

УДК 582.594:581.16(470.13)

**СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ *EPIPACTIS ATRORUBENS* (HOFFM.)
BESSER (ORCHIDACEAE, LILIOPSIDA)
НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА**

И. А. Кириллова, Д. В. Кириллов

*Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН
Россия, 167982, Сыктывкар, Коммунистическая, 28
E-mail: kirillova_orchid@mail.ru*

Поступила в редакцию 18.06.2019 г., после доработки 17.11.2019 г., принята 10.12.2019 г.

Кириллова И. А., Кириллов Д. В. Семенная продуктивность *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Besser (Orchidaceae, Liliopsida) на северной границе ареала // Поволжский экологический журнал. 2020. № 2. С. 191 – 208. DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-2-191-208>

Орхидные, вследствие специфических особенностей своей биологии, высокой декоративности и слабой устойчивости к антропогенным факторам являются одними из самых уязвимых растений мировой флоры. Для эффективного сохранения этих редких видов первостепенное значение имеют знания об их репродуктивной биологии. Особенно важны такие сведения для видов, находящихся на границах ареалов, где существуют дополнительные ограничения в воспроизводстве. Объектом нашего исследования стала редкая орхидея – *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Besser. В ходе полевых работ на территории Республики Коми (северо-восток европейской части России) исследовано 50 популяций *E. atrorubens*. В 19 из них изучены репродуктивные характеристики (плодозавязываемость, семенная продуктивность и морфометрия семян). Установлено, что основным лимитирующим фактором на Севере является короткий вегетационный период. Заморозки повреждают генеративные побеги и не дают созреть семенам. Коробочка *E. atrorubens* на северной границе ареала содержит меньшее количество семян, чем в центральной части ареала. Также меньше здесь показатель реальной семенной продуктивности. В пределах Республики Коми на территории двух горных систем (Тиманского хребта и Уральских гор) также наблюдается снижение всех репродуктивных характеристик на градиенте юг – север: уменьшается количество и размер цветков, количество семян, ухудшается качество семян, меняется их форма (они становятся менее вытянутыми, что уменьшает их летучесть). Однако ухудшение семенной продуктивности компенсируется увеличением объема семян. В критическом состоянии в регионе находятся популяции численностью менее 50 побегов, в которых не отмечено ювенильных растений.

Ключевые слова: орхидные, репродуктивная биология, плодозавязываемость, семенная продуктивность.

DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-2-191-208>

ВВЕДЕНИЕ

Орхидные – одно из крупнейших семейств покрытосеменных растений, имеющее при этом самую высокую долю исчезающих видов (Cribb et al., 2003; Swarts, Dixon, 2009). Это связано с такими особенностями их биологии, как микоризообра-

зование, высокая специализация опыления, стенотопность, декоративность, а также усугубляется разрушением среды обитания, изменением климата и незаконным сбором растений (Gale et al., 2018). Редкость этих видов привела к тому, что во многих странах им предоставлен особый природоохранный статус и защита (Kull et al., 2016). Несмотря на все предпринятые меры, происходит снижение общей численности орхидей во всем мире. Для успешного сохранения природных популяций этих уязвимых растений в условиях усиливающейся антропогенной трансформации ландшафтов необходимы всесторонние исследования их биологии и экологии (Fay, 2018). Решающее значение при этом имеет знание их репродуктивной биологии, где до сих пор остается много неясного. Для многих видов ещё не выявлен показатель семенной продуктивности из-за сложности в подсчете огромного числа мельчайших пылевидных семян, содержащихся в одной коробочке (Блинова, 2008; Proctor, Harder 1994; Arditti, Ghani, 2000), что создает дефицит информации о репродуктивном успехе орхидей в разных местообитаниях и в различных частях ареала.

Исследование направлено на изучение некоторых аспектов репродуктивной биологии редкой орхидеи *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Besser на северо-востоке Европейской части России (на территории Республики Коми), где до этого подобных работ не проводилось. Авторы стремились выявить особенности репродуктивной биологии вида в экстремальных условиях существования, а также проследить, как меняются его репродуктивные характеристики в регионе на градиенте юг – север.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Epipactis atrorubens (дремлик темно-красный) – многолетнее травянистое растение. В Республике Коми находится на северной границе своего ареала, встречается на выходах карбонатных пород на территории двух горных систем региона – Тиманского кряжа и Урала (Kirillov, Kirillova, 2019). Растет на открытых осыпных известняковых склонах, в сосновых и лиственничных лесах с близким залеганием кальцийсодержащих пород. Включен в региональную Красную книгу с категорией 3 – редкий вид. Цветет в июле, плодоносит в августе. Размножается как семенным, так и вегетативным путем (Brzosko et al., 2006). Опыление – преимущественно аллогамное, опыляется в основном осами и шмелями (Tałałaj, Brzosko, 2008; Jakubska-Busse, Kadej, 2011). Цветы производят нектар. Ключевым аттрактантом являются производные ванилина (Jakubska-Busse, Kadej, 2011).

Исследования проводили в 2006 – 2018 гг. Изучено 50 ценопопуляций (ЦП) *E. atrorubens* (рис. 1), часть из них – в течение ряда лет. Определены численность, плотность и онтогенетическая структура ЦП. За счетную единицу принимали парциальный побег. Условные онтогенетические состояния побегов выделены по ранее разработанному для данного вида ключам (Вахрамеева и др., 1997).

Плодозавязываемость, семенную продуктивность и морфометрию семян изучали в 19 ЦП *E. atrorubens*: на Северном Урале (ЦП СУ1 – СУ6), Приполярном Урале (ЦП ПУ1 – ПУ7), Южном (ЦП ЮТ1 – ЮТ5) и Среднем (ЦП СрТ) Тимане (см. рис. 1). В августе подсчитывали количество завязавшихся плодов и собирали коробочки со зрелыми семенами из средней части соцветия. Семена просматривали под световым

СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ *EPIPACTIS ATORRUBENS*

микроскопом МСП-2 с цифровой видеокамерой ТС-500 (увеличение 4.5×). Измерения проводили в программе TourView. Анализировали среднюю длину и ширину семени и зародыша, отношение этих показателей друг к другу (индекс семени и зародыша), объем семени и зародыша, долю воздушного пространства в семени (Arditti et al., 1979; Nealey et al., 1980) у 40 – 50 семян из каждой ЦП. Для определения качества семян была взята смесь семян из коробочек, отобранных с разных растений в пределах одной ЦП (не менее 600 семян с каждой ЦП), неполноценными считали семена без зародыша. Подсчет количества семян в коробочках проводили с применением разработанного нами метода анализа цифровых изображений семян Орхидных в программном пакете ImageJ (Кириллова, Кириллов, 2017; Kirillova, Kirillov, 2015). В каждой ЦП подсчитаны семена в 4 – 6 коробочках из средней части соцветия, в общей сложности обследовано 73 коробочки.

Статистическая обработка первичных данных включала расчет средней арифметической (M) и стандартного отклонения (sd). Проверку на нормальность распределения выборок значений морфометрических параметров растений и семян проводили с помощью W -теста Шапиро – Уилка. Поскольку в результате проверки у некоторых выборок были выявлены отклонения от нормального распределения, для их сравнения использовали две группы методов: параметрические (t -критерий Стьюдента для выборок с нормальным распределением) и непараметрические (критерий Уилкоксона – Манна – Уитни для данных с отклонениями от нормального распределения). Подготовительную обработку и анализ данных проводили в приложении Microsoft Office Excel 2010, статистические расчеты выполнены с помощью среды R (версия 3.4.2) (The R foundation).

