

УДК 582.594.2(470.13)

## СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ *GOODYERA REPENS* (L.) R. BR. (ORCHIDACEAE) В РЕСПУБЛИКЕ КОМИ

И.А. Кириллова<sup>1</sup>, Д.В. Кириллов<sup>2</sup>

Приведены сведения о репродуктивной биологии представителя семейства Орхидные *Goodyera repens* (L.) R. Br. в Республике Коми. Установлено, что для вида характерны высокая плодозавязываемость (84,6%) и высокое качество семян (91%). Семена *G. repens* очень мелкие (0,65×0,13 мм), содержат 87% пустого воздушного пространства. Для вида характерна полиэмбриония (семена с двумя зародышами отмечены в половине изученных ценопопуляций, их доля составляет 0,1–1,6%). Семенная продуктивность высокая, одна коробочка содержит в среднем 2551 семя, реальная семенная продуктивность генеративного побега 33,8 тыс. семян.

**Ключевые слова:** Orchidaceae, *Goodyera repens*, морфометрия семян, качество семян, семенная продуктивность.

Сохранение биоразнообразия – одна из важнейших задач современности. Ее решение возможно только на основе всестороннего изучения биологии и экологии отдельных видов и групп растений. Семейство Орхидные в силу своих эколого-биологических и ценологических особенностей относится к наиболее уязвимым компонентам растительного покрова (Swartz, Dixon, 2009). Для разработки научных основ сохранения видов этого семейства очень важно выявить особенности их репродуктивной биологии в разных условиях произрастания. Этот вопрос остается пока недостаточно изученным. В частности, существует недостаток информации о семенной продуктивности орхидных из-за сложностей в подсчете огромного числа мельчайших пылевидных семян, содержащихся в одной коробочке (Назаров, 1995; Блинова, 2008; Arditti, Ghani, 2000), а для многих видов орхидных умеренных широт репродуктивные характеристики вообще отсутствуют (Блинова, 2009).

Объектом нашего исследования стала *Goodyera repens* (L.) R. Br. – голарктический бореальный вид, распространение которого связано с ареалами хвойных (Толмачев, 1974). *G. repens* имеет широкий ареал, но в связи с нарушением естественных местообитаний становится редкой в отдельных его частях (Вахрамеева и др., 2014; Kull et al., 2016). Для вида характерно и семенное, и вегетативное размножение (Татаренко, 1996). Новые участки это растение заселяет с помощью семян, но раз-

витие в освоенных местообитаниях происходит в основном вегетативно, с помощью побегов, формирующихся из спящих почек (Вахрамеева и др., 2011).

Исследования E. Brzosko (Brzosko et al., 2013) на северо-востоке Польши показали, что в популяциях этого вида семенное размножение играет большую роль, чем считалось ранее, а кроме того, наблюдается высокий уровень генетической изменчивости.

Цель работы состояла в изучении репродуктивной биологии *G. repens* на территории Республики Коми, где подобные исследования прежде не проводились.

### Материалы и методы

Исследования проводили с 2009 по 2016 г. на территории Республики Коми. Регион расположен на северо-востоке европейской части России. Его протяженность с юга на север и с запада на восток составляет соответственно 785 и 695 км. По рельефу и геологическому строению восток территории относится к горному Уралу (Северный, Приполярный и Полярный Урал), а остальная часть – к Русской равнине (Тиманский кряж, Печорская низменность, Вычегодско-Мезенская равнина). Репродуктивную биологию вида изучали в 12 ценопопуляциях (ЦП) *G. repens* (табл. 1), расположенных в разных частях региона, на Вычегодско-Мезенской

<sup>1</sup> Кириллова Ирина Анатольевна – науч. сотр. отдела флоры и растительности Севера Института биологии Коми НЦ УрО РАН, канд. биол. наук (kirillova\_orchid@mail.ru); <sup>2</sup> Кириллов Дмитрий Валерьевич – науч. сотр. лаборатории компьютерных технологий и моделирования Института биологии Коми НЦ УрО РАН, канд. биол. наук (kirdimka@mail.ru).

