

Влияние погодных условий на динамику популяции и репродуктивный успех *Platanthera bifolia* (L.) Rich. в Республике Коми

И. А. КИРИЛЛОВА, Д. В. КИРИЛЛОВ

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167000, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28
E-mail: kirillova_orchid@mail.ru

Статья поступила 17.01.2023

После доработки 22.02.2023

Принята к печати 02.03.2023

АННОТАЦИЯ

Представлены результаты восьмилетнего изучения популяции *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) на северной границе ее ареала (Республика Коми, северо-восток европейской части России). Выявлена отрицательная корреляционная связь между размерами листьев этого вида и осадками в начале текущего вегетационного периода. На число цветков и их размеры влияют погодные условия августа предыдущего вегетационного периода. Достоверных различий в высоте растений и длине соцветий по годам не обнаружено. Численность исследуемой популяции высокая для этого вида (400 растений), на нее оказывает негативное влияние недостаток увлажнения в предыдущем году. Наблюдения над закартированными особями позволили выявить длительность нахождения растений в разных фазах онтогенеза. Онтогенетические спектры изученной популяции соответствуют базовому спектру вида, в отдельные годы наблюдается доминирование ювенильных особей, что связано с волнами возобновления, характерными для вида. На эффективность опыления не влияет число цветков в соцветии или их размеры, она связана с уровнем влагообеспеченности территории. Семена *P. bifolia* (0,60 × 0,13 мм) на изучаемой территории мельче, чем в южных частях ареала этого вида. Выявлены достоверные отличия в размере семян в разные годы исследования, основное влияние на них оказывают погодные условия июля. Обнаружена тенденция увеличения объема воздушного пространства в семени в более влажные годы, что способствует их лучшему распространению при неблагоприятных погодных условиях. Реальная семенная продуктивность *P. bifolia* варьирует по годам от 25,4 до 40,8 тыс. семян, данный показатель связан с уровнем влагообеспеченности текущего вегетационного периода. Присутствие ювенильных особей (18,3–51,8 %) во все годы изучения свидетельствует об успешном семенном возобновлении в данной популяции. Число ювенильных особей коррелирует с уровнем увлажнения предыдущего вегетационного периода.

Ключевые слова: Orchidaceae, мониторинг, структура популяций, семенная продуктивность, завязываемость плодов.

ВВЕДЕНИЕ

Многолетние исследования динамики популяций важны для понимания факторов, которые определяют их судьбу [Hutchings, 2010; Černá, Münzbergová, 2013; Rokaya et al., 2017;

Dostálek et al., 2018; Shefferson et al., 2020]. Информация, полученная в ходе мониторинга, позволяет оценить текущее состояние популяции и предсказать влияние различных факторов (температуры, осадков и т. д.) на ее по-

казатели [Coates et al., 2006; Crone et al., 2013; Gamelon et al., 2017; Rokaya et al., 2017; Dostálek et al., 2018]. Особенно важны такие исследования для редких и исчезающих видов. Орхидные, в связи со специфичными особенностями их биологии, такими как микосимбиотрофизм, высокая специализация опыления, стенопотность и слабая конкурентоспособность, являются одним из самых уязвимых компонентов флоры. Несмотря на многочисленные публикации последних лет [Pfeifer et al., 2006; Jacquemyn et al., 2007; Hutchings, 2010; Kharugin et al., 2017; Stroh, 2019; Kirillova, Kirillov, 2020; Bell et al., 2021; Timsina et al., 2021], многие вопросы динамики популяций наземных орхидных до сих пор остаются недостаточно изученными [Shefferson et al., 2020]. Мониторинг популяций и их мест обитания остается одним из приоритетов в изучении орхидей и требует полевых исследований и долгосрочных оценок среды обитания [Kull et al., 2008; Liu et al., 2010; Wraith et al., 2020].

Целью данной работы стала оценка влияния погодных факторов (температура воздуха и атмосферных осадков) на сезонное развитие, репродуктивный успех и структуру популяции *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) на северном пределе ее распространения, на территории Республики Коми.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Platanthera bifolia – евразийский бореальный вид. Несмотря на обширный ареал, вид довольно редок, взят под охрану в 30 регионах России [Вахрамеева и др., 2014], в том числе и в Республике Коми [Красная книга..., 2019], по территории которой проходит северная граница его распространения. Встречается *P. bifolia* в основном по югу 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. Размножается семенным путем. Опыляется ночными бабочками, которых привлекает запах нектара, содержащегося в шпорце. Нектар выделяется из одноклеточных волосков, покрываю-

щих внутренние стенки шпорца [Stpiczynska, 1997]. В качестве опылителей *P. bifolia* называют *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* и др. [Nilsson, 1983, 1985; Boberg et al., 2014].

Исследования проводили с 2015 по 2022 г. на территории Сыктывдинского административного района Республики Коми (южная часть региона). Изучаемая популяция расположена в пойме р. Важелью (61,65168600° с. ш., 50,66829700° в. д.), в сосновом кустарничково-зеленомошном лесу с примесью березы.

При изучении популяции *P. bifolia* использовали общепринятые в популяционной биологии методики [Злобин, 2009] с учетом специфики изучения редких видов [Злобин и др., 2013]. Морфометрические признаки (высоту растений, длину соцветия, размеры листьев, число и размеры цветков) учитывали ежегодно (с 2015 по 2022 г.) в полевых условиях у 30 генеративных особей. Для установления размеров частей цветка отдельной особи с каждого цветущего растения для измерений брали по два цветка из средней части соцветия, их фиксировали с помощью прозрачного скотча на картон. В лабораторных условиях при помощи сканера получали электронные изображения цветков, которые в дальнейшем использовали для измерения их частей (губы, шпорца, лепестков) в программе Gimp 2.8.

Во время фазы плодоношения подсчитывали число завязавшихся плодов, определяли завязываемость плодов (как отношение числа плодов к числу цветков) и собирали коробочки со зрелыми семенами из центральной части соцветия до начала их раскрытия. Семена анализировали с помощью светового микроскопа МСП-2 (увеличение $\times 4,5$) с цифровой видеокамерой ТС-500 (ЛЮМО, Россия). Измерения проводили на цифровых фотоснимках в программе TourView (TourTek, Китай). Оценивали среднюю длину и ширину семени и зародыша, а также их объем [Arditti et al., 1979; Healey et al., 1980] у 40–50 семян из выборки каждого года (всего измерено 330 семян).

Для определения качества семян брали смесь семян из коробочек, отобранных с разных растений в пределах популяции (не менее

600 семян за каждый год), их просматривали под световым микроскопом МСП-2, отмечая семена с зародышем и неполноценные семена (без нормально развитого зародыша). Подсчет числа семян в коробочках проводили с применением разработанного нами метода анализа цифровых изображений семян орхидных в программном пакете ImageJ 1.51 [Кириллова, Кириллов, 2015, 2017].

Численность популяции определяли как произведение средней популяционной плотности особей на пробных трансектах на площадь популяции [Злобин, 2009]. Для оценки площади популяции применяли смешанную технику совместного использования материалов общедоступных данных Дистанционного зондирования земли и данных наземной съемки границ популяции методом одной базисной точки.

