

РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ ОРХИДНЫХ НА СЕВЕРНОМ ПРЕДЕЛЕ ИХ РАСПРОСТРАНЕНИЯ (СЕВЕРО-ВОСТОК ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ)

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

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Россия

*e-mail: kirillova_orchid@mail.ru

Поступила: 05.10.2020. Исправлена: 14.01.2021. Принята к опубликованию: 17.01.2021.

Семейство Orchidaceae – одно из интереснейших семейств покрытосеменных растений, с точки зрения биологии и экологии. Но наши знания об орхидных северных территорий до сих пор остаются неполными. Это особенно касается некоторых аспектов их репродуктивной биологии. В настоящей статье представлены данные о репродуктивных характеристиках 13 видов орхидных, произрастающих на территории Республики Коми и находящихся здесь на северной границе своего ареала. Приведена информация о числе цветков, завязываемости плодов, морфометрии семян и семенной продуктивности этих видов. Семена орхидей мельчайшие. Объем самых крупных и мелких семян отличается в регионе в 10 раз (от 1.2×10^{-3} мм³ у *Malaxis monophyllos* до 14.2×10^{-3} мм³ – у *Cypripedium guttatum*). Их форма связана с типом местообитания. Орхидные с обманной стратегией опыления имеют меньшие показатели плодообразования, чем нектарные виды. Выявлено, что низкое плодообразование безнектарных орхидных в Республике Коми компенсируется образованием большего числа семян в коробочках, чем у видов, содержащих нектар. Плодообразование у видов с обманной стратегией опыления положительно связано с количеством цветков. Кроме того, на плодообразование орхидных влияют и конкретные условия местообитаний, в частности степень затенения. Конечным показателем успешности репродуктивного процесса является количество появившихся молодых особей. Наименьшая доля ювенильных растений отмечена у корневищных видов (виды родов *Cypripedium* и *Epipactis*, *Goodyera repens*): 2.7–8.9%. Слабое семенное размножение у них компенсируется способностью к вегетативному возобновлению и большой продолжительностью жизни клонов. Для видов со стеблекорневыми тубероидами, единственным способом возобновления которых является семенное размножение, характерно большее количество ювенильных особей в популяциях (11.8–19.9%). У двух видов данной группы (нектароносного вида *Platanthera bifolia* и безнектарного *Dactylorhiza incarnata*) на северной границе ареала обнаружены сходные приспособления для максимальной реализации семенного возобновления, заключающиеся в увеличении числа семян в коробочке при уменьшении размеров семян по сравнению с этими показателями в более южных частях ареалов этих видов.

Ключевые слова: Orchidaceae, морфометрия семян, плодообразование, Республика Коми, семенная продуктивность

Введение

Семейство Orchidaceae имеет самую высокую долю исчезающих видов среди всех семейств цветковых растений (Swartz & Dixon, 2009). Это связано с особенностями их биологии и слабой устойчивостью к антропогенным факторам. Успешность орхидей в природе определяется многими факторами, но прежде всего их репродуктивным успехом (Phillips et al., 2020). В качестве метода количественной оценки репродуктивного успеха орхидных часто используют такой показатель, как плодообразование («fruit set») – доля цветков, образующих плоды (Neiland & Wilcock, 1998; Proctor, 1998). Некоторые исследователи (Nazarov, 1998; Блинова, 2009; Sonkoly et al., 2016) учитывают и семенную продуктивность, поскольку данные о количестве семян в одном плоде

или особи могут предоставить дополнительную информацию о репродуктивном успехе. Так, большое количество семян, произведенных растением, может компенсировать низкое плодообразование и обеспечить сохранение популяции (Cole & Firmage, 1984). Однако изучение семенной продуктивности орхидных связано с трудностями из-за сложности в подсчете огромного числа мельчайших пылевидных семян, содержащихся в одной коробочке (Блинова, 2008; Proctor & Harder, 1994; Arditti & Ghani, 2000). Поэтому для многих видов орхидных еще не выявлен этот показатель, а для большинства видов орхидных умеренных широт полностью отсутствуют сведения об их репродуктивных характеристиках (Блинова, 2009). Это делает актуальным изучение разных аспектов репродуктивного успеха орхид-

ных, прежде всего для выявления стратегий сохранения этих уязвимых растений в природе. Особенно актуальны такие работы на краю ареала, где популяции подвержены большому риску исчезновения (Lesica & Allendorf, 1995; Sagarin & Gaines, 2002).

Семейство Orchidaceae характеризуется огромным разнообразием механизмов опыления и необычайно высокой долей видов с обманной стратегией опыления по сравнению с другими семействами цветковых растений. Более трети всех видов орхидных имеет обманную стратегию опыления (Schiestl, 2005; Tremblay et al., 2005; Jersáková et al., 2006). Ожидается, что эти виды должны иметь более низкие показатели эффективности опыления, чем нектарные (Neiland & Wilcock, 1998; Cozzolino & Widmer, 2005; Vereecken et al., 2010). Нектар привлекает насекомых, но его образование влечет за собой большие ресурсные затраты (Southwick, 1984; Ryke, 1991). Некоторые исследователи (Ackerman, 1986; Proctor & Harder, 1995) предполагают, что растению с эволюционной точки зрения более выгодно иметь обманную стратегию опыления, чем производить нектар. В этом случае растение может тратить ресурсы непосредственно на производство плодов и семян. Кроме того, безнектарные цветы уменьшают вероятность гейтоногамии, так как опылители посещают меньшее количество цветков на одном растении, что будет способствовать перекрестному опылению (Johnson et al., 2004; Jersáková et al., 2006).

Целью данной работы стало выявление особенностей размножения орхидных на территории Республики Коми, где виды находятся на северной границе своего ареала, и сравнение репродуктивного успеха у видов с разной стратегией опыления (наградной и обманной) и разными жизненными формами.

Материал и методы

Исследования проводили на территории Республики Коми. Регион расположен на северо-востоке европейской части России. Протяженность его 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. Согласно геоботаническому районированию Европейской России (Исаченко, Лавренко, 1980), территория Республики Коми относится к евразийской таежной (хвойно-лесной) области.

Объектами изучения стали 13 видов орхидных, относящихся к разным жизненным формам и привлекающих насекомых разными способами. Семь видов характеризуются обманной стратегией опыления, и шесть видов являются видами, предлагающими нектар (табл. 1). Обследовано 126 ценопопуляций (ЦП) этих видов в разных местообитаниях региона в 2010–2019 гг. (рис. 1). При их изучении использовали общепринятые в популяционной биологии методики (Уранов, Серебрякова, 1976; Серебрякова, 1977; Серебрякова, Сокколова, 1988), с учетом специфики изучения редких видов (Злобин и др., 2013). Жизненные формы (ЖФ) приведены по Татаренко (1996). Счетной единицей для корневищных орхидных (с ЖФ I, II, III, V, VI) был взят парциальный побег (на ранних стадиях онтогенеза – особь семенного происхождения), для орхидных со стеблекорневыми тубероидами (ЖФ IV и VII) – особь. В пределах исследуемых сообществ были заложены трансекты ($1 \times 10 \text{ м}^2$), по пять для каждой ЦП. Трансекты разбивали на учетные площадки по 1 м^2 . На каждой учетной площадке подсчитывали число особей изучаемого вида, определяли онтогенетическую структуру ЦП. Выделение онтогенетических состояний проводили по методикам, разработанным с учетом специфических для орхидных особенностей (Блинова, 1998; Вахрамеева, 2000; Блинова, Куликов, 2006; Вахрамеева и др., 1997).

