

УДК 582.594:581.16(470.13)

РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó НА СЕВЕРНОМ ПРЕДЕЛЕ АРЕАЛА

© 2023 г. И. А. Кириллова*, @, Д. В. Кириллов*

*Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, Республика Коми, 167982 Россия

@E-mail: kirillova_orchid@mail.ru

Поступила в редакцию 09.12.2021 г.

После доработки 02.03.2022 г.

Принята к публикации 02.03.2022 г.

Изучены структура популяций, морфометрические особенности растений и семян, плодозавязываемость и семенная продуктивность *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó (Orchidaceae) на территории Республики Коми, где вид находится на северном пределе своего ареала. По сравнению с более южными частями ареала вида, а также при продвижении на север Республики Коми выявлено уменьшение размеров семян и числа цветков в соцветии. Семенная продуктивность *D. fuchsii* в Республике Коми ниже, чем в более южных частях ареала: одна коробочка содержит, в среднем, 2900 ± 80 семян, реальная семенная продуктивность растения составляет 24.8 тыс. семян. Несмотря на ухудшение некоторых показателей репродуктивного успеха, по сравнению с более южными частями ареала, вид образует здесь довольно крупные, хорошо возобновляющиеся популяции.

Ключевые слова: орхидные, северная граница ареала, морфометрия семян, плодозавязываемость, семенная продуктивность

DOI: 10.31857/S1026347023010079, EDN: IMBWSL

Orchidaceae Juss. — одно из крупнейших семейств покрытосеменных растений (Govaerts *et al.*, 2018), которое в настоящее время сталкивается с исключительным риском вымирания (Cribb *et al.*, 2003; Varman, Devadas, 2013). Несмотря на многочисленные усилия по сохранению орхидей, численность популяций этих видов продолжает сокращаться (Whigham, Willems, 2003; Kull, Hutchings, 2006; Swarts *et al.*, 2007; Wang *et al.*, 2015). Редкость и уязвимость орхидей связана с особенностями их биологии, такими как уникальные репродуктивные стратегии, специфические взаимодействия с микоризными грибами и опылителями, специализированные требования к условиям среды обитания. Для эффективных природоохранных мероприятий необходимы сведения о биологии и экологии этих видов, решающее значение при этом имеет знание их репродуктивной биологии, где до сих пор остается много неясного. Для некоторых видов еще не выявлен показатель семенной продуктивности из-за сложности в подсчете огромного числа мельчайших пылевидных семян, содержащихся в одной коробочке (Proctor, Harder, 1994; Arditti, Ghani, 2000; Блинова, 2008), а для большинства видов орхидных умеренных широт вообще нет никаких сведений об их репродуктивных характеристиках (Блинова, 2009). Это делает актуальным изучение разных аспектов репродуктивного успеха орхидных, прежде всего

для выявления стратегий сохранения этих уязвимых растений в природе. Особенно актуальны такие работы на краю ареала, где популяции подвержены большому риску исчезновения.

В настоящей работе была исследована структура популяций и репродуктивный успех *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó на территории Республики Коми, где проходит северная граница распространения этого вида.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Dactylorhiza fuchsii — евразийский вид. В Республике Коми довольно широко распространен, произрастает в разнообразных местообитаниях: в речных долинах на разнотравных и злаково-разнотравных лугах, травянистых бечевниках, в травяно-моховых сообществах, на ключевых болотах по береговым террасам и склонам; часто растет на водораздельных болотных массивах и в сфагновых сосновых и еловых лесах, встречается в смешанных и мелколиственных лесах с травяно-моховым покровом, реже — на выходах известняков (Кириллова, Кириллов, 2013). Вид размножается семенами (Вахрамеева, 2000). Опыляется насекомыми. В качестве опылителей отмечены представители Coleoptera, Diptera, Hymenoptera (Dafni, Woodell, 1986; Gutowski, 1990; Claessens, Kleynen,

2011), в Республике Коми — *Bombus pascuorum*, *Bombus jonellus* и *Bombus lucorum* (Филиппов, 2016). Вид характеризуется обманной стратегией опыления, но ряд исследователей (Dafni, Woodell, 1986; Vox *et al.*, 2008) предполагает наличие нектара. Возможно и самоопыление (Tałataj *et al.*, 2019). Эффективность опыления варьирует по ареалу вида от 10.6 до 80% (Вахрамеева, 2000; Claessens, Kleunen, 2011). В связи с сокращением численности *D. fuchsii* включен в Красные книги 25 регионов России (Вахрамеева и др., 2014), в том числе в приложение к Красной книге Республики Коми (2019), как вид, нуждающийся в биологическом надзоре.

Исследования проведены в 2010–2021 гг. на территории Республики Коми. Регион расположен на северо-востоке европейской части России. Протяженность его с юга на север составляет 785 км, с запада на восток — 695 км. По рельефу и геологическому строению восток территории относится к горному Уралу (Северный, Приполярный и Полярный Урал), а остальная часть — к Русской равнине (Тиманский кряж, Печорская низменность, Вычегодско-Мезенская равнина). Климат умеренно континентальный. Лето короткое и прохладное, зима длинная и холодная с устойчивым снежным покровом.

Изучено 19 ценопопуляций *D. fuchsii* (рис. 1), часть из них наблюдали в течение ряда лет. Исследованные популяции расположены в пределах Вычегодско-Мезенской равнины (ВМР) (ЦП 1–4), Южного Тимана (ЮТ) (ЦП 5–8), Северного (СУ) (ЦП 9–14) и Приполярного (ПУ) (ЦП 15–19) Урала. При изучении популяций использовали общепринятые в популяционной биологии методики с учетом специфики изучения редких видов (Злобин и др., 2013). Условные онтогенетические состояния растений выделены по ранее разработанным для данного вида ключам (Вахрамеева, 2000; Кириллова, Кириллов, 2013), с учетом особенностей онтогенеза орхидных на севере (Блинова, 1998). Выделяли следующие онтогенетические состояния: ювенильное (j), имматурное (im), взрослое вегетативное (v) (куда включали виргинильные и временно не цветущие генеративные растения, различить которые в природе очень сложно) и генеративное (g).