Для определения онтогенетического спектра популяции в 2015 г. дополнительно заложены две постоянные учетные площадки, по 10 м² каждая, на которых ежегодно подсчитывали число растений и фиксировали их онтогенетические состояния. Выделение онто-

генетических состояний проводили по общепринятым методикам с учетом специфических для орхидных особенностей [Блинова, 1998]. Выделяли следующие онтогенетические состояния: ювенильное (j) (растения с одним листом срединной формации с 2–4 жилками), имматурное (im) (растения с одним листом срединной формации с 6–8 жилками), взрослое вегетативное (v) (1–2 листа с 10–18 жилками), генеративное (g) (цветущие растения). Сенильные растения не отмечали, так как в природе они встречаются крайне редко, из-за того, что многие особи после последнего цветения отмирают [Вахрамеева и др., 2014]. На одной из трансект в 2016 г. все особи были замаркированы, чтобы проследить длительность нахождения растений в каждой фазе онтогенеза и выявить динамику изменения численности популяции.

Температура воздуха и количество осадков на исследуемой территории, а также характеристика вегетационных периодов 2015–2022 гг. приведены в табл. 1. Температуру воздуха оценивали с помощью информации, получен-

Т а б л и ц а 1

Среднесуточные температуры воздуха и сумма осадков с мая по август каждые десять дней месяца (в формате месяц_десять дней) и метеорологическая характеристика вегетационных периодов на участке проведения исследований

Год	Среднесуточная температура, °С												САТ
	05_I	05_II	05_III	06_I	06_II	06_III	07_I	07_II	07_III	08_I	08_II	08_III	
2015	8,0	15,2	17,7	15,0	13,8	20,0	12,3	13,9	15,0	14,9	13,3	9,2	1822,0
2016	9,5	10,8	15,4	10,6	16,4	14,7	18,0	18,3	18,8	18,9	17,7	13,8	1854,6
2017	2,2	4,5	4,4	10,1	13,5	11,8	14,6	18,3	17,4	14,3	15,4	14,8	1323,3
2018	2,3	8,7	8,7	7,0	13,1	19,8	17,7	20,1	18,3	15,3	14,3	12,6	1489,4
2019	8,5	10,8	10,2	12,6	11,5	14,5	15,1	14,2	14,1	9,7	12,2	10,1	1233,6
2020	7,3	10,1	10,8	15,4	13,8	10,5	21,3	19,1	17,6	13,9	11,0	13,7	1628,2
2021	6,6	16,4	11,1	13,8	16,0	22,1	18,8	19,2	14,4	16,4	19,3	12,6	1796,8
2022	4,9	7,7	7,8	15,7	13,9	12,4	17,3	20,0	17,5	18,2	15,0	15,8	1608,6

Год	Сумма осадков, мм												СО	ГТК
	05_I	05_II	05_III	06_I	06_II	06_III	07_I	07_II	07_III	08_I	08_II	08_III		
2015	12,8	1,8	26,6	21,0	14,6	19,3	4,1	13,3	25,1	44,4	31,6	8,4	251,3	1,4
2016	59,4	15	95,3	17,8	6,5	26,3	18,2	35,9	16,3	31,3	81,0	58,7	268,8	1,4
2017	6,7	9,6	36,7	20,5	43,0	34,1	14,8	10,6	53,6	60,9	15,6	6,7	225,9	1,7
2018	6,0	18,4	27,5	35,6	30,9	9,4	46,9	39,8	0	16,2	24,3	11,4	274,5	1,8
2019	82,7	23,7	28,8	18,8	13,9	56,7	64,3	17,6	2,4	15,2	10,3	12,0	332,2	2,7
2020	14,2	19,2	33,0	10,0	13,0	17,5	1,8	17,3	39	41,8	7,2	21,5	204,6	1,3
2021	46,0	9,0	7,5	2,4	31,8	28,0	27,1	0,3	38,5	15,1	7,6	13,8	196,7	1,1
2022	7,5	13,5	37,4	6,0	10,9	49,5	0,7	4,7	26,7	39,9	7,2	32,0	214,8	1,3

П р и м е ч а н и е. Здесь и далее в табл. 3: САТ – сумма активных температур >10 °С; СО – сумма осадков за период с температурой >10 °С; ГТК – гидротермический коэффициент Селянинова.

ной с температурных логгеров ThermoChron, установленных в месте произрастания *P. bifolia*. Данные по количеству осадков оценивали с помощью информации, размещенной в открытом “Массиве срочных данных об основных метеорологических параметрах на станциях России” ВНИИ Гидрометеорологической информации – МЦД (<http://aisori-m.meteo.ru>). Использовали данные по ближайшей метеостанции “Сыктывкар” (международный индекс 23804) (61,67720858° с. ш., 50,78470815° в. д.). На основании полученных метеоданных определяли гидротермический коэффициент увлажнения Селянинова (ГТК), характеризующий уровень влагообеспеченности территории.

Подготовительную обработку и анализ данных проводили в приложении Microsoft Office Excel 2010. Статистические расчеты выполнены с помощью среды R (вер. 3.6.3) [R Core Team..., 2020]. В тексте и таблицах приведены среднее арифметическое (*M*) и стандартное отклонение (*SD*). Проверку на нормальность распределения выборок значений морфометрических параметров растений и семян проводили с помощью *W*-теста Шапиро – Уилка. Для сравнения выборок использовали две группы методов: параметрические (*t*-критерий Стьюдента для выборок с нормальным распределением) и непараметрические (критерий Уилкоксона – Манна – Уитни для данных с отклонениями от нормального распределения).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сезонное развитие. Сезонное развитие *Platanthera bifolia* в Республике Коми длится с мая по август (рис. 1), в сентябре листья желтеют и надземные побеги отмирают. Вегетация начинается обычно в середине мая, но иногда сдвигается, что связано с разными сроками наступления вегетационного периода. Цветочная стрелка появляется в начале июня, цветение чаще всего приходится на третью декаду июня. Однако в зависимости от погодных условий фаза цветения также может сдвигаться. Самое раннее цветение (в середине июня) отмечено – в 2015 г., а наиболее позднее (вторая декада июля) – в 2017 г., который характеризуется самым холодным началом вегетационного периода. В конце августа плоды созревают, темнеют, растрескиваются и начинают высypаться семена. В это время становится заметной почка возобновления, из которой разовьется побег следующего года. К осени в ней полностью сформированы как вегетативные, так и генеративные органы будущего растения. В таком состоянии почка зимует, а весной из нее развивается новый побег.

Морфометрические параметры растений. Исследования морфометрических параметров генеративных растений показали, что их средняя высота за все время наблюдений в изученной популяции составила $42,4 \pm 6,4$ см. Листья – в числе двух, нижний $14,4 \pm 2,8$ см

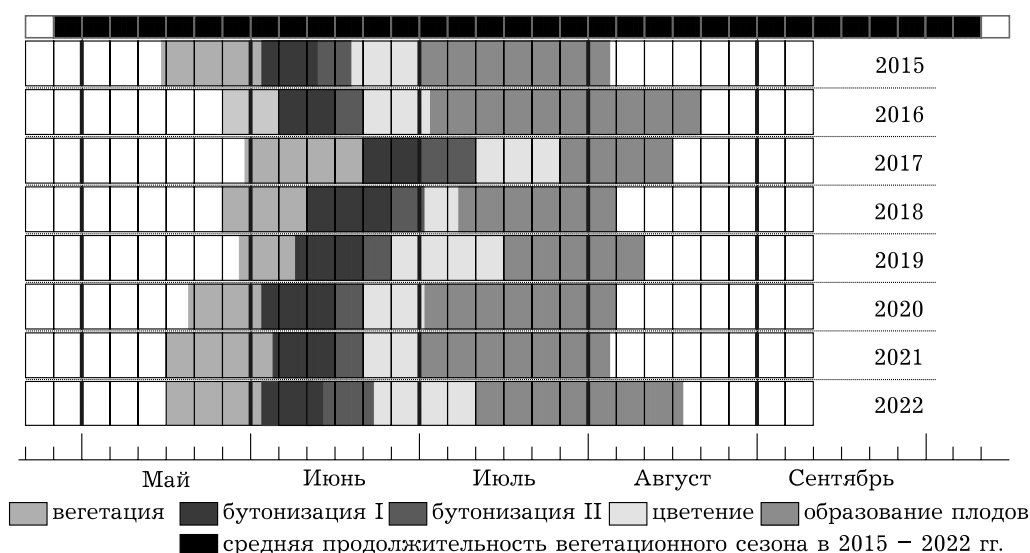


Рис. 1. Сезонное развитие *Platanthera bifolia* в южной части Республики Коми в 2015–2022 гг. (каждый месяц разделен на шесть периодов по пять дней)