В фазу плодоношения подсчитывали количество завязавшихся плодов. Для изучения семян собирали коробочки из средней части соцветия до начала их раскрытия. Семена просматривали при увеличении $4.5 \times$ под световым микроскопом МСП-2 (ЛОМО, Россия) с цифровой видеокамерой ТС-500 (ЛОМО, Россия). Измерения проводили на цифровых фотоснимках 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 (Arditti et al., 1979; Healey et al., 1980) у 40–50 выполненных семян из каждой ЦП. Всего было измерено 7500 семян.

Таблица 1. Характеристика изученных видов семейства Orchidaceae в Республике Коми
Table 1. Characteristics of the studied orchid species in the Republic of Komi

Вид	Жизненная форма	Стратегия опыления	Фитоценоотические предпочтения
<i>Calypso bulbosa</i> (L.) Oakes	I	Обманная	Темнохвойные леса
<i>Cypripedium calceolus</i> L.	II	Обманная	Леса, облесенные окраины болот, выходы известняков
<i>Cypripedium guttatum</i> Sw.	III	Обманная	Хвойные и смешанные леса, облесенные болота, облесенные известняковые склоны
<i>Dactylorhiza fuchsii</i> (Druce) Soó	IV	Обманная	Леса, болота, луга, выходы известняков
<i>Dactylorhiza incarnata</i> (L.) Soó s.l.	IV	Обманная	Болота, сырые заболоченные луга
<i>Dactylorhiza maculata</i> (L.) Soó	IV	Обманная	Заболоченные сфагновые сосняки, болота
<i>Dactylorhiza traunsteineri</i> (Saut. ex Rchb.) Soó	IV	Обманная	Болота
<i>Epipactis atrorubens</i> (Hoffm.) Besser	II	Наградная	Выходы известняков
<i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz	II	Наградная	Сырые смешанные леса, облесенные болота
<i>Goodyera repens</i> (L.) R.Br.	V	Наградная	Темнохвойные леса
<i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R.Br.	IV	Наградная	Луга, болота, заболоченные леса, выходы известняков, бечевники
<i>Malaxis monophyllos</i> (L.) Sw.	VI	Наградная	Леса, болота и их окраины, сырые луга
<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.	VII	Наградная	Леса, болота, луга

Примечание: Обозначения жизненных форм (ЖФ): I – короткокорневищно-клубнелуковичная зимнезеленая, II – короткокорневищная, III – длиннокорневищная летнезеленая, IV – ЖФ вегетативного однолетника с пальчатораздельным стеблекорневым туберидом, V – ползучекорневищная зимнезеленая, VI – корневищная с надземным побеговым клубнем, VII – ЖФ вегетативного однолетника с утолщенным веретеновидным стеблекорневым туберидом.

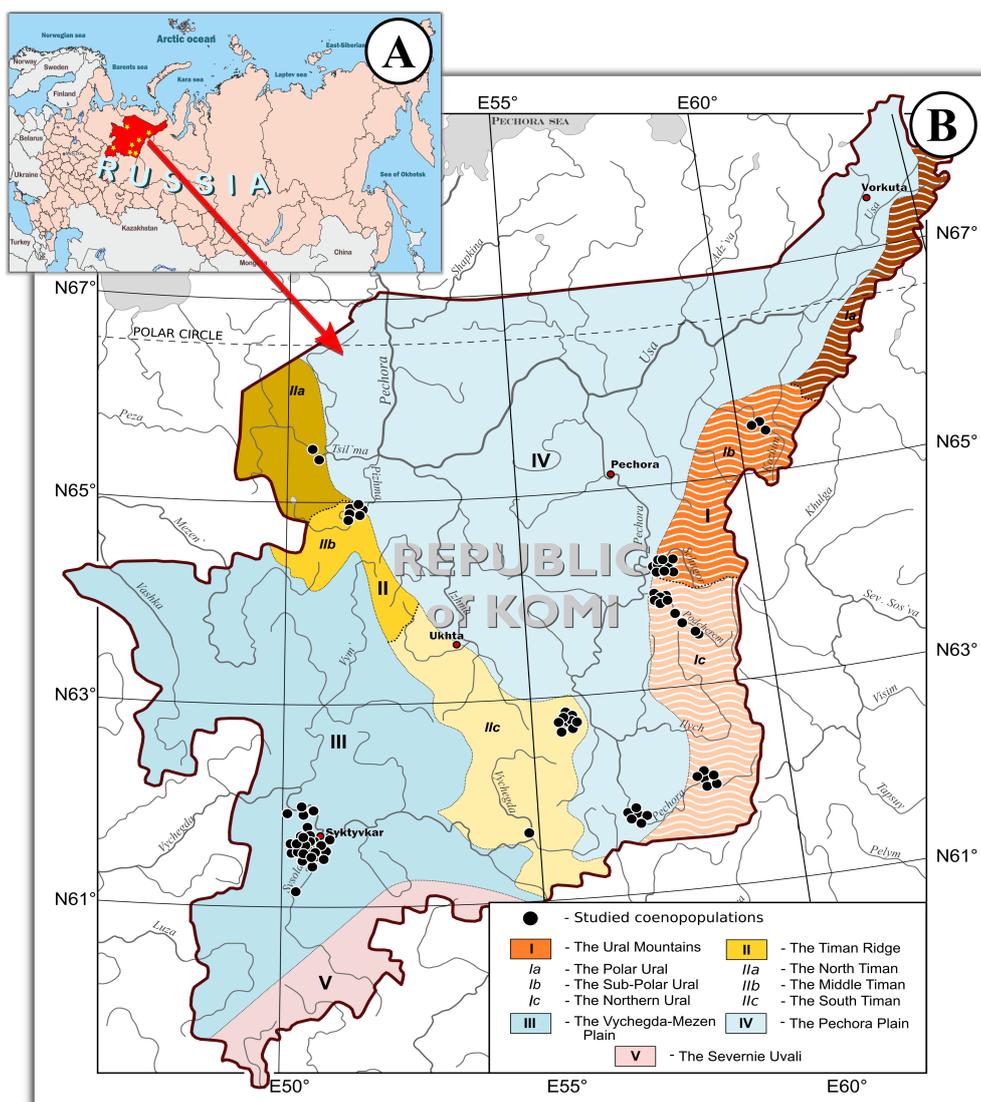


Рис. 1. Расположение изученных популяций орхидных в Республике Коми на картах России (А) и Республики Коми (В).
Fig. 1. Localisation of studied orchid populations on the maps of Russia (A) and the Republic of Komi (B).

Подсчет числа семян в коробочках проводили с применением разработанной нами оригинальной методики абсолютного учета количества семян средствами программного пакета ImageJ 1.5 (Kirillova & Kirillov, 2015; Кириллова, Кириллов, 2017) на сканированном материале в автоматическом режиме (алгоритм Find Maxima) с ручной корректировкой. Посчитаны семена в 550 коробочках.

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). Проверку на нормальность распределения выборок значений морфометрических параметров растений, плодов 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

Наименьшее количество цветков из изученных нами видов орхидных в Республике Коми отмечено у *Calypso bulbosa* (L.) Oakes, *Cypripedium*

guttatum Sw. (по 1 на побег) и *C. calceolus* L. (1–2 на побег), наибольшее – у *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó s.l. (23 цветка на особь) и *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. (34 цветка на особь). Показатель плодообразования варьирует от 17.6% до 83.2% (табл. 2). У орхидных, предлагающих нектар, этот показатель оказался выше, чем у безнектарных видов (рис. 2). У безнектарных видов отмечена достоверная положительная связь между количеством цветков и плодообразованием (рис. 3). Эта особенность отсутствует у видов, предлагающих нектар.

