

БОТАНИКА

УДК 582.594:581.16(470.13)

doi: 10.17223/19988591/49/2

И.А. Кириллова, Д.В. Кириллов

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар, Россия

Репродуктивный успех *Dactylorhiza incarnata* ssp. *cruenta* (Orchidaceae) на северном пределе ареала

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

Приведены результаты изучения некоторых аспектов репродуктивной биологии *Dactylorhiza incarnata* subsp. *cruenta* (Orchidaceae) на территории Республики Коми, где вид находится на северном пределе своего ареала. Представлены морфометрические показатели цветков, плодов и семян в различных местообитаниях вида в регионе. Определены плодозавязываемость, семенная продуктивность и качество семян. Выявлено, что на репродуктивный успех вида оказывают влияние температура второй декады июня (время цветения вида в регионе), а также сумма активных температур ($>10^{\circ}\text{C}$) всего летнего периода. Ограничения в воспроизводстве, обусловленные природно-климатическими особенностями Европейского Севера России, компенсируются образованием большего числа семян в коробочке при общем уменьшении их размера. Семенная продуктивность высокая: одна коробочка содержит в среднем 9,7 тыс. семян, реальная семенная продуктивность генеративной особи – 131,3 тыс. семян.

Ключевые слова: орхидные; морфометрия семян; качество семян; плодозавязываемость; семенная продуктивность.

Введение

Орхидные – одно из крупнейших семейств покрытосеменных растений [1, 2], имеющее при этом самую высокую долю исчезающих видов [3]. Редкость орхидных связана с такими особенностями их биологии, как стено-топность, микосимбиотрофизм [4], зависимость от определенных видов насекомых-опылителей [5], а также декоративностью. Высокая специализация делает орхидеи уязвимыми к негативным условиям окружающей среды [6, 7], что приводит к снижению их численности во всем мире [8–10]. Для успешного сохранения природных популяций этих редких растений в условиях усиливающейся антропогенной трансформации ландшафтов необходимы всесторонние исследования их биологии и экологии [11]. Решающее значение при этом имеет знание их репродуктивной биологии, где до сих

пор остается много неясного. Для некоторых видов ещё не выявлен показатель семенной продуктивности из-за сложности в подсчете огромного числа мельчайших пылевидных семян, содержащихся в одной коробочке [12–14]. Данные о семенной продуктивности 17 европейских видов орхидей опубликованы в обзоре J. Arditti & Ghani [14], 48 видов – J. Sonkoly et al. [15]. Что касается северных орхидей, то знания о них остаются неполными. Для большинства видов орхидных умеренных широт вообще нет никаких сведений об их репродуктивных характеристиках [16].

Dactylorhiza incarnata (L.) Soó s. l. – высокополиморфный таксон [17, 18], включенный в список исчезающих растений во многих региональных красных списках Центральной Европы, России и Скандинавии [19, 20]. *D. incarnata* s. l. имеет много разновидностей, две из которых произрастают на территории Республики Коми [21]. *D. incarnata* subsp. *cruenta* (O.F. Müll.) P.D. Sell (далее *D. cruenta*) нередко выделяется в самостоятельный вид [19]. Это редкий таксон, занесен в Красные книги 27 регионов России, в том числе и Республики Коми. Биология его практически не изучена [19]. Цель работы – оценка репродуктивного успеха *D. cruenta* на Европейском Севере России (на территории Республики Коми), на северном пределе своего ареала.

Материалы и методика исследования

D. cruenta – крупное растение с толстым полым стеблем и плотным густым соцветием из относительно мелких цветков. Листья темно-зеленые с пурпурными или буровато-фиолетовыми часто сливающимися пятнами, цветки темно-фиолетовые. В России произрастает в большинстве северных и центральных областей европейской части, на Урале, в Западной Сибири, доходит до Алтая, Красноярского края, республик Хакасия и Тыва. В Восточной Сибири ареал становится островным в Республике Бурятия и точечным – в Якутии и Хабаровском крае [19]. Растет в условиях полного освещения, на сырых или заболоченных плохо аэрируемых бедных почвах. В Республике Коми довольно редок, встречается в основном в южной части региона, отдельные местонахождения отмечены на Тимане и Северном Урале (рис. 1). Произрастает на низинных и переходных болотах.

Цветет в июне. Цветы не имеют запаха и не содержат нектара [22]. Опыление основано на немимическом обмане рабочих шмелей (*Bombus* sp.) [23]. Успешное размножение *D. cruenta* ограничено опылением. Естественный уровень плодозавязываемости обычно составляет 20–50%, но этот показатель может возрасти до 100% после успешного опыления [22, 24].

Исследования проведены в 2000–2018 гг. 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 относит-

ся 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. Изучено пять ценопопуляций вида (табл. 1) в пределах Вычегодско-Мезенской равнины (ценопопуляции ВМР1–ВМР4) и Северного Урала (ценопопуляция СУ) (см. рис. 1), часть из них наблюдали в течение ряда лет. Среднесуточные температуры воздуха в летний период в данных местообитаниях в разные годы исследования приведены в табл. 2.

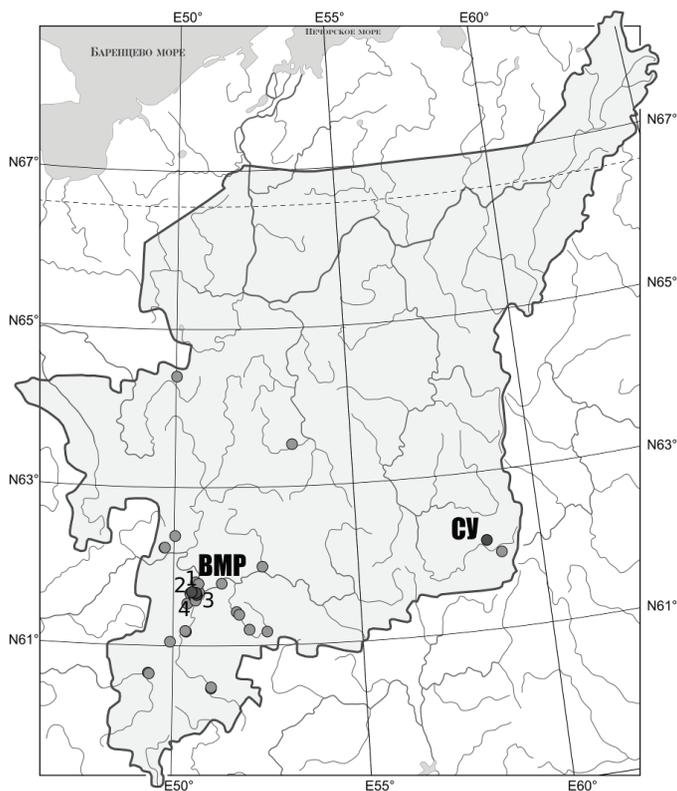


Рис. 1. Распространение *Dactylorhiza cruenta* в Республике Коми (темным цветом и цифрами выделены изученные ценопопуляции)
 [Fig. 1. Distribution of *Dactylorhiza cruenta* in the Komi Republic (the studied coenopopulations are highlighted in dark color and numbers)]

Онтогенетическую структуру популяций определяли согласно разработанной ранее методике [25]. Выделяли следующие онтогенетические состояния: ювенильное (растения с одним листом срединной формации с 4–6 жилками), имматурное (растения с двумя листьями срединной формации с 8–12 жилками), взрослое вегетативное (3 (реже 4) листа с 12–20 жилками), генеративное (цветущие растения).

Таблица 1 [Table 1]

**Местонахождения изученных ценопопуляций
Dactylorhiza cruenta в Республике Коми
[Locations of the studied *Dactylorhiza cruenta* coenopopulations in the Komi Republic]**

Наименование ценопопуляции [Coenopopulation ID]	Местонахождение [Locations]	Географические координаты [Geographic coordinates]	Местообитание [Habitat]
BMP 1	Пойма р. Важелью, заказник «Важелью» [Floodplain of the Vazhel'yu River, Vazhel'yu Reserve]	N61°38'59,01" E50°40'14,32"	Травяно-осоково-сфагновое болото [Herb-Carex sphagnum mire]
BMP 2	Пойма р. Важелью, заказник «Важелью» [Floodplain of the Vazhel'yu River, Vazhel'yu Reserve]	N61°39'21,21" E50°39'56,54"	Вахтово-гипново-сфагновое болото [Menyanthes hypnum-sphagnum mire]
BMP 3	Пойма р. Дырнос [Floodplain of the Dyrnos River]	N61°39'23,51" E50°44'45,56"	Осоково-вахтово-гипновое болото [Carex-Menyanthes hypnum mire]
BMP 4	Пойма р. Тылаю [Floodplain of the Ty-layu River]	N61°35'36,79" E50°37'36,81"	Хвощово-вахтово-сфагновый разреженный березняк [Equisetum-Menyanthes sphagnum birch forest]
СУ	Правый берег р. Печора, Печоро-Илычский заповедник [Right bank of the Pechora River, Pechora-Ilych Reserve]	N62°04'4,48" E58°29'27,97"	Травяно-осоково-гипново-сфагновое болото [Herb-Carex hypnum-sphagnum mire]

Таблица 2 [Table 2]

**Среднесуточные температуры воздуха в летний период по декадам
[Average daily air temperatures in the summer period for decades]**

Ценопопуляция [Coenopopulation ID]	Год [Year]	Среднесуточные температуры по месяцам и декадам [Average daily temperatures by months and decades], °C									Сумма активных температур [Sum of active temperatures] (>10 °C)
		06_I	06_II	06_III	07_I	07_II	07_III	08_I	08_II	08_III	
BMP 1–4	2010	11,8	12,5	17,8	19,9	17,9	22,7	24,9	14,0	8,6	1388,8
	2011	16,5	11,6	19,8	18,6	19,1	22,5	14,6	13,4	11,0	1414,4
	2014	15,5	11,8	13,1	16,2	13,8	13,6	19,4	16,2	12,6	1284,5
	2015	15,0	13,8	20,0	12,3	13,9	15,0	14,9	13,3	9,2	1203,0
	2016	10,5	17,8	15,6	19,6	19,7	20,3	20,7	19,4	14,5	1548,1
	2017	10,6	14,3	12,4	15,8	20,6	18,6	14,9	16,7	16,4	1355,7
	2018	7,1	12,9	20,6	18,2	20,7	19,4	15,6	14,8	13,2	1343,7
СУ	2011	17,3	10,3	18,2	15,7	16,1	20,1	13,7	12,9	8,8	1201,8
	2012	15,7	16,8	17,5	18,8	20,3	14,7	18,1	12,0	10,9	1420,3
	2014	12,8	11,9	15,6	14,2	11,7	12,0	18,7	14,4	12,1	1124,0
	2015	14,3	13,2	19,2	10,9	13,5	13,6	13,5	12,7	7,3	1038,6
	2016	11,0	17,0	14,6	19,4	19,6	19,0	20,3	19,6	13,6	1514,3
	2017	9,6	13,1	13,2	16,6	19,6	18,0	13,4	14,3	15,7	1272,4
	2018	6,6	11,0	18,6	18,3	20,0	19,0	13,4	13,1	11,9	1234,9

При изучении морфологических особенностей растений в каждой ценопопуляции измерено по 30 генеративных особей. При исследовании генеративной сферы с каждого цветущего растения для измерений брали по два цветка из средней части соцветия, их фиксировали с помощью прозрачного скотча на картон, затем сканировали и проводили измерения в программе Gimp 2.8. В последующем данные усредняли и использовали как показатели размеров частей цветка для отдельного растения.