Т а б л и ц а 1

Местонахождения изученных ценопопуляций *Goodyera repens* в Республике Коми

ЦП	Местонахождение	Географические координаты	Местообитание
1	окрестности дер. Слудка	N61°55'33,9" E50°13'13,4"	ельник чернично-зеленомошный
2	пойма р. Сысола (нижнее течение), заказник Сыктывкарский	N61°33'20,9" E50°39'11,3"	ельник разнотравно-зеленомошный
3	пойма р. Тылаю (нижнее течение)	N61°34'13,3" E50°40'18,6"	ельник хвощово-кустарничково-зеленомошный
4	окрестности дер. Коччойяг, урочище Ярега	N61°57'17,7" E50°43'22,9"	ельник хвощово-кустарничково-зеленомошный
5	пойма р. Важелью	N61°39'05,1" E50°40'02,4"	сосняк бруснично-зеленомошный
6	пойма р. Важелью, заказник Важелью	N61°38'49,5" E50°39'52,9"	ельник чернично-зеленомошный
7	правый берег р. Печора, 1 км выше пос. Якша	N61°48'53,9" E56°51'33,6"	ельник папоротничково-зеленомошный
8	правый берег р. Печора, 15 км выше пос. Якша	N61°46'30,9" E57°03'57,5"	сосняк зеленомошный, склон террасы
9	левый берег р. Щугор, выше о. Кыртади	N64°12'45,5" E57°59'47,9"	ельник разнотравно-хвощово-зеленомошный
10	левый берег р. Щугор, урочище Нижние Ворота	N64°12'35,6" E57°58'04,7"	ельник кустарничково-зеленомошный по склону
11	правый берег р. Щугор, урочище Мичабечевник	N64°11'43,4" E58°01'46,5"	ельник кислично-зеленомошный
12	правый берег р. Печорская Пижма (среднее течение)	N64°53'04,4" E51°28'48,9"	ельник чернично-зеленомошный

равнине (ЦП 1–6), Северном Урале (ЦП 7–11) и северной части Тиманского кряжа (ЦП 12).

Для изучения морфометрии семян использовали световой микроскоп «ЛОМО МСП-2» с цифровой видеокамерой «ЛОМО ТС-500» (увеличение 4.5×zoom). Для измерений использовали программу TourView. Анализировали среднюю длину и ширину семени и зародыша, отношение этих показателей друг к другу, объем семени (VS) и зародыша (VE), долю воздушного пространства в семени (AS) (Arditti et al., 1979; Healey et al., 1980), цвет и форму семенной кожуры у 40–50 выполненных семян из каждой выборки. Для определения качества семян была взята их смесь из коробочек, собранных с разных растений в пределах одной ЦП (не менее 600 семян с каждой ЦП), семена без зародыша считали неполноценными. Для подсчета семян в коробочках применяли разработанную нами оригинальную методику абсолютного учета числа

семян с помощью программного пакета ImageJ 1.5 (Кириллова, Кириллов, 2015, 2017) на сканированном материале в автоматическом режиме (алгоритм Find Maxima) с ручной корректировкой. Для каждой ЦП подсчитаны семена в 5–10 коробочках из средней части соцветия. В работе использовали такие показатели, как условно-реальная семенная продуктивность (Ходачек, 1970), реальная семенная продуктивность (Вайнагий, 1974), условно-потенциальная семенная продуктивность (Блинова, 2009).

Для обработки данных применяли вариационно-статистические методы пакета Microsoft Office Excel 2010, статистические расчеты выполнены с помощью среды R (вер.3.3.2)<sup>3</sup>.

Проверку на нормальность распределения выборок значений морфометрических параметров семян и плодов проводили с помощью W-теста Шапиро–Уилка. Поскольку в результате проверки

<sup>3</sup> В тексте и таблицах приведены среднее арифметическое ± стандартное отклонение, а также границы минимального и максимального значения.

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 (U-критерий Манна–Уитни для данных с отклонениями от нормального распределения).

### Результаты и обсуждение

Плод *G. repens* – коробочка, раскрывающаяся продольными щелями, с многочисленными мельчайшими пылевидными семенами. В Республике Коми ее длина и ширина составляют соответственно  $6,2 \pm 0,90$  (4,0–8,4) и  $3,3 \pm 0,48$  (1,8–4,6) мм. В разных ЦП региона длина коробочек изменяется от 5,0 до 6,8 мм, ширина – от 2,7 до 3,6 мм (табл. 2). Статистически значимо варьирует по региону лишь длина коробочек. Минимальные значения этого признака отмечены в ЦП 3.

Плодообразование *G. repens* варьирует в Республике Коми от 44,8 до 97,9%, составляя в среднем 84,6%. Высокое плодообразование характерно для этого вида и в других частях ареала: 85% в Мурманской обл. (Блинова, 2009), 89–92% в Тверской обл. (Хомутовский, 2011), по 77% в

Приморском крае (Татаренко, 1996) и на Южном Урале (Жирнова и др., 2008), свыше 68% в Европе (Neiland, Wilcock, 1998; Claessens, Kleynen, 2016). Минимальный показатель плодозавязываемости и наименьшие размеры коробочек отмечены для ЦП 3 (табл. 2). В остальных изученных ЦП эффективность опыления превышала 75%. Возможно, причина низкой плодозавязываемости в ЦП 3 заключается в том, что это единственная из всех изученных ценопопуляций, расположенная на антропогенно нарушенной территории, на небольшом участке ельника, окруженном зарастающей вырубкой.

