

УДК 582.594:581.16(470.13)

doi: 10.17223/19988591/38/4

**И.А. Кириллова, Д.В. Кириллов**

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

## **Репродуктивная биология *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) на северной границе ареала (Республика Коми)**

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 16-44-110167 p\_a.

Приведены результаты изучения репродуктивной биологии *Platanthera bifolia* (L.) Rich в Республике Коми, где вид находится на северной границе своего распространения. Установлено, что плодозавязываемость *P. bifolia* в регионе составляет 79,5%, что соответствует среднему показателю по ареалу вида, и зависит от погодных условий вегетационного сезона и конкретного фитоценоза. Обнаружено, что плоды (11,8–15,0 мм длиной и 2,7–3,9 мм шириной) и семена (0,66 × 0,13 мм) *P. bifolia* на территории региона мельче, чем в других частях ареала вида. Выявлено влияние погодных условий и типа местообитаний на объем семян и зародышей этого вида: в более суровых условиях они уменьшаются. Семенная продуктивность высокая, одна коробочка содержит в среднем 5 189 семян, реальная семенная продуктивность особи – 59 079 шт. Ограничения в воспроизводстве, существующие на северной границе ареала вида (более низкое качество семян, короткий вегетационный период и др.), компенсируются образованием большего числа семян в коробочках при общем уменьшении их размера и габитуса всего растения. Наилучшие условия для реализации семенного возобновления вида в Республике Коми складываются во влажных (сфагновых) лесных сообществах, где отмечены максимальное количество ювенильных особей, более высокий процент плодобразования и наибольшие показатели семенной продуктивности.

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

### **Введение**

Виды семейства Орхидные вследствие специфических особенностей своей биологии, высокой декоративности и слабой устойчивости к антропогенным факторам являются одними из самых уязвимых растений нашей флоры. Половина всех видов орхидных, произрастающих на территории России, включена в Красную книгу Российской Федерации [1]. Изучение разных аспектов репродуктивной биологии этих видов очень актуально. На сегодняшний день существует дефицит информации о семенной продуктивности отдельных видов орхидных из-за сложности в подсчете огромного числа мельчайших пылевидных семян, содержащихся в одной коробочке [2, 3],

а для большинства видов орхидных умеренных широт вообще нет никаких сведений об их репродуктивных характеристиках [4]. *Platanthera bifolia* (L.) Rich. – редкий вид, включенный в приложение к Красной книге Республики Коми [5] как вид, нуждающийся в биологическом надзоре. Биологию этого вида изучали в разных частях его ареала [6–10], однако на территории европейского северо-востока России он практически не обследован. Целью нашей работы стало изучение разных аспектов репродуктивной биологии *P. bifolia* в Республике Коми.

### Материалы и методики исследования

Объектом нашего исследования являлась *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (любка двулистная) – евразийский бореальный вид. В Республике Коми *P. bifolia* находится на северной границе своего ареала, чаще встречается на юге региона. Произрастает на сыроватых или избыточно увлажненных местах: в березняках черничных, дернисто-осоковых, осинниках травяных, в ельниках зеленомошных, черничных, долгомошных, сосняках брусничных, травяно-сфагновых и сфагновых, а также в сырых смешанных лесах, на болотах, иногда на влажных лугах [11]. Размножается семенным путем. Опыляется ночными бабочками, которых привлекает сильный аромат нектара, содержащегося в шпорце. В качестве опылителей *P. bifolia* указывают *Agrostis segetum*, *Aplocera (Anaitis) plagata*, *Cucullia umbratica*, *Deilephila porcellus*, *D. elpenor*, *Entephria caesiata*, *Hada plebeja (Hadena dentina)*, *Hyles gallii*, *Hyloicus pinastri*, *Lamprotes c-aureum (Plusia v. aureum)*, *Macroglossum* sp., *Sphinx ligustri*, *S. pinastri* [12–15]. Плод *P. bifolia* – коробочка, раскрывающаяся шестью продольными щелями, содержащая большое количество мельчайших пылевидных семян. По классификации семян RL Dressler [16], они относятся к Orchis-типу. Зрелые семена состоят из прозрачной тесты и недифференцированного зародыша.

Исследования *P. bifolia* проводили в 2000–2016 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 относится к горному Уралу (Северный, Приполярный и Полярный Урал), а остальная часть – к Русской равнине (Тиманский кряж, Печорская низменность, Вычегодско-Мезенская равнина). Изучено 11 ценопопуляций (ЦП) вида (табл. 1) (в пределах Вычегодско-Мезенской равнины (ЦП 1–7) и Северного Урала (ЦП 8–11)), часть из них наблюдали в течение ряда лет. При изучении морфометрических особенностей растений учитывали их высоту, длину соцветия, число и размеры листьев и цветков. В каждой ЦП проанализировано по 30 генеративных особей. При исследовании генеративной сферы с каждого 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.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

**Местонахождения изученных ценопопуляций (ЦП)*****Platanthera bifolia* в Республике Коми****[Locations of studied *Platanthera bifolia* coenopopulations (CP) in the Komi Republic]**

№ ЦП [№ CP]	Местонахождение [Location]	Географические координаты [Geographic coordinates]	Местообитание [Habitat]
1	Пойма р. Сысола (нижн. течение), заказник «Сыктывкарский» [Floodplain of the Sysola river (lower reaches), "Syktyvkarskiy" reserve]	61°33'17,30"N 50°39'29,80"E	Заболоченный сосново-березовый хвощово-осоково-сфагновый лес [Overlogged pine-birch equisetum-sedge-sphagnum forest]
2	Окр. дер. Слудка, бол. Усть-Пожер [Vicinity of Sludka village, Ust'-Pozheg bog]	61°55'35,50"N 50°13'14,49"E	Заболоченный сосновый кустарничково-разнотравно-сфагновый лес [Overlogged pine dwarf shrub-herb-sphagnum forest]
3	Окр. дер. Коччойяг, ур. Ярега [Vicinity of Kochchoyag village, Yarega place]	61°57'17,78"N 50°43'51,25"E	Сосновый разнотравно-зеленомошный лес [Pine herb green moss forest]
4	Пойма р. Тылаю (нижн. течение) [Floodplain of the Tylayu river (lower reaches)]	61°33'55,08"N 50°40'29,10"E	Сосновый разнотравно-сфагновый лес [Pine herb-sphagnum forest]
5	Заказник «Юил», северная часть [Northern part of the "Yuil" reserve]	61°36'31,77"N 50°26'45,96"E	Березняк чернично-зеленомошный [Birch bilberry green moss forest]
6	Пойма р. Важелью (средн. течение), заказник «Важелью» [Floodplain of the river Vazhel'yu (middle reaches), "Vazhel'yu" reserve]	61°39'06,06"N 50°40'05,86"E	Сосново-березовый кустарничково-зеленомошный лес [Pine-birch dwarf shrub green moss forest]
7	Пойма р. Тылаю (нижн. течение) [Floodplain of the Tylayu river (lower reaches)]	61°34'24,22"N 50°40'54,46"E	Ельник разнотравно-зеленомошный [Spruce herb green moss forest]
8	Пр. берег р. Печора, 15 км выше пос. Якша [Right bank of the Pechora river, 15 km upstream from Yaksha village]	61°48'00,07"N 57°02'25,96"E	Сосняк бруснично-лишайниковый [Pine cowberry lichen forest]

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

№ ЦП [№ CP]	Местонахождение [Location]	Географические координаты [Geographic coordinates]	Местообитание [Habitat]
9	Лев. берег р. Печора, 7 км выше пос. Якша [Left bank of the Pechora river, 7 km upstream from Yaksha village]	61°48'02,70"N 56°58'25,60"E	Разнотравно-сфагновый ельник [Spruce herb sphagnum forest]
10	Пр. берег р. Печора, устье р. Бол. Шежим, окр. кордона Шежим-Печорский [Right bank of the Pechora river, vicinity of the Shezhim Pechorskiy cordon]	62°05'47,20"N 58°25'10,09"E	Разнотравный луг на опушке леса [Herb meadow on the forest edge]
11	Пр. берег р. Печора, 6 км выше устья р. Бол. Шежим [Right bank of the Pechora river, 6 km upstream from the Bolshoy Shezhim river mouth]	62°04'29,60"N 58°29'02,10"E	Заболоченный сосняк [Overlogged pine forest]

Плодозавязываемость, семенную продуктивность и морфометрию семян изучали в 8 ЦП вида (ЦП 1–8) в 2010–2016 гг. (табл. 1). Среднесуточные температуры воздуха в летний период в данных местообитаниях в разные годы исследования приведены в табл. 2.

