникам Института биологии Коми НЦ УрО РАН Б. Ю. Тетерюку, О. Е. Валуйских, Н. И. Филиппову, а также Т. В. Паршуковой (НИИСХ РК Россельхозакадемии).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверьянов Л. В. Род Башмачок — *Cypripedium* (Orchidaceae) на территории России // Turczaninowia. Барнаул, 1999. Вып. 2. С. 5—40.
- Баталов А. Е. Жизненные формы и экологические группы орхидных Архангельской области // Экологические проблемы Севера. Архангельск, 1998. С. 97—102.
- Блинова И. В. Особенности опыления орхидных в северных широтах // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2008. Т. 113. № 1. С. 39—47.
- Блинова И. В. Оценка репродуктивного успеха орхидных за Полярным кругом // Вестн. ТвГУ. Серия «Биология и экология». 2009. Вып. 12. С. 76—83.
- Варлыгина Т. И., Маценко А. Е. Сравнительная характеристика двух ценопопуляций башмачка настоящего в Московской области // Охрана и культивирование орхидей. М., 1987. С. 24—25.
- Виноградова Т. Н., Пегова А. Н. Характеристика семян в природных популяциях двух бореальных видов орхидных // Вестн. ТвГУ. Серия «Биология и экология». 2007. Вып. 3. № 7 (35). С. 95—100.
- Ишмуратова М. М., Журнова Т. В., Ишибирдин А. Р. Антэкология, фенология и консорты *Cypripedium calceolus* L. и *Cypripedium guttatum* Sw. на Южном Урале // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110. № 6. С. 40—46.
- Кадастр особо охраняемых природных территорий Республики Коми. Сыктывкар, 1993. 190 с.
- Кадастр особо охраняемых природных территорий Республики Коми. Сыктывкар, 1995. 58 с.
- Кирилова И. А. Орхидные Печоро-Илычского заповедника (Северный Урал). Сыктывкар, 2010. 144 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М., 2008. 855 с.
- Кривошеев М. М., Ишмуратова М. М. Морфометрические характеристики семян различных жизненных форм орхидных умеренной зоны // Ботанические исследования на Урале: Матер. регион. с междунар. участием науч. конф. Пермь, 2009. С. 200—202.
- Куликов П. В., Филиппов Е. Г. О методах размножения орхидных умеренной зоны в культуре in vitro // Бюл. ГБС. 1998. Вып. 176. С. 125—131.
- Куликов П. В., Филиппов Е. Г. Репродуктивная стратегия орхидных умеренной зоны // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции. СПб., 2000. С. 510—513.