В Республике Коми объемы самых крупных и наиболее мелких семян отличаются в 10 раз (табл. 3). Наиболее крупные семена отмечены у видов родов *Cypripedium* и *Epipactis* (от 12.5×10^{-3} мм³ до 14.2×10^{-3} мм³), наиболее мелкие – у *Malaxis monophyllos* (1.2×10^{-3} мм³). Семена последнего вида характеризуются и наименьшими размерами зародыша: 0.13×10^{-3} мм³. Самые крупные зародыши отмечены у двух видов рода *Dactylorhiza* (*D. traunsteineri* (Saut. ex Rchb.) Soó и *D. maculata*): $2.19–2.55 \times 10^{-3}$ мм³. Больше половины объема семян занимает пустое воздушное пространство. Его доля варьирует от 55.5% (*Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br.) до 90–91% (виды рода *Cypripedium* и *Epipactis helleborine* (L.) Crantz).

Таблица 2. Репродуктивные характеристики 13 изученных видов орхидных в Республике Коми
Table 2. Reproduction characteristics of the studied orchid species in the Republic of Коми

Вид	Число цветков, шт.	Плодообразование, %	Среднее число семян в коробочке, шт.	Число полноценных семян в коробочке, шт.	n	ЦП	РСП	Доля ювенильных растений, %
<i>Calypso bulbosa</i>	1	24.4	13382 ± 1242	13 101	13	3	3197	16.0 (3.3–36.8)
<i>Cypripedium calceolus</i>	1.2 ± 0.02	25.3	6383 ± 786	5553	71	12	1686	5.7 (0–26.8)
<i>Cypripedium guttatum</i>	1	17.6	5000 ± 442	4805	57	5	846	2.7 (0–11.0)
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	16.7 ± 0.21	44.3	2598 ± 135	2271	38	5	16 801	13.3 (2.3–29.3)
<i>Dactylorhiza incarnata</i> s. l.	23.1 ± 0.31	53.9	9815 ± 306	8843	53	5	110 103	16.0 (3.9–33.7)
<i>Dactylorhiza maculata</i>	17.9 ± 0.21	55.6	2836 ± 136	2697	40	5	26 842	16.1 (3.8–30.8)
<i>Dactylorhiza traunsteineri</i>	13.4 ± 0.24	45.8	4277 ± 199	3973	36	3	24 383	11.8 (3.5–20.6)
<i>Epipactis atrorubens</i>	12.5 ± 0.16	71.0	2282 ± 101	2243	73	14	19 907	3.2 (0–16.7)
<i>Epipactis helleborine</i>	12.3 ± 0.39	36.2	3695 ± 220	3614	34	4	16 092	8.2 (0–22.2)
<i>Goodyera repens</i>	15.8 ± 0.21	83.2	2551 ± 96	2380	25	4	31 287	8.9 (1.9–18.0)
<i>Gymnadenia conopsea</i>	26.3 ± 0.30	60.1	2168 ± 196	1908	25	6	30 158	12.7 (1.5–24.4)
<i>Malaxis monophyllos</i>	34.4 ± 1.36	46.1	3338 ± 218	3154	30	4	50 017	–
<i>Platanthera bifolia</i>	15.7 ± 0.19	79.2	5189 ± 219	4156	55	4	51 677	19.9 (0–46.0)

Примечание: n – число исследованных коробочек; ЦП – число ценопопуляций, в которых была изучена семенная продуктивность; РСП – реальная семенная продуктивность генеративного растения (число полноценных семян в коробочке × число цветков на генеративном растении (среднее для ЦП) × процент плодообразования ЦП/100); прочерк – нет данных.

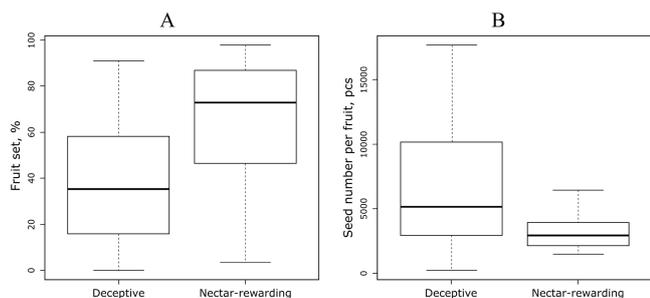


Рис. 2. Завязываемость плодов (А) и число семян в коробочке (В) у орхидных с разным типом опыления – с обманной стратегией (deceptive) и нектарных (nectar-rewarding) в Республике Коми. Обозначения: толстая линия – медиана (Q_{50}), интервалы – $1.5 \times IQR$. **Fig. 2.** Fruit set (A) and seed number per fruit (B) in deceptive and nectar-rewarding orchids in the Republic of Коми. Designations: bold line – median (Q_{50}), intervals – $1.5 \times IQR$.

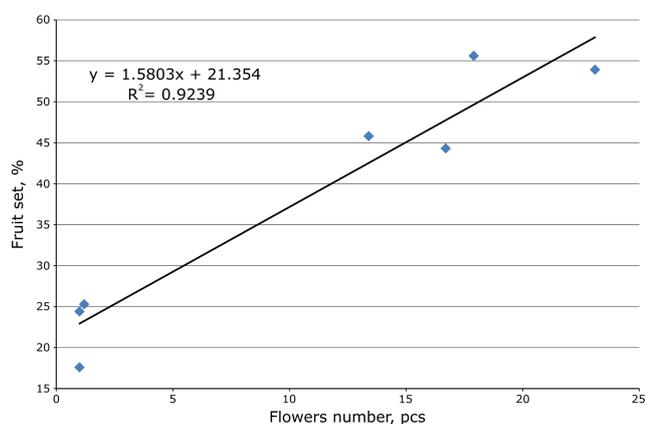


Рис. 3. Зависимость завязываемости плодов от количества цветков у безнектарных видов в Республике Коми. **Fig.3.** Fruit set to flower number dependence in deceptive orchid species in the Republic of Коми.

Форма семян изученных видов варьирует от овальной (*Gymnadenia conopsea*) до удлинённой веретеновидной (*Calypso bulbosa*) (рис. 4). Индекс семени составляет 2.6–6.8. Форма семян оказалась связанной с типом местообитания. Так, в затенённых местообитаниях семена более вытянутые. Для произрастающих в лесах *Calypso bulbosa*, *Goodyera repens* (L.) R.Br. и видов рода *Cypripedium* характерны самые вытянутые семена (индекс формы семян больше 5.0), а для видов, произрастающих на открытых местообитаниях (например, болота) – более округлые семена.

Семенная продуктивность изученных видов орхидных на территории Республики Коми приведена в табл. 2. Наибольшее число семян в коробочке отмечено у *Calypso bulbosa* (13 382 шт.), наименьшее – у *Gymnadenia conopsea* и *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Besser (2168–2282 шт.). В целом, у орхидных с обманной стратегией опыления образуется больше семян в коробочке, чем у видов, предлагающих нектар (рис. 2). Реальная семенная продуктивность генеративного растения варьирует в широких пределах – от 846 до 110 103 семян на растение (табл. 2). Максимальное число семян приходится на растение *Dactylorhiza incarnata* s.l., наименьшее – на виды рода *Cypripedium*.