длиной и $4,4 \pm 0,8$ см шириной, второй лист – $12,8 \pm 3,0$ см длиной и $3,5 \pm 0,9$ см шириной. Соцветие $11,1 \pm 3,1$ см длиной из $17 \pm 4,2$ (5–32) цветков. Верхний лепесток цветка длиной $8,5 \pm 0,8$ мм, нижние – $10,2 \pm 0,9$ мм. Губа $11,9 \pm 1,2$ мм длиной и $2,1 \pm 0,5$ мм шириной. Шпорец тонкий, слегка изогнутый, $23,6 \pm 2,9$ мм длиной и $1,2 \pm 0,2$ мм шириной.

Морфометрические признаки генеративных особей *P. bifolia* в разные годы изучения приведены в табл. 2. Достоверных различий в высоте растений и длине соцветий по годам не обнаружено. Размеры листьев отрицательно связаны с осадками текущего вегетационного периода, длина – с осадками первой декады июня, а ширина – с суммой осадков всего вегетационного периода (табл. 3). Наименьший размер листьев зафиксиро-

ван в 2018 г., который характеризовался самым сырым за все время наблюдений началом июня ($35,6$ мм осадков), кроме того, температура в этот период была в 2 раза ниже среднемноголетней за этот период ($7,0$ °С).

Число цветков составляло в разные годы изучения от 15 до 20 шт. (см. табл. 2). На их количество влияют погодные условия августа предыдущего вегетационного периода, температура в первой декаде и осадки во второй и третьей декадах месяца, а также сумма активных температур всего предыдущего вегетационного периода (см. табл. 3). Размеры цветков связаны с осадками третьей декады июня текущего года и температурой первой декады августа предыдущего вегетационного периода. Имеется достоверная корреляционная связь числа цветков с их размерами ($r = +0,8$, при $p < 0,05$).

Т а б л и ц а 2

Морфометрические параметры особей изучаемой популяции *Platanthera bifolia* в 2015–2022 гг.

Признак	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2022
ВР, см	$44,60 \pm 4,82$	$42,58 \pm 6,82$	$43,05 \pm 7,06$	$41,70 \pm 6,81$	$40,82 \pm 4,88$	$43,10 \pm 6,62$	$40,63 \pm 5,72$	$43,63 \pm 6,84$
ДС, см	$12,99 \pm 2,65$	$12,67 \pm 3,39$	$11,79 \pm 4,26$	$10,03 \pm 2,45$	$9,64 \pm 2,07$	$10,24 \pm 2,63$	$11,21 \pm 2,78$	$10,87 \pm 3,27$
Д1Л, см	$15,98 \pm 2,96$	$14,0 \pm 3,06^*$	$14,37 \pm 2,44$	$12,86 \pm 2,89^*$	$14,0 \pm 2,38$	$14,43 \pm 3,02$	$15,33 \pm 2,11$	$14,42 \pm 2,77$
Ш1Л, см	$4,43 \pm 0,61$	$4,15 \pm 0,87$	$4,41 \pm 0,92$	$4,37 \pm 0,90$	$4,16 \pm 0,79$	$4,69 \pm 0,91^*$	$4,44 \pm 0,78$	$4,45 \pm 0,69$
Д2Л, см	$14,23 \pm 3,45$	$12,58 \pm 2,97$	$13,39 \pm 2,86$	$11,25 \pm 2,78^{**}$	$12,40 \pm 3,01$	$12,53 \pm 3,41$	$13,94 \pm 1,57^*$	$13,04 \pm 3,41$
Ш2Л, см	$3,31 \pm 0,68$	$3,50 \pm 1,0$	$3,84 \pm 1,39$	$3,43 \pm 1,01$	$3,15 \pm 0,98$	$3,68 \pm 0,99$	$3,71 \pm 0,75$	$3,58 \pm 0,94$
ЧЦ, шт.	$16,67 \pm 3,03$	$17,43 \pm 3,49$	$19,86 \pm 6,17$	$15,27 \pm 4,18^{**}$	$16,73 \pm 4,04$	$15,37 \pm 3,17$	$16,37 \pm 4,78$	$17,07 \pm 3,59$
ДГ, мм	$12,56 \pm 1,01$	$11,95 \pm 1,11$	–	$11,40 \pm 1,02$	$12,05 \pm 1,36$	$11,33 \pm 1,57$	$11,92 \pm 1,02$	$12,38 \pm 1,39$
ДВЛ, мм	$8,83 \pm 0,68$	$8,66 \pm 0,78$	–	$8,30 \pm 0,74$	$8,92 \pm 0,77^{**}$	$8,06 \pm 0,79^{**}$	$8,49 \pm 0,85^*$	$8,70 \pm 0,80$
ДНЛ, мм	$10,64 \pm 0,67$	$10,27 \pm 0,92$	–	$9,71 \pm 0,69$	$10,13 \pm 1,0$	$9,78 \pm 0,83$	$10,65 \pm 0,81^{**}$	$10,50 \pm 0,96$
ШГ, мм	$2,40 \pm 0,23$	$2,55 \pm 0,35$	–	$2,34 \pm 0,30$	$2,47 \pm 0,25$	$1,83 \pm 0,33^{**}$	$1,61 \pm 0,22^{**}$	$1,83 \pm 0,28^{**}$
ДШп, мм	$26,64 \pm 1,72$	$23,83 \pm 2,21^{**}$	–	$22,52 \pm 2,57$	$23,34 \pm 2,81$	$22,36 \pm 2,77$	$24,28 \pm 2,53^{**}$	$23,78 \pm 3,46$
ШШп, мм	$1,24 \pm 0,15$	$1,32 \pm 0,13$	–	$1,21 \pm 0,13$	$1,27 \pm 0,08^*$	$1,05 \pm 0,12^{**}$	$1,01 \pm 0,13$	$1,19 \pm 0,10^{**}$
ДПр, мм	$13,28 \pm 1,57$	$12,73 \pm 1,93$	–	$12,46 \pm 1,92$	$12,96 \pm 2,20$	$13,62 \pm 2,31$	$12,83 \pm 1,88$	$14,39 \pm 2,38^{**}$
ДС, мм	$0,61 \pm 0,06$	$0,65 \pm 0,09^*$	$0,57 \pm 0,08^{**}$	$0,59 \pm 0,07$	$0,65 \pm 0,05^{**}$	$0,58 \pm 0,05^{**}$	$0,56 \pm 0,09$	$0,60 \pm 0,08$
ШС, мм	$0,12 \pm 0,01$	$0,14 \pm 0,02^{**}$	$0,13 \pm 0,02^*$	$0,15 \pm 0,02^{**}$	$0,14 \pm 0,02^*$	$0,14 \pm 0,01$	$0,13 \pm 0,02^{**}$	$0,13 \pm 0,02$
VS $\times 10^{-3}$, мм ³	$2,23 \pm 0,01$	$3,48 \pm 0,01^{**}$	$2,72 \pm 0,02^{**}$	$3,48 \pm 0,01^{**}$	$3,42 \pm 0,01$	$2,81 \pm 0,01^{**}$	$2,47 \pm 0,01^{**}$	$2,87 \pm 0,01^*$
ДЗ, мм	$0,16 \pm 0,02$	$0,19 \pm 0,02^{**}$	$0,17 \pm 0,02^{**}$	$0,19 \pm 0,02^{**}$	$0,17 \pm 0,02^{**}$	$0,17 \pm 0,02$	$0,16 \pm 0,02^{**}$	$0,18 \pm 0,01^{**}$
ШЗ, мм	$0,10 \pm 0,01$	$0,12 \pm 0,01^{**}$	$0,11 \pm 0,01^{**}$	$0,12 \pm 0,01^{**}$	$0,10 \pm 0,01^{**}$	$0,11 \pm 0,01^*$	$0,10 \pm 0,01^*$	$0,11 \pm 0,01^{**}$
VE $\times 10^{-3}$, мм ³	$0,84 \pm 0,01$	$1,38 \pm 0,01^{**}$	$1,06 \pm 0,01^{**}$	$1,42 \pm 0,01^{**}$	$0,94 \pm 0,01^{**}$	$1,06 \pm 0,01^*$	$0,89 \pm 0,01^{**}$	$1,15 \pm 0,01^{**}$
AS, %	61,56	57,93	57,83	57,76	70,84 ^{**}	61,47 ^{**}	60,85	56,93
НС, %	26,9	59,6	8,7	19,9	23,5	18,8	29,7	27,3