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

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

№ ЦП [№ CP]	Год [Year]	Среднесуточные температуры, °C [Average daily temperatures, °C]								
		06_I	06_II	06_III	07_I	07_II	07_III	08_I	08_II	08_III
1–7	2010	11,8	12,5	17,8	19,9	17,9	22,7	24,9	14,0	8,6
	2011	16,5	11,6	19,8	18,6	19,1	22,5	14,6	13,4	11,0
	2014	15,5	11,8	13,1	16,2	13,8	13,6	19,4	16,2	12,6
	2015	15,0	13,8	20,0	12,3	13,9	15,0	14,9	13,3	9,2
8	2016	10,5	17,8	15,6	19,6	19,7	20,3	20,7	19,4	14,5
	2016	11,0	17,0	14,6	19,4	19,6	19,0	20,3	19,6	13,6

Для изучения морфометрии семян использован световой микроскоп (ЛОМО МСП-2, Россия) с цифровой видеокамерой (ЛОМО ТС-500, Россия) (увеличение 4,5×). Измерения проводили в программе TourView. Анализировали среднюю длину и ширину семени и зародыша, отношение этих показателей друг к другу, объем семени (VS) и зародыша (VE), долю воздушного пространства в семени (AS) [17, 18], цвет и форму семенной кожуры у 40–50 выполненных семян из каждой выборки. Для определения качества семян брали смесь семян из коробочек, отобранных с разных растений в пределах одной ЦП (не менее 600 семян с каждой ЦП), неполноценными считали семена без зародыша. Подсчет количества семян в коробочках про-

веден с применением разработанного нами метода анализа цифровых изображений семян Орхидных в программном пакете ImageJ [19]. Семена сканировали на сканере HP Scanjet G2710 с разрешением 1 200 dpi. Полученное изображение обрабатывали средствами программы ImageJ (ver. 1.5). С помощью алгоритма «Find Maxima» программа проводит анализ яркости пикселей, составляющих изображение, и выделяет наиболее темные участки как векторные точки. В нашем случае каждый затемненный участок являлся семенем. Программа автоматически проводит подсчет количества проставленных векторных точек – их число будет соответствовать числу семян на изображении (в коробочке). Практика проведения подсчета семян показала, что в автоматическом режиме может возникать некоторая погрешность в отражении реального числа семян в коробочке (разница с данными ручного подсчета составляет в среднем 10,9%). Довольно часто на изображении могут присутствовать артефакты (частицы коробочки, песчинки, пылинки и т.д.), которые программа тоже обозначает как точки и включает в общую сумму. Группу прилипших друг к другу семян программа считает одним объектом. Все эти моменты снижают качество подсчета, поэтому в каждом случае мы проводили ручную корректировку – после автоматической расстановки векторных точек просматривали весь рисунок и убрали точки с артефактов или добавляли их при групповом расположении семян. Ручная работа увеличивает время на обработку коробочек, но в то же время качество подсчета достигает абсолютного уровня. В каждой ЦП подсчитаны семена в 5–10 коробочках из средней части соцветия, в общей сложности обследовано 55 коробочек. В работе использовали следующие показатели: условно-реальная семенная продуктивность [20], реальная семенная продуктивность [21, 22], условно-потенциальная семенная продуктивность [4] и урожай семян [23].

Проверку на нормальность распределения выборок значений морфометрических параметров растений и семян проводили 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: параметрические (t-критерий Стьюдента для выборок с нормальным распределением) и непараметрические (критерий Уилкоксона–Манна–Уитни для данных с отклонениями от нормального распределения). Подготовительную обработку и анализ данных проводили в приложении Microsoft Office Excel 2010, статистические расчеты выполнены с помощью среды R (вер. 3.3.2).

### Результаты исследования и обсуждение

Морфометрические особенности *P. bifolia* изучали в разных частях Республики Коми в 2000–2016 гг. По результатам наблюдений выявлено, что средняя высота генеративных особей этого вида в регионе составляет  $41,2 \pm 9,2$  (20,5–74,0) см. (Здесь и далее приведены среднее арифметическое

(M), стандартное отклонение (SD), границы минимального и максимального значения (Lim) –  $(M \pm SD \text{ (Lim)})$ .) Листья – в числе двух, нижний лист,  $13,4 \pm 3,4$  (5,6–23,5) см длиной и  $3,7 \pm 0,9$  (0,8–6,9) см шириной, второй лист –  $11,1 \pm 3,3$  (3,3–22,0) см длиной и  $2,7 \pm 0,9$  (0,6–6,0) см шириной. Иногда встречаются растения с одним развитым листом (их доля может достигать в отдельные годы 33%). В Мурманской области около половины генеративных растений *P. bifolia* имеют один лист [8], что, по мнению И.В. Блиновой [8], может отражать специфику стратегии этого вида на Севере в виде адаптации к короткому вегетационному периоду. Соцветие *P. bifolia* довольно рыхлое, многоцветковое,  $10,0 \pm 3,3$  (3,5–21,5) см длиной, в регионе оно насчитывает  $16 \pm 4,2$  (3–32) цветков. Прицветники –  $12,7 \pm 1,9$  (8,1–20) мм длиной. Средний листочек наружного круга –  $8,7 \pm 1,1$  (4,4–13,5) мм длиной, два боковых листочка наружного круга –  $10,5 \pm 1,2$  (6,9–14,2) мм. Губа  $12,2 \pm 1,8$  (7,2–17) мм длиной и  $2,3 \pm 0,5$  (1,2–3,3) мм шириной. Шпорец тонкий, слегка изогнутый,  $24,3 \pm 2,5$  (15,6–31) мм длиной и  $1,2 \pm 0,2$  (0,7–1,6) мм шириной.

Установлено, что в ЦП на Северном Урале растения достоверно мельче, чем на Вычегодско-Мезенской равнине, с меньшим количеством более мелких цветков (см. табл. 3). Также изменяются параметры генеративной сферы в разных местообитаниях в один год исследований. Так, в 2016 г. размеры цветков у растений *P. bifolia* на Вычегодско-Мезенской равнине в сходных биотопах (сфагновый тип леса) оказались схожими, а в зеленомошном лесу – мельче, длина соцветия статистически значимо не отличалась (см. табл. 4). Подобная закономерность отмечена и для ЦП вида на Северном Урале, в разнотравно-сфагновом лесу цветки оказались крупнее и шпорец длиннее, чем в сосняке бруснично-лишайниковом [24].

Таким образом, при ухудшении условий произрастания (более северные местонахождения или более сухие местообитания) у *P. bifolia* уменьшаются размеры цветков при общем уменьшении габитуса растений. У другого представителя этого семейства – *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br., также находящегося в Республике Коми на северной границе ареала и содержащего нектар в шпорце, при неблагоприятных условиях, наоборот, при уменьшении габитуса растений происходит увеличение размеров цветков [19]. Возможно, разница в репродуктивных стратегиях этих двух орхидей на Севере связана с тем, что *G. conopsea* опыляется дневными бабочками, а *P. bifolia* – ночными. Для первого вида важным аттрактантом, кроме наличия нектара, является и визуальный образ цветка. Эксперименты по уменьшению размера околоцветника *P. bifolia* [25] также показали, что это не влияет на успех его опыления и плодозавязываемость.

Длина шпорца варьирует в разных ЦП вида на территории региона от 22,3 до 26,6 мм. Этот признак отличается между регионами и местообитаниями по ареалу вида. В Мурманской области длина шпорца *P. bifolia* составляет 16–20 мм [2]. Для большей части Скандинавии характерны размеры шпорца в пределах 27–34 мм, они понижаются в березовых лесах на севере

до 18–21 мм [6, 12, 13, 26]. На балтийском о-ве Эланд наблюдается расхождение в длине шпорца: растения, произрастающие на лугах и пастбищах, имеют более короткие шпорцы (19–23 мм), чем лесные растения (28–40 мм) [12].