При изучении морфометрических особенностей растений в каждой популяции измерено по 30 генеративных особей. При исследовании генеративной сферы с каждого цветущего растения для измерений брали по два цветка из средней части соцветия, их фиксировали с помощью прозрачного скотча на картон, затем сканировали и проводили измерения в программе Gimp 2.8. В последующем данные усредняли и использовали как показатели размеров частей цветка для отдельного растения.

В августе подсчитывали количество завязавшихся плодов, определяли плодозавязываемость (как отношение числа плодов к числу цветков) и собирали коробочки со зрелыми семенами из центральной части соцветия до начала их раскрытия. Семена просматривали при увеличении 4.5× под световым микроскопом МСП-2 (ЛОМО, Россия) и фотографировали цифровой видеокамерой ТС-500 (ЛОМО, Россия). Измерения проводили в программе TourView (TourTek, Китай). Из каждой популяции в каждый год исследования анализировали по 40 семян. Измеряли среднюю длину и ширину семени и зародыша, отношение этих показателей друг к другу, объем семени и зародыша, долю воздушного пространства в семени (Arditti *et al.*, 1979; Healey *et al.*, 1980). Всего измерено 1210 семян.

Для определения качества семян взята смесь семян из коробочек, отобранных с разных растений в пределах одной популяции (не менее 600 семян с каждой популяции). Семена просматривали под микроскопом, неполноценными считали семена без нормально развитого зародыша. Подсчет числа семян в коробочках проведен с применением разработанной нами оригинальной методики абсолютного учета количества семян средствами программного пакета ImageJ 1.5 (Кириллова, Кириллов, 2015, 2017) на сканированном материале в автоматическом режиме (алгоритм Find Maxima) с ручной корректировкой. Для каждой популяции подсчитаны семена в пяти–шести коробочках из средней части соцветия (всего в 110 коробочках). Проведен учет следующих показателей: условно-потенциальная семенная продуктивность (УПСП) (число семян в коробочке × число цветков на растении (среднее для ЦП)); условно-реальная семенная продуктивность (УРСП) (число семян в коробочке × число цветков на растении (среднее для ЦП) × плодозавязываемость ЦП/100); реальная семенная продуктивность (РСП) (число полноценных семян в коробочке × число цветков на растении (среднее для ЦП) × плодозавязываемость ЦП/100); урожай семян (реальная семенная продуктивность особи × плотность генеративных растений на 1 м²).

Подготовительную обработку и анализ данных проводили в приложении Microsoft Office Excel 2010. 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 распре-