Вид является строго аллогамным (Kallunki, 1976; Claessens, Kleynen, 2016), хотя некоторые исследователи (Блинова, 2008) объясняют его высокую плодозавязываемость автогамией. Основные опылители *G. repens* – шмели (*Bombus terrestris*, *B. pascuorum*, *B. lapidarius* и др.), которых привлекает сладковатый запах цветков (Claessens, Kleynen, 2016). Нами также были отмечены шмели, опыляющие цветки *G. repens*. Губа этого вида слишком мала, поэтому насекомые используют соцветие, чтобы удержаться. Шмели всегда начинают сбор нектара с нижней части соцветия и ползут вверх. Постепенное

Т а б л и ц а 2

### Характеристика плодов и плодообразования *Goodyera repens* в Республике Коми

Номер ЦП	Год	Длина коробочки, мм	Ширина коробочки, мм	Плодозавязываемость, %
1	2011	$6,8 \pm 0,84$ (5,0–8,2)	$2,7 \pm 0,33$ (2,1–3,1)	–
2	2014	$6,6 \pm 0,74$ (5,2–8,0)	$2,9 \pm 0,35$ (2,1–3,7)	91,3
3	2014	$5,0 \pm 0,48$ (4,8–5,8)	$2,8 \pm 0,55$ (1,8–3,7)	44,8
4	2014	$6,2 \pm 0,77$ (4,2–7,7)	$3,2 \pm 0,38$ (2,2–3,9)	83,3
5	2014	$5,7 \pm 1,04$ (4,1–8,0)	$3,4 \pm 0,41$ (2,8–4,0)	95,9
6	2016	$5,8 \pm 0,90$ (4,0–7,9)	$3,4 \pm 0,44$ (2,8–4,2)	85,0
7	2009	–	–	92,1
8	2016	$6,2 \pm 0,59$ (4,7–7,4)	$3,3 \pm 0,44$ (2,7–4,0)	91,8
9	2016	$6,5 \pm 0,56$ (2,6–7,7)	$3,5 \pm 0,32$ (3,0–4,0)	97,9
10	2016	$6,4 \pm 0,55$ (5,4–7,5)	$3,3 \pm 0,39$ (2,7–4,2)	75,6
11	2016	$6,1 \pm 0,88$ (4,7–8,0)	$3,4 \pm 0,44$ (2,8–4,3)	82,4
12	2016	$6,6 \pm 1,02$ (4,3–8,4)	$3,6 \pm 0,49$ (2,6–4,6)	85,1

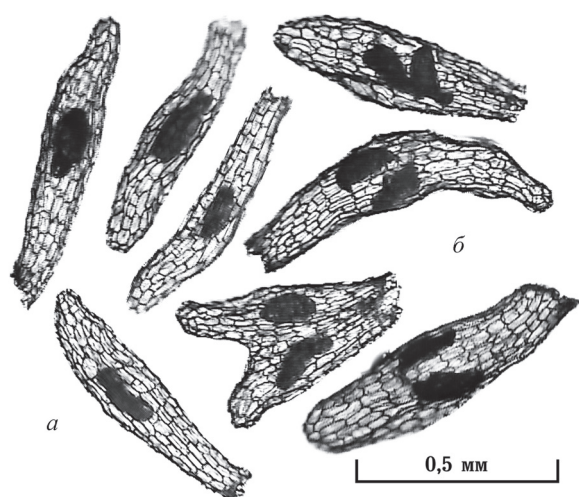


Рис. 1. Семена *Goodyera repens*, собранные в Республике Коми

(снизу вверх) открытие цветков обеспечивает перекрестное опыление: сначала поллинии оседают на рыльце хорошо открытых нижних цветков, затем новые поллинии из не полностью открывшихся верхних цветков прикрепляются к телу насекомого (Claessens, Kleynen, 2016).