П р и м е ч а н и е. ВР – высота растения; ДС – длина соцветия; Д1Л – длина первого (нижнего) листа; Ш1Л – ширина первого листа; Д2Л – длина второго листа; Ш2Л – ширина второго листа; ЧЦ – число цветков; ДГ – длина губы; ДВЛ – длина верхнего лепестка наружного круга околоцветника; ДНЛ – длина нижнего лепестка наружного круга околоцветника; ШГ – ширина губы; ДШп – длина шпорца; ШШп – ширина шпорца; ДПр – длина прицветника; ДС – длина семени; ШС – ширина семени; VS – объем семени; ДЗ – длина зародыша; ШЗ – ширина зародыша; VE – объем зародыша; AS – доля пустого пространства в семени; НС – доля неполноценных семян. Сравнение признаков проводили попарно в порядке столбцов, приведенных в таблице (* – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$).

Корреляционная связь между климатическими параметрами и различными признаками изученной популяции *Platanthera bifolia*

Признак	Температура (в формате месяц_десять дней)		Осадки (в формате месяц_десять дней)	
	Предыдущий вегетационный период	Текущий вегетационный период	Предыдущий вегетационный период	Текущий вегетационный период
Длина нижнего листа				-06_I
Ширина нижнего листа				-CO
Длина второго снизу листа				-06_I
Ширина второго снизу листа				-CO
Число цветков	+08_I, +CAT		+08_II, +08_III	
Длина губы	+08_I		-09_III	+06_III
Ширина губы				+06_I, +CO
Длина верхнего лепестка	+08_I	-07_I		+06_III
Длина нижнего лепестка			-09_III	
Ширина шпорца				+CO
Длина семени				+CO
Ширина семени				+07_II
Длина зародыша		+07_III		+07_II
Ширина зародыша		+07_III		+07_II
Объем семени				+07_II, +CO
Объем пустого пространства в семени		-07_II, -08_I		+ГТК
Завязываемость плодов		-06_II, -CAT		+CO, +ГТК
Численность	-09_III			-05_III
Число ювенильных растений	-09_III, -CAT		+ГТК	
Число генеративных растений	-07_III			
Число семян в коробочке		+07_II		-07_III
Реальная семенная продуктивность особи				+CO

П р и м е ч а н и е. Приведены периоды, с погодными условиями которых обнаружена достоверная корреляционная связь ($p < 0,05$).

Структура и динамика популяции. Численность изучаемой популяции – около 400 особей, площадь – 3000 м². Численность на постоянной площадке, где были замаркированы все растения, с 2016 по 2021 г. постепенно увеличивалась, в 2022 г. – уменьшилась после засушливого сезона 2021 г., когда зафиксировано минимальное значение ГТК – 1,1 (рис. 2).

Онтогенетические спектры популяции во все годы изучения были полночленными, в 2015–2016 гг. и 2022 г. в них преобладали взрослые вегетативные растения, с 2017 по 2021 г. – ювенильные особи (рис. 3). Усредненный онтогенетический спектр популяции за все годы наблюдений составил 36,5:23,2:28,7:11,6 (j: im: v: g).

Доля молодых растений высокая, в разные годы этот показатель составлял от 18,3 до 51,8 %. На число ювенильных растений положительно влияет ГТК предыдущего ве-

гетационного периода (см. табл. 3). Так, доля ювенильных растений выросла в 2017 г. после влажного 2016 г., а максимальных показателей достигла в 2020 г. после самого сырого 2019 г. Доля генеративных растений менялась за время наблюдений от 4,5 до 23,3 %. Она

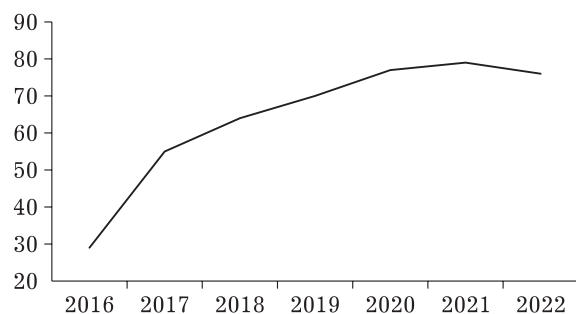


Рис. 2. Динамика численности особей *Platanthera bifolia* на постоянной площадке в 2016–2022 гг. Ось абсцисс – годы исследования; ось ординат – число особей на постоянной площадке

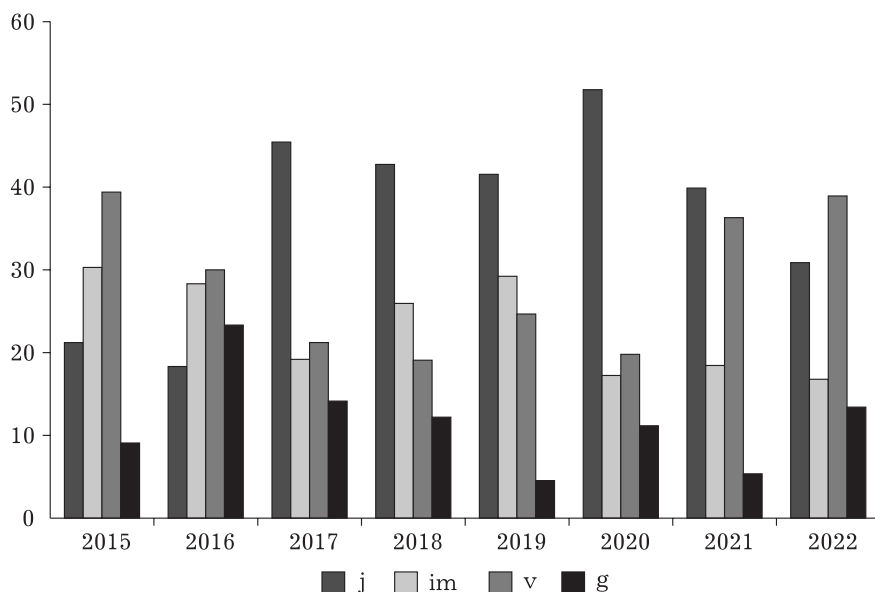


Рис. 3. Онтогенетические спектры популяции *Platanthera bifolia* в 2015–2022 гг.

