

БОТАНИКА

Научная статья

УДК 581.48+58.02

doi: 10.17223/19988591/63/3

Качество и изменчивость морфометрических параметров семян у *Dactylorhiza urvilleana* (Steudel) Baumann et Kuenkele (Orchidaceae)

Елена Валентиновна Андропова¹, Алина Александровна Ковалева²

^{1,2} Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0003-3918-2094>, elena_andronova@binran.ru

² AKovaleva@binran.ru

Аннотация. Приведены результаты изучения процента завязывания плодов, качества и изменчивости морфометрических параметров семян у *Dactylorhiza urvilleana* (Orchidaceae), культивируемых в условиях открытого грунта БИН РАН, в зависимости от их календарного возраста и метеорологических условий года репродукции. Сравнивались данные с 2015 по 2022 г., полученные с использованием одних и тех же растений, выращенных в культуре *in vitro* из семян репродукции 2009 г. и высаженных на постоянное место в 2014 г. Показано, что завязывание плодов при свободном опылении варьировалось от 32 до 48%. Длина семян изменялась от $490,17 \pm 6,35$ до $918,60 \pm 15,14$ мкм, ширина – от $129,73 \pm 2,93$ до $220,48 \pm 2,97$ мкм, длина зародыша – от $149,56 \pm 2,54$ до $251,42 \pm 2,15$ мкм, а ширина – от $85,25 \pm 1,70$ до $154,21 \pm 1,59$ мкм в зависимости от года репродукции. Максимальные морфометрические параметры семян наблюдались в 2015 г., а минимальные – в 2021 г. В 2015 г. отмечена максимальная (92,9%), а в 2021 г. – минимальная (43,7%) доля выполненных полноценных семян. На основе полученных данных сделан вывод о том, что на снижение размеров семян и увеличение доли нежизнеспособных семян у изучаемых растений в 2021 г. повлияла высокая температура, которая сочеталась с минимальным количеством осадков в периоды цветения и формирования плодов.

Ключевые слова: орхидные, интродукция, завязывание плодов, морфометрия семян, гетерогенность семян, факторы, снижающие качество семян

Источник финансирования: работа выполнена в рамках госзадания БИН РАН «Поливариантность морфогенетических программ развития репродуктивных структур растений, естественные и искусственные модели их реализации» (2019–2023 гг.) № 122011900036-5.

Благодарности: авторы выражают благодарность А. Пожидаеву за содействие и помощь при культивировании растений.

Для цитирования: Андропова Е.В., Ковалева А.А. Качество и изменчивость морфометрических параметров семян у *Dactylorhiza urvilleana* (Steudel) Baumann et Kuenkele (Orchidaceae) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 63. С. 43–58. doi: 10.17223/19988591/63/3

The Quality and Variability of Morphometric Parameters of Seeds in *Dactylorhiza urvilleana* (Steudel) Baumann et Kuenkele (Orchidaceae)

Elena V. Andronova¹, Alina A. Kovaleva²

^{1, 2} Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences,
St. Petersburg, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0003-3918-2094>, elena_andronova@binran.ru

² AKovaleva@binran.ru

Summary. The purpose of the study is to analyse the quality and variability of the morphometric parameters of seeds of the same group of *Dactylorhiza urvilleana* plants, depending on the increase in their calendar age and the year of reproduction.

Experimental plants grown from seed (collected in 2009) using in vitro culture. The plants were planted in a permanent place in open ground conditions in the BIN RAS in 2014. Seed studies were carried out from 2015 to 2022. The samples were a mixture of seeds (from 400 and more) from mature fruits of several plants. Morphological analysis of seeds and data documentation were performed using an Axioplan 2 MOT Microscope (Zeiss) with an AxioCam MRc 5 video camera (Zeiss) and Axio-Vision 4.8 software (Zeiss). Microsoft Office Excel 2010 and Statistica 12.0 were used for statistical data processing.

In this research, it was revealed that the percentage of fruit set in free pollination ranged from 32 to 48%. Its value in some years was higher than it was noted in the places of natural growth (24–40%). It was shown that the morphometric parameters of the seeds varied significantly in different years of reproduction: the length of the seeds varied from $490.17 \pm 6.35 \mu\text{m}$ to $918.60 \pm 15.14 \mu\text{m}$, the width from $129.73 \pm 2.93 \mu\text{m}$ to $220.48 \pm 2.97 \mu\text{m}$, embryo length from $149.56 \pm 2.54 \mu\text{m}$ to $251.42 \pm 2.15 \mu\text{m}$, and width from $85.25 \pm 1.70 \mu\text{m}$ to $154.21 \pm 1.59 \mu\text{m}$. Taking into account the literature data, it was concluded that in *D. urvilleana* from different places of growth, the length and width of the seeds change in a very wide values range – 2.6 and 2.1 times, respectively. The embryos in the present study were smaller (the length 0.33–0.85 times and the width 0.40–0.96 times) than in seeds from natural habitats in the Krasnodar Krai. However, they were larger than the embryos in the seeds of *D. urvilleana* from Turkey. The data indicate a high variability of the morphometric parameters of seeds in this species at the population level. It is shown that the sizes of seeds depend on the year of reproduction, the largest sizes were the seeds of 2015 collection, and the smallest in 2021. The share of viable seeds was maximum in 2015 and amounted to 92.9%, and the minimum in 2021 was 43.7%. Although the size of seeds decreased, and the proportion of non-viable seeds increased as the age of the plants increased, this relation cannot be considered definitively proven, since, in recent years, the weather conditions were the least favorable for the development of the studied plants. Comparison of the vegetation rhythm of *D. urvilleana* plants in open ground conditions at the BIN RAS and weather conditions (average monthly temperature and average monthly precipitation) during the years of study allows concluding that a decrease in seed size and an increase in the proportion of non-viable seeds in 2021 was influenced by high temperature which was combined with a minimum amount of precipitation during flowering and fruit formation (See Fig. 2).

The article contains 2 Figures, 2 Tables and 34 References.