Доля ювенильных особей в популяциях изученных видов орхидных варьирует от 2.7% до 19.9% (табл. 2). В популяциях корневищных видов отмечено меньшее количество ювенильных растений (2.7–8.9%), чем у видов со стеблекорневыми тубероидами (11.8–19.9%). Достоверных различий между числом ювенильных особей в популяциях нектарных и безнектарных видов не обнаружено.

Таблица 3. Морфометрическая характеристика семян и зародышей видов семейства Orchidaceae в Республике Коми
Table 3. Morphometric characteristics of seeds and embryos of orchid species in the Republic of Коми

Вид	LS	WS	LS/WS	VS	LE	WE	VE	AS	n	ЦП
<i>Calypso bulbosa</i>	0.75 ± 0.12	0.11 ± 0.02	6.84 ± 1.52	2.50	0.18 ± 0.02	0.05 ± 0.01	0.29	87.4 ± 5.30	200	3
<i>Cypripedium calceolus</i>	1.10 ± 0.16	0.21 ± 0.03	5.42 ± 0.99	12.5	0.18 ± 0.02	0.11 ± 0.01	1.13	90.1 ± 4.03	760	14
<i>Cypripedium guttatum</i>	1.11 ± 0.12	0.22 ± 0.03	5.16 ± 0.85	14.2	0.20 ± 0.02	0.11 ± 0.01	1.26	90.6 ± 3.44	450	6
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	0.72 ± 0.12	0.17 ± 0.03	4.22 ± 0.84	5.91	0.20 ± 0.03	0.12 ± 0.02	1.77	67.7 ± 13.0	1000	15
<i>Dactylorhiza incarnata</i> s.l.	0.57 ± 0.07	0.18 ± 0.03	3.18 ± 0.67	5.25	0.16 ± 0.02	0.10 ± 0.02	0.94	80.5 ± 11.4	990	9
<i>Dactylorhiza maculata</i>	0.80 ± 0.11	0.19 ± 0.03	4.24 ± 0.75	7.94	0.22 ± 0.03	0.13 ± 0.02	2.19	70.9 ± 11.5	530	9
<i>Dactylorhiza traunsteineri</i>	0.71 ± 0.10	0.21 ± 0.03	3.53 ± 0.74	8.05	0.23 ± 0.03	0.14 ± 0.02	2.55	65.9 ± 12.6	300	4
<i>Epipactis atrorubens</i>	0.96 ± 0.17	0.23 ± 0.04	4.30 ± 1.04	13.6	0.21 ± 0.03	0.13 ± 0.02	1.86	85.2 ± 5.93	815	17
<i>Epipactis helleborine</i>	0.98 ± 0.18	0.23 ± 0.04	4.45 ± 1.08	13.4	0.19 ± 0.03	0.11 ± 0.02	1.22	90.1 ± 4.26	170	4
<i>Goodyera repens</i>	0.65 ± 0.12	0.13 ± 0.02	5.08 ± 1.08	2.96	0.15 ± 0.02	0.07 ± 0.01	0.42	84.1 ± 7.43	500	12
<i>Gymnadenia conopsea</i>	0.46 ± 0.06	0.18 ± 0.03	2.63 ± 0.54	3.81	0.18 ± 0.03	0.13 ± 0.02	1.58	55.5 ± 18.8	785	18
<i>Malaxis monophyllos</i>	0.32 ± 0.05	0.11 ± 0.02	2.95 ± 0.74	1.15	0.09 ± 0.01	0.05 ± 0.01	0.13	86.6 ± 7.40	415	7
<i>Platanthera bifolia</i>	0.66 ± 0.08	0.13 ± 0.02	4.99 ± 0.82	3.25	0.18 ± 0.02	0.11 ± 0.02	1.12	64.3 ± 11.5	570	8

Примечание: LS – длина семени, мм; WS – ширина семени, мм; LS/WS – индекс семени; VS – объем семени $\times 10^{-3}$, мм³; LE – длина зародыша, мм; WE – ширина зародыша, мм; VE – объем зародыша $\times 10^{-3}$, мм³; AS – доля пустого воздушного пространства в семени, %; n – число просмотренных семян; ЦП – количество изученных ЦП. Для каждого показателя приведено среднее арифметическое значение \pm стандартное отклонение.

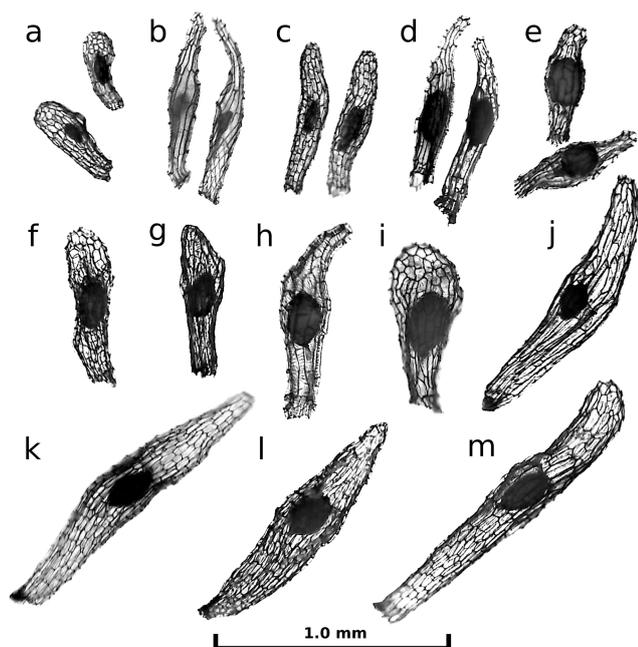


Рис. 4. Семена различных видов орхидных в Республике Коми. Обозначения: a – *Malaxis monophyllos*, b – *Calypso bulbosa*, c – *Goodyera repens*, d – *Platanthera bifolia*, e – *Gymnadenia conopsea*, f – *Dactylorhiza incarnata* s. l., g – *D. fuchsii*, h – *D. maculata*, i – *D. traunsteineri*, j – *Cypripedium calceolus*, k – *Epipactis helleborine*, l – *E. atrorubens*, m – *Cypripedium guttatum*. Виды представлены по градиенту увеличения объема семени.

Fig. 4. Seeds of orchid species in the Republic of Komi. Designations: a – *Malaxis monophyllos*, b – *Calypso bulbosa*, c – *Goodyera repens*, d – *Platanthera bifolia*, e – *Gymnadenia conopsea*, f – *Dactylorhiza incarnata* s. l., g – *D. fuchsii*, h – *D. maculata*, i – *D. traunsteineri*, j – *Cypripedium calceolus*, k – *Epipactis helleborine*, l – *E. atrorubens*, m – *Cypripedium guttatum*. The species are presented along the gradient of the increase in seed volume.

Обсуждение

Все изученные нами на территории Республики Коми виды орхидных – энтомофильные растения. У энтомофильного способа опыления есть свои «узкие» места – им необходим аттрактант (нектар, запах, внешний вид) и наличие достаточной численности соответствующей группы опылителей. В качестве основного фактора, ограничивающего плодообразование орхидей, указывают дефицит опылителей (Neiland & Wilcock, 1998; Cozzolino & Widmer, 2005; Tremblay et al., 2005). Neiland & Wilcock (1998), проанализировав 117 видов орхидных, растущих в разных частях земного шара, пришли к выводу, что орхидные, предлагающие нектар, более успешны в образовании плодов, чем безнектарные виды. Это было подтверждено рядом более поздних исследований (O’Connell & Johnston, 1998; Tremblay et al., 2005; Sonkoly et al., 2016). Наше исследование показало аналогичную картину

(рис. 2), где средний показатель плодообразования орхидных, предлагающих нектар, составила 63%, безнектарных – 38%, что сходно с данными, полученными Neiland & Wilcock (1998) (63% и 28%, соответственно) и Kindlmann & Jersáková (2006) (66% и 31%, соответственно).