- Лавренко А. Н., Улле З. Г., Сердитов Н. П. Флора Печоро-Илычского биосферного заповедника. СПб., 1995. 256 с.
- Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблемы. М., 1981. 96 с.
- Мазинг В. Кого ловит башмачок *Cypripedium calceolus* // Охрана и культивирование орхидей: Тез. докл. I Всес. совещ.. Таллин, 1980. С. 56.
- Мамаев С. А., Князев М. С., Куликов П. В., Филиппов Е. Г. Орхидные Урала: систематика, биология, охрана. Екатеринбург, 2004. 124 с.
- Мартыненко В. А. Сем. *Orchidaceae* Juss. — Ятрышниковые // Флора Северо-Востока европейской части СССР. Л., 1976. Т. 2. С. 118—133.
- Осычнюк Г. З. Бджоли-андреніди. Київ, 1977. 326 с. (Фауна України. Бджолині. Т. 12. вип. 5.)
- Плотникова И. А. Состояние и структура ценопопуляций видов рода *Cypripedium* L. (*Orchidaceae*) на Северном Урале (Печоро-Илычский заповедник) // Молодежь в науке — 2009: приложение к журналу «Весті Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі». В 5 ч. Ч. 4. Серия биологических наук; серия медицинских наук. Минск, 2010. С. 213—216.
- Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР / Л. В. Денисова, С. В. Никитина, Л. Б. Заугольнова. М., 1986. 33 с.
- Пучнина Л. В. Состояние ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. (*Orchidaceae*) в карстовых ландшафтах Севера Европейской России // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 9. С. 75—81.
- Работнов Т. А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. М.; Л., 1960. Т. 2. С. 20—40.
- Седых К. Ф. Животный мир Коми АССР. Беспозвоночные. Сыктывкар. 1974. 188 с.
- Татаренко И. В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М., 1996. 207 с.
- Тетерюк Л. В. Башмачок настоящий // Экология и биология редких видов растений Республики Коми. Екатеринбург, 2003. С. 28—42.
- Тетерюк Л. В., Полетаева И. И. Ботанический заказник «Сойвинский». Состояние ценопопуляций охраняемых видов // Биологическое разнообразие особо охраняемых природных территорий Республики Коми. Вып. 4: Охраняемые природные комплексы Тимана (Часть 1). Сыктывкар, 2006а. С. 182—201.
- Тетерюк Л. В. Ботанический заказник «Мыльский». Состояние ценопопуляций охраняемых видов // Биологическое разнообразие особо охраняемых природных территорий Республики Коми. Вып. 4: Охраняемые природные комплексы Тимана (Часть 1). Сыктывкар, 2006б. С. 140—144.
- Фезри К., Пейл Л. Основы экологии опыления. М., 1982. 344 с.
- Ходачек Е. А. Семенная продуктивность арктических растений в фитоценозах Западного Таймыра // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 7. С. 995—1009.
- Ходачек Е. А. Популяционные и ценоотические аспекты изучения репродукции растений в условиях Арктики // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции. СПб., 2000. С. 432—439.
- Шибанова Н. Л. Репродуктивная биология некоторых редких видов орхидей Предуралья: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Пермь, 1996. 19 с.
- Широков А. И., Крюков Л. А., Коломейцева Г. Л. Морфометрический анализ семян некоторых видов орхидных Нижегородской области // Вестн. ТвГУ. Серия «Биология и экология». 2007. Вып. 4. № 8 (36). С. 205—208.
- Antonelli A., Dahlberg C. J., Carlgren K. H. I., Appelqvist T. Pollination of the Lady's slipper orchid (*Cypripedium calceolus*) in Scandinavia — taxonomic and conservational aspects // Nordic J. Bot., 2009. Vopl. 27. P. 266—273.
- Atlas of seeds and fruits of Central and East-European Flora: The Carpathian Mountains Region. Vit Bojnansky, Agata Fargasova. 2007. 1046 p.
- Bergström G., Birgersson G., Groth I., Nilsson L. A. Floral fragrance disparity between three taxa of Lady's slipper *Cypripedium calceolus* (*Orchidaceae*) // Phytochemistry. 1992. N 31. P. 2315—2319.
- Blinova I. V. A northernmost population of *Cypripedium calceolus* L. (*Orchidaceae*): demography, flowering, pollination // Selbyana. 2002. Vol. 23. N 1. P. 113—120.
- Brzosko E. Dynamics of island populations of *Cypripedium calceolus* in the Biebrza river valley (northeast Poland) // Bot. J. Linn. Soc. 2002. Vol. 139. P. 67—77.
- Calvo R. N. Evolutionary demography of orchids: intensity and frequency of pollination and the cost of fruiting // Ecology. 1993. Vol. 74. P. 1033—1042.
- Daumann E. Zur Bestäubungsökologie von *Cypripedium calceolus* L. // Öster. Bot. Zeitschr. 1968. 115. S. 434—446.
- Erneberg M., Holm B. Bee size and pollen transfer in *Cypripedium calceolus* (*Orchidaceae*) // Nord. J. Bot. 1999. Vol. 19. P. 363—367.
- Gregg K. B. Reproductive biology of the Orchid *Cleisthes divaricata* (L.) Ames var. *bifaria* Fernald growing in a West Virginia Meadow // Castanea, 1989. Vol. 54. P. 57—78.