В августе подсчитывали количество завязавшихся плодов. Для изучения семян собирали коробочки со зрелыми семенами из средней части соцветия до начала их раскрытия. Семена просматривали при увеличении 4,5× под световым микроскопом МСП-2 (ЛОМО, Россия) и фотографировали цифровой видеокамерой ТС-500 (ЛОМО, Россия). Измерения проводили в программе TourView (TourTek, Китай). Анализировали среднюю длину и ширину семени и зародыша, отношение этих показателей друг к другу, объем семени и зародыша, долю воздушного пространства в семени [26, 27] у 40–50 выполненных семян из каждой популяции в каждый год исследований (19 выборок). Всего измерено 780 семян. Для определения качества семян взята смесь семян из коробочек, отобранных с разных растений в пределах одной популяции (не менее 600 семян с каждой популяции). Всего определено качество у 11,5 тыс. семян. Семена просматривали под микроскопом, неполноценными считали семена без нормально развитого зародыша.

Подсчет числа семян в коробочках проведен с применением разработанной нами оригинальной методики абсолютного учета количества семян средствами программного пакета ImageJ 1.5 [28, 29] на сканированном материале в автоматическом режиме (алгоритм Find Maxima) с ручной корректировкой. Для каждой ценопопуляции подсчитаны семена в пяти коробочках из средней части соцветия. Проведен учет следующих показателей: условно-потенциальная семенная продуктивность (CPSP) [16]; условно-реальная семенная продуктивность (CRSP) [30]; реальная семенная продуктивность (RSP) [31] и урожай семян [32]. Расчет проведен по следующим формулам:

CPSP = число семян в коробочке × число цветков на растении (среднее для ценопопуляции);

CRSP = (число семян в коробочке × число цветков на растении (среднее для ценопопуляции) × процент плодозавязываемости ценопопуляции)/100;

RSP = (число полноценных семян в коробочке × число цветков на растении (среднее для ценопопуляции) × процент плодозавязываемости ценопопуляции)/100;

Урожай семян (SY) = RSP особи × плотность генеративных растений.

Данные обработаны вариационно-статистическими методами с использованием пакета Microsoft Office Excel 2010, статистические расчеты выполнены с помощью среды R (вер. 3.3.2). Данные в тексте и таблицах приведены в виде средней арифметической со стандартным отклонением ($M \pm SD$), а также минимальное (min) и максимальное (max) значение. Проверка на

нормальность распределения выборок значений морфометрических параметров проведена с помощью W-теста Шапиро – Уилка. Поскольку в результате проверки у некоторых выборок выявлены отклонения от нормального распределения, для их сравнения использовали две группы методов: *t*-критерий Стьюдента для выборок с нормальным распределением и U-критерий Манна – Уитни для данных с отклонениями от нормального распределения.

В данном исследовании мы сравниваем наши результаты с литературными данными, посвященными, в основном, *D. incarnata* s. l., так как в большинстве работ *D. cruenta* рассматривается не отдельно, а в составе данного комплекса.

Результаты исследования

В результате проведенных исследований выявлено, что на одно растение *D. cruenta* в Республике Коми приходится в среднем $23,48 \pm 7,87$ цветка, минимально – 8, максимально 53. Данный показатель варьирует по ареалу вида. Так, для Московской области приводится 13–26 (до 74) цветков, для Вологодской – в среднем 17,3 шт. [19], для Чехии – 31,3 [33], для Центральной Европы – 33,6 [15].

Морфометрические особенности *D. cruenta* изучали в разных частях региона (табл. 3). Установлено, что на Северном Урале, по сравнению с Вычегодско-Мезенской равниной, растения достоверно меньшей высоты, с меньшим количеством цветков в соцветии и более мелкой губой цветка, но с более длинным шпорцем и прицветником. Длины лепестков цветка не отличались между разными участками региона.

Таблица 3 [Table 3]

Морфометрические параметры генеративных особей *Dactylorhiza cruenta* в разных частях Республики Коми
[Morphometric parameters of *Dactylorhiza cruenta* generative individuals in different parts of the Komi Republic] ($M \pm SD$)

Признак [Parameter]	Вычегодско- Мезенская равнина [Vycheгда-Mezen Plain] n=360	Северный Урал [Northern Urals] n=180
Высота растения, см [Plant height, cm]	$37,33 \pm 7,08$	$35,36 \pm 5,25^{**}$
Длина соцветия, см [Length of inflorescence, cm]	$6,03 \pm 1,76$	$4,89 \pm 1,21^{**}$
Число цветков, шт. [Number of flowers, pcs.]	$25,28 \pm 7,92$	$19,90 \pm 6,43^{**}$
Плотность соцветия [Inflorescence density]	$4,26 \pm 0,94$	$4,08 \pm 1,01^*$
Длина губы, мм [Length of the lip, mm]	$7,03 \pm 0,57$	$6,45 \pm 0,64^{**}$
Длина верхнего лепестка наружного круга околоцветника, мм [Length of the upper petal of the outer circle of the perianth, mm]	$7,74 \pm 0,57$	$7,55 \pm 0,69$

Окончание табл. 3 [Table 3 (end)]

Признак [Parameter]	Вычегодско- Мезенская равнина [Vycheгда-Mezen Plain] n=360	Северный Урал [Northern Urals] n=180
Длина нижнего лепестка наружного круга околоцветника, мм [Length of the lower petal of the outer circle of the perianth, mm]	8,31±0,63	8,16±0,77
Длина шпорца, мм [Length of the spur, mm]	6,20±0,74	7,21±0,59**
Ширина шпорца, мм [Width of the spur, mm]	2,34±0,29	2,40±0,30**
Ширина губы, мм [Width of the lip, mm]	7,25±0,71	6,55±0,99**
Длина прицветника, мм [Length of the bract, mm]	19,53±3,25	21,31±2,29**
Длина завязи, мм [Length of the ovary, mm]	11,27±1,44	10,71±1,02

Примечание [Note]. *p < 0,05; **p < 0,01.

Плод *D. cruenta* – коробочка, раскрывающаяся продольными щелями, с многочисленными мельчайшими пылевидными семенами. Ее длина в Республике Коми – 14,0±1,32 (10,0–17,5) мм, ширина – 4,3±0,69 (2,5–6,2) мм. Размеры плодов не зависят от нахождения в разных частях региона, больше изменяются по годам (табл. 4).

Таблица 4 [Table 4]

**Характеристика плодов *Dactylorhiza cruenta* в Республике Коми
[*Dactylorhiza cruenta* fruit characteristics in the Komi Republic] ((M ± SD) (min-max))**

Ценопопуляция [Cenopopulation ID]	Год [Year]	Длина коробочки, мм [Length of the fruit, mm]	Ширина коробочки, мм [Width of the fruit, mm]
BMP 1	2011	13,3±1,68 (10,0–17,2)	4,0±0,64 (2,8–5,4)
	2015	13,7±1,25 (10,4–16,2)	4,2±0,55 (3,0–5,2)
	2016	14,7±0,92 (13,1–16,8)	4,4±0,47 (3,6–5,2)
	2017	14,0±0,78 (12,1–15,0)	4,3±0,61 (3,4–5,2)
	2018	13,7±1,22 (11,8–16,7)	4,1±0,44 (3,3–5,0)
BMP 2	2015	14,0±0,78 (12,0–15,2)	4,5±0,49 (3,9–5,5)
BMP 3	2011	14,1±1,42 (11,6–17,0)	4,3±0,63 (2,9–5,4)
BMP 4	2014	13,5±1,29 (11,5–15,8)	4,1±0,68 (2,6–5,4)
	2017	14,8±1,14 (12,6–16,5)	4,7±0,53 (3,8–5,9)
СУ	2011	15,6±1,06 (14,3–17,5)	4,0±0,57 (3,3–5,7)
	2012	14,2±1,12 (12,0–16,5)	5,1±0,50 (4,2–6,2)
	2014	13,4±1,25 (10,8–15,3)	3,9±0,54 (3,1–4,8)
	2015	14,2±1,08 (12,2–15,9)	3,6±0,46 (2,5–5,0)
	2016	14,6±1,07 (12,3–16,5)	4,8±0,58 (3,8–5,9)
	2017	13,1±1,14 (11,0–14,9)	3,6±0,51 (3,0–4,7)
	2018	13,4±0,67 (12,0–14,6)	4,3±0,16 (3,4–5,3)

Процент плодообразования *D. cruenta* варьирует в изученных нами ценопопуляциях от 15,8 до 91% (рис. 2), составляя в среднем 59%. В пределах региона в более благоприятных условиях на Вычегодско-Мезенской равни-

не эффективность опыления в целом выше (68,1%), чем на Северном Урале (45,7%). Процент плодообразования не связан с количеством цветков в соцветии ($r=0,2$). Минимальный показатель отмечен в ценопопуляции СУ в 2011 г., когда зафиксированы самые низкие температуры второй декады июня (период цветения *D. cruenta* в регионе) (см. табл. 2).