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

**Морфометрические параметры генеративных особей *Platanthera bifolia*****в разных частях Республики Коми****[Morphometric parameters of *Platanthera bifolia* generative individuals  
in different parts of the Komi Republic]**

Признак [Character]	Вычегодско-Мезенская равнина <sup>1</sup> [Mezen–Vychegda Plain <sup>1</sup> ]	Северный Урал <sup>2</sup> [North Urals <sup>2</sup> ]
	M±SD (Lim)	M±SD (Lim)
Высота растения (ВР), см [Plant height (PH), cm]	47,8±8,27 (29,0–74,0)	36,7±6,77 (20,5–62,6)**
Длина соцветия (ДС), см [Length of inflorescence (LI), cm]	11,9±3,01 (3,9–21,5)	8,8±2,70 (3,5–19,0)**
Число цветков (ЧЦ), шт. [Number of flowers (NF), pcs.]	17,1±3,57 (10–32)	14,9±4,31 (3–30)**
Длина губы (ДГ), мм [Length of lip (LL), mm]	12,7±1,69 (9,3–17,0)	11,2±1,47 (7,2–14,7)**
Длина верхнего лепестка наружно- го круга околоцветника (ДВЛ), мм [Length of the upper petal of the outer circle of the perianth (LUP), mm]	9,0±0,98 (6,4–13,5)	8,1±0,98 (4,4–10,0)**
Длина нижнего лепестка наружно- го круга околоцветника (ДНЛ), мм [Length of the lower petal of the outer circle of the perianth (LLP), mm]	10,8±1,11 (7,3–14,2)	9,9±1,09 (6,9–12,5)*
Ширина губы (ШГ), мм [Width of lip (WL), mm]	2,5±0,44 (1,4–3,3)	1,8±0,29 (1,2–2,6)*
Длина шпорца (ДШп), мм [Length of spur (LS), mm]	24,8±2,61 (15,6–31,0)	23,5±2,19 (19,3–29,5)*
Ширина шпорца (ШШп), мм [Width of spur (WS), mm]	1,3±0,16 (0,9–1,6)	1,1±0,15 (0,7–1,5)**
Длина прицветника (ДПр), мм [Length of bract (LB), mm]	13,2±1,91 (8,6–20,0)	11,8±1,79 (8,1–16,2)*
Длина завязи (ДЗ), мм [Length of ovary (LO), mm]	11,8±1,73 (6,5–18,2)	10,7±1,32 (7,8–14,0)*

*Примечание.* Здесь и в табл. 4, 6, 7 приведены среднее арифметическое (M); стандартное отклонение (SD); границы минимального и максимального значения (Lim); \*p < 0,05; \*\*p < 0,01. <sup>1</sup> – выборка 195 растений, 335 цветков; <sup>2</sup> – выборка 295 растений, 190 цветков.  
[Note. M - Arithmetic mean; SD - Standard Deviation; Lim - Boundaries of minimal and maximal values; \* p < 0.05; \*\* p < 0.01. <sup>1</sup> - Sampling from 195 plants, 335 flowers; <sup>2</sup> - Sampling from 295 plants, 190 flowers].

В Европе для большей части территории характерна длина шпорца около 18 мм, которая отклоняется в двух крайних концах широтного градиента (юго-восток Франции и северо-запад Шотландии) [27]. Ряд исследователей [16, 25] считают, что длина шпорца *P. bifolia* положительно коррелирует с длиной хоботка местных опылителей, другие [27] полагают, что она изменяется в широтном направлении и больше связана с типом местообита-



ний, условиями среды (свойства почвы, затененность). Например, в Англии все популяции *P. bifolia*, находящиеся в более затененных местообитаниях, имели более длинные шпорцы [27]. В Республике Коми также отмечена изменчивость длины шпорца в зависимости от типа местообитаний и географического положения ЦП, шпорец короче у растений из более сухих местообитаний, а также находящихся в более суровых условиях (на Северном Урале).

Т а б л и ц а 4 [Table 4]

**Морфометрические параметры генеративных особей *Platanthera bifolia* в разных ценопопуляциях Республики Коми в 2016 г.**  
[Morphometric parameters of *Platanthera bifolia* generative individuals in different coenopopulations of the Komi Republic in 2016]

Признак [Character]	ЦП 1 [Coenopopulation 1] M±SD (Lim)	ЦП 4 [Coenopopulation 4] M±SD (Lim)	ЦП 6 [Coenopopulation 6] M±SD (Lim)	1–4	4–6	1–6
ВР, см [PH, cm]	47,8±6,75 (32,0–60,0)	52,4±8,53 (33,0–74,0)	42,6±6,82 (29,0–56,0)	*	*	**
ДС, см [LI, cm]	12,2±2,24 (8,0–17,5)	12,6±2,47 (8,0–17,8)	12,7±3,39 (7,0–21,0)			
ЧЦ, шт. [NF, pcs.]	15,7±3,05 (10–21)	16,0±3,12 (10–21)	17,4±3,49 (11–24)			*
ДГ, мм [LL, mm]	13,1±1,79 (9,4–17,0)	12,9±1,84 (9,7–16,2)	11,9±1,11 (10,0–14,5)		*	**
ДВЛ, мм [LUP, mm]	9,1±1,01 (6,6–11,7)	9,3±0,88 (7,8–11,2)	8,7±0,78 (7,3–10,1)		**	
ДНЛ, мм [LLP, mm]	11,0±1,04 (8,7–13,2)	11,0±1,06 (9,1–13,2)	10,3±0,92 (7,8–12,2)		*	**
ШГ, мм [WL, mm]	2,4±0,32 (1,8–3,0)	2,9±0,32 (2,1–3,3)	2,5±0,35 (1,9–3,2)	**	**	
ДШП, мм [LS, mm]	25,1±2,50 (19,8–31,0)	25,1±2,74 (17,9–30,9)	23,8±2,21 (19,8–29,0)		*	*
ШШП, мм [WS, mm]	1,2±0,13 (1,0–1,5)	1,4±0,11 (1,2–1,6)	1,3±0,13 (1,1–1,6)	*	*	*
ДПр, мм [LB, mm]	13,7±1,90 (8,6–16,5)	12,5±1,80 (8,9–15,6)	12,7±1,93 (9,8–16,6)	*		*
ДЗ, мм [LO, mm]	12,5±1,68 (10,0–15,5)	12,6±1,61 (10,3–18,2)	11,0±1,15 (9,0–13,8)		**	**

Примечание. Обозначения признаков см. в табл. 3. \*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ .

[Note. Symbols are the same as in Table 3. \*  $p < 0.05$ ; \*\*  $p < 0.01$ ].

Процент плодообразования *P. bifolia* в Республике Коми варьирует от 47,3 до 97,1%, составляя в среднем 79,5%. Для России в целом приведены подобные показатели – 40–90% [28]. В Центральной Европе [29, 30] процент плодообразования этого вида составляет 63,7–71,5%. Доля завязавшихся плодов варьирует в зависимости от года исследования (табл. 5). В трех ЦП (ЦП 1, 3, 4) плодозавязываемость изучали в 2014 и 2015 гг., во всех этих ЦП в 2015 г. она снизилась. Вероятной причиной этому являются холода, совпавшие с периодом массового цветения вида (начало июля 2015 г., см. табл. 2), и связанная с ними низкая активность насекомых-опылителей. Если сравнивать



процент плодообразования в один сезон в различных местообитаниях, то он оказался выше в более влажных биотопах. Минимальная плодозавязываемость (47,3%) отмечена в ельнике разнотравно-зеленомошном (ЦП 7) в 2016 г., что, вероятно, связано с недостатком опылителей в данном конкретном биоценозе.