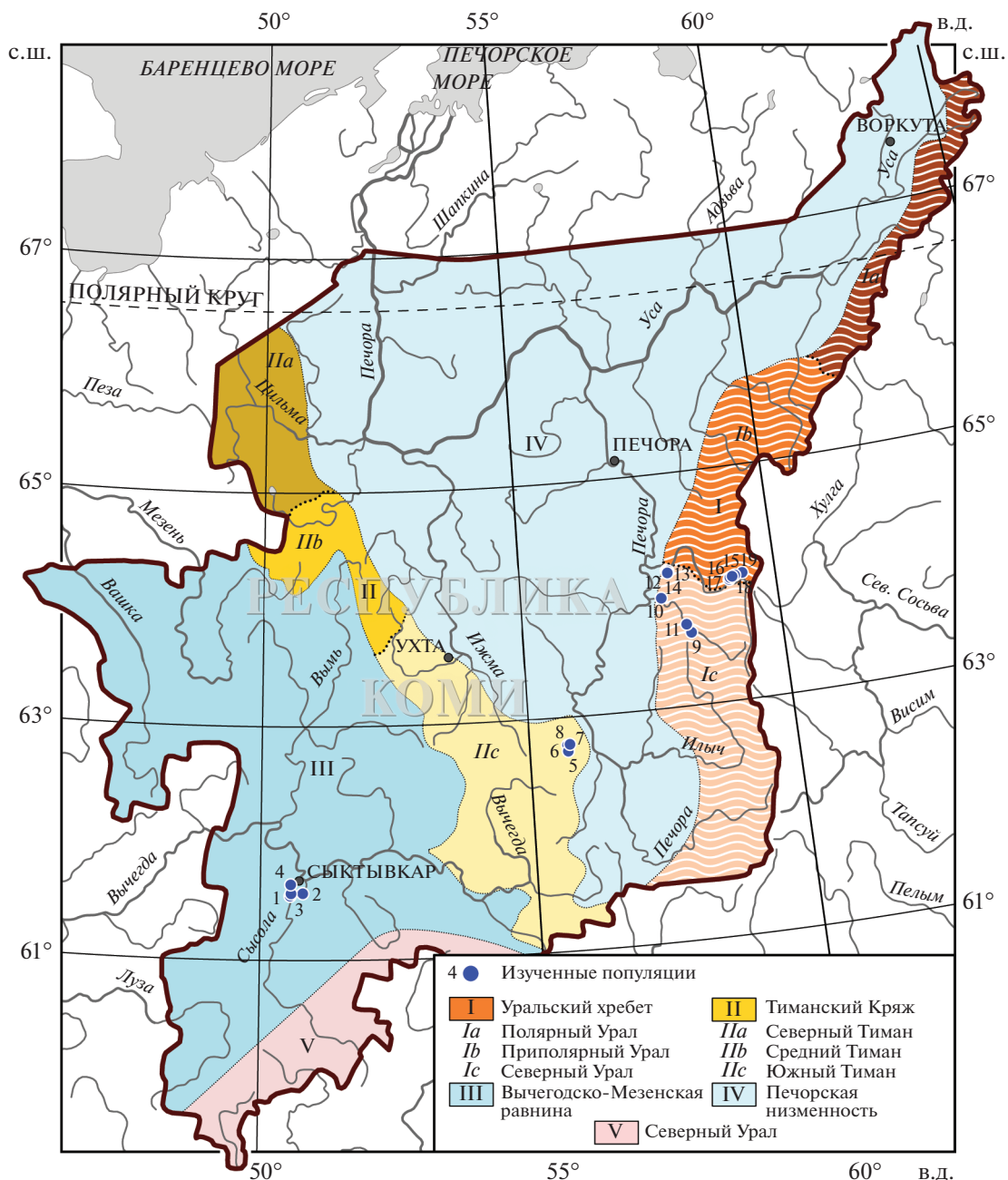


Рис. 1. Обследованные популяции *Dactylorhiza fuchsii* на территории Республики Коми: 1 – сосняк разнотравно-кустарничково-зеленомошный; 2 – березово-еловый разнотравно-зеленомошный лес; 3 – старая заросшая дорога в сосново-ольховом лесу; 4 – сосняк с березой разнотравно-чернично-зеленомошный; 5 – разнотравный бечевник (ЮЗ); 6 – разнотравный бечевник (СЗ); 7 – разнотравный луг; 8 – разнотравный бечевник (Ю); 9 – разнотравный бечевник; 10 – разнотравный бечевник; 11 – разнотравный бечевник; 12 – разнотравный бечевник; 13 – разнотравный бечевник; 14 – березово-еловый разнотравно-зеленомошный лес; 15 – разнотравный бечевник; 16 – мелкотравный бечевник; 17 – подножие склона; 18 – мелкотравный бечевник; 19 – разнотравно-моховый бечевник.

деления). Статистические расчеты выполнены с помощью среды R (v.3.4.2) (R Core Team, 2020).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Dactylorhiza fuchsii образует в регионе довольно крупные популяции, численностью до несколь-

ких сотен растений. Онтогенетические спектры исследованных популяций – нормальные, полночленные, правосторонние. На юге региона в популяциях преобладают взрослые вегетативные особи, севернее – генеративные (рис. 2). Усредненный онтогенетический спектр *D. fuchsii* в регионе – 13.9:24.6:23.5:38 (j:im:v:g) отличается от

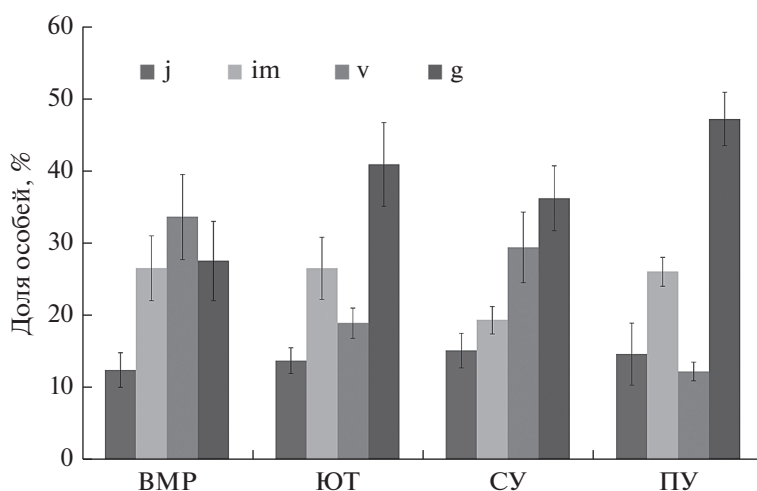


Рис. 2. Усреднённые онтогенетические спектры популяций *Dactylorhiza fuchsii* из разных частей Республики Коми: j – ювенильные особи, im – имматурные, v – взрослые вегетативные, g – генеративные.

базового спектра этого вида (15:19:38:28 (Вахрамеева, 2000)) повышенной долей генеративных растений. Почти в половине исследованных популяций (в 43%) отмечены поврежденные на стадии бутонизации генеративные растения, их доля варьирует от 2.3 до 100%, составляя, в среднем, 21.6%.

В результате проведенных исследований выявлено, что средняя высота *D. fuchsii* на территории Республики Коми составляет 31.9 ± 8.0 см (минимальная – 13 см, максимальная – 64 см). На каждое растение приходится, в среднем, 19 ± 8.3 (от 5 до 72) цветков. Соцветие 5.5 ± 2.0 см длиной, прицветники – 10.8 ± 2.1 мм. Наружные листочки околоцветника – ланцетные или широко ланцетные; верхний – 8.5 ± 0.9 мм длиной, боковые 8.9 ± 0.93 мм длиной. Губа цветка – 8.4 ± 0.9 мм длиной и 10.5 ± 1.2 мм шириной. Шпорец – 5.6 ± 1.0 мм длиной и 1.6 ± 0.3 мм толщиной. Для Центральной Европы приведено большее число цветков в соцветии этого вида – в среднем 23.7–28 шт. (Kindlmann, Jersakova, 2006; Sonkoly *et al.*, 2016). В Англии (Bateman, Rudall, 2006) губа цветка этого вида мельче – 6.3 мм длиной и 8.8 мм шириной, шпорец примерно такого же размера.

Морфометрические особенности *D. fuchsii* изучали в разных частях региона (табл. 1). Установлено, что по направлению к северу уменьшается высота растений, длина соцветий и число цветков. Например, на одно растение на Вычегдско-Мезенской равнине и Южном Тимане приходится в среднем 21 цветок, на Северном Урале – 18, на Приполярном Урале – 14.

Средняя плодозавязываемость вида в регионе – 46.4%. В Центральной Европе этот показатель составляет, по результатам разных исследователей, от 46–49% (Kindlmann, Jersakova, 2006) до 63.5

(Sonkoly *et al.*, 2016), в Центральной России (Тверская область) – 80.5–93.4% (Хомутовский, 2011).

Плодозавязываемость варьирует в исследованных популяциях от 11.6 до 74.5%, в зависимости от местообитания и года исследований (рис. 3). Этот показатель не связан с числом цветков в соцветии. Обнаружена достоверная положительная коррелятивная связь плодозавязываемости с температурой третьей декады июня ($r = +0.52, p < 0.05$). Кроме того, на нее влияет и степень затенения. В открытых местообитаниях плодозавязываемость оказалась выше (в среднем 55.2%), чем в затененных лесных биотопах (35.8%). Исключением стала лишь популяция на лугу Южного Тимана (ЦП 7), обследованная в 2011 г., которая отличалась самым низким показателем (11.6%) из всех изученных популяций.

Семена *D. fuchsii* – песочного цвета, удлинённой формы (индекс семени – 4.2). Их средняя длина в регионе составляет 0.70 ± 0.12 (0.34–1.04) мм, ширина – 0.17 ± 0.03 (0.10–0.30) мм. Средний размер зародышей семян в Республике Коми – $0.20 \pm 0.04 \times 0.12 \pm 0.02$ мм. Около 67% семени занимает воздушное пространство. Для Европы приведены чуть большие размеры семян этого вида – $0.8–0.9 \times 0.15–0.20$ мм (Vojňanský, Fargašová, 2007; Talalaj *et al.*, 2019), для России – 1.01×0.15 мм (Шибанова, Долгих, 2010) и 0.98×0.20 мм (Никишина и др., 2007).