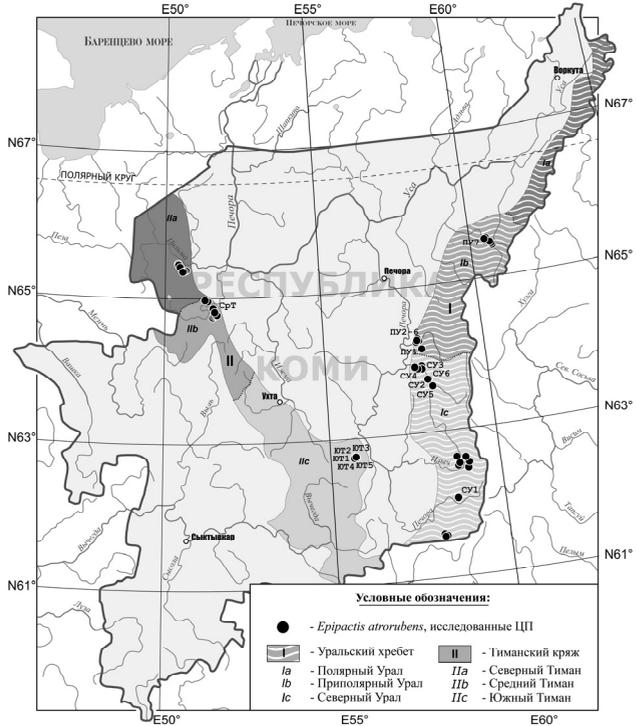


Рис. 1. Местонахождения изученных ценопопуляций *Epipactis atrorubens* в Республике Коми

Fig. 1. Locations of the studied ceno-populations of *Epipactis atrorubens* in the Komi Republic

РЕЗУЛЬТАТЫ

Epipactis atrorubens образует в регионе небольшие ЦП (до 300 побегов), приуроченные к выходам известняков на Тиманском кряже и горах Урала. Онтогенетические спектры ЦП *E. atrorubens* правосторонние, с преобладанием генеративных побегов, на долю которых приходится в среднем 49 – 57% от всех растений (рис. 2). Часть генеративных побегов ежегодно повреждается заморозками. И по направлению к северу на территории региона число таких растений увеличивается. Если на Северном Урале повреждения генеративных растений отмечены в 30% изученных ЦП, на Приполярном Урале – в 44%, то на Среднем Тимане – уже в 75%. Доля генеративных растений с мертвыми цветами составляет в разных ЦП от 1 до 36%.

Соцветие *E. atrorubens* – прямая однобокая кисть с густо опушенной осью. В Республике Коми ее длина составляет 10.28 ± 4.09 см. Цветки, в числе 12.46 ± 5.40 , темно-пурпурные, на скрученных цветоножках (завязях). Прицветники 13.02 ± 3.71 мм длиной. Наружные листочки околоцветника 8.10 ± 0.80 мм длиной и 3.38 ± 0.44 мм шириной, листочки внутреннего круга околоцветника 7.33 ± 0.67 мм длиной и 3.72 ± 0.57 мм шириной. Завязь 9.17 ± 1.42 мм длиной.

На севере региона (Северный Тиман и Приполярный Урал) количество цветков меньше (в среднем 11 шт.) и они более мелкие, чем на Среднем Тимане и Северном Урале, где на растение приходится 13–14 цветков (табл. 1).

В качестве опылителей *E. atrorubens* на территории региона нами отмечены в основном шмели (*Bombus* sp.). Плод *E. atrorubens* – коробочка 9.84 ± 1.73 мм длиной и 4.72 ± 0.88 мм шириной.

Процент плодообразования вида в Республике Коми варьирует от 31.5 до 97.1% (рис. 3), составляя в среднем 71%. Мы не обнаружили никакой связи между числом цветков и плодозавязываемостью. Доля завязавшихся плодов варьирует в зависимости от фитоценоза. Минимальные показатели (31 – 33%) отмечены для склонов северной экспозиции (ЦП СУ6 и ПУ3). На данные типы местообитаний приходится на порядок меньше солнечной энергии, чем на склоны южной экспозиции, к которым в основном приурочены остальные изученные ЦП.

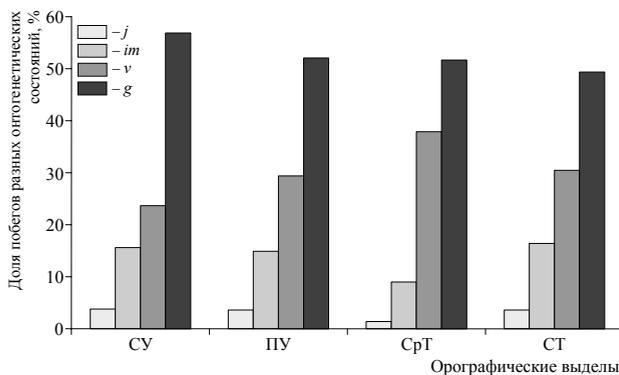


Рис. 2. Усредненные онтогенетические спектры популяций *Epipactis atrorubens* для разных частей Республики Коми: СУ – Северный Урал (17 ЦП); ПУ – Приполярный Урал (18 ЦП); СрТ – Средний Тиман (8 ЦП); СТ – Северный Тиман (7 ЦП); j – ювенильные побеги, im – иматурные, v – взрослые вегетативные, g – генеративные

Fig. 2. Average ontogenetic spectra of *Epipactis atrorubens* populations for different parts of the Komi Republic: СУ – Northern Ural (17 CP); ПУ – Subpolar Ural (18 CP); СрТ – Middle Timan (8 CP); СТ – Northern Timan (7 CP); j – percentage of juvenile shoots, im – immature, v – adult vegetative, g – generative

СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ *EPIPACTIS ATRORUBENS*

Таблица 1. Морфометрические особенности соцветий и цветков *Epipactis atrorubens* из различных частей Республики Коми

Table 1. Morphometric features of inflorescences and flowers of *Epipactis atrorubens* from various parts of the Komi Republic

Признак	Урал		Тиман	
	Северный, n = 480	Приполярный, n = 360	Средний, n = 215	Северный, n = 162
Длина соцветия, мм	11.25±4.29	9.72±3.96**	10.26±3.91	9.04±3.29**
Число цветков, шт.	13.49±5.39	11.05±5.02**	13.81±5.50	11.15±4.87**
Плотность соцветия	1.23±0.32	1.15±0.27**	1.41±0.49	1.23±0.29**
Длина верхнего лепестка, мм	8.35±0.81	7.85±0.60**	8.39±1.00	7.81±0.63**
Ширина верхнего лепестка, мм	3.28±0.45	3.26±0.42	3.29±0.42	3.35±0.50
Длина бокового лепестка, мм	7.44±0.69	7.19±0.56**	7.42±0.79	7.24±0.64
Ширина бокового лепестка, мм	3.79±0.65	3.64±0.47*	4.06±0.52	3.52±0.46**
Длина нижнего лепестка, мм	8.36±0.86	8.01±0.58**	8.31±0.95	7.90±0.71**
Ширина нижнего лепестка, мм	3.48±0.45	3.32±0.37**	3.57±0.44	3.21±0.42**
Длина прицветника, мм	13.18±4.02	11.42±2.88**	15.36±4.07	12.86±3.02**
Длина завязи, мм	9.00±1.60	8.87±1.36	9.78±1.30	9.32±1.26*

Примечание. Здесь и в табл. 2, 4 приведены среднее арифметическое (M) и стандартное отклонение (sd); *p < 0.05; **p < 0.01.