Семена *G. repens* светло-коричневого цвета. Форма семян сильно вытянутая, продолговатая (индекс семени 5,1). По классификации R.L. Dressler (1993), они относятся к *Goodyera*-типу. Зрелые семена состоят из прозрачной тесты и недифференцированного зародыша (рис. 1а). В Республике Коми их длина и ширина составляют в среднем 0,65 и 0,13 мм. В Европе семена этого вида несколько крупнее – (0,6–0,8)×0,15 мм (Healey et al., 1980; Vojňanský, Fargašová, 2007), и они не так вытянуты (индекс семени 4,5). Зародыш семян удлиненной формы (индекс зародыша 2,2), в регионе наших исследований его размеры составляют в среднем 0,15×0,07 мм. В Чехии (Healey et al., 1980) зародыш семян этого вида крупнее – 0,17×0,09 мм. Большую часть семени (от 82,5 до 98,1%) занимает пустое воздушное пространство – в среднем 87% (табл. 3). Малые размеры и наличие пустого воздушного пространства позволяют семенам распространяться на большие расстояния с помощью ветра. Однако основная часть семян (около 90%) остается на расстоянии 0,2 м от материнского растения (Brzosko et al., 2013, 2017). Это способствует поддержке локальных популяций и обогащает генетическое разнообразие, уменьшая риск их исчезновения, что особенно важно для редких видов (Loweless, Hamrick, 1984; Brzosko et al., 2017).

Для семян *G. repens* характерна полиэмбриония (Поддубная-Арнольди, 1960). Мы часто встречали

семена с двумя зародышами (рис. 1б). Они были отмечены в половине изученных нами ЦП, а их доля составляла от 0,1 до 1,6%.

В табл. 3 приведены морфометрические параметры семян *G. repens* в разных ЦП региона. Размеры семян, собранных в один сезон на севере региона (ЦП 8–12) статистически значимо не отличались. Семена в остальных изученных ЦП более изменчивы (табл. 3). Наибольший объем семени и зародыша отмечен в ЦП 5, минимальный объем зародыша – в ЦП 3, которая при этом отличается и наиболее низкой плодозавязываемостью. По мере продвижения на север на территории региона возрастают длина и объем семян, а также индекс формы семян (табл. 4). Эта же закономерность (удлинение семян в более суровых условиях) обнаружена нами и при сравнении семян с северо-востока европейской части России и Европы. Более удлиненные семена способны рассеиваться на большие расстояния (Arditti, Ghani, 2000; Eriksson, Kainulainen, 2011), а это приводит к появлению новых ценопопуляций и улучшению адаптаций растений вида к различным условиям среды (Nathan, 2006; Vanden Broeck et al., 2014).

В Республике Коми доля полноценных семян в ЦП *G. repens* довольно высока (в среднем 91%), в разных ЦП региона этот показатель изменяется от 70,8 до 98,3% (табл. 3). Максимальный показатель качества семян отмечен в 2016 г., вегетационный период которого был наиболее благоприятным по погодным условиям для опыления растений и формирования семян. Для Тверской обл. отмечены сходные показатели качества семян – доля полноценных семян в ЦП составляет 75,2–94,3% (Хомутовский, 2014).

Данные о семенной продуктивности *G. repens* представлены в табл. 5. Коробочка содержит в среднем 2551±96 семян (от 1807 до 3403 шт.). Для Венгрии приводится аналогичное число семян – 2509±224 шт. (Sonkoly et al., 2015). Число семян в коробочке мало изменяется в зависимости от положения ЦП на территории региона (табл. 5).

На территории Республики Коми среднее число полноценных семян *G. repens* в коробочке составляет 2380 шт. (от 2267 до 2491 шт.). В Тверской обл. этот показатель ниже и составляет 1599 шт. (Хомутовский, 2011). Средний показатель условно-потенциальной семенной продуктивности (семенной продуктивности в случае 100%-го опыления цветков) *G. repens* в изученном регионе составляет 41737 шт. Данный показатель варьирует по региону (табл. 5), максимальная величина условно-реальной семенной продуктивности отмечена для ЦП 5 (сосняк брус-