Т а б л и ц а 5 [Table 5]

**Характеристика плодов и процент плодообразования*****Platanthera bifolia* в Республике Коми****[Fruit characteristics and percentage of fruit set in *Platanthera bifolia* in the Komi Republic]**

№ ЦП [№ CP]	Год [Year]	Длина коробочки, см [Length of seed capsule, cm]	Ширина коробочки, см [Width of seed capsule, cm]	Плодозавязываемость, % [Fruit set, %]
		M±SD (Lim)	M±SD (Lim)	
1	2011	13,7±0,74 (11,6–15,6)	3,5±0,39 (2,8–4,6)	97,1
	2014	15,0±1,07 (12,2–17,3)	3,9±0,37 (3,1–4,7)	95,2
	2015	13,0±0,74 (11,4–14,2)	3,2±0,38 (2,4–3,9)	77,1
2	2011	12,5±1,27 (9,6–14,9)	2,9±0,32 (2,3–3,7)	89,4
3	2014	14,1±1,72 (10,6–17,1)	3,2±0,37 (2,5–4,0)	83,6
	2015	12,5±1,46 (10,3–14,7)	3,1±0,56 (2,4–4,1)	71,2
4	2014	14,4±2,30 (11,3–20,2)	3,9±0,59 (2,9–5,3)	96,0
	2015	13,4±1,30 (11,1–16,0)	3,7±0,41 (3,0–4,4)	86,9
5	2014	12,4±1,91 (9,4–15,5)	2,8±0,43 (2,1–3,9)	91,4
6	2015	12,5±1,19 (10,7–14,2)	2,7±0,40 (2,0–3,1)	62,0
	2016	11,8±1,15 (9,8–13,7)	3,5±0,39 (2,7–4,2)	61,0
7	2016	14,1±1,89 (11,7–16,7)	3,6±0,38 (3,0–4,0)	47,3
8	2016	12,7±1,04 (10,9–14,4)	3,2±0,29 (2,6–3,6)	75,0

Плод *P. bifolia* в Республике Коми – 13,3±1,7 (9,4–20,2) мм длиной и 3,4±0,5 (2,0–5,3) мм шириной. На Северо-Западном Кавказе плоды этого вида крупнее – 17,9×3,8 мм [31]. Размеры коробочек изменяются по годам. Так, в трех ЦП (1, 3 и 4), изученных в 2014 и 2015 гг., размер коробочек в 2015 г. уменьшился, при этом уменьшилась и доля завязавшихся плодов (табл. 5). Это может быть связано с температурным режимом августа, когда происходит созревание семян – в 2015 г. он был более холодным, чем в предыдущем году (см. табл. 2). Если рассматривать размеры плодов в один год изучения в разных местообитаниях, то они также отличались. Более крупные коробочки отмечены в ЦП со сфагновых типов лесных сообществ, в более сухих лишайниковых и зеленомошных сообществах коробочки этого вида мельче (см. табл. 5). Например, в 2015 г. изучены коробочки в четырех ЦП (двух – сфагнового типа (ЦП 1, 4) и двух – зеленомошного (ЦП 3, 6)), в первых размер коробочек составил 13,0–13,4×3,2–3,7 мм, во вторых – 12,5×2,7–3,0 мм.

Семена *P. bifolia* – темно-коричневого цвета. Форма семян – сильно вытянутая удлинённая веретеновидная (индекс семени 5,0) (рис. 1). Их длина в Республике Коми составляет 0,66±0,08 (0,35–0,85) мм, ширина – 0,13±0,19 (0,08–0,19) мм. Для Мурманской области приведены подобные параметры

семян [32]. В Европе [33], на Кавказе [31] и в Пермском крае [34] семена *P. bifolia* крупнее:  $0,8-0,9 \times 0,15-0,25$ ;  $0,89 \times 0,23$  и  $0,89 \times 0,15$  мм соответственно, т.е. на севере семена этого вида мельче, чем в центре ареала. Зародыш семян *P. bifolia* – удлиненной формы (индекс зародыша – 1,7), в регионе его длина составляет  $0,18 \pm 0,02$  ( $0,10-0,25$ ) мм, ширина –  $0,11 \pm 0,15$  ( $0,06-0,16$ ) мм. В Мурманской области зародыш семян этого вида несколько мельче –  $0,16 \times 0,10$  мм [32], на Кавказе [31] – крупнее ( $0,23 \times 0,16$  мм). В семени содержится 65,6% (от 57 до 80%) пустого воздушного пространства.



Рис. 1. Семена *Platanthera bifolia* в Республике Коми (фото Д.В. Кириллова)  
[Fig. 1. *Platanthera bifolia* seeds in the Komi Republic. Photo by DV Kirillov]

Выявлено влияние погодных условий на размер семян этого вида. Семена в трех ЦП с Вычегодско-Мезенской равнины (ЦП 1, 3 и 4) изучены в 2014–2015 гг. В 2015 г. объем семян и зародышей во всех ЦП уменьшился (табл. 6, 7). Эту же картину мы наблюдали и у семян другого представителя сем. Orchidaceae – *Cypripedium guttatum* Sw. – в популяциях с Вычегодско-Мезенской равнины. Начало июля (время цветения) и август (время созревания плодов) этого года были холодными (табл. 2). Лето 2016 г. было жарким, в ЦП 6 объем семян и зародышей увеличился по сравнению с предыдущим годом. Размеры семян, собранных в один сезон в различных местообитаниях, также отличались. Наиболее крупные семена обнаружены у растений, произрастающих в сфагновых типах леса (табл. 6, 7).

Доля полноценных семян в коробочке *P. bifolia* в регионе составляет 78,5% (40,4–88,7%). А.И. Широков с соавт. [35], проводившие исследования в Нижегородской области, относят *P. bifolia* к видам, регулярно образующим полноценные семена (на 90–100%). На северной границе ареала не-полноценных семян в популяциях этого вида больше, что, вероятно, связано с менее благоприятными условиями для развития и перекрестного опыления особей. Наименьшее число полноценных семян отмечено в ЦП 6 и 7 в 2016 г. (табл. 6, 7).

Т а б л и ц а 6 [Table 6]

**Морфометрическая характеристика семян *Platanthera bifolia*  
в Республике Коми в 2010–2011 и 2014 гг.  
[Morphometric characteristics of *Platanthera bifolia* seeds in the Komi Republic  
in 2010-2011 and 2014]**

№ ЦП [№ CP]	Год [Year]	Семя [Seed]				AS, %	ПС, % [SE, %]
		Длина, мм [Length, mm]	Ширина, мм [Width, mm]	Индекс семени [Seed index]	Объем семени, ×10 <sup>-3</sup> мм <sup>3</sup> [Volume of seed, ×10 <sup>-3</sup> mm <sup>3</sup> ]		
		M±SD (Lim)	M±SD (Lim)				
1	2010	0,64±0,079 (0,45–0,85)	0,14±0,017 (0,10–0,18)	4,78	3,23	65,3	79,2
	2011	0,63±0,085 (0,48–0,78)	0,13±0,019 (0,10–0,17)	4,78	2,79	66,3	83,5
2	2011	0,57±0,046 (0,45–0,65)**	0,13±0,022 (0,08–0,18)	4,65	2,52	80,0	87,9
1	2014	0,70±0,070 (0,58–0,83)	0,14±0,016 (0,11–0,17)	5,04	3,58	68,3	88,7
3	2014	0,66±0,074 (0,50–0,80)*	0,14±0,018 (0,09–0,17)	4,82	3,27	69,8	85,0
4	2014	0,73±0,064 (0,53–0,84)*	0,15±0,016 (0,11–0,18)**	4,89	4,34	68,6	83,6
5	2014	0,69±0,072 (0,55–0,80)*	0,14±0,016 (0,10–0,17)**	4,95	3,53	67,8	76,9
Зародыш [Embryo]							
№ ЦП [№ CP]	Год [Year]	Длина, мм [Length, mm]	Ширина, мм [Width, mm]	Индекс зародыша [Embryo index]	Объем зародыша, ×10 <sup>-3</sup> мм <sup>3</sup> [Volume of embryo, ×10 <sup>-3</sup> mm <sup>3</sup> ]		
1	2010	0,18±0,016 (0,14–0,21)	0,11±0,013 (0,08–0,14)	1,65	1,14		
	2011	0,18±0,021 (0,13–0,23)	0,10±0,016 (0,07–0,14)*	1,83**	0,94		
2	2011	0,15±0,019 (0,11–0,19)*	0,08±0,014 (0,06–0,12)*	1,86	0,50		
1	2014	0,20±0,017 (0,15–0,22)	0,10±0,011 (0,08–0,13)	1,89	1,14		
3	2014	0,18±0,024 (0,12–0,22)**	0,10±0,014 (0,07–0,13)	1,73*	0,99		
4	2014	0,19±0,020 (0,15–0,23)**	0,12±0,015 (0,08–0,15)**	1,69	1,37		
5	2014	0,18±0,025 (0,12–0,23)*	0,11±0,013 (0,08–0,13)*	1,71	1,14		

*Примечание.* Здесь и в табл. 7: АС – доля пустого воздушного пространства в семени, ПС – доля полноценных семян. \* $p < 0,05$ ; \*\* $p < 0,01$ .