Note. Here and in tables 2 and 4 the arithmetic mean (M) and standard deviation (sd) are shown; *p < 0.05; **p < 0.01.

Плодозавязываемость одной ЦП (ЦП СрТ) была изучена в течение трех лет (2016 – 2018 гг.), она варьировала незначительно и во все года наблюдений оставалась высокой – 92.5 – 97.1% (см. рис. 3). Возможно, погодные условия не влияют на плодобразование этого вида, но этот вопрос требует дополнительных исследований.

Семена *E. atrorubens* светло-коричневого (песочного) цвета. Зрелые семена состоят из прозрачной тесты и недифференцированного зародыша (рис. 4). Форма семян вытянутая (индекс формы семени 4.3). Длина их в регионе составляет 0.96±0.17 мм, ширина – 0.23±0.04 мм. Средний объем семени этого вида в Республике Коми 13.1×10⁻³ мм³. Зародыш семян *E. atrorubens* удлиненной формы (индекс зародыша 1.6), в регионе его длина составляет 0.21±0.03 мм, ширина – 0.13±0.02 мм, объем – 1.78×10⁻³ мм³. Большую часть семени (от 80.4 до 91.1%) занимает пустое воздушное пространство.

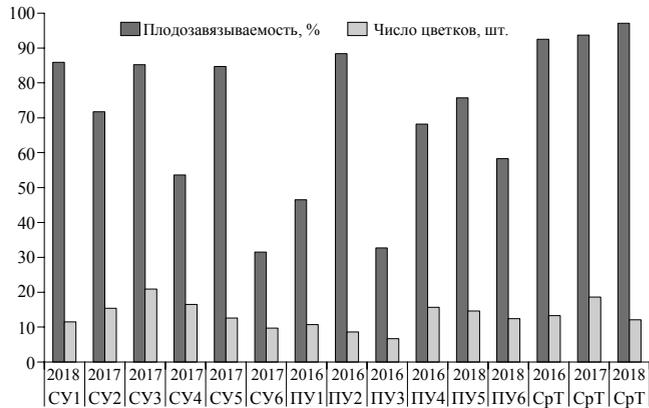


Рис. 3. Плодозавязываемость и число цветков в различных ценопопуляциях *Epipactis atrorubens* в Республике Коми
Fig. 3. Fruit set and number of flowers in different coenopopulations of *Epipactis atrorubens* in the Komi Republic

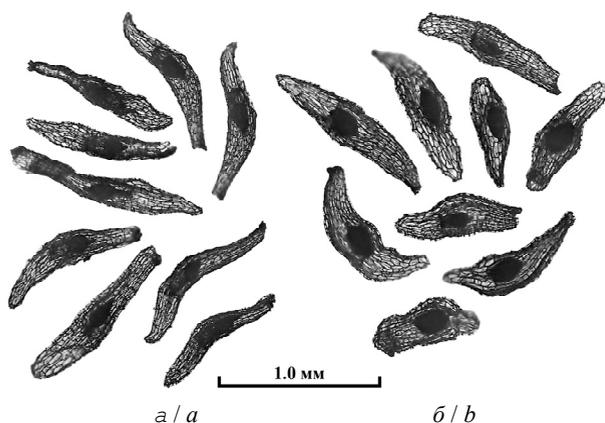


Рис. 4. Семена *Epipactis atrorubens* с Республики Коми: а – Северный Урал, б – Средний Тиман

Fig. 4. *Epipactis atrorubens* seeds from the Komi Republic: а – North Ural, b – Middle Timan

Размеры семян меняются в зависимости от расположения в разных частях региона (табл. 2, 3). Выделяются семена с Северного Урала. Они характеризуются самыми минимальными размерами (объем семян 8.81×10^{-3} , зародыша 1.12×10^{-3} мм³). Самые крупные семена отмечены в популяциях с Южного Тимана (объем семени 16.84×10^{-3} мм³). На Среднем Тимане семена характеризуются наиболее крупным зародышем и отличаются формой, они более округлые, чем в других частях региона (см. табл. 3). По

годам морфометрические характеристики семян меняются незначительно (см. табл. 2).

Таблица 2. Морфометрические характеристики семян *Epipactis atrorubens* в Республике Коми

Table 2. Morphometric characteristics of the seeds of *Epipactis atrorubens* in the Komi Republic

ЦП	Год	Семя				Доля семян без зародыша, %
		Длина, мм	Ширина, мм	Индекс	Объем $\times 10^{-3}$, мм ³	
1	2	3	4	5	6	7
СУ1	2018	0.99±0.128	0.18±0.028	5.55±0.14	8.61	2.0
СУ2	2017	0.88±0.153	0.19±0.004	4.67±0.88	8.34	3.4
СУ3	2017	0.78±0.115	0.20±0.033	3.93±0.71	8.24	0.9
СУ4	2017	0.99±0.087	0.18±0.031	5.53±1.04	8.74	0.7
ПУ1	2016	1.03±0.119	0.23±0.026	4.62±0.67	13.74	1.8
ПУ2	2016	1.02±0.134	0.26±0.043	3.97±0.67	18.17	4.3
ПУ3	2016	1.01±0.146	0.22±0.040	4.71±1.02	12.78	2.6
ПУ4	2016	1.04±0.188	0.22±0.026	4.86±0.99	12.73	2.9
ПУ5	2018	0.85±0.117	0.22±0.034	3.94±0.80	10.89	2.5
ПУ6	2018	0.92±0.146	0.23±0.028	4.09±0.77	12.64	0.8
ПУ7	2010	1.08±0.149	0.21±0.027	5.32±0.96	12.04	1.5
ЮТ1	2010	0.93±0.124	0.23±0.027	4.07±0.61	13.15	1.0
ЮТ2	2010	1.05±0.166	0.26±0.035	4.16±0.69	18.1	0.6
ЮТ3	2010	1.04±0.014	0.25±0.030	4.24±0.76	16.6	0.5
ЮТ4	2010	1.07±0.165	0.27±0.031	4.05±0.78	20.1	0.2
ЮТ5	2007	0.92±0.125	0.26±0.034	3.65±0.64	15.72	0.7
	2010	1.05±0.122	0.24±0.028	4.46±0.66	15.48	0.5
СрТ	2016	0.82±0.173	0.26±0.036	3.25±0.74	14.11	3.0
	2017	0.78±0.086	0.27±0.031	2.97±0.50	14.34	1.4
	2018	0.86±0.150	0.24±0.039	3.76±0.96	12.70	1.3