Таблица 3

Морфометрические признаки семян *Goodenaga gerens* в Республике Коми

ЦП	Год	Семя			VS, × 10 <sup>-3</sup> мм <sup>3</sup>	Зародыш			VE, × 10 <sup>-3</sup> мм <sup>3</sup>	AS, %	ПС, %
		длина, мм	ширина, мм	ИС		длина, мм	ширина, мм	ИЗ			
1	2011	0,56±0,09 (0,38–0,77)	0,11±0,02 (0,07–0,14)	5,25	1,77	0,16±0,03 (0,09–0,20)	0,06±0,01 (0,04–0,10)	2,44	0,30	83,0	83,7
2	2014	0,66±0,13 (0,30–0,91)**	0,12±0,02 (0,09–0,16)**	5,45	2,56	0,15±0,03 (0,09–0,20)	0,06±0,01 (0,04–0,09)	2,33	0,31	87,8	91,6
3	2014	0,65±0,11 (0,39–0,88)	0,13±0,02 (0,10–0,17)**	4,89**	2,87	0,14±0,02 (0,10–0,22)	0,06±0,01 (0,04–0,09)	2,25	0,26	90,8	84,3
4	2014	0,60±0,11 (0,40–0,87)*	0,14±0,02 (0,09–0,20)	4,53	2,91	0,15±0,02 (0,10–0,20)	0,06±0,01 (0,04–0,09)	2,38	0,33	88,5	95,5
5	2014	0,71±0,12 (0,46–0,95)**	0,14±0,02 (0,10–0,20)	5,07*	3,79	0,17±0,02 (0,12–0,24)**	0,08±0,01 (0,05–0,10)**	2,33	0,53	86,1	80,9
6	2016	0,66±0,13 (0,46–0,95)	0,12±0,01 (0,09–0,16)**	5,56	2,49	0,17±0,02 (0,13–0,21)	0,07±0,01 (0,05–0,11)	2,36	0,44	82,5	95,9
7	2009	0,53±0,05 (0,43–0,67)**	0,13±0,02 (0,07–0,18)	4,26**	2,34	0,13±0,02 (0,10–0,17)**	0,07±0,01 (0,05–0,09)**	1,94**	0,33	85,8	70,8
8	2016	0,67±0,01 (0,39–0,90)**	0,13±0,03 (0,08–0,20)	5,11**	2,96	0,15±0,02 (0,12–0,21)**	0,08±0,01 (0,06–0,11)**	1,99	0,50	98,1	98,1
9	2016	0,65±0,05 (0,52–0,77)	0,13±0,02 (0,08–0,18)	5,24	2,87	0,15±0,02 (0,12–0,20)	0,08±0,01 (0,05–0,09)	2,12	0,50	82,5	97,4
10	2016	0,66±0,11 (0,44–1,08)	0,13±0,02 (0,09–0,19)	5,08	2,92	0,16±0,02 (0,13–0,20)	0,07±0,01 (0,06–0,10)	2,23	0,41	85,9	98,3
11	2016	0,67±0,10 (0,48–0,91)	0,13±0,02 (0,09–0,17)	5,17	2,96	0,16±0,02 (0,13–0,20)	0,07±0,01 (0,05–0,09)	2,21	0,41	86,2	97,4
12	2016	0,70±0,11 (0,48–0,92)	0,13±0,02 (0,09–0,17)	5,29	3,10	0,15±0,02 (0,11–0,19)	0,07±0,01 (0,06–0,09)	2,06	0,38	87,6	97,9

Обозначения: ИС – индекс семени; VS – объем семени; ИЗ – индекс зародыша; VE – объем зародыша; AS – доля пустого воздушного пространства в семени; ПС – доля полноценных семян.

Примечание. Сравнение признаков проводили попарно в порядке строк, приведенных в таблице (\* $p < 0,05$ , \*\* $p < 0,01$ ).



Т а б л и ц а 4

**Морфометрические показатели размеров семян *Goodyera repens* из разных частей Республики Коми**

Признак	Вычегодско-Мезенская равнина	Северный Урал	Северный Тиман	p		
	1	2	3	1-2	2-3	1-3
Длина семени, мм	0,643±0,122	0,660±0,088	0,703±0,110	*	**	**
Ширина семени, мм	0,128±0,022	0,131±0,020	0,133±0,017	–	–	*
Индекс семени	5,128±1,113	5,166±1,056	5,293±0,649	–	–	–
Объем семени, ×10 <sup>-3</sup> мм <sup>3</sup>	2,83	2,92	3,10			
Длина зародыша, мм	0,157±0,027	0,158±0,021	0,151±0,019	–	–	–
Ширина зародыша, мм	0,068±0,012	0,074±0,011	0,074±0,009	**	–	**
Индекс зародыша	2,348±0,454	2,189±0,416	2,065±0,353	**	–	**
Объем зародыша, ×10 <sup>-3</sup> мм <sup>3</sup>	0,41	0,41	0,38	–	–	–

П р и м е ч а н и е: \*p < 0,05; \*\*p < 0,01.