Практически для всех обследованных нектарных видов в Республике Коми характерно обильное плодоношение (табл. 2). Исключением стал *Epipactis helleborine*, средняя завязываемость плодов которого в регионе составила 36.2%. Это значительно ниже, чем в Центральной Европе (73.9%) (Sonkoly et al., 2016) и Центральной России (65–96.5%) (Вахрамеева и др., 1997; Хомутовский, 2011). Вероятно, это связано с критическими для данного вида условиями существования, обусловленными его нахождением на самом севере своего распространения (Kirillov & Kirillova, 2019) и недостатком опылителей.

В отсутствии нектара визуальное изображение (количество цветков) может быть наиболее важным компонентом притяжения насекомых (Kindlmann & Jersáková, 2006). Для безнектарных видов нами отмечена положительная достоверная корреляция между количеством цветков и завязываемостью плодов (рис. 3). Однако для видов, предлагающих нектар, такой зависимости не обнаружено. У безнектарных видов репродуктивный успех связан с количеством цветков.

Кроме того, у ряда исследованных видов плодообразование зависело от условий конкретных местообитаний, в частности от степени затенения. Так, для *Cypripedium calceolus* и *Epipactis helleborine* на территории Республики Коми в открытых местообитаниях отмечен более высокий уровень плодоношения, чем в затененных (Kirillova & Kirillov, 2019, 2020a). Основным положительным фактором, приведшим к этому, стало увеличение численности и активности опылителей.

Семена разных видов орхидных отличаются по размеру, форме и объему пустого воздушного пространства (табл. 3, рис. 4). Все эти переменные влияют на характер рассеивания семян (Arditti & Ghani, 2000; Kiyohara et al., 2012; Shimizu et al., 2012). Известно (Arditti & Ghani, 2000), что семена с большим объемом пустого воздушного пространства имеют более низкую скорость осадения и дольше находятся в воздухе, а удлиненные семена рассеиваются на более дальние расстояния (Eriksson & Kainulainen, 2011). Среди исследованных нами видов

наиболее вытянутые семена отмечены для видов, произрастающих в лесах (*Calypso bulbosa*, *Goodyera repens* и видов рода *Cypripedium*). В лесных местообитаниях горизонтальные перемещения воздуха заметно слабее, чем на открытых местах. Поэтому орхидеи должны адаптироваться к тому, чтобы даже слабые дуновения, достигающие растений, могли переносить семена. Предполагается, что семена орхидей, обитающих в лесу, могли эволюционировать в более удлиненные, потому что увеличенная длина уменьшает скорость падения и увеличивает вероятность того, что семя будет переноситься ветром (Kiyohara et al., 2012).

В коробочке изученных нами видов орхидных на территории Республики Коми содержится от 2168 до 13 382 семян (табл. 2). Для безнектарных видов характерно в среднем большее число семян в коробочке, чем для нектарных видов (рис. 2). Вероятно, происходит компенсация более низкой эффективности опыления этих видов по сравнению с нектарными. Подобная закономерность описана Sonkoly et al. (2016) на примере 48 видов орхидных из Центральной Европы. На семенную продуктивность оказывают влияние и погодные условия. Так, на основании многолетних наблюдений выявлено, что реальная семенная продуктивность *Dactylorhiza traunsteineri* в регионе положительно связана с уровнем влагообеспеченности текущего вегетационного периода (Kirillova & Kirillov, 2020b).

Итогом репродукции является новое поколение растений. В этом отношении главным и конечным индикатором репродуктивного успеха растений на уровне популяций считается численность молодых растений (Злобин и др., 2013). Для корневищных орхидных (виды родов *Cypripedium*, *Epipactis* и *Goodyera repens*) отмечено наименьшее количество ювенильных растений в популяциях (2.7–8.9%). В отдельных популяциях они отсутствуют (табл. 2). Это связано с тем, что семена этих видов имеют затруднения в прорастании, обусловленные структурными адаптациями (Куликов, Филиппов, 2000). Слабое семенное возобновление у них компенсируется способностью к вегетативному возобновлению и большой продолжительностью жизни клонов.

Для видов со стеблекорневыми тубероидами (виды рода *Dactylorhiza*, *Gymnadenia conopsea*, *Platanthera bifolia* (L.) Rich.), у которых семенное возобновление является единственным способом размножения, отмечено большее ко-

личество молодых растений в популяциях – от 11.8% до 19.9% у разных видов. Семена их не имеют покоя и прорастают сразу, попав в почву. Только небольшая часть из них вступает в контакт с совместимым симбионтом и находит условия для дальнейшего развития. Для видов этой группы характерны волны возобновления, связанные с чередованием благоприятных и неблагоприятных условий для развития протокормов. У двух видов данной группы (нектароносной *Platanthera bifolia* и безнектарной *Dactylorhiza incarnata*) на северной границе ареала обнаружены сходные приспособления для максимальной реализации семенного возобновления. К ним относится увеличение числа семян в коробочке при уменьшении их размеров по сравнению с более южными частями ареала этих видов (Кириллова, Кириллов, 2017, 2020).

Для *Calypso bulbosa* характерно как семенное, так и вегетативное размножение. Ювенильные растения присутствуют в популяциях этого вида каждый год. Их доля колеблется от 3.3% до 36.8%. На эффективность семенного возобновления *C. bulbosa* влияет деятельность животных-фитофагов. В отдельные годы растения сильно повреждаются мышевидными грызунами. Так, в 2018 г. численность популяции вида в окрестностях г. Сыктывкара из-за деятельности грызунов снизилась на 34%, когда были повреждены в основном генеративные растения.

Заключение

Исследование репродуктивного успеха орхидных на территории Республики Коми, где виды находятся на северной границе их ареала, позволило выявить ряд особенностей. Форма семян орхидных связана с типом местообитания; в лесных сообществах они более вытянутые. Более низкое плодобразование безнектарных видов орхидных, по сравнению с видами, предлагающими нектар, компенсируется образованием большего числа семян в коробочках. Репродуктивный успех орхидных с обманной стратегией опыления положительно связан с количеством цветков. Для видов со стеблекорневыми тубероидами, единственным способом возобновления которых является семенное размножение, характерно большее количество ювенильных особей в популяциях, чем для корневищных видов, слабое семенное возобновление которых компенсируется способностью к вегетативному возобновлению и большой продолжительностью жизни клонов.