Размер семян *D. fuchsii* варьирует как между изученными популяциями, так и в одной и той же популяции на протяжении нескольких лет (табл. 2). Выявлено, что объем семян связан с объемом зародыша ($r = +0.74$, при $p < 0.05$) и погодными условиями третьей декады июня ($r = +0.56$, при $p < 0.05$) и третьей декады июля ($r = +0.57$, при $p <$

Таблица 1. Морфометрические параметры генеративных особей *Dactylorhiza fuchsii* в разных частях Республики Коми

Признак	Вычегодско- Мезенская равнина	Южный Тиман	Северный Урал	Приполярный Урал
	<i>n</i> = 150	<i>n</i> = 270	<i>n</i> = 180	<i>n</i> = 140
Высота растения, см	38.81 ± 8.16	33.37 ± 6.41**	31.17 ± 4.82**	22.39 ± 3.88**
Длина соцветия, см	6.43 ± 2.10	5.43 ± 1.99**	5.45 ± 1.97	4.59 ± 1.22**
Число цветков, шт.	20.6 ± 7.5	20.8 ± 9.2	18.2 ± 8.4**	14.4 ± 4.3**
Длина губы, мм	8.74 ± 1.03	8.22 ± 0.83**	8.39 ± 0.72	
Длина верхнего лепестка наружного круга околоцветника, мм	8.92 ± 0.99	8.24 ± 0.76**	8.80 ± 0.83**	
Длина нижнего лепестка наружного круга околоцветника, мм	9.34 ± 1.02	8.71 ± 0.78**	9.40 ± 0.81**	
Длина шпорца, мм	6.40 ± 0.98	5.21 ± 0.65**	5.04 ± 0.76	
Ширина шпорца, мм	1.75 ± 0.27	1.57 ± 0.25**	1.62 ± 0.16	
Ширина губы, мм	10.83 ± 1.40	10.41 ± 1.06**	9.40 ± 1.14**	
Длина прицветника, мм	11.61 ± 2.38	10.18 ± 1.79**	11.26 ± 1.51**	
Длина завязи, мм	8.42 ± 1.41	7.41 ± 0.84**	8.01 ± 0.95**	

Примечание: * – статистическая значимость отличий при $p < 0.05$; ** – статистическая значимость отличий при $p < 0.01$.

< 0.05). Кроме того, размеры семян и зародышей уменьшаются в регионе по направлению к северу (табл. 3).

В одной коробочке *D. fuchsii* на территории Республики Коми содержится в среднем $2900 \pm \pm 80$ семян. В более южных частях ареала вида этот показатель выше, так, для Средней России (Тверская область) он составляет 5945 ± 54 шт. (Хомутовский, 2011), для Центральной Европы – 5205 ± 914 шт. (Sonkoly *et al.*, 2016). Число семян в коробочке варьирует среди изученных популяций от 2027 до 3864 шт. (табл. 4). Обнаружена достоверная коррелятивная связь среднего числа семян в коробочке с числом цветков в популяции ($r = +0.52$, при $p < 0.05$). Наибольшее количество семян в коробочке отмечено в ЦП 1 в 2021 г., когда наблюдалось и максимальное число цветков в соцветии – 26.2.

Часть семян в коробочках – неполноценная (не содержит нормально развитого зародыша), их доля варьирует в изученных популяциях от 0.7 до 32.1%, составляя в среднем 11.9%. Максимальный показатель отмечен в ЦП 2. Количество неполноценных семян зависит и от года исследования. Так, в ЦП 1 в разные годы наблюдений оно составляло от 0.7 до 24.5%. Обнаружена отрицательная достоверная коррелятивная связь между количеством неполноценных семян и плодозавязываемостью ($r = -0.54$, при $p < 0.05$). В годы с низкой плодозавязываемостью отмечено больше неполноценных семян.

Среднее число полноценных семян в плоде *D. fuchsii* на территории Республики Коми составляет 2572 шт. В Тверской области этот показатель в два раза выше – 5837 шт. (Хомутовский, 2011). Условно-реальная семенная продуктивность растения (число семян на генеративное растение) составляет 27785 шт. В Центральной Европе этот показатель значительно выше – 87786 шт. (Sonkoly *et al.*, 2016).

Реальная семенная продуктивность генеративного растения *D. fuchsii* в регионе составляет 24795 семян. Минимальный показатель (7098 шт.) отмечен для ЦП 6, которая характеризуется наиболее суровыми условиями и находится на склоне северной экспозиции на Южном Тимане, максимальный (60666 шт.) – для ЦП 10.

Средний урожай семян *D. fuchsii* на территории Республики Коми – 36935 семян на 1 м^2 , этот показатель значительно варьирует среди популяций – от 12.2 тыс. шт. (ЦП 17) до 127.4 шт./м^2 (ЦП 10). Он определяется, наравне с эффективностью опыления и семенной продуктивностью, также плотностью генеративных растений на 1 м^2 , которая составляет в исследованных популяциях от 0.6 до 3.2 особей на 1 м^2 .