Haarto A., Kerppola S. Suomen kukkakärpäset ja lähialueiden lajeja. (Finnish hoverflies and some species in adjacent countries). Otava, Keuruu, 2007. 647 p.

Kinderen G. van der. Abscisic acid in terrestrial orchid seeds: a possible impact on their germination // Lindleyana, 1987. Vol. 2. P. 84—87.

Kull T. Population dynamics in *Cypripedium calceolus* L. Dissertations Biologicae Universitatis Tartuensis. Tartu, 1997. 24 p.

Kull T. Fruit-set and recruitment in populations of *Cypripedium calceolus* L. in Estonia // Bot. J. Linn. Soc. 1998. Vol. 126. 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., Kull K. Preliminary results from a study of populations of *Cypripedium calceolus* in Estonia // Population Ecology of terrestrial orchids, 1991. P. 69—76.

Lucke E. Samenstruktur und Samenkeimung europäischer Orchideen nach Veyret sowie weitere Untersuchungen // Die Orchidee, 1981. Bd 32. Hf. 5. S. 182—188.

Neiland M., Wilcock C. Fruit set, nectar reward and rarity in the *Orchidaceae* // Amer. J. Bot. 1998. Vol. 85. P. 1657—1671.

Nilsson L. A. Anthecological studies on the Lady's Slipper *Cypripedium calceolus* (*Orchidaceae*) // Bot. Notiser. 1979. Vol. 132. P. 329—347.

Primack R., Stacy E. Cost of reproduction in the pink lady's slipper orchid (*Cypripedium acaule*, *Orchidaceae*): an eleven-year experimental study of three populations // Amer. J. Bot. 1998. Vol. 85. P. 1672—1679.

Stewart Y. The Conservation of European Orchids // Nature and Environment. 1992. P. 57—64.

Svensson B. G., Erlandsson S., Janzon L.-Å. Catalogus Insectorum Sueciae. Hymenoptera, Apoidea. 2. Andrenidae and Halictidae. Ent. Tidskr. 1990. Vol. 111. P. 47—52.

Waes J. M. Van, Debergh P. C. In vitro germination of some Western European orchids // Physiologia Plantarum. 1986. Vol. 67. N 2. P. 253—261.

Waite S., Hopkins N., Hitchings S. Levels of pollinia export, import and fruit set among plants of *Anacamptis pyramidalis*, *Dactylorhiza fuchsii* and *Epipactis helleborine* / Wells TCE, Willems J. H. eds. // Population ecology of terrestrial orchids, 1991. The Hague. P. 103—110.

Weinert M. Keimungsfördernde Faktoren bei schwerkeimenden europäischen Orchideen. I. Bodenpilze und Agarbedeckung // Die Orchidee. 1990. Bd 41. Hf. 4. S. 127—133.

SUMMARY

The studies of different aspects of *Cypripedium calceolus* reproduction biology in the European North-East of Russia (Komi Republic) in 1995—2010 have shown that seed reproduction plays an important role in populations of the species at its northern distribution border. Weather conditions bring the principal negative influence on seed reproduction of the species on its range border. Late spring frosts damage buds or already open flowers whereas early autumn frosts in the north of the region impede seed ripening. Rock outcrops of the Timan Range are less susceptible to late spring frosts and so are characterized by stable seed production. Seed formation in boggy ecotops of the Vychegda-Mezen' platform proceeds only in favorable years. This possibly is the main cause of well-expressed «renewal wells» in these coenopopulations. Irregular fructification in the study North is compensated by pollination efficiency (average percent of set fruits during the study period made 30 %), high seed productivity rate and high seed quality (94.8—99.8 % seeds are fullvalue). Pollinators of *C. calceolus* are single bees *Lasioglossum fulvicorne*, *L. calceatum* and *Andrenal lapponica*.