Keywords: orchid, introduction, fruit set, seed morphometry, seed heterogeneity, factors that reduce seed quality

Funding: The present study was carried out within the framework of the institutional research project of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences “The diversity of morphogenetic programs of plants reproductive structures development, natural and artificial models of their realization” (2019–2023) No. 122011900036-5.

Acknowledgments: The authors express their gratitude to A. Pozhidaev for assistance in cultivating plants.

For citation: Andronova EV, Kovaleva AA. The Quality and Variability of Morphometric Parameters of Seeds in *Dactylorhiza urvilleana* (Steudel) Baumann et Kuenkele (Orchidaceae). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;63:43-58. doi: 10.17223/19988591/63/3

Введение

Репродуктивный успех вида определяет его стратегию выживания и зависит от плодовитости особей – от количества и качества производимых диаспор [1]. В качестве метода количественной оценки репродуктивного успеха конкретного вида орхидных используют такие показатели, как число завязавшихся плодов и число семян в плодах. Качество семян орхидных, т.е. их жизнеспособность, оценивают на основе морфологического анализа, а также в тесте на прорастание в культуре *in vitro*.

Как известно, в плодах орхидных формируется от сотен до нескольких тысяч мелких пылевидных семян, тем самым, для всех представителей семейства характерна высокая семенная продуктивность [2–6]. Как правило, в плодах большинства орхидных к моменту диссеминации содержится от 80 до 98% жизнеспособных семян [6–12]. Однако для небольшого числа представителей показано, что к моменту диссеминации от 50 до 100% становятся нежизнеспособными из-за гибели зародышей на ранних стадиях их развития [13–16]. Таким образом, высокая семенная продуктивность, характерная для орхидных, может сопровождаться низкой или даже нулевой реальной семенной продуктивностью из-за формирования семян низкого качества.

В агротехнологиях и ботаническом ресурсоведении, как правило, используют крупные семена, так как считается, что они наиболее жизнеспособные, а мелкие семена выбраковывают. Таким образом, размер семян имеет большое значение в семеноведении для оценки их качества. В отличие от общепринятого мнения, в случае орхидных нельзя относить к жизнеспособным только крупные семена. Как известно, у орхидных гетерогенность семян по размерам определяет их аэродинамические различия [17, 18]. Формирование в разные годы только мелких или только крупных семян может определять различную репродуктивную стратегию вида – расселение диаспор на удаленные или близкие от материнского растения территории. Изменчивость семян орхидных играет важную роль в их жизни, и ее следует учитывать при разработке методик сохранения редких видов [19, 20].

Реализация репродуктивного потенциала определяется в каждой экологической ситуации процессами, которые контролируют образование жизнеспособных семян из семянпочек, а затем формирование из них сеянцев [21]. Семенная продуктивность зависит от таких факторов, как стерильность пыльцы, аберрантные семязачатки, дефицит опылителей, нарушение оплодотворения и эмбриогенеза, метеорологические условия и т.д. [22–24]. Соотношение причин, приводящих к формированию семян низкого качества и снижению реальной семенной продуктивности, может существенно меняться в разные годы и притом неодинаково у разных видов [25]. Репродуктивный успех популяций дополнительно сопряжен с возрастным и жизненным состоянием особей [1]. Таким образом, при разработке методик семенного размножения редких видов орхидных необходимо учитывать не только изменчивость размеров семян и их жизнеспособность, но и факторы, которые их обуславливают. Цель настоящего исследования – провести анализ качества и изменчивости морфометрических параметров семян одной и той же группы растений *Dactylorhiza urvilleana*, в зависимости от увеличения их календарного возраста и погодных условий года репродукции.

Материалы и методы

D. urvilleana относится к редким видам [26]. В России в природных условиях встречается только на северном макросклоне Большого Кавказского хребта и в западной его части, на юге Краснодарского и Ставропольского краев, в Республиках Кабардино-Балкарская, Северная Осетия-Алания, Чеченская, Ингушетия, Адыгея и Дагестан. Вне России отмечен в Закавказье и в горах Юго-Западной Азии [27].

В работе исследовали семена растений *D. urvilleana*, которые были выращены из семян с использованием культуры *in vitro*. Растения находятся в условиях интродукции в северо-западном регионе России, содержатся в открытом грунте (гряды, без полива) на территории Ботанического института РАН.

В настоящем исследовании анализировались семена из плодов растений, у которых известен точный календарный возраст. Растения, которые составляли экспериментальную группу, имели одинаковый возраст, который можно вычислить от года сбора семян и от момента их проращивания в культуре *in vitro* (2009 г.), от момента высадки в почву (2011 г.) и от момента высадки на постоянное место в открытый грунт (2014 г.).

Исследования семян проводили с 2015 по 2022 г. Выборки представляли собой смесь зрелых семян из всех плодов нескольких растений (табл. 1). Морфологический анализ семян и документацию данных проводили с использованием микроскопа Axioplan-2 mot (Zeiss) с видеокамерой AxioCam MRc 5 (Zeiss) и программой AxioVision 4.8 (Zeiss). Число семян без зародыша в выборках от 400 штук и выше подсчитывали в нескольких полях зрения микроскопа (табл. 1). Анализировали среднюю длину, ширину и соотношение этих параметров у семени и у зародыша, выборки составляли более 60 штук.

Подготовительную обработку и анализ данных осуществляли в приложении Microsoft Office Excel 2010. Попарные сравнения дисперсий выборок проводили на основании двухвыборочного F-теста, сравнение средних проводили на основании двух выборочных t-тестов для одинаковых или для разных дисперсий.

Таблица 1 [Table 1]

Число особей *Dactylorhiza urvilleana*, с которых были собраны семена, число семян и число полей зрения микроскопа для анализа выборок
[Number of *Dactylorhiza urvilleana* specimens from which seeds were collected, number of seeds, and number of microscope fields for analysis of samples]

Год [Year]	Число растений, шт. [Number of plants, psc.]	Выборки при морфологическом анализе семян [Samples in the morphological analysis of seeds]				
		Общая вы- борка семян, шт. [General sample of seeds, psc.]	Без зародыша [Without embryo]			
			Число се- мян, шт. [Number of seeds, psc.]	Число полей зрения [Number of fields of view]	Число семян в одном поле зрения, шт. [Number of seeds in one field of view, psc.]	
					min	max
2015	4	736	52	16	0	17
2017	—	432	41	22	0	20
2019	10	517	152	21	6	60
2021	19	3534	1989	48	22	100
2022	34	2250	579	19	16	47

Примечание. «—» — нет данных.