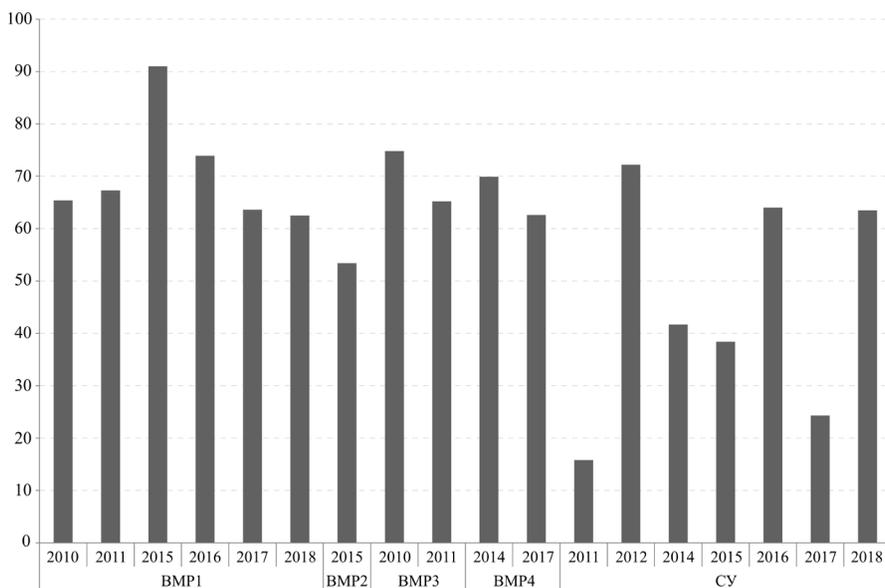


Рис. 2. Плодозавязываемость *Dactylorhiza cruenta* в Республике Коми. По оси абсцисс – исследованные ценопопуляции; по оси ординат – плодозавязываемость, %
[Fig. 2. Fruit set of *Dactylorhiza cruenta* in the Komi Republic.
 On the X-axis - Studied coenopopulations; on the Y-axis - Fruit set, %]

Семена *D. cruenta* светло-коричневого цвета. По классификации семян R.L. Dressler [34] их относит к Orchis-типу. Л.В. Аверьянов [35] выделяет их в особый *Dactylorhiza-incarnata*-тип, который отличают концентрические, желобчатые или аркообразные утолщения на периклинальных клеточных стенках. Зрелые семена состоят из прозрачной тесты и недифференцированного зародыша (рис. 3). Их длина в регионе составляет $0,57 \pm 0,07$ (0,37–0,84) мм, ширина – $0,18 \pm 0,03$ (0,09–0,28) мм. Индекс семени – 3,3. В Мурманской области семена этого вида такой же длины, но более широкие ($0,57 \times 0,30$ мм) и округлые (индекс семени 1,92) [36]. Т.Н. Виноградова с соавт. [37], изучавшие изменчивость семян этого вида, приводят следующие их размеры: длина семян варьирует от 0,56 (Москва) до 0,59–0,60 мм (Свердловская обл., Мордовия, Санкт-Петербург), ширина составляет 0,23–0,24 мм. По данным Т.В. Никишиной с соавт. [38], длина семян данного вида – 0,78 мм. В Европе размеры семян – $0,65–0,75 \times 0,2–0,3$ [39] и $0,56–0,73 \times 0,19–0,26$ мм [36]. Размеры зародышей семян *D. cruenta* в регионе составляют $0,16 \pm 0,02$

(0,11–0,22)×0,10±0,01 (0,06–0,22) мм. В Европе и Мурманской области зародыш семян этого вида несколько крупнее – 0,18–0,23×0,12–0,16 и 0,18×0,14 мм соответственно [36]. Т.В. Никишина с соавт. [38] приводят длину зародыша 0,21 мм. Таким образом, размеры семян и зародышей *D. cruenta* в Республике Коми оказались несколько мельче, чем в более южных частях ареала.

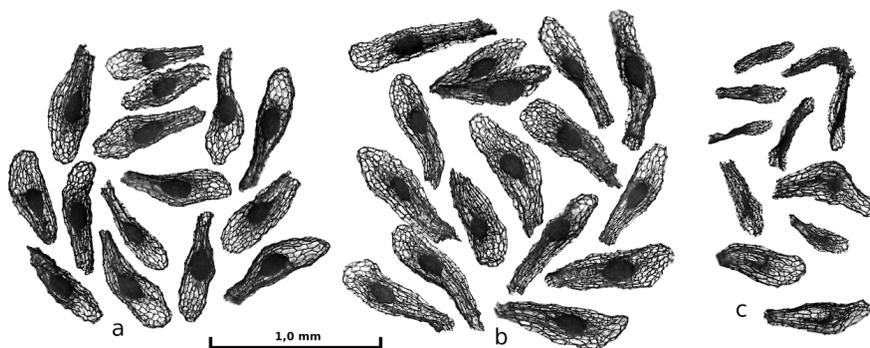


Рис. 3. Семена *Dactylorhiza cruenta* из разных частей Республики Коми:

a – Вычегодско-Мезенская равнина; *b* – Северный Урал;

c – неполноценные семена (фото Д.В. Кириллова)

[Fig. 3. *Dactylorhiza cruenta* seeds in different parts of the Komi Republic:

a - Vychegda-Mezen Plain; *b* - Northern Urals; *c* - Defective seeds. Photo by Dmitry Kirillov]

В табл. 5 приведены морфометрические параметры семян и зародышей *D. cruenta* из разных ценопопуляций региона. Менее изменчивы семена растений с Вычегодско-Мезенской равнины, на Северном Урале они более вариабельны по размерам. Размеры зародышей семян в регионе – более изменчивый признак, чем размер самих семян (семенной оболочки). Самый крупный объем зародыша отмечен на Северном Урале в 2016 г. Этот вегетационный период отличался самой теплой погодой, сумма активных температур (>10°C) на данной территории была выше среднемноголетней за последние пять лет и составила 1 548° (см. табл. 2). В семенах содержится 82% (от 76 до 88%) пустого воздушного пространства.

Доля неполноценных семян в популяциях *D. cruenta* варьирует от 1,9 до 59,5% (см. табл. 5), составляя в среднем 10%. Максимальное число семян без зародышей отмечено в ценопопуляции СУ в 2011 г. (59,5%), тогда же зафиксирована и минимальная плодозавязываемость (15,8%). Этот вегетационный период на Северном Урале характеризовался самой низкой температурой второй декады июня (время наступления фенофазы цветения вида).

В табл. 6 приведены обобщенные данные по семенам на двух участках региона. На Северном Урале семена крупнее, в них большая доля пустого воздушного пространства. Кроме того, здесь отмечено больше неполноценных семян.

Таблица 5 [Table 5]

**Морфометрическая характеристика семян *Dactylorhiza cruenta* в Республике Коми
[Morphometric characteristics of *Dactylorhiza cruenta* seeds in the Komi Republic] ($M \pm SD$)**

Ценопопуляция [Cenopopulation ID]	Год [Year]	Семя [Seed]				Доля не-полноценных семян, % [Percentage of defective seeds]
		Длина, мм [Length, mm]	Ширина, мм [Width, mm]	Индекс семени [Seed index]	Объем [Volume], $\times 10^{-3}$ mm ³	
ВМР 1	2010	0,55±0,062	0,17±0,025	3,25	4,27	2,6
	2011	0,56±0,059	0,18±0,024	3,21	4,53	9,7
	2015	0,55±0,059	0,17±0,027	3,25	4,33	3,5
	2016	0,56±0,059	0,17±0,023	3,29	4,45	11,5
	2017	0,54±0,053	0,16±0,029*	3,44	3,74	2,8
	2018	0,55±0,057	0,18±0,024*	3,17*	4,48	6,5
ВМР 2	2015	0,60±0,076**	0,19±0,030*	3,19	5,77	4,8
ВМР 3	2010	0,63±0,085	0,17±0,026**	3,76**	4,94	17,6
	2011	0,58±0,051**	0,17±0,021	3,58	4,17	2,0
ВМР 4	2014	0,59±0,083	0,16±0,031	3,74	4,06	7,1
	2016	0,57±0,080	0,17±0,024*	3,29**	4,59	13,1
	2017	0,54±0,056	0,17±0,019	3,17	4,22	1,9
СУ	2011	0,52±0,056	0,20±0,031**	2,64**	5,63	59,5
	2012	0,60±0,074**	0,19±0,029	3,26**	5,65	15,5
	2014	0,56±0,071**	0,20±0,029	2,95*	5,58	16,6
	2015	0,60±0,054**	0,19±0,021	3,24*	5,67	4,4
	2016	0,56±0,085**	0,18±0,030	3,19	4,76	3,9
	2017	0,60±0,050**	0,20±0,028*	3,14	6,01	3,2
2018	0,62±0,082	0,20±0,027	3,18	6,24	2,6	
Ценопопуляция [Cenopopulation ID]	Год [Year]	Зародыш [Embryo]				Доля пустого пространства в семени, % [Percentage of empty air space in the seed]
		Длина, мм [Length, mm]	Ширина, мм [Width, mm]	Индекс зародыша [Embryo index]	Объем [Volume], $\times 10^{-3}$ mm ³	
ВМР 1	2010	0,16±0,014	0,09±0,011	1,66	0,74	82,73
	2011	0,16±0,014	0,10±0,010	1,68	0,78	82,68
	2015	0,17±0,012**	0,10±0,0120	1,72	0,86	80,00
	2016	0,16±0,016**	0,10±0,012	1,61**	0,89	79,90
	2017	0,16±0,010	0,10±0,011	1,61	0,85	77,20
	2018	0,16±0,014	0,10±0,022	1,56	0,90	79,84
ВМР 2	2015	0,17±0,015**	0,11±0,009*	1,59	1,02	82,30
ВМР 3	2010	0,16±0,012**	0,09±0,011**	1,71**	0,75	84,77
	2011	0,15±0,019**	0,09±0,012*	1,71	0,61	85,40
ВМР 4	2014	0,18±0,017**	0,10±0,012**	1,84**	0,89	78,10
	2016	0,16±0,011**	0,10±0,011	1,56**	0,88	80,80
	2017	0,17±0,018*	0,10±0,014	1,66*	0,91	78,50
СУ	2011	0,16±0,021*	0,10±0,011	1,61	0,77	86,30
	2012	0,17±0,014**	0,11±0,011**	1,58	1,04	81,70
	2014	0,16±0,019**	0,09±0,015**	1,76**	0,68	87,80
	2015	0,16±0,018	0,11±0,013**	1,57**	0,98	82,70
	2016	0,17±0,016	0,12±0,012**	1,46*	1,16	75,90
	2017	0,15±0,011**	0,09±0,012**	1,60**	0,70	88,40
2018	0,16±0,016**	0,11±0,015**	1,55	0,93	85,02	

Примечание [Note]. *p < 0,05; **p < 0,01.