Окончание табл. 2
Table 2. Continuation

1	2	3				6	7
		Зародыш					
ЦП	Год	Длина, мм	Ширина, мм	Индекс	Объем × 10 ⁻³ , мм ³	Доля пустого воздушного пространства в семени, %	
СУ1	2018	0.17±0.025	0.11±0.012	1.56±0.20	1.02	88.1	
СУ2	2017	0.18±0.028	0.10±0.011	1.77±0.28	1.03	87.7	
СУ3	2017	0.17±0.017	0.11±0.021	1.61±0.22	1.10	86.6	
СУ4	2017	0.17±0.021	0.12±0.012	1.50±0.21	1.16	86.4	
ПУ1	2016	0.24±0.017	0.14±0.015	1.71±0.19	2.67	80.6	
ПУ2	2016	0.23±0.018	0.14±0.016	1.62±0.17	2.33	87.2	
ПУ3	2016	0.22±0.019	0.13±0.014	1.67±0.18	2.11	83.5	
ПУ4	2016	0.22±0.019	0.13±0.016	1.74±0.23	1.93	84.9	
ПУ5	2018	0.20±0.022	0.13±0.012	1.64±0.18	1.70	84.4	
ПУ6	2018	0.20±0.022	0.12±0.018	1.71±0.19	1.56	87.7	
ПУ7	2010	0.21±0.024	0.11±0.012	1.99±0.32	1.34	88.9	
ЮТ1	2010	0.20±0.016	0.13±0.010	1.58±0.14	1.77	86.5	
ЮТ2	2010	0.20±0.018	0.13±0.013	1.62±0.19	1.71	90.6	
ЮТ3	2010	0.21±0.013	0.13±0.013	1.60±0.13	1.97	88.1	
ЮТ4	2010	0.20±0.016	0.13±0.015	1.56±0.18	1.78	91.1	
ЮТ5	2007	0.21±0.017	0.14±0.014	1.52±0.16	2.24	85.8	
	2010	0.22±0.020	0.14±0.013	1.65±0.19	2.15	86.1	
СрТ	2016	0.23±0.020	0.15±0.015	1.57±0.16	2.76	80.4	
	2017	0.22±0.022	0.14±0.011	1.57±0.21	2.13	85.1	
	2018	0.21±0.018	0.14±0.013	1.48±0.18	2.20	82.7	

Данные о семенной продуктивности *E. atrorubens* приведены в табл. 4. Коробочка содержит в среднем 2366 семян (от 649 до 4521 шт.). Для сравнения мы посчитали число семян в ЦП *E. atrorubens* с территории Кировской области, расположенной к югу от Республики Коми (N58.7956°, E50.2268°), среднее число семян на плод составило в данной ЦП 5198 шт. (минимальное – 4876 шт., максимальное – 5499 шт.).

Таблица 3. Репродуктивные характеристики *Epipactis atrorubens* в разных частях Республики Коми

Table 3. Reproductive characteristics of *Epipactis atrorubens* in different parts of the Komi Republic

Признак	Урал		Тиман	
	Северный	Приполярный	Южный	Средний
Объем семени × 10 ⁻³ , мм ³	8.81±0.01	13.68±0.01**	16.84±0.01	13.90±0.04**
Индекс семени	4.90±1.13	4.50±0.97**	4.10±0.73	3.33±0.82**
Объем зародыша × 10 ⁻³ , мм ³	1.12±0.01	1.99±0.01**	1.97±0.01	2.38±0.01**
Доля пустого воздушного пространства в семени, %	86.12	84.28**	87.25	81.61**
Число семян в коробочке, шт.	3081	2425*	1954	1734
Доля семян без зародыша, %	1.7	2.3	0.6	1.9
Доля ювенильных растений, %	3.8	3.6	–	1.4

Примечание. **p* < 0.05, ***p* < 0.01.

Note. **p* < 0.05, ***p* < 0.01.

Таблица 4. Семенная продуктивность *Epipactis atrorubens* в Республике Коми
Table 4. Seed productivity of *Epipactis atrorubens* in the Komi Republic

ЦП	Год	Число семян в коробочке, шт.			Среднее число полноценных семян в коробочке, шт.	УРСП, шт.	РСП, шт.	Урожай семян, шт./м ²
		Mean	Min	Max				
СУ1	2018	2929	1763	3759	2870	28934	28355	–
СУ2	2017	2961	2365	4521	2860	32695	31583	78958
СУ3	2017	3905	3508	4302	3870	69536	68910	179165
СУ4	2017	2529	2168	2720	2511	22366	22210	104387
ПУ1	2016	1886	1349	2485	1852	9384	9215	17508
ПУ2	2016	3416	2281	4376	3269	25970	24853	47221
ПУ5	2018	2293	1108	3112	2236	25343	24709	24709
ПУ6	2018	2107	1418	3338	2090	15232	15110	19643
ЮТ1	2010	1622	649	3633	1606	–	–	–
ЮТ2	2010	2118	1644	2650	2105	–	–	–
ЮТ3	2010	1842	809	2695	1833	–	–	–
ЮТ4	2010	2100	1802	2619	2096	–	–	–
ЮТ5	2007	2171	1089	2680	2156	–	–	–
	2010	1875	1619	2215	1866	–	–	–
СрГ	2017	1734	1505	2073	1710	30220	29797	44696

Примечание. УРСП – условно-реальная семенная продуктивность (число семян в коробочке × число цветков на генеративном побеге (среднее для ЦП) × процент плодозавязываемости ЦП/100), РСП – реальная семенная продуктивность (число полноценных семян в коробочке × число цветков на генеративном побеге (среднее для ЦП) × процент плодозавязываемости ЦП/100). Прочерк означает отсутствие данных.

Note. CRSP – Conditionally real seed productivity (number of seeds in a fruit × number of flowers on a generative shoot (average for CP) × percentage of fruit set CP/100), RSP – Real seed productivity (average number of the seeds with embryo per fruit × number of flowers on a generative shoot (average for CP) × fruit set CP/100). “–” No data.

На территории региона среднее число полноценных семян в коробочке составляет 2329 шт. Средний показатель условно-реальной семенной продуктивности (т.е. среднее число семян на генеративный побег) – 28853 шт. Средний показатель реальной семенной продуктивности генеративного побега в регионе составляет 28304 шт. Он максимален в ЦП СУ3 – 69536 шт., в остальных ЦП варьирует от 9384 до 32695 семян. Такое большое число полноценных семян на генеративный побег в ЦП СУ3 можно объяснить уникальностью этого местообитания: если все изученные ЦП находились на выходах известняков на склонах различной крутизны, то эта ЦП расположена у подножия скал, на берегу реки. Здесь отмечено максимальное число семян на коробочку и максимальное число цветков (21 шт.). Урожай семян составил в разных местообитаниях от 17.5 тыс. до 179 тыс. семян на 1 м² (см. табл. 4).

Мы обобщили данные по репродуктивным характеристикам вида на двух участках (Тиманском кряже и Урале) на территории Республики Коми. В пределах этих участков в направлении с юга на север происходит достоверное уменьшение числа и размеров цветков (см. табл. 1), количества семян, ухудшается качество семян, меняется их форма (они становятся более округлыми), но при этом достоверно увеличивается объем зародыша в семенах (см. табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

На северной границе ареала виды обычно представлены небольшими изолированными генетически дифференцированными популяциями, несущими низкий уровень генетического разнообразия (Lesica, Allendorf, 1995; Hutchison, Templeton, 1999; Hens et al., 2017 a). Изменения климата оказывают на них большее влияние, чем на популяции, расположенные в центре ареала. Основными ограничивающими факторами на северном пределе распространения являются температура и влажность, отсутствие подходящих насекомых-опылителей и короткий вегетационный период.

Низкие температуры на северной границе ареала влияют на количество цветущих побегов *E. atrorubens*. Цветочные почки этого вида в Республике Коми формируются в конце августа – сентябре, в конце вегетационного периода. В это же время бывают первые заморозки, может выпасть снег, особенно на севере региона. Период между концом августа и октябрём наиболее губителен по воздействию низких температур, так как в это время почки с цветочными зачатками, из которых разовьются новые побеги на следующий год, уже находятся над землей. Заморозки в этот период приводят к тому, что на следующий год появляются побеги с мертвыми рудиментарными цветами. На самом севере региона такие повреждения отмечены в большинстве популяций *E. atrorubens*.