Т а б л и ц а 5

**Семенная продуктивность *Goodyera repens* в Республике Коми**

Признак		ЦП 4	ЦП 5	ЦП 9	ЦП 10
Среднее число цветков в соцветии, шт.		14	21	14	15
Число семян в плоде, шт.	среднее	2373	2961	2557	2406
	минимальное	2002	2342	1922	1807
	максимальное	2758	3403	3086	3272
Среднее число полноценных семян в плоде, шт.		2267	2396	2491	2365
Условно-потенциальная семенная продуктивность, шт.		32889,6	63069,3	35030,9	35849,4
Условно-реальная семенная продуктивность, шт.		27487,8	60483,5	34295,2	27102,2
Реальная семенная продуктивность, шт.		26250,9	48931,1	33403,6	26641,4

нично-зеленомошный) – 63069 шт., такая продуктивность обусловлена большим количеством цветков в соцветии. В остальных ЦП, приуроченных к зеленомошным ельникам, этот показатель находится на уровне 33–36 тыс. семян.

По нашим данным, средний показатель условно-реальной семенной продуктивности составляет 37342 шт. В Венгрии он ниже и составляет 22123 шт. (Sonkoly et al., 2015). Средний показатель реальной семенной продуктивности генеративного побега *G. repens* в Республике Коми составляет 33807 шт. В Тверской обл. данный показатель близок к полученному нами – 31916 шт. (Хомутовский, 2012). В регионе исследований он варьирует от 26251 до 48931 шт. в зависимости от местообитания.

Урожай семян рассчитывали умножением показателя реальной семенной продуктивности на

среднее число генеративных побегов на 1 м<sup>2</sup>. Этот показатель, подсчитанный для одной ЦП *G. repens* (ЦП 10), составил 26,6 тыс. семян на 1 м<sup>2</sup>. Образуется огромное число семян, но прорастает только малая их часть, так как для прорастания необходимо наличие совместимого эндомикоризного гриба. Семена *G. repens* практически лишены питательных веществ, и в первой гетеротрофной подземной фазе развития растения полностью зависят от грибов (Rassmusen, 1995).

**Заключение**

Исследования репродуктивной биологии *Goodyera repens* (L.) R. Вг. в Республике Коми показали, что для вида характерна высокая плодозавязываемость (84,6%) и высокое качество семян (91%). Семена *G. repens* очень мелкие (0,65×0,13 мм), продолговатые (индекс семени 5,1),

87% их объема занимает пустое воздушное пространство. Одна коробочка содержит 2551 (от 1807 до 3403) семян, реальная семенная продуктивность генеративного побега состав-

ляет 33,8 тыс. семян. Сочетание вегетативного и семенного размножения способствует устойчивому существованию вида на территории региона.

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме «Структурно-функциональная организация растительных сообществ, разнообразие флоры, лишено- и микобиоты южной части национального парка «Югыд ва» (государственная регистрация № АААА-А16-116021010241-9).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