Таблица 6 [Table 6]

Характеристика семян *Dactylorhiza cruenta* с разных частей Республики Коми
[Characteristics of *Dactylorhiza cruenta* seeds in different parts
of the Komi Republic] (($M \pm SD$) and (min–max))

Признак [Parameter]	Вычегодско-Ме- зенская равнина [Vycheгда-Mezen Plain]	Северный Урал [Northern Urals]
Длина семени, мм [Length of the seed, mm]	0,57±0,07 (0,37–0,84)	0,58±0,07 (0,39–0,80)*
Ширина семени, мм [Width of the seed, mm]	0,17±0,03 (0,09–0,26)	0,19±0,03 (0,12–0,28) **
Длина зародыша, мм [Length of the embryo, mm]	0,16±0,02 (0,11–0,22)	0,16±0,02 (0,11–0,21)
Ширина зародыша, мм [Width of the embryo, mm]	0,099±0,01 (0,06–0,22)	0,103±0,01 (0,07–0,14)**
Индекс семени [Seed index]	3,37±0,66 (1,78–6,03)	3,09±0,04 (1,74–5,25) **
Индекс зародыша [Embryo index]	1,66±0,21 (0,82–2,57)	1,59±0,21 (1,0±2,28) **
Объем семени [Volume of the seed], ×10 ⁻³ мм ³	4,44	5,65**
Объем зародыша [Volume of the embryo], ×10 ⁻³ мм ³	0,84	0,89*
Доля пустого воздушно- го пространства в семени [Percentage of empty air space in the seed], %	81,12	84,30*
Доля неполноценных семян, % [Percentage of defective seeds]	6,9	15,1**

Примечание [Note]. *p < 0,05; **p < 0,01.

Коробочка *D. cruenta* в Республике Коми содержит в среднем 9 765±278 семян. В более южных частях ареала вида количество семян в коробочке этого вида меньше: 7 076 шт. – в Центральной Европе [15], 7 142 шт. – в Тверской области [40], 7 270 шт. – в Крыму [41], 4 112 шт. – на Южном Урале [42]. Данный показатель в регионе изменяется в зависимости от местообитания и года исследования (табл. 7). Минимальное среднее количество семян в коробочке (7 914 шт.) отмечено в ценопопуляции с Северного Урала в 2011 г., когда зафиксированы самые низкие температуры второй декады июня, а максимальное количество семян (11 494 шт.) – в 2016 г., который отличался наибольшей суммой активных температур (>10°C) вегетационного периода (см. табл. 2). Число полноценных семян в коробочке составило 8 795 шт. В Тверской области этот показатель ниже – 7 128 семян [40].

Условно-реальная семенная продуктивность (число семян на генеративный побег) составляет 141 960 шт. В Центральной Европе этот показатель несколько выше – 178 710 шт. [15] за счет большего числа цветков в соцветии и высокой плодозавязываемости. В Мурманской области на один генеративный побег приходится 45 891 семя [16]. Реальная семенная продуктивность генеративного побега (с учетом того, что часть семян в плоде неполноценная) составила 131 300 семян. По региону этот показатель варьирует от 62

до 192 тыс. семян (см. табл. 7). На Южном Урале реальная семенная продуктивность генеративного растения – 69 930 шт. [42].

Таблица 7 [Table 7]

Семенная продуктивность *Dactylorhiza cruenta* в Республике Коми
[Seed productivity of *Dactylorhiza cruenta* in the Komi Republic]

ЦП [CP ID]	Год [Year]	Число семян в плоде, шт. [Number of seeds in one fruit, pcs]			Число пол- ноценных семян в плоде, шт. [NSE, pcs.]	CPSP особи, шт. [CPSP, pcs.]	CRSP особи, шт. [CRSP, pcs.]	RSP особи шт. [RSP, psc.]	Урожай семян в ЦП, шт./м ² [Seed Yield, pcs./m ²]
		средн. [mean]	min	max					
ВМР 1	2010	8200	7532	8815	7987	196800	128707	125361	71456
	2011	9259	8082	10411	8361	222216	149551	135045	39163
	2015	9270	6386	14424	8946	203940	185585	179090	37609
	2016	11494	9935	12495	10172	241374	178375	157862	23679
	2017	9921	7731	13897	9643	218262	138815	134928	41828
	2018	10627	9739	13246	9936	201913	126196	117993	44837
ВМР 2	2015	7994	6035	11102	7610	167874	89645	85342	51205
ВМР 3	2010	10135	8039	12769	8351	243240	181944	149921	140926
	2011	10354	7467	13650	10147	300266	195773	191858	209125
ВМР 4	2014	10193	7212	13312	9469	275211	192372	178714	58976
	2017	10853	8251	12955	10647	282178	176643	173287	–
СУ	2011	7914	5079	11186	3205	237420	37512	15193	5773
	2017	10187	6887	11837	9861	264862	64361	62302	–

Примечание. CPSP – условно-потенциальная семенная продуктивность; CRSP – условно-реальная семенная продуктивность; RSP – реальная семенная продуктивность.

[*Note.* NSE - Average number of seeds with embryo in the fruit; CPSP - Conditionally potential seed productivity; CRSP - Conditionally real seed productivity; RSP - Real seed productivity; “–” No data].

Урожай семян составил 5,8–209,1 тыс. семян на 1 м². Максимальное количество семян на квадратный метр приходится на ценопопуляцию ВМР 3 (см. табл. 7), где отмечена наибольшая плотность генеративных растений на 1 м² (0,94–1,09 экз.), тогда как в других ценопопуляциях их плотность составила 0,15–0,60 экз. на 1 м². Минимальный урожай семян зарегистрирован для Северного Урала.

Образуется огромное число семян, но прорастает лишь небольшая их доля. Основным показателем семенного возобновления является количество появившихся молодых (ювенильных) растений. Во всех изученных нами ценопопуляциях в регионе были отмечены ювенильные особи. Их доля варьировала от 6 до 32%.

В ценопопуляциях ВМР 1 и ВМР 2 ведутся мониторинговые исследования на постоянных площадках. На рис. 4 приведена доля ювенильных особей в разные годы исследования. Она максимальна в 2016 и 2011 гг., когда отмечены максимальные суммы активных температур (>10°C) (см. табл. 2).

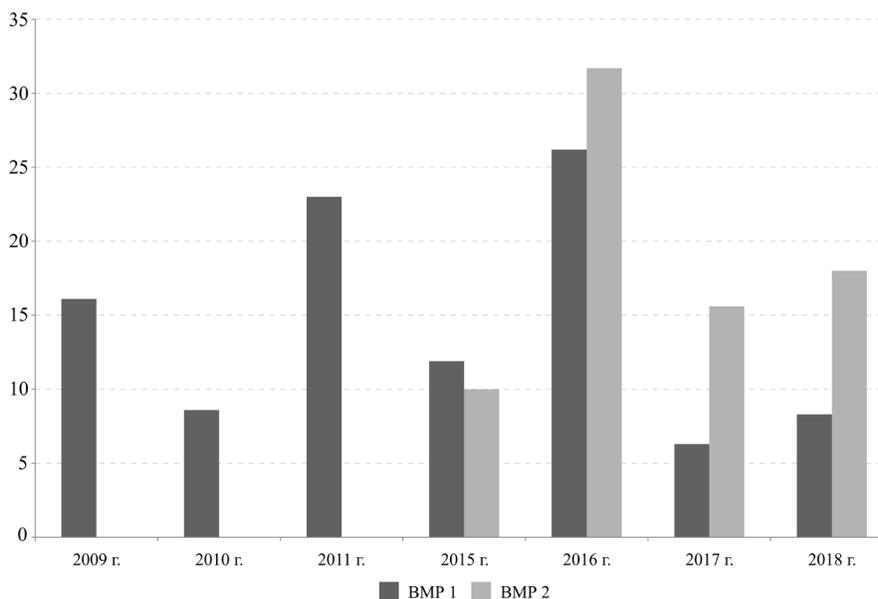


Рис. 4. Динамика доли ювенильных особей на постоянных площадках в ценопопуляциях VMP 1 и VMP 2 за период исследований. По оси абсцисс – изученные ценопопуляции по годам; по оси ординат – доля ювенильных особей, %
[Fig. 4. The proportion of juvenile individuals in the coenopopulations VMP 1 and VMP 2 over the study period. On the X-axis - Studied coenopopulations by different years; on the Y-axis - Percentage of juvenile individuals, %]

Обсуждение результатов исследования

Семейство Орхидные содержит самое большое количество видов, имеющих обманную стратегию опыления [43, 44]. Такие виды часто сильно ограничены опылителями [45, 46], поскольку опыляющие их насекомые обладают способностью к ассоциативному обучению, что позволяет им избегать повторных посещений цветов, не приносящих выгоды [47]. Считается, что ограничение опылителями может способствовать отбору цветочных признаков, которые повышают привлекательность для опылителей и эффективность опыления [48–50]. Шмели отдают предпочтение растениям с более крупными соцветиями [51], однако большие соцветия могут истощать ресурсы особей и приводить к их дефициту в последующие годы.

Наши исследования показали, что в пределах Республики Коми в более северных ценопопуляциях образуется достоверно меньшее количество цветков, чем на юге региона. Вероятно, образование небольшого, но устойчивого соцветия оптимально в менее благоприятных условиях. Размеры лепестков цветка *D. cruenta* в разных частях Республики Коми остаются одинаковыми. На Северном Урале цветки отличаются меньшими размерами губы и более крупным шпорцем (см. табл. 3), по-видимому, это приспособление к определенным видам опылителей, обитающим в разных частях региона.

В качестве метода количественной оценки репродуктивного успеха орхидных часто используют такой показатель, как плодозавязываемость («fruit set») – доля цветков, образующих плоды [45, 33]. Репродуктивный успех вида в регионе не связан с количеством цветков в соцветии. Успешность опыления зависит от погодных условий во время цветения вида и локальных условий в конкретном фитоценозе.

Семена *D. cruenta* в регионе – очень маленькие ($0,57 \times 0,18$ мм), большую их часть (82%) занимает пустое воздушное пространство. Малые размеры и наличие пустого воздушного пространства позволяют семенам распространяться на большие расстояния с помощью ветра. Объем семени и зародыша *D. cruenta* на Севере меньше, чем в более южных частях ареала вида. По региону больше изменяется размер зародыша, чем семенной оболочки. На Северном Урале все признаки более вариабельны, чем в более благоприятных условиях на Вычегодско-Мезенской равнине.