Наши исследования показали, что генеративные побеги *E. atrorubens* на северной границе ареала характеризуются меньшим количеством цветков в соцветии, чем в центре ареала вида, и более мелкими семенами. Так, среднее число цветков, приходящееся на генеративный побег *E. atrorubens* в Республике Коми, составило 12 шт., для Европы приводится от 15 – 17 (Kindlmann, Jersáková, 2006) до 17 – 24 шт. (Parzych, Sobisz, 2014; Sonkoly et al., 2016). Объем семян в регионе составляет в среднем 13.1×10^{-3} мм³, зародыша – 1.78×10^{-3} мм³, в Европе – 20.0×10^{-3} мм³ и 3.08×10^{-3} мм³ соответственно (Arditti et al., 1980; Arditti, Ghani, 2000; Vojňanský, Fargašová, 2007). Размеры цветка отличаются в зависимости от нахождения растений в разных частях региона, на севере они несколько мельче (см. табл. 1). Географические различия в размерах цветка могут быть связаны и с региональными различиями в численности доминирующих видов опылителей этого вида.

У орхидных в качестве показателя репродуктивного успеха часто используют плодозавязываемость (долю завязавшихся плодов) (Proctor, Harder, 1994; Neiland, Wilcock, 1998; Kindlmann, Jersáková, 2006). Наши исследования показали, что для *E. atrorubens* на северо-востоке европейской части России она составляет 71%, что сопоставимо с данными по центральной части ареала этого вида (Claessens, Kleunen, 2011; Sonkoly et al., 2016). Учитывая, что вид в Республике Коми находится на северном пределе распространения – это довольно высокий показатель. Некоторые авторы предполагают, что *E. atrorubens* способен к частичному самоопылению, указывая на то, что это способствует высокому плодообразованию. Так, опыты I. Tałaj, E. Brzosko (2008) показали очень высокий уровень плодообразования (до 100%) при индуцированной (искусственной) автогамии, однако при спонтанном самоопылении в Польше процент плодов не превышал 3.4%. Хотя случайная автогамия происходит редко, считается, что она происходит как страховка, когда опыле-

ние насекомыми не удалось. А. Jakubska-Busse, M. Kadej (2011), изучавшими репродуктивные особенности видов рода *Epipactis*, была обнаружена сильная тенденция к автогамии в небольших популяциях или популяциях, которые имеют ограниченный доступ к опылителям. Чрезвычайно высокий процент плодообразования *E. atrorubens* в разные годы в Мурманской области России и расположение коробочек «без пропусков» в соцветии дал возможность И. В. Блиновой (2008) утверждать, что на северном пределе распространения спонтанное самоопыление, вероятно, может быть более значимым для этого вида.

Репродуктивный успех *E. atrorubens* в Республике Коми не связан с количеством цветков в соцветии, высотой растения или длиной соцветия. Он больше зависит от локальных условий окружающей среды, в частности, от экспозиции склона, на котором произрастают растения. Наиболее низкие показатели эффективности опыления отмечены для склонов северной экспозиции. Это можно объяснить тем, что выброс аттрактантов идет хуже при более низких температурах (Jakubska-Busse, Kadej, 2011). Также нами не была отмечена связь с погодными условиями. Возможно, это объясняется тем, что в качестве опылителей в регионе чаще всего замечены виды *Bombus* sp. А эти насекомые вылетают уже при температуре 10°C и могут опылять даже в холодное и дождливое время года (Jakubska-Busse, Kadej, 2011).

Морфометрию семян видов рода *Epipactis*, в том числе *E. atrorubens*, произрастающих в умеренных областях Европы и Америки, изучал Н. Tohda (1986). Показатели семян *E. atrorubens* из разных стран оказались подобны, что позволило автору предположить, что морфоструктура семян этого вида индифферентна к географическому распространению. Однако в наших исследованиях в различных ЦП вида на северной границе ареала форма семян значительно варьировала в зависимости от места произрастания (см. табл. 2, 3).

Коробочка *E. atrorubens* на северной границе ареала содержит меньшее количество семян (2366 шт.), чем в центре ареала (например, в Центральной Европе – 3226 шт., по данным Sonkoly et al., 2016). Также ниже здесь показатель условно-реальной и реальной семенной продуктивности. Реальная семенная продуктивность коробочки (2329 шт.) ниже, чем в Пермском крае (3372 шт., Шибанова, Долгих, 2010). Средний показатель условно-реальной семенной продуктивности генеративного побега *E. atrorubens* составил в регионе 28853 шт., практически как в Мурманской области России – 25490 шт. (Блинова, 2009), где вид также находится на северной границе своего распространения. В Центральной Европе он почти в два раза выше – 46596 шт. (Sonkoly et al., 2016). Эта закономерность описана и другими исследователями, многие виды демонстрируют спад семенной продуктивности с удалением от центра ареала (Pigott, Huntley, 1981; García et al., 2000; Dorken, Eckert, 2001; Jump, Woodward, 2003).

В пределах самой Республики Коми на примере двух участков (Тиманского кряжа и Уральских гор) также показано уменьшение всех репродуктивных характеристик при продвижении с юга на север. Однако размер зародыша при этом увеличивается (см. табл. 3). То есть на самом пределе ареала растение образует меньше семян, но с более крупным зародышем. В семенах орхидей отсутствует эндосперм, однако они содержат высококонцентрированные запасы питательных веществ, в

основном липидов (Rasmussen, 1995; Arditti, Ghani, 2000). Возможно, в суровых условиях обитания, когда растению не выгодно образовывать большое количество семян, оно тратит ресурсы на более крупный зародыш, в котором больший запас питательных веществ. Компромисс между размером семян и количеством семян повсеместен среди растений и может рассматриваться как неизбежное ограничение, обусловленное тем, что растения имеют ограниченное количество ресурсов, доступных для размножения. Как было показано во многих исследованиях (Leishman et al., 2000; Moles, Westoby, 2004), более крупные семена имеют преимущество в условиях нехватки ресурсов, однако их образование связано с затратами, которые оплачиваются уменьшением производства семян.

В более суровых условиях меняется и форма семян *E. atrorubens*, они становятся менее вытянутыми (см. табл. 3). Форма семян орхидных связана с расстоянием распространения, удлиненные семена рассеиваются дальше (Arditti, Ghani, 2000; Eriksson, Kainulainen, 2011). Возможно, в благоприятных условиях, когда образуется большее количество семян, они способны к более эффективному рассеиванию, чтобы хотя бы малая часть могла преодолеть большое расстояние. В крайних условиях существования, когда подходящих биотопов становится меньше, менее летучие семена выпадают рядом с материнским растением, где вероятность прорости выше.

Чтобы прорасти, семена должны оказаться на земле. На севере региона рассыпание семян *E. atrorubens* происходит в конце августа – сентябре, а в это время уже возможны первые заморозки. Поэтому время рассыпания семян становится еще одним опасным моментом в жизни растений. Иногда семена, не успев созреть, попадают под заморозок или рассыпаются, а уже выпал первый снег.