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

У растений обманная стратегия опыления является одной из эффективных репродуктивных стратегий (Cozzolino, Widmer, 2005; Jersáková *et al.*, 2006). Треть видов орхидных, в том числе и *Dacty-*

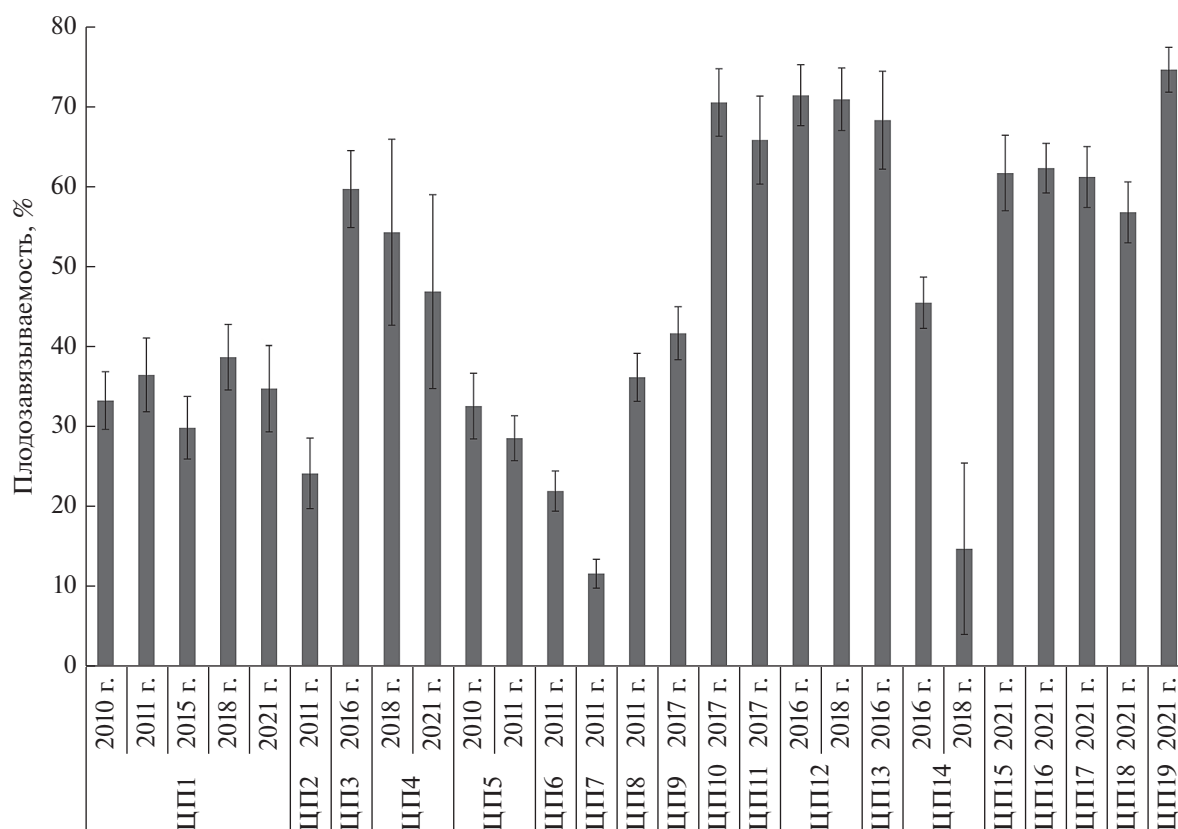


Рис. 3. Плодозавязываемость *Dactylorhiza fuchsii* в разных популяциях Республики Коми.

lorhiza fuchsii, характеризуются обманной стратегией опыления (Tremblay *et al.*, 2005) и полностью зависят от поведения опылителей. Насекомые учатся избегать “обманчивых” цветков безнектарных видов после нескольких посещений, видимо поэтому, большое соцветие не выгодно в данном случае. Выявленное уменьшение числа цветков в соцветии *D. fuchsii* на северной границе ареала, а также уменьшение количества цветков по территории региона в направлении севера, вероятно, связано с тем, что небольшое соцветие оптимально в данных условиях.

Размеры цветков этого вида не коррелируют с широтным расположением растений. По всей видимости, в данном случае идет приспособление к конкретным опылителям в каждом локальном участке.

В качестве метода количественной оценки репродуктивного успеха орхидных часто используют такой показатель как плодозавязываемость (“fruit set”) – доля цветков, образовавших плоды (Proctor, Harder, 1994; Neiland, Wilcock, 1998; Kindlmann, Jersáková, 2006). Выявлено, что средняя плодозавязываемость вида на северной границе ареала (46.4%) сопоставима с этим показателем в других частях ареала. Она не связана с числом цветков в соцветии, а зависит от температуры в период цве-

тения этого вида (третья декада июня). В хорошую погоду активность насекомых-опылителей выше.

На репродуктивный успех растений влияют различные факторы, одним из которых является свет. Обнаружено, что степень затенения оказывает воздействие на репродуктивный процесс растений, например, влияя на количество и активность опылителей (Alonso, Herrera, 2008; Kilkenny, Galloway, 2008), в том числе и у орхидных (Willems *et al.*, 2001; Shefferson *et al.*, 2006; Morales *et al.*, 2010; Abeli *et al.*, 2013; Кириллова, Кириллов, 2018, 2020а). В нашем исследовании также обнаружено, что плодозавязываемость *D. fuchsii* в более затененных местообитаниях (лесах) оказалась ниже (в среднем 35.8%), чем на открытых участках (55.2%).

Размеры семян *D. fuchsii* на северной границе ареала (0.70 × 0.17 мм) меньше, чем в более южных частях ареала этого вида. Они уменьшаются и по территории региона в направлении севера. Размеры семян (и зародышей) положительно связаны с температурой третьей декады июня и июля, то есть с теми периодами, когда растения опыляются (фаза цветения) и идет формирование семян (фаза плодоношения).

Одни исследователи (Широков и др., 2007) относят *D. fuchsii* к видам, образующим значитель-

Таблица 2. Морфометрическая характеристика семян *Dactylorhiza fuchsii* в Республике Коми