Ось абсцисс – онтогенетические состояния; ось ординат – доля особей разных онтогенетических состояний, %

оказалась отрицательно связанной с температурой третьей декады июля предшествующего вегетационного периода.

Многолетние наблюдения над маркированными особями *P. bifolia* позволили выявить следующие особенности. В ювенильном состоянии растения проводят от одного до пяти лет. Небольшая часть (8 %) особей этой онтогенетической группы за время наших наблюдений переходила в состояние вторичного покоя, которое длилось один – два года, растения выходили из него в том же онтогенетическом состоянии. Около 16 % ювенильных растений погибали, не переходя в следующее онтогенетическое состояние.

В иматурном состоянии большая часть растений (89 %) проводит от одного до трех лет, остальные – до семи лет. За период наблюдений около 20 % особей этой онтогенетической группы переходили в состояние вторичного покоя, которое длилось 1–2 года (изредка – до 4 лет), выходили из него в том же состоянии, реже – омолаживались или переходили в следующее онтогенетическое состояние. Около 4 % иматурных растений погибали, не переходя в следующее онтогенетическое состояние.

Во взрослом вегетативном состоянии растения проводят 2–4 года, реже – до 6 лет. За

все время наблюдений переход растений этой онтогенетической группы в состояние вторичного покоя не отмечен. Около 10 % растений этой группы погибают, не переходя в цветущее состояние.

Основная часть генеративных растений (85 %) цвели всего один раз, остальные – два или три года подряд. Большинство растений на следующий год после цветения переходило во временно нецветущее состояние, которое длилось 1–2 года, затем растения могли вновь зацвести.

Некоторые аспекты репродуктивной биологии. Средняя завязываемость плодов изученной популяции составила 62,6 %, по годам она варьировала от 44,8 до 82,3 % (рис. 4). Выявлено, что на данный показатель положительно влияет коэффициент ГТК и сумма осадков за период с температурой >10 °C текущего вегетационного периода и отрицательно – сумма активных температур и температура второй декады июня текущего сезона вегетации (см. табл. 3). Корреляции между числом цветков и завязываемостью плодов не обнаружено.

Средняя длина семян в изученной популяции за все время наблюдений составила $0,60 \pm 0,08$ мм, ширина – $0,13 \pm 0,02$. Зародыш $0,17 \pm 0,02$ мм длиной и $0,11 \pm 0,01$ мм

шириной. Индекс семени – 4,55. Около 68 % семени занимает пустое воздушное пространство. Размеры семян в разные годы изучения приведены в табл. 2. Наиболее крупные семена отмечены в 2016 и 2018 гг., мелкие – в 2021 г. На размер семян и зародышей положительно влияют осадки во второй декаде июля (и сумма осадков всего вегетационного периода), а на размеры зародыша – еще и температура последней декады июля (см. табл. 3). Кроме того, объем семян и зародышей имеет отрицательную корреляционную связь с размером листьев ($r = -0,80$, при $p < 0,05$). В годы, когда образуются наиболее крупные листья – отмечены самые мелкие семена. Объем семян положительно связан с шириной губы цветка и шпорца ($r = +0,97$, при $p < 0,05$).

Объем пустого пространства в семени варьировал по годам от 58 до 71 %. На данный показатель отрицательно влияет температура второй декады июля и первой декады августа и положительно – коэффициент ГТК текущего периода вегетации.

Среднее число семян в коробочке *P. bifolia* за все годы изучения составило 4846 ± 284 шт. (минимально – 1960, максимально – 7324 шт.). По годам этот показатель варьировал от 3329 до 5692 шт. (табл. 4). Выявлено, что на него влияют погодные условия июля текущего вегетационного периода: положительно – температура второй декады июля и отрицательно – осадки третьей декады (см. табл. 3).

Часть семян в коробочках – неполноценная, не содержит нормально развитого зародыша. Доля таких семян в среднем по годам составила 26,8 %, максимальное число неполноценных семян (59,6 %) отмечено в самом жарком 2016 г. (сумма активных температур 1855). Число полноценных семян в коробочке *P. bifolia* варьирует по годам от 2433 до 4138 шт. (см. табл. 4). Средний показатель

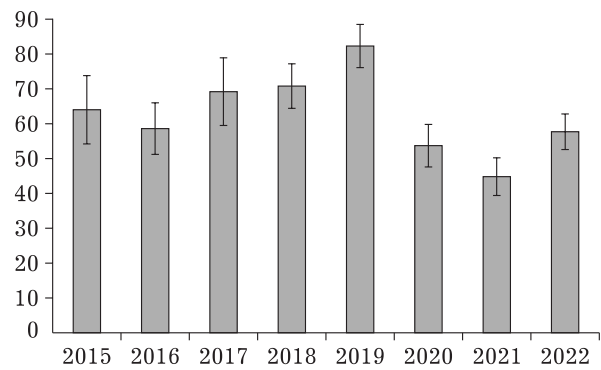


Рис. 4. Завязываемость плодов в популяции *Platanthera bifolia* в 2015–2022 гг.

Ось абсцисс – годы исследований; ось ординат – завязываемость плодов, %

реальной семенной продуктивности составил 31 338 семян, минимальный отмечен в 2021 г., максимальный – в 2022 г. (см. табл. 4). Реальная семенная продуктивность связана с объемом зародыша. На нее положительно влияет сумма осадков текущего вегетационного периода. Урожай семян составил в разные годы от 5,2 до 29,4 тыс. семян на 1 м².

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что погодные условия оказывают воздействие на особенности прохождения малого и большого жизненного циклов *Platanthera bifolia* на северной границе ее распространения. Они подкрепляют результаты других исследований о влиянии климата на демографические показатели у орхидных [Willson et al., 2006; Reddoch, Reddoch, 2007; Morrison et al., 2015; Kirillova, Kirillov, 2020; Bell et al., 2021].

Выявлено, что осадки в течение вегетационного периода (и особенно в начале июня) отрицательно воздействуют на размеры листьев *P. bifolia* и положительно – на разме-

Т а б л и ц а 4
Семенная продуктивность *Platanthera bifolia*

Признак		2015 г.	2020 г.	2021 г.	2022 г.
Число семян в коробочке, шт.	mean	3329	4937	4910	5692
	min	1960	4221	3084	4034
	max	4859	5762	6783	7324
Среднее число полноценных семян в коробочке, шт.		2433	4009	3452	4138
Реальная семенная продуктивность особи, шт.		26 009	33 152	25 361	40 829
Урожай семян, шт./м ²		5202	26 853	8369	29 397

ры цветков. Кроме того, размеры цветков и их число зависят от погодных условий августа предыдущего вегетационного периода (температуры в первой декаде и осадков во второй и третьей декадах месяца). В этот период идет активная закладка органов будущего побега, которая требует запаса питательных веществ. Биомасса нового клубня растет даже после прекращения ассимиляции от фотосинтеза, происходит это за счет микотрофной активности и перераспределения питательных веществ из наземных побегов [Øien, Pedersen, 2003], а на активность микотрофного компонента благоприятно влияют положительные температуры и достаточная влажность.