Урожай семян *E. atrorubens* составил от 17.5 тыс. до 179 тыс. шт. на 1 м² (см. табл. 4). Несмотря на то, что образуется огромное количество семян, прорастает лишь малая их часть. Во-первых, для прорастания необходима встреча с мицелием совместимого микобионта, во-вторых, сами семена обладают структурно обусловленным глубоким покоем (Мамаев и др., 2004), выход из которого стимулируется воздействием несимбиотической почвенной микрофлоры или изменением окислительно-восстановительного потенциала среды (Куликов, Филиппов, 2000). Таким образом, успешное пополнение ЦП *E. atrorubens* зависит не только от наличия семян, но и от наличия подходящих местообитаний (Nathan, Muller-Landau, 2000) и специфических микоризных грибов (Bidartondo, Read, 2008). Поскольку сочетание условий, благоприятствующих прорастанию, встречается редко, процент прорастающих семян обычно незначителен. В Республике Коми доля ювенильных побегов семенного происхождения в ЦП *E. atrorubens* невелика (см. рис. 2). В маленьких ЦП (менее 50 побегов) они вообще отсутствуют. Исследования Н. Hens с соавторами (2017 b) в Финляндии также показали, что небольшие популяции *E. atrorubens* имеют более низкую жизнеспособность из-за низкой пополняемости (низкой успешности прорастания).

Кроме семенного возобновления, для *E. atrorubens* характерно и вегетативное (Brzosko et al., 2006). Сочетание этих двух типов возобновления помогает сохранять популяциям *E. atrorubens* на севере.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования показали, что на северной границе ареала существуют дополнительные ограничения в воспроизводстве *Epipactis atrorubens*, обусловленные, прежде всего, коротким вегетационным периодом. Заморозки повреждают генеративные побеги и не дают созреть семенам. С удалением от центра ареала происходит спад семенной продуктивности. В пределах региона при продвижении на север происходит уменьшение числа и размеров цветков, количества и качества семян, меняется их форма. Ухудшение семенной продуктивности компенсируется увеличением объема семян. Сочетание семенного и вегетативного возобновления помогает сохраняться популяциям *E. atrorubens* на севере. В критическом состоянии находятся ценопопуляции численностью менее 50 побегов, в которых не отмечено ювенильных растений.

Работа выполнена в рамках госзадания Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН (№ АААА-А19-119011790022-1).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Блинова И. В. Особенности опыления орхидных в северных широтах // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2008. Т. 113, № 1. С. 39 – 47.
- Блинова И. В. Оценка репродуктивного успеха орхидных за Полярным кругом // Вестн. Твер. гос. ун-та. Сер. Биология и экология. 2009. Вып. 12. С. 76 – 83.
- Вахрамеева М. Г., Варлыгина Т. И., Баталов А. Е., Тимченко И. А., Богомолова Т. И. Род Дремлик // Биологическая флора Московской области. М. : Изд-во МГУ, 1997. Вып. 13. С. 50 – 87.
- 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.
- Куликов П. В., Филиппов Е. Г. Репродуктивная стратегия орхидных умеренной зоны // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции. СПб. : Мир и семья, 2000. С. 510 – 513.
- Мамаев С. А., Князев М. С., Куликов П. В., Филиппов Е. Г. Орхидные Урала : систематика, биология, охрана. Екатеринбург : УрО РАН, 2004. 124 с.
- Шибанова Н. Л., Долгих Я. В. Морфометрическая характеристика семян и реальная семенная продуктивность редких видов орхидных Предуралья // Вестн. Перм. ун-та. 2010. Вып. 2. С. 4 – 6.
- Arditti J., Michaud J. D., Healey P. L. Morphometry of Orchid Seeds. 1. *Paphiopedilum* and Native California and Related Species of *Calypso*, *Cephalanthera*, *Corallorhiza* and *Epipactis* // American J. of Botany. 1979. Vol. 66, № 10. P. 1128 – 1137.
- Arditti J., Michaud J., Healey P. Morphometry of Orchid Seeds. II. Native California and Related Species of *Calypso*, *Cephalanthera*, *Corallorhiza* and *Epipactis* // American J. of Botany. 1980. Vol. 67, № 3. P. 347 – 360.
- 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, iss. 3. P. 367 – 421.
- Bidartondo M. I., Read D. J. Fungal Specificity Bottlenecks During Orchid Germination and Development // Molecular Ecology. 2008. Vol. 17, № 16. P. 3707 – 3716.
- Bojňanský V., Fargašová A. Atlas of seeds and fruits of Central and East-European Flora : The Carpathian Mountains Region. Dordrecht : Springer Science & Business Media, 2007. 1046 p.

СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ *EPIPACTIS ATRORUBENS*

- Brzosko E., Tatalaj I., Wróblewska A. Genetic Structure of Rare *Epipactis atrorubens* Populations from Two National Parks in Northeast Poland // Polish Botanical Studies. 2006. Vol. 22. P. 71 – 80.
- Claessens J., Kleynen J. The Flower of the European Orchid : Form and Function. Geulle, Netherlands, 2011. 440 p.
- Cribb P. J., Kell S. P., Dixon K. W., Barrett R. L. Orchid Conservation : A Global Perspective // Orchid Conservation. Kota Kinabalu : Natural History Publications, 2003. P. 1 – 24.
- Dorken M. E., Eckert C. G. Severely Reduced Sexual Reproduction in Northern Populations of a Clonal Plant, *Decodon verticillatus* (Lythraceae) // J. Ecology. 2001. Vol. 89, № 3. P. 339 – 350.
- Eriksson O., Kaimulainen K. The Evolutionary Ecology of Dust Seeds // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. 2011. Vol. 13, iss. 2. P. 73 – 87.
- Fay M. F. Orchid Conservation : How Can we Meet the Challenges in the Twenty-first Century? // Botanical Studies. 2018. Vol. 59. P. 16.
- Gale S. W., Fischer G. A., Cribb P. J., Fay M. F. Orchid Conservation : Bridging the Gap Between Science and Practice // Botanical J. of the Linnean Society. 2018. Vol. 186. P. 425 – 434.
- García D., Zamora R., Gómez J. M., Jordano P., Hódar J. A. Geographical Variation in Seed Production, Predation and Abortion in *Juniperus communis* Throughout its Range in Europe // J. Ecology. 2000. Vol. 88, № 3. P. 436 – 446.
- Healey P. L., Michaud J. D., Arditti J. Morphometry of Orchid Seeds. III. Native California and Related Species of *Goodyera*, *Piperia*, *Platanthera* and *Spiranthes* // American J. of Botany. 1980. Vol. 67, № 4. P. 508 – 518.
- Hens H., Pakanen V. M., Jäkäläniemi A., Tuomi J., Kvist L. Low Population Viability in Small Endangered Orchid Populations : Genetic Variation, Seedling Recruitment and Stochasticity // Biological Conservation. 2017 a. Vol. 210. P. 174 – 183.
- Hens H., Jäkäläniemi A., Tali K., Efimov P., Kravchenko A. V., Kvist L. Genetic Structure of a Regionally Endangered Orchid, the Dark Red Helleborine (*Epipactis atrorubens*) at the Edge of its Distribution // Genetica. 2017 b. Vol. 145, iss. 2. P. 209 – 221.
- Hutchison D. W., Templeton A. R. Correlation of Pairwise Genetic and Geographic Distance Measures : Inferring the Relative Influences of Gene flow and Drift on the Distribution of Genetic Variability // Evolution. 1999. Vol. 53, № 6. P. 1898 – 1914.
- Jakubska-Busse A., Kadej M. The Pollination of *Epipactis* Zinn, 1757 (Orchidaceae) Species in Central Europe – the Significance of Chemical Attractants, Floral Morphology and Concomitant Insects // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. 2011. Vol. 80, iss. 1. P. 49 – 57.
- Jump A. S., Woodward F. I. Seed Production and Population Density Decline Approaching the Range Edge of *Cirsium* species // New Phytologist. 2003. Vol. 160, iss. 2. P. 349 – 358.
- Kindlmann P., Jersáková J. Effect of Floral Display on Reproductive Success in Terrestrial Orchids // Folia Geobotanica. 2006. Vol. 41, iss. 1. P. 47 – 60.
- Kirillov D., Kirillova I. The Genus *Epipactis* Zinn (Orchidaceae) in the Komi Republic. Syktyvkar : Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 2019. Available at: http://ib.komisc.ru:8088/ipt/resource?r=epipactis_in_the_komi_republic (accessed 24 June 2019).
- 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.
- Kull T., Selgis U., Peciña M. V., Metsare M., Ilves A., Tali K., Shefferson R. P. Factors Influencing IUCN Threat Levels to Orchids Across Europe on the Basis of National Red Lists // Ecology and Evolution. 2016. Vol. 6. P. 6245 – 6265.
- Leishman M. R., Wright I. J., Moles A. T., Westoby M. The Evolutionary Ecology of Seed Size // Seeds : The Ecology of Regeneration in Plant Communities. 2000. Vol. 2. P. 31 – 57.