#### [REFERENCES]

- Блинова И.В.* Особенности опыления орхидных в северных широтах // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2008. Т. 113. № 1. С. 39–47 [*Blinova I.V.* Osobennosti opyleniya orchidnykh v severnykh shirotakh // Byul. MOIP. Otd. biol. 2008. T. 113. №1. S. 39–47].
- Блинова И.В.* Оценка репродуктивного успеха орхидных за Полярным кругом // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2009. № 12. С. 76–83 [*Blinova I.V.* Otsenka reproduktivnogo uspeha orchidnykh za Polyarnym krugom // Vestn. TvGU. Ser. Biologiya i ekologiya. 2009. № 12. S. 76–83].
- Вайнагий И.В.* О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботан. журн. 1974. Т. 59. № 6. С. 826–831 [*Vainagii I.V.* O metodike izucheniya semennoi produktivnosti rastenii // Botan. zhurn. 1974. T. 59. № 6. S. 826–831].
- Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Галкина М.А.* Некоторые особенности биологии *Goodyera repens* (L.) R. Br. (*Orchidaceae*) в разных частях ареала // Охрана и культивирование орхидей: мат-лы IX Междунар. науч. конф. М., 2011. С. 90–95 [*Vakhrameeva M.G., Varlygina T.I., Galkina M.A.* Nekotorye osobennosti biologii *Goodyera repens* (L.) R. Br. (*Orchidaceae*) v raznykh chastyah areala // Okhrana i kul'tivirovanie orchidei: mat-ly IX Mezhdunar. nauch. konf. M., 2011. S. 90–95].
- Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В.* Орхидные России: биология, экология, охрана. М., 2014. 474 с. [*Vakhrameeva M.G., Varlygina T.I., Tatarenko I.V.* Orkhidnye Rossii: biologiya, ekologiya, okhrana. M., 2014. 474 s.].
- Жирнова Т.В., Мартыненко В.Б., Гайсина Р.К.* Эколого-ценотические особенности *Goodyera repens* (*Orchidaceae*) в Башкирском заповеднике // Биологическое разнообразие, спелеологические объекты и историко-культурное наследие охраняемых природных территорий Республики Башкортостан: сб. науч. тр. Вып. 3. Уфа, 2008. С. 57–66 [*Zhirnova T.V., Martynenko V.B., Gaisina R.K.* Ekologo-cenoticheskie osobennosti *Goodyera repens* (*Orchidaceae*) v Bashkirskom zapovednike // Biologicheskoe raznoobrazie, speleologicheskie objekty i istoriko-kul'turnoe nasledie okhranyaemykh prirodnykh territorii Respubliki Bashkortostan: sb. nauch. tr. Vyp. 3. Ufa, 2008. S. 57–66].
- Кириллова И.А., Кириллов Д.В.* Особенности репродуктивной биологии *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. (*Orchidaceae*) на северной границе ареала // Сибирский экологический журнал. 2015. Т. 4. С. 617–629 [*Kirillova I.A., Kirillov D.V.* Osobennosti reproduktivnoi biologii *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. (*Orchidaceae*) na severnoi granice areala // Sibirskii ekologicheskii zhurnal. 2015. T. 4. S. 617–629].
- Кириллова И.А., Кириллов Д.В.* Репродуктивная биология *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (*Orchidaceae*) на северной границе ареала (Республика Коми) // Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология. 2017. № 38. С. 68–88 [*Kirillova I.A., Kirillov D.V.* Reproductivnaya biologiya *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (*Orchidaceae*) na severnoi granice areala (Respublika Komi) // Vestn. Tomsk. gos. un-ta. Biologiya. 2017. № 38. S. 68–88].
- Назаров В.В.* Репродуктивная биология орхидных Крыма: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1995. 26 с. [*Nazarov V.V.* Reproductivnaya biologiya orchidnykh Kryma: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. SPb., 1995. 26 s.].
- Поддубная-Арнольди В.А.* Полиэмбриония у орхидей // Бюл. ГБС. 1960. Вып. 36. С. 56–61. [*Poddubnaya-Arnol'di V.A.* Poliembrioniya u orchidei // Byul. GBS. 1960. Vyp. 36. S. 56–61].
- Татаренко И.В.* Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М., 1996. 207 с. [*Tatarenko I.V.* Orhidnye Rossii: zhiznennye formy, biologiya, voprosy ohrany. M., 1996. 207 s.].
- Толмачев А.И.* Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с. [*Tolmachev A.I.* Vvedenie v geografiyu rastenii. L., 1974. 244 s.].
- Ходачек Е.А.* Семенная продуктивность арктических растений в фитоценозах Западного Таймыра // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 7. С. 995–1009 [*Hodachek E.A.* Semennaya produktivnost' arkticheskikh rastenii v fitocenozh Zapadnogo Taimyra // Bot. zhurn. 1970. T. 55. № 7. S. 995–1009].
- Хомутовский М.И.* Эффективность опыления некоторых видов орхидных Валдайской возвышенности // Охрана и культивирование орхидей: матер. IX Междунар. науч. конф. М., 2011. С. 456–461 [*Homutovskii M.I.* Effektivnost' opyleniya nekotorykh vidov orchidnykh Valdaiskoi vozvyshennosti // Okhrana i kul'tivirovanie orchidei: mater. IX Mezhdunar. nauch. konf. M., 2011. S. 456–461].
- Хомутовский М.И.* Антэкология, семенная продуктивность и оценка состояния ценопопуляций некоторых видов орхидных (*Orchidaceae* Juss.) Валдайской возвышенности: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2012. 23 с. [*Homutovskii M.I.* Antekologiya, semennaya produktivnost' i otsenka sostoyaniya cenopopulyacii nekotorykh vidov orchidnykh (*Orchidaceae* Juss.) Valdaiskoi vozvyshennosti: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. M., 2012. 23 s.].