Благодарности

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

Литература

- Блинова И.В. 1998. Особенности онтогенеза некоторых корнеклубневых орхидных (Orchidaceae) Крайнего Севера // Ботанический журнал. Т. 83(1). С. 85–94.
- Блинова И.В. 2008. Особенности опыления орхидных в северных широтах // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. Т. 113(1). С. 39–47.
- Блинова И.В. 2009. Оценка репродуктивного успеха орхидных за Полярным кругом // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. Вып. 12. С. 76–83.
- Блинова И.В., Куликов П.В. 2006. Характеристика онтогенеза *Calypso bulbosa* (Orchidaceae) // Ботанический журнал. Т. 91(6). С. 903–916.
- Вахрамеева М.Г. 2000. Род Пальчатокоренник // Биологическая флора Московской области. Вып. 14. М.: Изд-во Гриф и К. С. 55–86.
- Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Баталов А.Е., Тимченко И.А., Богомоллова Т.И. 1997. Род Дремлик // Биологическая флора Московской области. Вып. 13. М.: Изд-во Полиэкс. С. 50–87.
- Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. 2013. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы: Университетская книга. 439 с.
- Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. 1980. Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука. С. 10–20.
- Кириллова И.А., Кириллов Д.В. 2017. Репродуктивная биология *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) на северной границе ареала (Республика Коми) // Вестник Томского государственного университета. Биология. №38. С. 68–88. DOI: 10.17223/19988591/38/4
- Кириллова И.А., Кириллов Д.В. 2020. Репродуктивный успех *Dactylorhiza incarnata* ssp. *cruenta* (Orchidaceae) на северном пределе ареала // Вестник Томского государственного университета. Биология. №49. С. 25–49. DOI: 10.17223/19988591/49/2
- Куликов П.В., Филиппов Е.Г. 2000. Репродуктивная стратегия орхидных умеренной зоны // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3: Системы репродукции. СПб.: Мир и семья. С. 510–513.
- Серебрякова Т.И. (ред.). 1977. Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). М.: Наука. 182 с.
- Серебрякова Т.И., Соколова Т.Г. (ред.). 1988. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука. 131 с.
- Татаренко И.В. 1996. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Аргус. 207 с.
- Уранов А.А., Серебрякова Т.И. (ред.). 1976. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука. 217 с.
- Хомутовский М.И. 2011. Эффективность опыления некоторых видов орхидных Валдайской возвышенности // Охрана и культивирование орхидей. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 456–461.
- Ackerman J.D. 1986. Mechanisms and evolution of food-deceptive pollination systems in orchids // Lindleyana. Vol. 1(2). P. 108–113.
- Arditti J., Ghani A.K.A. 2000. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications // New Phytologist. Vol. 145(3). P. 367–421. DOI: 10.1046/j.1469-8137.2000.00587.x
- Arditti J., Michaud J.D., Healey P.L. 1979. Morphometry of orchid seeds. I. *Paphiopedilum* and native California and related species of *Cypripedium* // American Journal of Botany. Vol. 66(10). P. 1128–1137. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1979.tb06332.x
- Cole F.R., Firmage D.H. 1984. The floral ecology of *Platanthera blephariglottis* // American Journal of Botany. Vol. 71(5). P. 700–710. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1984.tb14177.x
- Cozzolino S., Widmer A. 2005. Orchid diversity: an evolutionary consequence of deception? // Trends in Ecology and Evolution. Vol. 20(9). P. 487–494. DOI: 10.1016/j.tree.2005.06.004
- Eriksson O., Kainulainen K. 2011. The evolutionary ecology of dust seeds // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. Vol. 13(2). P. 73–87. DOI: 10.1016/j.ppees.2011.02.002
- Healey P.L., Michaud J.D., Arditti J. 1980. Morphometry of Orchid Seeds. III. Native California and Related Species of *Goodyera*, *Piperia*, *Platanthera* and *Spiranthes* // American Journal of Botany. Vol. 67(4). P. 508–518. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1980.tb07678.x
- Jersáková J., Johnson S.D., Kindlmann P. 2006. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids // Biological Reviews. Vol. 81(2). P. 219–235. DOI: 10.1017/S1464793105006986
- Johnson S.D., Peter C.I., Ågren J. 2004. The effects of nectar addition on pollen removal and geitonogamy in the non-rewarding orchid *Anacamptis morio* // Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences. Vol. 271(1541). P. 803–809. DOI: 10.1098/rspb.2003.2659
- Kindlmann P., Jersáková J. 2006. Effect of floral display on reproductive success in terrestrial orchids // Folia Geobotanica. Vol. 41(1). P. 47–60. DOI: 10.1007/BF02805261
- Kirillov D., Kirillova I. 2019. The Genus *Epipactis* Zinn (Orchidaceae) in the Komi Republic. Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Occurrence dataset. Accessed via GBIF.org on 14.06.2019. DOI: 10.15468/dnuqwf
- Kirillova I.A., Kirillov D.V. 2015. Reproduction biology of *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. (Orchidaceae) on its northern distribution border // Contemporary Problems of Ecology. Vol. 8(4). P. 512–522. DOI: 10.1134/S1995425515040095
- Kirillova I.A., Kirillov D.V. 2019. Effect of lighting conditions on the reproductive success of *Cypripedium*

- calceolus* L. (Orchidaceae, Liliopsida) // Biology Bulletin. Vol. 46(10). P. 1317–1324. DOI: 10.1134/S1062359019100157
- Kirillova I.A., Kirillov D.V. 2020a. Effect of illumination conditions on the reproductive success of *Epipactis helleborine* (L.) Crantz (Orchidaceae) // Russian Journal of Ecology. Vol. 51(4). P. 389–393. DOI: 10.1134/S1067413620040098
- Kirillova I.A., Kirillov D.V. 2020b. Impact of weather conditions on seasonal development, population structure and reproductive success on *Dactylorhiza traunsteineri* (Orchidaceae) in the Komi Republic (Russia) // Nature Conservation Research. Vol. 5(Suppl.1). P. 77–89. DOI: 10.24189/ncr.2020.016
- Kiyohara S., Fukunaga H., Sawa S. 2012. Characteristics of the falling speed of Japanese orchid seeds // International Journal of Biology. Vol. 4(3). P. 10–12. DOI: 10.5539/ijb.v4n3p10
- Lesica P., Allendorf F.W. 1995. When are peripheral populations valuable for conservation? // Conservation Biology. Vol. 9(4) P. 753–760. DOI: 10.1046/j.1523-1739.1995.09040753.x
- Nazarov V.V. 1998. Samenproduktivität europäischer Orchideen. I. Methoden zur Bestimmung der Samenzahl // Journal Europäischer Orchideen. Vol. 30(3). P. 591–602.
- Neiland M.R.M., Wilcock C.C. 1998. Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae // American Journal of Botany. Vol. 85(12). P. 1657–1671. DOI: 10.2307/2446499
- O’Connell L.M., Johnston M.O. 1998. Male and female pollination success in a deceptive orchid, a selection study // Ecology. Vol. 79(4). P. 1246–1260. DOI: 10.1890/0012-9658(1998)079[1246:MAFPSI]2.0.CO;2
- Phillips R.D., Reiter N., Peakall R. 2020. Orchid conservation: from theory to practice // Annals of Botany. Vol. 126(3). P. 345–362. DOI: 10.1093/aob/mcaa093
- Proctor H.C. 1998. Effect of pollen age on fruit set, fruit weight, and seed set in three orchid species // Canadian Journal of Botany. Vol. 76(3). P. 420–427. DOI: 10.1139/b98-010
- Proctor H.C., Harder L.D. 1994. Pollen load, capsule weight, and seed production in three orchid species // Canadian Journal of Botany. Vol. 72(2). P. 249–255. DOI: 10.1139/b94-033
- Proctor H.C., Harder L.D. 1995. Effect of pollination success on floral longevity in the orchid *Calypso bulbosa* (Orchidaceae) // American Journal of Botany. Vol. 82(9). P. 1355–1355. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1995.tb11584.x
- Pyke G.H. 1991. What does it cost a plant to produce floral nectar? // Nature. Vol. 350(6313). P. 58–59. DOI: 10.1038/350058a0
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Available from <https://www.R-project.org/>
- Sagarin R.D., Gaines S.D. 2002. The ‘abundant centre’ distribution: to what extent is it a biogeographical rule? // Ecology Letters. Vol. 5(1). P. 137–147. DOI: 10.1046/j.1461-0248.2002.00297.x
- Schiestl F.P. 2005. On the success of a swindle: pollination by deception in orchids // Naturwissenschaften. Vol. 92(6). P. 255–264. DOI: 10.1007/s00114-005-0636-y
- Shimizu N., Sawa Y., Sawa S. 2012. Adaptation and evolution of seed shape on bleeding area in Japanese orchids // International Journal of Biology. Vol. 4(2). P. 47–53. DOI: 10.5539/ijb.v4n2p47
- Sonkoly J., Vojtkó A., Tökölyi J., Török P., Sramkó G., Illyés Z., Molnár V.A. 2016. Higher seed number compensates for lower fruit set in deceptive orchids // Journal of Ecology. Vol. 104(2). P. 343–351. DOI: 10.1111/1365-2745.12511
- Southwick E.E. 1984. Photosynthate allocation to floral nectar: a neglected energy investment // Ecology. Vol. 65(6). P. 1775–1779. DOI: 10.2307/1937773
- Swartz N.D., Dixon K.W. 2009. Terrestrial orchid conservation in the age of extinction // Annals of Botany. Vol. 104(3). P. 543–556. DOI: 10.1093/aob/mcp025
- Tremblay R.L., Ackerman J.D., Zimmerman J.K., Calvo R.N. 2005. Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification // Biological Journal of the Linnean Society. Vol. 84(1). P. 1–54. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2004.00400.x
- Vereecken N.J., Dafni A., Cozzolino S. 2010. Pollination syndromes in Mediterranean orchids – implications for speciation, taxonomy and conservation // Botanical Review. Vol. 76(2). P. 220–240. DOI: 10.1007/s12229-010-9049-5