- Lesica P., Allendorf F. W.* When are Peripheral Populations Valuable for Conservation? // Conservation Biology. 1995. Vol. 9, iss. 4. P. 753 – 760.
- Moles A. T., Westoby M.* Seedling Survival and Seed Size : A Synthesis of the Literature // J. of Ecology. 2004. Vol. 92, iss. 3. P. 372 – 383.
- Nathan R., Muller-Landau H. C.* Spatial Patterns of Seed Dispersal, Their Determinants and Consequences for Recruitment // Trends in Ecology & Evolution. 2000. Vol. 15, iss. 7. P. 278 – 285.
- Neiland M. R. M., Wilcock C. C.* Fruit Set, Nectar Reward, and Rarity in the Orchidaceae // American J. of Botany. 1998. Vol. 85, № 12. P. 1657 – 1671.
- Parzych A., Sobisz Z.* Preliminary Ecology Research on *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Besser on the Słowińskie Coast (Northern Poland) // Ecological Questions. 2014. Vol. 18. P. 21 – 32.
- Pigott C. D., Huntley J. P.* Factors Controlling the Distribution of *Tillia cordata* at the Northern Limits of its Geographical Range. III. Nature and Causes of Seed Sterility // New Phytologist. 1981. Vol. 87, iss. 4. P. 817 – 839.
- Proctor H. C., Harder L. D.* Pollen Load, Capsule Weight, and Seed Production in Three Orchid Species // Canadian J. of Botany. 1994. Vol. 72, № 2. P. 249 – 255.
- Rasmussen H.* Terrestrial Orchids From Seed to Mycotrophic Plant. Cambridge : Cambridge University Press, 1995. 444 p.
- 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. of Ecology. 2016. Vol. 104, № 2. P. 343 – 351.
- Swartz N. D., Dixon K. W.* Terrestrial Orchid Conservation in the Age of Extinction // Annals of Botany. 2009. Vol. 104, iss. 3. P. 543 – 556.
- Talalaj I., Brzosko E.* Selfing Potential in *Epipactis palustris*, *E. helleborine* and *E. atrorubens* (Orchidaceae) // Plant Systematics and Evolution. 2008. Vol. 276, iss. 1–2. P. 21 – 29.
- Tohda H.* Seed Morphology in Orchidaceae III. Tribe Neottieae // Science Report Tohoku University. 4th Ser. Biology. 1986. Vol. 39. P. 103 – 119.

Seed Productivity of *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Besser (Orchidaceae, Liliopsida) on the Northern Border of its Distribution Area

Irina A. Kirillova, <https://orcid.org/0000-0001-7774-7709>; kirillova_orchid@mail.ru

Dmitriy V. Kirillov, <https://orcid.org/0000-0002-6577-693X>; kirdimka@mail.ru

*Institute of Biology of Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
28 Kommunisticheskaya St., Syktyvkar 167982, Russia*

Received 18 June 2019, revised 17 November 2019, accepted 10 December 2019

Kirillova I. A., Kirillov D. V. Seed Productivity of *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Besser (Orchidaceae, Liliopsida) on the Northern Border of its Distribution Area. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2020, no. 2, pp. 191–208 (in Russian). DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-2-191-208>

The Orchids due to their biological features, high decorative properties and poor resistance against anthropogenic factors are one of the most vulnerable components in vegetation of the world. Their conservation cannot be efficient without the knowledge on their reproductive biology. These data are especially important for species on the borders of their distribution area with additional reproduction limiting factors. Our study object is a rare orchid species *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Besser. During field works on the territory of the Komi Republic (northeast Russia), we studied 50 populations of *E. atrorubens*. Reproductive characteristics (fruit set, seed productivity and seed morphometry) were studied in 19 of them. We established that the main limiting factor in the North is a short vegetation period. Frosts damage generative shoots and do not allow seeds to ripe. The capsule of *E. atrorubens* on the northern distribution border contains fewer seeds than in the central part of areal. Also less is the indicator of real seed productivity. Within the Komi Republic on sample of two sites (the Timan Range and the Ural Mountains), we also see the decrease in all reproductive characteristics from south to north: the number and size of flowers, the number and quality of seeds decrease, their shape changes. However deterioration in seed productivity is compensated by an increase in seed volume. The populations of less than 50 shoots, in which juvenile plants are not marked, are in critical condition.

Keywords: Orchidaceae, Reproductive biology, Fruit set, Seed productivity.

DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-2-191-208>

Acknowledgments: The study was conducted in framework of the state assignment of the Institute of Biology of Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (No. AAAA-A19-119011790022-1).

REFERENCES

Blinova I. V. Orchid Pollination in Northern Latitudes. *Bull. of Moscow Society of Naturalists, Biological Ser.*, 2008, vol. 113, no. 1, pp. 39–47 (in Russian).

Blinova I. V. The Estimation of Reproductive Success in Orchid Species North of the Arctic Circle in Europe. *Gerald of Tver State University, Ser. Biology and Ecology*, 2009, iss. 12, pp. 76–83 (in Russian).

Vakhrameeva M. G., Varlygina T. I., Batalov A. E., Timchenko I. A., Bogomolova T. I. Genus *Epipactis*. *Biological Flora of the Moscow Region*. Moscow, Izdatel'stvo Moskovskogo universiteta, 1997, iss. 13, pp. 50–87 (in Russian).

Kirillova I. A., Kirillov D. V. Reproductive Biology of *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) on its Northern Distribution Border (The Komi Republic). *Tomsk State University J. of Biology*, 2017, vol. 38, pp. 68–88 (in Russian).

Kulikov P. V., Philippov E. G. Reproductive Strategy of Orchids in Moderate Zone. *Embryology of flowering Plants. Terminology and Concepts. Vol. 3. Reproductive Systems*. Saint Petersburg, Mir i sem'ia Publ., pp. 510–513 (in Russian).

Mamaev S. A., Knjazev M. S., Kulikov P. V., Filippov E. G. *Orkhidnye Urala: sistematika, biologii, okhrana* [Orchid Urals: Taxonomy, Biology, Protection]. Ekaterinburg, UrO RAN Publ., 2004. 124 p. (in Russian).

Shibanova N. L., Dolgich Ya. V. The Morphometric Characteristic of Seeds and Real Seed Production of Rare Species Orchidaceae of Preduralie. *Bulletin of Perm University*, 2010, iss. 2, pp. 4–6 (in Russian).

Arditti J., Michaud J. D., Healey P. L. Morphometry of Orchid Seeds. I. *Paphiopedilum* and Native California and Related Species of *Calypso*, *Cephalanthera*, *Corallorhiza* and *Epipactis*. *American J. of Botany*, 1979, vol. 66, no. 10, pp. 1128–1137.