Численность изучаемой популяции (около 400 растений) – довольно высокая для этого вида. Обычно популяции *P. bifolia* немногочисленны, насчитывают не более нескольких десятков экземпляров [Татаренко, 1996]. Обнаружено, что на данный показатель отрицательно влияет недостаток увлажнения в предыдущий вегетативный период. Влажность почвы является важным фактором, влияющим на динамику численности популяций *P. bifolia* [Brzosko, 2003].

За время изучения в популяции преобладали взрослые вегетативные особи, что характерно для этого вида [Вахрамеева и др., 2014], или ювенильные растения. Средняя доля генеративных особей в популяции невысокая – 11,6 %, что может объясняться низким освещением из-за сомкнутости в лесном сообществе, где расположена популяция. Многочисленные исследования показали, что недостаток света отрицательно сказывается на цветении многих видов орхидных [Brzosko, 2002, 2003; Jacquemyn et al., 2010; Brzosko et al., 2017b; Кириллова, Кириллов, 2021]. Кроме того, результаты наших исследований показали, что на число генеративных растений отрицательно влияют высокие температуры конца июля предыдущего вегетативного периода. В этот период в почке возобновления начинают закладываться цветочные зачатки будущего года. Высокие температуры могут увеличить сухость почвы за счет увеличения испарения, что может быть вредно для вида, который предпочитает влажные условия произрастания.

Орхидеи характеризуются способностью переходить в состояние вторичного по-

коя [Shefferson et al., 2012; Hurskainen et al., 2018], оно характерно и для *P. bifolia* [Вахрамеева, Денисова, 1988; Brzosko, 2003]. Длится оно в условиях Республики Коми год или два, реже – дольше. Максимальное время нахождения растений в данном состоянии, зафиксированное нами, – 4 года. Наблюдается оно только у молодых (ювенильных и имматурных) особей. Выходят из него растения чаще в том же онтогенетическом состоянии, реже – омолаживаются или переходят в следующее. Способность переходить в состояние покоя может увеличить выживаемость растений при неблагоприятных условиях в течение вегетационного периода и содействовать восстановлению ресурсов.

В качестве метода количественной оценки репродуктивного успеха орхидных часто используют такой показатель, как завязываемость плодов (fruit set) – доля цветков, образующих плоды [Neiland, Wilcock, 1998; Kindlmann, Jersáková, 2006]. Средняя завязываемость плодов изученной популяции (62,6 %) сопоставима с этим показателем в других частях ареала вида [Claessens, Kleynen, 2011; Вахрамеева и др., 2014; Sonkoly et al., 2016]. Она не зависит от числа или размеров цветков в соцветии. Возможно, это связано с тем, что *P. bifolia* опыляется ночными бабочками и визуальный образ цветка не так важен для этого вида, как наличие нектара. Эксперименты по уменьшению размера околоцветника *P. bifolia* [Boberg, Ågren, 2009] показали, что это не влияет на успех его опыления и завязываемость плодов. На эффективность опыления положительно влияли количество осадков и величина коэффициента ГТК, который характеризует уровень влагообеспеченности территории.

Коробочка *P. bifolia* содержит множество мельчайших ($0,60 \times 0,13$ мм) семян. Для Мурманской области, где вид также находится на северной границе ареала, приведены подобные размеры семян [Gamarra et al., 2008], в более южных частях ареала они крупнее – $(0,8-0,9) \times (0,15-0,25)$ мм [Перебора, 2005; Wojnansky, Fargasova, 2007; Шибанова, Долгих, 2010]. На размер семян оказывают влияние погодные условия второй и третьей декад июля – достаточное увлажнение и положительная температура приводят к формированию более крупных семян. Выявлена от-

рицательная корреляция между размерами листьев и семян. Ресурсы растений ограничены и, возможно, если оно потратило их на формирование крупных листьев, то на образование больших семян их уже не хватает.

Часть семени занимает пустое воздушное пространство, его объем (наравне с формой семени) отвечает за способность семян к рассеиванию. Семена с большим воздушным пространством падают медленнее и имеют более низкую скорость осадения [Arditti, Ghani, 2000], что увеличивает вероятность того, что семя легче и дальше будет переноситься ветром. Наши исследования показали, что этот признак имеет положительную корреляционную связь с коэффициентом ГТК текущего вегетационного периода. Выявлено [Brzosko et al., 2017a], что большинство семян орхидных рассеивается в солнечные и ветреные дни, тогда как дождливая погода заметно уменьшила рассеивание семян. Возможно, у *P. bifolia* существует адаптация в виде увеличения воздушного пространства в дождливые периоды для лучшего рассеивания семян.

Некоторые исследователи [Nazarov, 1998; Блинова, 2009; Sonkoly et al., 2016] связывают репродуктивный успех орхидных с числом семян. Интегральную оценку репродуктивного успеха дает количество жизнеспособных семян, производимое растением [Злобин, 2000].

Число семян в коробочке *P. bifolia* варьирует по годам и связано с погодными условиями июля текущего вегетационного периода, большее количество семян формируется в теплую и сухую погоду. Реальная семенная продуктивность особи имеет положительную корреляционную связь с суммой осадков текущего вегетационного периода. Подобная закономерность описана нами и для двух других представителей сем. Орхидные – *Dactylorhiza traunsteineri* [Kirillova, Kirillov, 2020] и *D. cruenta* [Кириллова, Кириллов, 2022] с территории Республики Коми.

На уровне популяции мерой репродуктивного успеха является количество появившихся молодых растений, которые устойчиво закрепились в данной популяции [Злобин и др., 2013]. В изученной популяции ювенильные особи присутствовали каждый год, а иногда доминировали. Выявлено, что на их число положительно влияет увлажнение предыдущего вегетационного периода. Важность на-

личия влаги в момент рассеивания семян на землю указывают и для других видов орхидей [Scott, Carey, 2002; Kirillova, Kirillov, 2020]. Семена этого вида не имеют периода покоя и прорастают сразу, попав в почву, поэтому не могут образовывать банк семян в почве [Куликов, Филиппов, 2000]. Прорастают они в присутствии симбионтного гриба, образуя протокорм, который ведет подземный образ жизни и лишь на 3–4-й год растение появляется над землей [Вахрамеева и др., 2014]. Для *P. bifolia* характерны волны возобновления, причиной которых является чередование благоприятных и неблагоприятных периодов для выживания протокормов в почве [Вахрамеева и др., 1987].

Довольно высокая численность популяции, большая семенная продуктивность и постоянное пополнение молодыми растениями свидетельствуют о благоприятных условиях для семенного возобновления в данной популяции. В ближайшее время данной популяции не угрожает исчезновение по естественным причинам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мониторинг популяции *Platanthera bifolia* на северной границе ее ареала (на территории Республики Коми) позволили выявить влияние погодных условий на различные аспекты демографии этого вида. На численность популяции негативное влияние оказывает недостаток увлажнения в предыдущем году. Число генеративных растений отрицательно связано с температурой июля предыдущего вегетационного периода, а на число ювенильных особей положительно влияет уровень увлажнения предыдущего вегетационного периода. Уровень влагообеспеченности в текущем вегетационном периоде положительно сказывается на завязываемости плодов, объеме семян и реальной семенной продуктивности вида.

Работа выполнена в рамках госзадания Института биологии Коми научного центра Урального отделения РАН (№ 122040600026-9).

ЛИТЕРАТУРА

Блинова И. В. Особенности онтогенеза некоторых корнеклубневых орхидных (Orchidaceae) Крайнего Севера // Ботан. журн. 1998. Т. 83, № 1. С. 85–94.