ЦП	Год	Семя			
		длина, мм $M \pm sd$	ширина, мм $M \pm sd$	индекс $M \pm sd$	Объем, $\times 10^{-3}$ мм ³
1	2010	0.80 ± 0.11	0.19 ± 0.04	4.26 ± 0.91	8.26
	2011	0.89 ± 0.09	0.20 ± 0.03	4.47 ± 0.74	9.77
	2015	0.62 ± 0.12	0.17 ± 0.02	3.71 ± 0.63	4.89
	2017	0.88 ± 0.08	0.20 ± 0.04	4.63 ± 0.71	9.22
	2021	0.68 ± 0.08	0.17 ± 0.03	4.08 ± 0.68	5.39
2	2011	0.78 ± 0.07	0.17 ± 0.02	4.60 ± 0.74	6.15
3	2016	0.67 ± 0.13	0.14 ± 0.02	4.79 ± 0.74	3.71
4	2018	0.82 ± 0.08	0.15 ± 0.02	5.39 ± 0.63	5.08
	2021	0.63 ± 0.09	0.14 ± 0.02	4.44 ± 0.70	3.64
5	2010	0.70 ± 0.08	0.18 ± 0.02	4.03 ± 0.53	5.80
	2011	0.70 ± 0.13	0.18 ± 0.03	4.0 ± 0.96	5.99
6	2009	0.71 ± 0.14	0.18 ± 0.03	4.07 ± 0.94	6.12
	2010	0.81 ± 0.12	0.19 ± 0.03	4.42 ± 0.88	7.76
	2011	0.72 ± 0.09	0.18 ± 0.02	4.15 ± 0.71	5.89
7	2011	0.62 ± 0.12	0.18 ± 0.03	3.47 ± 0.75	5.75
8	2009	0.73 ± 0.11	0.19 ± 0.03	4.01 ± 0.75	6.87
	2010	0.74 ± 0.10	0.18 ± 0.02	4.24 ± 0.87	6.30
	2011	0.71 ± 0.12	0.17 ± 0.02	4.14 ± 0.77	5.68
9	2017	0.60 ± 0.06	0.16 ± 0.02	3.90 ± 0.57	3.93
10	2017	0.63 ± 0.08	0.17 ± 0.02	3.83 ± 0.65	4.76
11	2017	0.65 ± 0.07	0.17 ± 0.02	3.90 ± 0.66	4.93
12	2016	0.69 ± 0.09	0.16 ± 0.03	4.43 ± 0.87	4.72
	2018	0.71 ± 0.09	0.17 ± 0.02	4.31 ± 0.73	5.29
13	2016	0.67 ± 0.09	0.18 ± 0.02	3.84 ± 0.68	5.58
14	2016	0.65 ± 0.07	0.17 ± 0.02	3.91 ± 0.61	4.89
15	2021	0.58 ± 0.05	0.15 ± 0.02	3.95 ± 0.60	3.40
16	2021	0.61 ± 0.08	0.15 ± 0.02	4.05 ± 0.71	3.85
17	2021	0.66 ± 0.06	0.16 ± 0.02	4.32 ± 0.73	4.34
18	2021	0.62 ± 0.08	0.16 ± 0.02	3.94 ± 0.81	4.14

Таблица 2. Окончание

ЦП	Год	Зародыш				Доля воздушного пространства в семени, %
		длина, мм $M \pm sd$	ширина, мм $M \pm sd$	индекс $M \pm sd$	объем, $\times 10^{-3}$ мм ³	
1	2010	0.23 ± 0.04	0.14 ± 0.02	1.74 ± 0.37	2.34	68.47
	2011	0.23 ± 0.04	0.14 ± 0.02	1.68 ± 0.19	2.48	73.95
	2015	0.20 ± 0.03	0.12 ± 0.02	1.71 ± 0.21	1.54	64.56
	2017	0.22 ± 0.04	0.14 ± 0.02	1.66 ± 0.18	2.30	71.92
	2021	0.22 ± 0.03	0.14 ± 0.02	1.55 ± 0.20	2.37	55.08
2	2011	0.20 ± 0.03	0.12 ± 0.03	1.73 ± 0.31	1.55	74.25
3	2016	0.17 ± 0.02	0.11 ± 0.01	1.51 ± 0.18	1.09	65.76
4	2018	0.18 ± 0.02	0.12 ± 0.01	1.58 ± 0.15	1.31	73.18
	2021	0.19 ± 0.03	0.12 ± 0.02	1.63 ± 0.16	1.51	56.05
5	2010	0.21 ± 0.03	0.13 ± 0.02	1.63 ± 0.26	1.91	66.48
	2011	0.22 ± 0.03	0.13 ± 0.02	1.71 ± 0.25	1.98	66.06
6	2009	0.20 ± 0.03	0.12 ± 0.02	1.65 ± 0.32	1.60	70.54
	2010	0.22 ± 0.03	0.14 ± 0.02	1.65 ± 0.23	2.33	67.81
	2011	0.23 ± 0.03	0.13 ± 0.02	1.78 ± 0.28	2.06	64.05
7	2011	0.19 ± 0.05	0.12 ± 0.04	1.69 ± 0.32	1.73	67.67
8	2009	0.21 ± 0.03	0.12 ± 0.02	1.78 ± 0.28	1.70	74.40
	2010	0.22 ± 0.02	0.14 ± 0.02	1.64 ± 0.21	2.25	63.54
	2011	0.21 ± 0.03	0.12 ± 0.02	1.76 ± 0.28	1.77	67.26
9	2017	0.17 ± 0.02	0.11 ± 0.02	1.53 ± 0.23	1.18	69.22
10	2017	0.16 ± 0.02	0.12 ± 0.02	1.41 ± 0.19	1.24	73.06
11	2017	0.17 ± 0.02	0.12 ± 0.01	1.46 ± 0.15	1.24	73.53
12	2016	0.20 ± 0.03	0.12 ± 0.02	1.64 ± 0.23	1.55	63.61
	2018	0.20 ± 0.02	0.13 ± 0.01	1.53 ± 0.17	1.83	62.97
13	2016	0.21 ± 0.02	0.14 ± 0.02	1.45 ± 0.15	2.26	56.24
14	2016	0.20 ± 0.02	0.13 ± 0.02	1.52 ± 0.18	1.83	60.84
15	2021	0.15 ± 0.02	0.10 ± 0.01	1.61 ± 0.24	0.75	76.84
16	2021	0.15 ± 0.02	0.10 ± 0.02	1.55 ± 0.24	0.86	76.20
17	2021	0.17 ± 0.03	0.11 ± 0.02	1.58 ± 0.18	1.16	71.66
18	2021	0.19 ± 0.03	0.13 ± 0.02	1.56 ± 0.22	1.69	57.60

Таблица 3. Морфометрическая характеристика семян *Dactylorhiza fuchsii* из разных частей Республики Коми

Признак	ВМР	ЮТ	СУ	ПУ
	<i>n</i> = 360	<i>n</i> = 390	<i>n</i> = 300	<i>n</i> = 160
Длина семени, мм	0.75 ± 0.14	0.72 ± 0.12**	0.66 ± 0.08**	0.62 ± 0.07**
Ширина семени, мм	0.17 ± 0.03	0.18 ± 0.03**	0.17 ± 0.02**	0.15 ± 0.02**
Длина зародыша, мм	0.20 ± 0.04	0.21 ± 0.03**	0.19 ± 0.03**	0.17 ± 0.03**
Ширина зародыша, мм	0.13 ± 0.02	0.13 ± 0.02	0.12 ± 0.02*	0.11 ± 0.02**
Индекс семени	4.49 ± 0.85	4.07 ± 0.83**	4.02 ± 0.72	4.07 ± 0.72
Индекс зародыша	1.64 ± 0.24	1.70 ± 0.27*	1.51 ± 0.20**	1.57 ± 0.22**
Объем семени, × 10 ⁻³ мм ³	6.20	6.26*	4.87**	3.93**
Объем зародыша, × 10 ⁻³ мм ³	1.83	1.93**	1.59**	1.11**

Примечание: * – статистическая значимость отличий при $p < 0.05$; ** – статистическая значимость отличий при $p < 0.01$.