[Note. «—» - no data].

Результаты исследования и обсуждение

В условиях открытого грунта БИН РАН особи *D. urvilleana* цветут в мае–июне. Число цветков в годы наблюдения было в 2015 г. $29,75 \pm 6,49$ шт.; в 2019 г. – $60,30 \pm 12,50$; в 2021 г. – $72,68 \pm 7,30$; в 2022 г. – $52,88 \pm 3,82$ шт. Завязывание плодов в 2015 г. составило $48,13 \pm 13,93$; в 2019 г. – $43,00 \pm 4,38$; в 2021 г. – $32,44 \pm 2,40$; в 2022 г. – $36,19 \pm 2,61\%$.

Согласно литературным данным, в природных местонахождениях Краснодарского края в Сочинском Причерноморье завязывание плодов у *D. urvilleana* варьировалось от $23,9 \pm 3,2$ до $37,9 \pm 4,9\%$ [28], в окрестностях Камышановой поляны (Апшеронский район) – $39,7 \pm 3,51\%$ [29], в окрестностях п. Верхнебаканская (Атакайская щель) Новороссийского района в 2009 г. – $30,6 \pm 4,0\%$, и у разных растений варьировало от 0 до 74%. В случае особей *D. urvilleana*, произрастающих на территории БИН РАН, процент завязывания плодов при свободном опылении в некоторые годы был выше, чем это отмечалось для растений в местах естественного произрастания.

Размеры семян, собранных в разные годы с одной и той же группы растений *D. urvilleana*, произрастающих на одном и том же месте, существенно различались. Их длина варьировала от $490,17 \pm 6,35$ до $918,60 \pm 15,14$ мкм, а ширина – от $129,73 \pm 2,93$ до $220,48 \pm 2,97$ мкм. Семена *D. urvilleana* в

условиях интродукции в БИН РАН имели максимальные размеры в 2015 г., а минимальные – в 2021 г. Индекс семени был минимальный в 2019 г. (табл. 2).

Согласно литературным данным, изменчивость морфометрических параметров семян у *D. urvilleana* может проявляться в довольно широком диапазоне. Так, размеры семян *D. urvilleana* в Турции составили: длина – $699,23 \pm 12,02$ мкм, ширина – $201,41 \pm 6,04$ мкм, индекс – 3,0 [30]. В окр. Камышановой поляны (Краснодарский край): длина – $860,00 \pm 3,00$ мкм, ширина – $180,00 \pm 2,00$ мкм, индекс отношения длины к ширине – 4,7 [29]. Семена растений *D. urvilleana*, собранные в 2015–2019 гг. в нескольких местонахождениях (окр. пос. Воронцовка, в заброшенном саду в верховьях р. В. Хоста, окр. пос. Красная Воля, окр. пос. Хлебороб Адлерского района) были значительно крупнее семян и из Турции, и из другого местонахождения Краснодарского края (окр. Камышановой поляны). Их длина составила $1285,00 \pm 38,37$ мкм, ширина – $277,93 \pm 7,60$ мкм, отношение длины к ширине – 4,7 [28]. В целом сравнение параметров семян показало, что длина семян может различаться в 1,5–1,8 раза, а ширина – в 1,4–1,5 раза. Эти данные согласуются с результатами исследования по другим видам орхидных, которые также иллюстрируют варьирование параметров семян в разных популяциях, а также в одних и тех же популяциях, но в разные годы репродукции [6–12, 14, 16, 31–33].

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

**Размеры зародышей и семян из плодов *Dactylorhiza urvilleana*,
собранных в разные годы**

[Embryo and seed sizes from *Dactylorhiza urvilleana* fruits collected in different years]

Год [Year]	<i>n</i>	Длина [Length] <i>M</i> ± <i>mM</i>	min	max	<i>Cv</i>	<i>n</i>	Ши- рина [Width] <i>M</i> ± <i>mM</i>	min	max	<i>Cv</i>	Индекс [Index]
Семя [Seed]											
2015	67	918,60 ±15,14	493,10	1078,30	13,49	90	211,37 ±3,70	140,84	286,32	16,63	4,3
2017	114	861,48 ±13,74	393,22	1195,80	17,03	187	220,48 ±2,97	106,23	323,32	18,42	3,9
2019	299	603,07* ±10,62	297,80	1092,80	30,46	341	183,60 ±2,95	53,71	316,26	29,66	3,3
2021	227	490,17 ±6,35	290,44	845,68	19,53	234	129,73 ±2,93	53,29	234,39	34,54	3,8
2022	742	611,15* ±6,30	231,32	1133,70	27,98	856	167,51 ±1,70	36,90	309,68	29,58	3,6
Зародыш [Embryo]											
2015	92	234,08 ±2,46	169	286,41	10,10	93	128,99* ±1,70	81,93	179,27	12,73	1,8
2017	183	251,42 ±2,15	160	325,98	11,58	184	154,21 ±1,59	84,15	209,20	13,96	1,6
2019	200	222,24 ±2,42	135	307,58	15,42	205	123,99* ±1,80	59,14	183,11	20,80	1,8

Год [Year]	<i>n</i>	Длина [Length] <i>M</i> ± <i>mM</i>	min	max	<i>Cv</i>	<i>n</i>	Ши- рина [Width] <i>M</i> ± <i>mM</i>	min	max	<i>Cv</i>	Индекс [Index]
2021	117	149,56 ±2,54	86	228,11	18,37	130	85,25 ±1,70	42,27	130,89	22,44	1,8
2022	760	189,32 ±1,09	66	299,91	16,99	765	114,56 ±0,83	43,60	197,40	19,99	1,7

Примечание. *M* – среднее арифметическое, *mM* – стандартная ошибка средней арифметической, мкм; *n* – выборки семян, шт; индекс семени – соотношение длины к ширине. Различия между выделенными «*» парами средних значений статистически не значимы, при $p < 0,05$. Между всеми остальными попарно сравниваемыми значениями различия существенны при $p < 0,05$.