- Блинова И. В. Оценка репродуктивного успеха орхидных за полярным кругом // Вестн. ТьГУ. Серия: Биология и экология. 2009. № 12. С. 76–83.
- Вахрамеева М. Г., Денисова Л. В. Некоторые особенности биологии и динамики численности ценопопуляций двух видов рода *Platanthera* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93, № 3. С. 87–92.
- Вахрамеева М. Г., Варлыгина Т. И., Татаренко И. В. Орхидные России (биология, экология и охрана). М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2014. 437 с.
- Вахрамеева М. Г., Денисова Л. В., Никитина С. В. Особенности структуры ценопопуляций видов семейства орхидных // Популяционная экология растений. М., 1987. С. 147–150.
- Злобин Ю. А. Репродуктивный успех // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб.: Мир и семья, 2000. Т. 3: Системы репродукции. С. 251–258.
- Злобин Ю. А. Популяционная экология растений; современное состояние, точка роста. Сумы: Университетская книга, 2009. 263 с.
- Злобин Ю. А., Скляр В. Г., Клименко А. А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы: Университетская книга, 2013. 439 с.
- Кириллова И. А., Кириллов Д. В. Особенности репродуктивной биологии *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. (Orchidaceae) на северной границе ареала // Сиб. экол. журн. 2015. Т. 22, № 4. С. 617–629. [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. P. 512–522.]
- Кириллова И. А., Кириллов Д. В. Репродуктивная биология *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) на северной границе ареала (Республика Коми) // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2017. № 38. С. 68–88.
- Кириллова И. А., Кириллов Д. В. Динамика популяций, репродуктивный успех и сезонное развитие *Cypripedium calceolus* в разных условиях произрастания как ответ на действие погодных факторов // Сиб. экол. журн. 2021. Т. 28, № 5. С. 590–602. [Kirillova I. A., Kirillov D. V. Population dynamics, reproductive success, and seasonal development of *Cypripedium calceolus* under different growing conditions as a response to weather factors // Contemporary Problems of Ecology. 2021. Vol. 14, Т 5. P. 472–482].
- Кириллова И. А., Кириллов Д. В. Влияние погодных условий на сезонное развитие, структуру популяции и репродуктивный успех *Dactylorhiza incarnata* s.l. (Orchidaceae, Liliopsida) в Республике Коми // Поволжский экол. журн. 2022. № 2. С. 173–192.
- Красная книга Республики Коми. Сыктывкар: Коми республиканская типография, 2019. 766 с.
- 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.
- Перебора Е. А. Семенная продуктивность орхидных (Orchidaceae) в условиях Северо-Западного Кавказа // Экол. вестн. Сев. Кавказа. 2005. № 2. С. 120–127.
- Татаренко И. В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Аргус, 1996. 207 с.
- Шибанова Н. Л., Долгих Я. В. Морфометрическая характеристика семян и реальная семенная продуктивность редких видов орхидных Предуралья // Вестн. Пермск. ун-та. 2010. Вып. 2. С. 4–6.
- Arditti J., Ghani A. K. A. Tansley Review No. 110. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications // New Phytologist. 2000. Vol. 145, N 3. P. 367–421.
- Arditti J., Michaud J. D., Healey P. L. Morphometry of orchid seeds. I. Paphiopedilum and native California and related species of Cypripedium // Am. J. Bot. 1979. Vol. 66, N 10. P. 1128–1137.
- Bell T. J., Bowles M. L., Zettler L. W., Pollack C. A., Ibberson J. E. Environmental and management effects on demographic processes in the US threatened *Platanthera leucophaea* (Nutt.) Lindl. (Orchidaceae) // Plants. 2021. Vol. 10, N 7. P. 1308.
- 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 Ecol. 2009. Vol. 23, N 5. P. 1022–1028.
- 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. Vol. 113, N 2. P. 267–275.
- Bojnansky V., Fargasova A. Atlas of seeds and fruits of Central and East-European Flora: The Carpathian Mountains Region. Springer, 2007. 1046 p.
- Brzosko E. Dynamics of island populations of *Cypripedium calceolus* in the Biebrza river valley (north-east Poland) // Bot. J. Linnean Soc. 2002. Vol. 139, N 1. P. 67–77.
- Brzosko E. The dynamics of island populations of *Platanthera bifolia* in the Biebrza National Park (NE Poland) // Ann. Bot. Fenn. 2003. Vol. 40. P. 243–253.
- Brzosko E., Ostrowiecka B., Kotowicz J., Bolesta M., Gromotowicz A., Gromotowicz M., Orzechowska A., Orzolek J., Wojdalska M. Seed dispersal in six species of terrestrial orchids in Biebrza National Park (NE Poland) // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. 2017a. Vol. 86, N 3. P. 3557.
- Brzosko E., Ostrowiecka B., Mirski P., Jermakowicz E., Tałałaj I., Wryblewska A. Pollinator limitation affects low reproductive success in populations of nectarless orchid in the Biebrza National Park // Acta Agrobotanica. 2017b. Vol. 70, N 1. P. 1706.
- Černá L., Münzbergová Z. Comparative population dynamics of two closely related species differing in ploidy level // PLoS One. 2013. Vol. 8, N 10. P. e75563.
- Claessens J., Kleynen J. The Flower of the European Orchid. Form and Function. Netherlands: Voerendaal, 2011. 439 p.
- Coates F., Lunt I. D., Tremblay R. L. Effects of disturbance on population dynamics of the threatened orchid *Prasophyllum correctum* D. L. Jones and implications for grassland management in south-eastern Australia // Biol. Conservat. 2006. Vol. 129, N 1. P. 59–69.
- Crone E. E., Ellis M. M., Morris W. F., Stanley A., Bell T., Bierzychudek P. et al. Ability of matrix models to explain the past and predict the future of plant populations // Conservat. Biol. 2013. Vol. 27, N 5. P. 968–978.
- Dostálek T., Rokaya M. B., Münzbergová Z. Altitude, habitat type and herbivore damage interact in their effects on plant population dynamics // PLoS ONE. 2018. Vol. 13, N 12. P. e0209149.
- Gamarra R., Herrera I., Ortunez E. Seed micromorphology supports the splitting of *Limnorchis* from *Platanthera*