References

- Ackerman J.D. 1986. Mechanisms and evolution of food-deceptive pollination systems in orchids. *Lindleyana* 1(2): 108–113.
- Arditti J., Ghani A.K.A. 2000. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications. *New Phytologist* 145(3): 367–421. DOI: 10.1046/j.1469-8137.2000.00587.x
- Arditti J., Michaud J.D., Healey P.L. 1979. Morphometry of orchid seeds. I. Paphiopedilum and native California and related species of *Cypripedium*. *American Journal of Botany* 66(10): 1128–1137. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1979.tb06332.x
- Blinova I.V. 1998. Specific features of the ontogeny in some root-tuber orchids (Orchidaceae) in the extreme North. *Botanicheskii Zhurnal* 83(1): 85–94. [In Russian]
- Blinova I.V. 2008. Orchid pollination in northern latitude. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists* 113(1): 39–47. [In Russian]
- Blinova I.V. 2009. The estimation of reproductive success of orchid species north of the Arctic Circle in Europe. *Herald of Tver State University. Series: Biology and Ecology* 12: 76–83. [In Russian]
- Blinova I.V., Kulikov P.V. 2006. The distinguishing of ontogenetic stages in *Calypso bulbosa* (Orchidaceae). *Botanicheskii Zhurnal* 91(6): 903–916. [In Russian]
- Cole F.R., Firmage D.H. 1984. The floral ecology of *Platanthera blephariglottis*. *American Journal of Botany* 71(5): 700–710. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1984.tb14177.x

- Cozzolino S., Widmer A. 2005. Orchid diversity: an evolutionary consequence of deception? *Trends in Ecology and Evolution* 20(9): 487–494. DOI: 10.1016/j.tree.2005.06.004
- Eriksson O., Kainulainen K. 2011. The evolutionary ecology of dust seeds. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 13(2): 73–87. DOI: 10.1016/j.ppees.2011.02.002
- Healey P.L., Michaud J.D., Arditti J. 1980. Morphometry of Orchid Seeds. III. Native California and Related Species of *Goodyera*, *Piperia*, *Platanthera* and *Spiranthes*. *American Journal of Botany* 67(4): 508–518. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1980.tb07678.x
- Isachenko T.I., Lavrenko E.M. 1980. Botanical and geographical zoning. In: *Vegetation of the European part of the USSR*. Leningrad: Nauka. P. 10–20. [In Russian]
- Jersáková J., Johnson S.D., Kindlmann P. 2006. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. *Biological Reviews* 81(2): 219–235. DOI: 10.1017/S1464793105006986
- Johnson S.D., Peter C.I., Ågren J. 2004. The effects of nectar addition on pollen removal and geitonogamy in the non-rewarding orchid *Anacamptis morio*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 271(1541): 803–809. DOI: 10.1098/rspb.2003.2659
- Khomutovskiy M.I. Pollination efficiency of some orchids species at the Valdai Upland. In: *Conservation and cultivation of orchids*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. P. 456–461. [In Russian]
- Kindlmann P., Jersáková J. 2006. Effect of floral display on reproductive success in terrestrial orchids. *Folia Geobotanica* 41(1): 47–60. DOI: 10.1007/BF02805261
- Kirillov D., Kirillova I. 2019. *The Genus Epipactis Zinn (Orchidaceae) in the Komi Republic*. Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Occurrence dataset. Accessed via GBIF.org on 14.06.2019. DOI: 10.15468/dnuqwf
- Kirillova I.A., Kirillov D.V. 2017. Reproductive biology of *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) on its northern distribution border (The Komi Republic). *Tomsk State University Journal of Biology* 38: 68–88. DOI: 10.17223/19988591/38/4 [In Russian]
- Kirillova I.A., Kirillov D.V. 2015. Reproduction biology of *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. (Orchidaceae) on its northern distribution border. *Contemporary Problems of Ecology* 8(4): 512–522. DOI: 10.1134/S1995425515040095
- Kirillova I.A., Kirillov D.V. 2019. Effect of lighting conditions on the reproductive success of *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae, Liliopsida). *Biology Bulletin* 46(10): 1317–1324. DOI: 10.1134/S1062359019100157
- Kirillova I.A., Kirillov D.V. 2020a. Effect of illumination conditions on the reproductive success of *Epipactis helleborine* (L.) Crantz (Orchidaceae). *Russian Journal of Ecology* 51(4): 389–393. DOI: 10.1134/S1067413620040098
- Kirillova I.A., Kirillov D.V. 2020b. Impact of weather conditions on seasonal development, population structure and reproductive success on *Dactylorhiza traunsteineri* (Orchidaceae) in the Komi Republic (Russia). *Nature Conservation Research* 5(Suppl.1): 77–89. DOI: 10.24189/ncr.2020.016
- Kirillova I.A., Kirillov D.V. 2020. Reproductive success of *Dactylorhiza incarnata* ssp. *cruenta* (Orchidaceae) on the northern border of its distribution area. *Tomsk State University Journal of Biology* 49: 25–49. DOI: 10.17223/19988591/49/2 [In Russian]
- Kiyohara S., Fukunaga H., Sawa S. 2012. Characteristics of the falling speed of Japanese orchid seeds. *International Journal of Biology* 4(3): 10–12. DOI: 10.5539/ijb.v4n3p10
- Kulikov P.V., Philippov E.G. 2000. Reproductive Strategy of Orchids in Moderate Zone. In: *Embryology of flowering Plants. Terminology and Concepts. Vol. 3: Reproductive Systems*. Saint Petersburg: Mir i Semya. P. 510–513. [In Russian]
- Lesica P., Allendorf F.W. 1995. When are peripheral populations valuable for conservation? *Conservation Biology* 9(4): 753–760. DOI: 10.1046/j.1523-1739.1995.09040753.x
- Nazarov V.V. 1998. Samenproduktivität europäischer Orchideen. I. Methoden zur Bestimmung der Samenzahl. *Journal Europäischer Orchideen* 30(3): 591–602.
- Neiland M.R.M., Wilcock C.C. 1998. Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae. *American Journal of Botany* 85(12): 1657–1671. DOI: 10.2307/2446499
- O’Connell L.M., Johnston M.O. 1998. Male and female pollination success in a deceptive orchid, a selection study. *Ecology* 79(4): 1246–1260. DOI: 10.1890/0012-9658(1998)079[1246:MAFPSI]2.0.CO;2
- Phillips R.D., Reiter N., Peakall R. 2020. Orchid conservation: from theory to practice. *Annals of Botany* 126(3): 345–362. DOI: 10.1093/aob/mcaa093
- Proctor H.C. 1998. Effect of pollen age on fruit set, fruit weight, and seed set in three orchid species. *Canadian Journal of Botany* 76(3): 420–427. DOI: 10.1139/b98-010
- Proctor H.C., Harder L.D. 1994. Pollen load, capsule weight, and seed production in three orchid species. *Canadian Journal of Botany* 72(2): 249–255. DOI: 10.1139/b94-033
- Proctor H.C., Harder L.D. 1995. Effect of pollination success on floral longevity in the orchid *Calypso bulbosa* (Orchidaceae). *American Journal of Botany* 82(9): 1355–1355. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1995.tb11584.x
- Pyke G.H. 1991. What does it cost a plant to produce floral nectar? *Nature* 350(6313): 58–59. DOI: 10.1038/350058a0
- R Core Team. 2020. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Available from <https://www.R-project.org/>
- Sagarin R.D., Gaines S.D. 2002. The ‘abundant centre’ distribution: to what extent is it a biogeographical rule? *Ecology Letters* 5(1): 137–147. DOI: 10.1046/j.1461-0248.2002.00297.x