[Note. *M* - Arithmetic mean, *mM* - Standard error of the mean, in microns; *n* - Seed samples, psc.; seed index - ratio of length to width. Differences between the selected "*" pairs of mean values are not statistically significant, at $p < 0.05$. Between all other pairwise compared values, the differences are significant, at $p < 0.05$].

Средние значения длины и ширины семян из настоящего исследования при интродукции в первые 2 года изучения входили в интервал варьирования параметров семян из мест естественного произрастания. В последние 3 года эти параметры семян имели более низкие значения.

Длина зародыша в семенах *D. urvilleana* в настоящем исследовании варьировала от $149,56 \pm 2,54$ до $251,42 \pm 2,15$ мкм, а ширина – от $85,25 \pm 1,70$ до $154,21 \pm 1,59$ мкм. Зародыши максимального размера содержались в семенах *D. urvilleana* 2017 г., а минимального – в 2021 г. репродукции. Индекс зародыша варьировал от 1,6 до 1,8 (см. табл. 2).

Размеры зародыша длина/ширина в семенах *D. urvilleana*, по данным М.К. Akbulut и G. Şenel составили $153,52 \pm 4,00/66,88 \pm 3,39$ мкм [30], по данным Е.А. Аверьяновой – $295,96 \pm 8,94/206,39 \pm 5,77$ мкм [28], а Е.А. Переборы – $450,00 \pm 3,00/160,00 \pm 0,00$ [29]. Соотношение длины к ширине зародыша для местонахождений из Краснодарского края составило от 1,5 [28] до 2,8 [29]; для семян из Турции – 2,41 [30].

Зародыши из настоящего исследования были более мелкие (длина в 0,33–0,85 раза, а ширина в 0,40–0,96 раза), чем в семенах из мест естественного произрастания *D. urvilleana* в Краснодарском крае, но крупнее, чем в семенах из Турции.

Результаты исследований показали варьирование числа полноценных семян у *D. urvilleana* в зависимости от года наблюдения (рис. 1).

В ряде работ при анализе выборок семян орхидных из одних и тех же популяций, но в разные годы, показано, что на семенную продуктивность орхидных оказывают влияние погодные условия [6, 9, 31–33]. Так, на основании многолетних наблюдений выявлено, что реальная семенная продуктивность *Dactylorhiza traunsteineri* в республике Коми положительно связана с уровнем влагообеспеченности текущего вегетационного периода [32], а также, на примере *Dactylorhiza incarnata* ssp. *cruenta*, выявлена зависимость семенной продуктивности от температуры в период цветения и плодоношения, а также от суммы активных температур ($>10^{\circ}\text{C}$) всего летнего

периода [6]. На примере изучения семян *Platanthera bifolia* и *Cypripedium guttatum*, собранных в разные годы из одних и тех же популяций, было выявлено, что более мелкие семена формировались в более холодные годы и, наоборот, более крупные семена – в более теплые годы. Авторы подчеркивают, что на морфометрические параметры семян особенно существенное влияние имела температура в период цветения и плодоношения растений [9]. Авторы также считают, что образование большего числа семян в коробочке при уменьшении их размера, является общей тенденцией орхидных, произрастающих на севере. Эта особенность обеспечивает репродуктивный успех орхидных в суровых природно-климатических условиях [6].

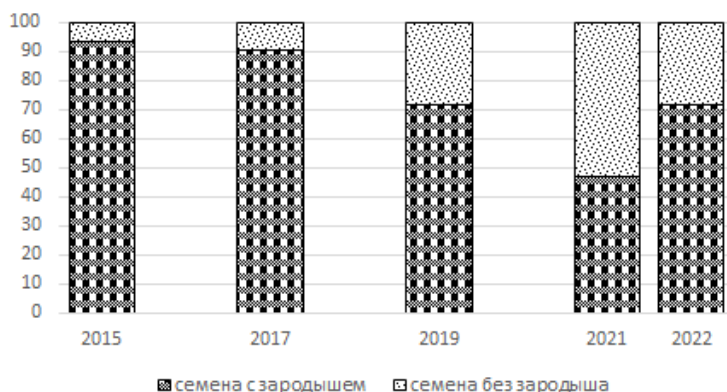


Рис. 1. Соотношение между количеством семян без зародыша и с зародышем в плодах *Dactylorhiza urvilleana*, собранных в разные годы. По оси y – процент семян, по оси x – год репродукции. Выборки см. в табл. 1

[Fig. 1. Correlation between the number of seeds without embryo and with embryo in fruits of *Dactylorhiza urvilleana* collected in different years. On the y axis - the percentage of seeds, on the x axis - the year of reproduction. Samples, see table 1]

Было проведено сопоставление ритмов вегетации изучаемой группы *D. urvilleana* в условиях открытого грунта в БИН РАН и погодных условий региона (средняя месячная температура и среднее месячное количество осадков [34]) в конкретные годы проведения исследования, в которые анализируемые параметры семян максимально различались (рис. 2).

Максимальные размеры семян и зародыша, а также максимальная доля полноценных семян у изучаемых растений были отмечены в 2015 г., а минимальные – в 2021 г.

В связи с отсутствием данных по ритму вегетации в 2015 г. для сравнения использованы данные по 2017 г., так как в этот год показатели близки к максимальным. С апреля по август 2017 г. среднемесячные температуры были более низкими по сравнению с 2021 и 2022 гг. Хотя среднемесячное количество осадков в мае 2017 г. было ниже, чем в остальные сравниваемые годы, это не должно было оказать влияние на вегетацию растений, так как в мае почва обычно насыщена водой после таяния снега. В июне, июле и

августе 2017 г. выпало большее количество осадков по сравнению с 2021 и 2022 гг. В 2017 г. размеры семян были близкими к максимальным, а доля нежизнеспособных семян была близкой к минимальной.