Некоторые исследователи [41, 15] связывают репродуктивный успех орхидных и с числом семян. Данные о количестве семян в одном плоде или особи могут предоставить дополнительную информацию о репродуктивном успехе, так как большое количество семян, произведенных плодами, может компенсировать низкую эффективность опыления и обеспечить сохранение популяции [52].

Коробочка *D. cruenta* в регионе содержит в среднем 9,7 тыс. семян. Их число меняется (от 7,9 до 11,5 тыс. шт.) в зависимости от погодных условий вегетационного периода. Семенная продуктивность плода *D. cruenta* на северном пределе распространения выше, чем в более южных областях. Однако часть сформировавшихся семян к моменту диссеминации из-за отсутствия или недоразвития зародыша могут быть нежизнеспособными (см. рис. 3, с). Неполноценность семян орхидных связывают с недостаточностью опыления, нехваткой ресурсов, повреждением фитофагами и болезнями и аномалиями в строении и развитии зародыша [53]. В наших исследованиях от 1,5 до 59,5% семян оказались неполноценными (табл. 5). Больше их количество отмечено в более суровых условиях Северного Урала и при низких температурах.

Компромисс между размером и количеством семян повсеместен среди растений и может рассматриваться как неизбежное ограничение, обусловленное тем, что растения имеют ограниченное количество ресурсов, доступных для размножения [54]. Существуют две основные эволюционные теории. Так, многочисленные исследования иллюстрируют, что более крупные семена имеют преимущество в условиях нехватки ресурсов или при восстановлении после нападений травоядных или патогенных микроорганизмов [55, 56]. Однако их образование связано с затратами, которые компенсируются уменьшением их количества. С другой стороны, наличие большого количества семян способствует рассеиванию [57] и увеличивает вероятность достижения семенами подходящих местообитаний для прорастания и пополнения.

Наши исследования показали, что в Республике Коми *D. cruenta* образует большее количество семян в коробочке, чем в более южных частях ареала вида, при этом объем его семян и зародышей меньше, чем в центре ареала. Можно предположить, что на северном пределе ареала, где существуют ограничения репродуктивного процесса, у *D. cruenta* имеется дополнительное приспособление для максимальной реализации семенного возобновления (единственного у этого вида) – увеличение числа семян в коробочке при уменьшении их размеров. Вероятно, это общая стратегия Орхидных для компенсации проблем с семенным возобновлением. Так, увеличение числа семян в коробочке отмечено у безнектарных видов орхидей для компенсации более низкой эффективности опыления по сравнению с нектароносными Орхидными [15], у некоторых тропических орхидей, характеризующихся очень низкой плодозавязываемостью [45], а также зафиксировано для нектароносной *Platanthera bifolia* (L.) Rich. на северном пределе распространения [29].

У орхидных успешное прорастание и появление фотосинтезирующих проростков являются решающими этапами жизненной истории, поскольку семена орхидей необычайно малы и имеют недифференцированный зародыш, содержащий минимальные запасы питательных веществ. При прорастании орхидеи полностью зависят от взаимодействия с микоризой совместимого микобионта, которая колонизирует семена и обеспечивает все питательные вещества, необходимые для развития проростков [58]. Мелкие размеры, летучесть и большое количество семян *D. cruenta* увеличивают их шанс попасть в подходящие условия.

Для видов рода *Dactylorhiza* характерны «волны возобновления» – значительные колебания численности ювенильных растений в популяциях [59], причиной которых является чередование благоприятных и неблагоприятных периодов для выживания протокормов в почве. Для *D. cruenta* в регионе периоды «волн возобновления» совпадают с вегетационными периодами, на которые приходится максимальные суммы активных температур ($>10^{\circ}\text{C}$).

Итогом репродукции является новое поколение растений, и в этом смысле главным и конечным индикатором репродуктивного успеха растений на уровне популяций является численность молодых растений [60]. Присутствие ювенильных особей во всех изученных нами ценопопуляциях *D. cruenta* в разные годы исследования свидетельствует об успешном семенном возобновлении этого вида на северном пределе ареала.

Заключение

Исследования разных аспектов репродуктивной биологии *Dactylorhiza incarnata* subsp. *cruenta*, проведенные в 2000–2018 гг. на территории Республики Коми, где проходит северная граница распространения этого вида, позволили выявить некоторые особенности. Установлено, что на репро-

дуктивные характеристики вида влияют температура второй декады июня (время цветения вида), а также сумма активных температур ($>10^{\circ}\text{C}$) текущего вегетационного периода. Выявлено, что на северном пределе распространения, где присутствуют ограничения в репродуктивном процессе, у *D. cruenta* существует дополнительное приспособление для максимальной реализации семенного возобновления – увеличение числа семян в коробочке при общем уменьшении их размеров, что увеличивает шанс семян достигнуть подходящих условий (мест) для прорастания. Присутствие достаточного количества ювенильных растений в популяциях вида в регионе указывает на благоприятные условия для семенного возобновления этого вида.

Авторы выражают благодарность в.н.с., канд. биол. наук А.В. Бобрецову (Печоро-Ильчский заповедник) за помощь в сборе материала.

Литература

1. Chase M.W., Cameron K.M., Freudenstein J.V., Pridgeon A.M., Salazar G., Van den Berg C., Schuiteman A. An updated classification of Orchidaceae // *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2015. Vol. 177. PP. 151–174. doi: [10.1111/boj.12234](https://doi.org/10.1111/boj.12234)
2. Willis K.J. State of the world's plants. Report. London (UK): Royal Botanic Gardens, Kew 2017 [Electronic resource]. Available at: https://stateoftheworldsplants.com/2017/report/SOTWP_2017.pdf (access: 20.01.2019).
3. Swarts N.D., Dixon K.W. Terrestrial orchid conservation in the age of extinction // *Annals of botany*. 2009. Vol. 104, № 3. PP. 543–556. doi: [10.1093/aob/mcp025](https://doi.org/10.1093/aob/mcp025)
4. Rasmussen H.N. Terrestrial orchids: from seed to mycotrophic plant. Cambridge : Cambridge University Press, 1995. 444 p.
5. Micheneau C., Johnson S.D., Fay M.F. Orchid pollination: from Darwin to the present day // *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2009. Vol. 161, № 1. PP. 1–19. doi: [10.1111/j.1095-8339.2009.00995.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00995.x)
6. Fay M.F., Pailler T., Dixon K.W. Orchid conservation: making the links // *Annals of Botany*. 2015. Vol. 116. PP. 377–379. doi: [10.1093/aob/mcv142](https://doi.org/10.1093/aob/mcv142)
7. Gale S.W., Fischer G.A., Cribb P.J., Fay M.F. Orchid conservation: bridging the gap between science and practice // *Botanical Journal of the Linnenian Society*. 2018. Vol. 186. PP. 425–434. doi: [10.1093/botlinnean/boy003](https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy003)
8. Kull T., Hutchings M.J. A comparative analysis of decline in the distribution ranges of orchid species in Estonia and the United Kingdom // *Biological Conservation*. 2006. Vol. 129. PP. 31–39. doi: [10.1016/j.biocon.2005.09.046](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.046)
9. Ghorbani A., Gravendeel B., Naghibi F., de Boer H. Wild orchid tuber collection in Iran: a wake-up call for conservation // *Biodiversity and conservation*. 2014. Vol. 23, № 11. PP. 2749–2760. doi: [10.1007/s10531-014-0746-y](https://doi.org/10.1007/s10531-014-0746-y)
10. Liu Q., Chen J., Corlett R.T., Fan X., Yu D., Yang H., Gao J. Orchid conservation in the biodiversity hotspot of southwestern China // *Conservation Biology*. 2015. Vol. 29, № 6. PP. 1563–1572. doi: [10.1111/cobi.12584](https://doi.org/10.1111/cobi.12584)
11. Fay M.F. Orchid conservation: how can we meet the challenges in the twenty-first century? // *Botanical studies*. 2018. Vol. 59, № 1. PP. 16. doi: [10.1186/s40529-018-0232-z](https://doi.org/10.1186/s40529-018-0232-z)
12. Блинова И.В. Особенности опыления орхидных в северных широтах // *Бюллетень МОИП. Отдел биологический*. 2008. Т. 113, №1. С. 39–47.