- Serebryakova T.I. (Eds.). 1977. *Coenopopulations of plants (development and relationships)*. Moscow: Nauka. 182 p. [In Russian]
- Serebryakova T.I., Sokolova T.G. (Eds.). 1988. *Coenopopulations of plants (essays on population biology)*. Moscow: Nauka. 131 p. [In Russian]
- Schiestl F.P. 2005. On the success of a swindle: pollination by deception in orchids. *Naturwissenschaften* 92(6): 255–264. DOI: 10.1007/s00114-005-0636-y
- Shimizu N., Sawa Y., Sawa S. 2012. Adaptation and evolution of seed shape on bleeding area in Japanese orchids. *International Journal of Biology* 4(2): 47–53. DOI: 10.5539/ijb.v4n2p47
- Sonkoly J., Vojtkó A., Tökölyi J., Török P., Sramkó G., Illyés Z., Molnár V.A. 2016. Higher seed number compensates for lower fruit set in deceptive orchids. *Journal of Ecology* 104(2): 343–351. DOI: 10.1111/1365-2745.12511
- Southwick E.E. 1984. Photosynthate allocation to floral nectar: a neglected energy investment. *Ecology* 65(6): 1775–1779. DOI: 10.2307/1937773
- Swarts N.D., Dixon K.W. 2009. Terrestrial orchid conservation in the age of extinction. *Annals of Botany* 104(3): 543–556. DOI: 10.1093/aob/mcp025
- Tatarenko I.V. 1996. *Orchids of Russia: life forms, biology, strategy of preservation*. Moscow: Argus. 207 p. [In Russian]
- Tremblay R.L., Ackerman J.D., Zimmerman J.K., Calvo R.N. 2005. Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. *Biological Journal of the Linnean Society* 84(1): 1–54. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2004.00400.x
- Uranov A.A., Serebryakova T.I. (Eds.). 1976. *Coenopopulations of plants (basic concepts and structure)*. Moscow: Nauka. 217 p. [In Russian]
- Vakhrameeva M.G. 2000. Genus *Dactylorhiza*. In: *Biological Flora of the Moscow Region*. Vol. 14. Moscow: Grif & K. P. 55–86. [In Russian]
- Vakhrameeva M.G., Varlygiva T.I., Batatlov A.E., Timchenko I.A., Bogomolova T.I. 1997. Genus *Epipactis*. In: *Biological Flora of the Moscow Region*. Vol. 13. Moscow: Poliex. P. 50–87. [In Russian]
- Vereecken N.J., Dafni A., Cozzolino S. 2010. Pollination syndromes in Mediterranean orchids – implications for speciation, taxonomy and conservation. *Botanical Review* 76(2): 220–240. DOI: 10.1007/s12229-010-9049-5
- Zlobin Yu.A., Sklyar V.G., Klimenko A.A. 2013. *Populations of rare plant species: Theoretical bases and methodology of study*. Sumy: Universitetskaya Kniga. 439 p. [In Russian]

REPRODUCTIVE SUCCESS OF ORCHIDS AT THE NORTHERN BORDER OF THEIR DISTRIBUTION AREAS (NORTH-EAST OF EUROPEAN RUSSIA)

Irina A. Kirillova*, Dmitry V. Kirillov

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

*e-mail: kirillova_orchid@mail.ru

The Orchidaceae is one of the most interesting angiosperm families due to their biology and ecology. However, our knowledge about northern orchids, especially about several aspects of their reproduction biology, is still scarce. This study presents data on reproduction biology of 13 orchid species from the Republic of Komi, situated at the northern border of the orchids' distribution areas. Data on flower number, fruit set, seed morphometry and seed number are presented. The volume of the largest and smallest seeds differs in the study area by 10 times (from $1.2 \times 10^{-3} \text{ mm}^3$ in *Malaxis monophyllos* to $14.2 \times 10^{-3} \text{ mm}^3$ in *Cypripedium guttatum*). The seed shape is determined by the habitat type. Similarly to previous studies, we found that deceptive orchids have lower rates of fruit set, compared to the nectar-rewarding ones. For deceptive orchids, the low fruit set is compensated by the larger number of seeds per fruit, compared to the nectar-rewarding species. The fruit set is correlated positively with the flower number in the deceptive orchids. Moreover, the fruit set rate might also depend on the habitat characteristics, e.g. the canopy closure. The final indicator of a successful reproductive process is the number of emerged and established young plants. This parameter differs between species with different structures of storage organs. We found the lowest proportion of juvenile individuals in rhizome species (2.7–8.9%), in which the low seed reproduction is compensated by the ability to vegetative reproduction and long persistence of clones. In orchids with root-stem tuberoids, the only way of reproduction is seed reproduction. Populations of these species have a higher proportion of juvenile plants (11.8–19.9%). We found similar adaptations to maintain the maximal seed reproduction rate at the northern border of distribution areas in two root-stem tuberoid orchid species (nectar-rewarding *Platanthera bifolia* and deceptive *Dactylorhiza incarnata*). The adaptations include an increase in seed number per fruit and a decrease in the seed size in comparison to the southern part of the distribution areas of these species.

Key words: fruit set, Orchidaceae, Republic of Komi, seed morphometry, seed productivity