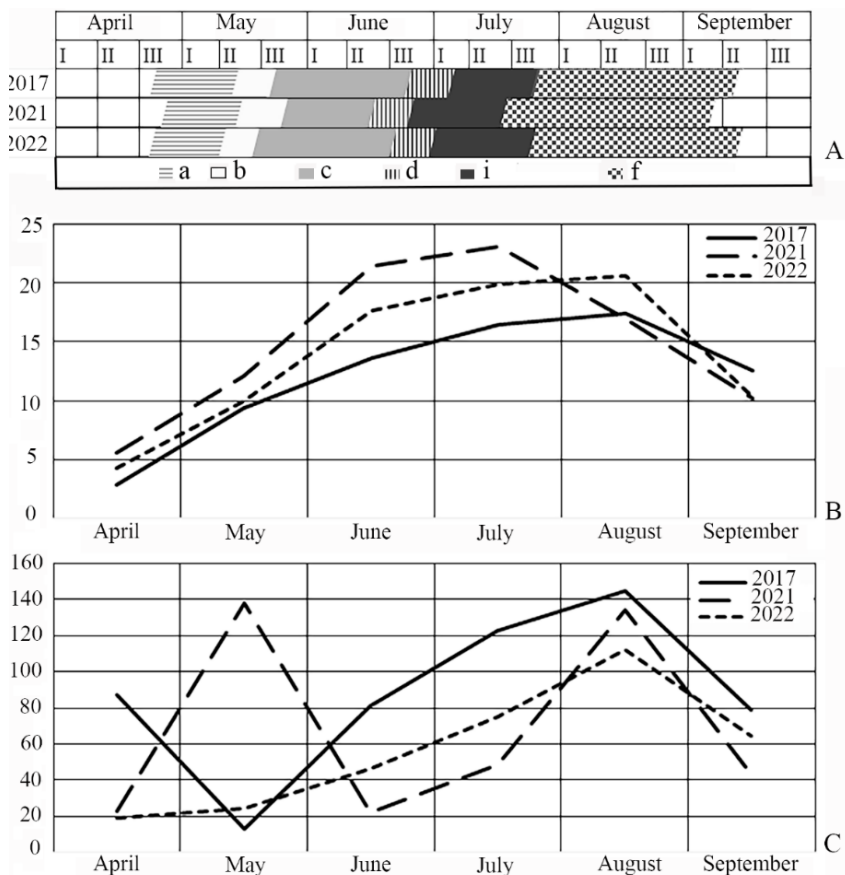


Рис. 2. А – Ритм вегетации растений *Dactylorhiza urvilleana* в условиях открытого грунта БИН РАН по декадам месяцев с апреля по сентябрь в 2017, 2021 и 2022 гг., по оси х – стадии вегетации: а – вегетация, б – бутонизация, с – цветение, d – завязывание плодов, i – созревание плодов, f – окончание вегетации; В – среднемесячные температуры в регионе в 2017, 2021 и 2022 гг., по оси у – температура в градусах, по оси х – месяцы года; С – среднемесячные суммы осадков в регионе в 2017, 2021 и 2022 гг., по оси у – количество осадков в мм, по оси х – месяцы года

[Fig. 2. A - Vegetation rhythm of *Dactylorhiza urvilleana* plants in open ground BIN RAS for decades of months from April to September in 2017, 2021 and 2022, along the x axis - vegetation stages: a - vegetation, b - budding, c - flowering, d - fruit set, i - fruit ripening, f - end of vegetation; B - average monthly temperatures in the region in 2017, 2021, 2022, along the y axis - temperature in degrees, along the x axis - months of the year; C - average monthly precipitation in the region in 2017, 2021, 2022, along the y axis - the amount of precipitation in mm, along the x axis - the months of the year]

2021 г. характеризовался высокой температурой с апреля по июль, в тот период времени, когда происходили основные процессы – вегетация,

бутонизация, цветение, завязывание и развитие плодов. Кроме высокой температуры воздуха, июнь и июль отличались наименьшим количеством осадков, именно тогда, когда наблюдалось цветение изучаемых растений, завязывание и созревание плодов (см. рис. 2).

Как оказалось, в 2021 г. среднемесячная температура в мае была 12,1°C, что близко к климатической норме, в июне – 21,4°C, в июле – 23,1°C, что значительно выше климатической нормы Санкт-Петербурга – 15,8 и 18,8°C, соответственно. В 2021 г. среднемесячная сумма осадков в мае была 137,7 мм, что почти в 3 раза превысило климатическую норму, в июне среднемесячная сумма осадков была 22,1 мм, это в 3,2 раза меньше нормы, а в июле – 48,8 мм, что в 2 раза ниже климатической нормы. Этот год отличался превышающим норму количеством осадков в мае, когда почва и так насыщена влагой после таяния снега. В то время как июнь и июль 2021 г. были наиболее жаркими и засушливыми по сравнению с остальными сравниваемыми годами. Период бутонизации в 2021 г. начался позже, а период цветения был короче, чем в 2017 и 2022 гг. Как следствие, репродуктивный период от бутонизации до созревания плодов в 2021 г. закончился примерно на 10 дней раньше, чем в другие годы. Основная часть этого периода, а именно цветение и плодоношение, совпала с периодом высоких температур и минимального количества осадков. Вероятно, климатические условия в период цветения и формирования семян повлияли на морфометрические параметры семян и на нежизнеспособность семян, поскольку именно в 2021 г. отмечены наименьшие морфометрические параметры и более высокая доля нежизнеспособных семян.

Наши данные подтверждают, что неблагоприятные условия именно в период цветения и формирования плодов могут привести к развитию семян более мелкого размера и к увеличению доли нежизнеспособных диаспор. Однако в настоящем исследовании, в отличие от данных, имеющих в литературе [6, 9], на снижение размеров и долю жизнеспособных семян повлияла не низкая, а, наоборот, высокая температура, которая сочеталась с минимальным количеством осадков.