- Хомутовский М.И. Орхидные (*Orchidaceae* Juss.) Валдайской возвышенности // Фиторазнообразие восточной Европы. 2014. Т. 8. № 3. С. 45–62 [*Homutovskii M.I. Orkhidnye (Orchidaceae Juss.) Valdaiskoi vozvyshehnosti // Fitoraznoobrazie vostochnoi Evropy*. 2014. Т. 8. № 3. С. 45–62].
- Arditti J., Ghani A.K.A. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications // *New Phytol.* 2000. Vol. 145. P. 367–421.
- Arditti J., Michaud J.D., Healey P.L. Morphometry of orchid seeds. 1. Paphiopedilum and native California and related species of *Calypso*, *Cephalanthera*, *Corallorhiza* and *Epipactis* // *Amer. J. Bot.* 1979. Vol. 66. N 10. P. 1128–1137.
- Bojňanský V., Fargašová A. Atlas of seeds and fruits of Central and East-European Flora: The Carpathian Mountains Region. Dordrecht, 2007. 1046 p.
- Brzosko E., Wróblewska A., Jermakowicz E., Hermaniuk A. High level of genetic variation within clonal orchid *Goodyera repens* // *Plant Syst. Evol.* 2013. Vol. 299. P. 1537–1548.
- Brzosko E., Ostrowiecka B., Kotowicz J., Bolesła 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*. 2017. Vol. 86. N 3. P. 1–14.
- Claessens J., Kleynen J. The Pollination of European Orchids Part 4: *Goodyera* and *Spiranthes* // *Journal of the hardy orchid society*. 2016. Vol. 13. N 2(80). P. 54–62.
- Dressler R.L. Phylogeny and classification of the orchid family. Portland, Oregon, 1993. 278 p.
- Eriksson O. Seed dispersal and colonization ability of plants – assessment and implications for conservation // *Folia Geobot.* 2000. Vol. 35. N 2. P. 115–123.
- Healey P.L., Michaud J.D., Arditti J. Morphometry of Orchid Seeds. III. Native California and Related Species of *Goodyera*, *Piperia*, *Platanthera* and *Spiranthes* // *Amer. J. Bot.* 1980. Vol. 67. N 4. P. 508–518.
- Kallunki J.A. Population studies in *Goodyera (Orchidaceae)* with emphasis on the hybrid origin of *G. tessellata* // *Brittonia*. 1976. N 28. P. 53–75.
- Kull T., Selgis U., Peciņa M.V., Metsare M., Ilves A., Tali K., Shefferson R.P. Factors influencing IUCN threat levels to orchids across Europe on the basis of national red lists // *Ecology and Evolution*. 2016. Vol. 6. N 17. P. 6245–6265.
- Loveless M.D., Hamrick J.L. Ecological determinants of genetic structure in plant populations // *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1984. Vol. 15. N 1. P. 65–95.
- Nathan R. Long-distance dispersal of plants // *Science*. 2006. Vol. 313. N 5788. P. 786–788.
- Neiland M., Wilcock C. Fruit set, nectar reward and rarity in the *Orchidaceae* // *American Journal of Botany*. 1998. N 85. P. 1657–1671.
- Rasmussen H. Terrestrial orchids from seed to mycotrophic plant. Cambridge, 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 // *Journal of Ecology*. 2015. Vol. 104. P. 343–351.
- Swartz N.D., Dixon K.W. Terrestrial orchid conservation in the age of extinction // *Annals of Botany*. 2009. Vol. 104. N 3. P. 543–556.
- Vanden Broeck A., van Landuyt W., Cox K., de Bruyn L., Gyselings R., Oostermeijer G., Valentin B., Bozic G., Dolinar B., Illyés Z., Mergeay J. High levels of effective long-distance dispersal may blur ecotypic divergence in a rare terrestrial orchid // *BMC Ecol.* 2014. Vol. 14:20.

Поступила в редакцию / Received 20.10.2017  
Принята к публикации / Accepted 05.03.2018

## SEED PRODUCTIVITY OF *GOODYERA REPENS* (L.) R. BR. (ORCHIDACEAE) IN THE KOMI REPUBLIC

I.A. Kirillova<sup>1</sup>, D.V. Kirillov<sup>2</sup>

The article contains data on reproductive biology of *Goodyera repens* (L.) R. Br. (*Orchidaceae*) in the Komi Republic. Morphometric characteristics of fruits and seeds in different coenopopulations of this species in the region were investigated. Fruit set, seed productivity and seed quality were also defined.

**Key words:** *Orchidaceae*, *Goodyera repens*, morphometry of orchid seeds, seed quality, fruit set, seed productivity.

**Acknowledgement.** The work was carried out within the framework of the state task on the topic «Vegetation structural and functional organization, diversity of flora, lichen- and mycobiota of southern part of the “Yugyd va” national park» (№ AAAA-A16-116021010241-9).

<sup>1</sup>Kirillova Irina Anatolyevna, Department of flora and vegetation of the North, Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (kirillova\_orchid@mail.ru); <sup>2</sup>Kirillov Dmitry Valeryevich, Group of computer technologies and modeling, Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (kirdimka@mail.ru).