13. Proctor H.C., Harder L.D. Pollen load, capsule weight, and seed production in three orchid species // Canadian Journal of Botany. 1994. Vol. 72, № 2. PP. 249–255. doi: [10.1139/b94-033](https://doi.org/10.1139/b94-033)
14. Arditti J., Ghani A.K.A. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications // New Phytologist. 2000. Vol. 145. PP. 367–421. doi: [10.1111/nph.12500](https://doi.org/10.1111/nph.12500)
15. Sonkoly J.E., Vojtkó A., Török P., Illyés Z., Sramkó G., Tökölyi J., Molnár V.A. Higher seed number compensates for lower fruit-set of deceptive orchids // Journal of Ecology. 2016. Vol. 104. PP. 343–351. doi: [10.1111/1365-2745.12511](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12511)
16. Блинова И.В. Оценка репродуктивного успеха орхидных за Полярным кругом // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. 2009. Вып. 12. С. 76–83.
17. Vallius E., Salonen V., Kull T. Pollen flow and post-pollination barriers in two varieties of *Dactylorhiza incarnata* s. l. (Orchidaceae) // Plant systematics and evolution. 2008. Vol. 274, № 3–4. PP. 171–178. doi: [10.1007/s00606-008-0045-8](https://doi.org/10.1007/s00606-008-0045-8)
18. Hedrén M., Nordström S. Polymorphic populations of *Dactylorhiza incarnata* s. l. (Orchidaceae) on the Baltic island of Gotland: morphology, habitat preference and genetic differentiation // Annals of Botany. 2009. Vol. 104. PP. 527–542. doi: [10.1093/aob/mcp102](https://doi.org/10.1093/aob/mcp102)
19. Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В. Орхидные России (биология, экология и охрана). М. : Товарищество научных изданий КМК, 2014. 437 с.
20. Kull T., Selgis U., Peciņa M.V., Metsare M., Ilves A., Tali K., Shefferson R.P. Factors influencing IUCN threat levels to orchids across Europe on the basis of national red lists // Ecology and Evolution. 2016. Vol. 6, № 17. PP. 6245–6265. doi: [10.1002/ece3.2363](https://doi.org/10.1002/ece3.2363)
21. Кириллова И.А., Кириллов Д.В., Шадрин Д.М. Морфологический и молекулярно-генетический подходы к изучению рода *Dactylorhiza* в Республике Коми // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2018. № 43. С. 44–65. doi: [10.17223/19988591/43/3](https://doi.org/10.17223/19988591/43/3)
22. Lammi A., Kuitunen M. Deceptive pollination of *Dactylorhiza incarnata*: an experimental test of the magnet species hypothesis // Oecologia. 1995. Vol. 101, № 4. PP. 500–503. doi: [10.1007/BF00329430](https://doi.org/10.1007/BF00329430)
23. Nilsson L.A. Pollination ecology and evolutionary process in six species of orchids // Abstracts of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology. 1981. Vol. 593. PP. 1–40.
24. Mattila E., Kuitunen M.T. Nutrient versus pollination limitation in *Platanthera bifolia* and *Dactylorhiza incarnata* (Orchidaceae) // Oikos. 2000. Vol. 89, № 2. PP. 360–366. doi: [10.1034/j.1600-0706.2000.890217.x](https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.890217.x)
25. Кириллова И.А. *Dactylorhiza cruenta* (O. F. Muell) Soó (Orchidaceae) в Республике Коми // Актуальные проблемы биологии и экологии : материалы XVIII Всероссийской молодежной научной конференции. Сыктывкар, 2011. С. 30–32.
26. Arditti J., Michaud J.D., Healey P.L. Morphometry of orchid seeds. 1. Paphiopedilum and native California and related species of *Calypso*, *Cephalanthera*, *Corallorhiza* and *Epipactis* // American Journal of Botany. 1979. Vol. 66, № 10. PP. 1128–1137. doi: [10.1002/j.1537-2197.1979.tb06332.x](https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1979.tb06332.x)
27. Healey P.L., Michaud J.D., Arditti J. Morphometry of Orchid Seeds. III. Native California and related species of *Goodyera*, *Piperia*, *Platanthera* and *Spiranthes* // American Journal of Botany. 1980. Vol. 67, № 4. PP. 508–518. doi: [10.1002/j.1537-2197.1980.tb07678.x](https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1980.tb07678.x)
28. Kirillova I.A., Kirillov D.V. Reproduction biology of *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. (Orchidaceae) on its northern distribution border // Contemporary problems of ecology. 2015. Vol. 8, № 4. PP. 512–522. doi: [10.1134/S1995425515040095](https://doi.org/10.1134/S1995425515040095)
29. Кириллова И.А., Кириллов Д.В. Репродуктивная биология *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) на северной границе ареала (Республика Коми) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 38. С. 68–88. doi: [10.17223/19988591/38/4](https://doi.org/10.17223/19988591/38/4)

30. Ходачек Е.А. Семенная продуктивность арктических растений в фитоценозах Западного Таймыра // Ботанический журнал. 1970. Т. 55, № 7. С. 995–1009.
31. Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботанический журнал. 1974. Т. 59, № 6. С. 826–831.
32. Работнов Т.А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1960. Т. II. С. 20–40.
33. Kindlmann P., Jersáková J. Effect of floral display on reproductive success in terrestrial orchids // Folia Geobotanica. 2006. Vol. 41, № 1. PP. 47–60. doi: [10.1007/BF02805261](https://doi.org/10.1007/BF02805261)
34. Dressler R.L. Phylogeny and classification of the orchid family. Cambridge: Cambridge University Press, 1993. 314 p.
35. Averyanov L.V. A review of the genus *Dactylorhiza* // Orchid biology. Reviews and perspectives. 1990. Vol. 5. PP. 159–206.
36. Gamarra R., Galán P., Pedersen H.A., Ortúñez E., Sanz E. Seed micromorphology in *Dactylorhiza* Necker ex Nevski (Orchidaceae) and allied genera // Turkish Journal of Botany. 2015. Vol. 39, № 2. PP. 298–309. doi: [10.3906/bot-1401-66](https://doi.org/10.3906/bot-1401-66)
37. Виноградова Т.Н., Пегова А.Н., Осипьянц А.И., Пугачева П.В., Савченко А.С. Потенциальная всхожесть, индивидуальная и географическая изменчивость семян пальчатокоренника мясо-красного – *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó // Биологический вестник Харьковского нац. университета. 2003. Т. 7, № 1. С. 64–66.
38. Никишина Т.В., Попов А.С., Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Широков А.И., Коломейцева Г.Л. Криоконсервация семян орхидей // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. 2007. № 8 (36). С. 38–43.
39. Vojnanský V., Fargašová A. Atlas of seeds and fruits of Central and East-European flora: the Carpathian Mountains region. Springer Science & Business Media, 2007. 1046 p.
40. Хомутовский М.И. Эффективность опыления некоторых видов орхидных Валдайской возвышенности // Охрана и культивирование орхидей: материалы IX Междунар. науч. конф. М.: Тов. научн. изд. КМК, 2011. С. 456–461.
41. Nazarov V.V. Samenproduktivität europäischer Orchideen. I. Methoden zur Bestimmung der Samenzahl // Journal Europäischer Orchideen. 1998. Vol. 30, № 3. PP. 591–602.
42. Кривошеев М.М., Ишмурагова М.М., Суюндуков И.В. Показатели семенной продуктивности некоторых видов орхидей (Orchidaceae Juss.) Южного Урала, рассчитанные с применением программы ImageJ // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. 2014. № 3, ч. 3. С. 49–57.
43. Jersáková J., Johnson S.D., Kindlmann P. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids // Biological reviews. 2006. Vol. 81, № 2. PP. 219–235. doi: [10.1017/S1464793105006986](https://doi.org/10.1017/S1464793105006986)
44. Renner S.S. Rewardless flowers in the angiosperms and the role of insect cognition in their evolution // Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization / eds. N.M. Waser, J. Ollerton. Chicago: University of Chicago Press, 2006. PP. 123–144.
45. Neiland M.R.M., Wilcock C.C. Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae // American Journal of Botany. 1998. Vol. 85. PP. 1657–1671. doi: [10.2307/2446499](https://doi.org/10.2307/2446499)
46. Tremblay R.L., Ackerman J.D., Zimmerman J.K., Calvo R.N. Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification // Biological Journal of the Linnean Society. 2004. Vol. 84, № 1. PP. 1–54. doi: [10.1111/j.1095-8312.2004.00400.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00400.x)
47. Biernaskie J.M., Walker S.C., Gegeer R.J. Bumblebees learn to forage like Bayesians // The American Naturalist. 2009. Vol. 174. PP. 413–423. doi: [10.1086/603629](https://doi.org/10.1086/603629)
48. Sletvold N., Grindeland J.M., Ågren J. Pollinator-mediated selection on floral display, spur length and flowering phenology in the deceptive orchid *Dactylorhiza lapponica* // New Phytologist. 2010. Vol. 188, № 2. PP. 385–392. doi: [10.1111/j.1469-8137.2010.03296.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03296.x)

49. Sletvold N., Ågren J. Nonadditive effects of floral display and spur length on reproductive success in a deceptive orchid // Ecology. 2011. Vol. 92, № 12. PP. 2167–2174. doi: [10.1890/11-0791.1](https://doi.org/10.1890/11-0791.1)
50. Internicola A.I., Harder L.D. Bumble-bee learning selects for both early and long flowering in food-deceptive plants // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2011. Vol. 279, № 1733. PP. 1538–1543. doi: [10.1098/rspb.2011.1849](https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1849)
51. Makino T.T., Sakai S. Experience changes pollinator responses to floral display size: from size-based to reward-based foraging // Functional Ecology. 2007. Vol. 21, № 5. PP. 854–863. doi: [10.1111/j.1365-2435.2007.01293.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01293.x)
52. Cole F.R., Firmage D.H. The floral ecology of *Platanthera blephariglottis* // American Journal of Botany. 1984. Vol. 71, № 5. PP. 700–710. doi: [10.1002/j.1537-2197.1984.tb14177.x](https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1984.tb14177.x)
53. Андропова Е.В. Летальные аномалии строения и развития зародыша у *Dactylorhiza fuchsii* (Orchidaceae) // Ботанический журнал. 2011. Т. 96, № 7. С. 858–863.
54. Eriksson O., Kainulainen K. The evolutionary ecology of dust seeds // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. 2011. Vol. 13, № 2. PP. 73–87. doi: [10.1016/j.ppees.2011.02.002](https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.02.002)
55. Leishman M.R., Wright I.J., Moles A.T., Westoby M. The evolutionary ecology of seed size // Seeds: the ecology of regeneration in plant communities / ed. M. Fenner. Vol. 2. Oxon: CABI Publishing, 2000. PP. 31–57.
56. Moles A.T., Westoby M. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature // Journal of Ecology. 2004. Vol. 92, № 3. PP. 372–383. doi: [10.1111/j.0022-0477.2004.00884.x](https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00884.x)
57. Eriksson O., Jakobsson A. Recruitment trade-offs and the evolution of dispersal mechanisms in plants // Evolutionary Ecology. 1999. Vol. 13, № 4. PP. 411–423. doi: [10.1023/A:1006729311664](https://doi.org/10.1023/A:1006729311664)
58. Jersáková J., Malinová T. Spatial aspects of seed dispersal and seedling recruitment in orchids // New Phytologist. 2007. Vol. 176, № 2. PP. 237–241. doi: [10.1111/j.1469-8137.2007.02223.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02223.x)
59. Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В., Никитина С.В. Особенности структуры ценопопуляций видов семейства орхидных // Популяционная экология растений. М., 1987. С. 147–150.
60. Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы : Университетская книга, 2013. 439 с.

Поступила в редакцию 23.04.2019 г.; повторно 23.10.2019 г.;
принята 19.12.2019 г.; опубликована 27.03.2020 г.