На то, что репродуктивный успех популяций дополнительно сопряжен с возрастным и жизненным состоянием особей популяции, указывается в разных литературных источниках [1, 23]. Наибольшего уровня семенная продуктивность достигает в период зрелого генеративного состояния [23], т.е. она увеличивается с возрастом растений. Поскольку стратегия репродукции проявляет себя в изменении не только числа производимых диаспор, но и их размеров [1], можно предположить, что размеры семян и их качество также могут меняться в зависимости от возраста особи. Это предположение отчасти подтверждается результатами сравнительного анализа семян, сформировавшихся в разные годы у одной и той же особи *Dactylorhiza fuchsia* [16]. Как оказалось, в последний год репродукции у него сформировалось большое число мелких жизнеспособных семян. Можно предположить, что их роль – дать сеянцы, которые заменят материнское растение после его естественного отмирания. Мелкие семена не способны распространяться на

большие расстояния и опадут на «проверенной» благоприятной для произрастания растений этого вида территории. В приведенном случае изменения параметров и качества семян можно рассматривать как механизм повышения реальной семенной продуктивности у изученной особи при достижении ею определенного онтогенетического возраста.

В настоящем исследовании анализировались семена из плодов растений, у которых известен точный календарный возраст. На первый взгляд кажется, что по мере увеличения возраста растений размеры их семян уменьшались, а доля нежизнеспособных семян увеличивалась. Однако следует обратить внимание на то, что сезонное развитие растений более старшего возраста в 2021 и 2022 гг. протекало при критически неоптимальных погодных условиях по сравнению с 2015–2019 гг. Поэтому в настоящее время высказать окончательную точку зрения о том, что имеет место изменчивость изученных параметров семян у *D. urvilleana* в зависимости от возраста растений, не представляется возможным, но и отрицать вероятность такой зависимости также нельзя.

Заключение

Анализ качества и изменчивости морфометрических параметров семян *D. urvilleana*, культивируемых в условиях открытого грунта БИН РАН, сопоставление ритмов вегетации растений и погодных условий (средняя месячная температура и среднее месячное количество осадков) в годы проведения исследования (2015–2022 гг.) позволяют сделать вывод о том, что существенное снижение размеров выполненных семян и существенное увеличение доли нежизнеспособных семян могут наблюдаться именно в те годы репродукции, когда цветение и формирование плодов у растений протекают в условиях сочетания двух факторов – критически высокой температуры и критически низкого количества осадков.

Список источников

1. Злобин Ю.А. Репродуктивный успех // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб. : Мир и семья, 2000. Т. 3: Системы репродукции. С. 251–258.
2. Arditti J. Factors affecting the germination of orchid seeds // The Botanical Review. 1967. Vol. 33, № 1. PP. 1–97.
3. Arditti J. Fundamentals of orchid. New York ; Singapore, 1992. 891 p.
4. Назаров В.В. Репродуктивная биология орхидных Крыма : дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1995. 294 с.
5. Sonkoly J., Vojtkó A., Tökölly J., Török P., Sramkó G., Illyés Z., Molnár V.A. Higher seed number compensates for lower fruit set in deceptive orchids // Journal of Ecology. 2016. Vol. 104 (2). PP. 343–351. doi: 10.1111/1365-2745.12511
6. Кириллова И.А., Кириллов Д.В. Репродуктивный успех *Dactylorhiza incarnata* ssp. *cruenta* (Orchidaceae) на северном пределе ареала // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2020. № 49. С. 25–49. doi: 10.17223/19988591/49/2
7. 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.
8. 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.
9. 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
10. Кривошеев М.М., Ишмуратова 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.
11. Сидоров А.В., Сечин Е.Н., Маракаев О.А. Репродуктивный потенциал *Epipactis hel-leborine* (L.) Crantz (Orchidaceae) в разных условиях вегетации // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Сер. Естественные науки. 2015. № 9(206). Вып. 31. С. 23–28. doi: http://123456789/19461
12. Хомутовский М.И. Особенности семенной продуктивности *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch (Orchidaceae Juss.) на трансформированных территориях в Калужской области // Известия Самарского научного центра РАН. 2015. Т. 17, № 4 (4). С. 658–663.
13. Черевченко Т.М., Кушнир Г.П. Орхидеи в культуре. Киев : Наукова думка, 1986. 198 с.
14. 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 национального университета. 2003. Т. 7, № 1. С. 64–66.
15. Andronova E.V., Kovaleva A.A., Evdokimova E.E., Nazarov V.V., Semeonov A.V. Fruitage and seed viability of *Orchis purpurea* (Orchidaceae) at the northeast limit of distribution // The International Journal of Plant Reproductive Biology. 2020. Vol. 12, № 1. PP. 56–66.
16. Андропова Е.В. Летальные аномалии строения и развития зародыша у *Dactylorhiza fuchsii* (Orchidaceae) // Ботанический журнал. 2011. Т. 96, № 7. С. 858–863.
17. Arditi 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: 10.1046/j.1469-8137.2000.00587.x
18. Diantina S., McGill C., Millner J., Nadarajan J., Pritchard H.W., McCormick A.C. Comparative Seed Morphology of Tropical and Temperate Orchid Species with Different Growth Habits // Plants. 2020. № 9 (161). PP. 1–11.
19. Verma J., Sharma K., Thakur K., Sembi J.K., Vij S.P. Study on seed morphometry of some threatened Western Himalayan orchids // Turkish Journal of Botany. 2014. № 38. PP. 234–251. doi: 10.3906/bot-1307-14
20. Calevo J., Giovannini A., Cornara L., Peccenini S., Monroy F. *Orchis patens* Desf.: Seed morphology of an endangered Mediterranean orchid // Plant Biosystems. 2017. № 151. PP. 770–774. doi: 10.1080/11263504.2017.1297335
21. Марков М.В. Популяционная биология растений : учеб. пособие. М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2012. 387 с.
22. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблемы. М. : Наука, 1981. 96 с.
23. Найда Н.М. Семенная продуктивность видов рода *Symphytum* L. (Boraginaceae) // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3: Системы репродукции. СПб. : Мир и семья, 2000. С. 262–266.