Arditti J., Michaud J., Healey P. Morphometry of Orchid Seeds. II. Native California and Related Species of *Calypso*, *Cephalanthera*, *Corallorhiza* and *Epipactis*. *American J. of Botany*, 1980, vol. 67, no. 3, pp. 347–360.

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, iss. 3, pp. 367–421.

Bidartondo M. I., Read D. J. Fungal Specificity Bottlenecks During Orchid Germination and Development. *Molecular Ecology*, 2008, vol. 17, no. 16, pp. 3707–3716.

Bojňanský V., Fargašová A. *Atlas of seeds and fruits of Central and East-European Flora: The Carpathian Mountains Region*. Dordrecht, Springer Science & Business Media, 2007. 1046 p.

Brzosko E., Tałałaj I., Wróblewska A. Genetic Structure of Rare *Epipactis atrorubens* Populations from Two National Parks in Northeast Poland. *Polish Botanical Studies*, 2006, vol. 22, pp. 71–80.

Claessens J., Kleynen J. *The Flower of the European Orchid: Form and Function*. Geulle, Netherlands, 2011. 440 p.

Cribb P. J., Kell S. P., Dixon K. W., Barrett R. L. Orchid Conservation: A Global Perspective. In: *Orchid Conservation*. Kota Kinabalu, Natural History Publications, 2003, pp. 1–24.

Dorken M. E., Eckert C. G. Severely Reduced Sexual Reproduction in Northern Populations of a Clonal Plant, *Decodon verticillatus* (Lythraceae). *J. Ecology*, 2001, vol. 89, no. 3, pp. 339–350.

Eriksson O., Kainulainen K. The Evolutionary Ecology of Dust Seeds. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2011, vol. 13, iss. 2, pp. 73–87.

Fay M. F. Orchid Conservation: How Can we Meet the Challenges in the Twenty-first Century? *Botanical Studies*, 2018, vol. 59, pp. 16.

Gale S. W., Fischer G. A., Cribb P. J., Fay M. F. Orchid Conservation: Bridging the Gap Between Science and Practice. *Botanical J. of the Linnean Society*, 2018, vol. 186, pp. 425–434.

García D., Zamora R., Gómez J. M., Jordano P., Hódar J. A. Geographical Variation in Seed Production, Predation and Abortion in *Juniperus communis* Throughout its Range in Europe. *J. Ecology*, 2000, vol. 88, no. 3, pp. 436–446.

СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ *EPIPACTIS ATRORUBENS*

Healey P. L., Michaud J. D., Arditti J. Morphometry of Orchid Seeds. III. Native California and Related Species of *Goodyera*, *Piperia*, *Platanthera* and *Spiranthes*. *American J. of Botany*, 1980, vol. 67, no. 4, pp. 508–518.

Hens H., Pakanen V. M., Jäkäläniemi A., Tuomi J., Kvist L. Low Population Viability in Small Endangered Orchid Populations: Genetic Variation, Seedling Recruitment and Stochasticity. *Biological Conservation*, 2017 a, vol. 210, pp. 174–183.

Hens H., Jäkäläniemi A., Tali K., Efimov P., Kravchenko A. V., Kvist L. Genetic Structure of a Regionally Endangered Orchid, the Dark Red Helleborine (*Epipactis atrorubens*) at the Edge of its Distribution. *Genetica*, 2017 b, vol. 145, iss. 2, pp. 209–221.

Hutchison D. W., Templeton A. R. Correlation of Pairwise Genetic and Geographic Distance Measures: Inferring the Relative Influences of Gene flow and Drift on the Distribution of Genetic Variability. *Evolution*, 1999, vol. 53, no. 6, pp. 1898–1914.

Jakubska-Busse A., Kadej M. The Pollination of *Epipactis* Zinn, 1757 (Orchidaceae) Species in Central Europe – the Significance of Chemical Attractants, Floral Morphology and Concomitant Insects. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 2011, vol. 80, iss. 1, pp. 49–57.

Jump A. S., Woodward F. I. Seed Production and Population Density Decline Approaching the Range Edge of *Cirsium* Species. *New Phytologist*, 2003, vol. 160, iss. 2, pp. 349–358.

Kindlmann P., Jersáková J. Effect of Floral Display on Reproductive Success in Terrestrial Orchids. *Folia Geobotanica*, 2006, vol. 41, iss. 1, pp. 47–60.

Kirillov D., Kirillova I. *The Genus Epipactis Zinn (Orchidaceae) in the Komi Republic*. Syktyvkar, Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 2019. Available at: http://ib.komisc.ru:8088/ipt/resource?r=epipactis_in_the_komi_republic (accessed 24 June 2019).

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, no. 4, pp. 512–522.

Kull T., Selgis U., Peciña M. V., Metsare M., Ilves A., Tali K., Shefferson R. P. Factors Influencing IUCN Threat Levels to Orchids Across Europe on the Basis of National Red Lists. *Ecology and Evolution*, 2016, vol. 6, pp. 6245–6265.

Leishman M. R., Wright I. J., Moles A. T., Westoby M. The Evolutionary Ecology of Seed Size. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, 2000, vol. 2, pp. 31–57.

Lesica P., Allendorf F. W. When are Peripheral Populations Valuable for Conservation? *Conservation Biology*, 1995, vol. 9, iss. 4, pp. 753–760.

Moles A. T., Westoby M. Seedling Survival and Seed Size: A Synthesis of the Literature. *J. of Ecology*, 2004, vol. 92, iss. 3, pp. 372–383.

Nathan R., Muller-Landau H. C. Spatial Patterns of Seed Dispersal, Their Determinants and Consequences for Recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*, 2000, vol. 15, iss. 7, pp. 278–285.

Neiland M. R. M., Wilcock C. C. Fruit Set, Nectar Reward, and Rarity in the Orchidaceae. *American J. of Botany*, 1998, vol. 85, no. 12, pp. 1657–1671.

Parzych A., Sobisz Z. Preliminary Ecology Research on *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Besser on the Słowińskie Coast (Northern Poland). *Ecological Questions*, 2014, vol. 18, pp. 21–32.

Pigott C. D., Huntley J. P. Factors Controlling the Distribution of *Tillia cordata* at the Northern Limits of its Geographical Range. III. Nature and Causes of Seed Sterility. *New Phytologist*, 1981, vol. 87, iss. 4, pp. 817–839.

Proctor H. C., Harder L. D. Pollen Load, Capsule Weight, and Seed Production in Three Orchid Species. *Canadian J. of Botany*, 1994, vol. 72, no. 2, pp. 249–255.

Rasmussen H. *Terrestrial Orchids From Seed to Mycotrophic Plant*. Cambridge, Cambridge University Press, 1995. 444 p.

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. of Ecology*, 2016, vol. 104, no. 2, pp. 343 – 351.

Swarts N. D., Dixon K. W. Terrestrial Orchid Conservation in the Age of Extinction. *Annals of Botany*, 2009, vol. 104, iss. 3, pp. 543–556.

Tałałaj I., Brzosko E. Selfing Potential in *Epipactis palustris*, *E. helleborine* and *E. atrorubens* (Orchidaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 2008, vol. 276, iss. 1–2, pp. 21–29.

Tohda H. Seed Morphology in Orchidaceae III. Tribe Neottieae. *Science Report Tohoku University*, 4th Ser. Biology, 1986, vol. 39, pp. 103–119.