Авторский коллектив:

Кириллова Ирина Анатольевна – канд. биол. наук, н.с. отдела флоры и растительности Севера, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН (Россия, 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28).
ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-7774-7709>
E-mail: kirillova_orchid@mail.ru

Кириллов Дмитрий Валерьевич – канд. биол. наук, н.с. отдела флоры и растительности Севера, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН (Россия, 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28).
ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-6577-693X>
E-mail: kirdimka@mail.ru

Для цитирования: Кириллова И.А., Кириллов Д.В. Репродуктивный успех *Dactylorhiza incarnata* ssp. *cruenta* (Orchidaceae) на северном пределе ареала // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2020. № 49. С. 25–49. doi: [10.17223/19988591/49/2](https://doi.org/10.17223/19988591/49/2)

For citation: Kirillova IA, Kirillov DV. Reproductive success of *Dactylorhiza incarnata* ssp. *cruenta* (Orchidaceae) on the northern border of its distribution area. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2020;49:25-49. doi: 10.17223/19988591/49/2 In Russian, English Summary

Irina A. Kirillova, Dmitry V. Kirillov

Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russian Federation

Reproductive success of *Dactylorhiza incarnata* ssp. *cruenta* (Orchidaceae) on the northern border of its distribution area

Due to specific biology, high decorative properties and poor resistance against anthropogenic factors, the orchids are among highly vulnerable plants in the flora of the world. Their protection cannot be efficient without the knowledge on their reproductive biology. These data are especially important for species on the borders of their distribution area with additional reproduction limiting factors. Our study object is a rare orchid species *Dactylorhiza incarnata* subsp. *cruenta* (Orchidaceae). Its biology is practically not studied.

We carried out investigations during 2000-2018 on the territory of the Komi Republic. We studied 5 coenopopulations (CP) of this species within the Vychegda-Mezen Plain (N61°38'59.01" E50°40'14.32") and the Northern Urals (N62°04'14.48" E58°29'27.97") (See Fig. 1 and Table 1). Some of them have been observed for a number of years. The average daily air temperatures in summer in these habitats in different years of the study are shown in Table 2. Morphometric characteristics of flowers and fruit in different populations of this species in the region were investigated (See Tables 3 and 4). A light microscope LOMO MSP-2 (4.5 × zoom) with a digital camcorder LOMO TC-500 was used to study seed morphometry. ToupView software was used in the research. We analyzed the average length and width of the seed, the ratio of these parameters, seed and embryo volume and the percentage of empty air space in the seed. In order to estimate seed quality, we took seed mixture from capsules from different plants throughout one CP (at least 600 seeds from each CP). Seeds without embryo were considered invalid. Seed number in capsules was determined using our original approach developed on the basis of the ImageJ 1.5 software (Kirillova and Kirillov, 2015 and 2017). We studied fruit set (See Fig. 2), seed morphometry and seed productivity of the species (See Tables 5-7). The data were processed by statistical methods using Microsoft Office Excel 2010; statistical calculations were performed using the R (ver.3.3.2). The data in the text and the tables are given as arithmetic mean with standard deviation ($M \pm SD$), as well as minimal and maximal values.

Our studies showed that within the Komi Republic, in more northern coenopopulations, a significantly smaller number of flowers are formed than in the south of the region. Probably, the formation of a small but steady inflorescence is optimal in less favorable conditions. A change in the size of the flower (lip and spur) indicates adaptation to various pollinators in different parts of the Komi Republic (in the Vychegda-Mezen Plain and the Northern Urals) (See Table 3). We established that the effectiveness of pollination of the species in the Komi Republic was 59%; it is not related to the number of flowers. We revealed that the reproductive characteristics of the species are influenced by the temperature of the second decade of June (the time of flowering of the species in the region), as well as the sum of active temperatures (> 10°C) for the entire summer period. Seeds (0.57 mm long and 0.18 mm wide) and

embryos (0.16×0.10 mm) of *D. cruenta* were smaller in the model region than in other parts of the species distribution area. Reproduction limiting at the European North of Russia is compensated by the formation of a larger number of seeds in a fruit, with a general decrease in their size which increases the chance of seeds to reach suitable conditions (places) for germination. Seed productivity is high, one fruit contains 9.7 thousand seeds and real seed productivity of the generative individual is 131.3 thousand seeds (See Table 7). The final indicator of reproductive success of the species at the population level is the number of young plants. The presence of juvenile individuals in all the studied coenopopulations of *D. cruenta* in different years of the study testifies to the successful seed reproduction of this species on the Northern border of its distribution area.

The paper contains 4 Figures, 7 Tables and 60 References.

Key words: Orchidaceae; morphometry of orchid seeds; seed quality; fruit set; seed productivity.

Funding: The research was carried out within the framework of the State Task (Project No AAAA-A19-119011790022-1).

Acknowledgments: The Authors express their deep gratitude to AV Bobretsov, Cand. Sci. (Biol.), a Researcher of the Pechora-Ilych Nature Reserve, for help in collecting material.

The Authors declare no conflict of interest.

References

1. Chase MW, Cameron KM, Freudenstein JV, Pridgeon AM, Salazar G, Van den Berg C, Schuiteman A. An updated classification of Orchidaceae. *Botanical J the Linnean Society*. 2015;177:151-174. doi: 10.1111/boj.12234
2. Willis KJ. State of the world's plants. Report. London (UK): Royal Botanic Gardens, Kew 2017 [Electronic resource]. Available at: https://stateoftheworldsplants.com/2017/report/SOTWP_2017.pdf (access 20.01.2019)
3. Swarts ND, Dixon KW. Terrestrial orchid conservation in the age of extinction. *Annals of Botany*. 2009;104(3):543-556. doi: 10.1093/aob/mcp025
4. Rasmussen HN. Terrestrial orchids: From seed to mycotrophic plant. Cambridge: Cambridge University Press; 1995. 444 p.
5. Micheneau C, Johnson SD, Fay MF. Orchid pollination: From Darwin to the present day. *Botanical J the Linnean Society*. 2009;161(1):1-19. doi: 10.1111/j.1095-8339.2009.00995.x
6. Fay MF, Pailler T, Dixon KW. Orchid conservation: Making the links. *Annals of Botany*. 2015;116:377-379. doi: 10.1093/aob/mcv142
7. Gale SW, Fischer GA, Cribb PJ, Fay MF. Orchid conservation: Bridging the gap between science and practice. *Botanical J the Linnian Society*. 2018;186:425-434. doi: 10.1093/botlinnean/boy003
8. Kull T, Hutchings MJ. A comparative analysis of decline in the distribution ranges of orchid species in Estonia and the United Kingdom. *Biological Conservation*. 2006;129:31-39. doi: 10.1016/j.biocon.2005.09.046
9. Ghorbani A, Gravendeel B, Naghibi F, de Boer H. Wild orchid tuber collection in Iran: A wake-up call for conservation. *Biodiversity and Conservation*. 2014;23(11):2749-2760. doi: 10.1007/s10531-014-0746-y
10. Liu Q, Chen J, Corlett RT, Fan X, Yu D, Yang H, Gao J. Orchid conservation in the biodiversity hotspot of southwestern China. *Conservation Biology*. 2015;29(6):1563-1572. doi: 10.1111/cobi.12584
11. Fay MF. Orchid conservation: How can we meet the challenges in the twenty-first century? *Botanical Studies*. 2018;59(1):16. doi: 10.1186/s40529-018-0232-z

12. Blinova IV. Orchid pollination in northern latitudes. *Byulleten "Moskovskogo Obshchestva Ispytateley Prirody. Otdel biologicheskii = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series*. 2008;113(1):39-47. In Russian
13. Proctor HC, Harder LD. Pollen load, capsule weight, and seed production in three orchid species. *Canadian J Botany*. 1994;72(2):249-255. doi: [10.1139/b94-033](https://doi.org/10.1139/b94-033)
14. Arditti J, Ghani AKA. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications. *New Phytologist*. 2000;145:367-421. doi: [10.1111/nph.12500](https://doi.org/10.1111/nph.12500)
15. Sonkoly JE, Vojtkó A, Török P, Illyés Z, Sramkó G, Tökölyi J, Molnár VA. Higher seed number compensates for lower fruit-set of deceptive orchids. *J Ecology*. 2016;104:343-351. doi: [10.1111/1365-2745.12511](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12511)
16. Blinova IV. The estimation of reproductive success in orchid species north of the Arctic circle in Europe. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Biologiya I ekologiya = Herald of Tver State University. Series: Biology and Ecology*. 2009;12:76-83. In Russian
17. Vallius E, Salonen V, Kull T. Pollen flow and post-pollination barriers in two varieties of *Dactylorhiza incarnata* s. l. (Orchidaceae). *Plant Systematics and Evolution*. 2008;274(3-4):171-178. doi: [10.1007/s00606-008-0045-8](https://doi.org/10.1007/s00606-008-0045-8)
18. Hedrén M, Nordström S. Polymorphic populations of *Dactylorhiza incarnata* s. l. (Orchidaceae) on the Baltic island of Gotland: Morphology, habitat preference and genetic differentiation. *Annals of Botany*. 2009;104:527-542. doi: [10.1093/aob/mcp102](https://doi.org/10.1093/aob/mcp102)
19. Vakhrameeva MG, Varlygina TI, Tatarenko IV. Orkhidnye Rossii (biologiya, ekologiya i okhrana) [Orchids of Russia (Biology, Ecology and Protection)]. Moscow: KMK Scientific Press Ltd.; 2014. 437 p. In Russian
20. Kull T, Selgis U, Peciņa MV, Metsare M, Ilves A, Tali K, Shefferson RP. Factors influencing IUCN threat levels to orchids across Europe on the basis of national red lists. *Ecology and Evolution*. 2016;6(17):6245-6265. doi: [10.1002/ece3.2363](https://doi.org/10.1002/ece3.2363)
21. Kirillova IA, Kirillov DV, Shadrin DM. Molecular and morphological approaches to studying the *Dactylorhiza* genus in the Komi Republic. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;43:44-65. doi: [10.17223/19988591/43/3](https://doi.org/10.17223/19988591/43/3) In Russian, English Summary
22. Lammi A, Kuitunen M. Deceptive pollination of *Dactylorhiza incarnata*: An experimental test of the magnet species hypothesis. *Oecologia*. 1995;101(4):500-503. doi: [10.1007/BF00329430](https://doi.org/10.1007/BF00329430)
23. Nilsson LA. *Pollination ecology and evolutionary process in six species of orchids. Abstracts of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology*. 1981;593:1-40.
24. Mattila E, Kuitunen MT. Nutrient versus pollination limitation in *Platanthera bifolia* and *Dactylorhiza incarnata* (Orchidaceae). *Oikos*. 2000;89(2):360-366. doi: [10.1034/j.1600-0706.2000.890217.x](https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.890217.x)
25. Kirillova IA. *Dactylorhiza cruenta* (O. F. Muell) Soó (Orchidaceae) v Respublike Komi [Dactylorhiza cruenta (O. F. Muell) Soó (Orchidaceae) in the Komi Republic]. In: *Actual'nie problemi biologii I ekologii. Materiali XVIII Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii [Actual Problems of Biology and Ecology. Proc. of the XVIII All-Russian Sci. Conf. (Syktyvkar, Russia, 04-08 April, 2011)]*. Syktyvkar: Komi SC UB RAS Publ.; 2011. pp. 30-32. In Russian
26. Arditti J, Michaud JD, Healey PL. Morphometry of orchid seeds. 1. Paphiopedilum and native California and related species of *Calypso*, *Cephalanthera*, *Corallorhiza* and *Epipactis*. *American J Botany*. 1979;66(10):1128-1137. doi: [10.1002/j.1537-2197.1979.tb06332.x](https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1979.tb06332.x)
27. Healey PL, Michaud JD, Arditti J. Morphometry of Orchid Seeds. III. Native California and Related Species of *Goodyera*, *Piperia*, *Platanthera* and *Spiranthes*. *American J Botany*. 1980;67(4):508-518. doi: [10.1002/j.1537-2197.1980.tb07678.x](https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1980.tb07678.x)