[Note. AS - Portion of empty air space in the seed, SE - the percentage of seeds with embryo. \* $p < 0.05$ ; \*\* $p < 0.01$ ].

Т а б л и ц а 7 [Table 7]

**Морфометрическая характеристика семян *Platanthera bifolia*  
в Республике Коми в 2015–2016 гг.**

**[Morphometric characteristics of *Platanthera bifolia* seeds in the Komi Republic in 2015-2016]**

№ ЦП [№ CP]	Год [Year]	Семя [Seed]				AS, %	ПС, % [SE, %]
		Длина, мм [Length, mm]	Ширина, мм [Width, mm]	Индекс семени [Seed index]	Объем семени, ×10 <sup>-3</sup> мм <sup>3</sup> [Volume of seed, ×10 <sup>-3</sup> mm <sup>3</sup> ]		
		M±SD (Lim)	M±SD (Lim)				
1	2015	0,70±0,068 (0,48–0,83)	0,13±0,013 (0,10–0,17)	5,25	3,10	63,2	88,1
3	2015	0,72±0,068 (0,57–0,83)	0,12±0,015 (0,10–0,16)**	5,88*	2,71	65,3	88,7
4	2015	0,63±0,108 (0,35–0,83)*	0,13±0,016 (0,08–0,16)	4,93*	2,79	59,1	84,7
6	2015	0,61±0,058 (0,48–0,71)	0,12±0,011 (0,09–0,14)**	5,27	2,30	63,6	73,1
	2016	0,65±0,086 (0,39–0,83)*	0,14±0,018 (0,11–0,19)**	4,68*	3,33	57,1	40,4
7	2016	0,73±0,063 (0,59–0,85)*	0,15±0,017 (0,10–0,18)	5,05*	4,30	64,9	53,2
8	2016	0,64±0,048 (0,54–0,75)*	0,13±0,016 (0,09–0,17)*	4,96	2,83	59,7	86,0
Зародыш [Embryo]							
№ ЦП [№ CP]	Год [Year]	Длина, мм [Length, mm]	Ширина, мм [Width, mm]	Индекс зародыша [Embryo index]	Объем зародыша, ×10 <sup>-3</sup> мм <sup>3</sup> [Volume of embryo, ×10 <sup>-3</sup> mm <sup>3</sup> ]		
1	2015	0,18±0,022 (0,13–0,22)	0,11±0,011 (0,08–0,12)	1,66		1,14	
3	2015	0,18±0,025 (0,10–0,23)	0,10±0,011 (0,08–0,13)	1,79*		0,94	
4	2015	0,18±0,028 (0,10–0,23)	0,11±0,015 (0,08–0,16)	1,68		1,14	
6	2015	0,16±0,019 (0,12–0,21)*	0,10±0,009 (0,08–0,12)*	1,64		0,84	
	2016	0,19±0,017 (0,16–0,22)**	0,12±0,011 (0,09–0,14)**	1,62		1,43	
7	2016	0,20±0,018 (0,16–0,25)**	0,12±0,012 (0,09–0,14)	1,72*		1,51	
8	2016	0,18±0,018 (0,14–0,21)**	0,11±0,012 (0,08–0,13)**	1,68		1,14	

*Примечание.* Обозначение признаков см. в табл. 6. \*p < 0,05; \*\*p < 0,01.

[Note. Symbols are the same as in Table 6. \*p < 0.05; \*\*p < 0.01].

Т а б л и ц а 8 [Table 8]

**Семенная продуктивность *Platanthera bifolia* в Республике Коми**  
**[Seed productivity of *Platanthera bifolia* in the Komi Republic]**

№ ЦП [№ CP]	Год [Year]	Среднее число цветков, шт. [Average number of flowers, pcs.]	Число семян в одном плоде, шт. [Number of seeds in one fruit, pcs.]			Среднее число полнценных семян в плоде, шт. [Average number of seeds with embryo in the fruit, pcs.]	УПСП, шт. [CPSP, pcs.]	УРСП, шт. [CRSP, pcs.]	РСП, шт. [RSP, pcs.]	Урожай семян, шт./м <sup>2</sup> [Seed yield, pcs./m <sup>2</sup> ]
			среднее [mean]	min	max					
1	2010	–	5 405	3 705	8 508	4 281	–	–	–	–
	2011	18	5 751	4 459	8 033	4 802	104 093,1	101 074,4	84 397,4	42 199
	2014	18	5 633	4 820	6 964	4 996	101 957,3	97 063,3	86 095,7	–
	2015	14	4 769	3 471	6 776	4 202	65 812,2	50 741,2	44 703,1	–
3	2014	14	4 255	2 893	6 499	3 617	61 697,5	51 579,1	43 842,8	–
	2015	13	4 098	3 485	5 662	3 635	54 093,6	38 514,6	34 162,2	–
4	2014	18	5 784	3 837	7 046	4 835	105 268,8	101 058,0	84 484,1	168 968
	2015	15	6 447	2 601	10 174	5 461	94 770,9	82 355,9	69 755,3	–
6	2015	17	3 329	1 960	4 859	2 433	55 594,3	34 468,5	25 196,5	11 086

**Примечание:** УПСП – условно-потенциальная семенная продуктивность (число семян в коробочке × число цветков на генеративном побеге (среднее для ЦП)); УРСП – условно-реальная семенная продуктивность (число семян в коробочке × число цветков на генеративном побеге (среднее для ЦП) × процент плодотворности ЦП)/100); РСП – реальная семенная продуктивность (число полнценных семян в коробочке × число цветков на генеративном побеге (среднее для ЦП) × процент плодотворности ЦП)/100). Прочерк означает отсутствие данных.  
 [Note: CPSP - Conditionally Potential Seed Productivity (average number of seeds in one fruit × average number of flowers); CRSP - Conditionally Real Seed Productivity (average number of seeds in one fruit × average number of flowers × fruit set)/100); RSP - Real Seed Productivity (average number of seed with embryo in the fruit × average number of flowers × fruit set)/100). “–” no data].

Коробочка *P. bifolia* в Республике Коми содержит в среднем 5 189 семян (минимально – 1 960 шт., максимально – 10 174 шт.). В Московской области [36] этот показатель близок к полученному нами – 5 384 шт. На Северо-Западном Кавказе [31], в Мурманской [37] и Тверской [38] областях в коробочке этого вида содержится меньшее среднее количество семян – 3 165, 2 671 и 3 831 шт. соответственно. На материале из Венгрии известны более высокие значения – 6 262–6 440 шт. [39]. Данный показатель изменяется в зависимости от местообитания и года исследования (табл. 8). Так, у растений со сфагновых типов местообитаний (ЦП 1, 4) семян в коробочке содержится больше, чем с зеленомошных (ЦП 3, 6). Анализ полученных нами данных показал, что число семян в коробочке коррелирует с размерами плода, в большей степени с длиной.

Число полноценных семян в коробочке *P. bifolia* в регионе составляет 4 251 семян (2 433–5 461 шт.). Это довольно высокий показатель, в других частях ареала вида он ниже. Например, в Крыму [40] в коробочке этого вида содержится в среднем 3 971 полноценное семя, в Тверской области [38] – 3 655 шт., а на Северо-Западном Кавказе – 2 896 шт. [31].