24. Gundel P.E., Garibaldi L.A., Martinez-Ghersa M.A., Ghersa C.M. Trade-off between seed number and weight: influence of a grass – endophyte symbiosis // Basic and Applied Ecology. 2012. № 13. PP. 32–39. doi: 10.1016/j.baae.2011.10.008
25. Заугольнова Л.Б., Жукова А.А., Комарова А.С., Смирнова О.В. Ценопопуляции растений. М. : Наука, 1988. 184 с.
26. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М. : Товарищество науч. изданий КМК, 2008. С. 320–321.
27. Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В. Орхидные России (биология, экология, охрана). М. : Товарищество научных изданий КМК, 2014. 437 с.
28. Аверьянова Е.А. Орхидные низкогорий сочинского причерноморья: биология, распространение, охрана : дис. ... канд. биол. наук. М. : ГБС РАН, 2021. 224 с.
29. Перебора Е.А. Экология орхидных Северо-Западного Кавказа. Краснодар : КубГАУ, 2011. 441 с.
30. Akbulut M.K., Şenel G. The seeds micromorphology and morphometry of certain *Dactylorhiza* (Orchidaceae) species distributed in Turkey // Rend. Fis. Acc. Lincei. 2016. № 27. PP. 679–686. doi: 10.1007/s12210-016-0549-z
31. Güler N. Seed micromorphology of *Orchis* Tourn. ex L. (Orchidaceae) and allied genera growing in Edirne province, Turkey // PhytoKeys. 2016. № 68. PP. 9–25. doi: 10.3897/phytokeys.68.8746
32. Kirillova I.A., Kirillov D.V. Impact of weather conditions on seasonal development, population structure and reproductive success on *Dactylorhiza traunsteineri* (Orchidaceae) in the Komi Republic (Russia) // Nature Conservation Research. 2020b. Vol. 5 (Suppl. 1). PP. 77–89. doi: 10.24189/ncr.2020.016
33. Кириллова И.А., Кириллов Д.В. Репродуктивный успех орхидных на северном пределе их распространения (Северо-Восток Европейской России) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2021. № 6 (1). С. 17–27. doi: 10.24189/ncr.2021.014
34. ФГБУ «Северо-Западное управление по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды». URL: <http://www.meteo.nw.ru/articles/index.php?id=2> (дата обращения: 30.11.2022).

References

1. Zlobin YA. Reproductive success // Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. V. 3. Reproductive systems. Batygina TB, editor. St. Petersburg: World and family Publ.; 2000. pp. 251-258. In Russian
2. Arditti J. Factors affecting the germination of orchid seeds. *The Botanical Review*. 1967;33(1):1-97.
3. Arditti J. Fundamentals of orchid. New York, Singapore: Academic Press.; 1992. 891 p.
4. Nazarov VV. *Reproduktivnaya biologiya orkhidnykh Kryma* [Reproductive Biology of Crimean orchids. CandSci. Dissertation, Biology]. St. Petersburg: Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences; 1995. 294 p. In Russian
5. Sonkoly J, Vojtkó A, Tökölyi J, Török P, Sramkó G, Illyés Z, Molnár VA. Higher seed number compensates for lower fruit set in deceptive orchids. *Journal of Ecology*. 2016;104(2):343-351. doi:10.1111/1365-2745.12511
6. Kirillova IA, Kirillov DV. Reproductive success of *Dactylorhiza incarnata* ssp. *cruenta* (Orchidaceae) at the northern limit of the range. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2020a; 49(2):25-49. In Russian, English summary. doi: 10.17223/19988591/49/2
7. Shirokov AI, Krukov LA, Kolomeytseva GL. Morphometric analysis of seed variability of some orchid in Nizhny Novgorod region. *Bulletin of Tver State University. Series: Biology and Ecology*. 2007; 4(8(36)):205-208. In Russian, English summary
8. Shibanova NL, Dolgikh YV. Morphometric characteristics of seeds and the real seed productivity of orchid rare species in the Urals. *Bulletin of Perm University. Biology*. 2010; 2:4-6. In Russian, English summary