28. Kirillova IA, Kirillov DV. Reproduction biology of *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. (Orchidaceae) on its northern distribution border. *Contemporary Problems of Ecology*. 2015;8(4):512-522. doi: [10.1134/S1995425515040095](https://doi.org/10.1134/S1995425515040095)
29. Kirillova IA, Kirillov DV. Reproductive biology of *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) on its northern distribution border (The Komi Republic). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;38:68-88. doi: [10.17223/19988591/38/4](https://doi.org/10.17223/19988591/38/4) In Russian, English Summary
30. Khodachek EA. Semennaya produktivnost' arkticheskikh rasteniy v fitotsenozakh Zapadnogo Taymira [Seed productivity of Arctic plants in phytocenoses of the Western Taimyr]. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal*. 1970;55(7):995-1009. In Russian
31. Vaynagiy IV. O metodike izucheniya semennoy produktivnosti rasteniy [On the methodology for studying seed productivity of plants]. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal*. 1974;59(6):826-831. In Russian
32. Rabotnov TA. Metodi izucheniya semennogo razmnozheniya travyanistikh rasteniy v soobshestvakh [The method of herbaceous plants seed propagation in communities investigations]. In: *Polyevaya geobotanika [Field geobotany]*. Vol. 2. Lavrenko EM and Korchagin AA, editors. Moscow; St. Petersburg: Academy of Sciences of the USSR Publ.; 1960. pp. 20-40. In Russian
33. Kindlmann P, Jersáková J. Effect of floral display on reproductive success in terrestrial orchids. *Folia Geobotanica*. 2006;41(1):47-60. doi: [10.1007/BF02805261](https://doi.org/10.1007/BF02805261)
34. Dressler RL. Phylogeny and classification of the orchid family. Cambridge: Cambridge University Press; 1993. 314 p.
35. Averyanov LV. A review of the genus *Dactylorhiza*. *Orchid Biology. Reviews and Perspectives*. 1990;5:159-206.
36. Gamarra R, Galán P, Pedersen HÆ, Ortúñez E, Sanz E. Seed micromorphology in *Dactylorhiza* Necker ex Neeski (Orchidaceae) and allied genera. *Turkish J Botany*. 2015;39(2):298-309. doi: [10.3906/bot-1401-66](https://doi.org/10.3906/bot-1401-66)
37. Vinogradova TN, Pegova AN, Osip'yants AI, Pugacheva PV, Savchenko AS. Potentsial'naya vskhozhest', individual'naya i geograficheskaya izmenchivost' semyan pal'chatokorenika myzho-krasnogo – *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó [Potential viability and individual and geographic changeability of seeds of the early marsh orchid – *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó]. *Biologicheskiy vestnik Khar'kovskogo natsional'nogo universiteta = The Journal of V.N. Karazin Kharkiv National University. Series "Biology"*. 2003;7(1):64-66. In Russian
38. Nikishina TV, Popov AS, Vakhrameeva MG, Varlygina TI, Shirokov AI, Kolomeitseva GL. Cryoconservation of seeds of several temperature orchids. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Biologiya i ekologiya = Herald of Tver State University. Series: Biology and Ecology*. 2007;8(36):38-43. In Russian
39. Boj'nanský V, Fargašová A. Atlas of seeds and fruits of Central and East-European flora: The Carpathian Mountains region. Springer Science & Business Media; 2007. 1046 p.
40. Homutovskiy MI. Pollination efficiency of some orchids species in Valday Elevation. In: *Ohrana i kul'tivirovanie orhidey*. Materialy mezhd. nauch. konf. [Orchid Conservation and Cultivation. Proc. of the Int. Sci. Conf. (St. Petersburg, Russia, 26-30 May, 2011)]. Moscow: KMK Scientific Press Ltd.; 2011. pp. 456-461. In Russian
41. Nazarov VV. Samenproduktivität europäischer Orchideen. I. Methoden zur Bestimmung der Samenzahl. *J Europaischer Orchideen*. 1998;30(3):591-602. In German
42. Krivosheev MM, Ishmuratova MM, Suyundukov IV. Seed productivity indicators of certain orchid species (Orchidaceae Juss.) in South Urals calculated by using the ImageJ program. *Vestnik Nizhegorodskogo universiteta im. N.I. Lobachevskogo = Vestnik of Lobachevsky University of Nizhni Novgorod*. 2014;3(3):49-57. In Russian
43. Jersáková J, Johnson SD, Kindlmann P. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. *Biological Reviews*. 2006;81(2):219-235. doi: [10.1017/S1464793105006986](https://doi.org/10.1017/S1464793105006986)

44. Renner SS. Rewardless flowers in the angiosperms and the role of insect cognition in their evolution. In: *Plant-pollinator interactions: From specialization to generalization*. NM Waser and J Ollerton, editors. Chicago: University of Chicago Press; 2006. pp. 123-144.
45. Neiland MRM, Wilcock CC. Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae. *American J Botany*. 1998;85:1657-1671. doi: [10.2307/2446499](https://doi.org/10.2307/2446499)
46. Tremblay RL, Ackerman JD, Zimmerman JK, Calvo RN. Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: A spasmodic journey to diversification. *Biological J the Linnean Society*. 2004;84(1):1-54. doi: [10.1111/j.1095-8312.2004.00400.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00400.x)
47. Biernaskie JM, Walker SC, Gegeer RJ. Bumblebees learn to forage like Bayesians. *The American Naturalist*. 2009;174:413-423. doi: [10.1086/603629](https://doi.org/10.1086/603629)
48. Sletvold N, Grindeland JM, Ågren J. Pollinator-mediated selection on floral display, spur length and flowering phenology in the deceptive orchid *Dactylorhiza lapponica*. *New Phytologist*. 2010;188(2):385-392. doi: [10.1111/j.1469-8137.2010.03296.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03296.x)
49. Sletvold N, Ågren J. Nonadditive effects of floral display and spur length on reproductive success in a deceptive orchid. *Ecology*. 2011;92(12):2167-2174. doi: [10.1890/11-0791.1](https://doi.org/10.1890/11-0791.1)
50. Internicola AI, Harder LD. Bumble-bee learning selects for both early and long flowering in food-deceptive plants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2011;279(1733):1538-1543. doi: [10.1098/rspb.2011.1849](https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1849)
51. Makino TT, Sakai S. Experience changes pollinator responses to floral display size: From size-based to reward-based foraging. *Functional Ecology*. 2007;21(5):854-863. doi: [10.1111/j.1365-2435.2007.01293.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01293.x)
52. Cole FR, Firmage DH. The floral ecology of *Platanthera blephariglottis*. *American J Botany*. 1984;71(5):700-710. doi: [10.1002/j.1537-2197.1984.tb14177.x](https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1984.tb14177.x)
53. Andronova EV. Lethal anomalies of the structure and development of the embryo in *Dactylorhiza fuchsii* (Orchidaceae). *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 2011;96(7):858-863. In Russian
54. Eriksson O, Kainulainen K. The evolutionary ecology of dust seeds. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 2011;13(2):73-87. doi: [10.1016/j.ppees.2011.02.002](https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.02.002)
55. Leishman MR, Wright IJ, Moles AT, Westoby M. The evolutionary ecology of seed size. In: *Seeds: The ecology of Regeneration in Plant Communities*. Fenner M, editor. 2nd ed. Oxon: CABI Publ.; 2000. pp. 31-57.
56. Moles AT, Westoby M. Seedling survival and seed size: A synthesis of the literature. *J Ecology*. 2004;92(3):372-383. doi: [10.1111/j.0022-0477.2004.00884.x](https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00884.x)
57. Eriksson O, Jakobsson A. Recruitment trade-offs and the evolution of dispersal mechanisms in plants. *Evolutionary Ecology*. 1999;13(4):411-423. doi: [10.1023/A:1006729311664](https://doi.org/10.1023/A:1006729311664)
58. Jersáková J, Malinová T. Spatial aspects of seed dispersal and seedling recruitment in orchids. *New Phytologist*. 2007;176(2):237-241. doi: [10.1111/j.1469-8137.2007.02223.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02223.x)
59. Vakhrameeva MG, Denisova LV, Nikitina SV. Osobennosti struktury tsenopopulyatsiy vidov semeystva orkhidnykh [Features of the coenopopulation structure of the orchid family species]. In: *Populyatsionnaya ekologiya rasteniy* [Population Ecology of Plants]. Zaugol'nova LB, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1987. pp. 147-150. In Russian
60. Zlobin YuA, Sklyar VG, Klimentenko AA. Populyatsii redkikh vidov rasteniy: teoreticheskie osnovy i metodika izucheniya [Populations of rare plant species: Theoretical bases and methodology of study]. Sumi: Universitetskaya kniga Publ.; 2013. 439 p. In Russian

Received 23 April 2019; Revised 23 October 2019;
Accepted 19 December 2019; Published 27 March 2020.

Author info:

Kirillova Irina A., Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Group of Geobotany and Comparative Floristics, Department of Flora and Vegetation of the North, Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 28 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar 167982, Russian Federation. ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-7774-7709>

E-mail: kirillova_orchid@mail.ru

Kirillov Dmitriy V., Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Group of Computer Technologies and Models, Department of Flora and Vegetation of the North, Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 28 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar 167982, Russian Federation. ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-6577-693X>

E-mail: kirdimka@mail.ru