Средний показатель условно-потенциальной семенной продуктивности (семенной продуктивности в случае 100%-ного опыления цветков) *P. bifolia* в Республике Коми составил 80,4 тыс. шт. (минимально – 54,1 тыс. семян, максимально – 105,3 тыс.). Средний показатель условно-реальной семенной продуктивности генеративной особи – 69,6 тыс. шт. (34,5–101,1 тыс. шт.). Для Центральной Европы известно значение – 77,3 тыс. семян [30]. Средний показатель реальной семенной продуктивности генеративной особи *P. bifolia* в Республике Коми довольно высокий – 59 079 шт. В других частях ареала он ниже: например, для Тверской области [38] он составил 36 532 шт., для Северо-Западного Кавказа [31] – 19 823 шт.

Можно заключить, что на северной границе ареала, где существуют ограничения репродуктивного процесса (короткий вегетационный период, низкое качество семян и т.д.), у *P. bifolia* существует дополнительное приспособление для максимальной реализации семенного возобновления – увеличение числа семян в коробочке. Вероятно, это общая стратегия Орхидных для компенсации проблем с семенным возобновлением. Так, увеличение семян в коробочке отмечено у безнектарных видов орхидей для компенсации более низкой эффективности опыления по сравнению с нектароносными Орхидными [30], а также у некоторых тропических орхидей, характеризующихся очень низкой плодозавязываемостью [41].

Урожай семян определяли умножением показателя реальной семенной продуктивности на среднее число генеративных особей на 1 м<sup>2</sup>. Он составил в разных ЦП от 11,1 тыс. до 169 тыс. семян на 1 м<sup>2</sup> (см. табл. 8). Несмотря на то, что образуется такое огромное количество семян, прорастает лишь малая их часть, так как для дальнейшего развития им необходима встреча с мицелием совместимого микобионта. Поэтому большая часть проростков

погибает еще на стадии протокорма. Семена этого вида не имеют периода покоя и прорастают сразу, попав в почву, поэтому не могут образовывать банк семян в почве [42]. Для *P. bifolia* характерны волны возобновления, причиной которых является чередование благоприятных и неблагоприятных периодов для выживания протокормов в почве [43]. Ювенильные растения отмечены во всех обследованных нами ЦП вида в регионе, но максимальное их количество зафиксировано во влажных лесных сообществах, где складываются наиболее благоприятные условия для семенного возобновления вида, выше эффективность опыления и семенная продуктивность.

### Заключение

Исследования репродуктивной биологии *Platanthera bifolia* (L.) Rich. на территории Республики Коми выявили, что ограничения в воспроизводстве, существующие на северной границе ареала вида (более низкое качество семян, короткий вегетационный период и др.), компенсируются образованием большего числа семян в коробочках при общем уменьшении их размера и габитуса всего растения. Семенная продуктивность вида высокая по сравнению с более южными частями ареала вида, одна коробочка содержит в среднем 5 189 семян, средний показатель реальной семенной продуктивности генеративной особи – 59 079 шт. Наилучшие условия для реализации семенного возобновления на территории региона складываются во влажных (сфагновых) лесных сообществах.

### Литература

1. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / отв. ред. Н.В. Бардунов, С.В. Новиков. М. : Тов. науч. изд. КМК, 2008. 855 с.
2. Блинова И.В. Особенности опыления орхидных в северных широтах // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2008. Т. 113, вып. 1. С. 39–47.
3. Arditti J., Ghani A.K.A. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications // New Phytol. 2000. № 145. PP. 367–421. doi: 10.1111/nph.12500
4. Блинова И.В. Оценка репродуктивного успеха орхидных за Полярным кругом // Вестник Тверского государственного университета. Сер. Биология и экология. 2009. № 12. С. 76–83.
5. Красная книга Республики Коми / отв. ред. А.И. Таскаев. Сыктывкар : Ин-т биологии Коми НЦ УрО РАН, 2009. 791 с.
6. Maad J. Phenotypic selection in hawkmoth-pollinated *Platanthera bifolia*: targets and fitness surfaces // Evolution. 2000. № 54. PP. 112–123. doi: 10.1111/j.0014-3820.2000.tb00012.x
7. Стецук Н.П. Экологические особенности *Platanthera bifolia* (L.) Rich. на территории Южного Приуралья // Вестник Оренбургского университета. 2010. № 6(112). С. 34–37.
8. Blinova I.V. Why does *Platanthera bifolia* (L.) Rich (Orchidaceae) have only one green leaf in the Extreme North // Journal Eur. Orch. 2002. № 34 (1). PP. 19–34.
9. Brzosko E. The dynamics of island populations of *Platanthera bifolia* in the Biebrza National Park (NE Poland) // Ann. Bot. Fennici. 2003. № 40. PP. 243–253.



10. Фардеева М.Г. Жизненность и многолетняя динамика популяций *Platanthera bifolia* (L.) Rich // Вестник Удмуртского университета. 2013. № 4. С. 57–65.
11. Мартыненко В.А. Сем. Orchidaceae Juss. – Ятрышниковые // Флора Северо-Востока европейской части СССР. Л. : Наука, 1976. Т. 2. С. 118–133.
12. Nilsson L.A. Processes of isolation and introgressive interplay between *Platanthera bifolia* (L.) Rich and *P. chlorantha* (Custer) Reichb. (Orchidaceae) // Botanical Journal of the Linnean Society. 1983. № 87. PP. 325–350. doi: 10.1111/j.1095-8339.1983.tb00997.x
13. Nilsson L.A. Characteristics and distribution of intermediates between *Platanthera bifolia* and *P. chlorantha* (Orchidaceae) // Nordic Journal of Botany. 1985. № 5. PP. 407–419. doi: 10.1111/j.1756-1051.1985.tb01670.x
14. Dyková D. Ekologie středoevropských orchidejí. České Budějovice : Kopp, 2003. 115 p.
15. Boberg E., Alexandersson R., Jonsson M., Maad J., Ågren J., Nilsson L.A. Pollinator shifts and the evolution of spur length in the moth-pollinated orchid *Platanthera bifolia* // Annals of botany. 2014. № 113. PP. 267–275. doi: 10.1093/aob/mct217
16. Dressler R.L. Phylogeny and classification of the orchid family. Portland, OR : Dioscorides Press, 1993. 278 p.
17. 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* // Amer. J. Bot. 1979. Vol. 66, № 10. PP. 1128–1137.
18. Healey P.L., Michaud J.D., Arditti J. Morphometry of Orchid Seeds. III. Native California and Related Species of *Goodyera*, *Piperia*, *Platanthera* and *Spiranthes* // Amer. J. Bot. 1980. Vol. 67, № 4. PP. 508–518.
19. 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
20. Ходачек Е.А. Семенная продуктивность арктических растений в фитоценозах Западного Таймыра // Ботанический журнал. 1970. Т. 55, № 7. С. 995–1009.
21. Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботанический журнал. 1974. Т. 59, № 6. С. 826–831.
22. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблемы. М. : Наука, 1981. 96 с.
23. 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.
24. Кириллова И.А. Орхидные Печоро-Илычского заповедника (Северный Урал). Сыктывкар, 2010. 144 с. doi: 10.13140/2.1.3841.1848
25. Boberg E., Ågren J. Despite their apparent integration, spur length but not perianth size affects reproductive success in the moth-pollinated orchid *Platanthera bifolia* // Functional Ecology. 2009. № 23. PP. 1022–1028. doi: 10.1111/j.1365-2435.2009.01595.x
26. Tollsten L., Bergström L.G. Fragrance chemotypes of *Platanthera* (Orchidaceae) – the result of adaptation to pollinating moths? // Nordic Journal of Botany. 1993. №. 13. PP. 607–613. doi: 10.1111/j.1756-1051.1993.tb00105.x
27. Bateman R.M., Sexton R. Is spur length of *Platanthera* species in the British Isles adaptively optimized or an evolutionary red herring? // Watsonia. 2008. № 27. PP. 1–21.
28. Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В. Орхидные России (биология, экология и охрана). М. : Тов. науч. изд. КМК, 2014. 437 с.
29. Claessens J., Kleynen J. The Flower of the European Orchid. Form and Function. Netherlands : Voerendaal, 2011. 439 p.
30. 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. 2015. Vol. 104. PP. 343–351. doi: 10.1111/1365-2745.12511