- tanthera (Orchidaceae) // Nordic J. Bot. 2008. Vol. 26, N 1-2. P. 61–65.
- Gamelon M., Grotan V., Nilsson A. L. K., Engen S., Hurrell J. W., Jerstad K. et al. Interactions between demography and environmental effects are important determinants of population dynamics // Sci. Advances. 2017. Vol. 3, N 2. P. 3. e1602298.
- Healey P. L., Michaud J. D., Arditti J. Morphometry of orchid seeds. III. Native California and related species of *Goodyera*, *Piperia*, *Platanthera* and *Spiranthes* // Am. J. Bot. 1980. Vol. 67, N 4. P. 508–518.
- Hurskainen S., Alahuhta K., Hens H., Jäkäläniemi A., Kull T., Shefferson R. P., Tuomi J. Vegetative dormancy in orchids incurs absolute and relative demographic costs in large but not in small plants // Bot. J. Linnean Soc. 2018. Vol. 188, N 4. P. 426–437.
- Hutchings M. J. The population biology of the early spider orchid *Ophrys sphegodes* Mill. III. Demography over three decades: population biology of early spider orchid // J. Ecol. 2010. Vol. 98, N 4. P. 867–878.
- Jacquemyn H., Brys R., Herm M., Willems J. H. Long-term dynamics and population viability in one of the last populations of the endangered *Spiranthes spiralis* (Orchidaceae) in the Netherlands // Biol. Conservat. 2007. Vol. 134, N 1. P. 14–21.
- Jacquemyn H., Brys R., Jongejans E. Size-dependent flowering and costs of reproduction affect population dynamics in a tuberous perennial woodland orchid // J. Ecol. 2010. Vol. 98, N 5. P. 1204–1215.
- Khapugin A. A., Chugunov G. G., Vargot E. V. *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) in central Russia: A case study for its populations in two protected areas in the Republic of Mordovia (Russia) // Lankesteriana. 2017. Vol. 17, N 3. P. 417–431.
- Kindlmann P., Jersáková J. Effect of floral display on reproductive success in terrestrial orchids // Folia Geobotanica. 2006. Vol. 41. P. 47–60.
- Kirilova 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) // Nat. Conservat. Res. 2020. Vol. 5, N 1. P. 77–89.
- Kull T., Sammul M., Kull K., Lanno K., Tali K., Gruber B., Schmeller D., Henle K. Necessity and reality of monitoring threatened European vascular plants // Biodiversity and Conservation. 2008. Vol. 17, N 14. P. 3383–3402.
- Liu H., Feng C., Luo Y., Chen B., Wang Z., Gu H. Potential challenges of climate change to orchid conservation in a wild orchid hotspot in southwestern China // The Bot. Rev. 2010. Vol. 76, N 2. P. 174–192.
- Morrison L. W., Haack-Gaynor J. L., Young C. C., DeBacker M. D. A 20-year record of the western prairie fringed orchid (*Platanthera praeclara*): population dynamics and modeling of precipitation effects // Nat. Areas J. 2015. Vol. 35, N 2. P. 246–255.
- Nazarov V. V. Samenproduktivität europäischer Orchideen. I. Methoden zur Bestimmung der Samenzahl // J. Europäischer Orchideen. 1998. Vol. 30, N 3. P. 591–602.
- Neiland M. R. M., Wilcock C. C. Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae // Am. J. Bot. 1998. Vol. 85, N 12. P. 1657–1671.
- Nilsson L. A. Processes of isolation and introgressive interplay between *Platanthera bifolia* (L.) Rich and *P. chlorantha* (Custer) Reichb. (Orchidaceae) // Bot. J. Linnean Soc. 1983. Vol. 87, N 4. P. 325–350.
- Nilsson L. A. Characteristics and distribution of intermediates between *Platanthera bifolia* and *P. chlorantha* (Orchidaceae) // Nordic J. Bot. 1985. Vol. 5, N 5. P. 407–419.
- Øien D. I., Pedersen B. Seasonal pattern of dry matter allocation in *Dactylorhiza lapponica* (Orchidaceae) and the relation between tuber size and flowering // Nordic J. Bot. 2003. Vol. 23, N 4. P. 441–451.
- Pfeifer M., Wiegand K., Heinrich W., Jetschke G. Long-term demographic fluctuations in an orchid species driven by weather: implications for conservation planning // J. Appl. Ecol. 2006. Vol. 43, N 2. P. 313–324.
- R Core Team. R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria, 2020. R Foundation for Statistical Computing. Available from: <http://www.R-project.org/> [Internet]
- Reddoch J. M., Reddoch A. H. Population ecology of *Platanthera hookeri* (Orchidaceae) in southwestern Quebec, Canada // The Journal of the Torrey Botanical Society. 2007. Vol. 134, N 3. P. 369–378.
- Rokaya M. B., Münzbergová Z., Dostálek T. Sustainable harvesting strategy of medicinal plant species in Nepal – results of a six-year study // Folia Geobotanica. 2017. Vol. 52, N 2. P. 239–252.
- Scott H. S., Carey P. D. The effects of fungicide and water application on seed germination and infection in *Gymnadenia conopsea* under field conditions // Trends and fluctuations and underlying mechanisms in terrestrial orchid populations / Eds.: P. Kindlmann, J. H. Willems, D. F. Whigham. Leiden: Backhuys, 2002. P. 155–165.
- Shefferson R. P., Kull T., Tali K., Kellett K. M. Linking vegetative dormancy to fitness in two long-lived herbaceous perennials // Ecosphere. 2012. Vol. 3, N 2. P. 1–19.
- Shefferson R. P., Jacquemyn H., Kull T., Hutchings M. J. The demography of terrestrial orchids: life history, population dynamics and conservation // Bot. J. Linnean Soc. 2020. Vol. 192, N 2. P. 315–332.
- 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 // J. Ecol. 2016. Vol. 104, N 2. P. 343–351.
- Stpiczynska M. The structure of nectary of *Platanthera bifolia* L. Orchidaceae // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. 1997. Vol. 66, N 1. P. 5–11.
- Stroh P. A. Long-term monitoring of Green-winged Orchid (*Anacamptis morio*) at Upwood Meadows NNR, Huntingdonshire // British & Irish Bot. 2019. Vol. 1, N 2. P. 107–116.
- Timsina B., Kindlmann P., Münzbergová Z., Rokaya M. B. Six-Year Demographic Study of the Terrestrial Orchid, *Crepidium acuminatum*: Implications for Conservation // Front. Ecol. Evolut. 2021. Vol. 9. P. 676993.
- Willson G. D., Page M. J., Akyüz F. A. Precipitation and fire effects on flowering of a rare prairie orchid // Great Plains Res. 2006. Vol. 16, N 1. P. 37–43.
- Wraith J., Norman P., Pickering C. Orchid conservation and research: An analysis of gaps and priorities for globally Red Listed species // Ambio. 2020. Vol. 49, N 10. P. 1601–1611.

Impact of weather conditions on population dynamics and reproductive success of *Platanthera bifolia* (L.) Rich. in the Komi Republic

I. A. KIRILLOVA, D. V. KIRILLOV

*Institute of Biology of the Komi Science Center of the Ural Branch of the RAS
167000, Syktyvkar, Kommunisticheskaya str., 28
E-mail: kirillova_orchid@mail.ru*

The results of an eight-year study of the *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) population on the northern border of its range (the Komi Republic, north-east of the European part of Russia) are presented. A negative correlation was found between the size of the leaves of this species and precipitation at the beginning of the current growing season. The number of flowers and their sizes are influenced by the weather conditions of August of the previous growing season. There were no significant differences in plant height and inflorescence length over the years. The number of the studied population is high for this species (400 plants); it is negatively affected by the lack of moisture in the previous year. Observations of mapped individuals revealed the duration of the presence of plants in different phases of ontogenesis. The ontogenetic spectra of the studied population correspond to the basic spectrum of the species, in some years the dominance of juvenile individuals is observed, which is associated with the renewal waves characteristic of the species. The pollination efficiency is not affected by the number of flowers in the inflorescence or their size; it is related to the level of moisture availability of the territory. Seeds of *P. bifolia* (0.60 × 0.13 mm) in the studied area are smaller than in the southern parts of the range of this species. Significant differences in the size of seeds in different years of the study were revealed, the main influence on them is the weather conditions of July. A tendency to increase the volume of air space in the seed in wetter years has been found, which contributes to their better distribution under adverse weather conditions. Real seed productivity of *P. bifolia* varies by year from 25.4 thousand to 40.8 thousand seeds; this indicator is associated with the level of moisture availability of the current growing season. The presence of juvenile individuals (18.3–51.8 %) in all the years of study indicates successful seed renewal in this population. The number of juvenile individuals correlates with the moisture level of the previous growing season.

Keywords: Orchidaceae, monitoring, population structure, seed productivity, fruit set.