9. Kirillova IA, Kirillov DV. Reproductive biology of *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) on the northern border of the range (Komi Republic). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;38(4):68-88. In Russian, English summary. doi: 10.17223/19988591/38/4
10. Krivosheev MM, Ishmuratova MM, Suyundukov IV. Indicators of seed productivity of some orchid species (Orchidaceae Juss.) of the Southern Urals, calculated using the ImageJ program. *Vestnik of Lobachevsky state university of Nizhni Novgorod*. 2014;3(3):49-57. In Russian, English summary
11. Sidorov AV, Sechin EN, Marakaev OA. Reproductivnyy potentsial *Epipactis helleborine* (L.) Crantz (Orchidaceae) v raznykh usloviyakh vegetatsii [Reproductive potential of *Epipactis helleborine* (L.) Crantz (Orchidaceae) in different vegetation conditions]. *Nauchnye vedomosti Belgorodskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: estestvennye nauki*. 2015; 9(206(31)):23-28. In Russian. doi: http://123456789/19461
12. Khomutovskiy MI. Features of seed productivity of *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch (Orchidaceae Juss.) in the transformed territories in the Kaluga region. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN*. 2015;17 (4(4)): 658-663. In Russian, English summary
13. Cherevchenko TM, Kushnir GP. Orkhidei v kul'ture [The Orchids in culture]. Kiev: Naukova dumka Publ., 1986. 198 p. In Russian
14. Vinogradova TN, Pegova AN, Osip'yants AI, Pugacheva PV, Savchenko AS. Potentsial'naya vskhozhest', individual'naya i geograficheskaya izmenchivost' semyan pal'chatokorenника myaso-krasnogo – *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó [Potential germination, individual and geographical variability of the seeds of *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó]. *Biologicheskyy vestnik Khar'kovskogo natsional'nogo universiteta*. 2003;7(1):64–66. In Russian
15. Andronova EV, Kovaleva AA, Evdokimova EE, Nazarov VV, Semeonov AV. Fruitage and seed viability of *Orchis purpurea* (Orchidaceae) at the northeast limit of distribution. *The International Journal of Plant Reproductive Biology*. 2020;12(1):56-66.
16. Andronova EV. Lethal anomalies of the structure and development of the embryo in *Dactylorhiza fuchsii* (Orchidaceae). *Botanicheskyy zhurnal*. 2011;96(7):858-863. In Russian, English summary
17. Arditti J, Ghani AKA. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications. *New Phytologist*. 2000; 145:367-421. doi: 10.1046/j.1469-8137.2000.00587.x
18. Diantina S, McGill C, Millner J, Nadarajan J, Pritchard HW, McCormick AC. Comparative Seed Morphology of Tropical and Temperate Orchid Species with Different Growth Habits. *Plants*. 2020; 9(161):1-11
19. Verma J, Sharma K, Thakur K, Sembi JK, Vij SP. Study on seed morphometry of some threatened Western Himalayan orchids. *Turkish Journal of Botany*. 2014; 38:234-251. doi: 10.3906/bot-1307-14
20. Calevo J, Giovannini A, Cornara L, Peccenini S, Monroy F. *Orchis patens* Desf.: Seed morphology of an endangered Mediterranean orchid. *Plant Biosystems*. 2017; 151:770-774. doi: 10.1080/11263504.2017.1297335
21. Markov MV. Populyatsionnaya biologiya rasteniy [Population biology of plants]. Moscow: Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2012. 387 p. In Russian
22. Levina RE. Reproductivnaya biologiya semennykh rasteniy. Obzor problem [Reproductive Biology of Angiosperms]. Moscow: Nauka Publ.; 1981. 96 p. In Russian
23. Nayda NM. Seed productivity of *Symphytum* L. species (Boraginaceae) // Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. V. 3. Reproductive systems. Batygina TB, editor. St. Petersburg: World and family Publ.; 2000. pp. 262-266. In Russian
24. Gundel PE, Garibaldi LA, Martinez-Ghersa MA, Ghersa CM. Trade-off between seed number and weight: influence of a grass – endophyte symbiosis. *Basic and Applied Ecology*. 2012; 13:32-39. doi: 10.1016/j.baec.2011.10.008

25. Zaugolnova LB, Zhukova AA, Komarova AS, Smirnova OV. Tsenopopulyatsii rasteniy [Cenopopulations of plants (essays on population biology)]. Moscow: Nauka Publ.; 1988. 184 p. In Russian
26. Krasnaya Kniga Rossiyskoy Federatsii (rasteniya i griby). Ministerstvo prirodnkh resursov i ekologii RF i Rosprirodnadzora [Red data book of nature of the Russian Federation (Plants and Fungi). Ministry of Natural Resources and Ecology of the Russian Federation and Rosprirodnadzor]. Moscow. 2008. pp. 320–321. In Russian
27. Vakhrameeva MG, Varlygina TI, Tatarenko IV. Orchids of Russia (biology, ecology and protection). Moscow: KMK Scientific Press.; 2014. 437 p. In Russian
28. Aver'yanova EA. Orkhidnye nizkogoriy sochinskogo prichernomor'ya: biologiya, rasprostraneniye, okhrana [Orchid lowlands of the Sochi Black Sea region: biology, distribution, protection. CandSci. Dissertation, Biology]. Moscow: Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences. 2021. 224 p. In Russian
29. Perebora EA. Ekologiya orkhidnykh Severo-Zapadnogo Kavkaza [Ecology of orchids of the North-West Caucasus]. Krasnodar: Kubanskiy gosudarstvennyy agrarnyy universitet Publ.; 2011. 441 p.
30. Akbulut MK, Şenel G. The seeds micromorphology and morphometry of certain *Dactylorhiza* (Orchidaceae) species distributed in Turkey. *Rend. Fis. Acc. Lincei*. 2016; 27:679-686. doi: 10.1007/s12210-016-0549-z
31. Güler N. Seed micromorphology of *Orchis* Tourn. ex L. (Orchidaceae) and allied genera growing in Edirne province, Turkey. *PhytoKeys*. 2016; 68:9-25. doi: 10.3897/phytokeys.68.8746
32. Kirillova IA., Kirillov DV. Impact of weather conditions on seasonal development, population structure and reproductive success on *Dactylorhiza traunsteineri* (Orchidaceae) in the Komi Republic (Russia). *Nature Conservation Research*. 2020b; 5(Suppl.1):77-89. doi: 10.24189/ncr.2020.016
33. Kirillova IA., Kirillov DV. Reproductive success of orchids at the northern border of their distribution areas (north-east of european Russia). *Nature Conservation Research*. 2021;6(1):17-27. In Russian. doi: 10.24189/ncr.2021.014
34. FGBU «Severo-Zapadnoye upravleniye po gidrometeorologii i monitoringu okruzhayushchey sredy» [Federal State Budgetary Institution "North-Western Department for Hydrometeorology and Environmental Monitoring"]. Available at: <http://www.meteo.nw.ru/articles/index.php?id=2> (accessed 30.11.2022)

Информация об авторах:

Андропова Елена Валентиновна – канд. биол. наук, с.н.с. Лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии, Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук (Санкт-Петербург, Россия).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-3918-2094>

E-mail: elena_andronova@binran.ru

Ковалева Алина Александровна – м.н.с. Лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии, Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук (Санкт-Петербург, Россия).

E-mail: AKovaleva@binran.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Elena V. Andronova, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Embryology and Reproductive biology, Komarov Botanical Institute Russian Academy of Science (St.-Petersburg, Russian Federation).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-3918-2094>

E-mail: elena_andronova@binran.ru

Alina A. Kovaleva, Junior Researcher, Laboratory of Embryology and Reproductive biology, Komarov Botanical Institute Russian Academy of Science (St.-Petersburg, Russian Federation).

E-mail: AKovaleva@binran.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 07.12.2022;
одобрена после рецензирования 09.03.2023; принята к публикации 11.12.2023.*

*The article was submitted 07.12.2022;
approved after reviewing 09.03.2023; accepted for publication 11.12.2023.*