31. Перебора Е.А. Семенная продуктивность орхидных (Orchidaceae) в условиях Северо-Западного Кавказа // Экологический вестник Северного Кавказа. 2005. № 2. С. 120–127.
32. Gamarra R., Herrera I., Ortunez E. Seed micromorphology supports the splitting of *Limnorchis* from *Platanthera* (Orchidaceae) // Nordic Journal of Botany. 2008. Vol. 26, № 1–2. PP. 61–65. doi: 10.1111/j.1756-1051.2008.00135.x
33. Bojnansky V., Fargasova A. Atlas of seeds and fruits of Central and East-European Flora : The Carpathian Mountains Region. Springer, 2007. 1046 p.
34. Шибанова Н.Л., Долгих Я.В. Морфометрическая характеристика семян и реальная семенная продуктивность редких видов орхидных Предуралья // Вестник Пермского университета. 2010. Вып. 2. С. 4–6.
35. Широков А.И., Крюков Л.А., Коломейцева Г.Л. Морфометрический анализ семян некоторых видов орхидных Нижегородской области // Вестник Тверского государственного университета. Сер. Биология и экология. 2007. Вып. 4, № 8 (36). С. 205–208.
36. Царевская Н.Г. Любка двулистная // Биологическая флора Московской области. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1975. Вып. 2. С. 11–17.
37. Willems J.H., Blinova I., Tromp K. Intraspecific variation in Orchid populations in two different climatic Areas in Europe: Murmansk Region and the Netherlands. II. Population fitness // Jour. Eur. Orch. 2003. № 35 (2). PP. 327–342.
38. 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.
39. Vojtkó A.E., Sonkoly J., Lukács B.A., Molnár V.A. Factors affecting reproductive success in three entomophilous orchid species in Hungary // Acta Biologica Hungarica. 2015. № 66 (2). PP. 231–241. doi: 10.1556/018.66.2015.2.9
40. Кучер Е.Н. Потенциальная семенная продуктивность крымских орхидей из родов *Dactylorhiza* Nevski и *Platanthera* Rich и метод оценки эффективности их опыления // Ученые записки Симферопольского государственного университета. 1998. № 5 (44). С. 18–24.
41. Neiland M., Wilcock C. Fruit set, nectar reward and rarity in the Orchidaceae // Amer. J. Bot. 1998. Vol. 85, № 12. PP. 1657–1671.
42. Куликов П.В., Филиппов Е.Г. Репродуктивная стратегия орхидных умеренной зоны // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб. : Мир и семья, 2000. Т. 3: Системы репродукции. С. 510–513.
43. Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В., Никитина С.В. Особенности структуры ценопопуляций видов семейства орхидных // Популяционная экология растений. М., 1987. С. 147–150.

Поступила в редакцию 01.12.2016 г.; повторно 22.02.2017 г.;  
принята 30.03.2017 г.; опубликована 15.06.2017 г.

**Авторский коллектив:**

**Кириллова Ирина Анатольевна** – канд. биол. наук, н.с. отдела флоры и растительности Севера Института биологии Коми НЦ УрО РАН (Россия, 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28).  
E-mail: kirillova\_orchid@mail.ru

**Кириллов Дмитрий Валерьевич** – канд. биол. наук, н.с. лаборатории компьютерных технологий и моделирования Института биологии Коми НЦ УрО РАН (Россия, 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28).  
E-mail: kirdimka@mail.ru

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  
In Russian, English summary

Irina A. Kirillova, Dmitriy V. Kirillov

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

### **Reproductive biology of *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) on its northern distribution border (The Komi Republic)**

Species from the Orchidaceae family due to their biological features are one of the most vulnerable components in vegetation of the boreal zone. The aim of our research was to study reproduction biology of *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) in the Komi Republic where its northern distribution area border is located.

We carried out investigations during 2000-2016 in the area of the Mezen-Vychegda plain and the Northern Urals. We studied 11 coenopopulations (CP) of the species (See Table 1). To study morphometric characteristics of plants we considered their height, the length of inflorescence, as well as the number and the size of leaves and flowers. We analyzed up to 30 generative individuals in each CP. Light microscope LOMO MSP-2 (4.5x zoom) with 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 ration of these parameters, seed value, embryo value and seed air space value. 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 (2015). Average daily air temperatures in summer in the given habitats in different years of study are shown in Table 2. We studied fruit set, seed productivity and seed morphometry in 8 CP of the species (CP 1-8) in 2010-2016 (See Tables 3-4).

We established that effectiveness of pollination in the Komi Republic (79.5%) corresponds to the average for the area. Fruit set depends on weather conditions of the vegetation season and specific phytocoenosis (See Table 5). Fruits (11.8-15.0 mm long and 2.7-3.9 mm wide) and seeds (0.66×0.13 mm) (See Fig. 1) of *P. bifolia* were smaller in the model region than in other parts of the species distribution area. We revealed influence of weather and habitat on the seed and embryo values; they were smaller in more severe conditions (See Table 6-7). Seed quality was lower in the northern distribution area border (78.5%) in comparison with the centre of the area. Seed productivity was high (See Table 8); one seed capsule contains, on average, 5189 seeds; real seed productivity of the individual plant - 59079 seeds. Seed yield varied in different coenopopulations from 11.1 to 169 thousand seeds per 1 m<sup>2</sup>. Reproduction limiting on the northern area border (lower seed quality, short vegetation period etc.) is balanced by higher seed production in capsules, whereas their size and plant habitus decrease. In the Komi Republic, the best conditions to realize seed reproduction were found in wet sphagnum forests.

*The article contains 1 Figure, 8 Tables, 43 References.*

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

**Funding:** This work was supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grant No 16-44-110167 p\_a).

### **References**

1. *Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (rasteniya i griby)* [The Red Data Book of the Russian Federation (Plants and Fungi)]. Bardunov NV and Novikov VS, editors. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2008. 855 p. In Russian

2. Blinova IV. Orchid pollination in Northern latitudes. *Byulleten Moskovskogo Obshchestva Ispytateley Prirody. Otdel biologicheskoy – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 2008;113(1):39-47. In Russian
3. Arditti J, Ghani AKA. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications. *New Phytol*. 2000;145:367-421.
4. Blinova IV. The estimation of reproductive success in orchid species north of the Arctic circle in Europe. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Biologiya i ekologiya – Gerald of Tver State University. Series: Biology and Ecology*. 2009;12:76-83. In Russian
5. *Krasnaya kniga Respubliki Komi* [The Red Data Book of the Komi Republic]. Taskaev AI, editor. Syktyvkar: Institute of Biology of Komi SC UB RAS; 2009. 791 p. In Russian
6. Maad J. Phenotypic selection in hawkmoth-pollinated *Platanthera bifolia*: targets and fitness surfaces. *Evolution*. 2000;54:112-123. doi: [10.1111/j.0014-3820.2000.tb00012.x](https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2000.tb00012.x)
7. Stecuk NP. Ecological features of *Platanthera bifolia* (L.) Rich. on the territory of the south Preural. *Vestnik Orenburgskogo universiteta – Vestnik of the Orenburg State University*. 2010;6(112):34-37. In Russian
8. Blinova IV. Why does *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) have only one green leaf in the Extreme North. *Journal Eur. Orch.* 2002;34(1):19-34.
9. Brzosko E. The dynamics of island populations of *Platanthera bifolia* in the Biebrza National Park (NE Poland). *Ann. Bot. Fennici*. 2003;40:243-253.
10. Fardeeva MB. Vitality and long-term population dynamics of *Platanthera bifolia* (L.) Rich. *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Seriya «Biologiya. Nauki o Zemle» – The Bulletin of Udmurt University. Biology. Earth Science*. 2013;4:57-65. In Russian
11. Martynenko VA. Semeystvo Orchidaceae Juss. – Jatryshnikovye [The family Orchidaceae Juss.]. In: *Flora Severo-Vostoka evropeyskoy chasti SSSR* [Flora of the northeast of the USSR European part]. Vol. 2. Tolmatchev AI, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1976. pp. 118-133. In Russian
12. Nilsson LA. Processes of isolation and introgressive interplay between *Platanthera bifolia* (L.) Rich and *P. chlorantha* (Custer) Reichb. (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*. 1983;87:325-350. doi: [10.1111/j.1095-8339.1983.tb00997.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1983.tb00997.x)
13. Nilsson LA. Characteristics and distribution of intermediates between *Platanthera bifolia* and *P. chlorantha* (Orchidaceae). *Nordic Journal of Botany*. 1985;5:407-419. doi: [10.1111/j.1756-1051.1985.tb01670.x](https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1985.tb01670.x)
14. Dyková D. Ekologie středoevropských orchidejí. České Budějovice: Kopp; 2003. 115 p. In Czech
15. Boberg E, Alexandersson R, Jonsson M, Maad J, Ågren J, Nilsson LA. Pollinator shifts and the evolution of spur length in the moth-pollinated orchid *Platanthera bifolia*. *Annals of Botany*. 2014;113:267-275. doi: [10.1093/aob/mct217](https://doi.org/10.1093/aob/mct217)
16. Dressler RL. Phylogeny and classification of the orchid family. Portland, Oregon: Dioscorides Press; 1993. 278 p.
17. Arditti J, Michaud JD, Healey PL. Morphometry of orchid seeds. I. Paphiopedilum and native California and related species of *Calypso*, *Cephalanthera*, *Corallorhiza* and *Epipactis*. *Amer. J. Bot.* 1979;66(10):1128-1137.
18. Healey PL, Michaud JD, Arditti J. Morphometry of Orchid Seeds. III. Native California and Related Species of *Goodyera*, *Piperia*, *Platanthera* and *Spiranthes*. *Amer. J. Bot.* 1980;67(4):508-518
19. 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)
20. Khodachek EA. Semennaya produktivnost' arkticheskikh rasteniy v fitotsenozakh Zapadnogo Taymyra [Seed productivity of Arctic plants in phytocenoses of the Western Taymyr]. *Botanicheskij zhurnal – Botanical Journal*. 1970;55(7):995-1009. In Russian

21. Vaynagiyy IV. O metodike izucheniya semennoy produktivnosti rasteniy [On the methods of studying seed productivity of plants]. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal*. 1974;59(6):826-831. In Russian
22. Levina RE. Reproductivnaya biologiya semennykh rasteniy. Obzor problemy [Reproductive Biology of Seed Plants]. Moscow: Nauka Publ.; 1981. 96 p. In Russian
23. Rabotnov TA. The method of studying the seed reproduction of herbaceous plants in communities. In: *Polevaya geobotanika* [Field Geobotany]. Vol. 2. Lavrenko EM and Korchagin AA, editor. Moscow: Academy of Sciences of the USSR Press; 1960. pp. 20-40. In Russian
24. Kirillova IA. Orkhidnye Pechoro-Ilychskogo zapovednika (Severnnyy Ural) [Orchids of the Pechora-Ilychsky reserve (Northern Urals)]. Syktyvkar: Institute of Biology of Komi SC UB RAS; 2010. 144 p. In Russian. doi: [10.13140/2.1.3841.1848](https://doi.org/10.13140/2.1.3841.1848)
25. Boberg E, Ågren J. Despite their apparent integration, spur length but not perianth size affects reproductive success in the moth-pollinated orchid *Platanthera bifolia*. *Functional Ecology*. 2009;23:1022-1028. doi: [10.1111/j.1365-2435.2009.01595.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01595.x)
26. Tollsten L, Bergström LG. Fragrance chemotypes of *Platanthera* (Orchidaceae) – the result of adaptation to pollinating moths? *Nordic Journal of Botany*. 1993;13:607-613. doi: [10.1111/j.1756-1051.1993.tb00105.x](https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1993.tb00105.x)
27. Bateman RM, Sexton R. Is spur length of *Platanthera* species in the British Isles adaptively optimized or an evolutionary red herring? *Watsonia*. 2008;27:1-21.
28. Vakhrameeva MG, Varlygina TI, Tatarenko IV. Orkhidnye Rossii (biologiya, ekologiya i okhrana) [Orchids of Russia (biology, ecology and protection)]. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2014. 437 p. In Russian
29. Claessens J, Kleynen J. The Flower of the European Orchid. Form and Function. Netherlands: Voerendaal; 2011. 439 p.
30. 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. *Journal of Ecology*. 2015;104:343-351. doi: [10.1111/1365-2745.12511](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12511)
31. Perebora EA. The Orchids (Orchidaceae) seed productivity under conditions of the Northwestern Caucasus. *Ekologicheskii vestnik Severnogo Kavkaza – The North Caucasus Ecological Herald*. 2005;2:120-127. In Russian
32. Gamarra R, Herrera I, Ortunez E. Seed micromorphology supports the splitting of *Limnorchis* from *Platanthera* (Orchidaceae). *Nordic Journal of Botany*. 2008;26(1-2):61-65. doi: [10.1111/j.1756-1051.2008.00135.x](https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2008.00135.x)
33. Bojňanský V, Fargašová A. Atlas of seeds and fruits of Central and East-European Flora: The Carpathian Mountains Region. Dordrecht: Springer Science & Business Media; 2007. 1046 p.
34. Shibanova NL, Dolgych YaV. The morphometric characteristic of seeds and real seed production of rare species Orchidaceae of Preduralie. *Vestnik Permskogo Universiteta. Seriya biologiya – Bulletin of Perm University. Biology*. 2010;2:4-6. In Russian
35. Shirokov AI, Kryukov LA, Kolomeitseva GL. Morphometrical analysis of seeds diversity of Orchid species in the Nizhny Novgorod region. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Biologiya i ekologiya – Herald of Tver State University. Series: Biology and Ecology*. 2007;4(8):205-208. In Russian
36. Tsarevskaya NG. Lyubka dvulistnaya [*Platanthera bifolia*]. In: *Biologicheskaya flora Moskovskoy oblasti* [Biological Flora of Moscow oblast]. Vol. 2. Rabotnov TA, editor. Moscow: Moscow State University Publ.; 1975; pp. 11-17. In Russian
37. Willems JH, Blinova I, Tromp K. Intraspecific variation in Orchid populations in two different climatic Areas in Europe: Murmansk Region and the Netherlands. II. Population fitness. *Jour. Eur. Orch.* 2003;35(2):327-342.

38. 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: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2011. 456-461 pp. In Russian
39. Vojtkó AE, Sonkoly J, Lukács BA, Molnár VA. Factors affecting reproductive success in three entomophilous orchid species in Hungary. *Acta Biologica Hungarica*. 2015;66(2):231-241. doi: [10.1556/018.66.2015.2.9](https://doi.org/10.1556/018.66.2015.2.9)
40. Kucher EN. Potentsial'naya semennaya produktivnost' krymskikh orkhidey iz rodov *Dactylorhiza* Nevski i *Platanthera* Rich i metod otsenki effektivnosti ikh opyleniya [Potential seed productivity of the Crimean orchids from the *Dactylorhiza* Nevski and *Platanthera* Rich and the method for assessing the effectiveness of their pollination]. *Uchenye zapiski Simferopol'skogo gosudarstvennogo universiteta*. 1998;5(44):18-24. In Russian
41. Neiland M, Wilcock C. Fruit set, nectar reward and rarity in the Orchidaceae. *Amer. J. Bot.* 1998;85(12):1657-1671.
42. Kulikov PV, Philippov EG. Reproductive strategy of orchids in moderate zone. In: *Embriologiya tsvetkovykh rasteniy. Terminologiya i kontseptsii. T. 3. Sistemy reproduksii* [Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 3. Reproductive systems]. St.-Petersburg: World and Family Publ.; 2000. pp. 510-513. In Russian
43. 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

*Received 01 December 2016; Revised 22 February 2017;*

*Accepted 30 March 2017; Published 15 June 2017*

#### Authors info:

**Kirillova Irina A**, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Geobotany and Comparative Floristics, Department of Flora and Vegetation of the North, Institute of Biology of Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 28 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar 167982, Russian Federation.

E-mail: [kirillova\\_orchid@mail.ru](mailto:kirillova_orchid@mail.ru)

**Kirillov Dmitriy V**, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Computer Technologies and Models, Department of Flora and Vegetation of the North, Institute of Biology of Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 28 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar 167982, Russian Federation.

E-mail: [kirdimka@mail.ru](mailto:kirdimka@mail.ru)