Таблица 4. Семенная продуктивность *Dactylorhiza fuchsii* в Республике Коми

ЦП	Год	Число семян в плоде, шт.			Число полноценных семян в плоде, шт.	УПСП особи, шт.	УРСП особи, шт.	РСП особи шт.	Урожай семян, шт./м ²
		среднее $M \pm m$	min	max					
1	2010	2609 ± 472	1581	4303	2385	44875	14225	13002	–
	2011	3179 ± 291	2089	4041	2400	69938	25877	19537	23249
	2021	3864 ± 354	2845	5239	3698	101237	34016	32553	23764
2	2011	2445 ± 213	1857	3177	1660	55502	13431	9120	27360
	4	2018	3686 ± 294	2772	4302	3203	72246	42769	37167
5	2010	2599 ± 403	1775	3823	2349	55099	26007	23510	–
	2011	2027 ± 168	1692	2207	1845	32635	10606	9652	18242
6	2011	3019 ± 542	1996	5349	2557	57663	16434	13920	44264
	2011	2071 ± 169	1695	2643	1696	38521	8667	7098	29103
8	2011	2550 ± 220	1876	3416	2162	52275	19394	16446	44405
9	2017	3059 ± 172	2553	3608	2814	70357	29620	27251	65402
10	2017	3716 ± 367	2395	4309	3289	95873	68549	60666	127398
11	2017	3413 ± 350	2314	4419	3137	86359	56824	52221	–
12	2018	2569 ± 170	2163	3177	2312	35455	25988	23390	30406
13	2016	3176 ± 416	2037	4378	2991	64780	46383	43692	–
14	2016	2762 ± 245	2260	3419	2566	38110	17607	16357	12595
15	2021	3122 ± 398	2435	3816	2660	41839	26693	22743	31840
16	2021	2829 ± 132	2408	3215	2670	42432	27114	25596	47352
17	2021	2735 ± 226	2224	3571	2434	37193	22874	20358	12215
18	2021	2726 ± 121	2399	3003	2606	39530	22611	21616	16428

ное (70–100%) количество полноценных семян, другие (Андропова, 2011) отмечают у него высокую долю беззародышевых семян (до 88%). В популяциях вида на северной границе ареала число неполноценных семян невелико – в среднем 11.9% (от 0.7 до 32.1%). Вероятно, оно связано с

недостаточностью опыления, так как выявлена отрицательная связь этого показателя с плодозавязываемостью.

Коробочка *D. fuchsii* на северной границе ареала содержит меньшее количество семян, чем в более южных его частях. Меньше здесь и другие показа-

тели семенной продуктивности. Эта закономерность описана и другими исследователями, многие виды демонстрируют спад семенной продуктивности с удалением от центра ареала (García *et al.*, 2000; Dorken, Eckert, 2001; Jump, Woodward, 2003), в том числе и орхидные, например *Epipactis atrorubens* (Кириллова, Кириллов, 2020б) и *Dactylorhiza incarnata* (Кириллова, Кириллов, 2021). На территории самого региона (в разных его частях) значительных колебаний числа семян в коробочке этого вида не отмечено.

Репродуктивный успех растений связан с их плодовитостью (количеством и качеством произведенных диаспор). В качестве меры его оценки на уровне особи используют такие показатели, как число цветков, плодов и семян, на уровне популяций — количество появившихся и закрепившихся молодых растений (Злобин и др., 2013). Во всех изученных нами популяциях *D. fuchsii* в регионе отмечены ювенильные растения, что свидетельствует о благоприятных условиях для семенного возобновления.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наши исследования показали, что на территории Республики Коми, где *D. fuchsii* находится на северной границе своего ареала, существуют дополнительные ограничения в воспроизводстве, по сравнению с более южными частями ареала — повреждение части генеративных растений заморозками, меньшее число цветков на растениях, уменьшение размеров семян и спад семенной продуктивности. В пределах региона по направлению к северу также выявлено уменьшение числа цветков и размеров семян, однако значительного колебания числа семян не отмечено. Несмотря на выявленные ограничения, довольно высокий показатель плодозавязываемости (46.4%), сопоставимый с этим показателем в других частях ареала, наличие во всех изученных популяциях молодых ювенильных растений и высокая численность популяций свидетельствуют о благоприятных условиях для семенного возобновления этого вида на исследуемой территории. Обнаружено, что на репродуктивный успех вида оказывают влияние температуры третьей декады июня (время цветения вида в регионе), а также конкретные условия фитоценоза, в частности — степень затенения.

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии Коми НЦ УрО РАН (№ гос. регистрации 122040600026-9).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андропова Е.В. Летальные аномалии строения и развития зародыша у *Dactylorhiza fuchsii* (Orchidaceae) //

Ботанический журнал. 2011. Т. 96. №. 7. С. 858–863.

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

Блинова И.В. Особенности опыления орхидных в северных широтах // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2008. Т. 113. № 1. С. 39–47.

Блинова И.В. Оценка репродуктивного успеха орхидных за Полярным кругом // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. 2009. № 12. С. 76–83.

Вахрамеева М.Г. Род Пальчатокоренник // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во “Гриф и К”, 2000. Вып. 14. С. 55–86.

Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В. Орхидные России (биология, экология и охрана). М.: Т-во науч. изд. КМК, 2014. 437 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 биологии, воспроизведение и структура ценопопуляций *Dactylorhiza fuchsii* s.l. (Orchidaceae) на северном пределе распространения // Ботанический журн. 2013. Т. 98. № 2. С. 75–90.

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. <https://doi.org/10.15372/SEJ20150413>

Кириллова И.А., Кириллов Д.В. Репродуктивная биология *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) на северной границе ареала (Республика Коми) // Вест. Томского гос. уни-та. Биология. 2017. № 38. С. 68–88. <https://doi.org/10.17223/19988591/38/4>

Кириллова И.А., Кириллов Д.В. Влияние условий освещения на репродуктивный успех *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae, Liliopsida) // Поволжский экол. журн. 2018. № 3. С. 259–273. <https://doi.org/10.18500/1684-7318-2018-3-259-273>

Кириллова И.А., Кириллов Д.В. Влияние условий освещения на репродуктивный успех *Epipactis helleborine* (L.) Crantz (Orchidaceae) // Экология. 2020а. № 4. С. 311–315. <https://doi.org/10.31857/S0367059720040095>

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

Кириллова И.А., Кириллов Д.В. *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó (Orchidaceae, Liliopsida) на северной границе ареала: структура популяций и семенная продуктивность // Поволжский экол. журн. 2021. № 3. С. 272–292. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-3-272-292>

Красная книга Республики Коми. Сыктывкар: Коми республиканская типография, 2019. 766 с.

- Никишина Т.В., Попов А.С., Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Широков А.И., Коломейцева Г.Л. Криоконсервация семян орхидей // Вест. Тверского гос. унив-та. Серия: Биология и экология. 2007. № 8(36). С. 38–43.
- Филиппов Н.И. К фауне шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus* latr.) таежной зоны Республики Коми // Вест. института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН. 2016. Т. 3. С. 12–18.
- Хоматовский М.И. Эффективность опыления некоторых видов орхидных Валдайской возвышенности // Охрана и культивирование орхидей: материалы IX Международной научной конференции. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2011. С. 456–461.
- Шибанова Н.Л., Долгих Я.В. Морфометрическая характеристика семян и реальная семенная продуктивность редких видов орхидных Предуралья // Вест. Пермского университета. Серия: Биология. 2010. № 2. С. 4–6.
- Широков А.И., Крюков Л.А., Коломейцева Г.Л. Морфометрический анализ семян некоторых видов орхидных Нижегородской области // Вест. ТвГУ. Серия “Биология и экология”. 2007. Вып. 4. № 8(36). С. 205–208.
- Abeli T., Jäkäläniemi A., Wannas L., Mutikainen P., Tuomi J. Pollen limitation and fruiting failure related to canopy closure in *Calypso bulbosa* (Orchidaceae), a northern food-deceptive orchid with a single flower // Botanical J. Linnean Society. 2013. V. 171(4). P. 744–750. <https://doi.org/10.1111/boj.12014>
- Alonso C., Herrera C.M. Site-specific features affect pollination success of a gynodioecious understory shrub in a gender-specific mode // Ecoscience. 2008. V. 15(3). P. 358–365. <https://doi.org/10.2980/15-3-3115>
- Arditti J., Michaud J.D., Healey P.L. Morphometry of orchid seeds. I. Paphiopedilum and native California and related species of *Cypripedium* // Amer. J. Botany. 1979. V. 66(10). P. 1128–1137. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1979.tb06332.x>
- Arditti J., Ghani A.K.A. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications // New Phytologist. 2000. V. 145. P. 367–421. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00675.x>
- Barman D., Devadas R. Climate change on orchid population and conservation strategies: a review // J. Crop and Weed. 2013. V. 9(2). P. 1–12.
- Bateman R.M., Rudall P.J. Evolutionary and morphometric implications of morphological variation among flowers within an inflorescence: a case-study using European orchids // Annals of botany. 2006. V. 98(5). P. 975–993. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl191>
- Bojnanský 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.
- Box M.S., Bateman R.M., Glover B.J., Rudall P.J. Floral ontogenetic evidence of repeated speciation via paedomorphosis in subtribe Orchidinae (Orchidaceae) // Bot J Linn Soc. 2008. V. 157. P. 429–454. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2008.00794.x>
- Claessens J., Kleynen J. The flower of the European orchid: form and function. Voerendaal: Jean Claessens and Jacques Kleynen, 2011. 440 p.
- Cozzolino S., Widmer A. Orchid diversity: an evolutionary consequence of deception? // Trends in ecology and evolution. 2005. V. 20(9). P. 487–494. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.06.004>
- Cribb P.J., Kell S.P., Dixon K.W., Barrett R.L. Orchid conservation: a global perspective // Orchid Conservation / Eds Dixon K.W., Kell S.P., Barrett R.L., Cribb P.J. Natural History Publications, 2003. P. 1–24.
- Dafni A., Woodell S.R. Stigmatic Exudate and the Pollination of *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó // Flora. 1986. V. 178(5). P. 343–350. [https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)31521-9](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)31521-9)
- Dorken M.E., Eckert C.G. Severely reduced sexual reproduction in northern populations of a clonal plant, *Decodon verticillatus* (Lythraceae) // J. Ecology. 2001. V. 89(3). P. 339–350.
- 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. V. 88(3). P. 436–446. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00459.x>
- Govaerts R., Bernet P., Kratochvil K., Gerlach G., Carr G., Alrich P., Pridgeon A.M., Pfahl J., Campacci M.A., Holland Baptista D., Tigges H., Shaw J., Cribb P., George A., Kreutz K., Wood J. 2005–2018. World Checklist of Orchidaceae. Royal Botanic Gardens, Kew. URL: <http://apps.kew.org/wcps/> (Accessed 10 January 2018).
- Gutowski J.M. Pollination of the orchid *Dactylorhiza fuchsii* by longhorn beetles in primeval forests of Northeastern Poland // Biological Conservation. 1990. V. 51(4). P. 287–297. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(90\)90114-5](https://doi.org/10.1016/0006-3207(90)90114-5)
- 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. Botany. 1980. V. 67(4). P. 508–518. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1980.tb07678.x>
- Jersáková J., Johnson S.D., Kindlmann P. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids // Biological reviews. 2006. V. 81(2). P. 219–235. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006986>
- Jump A.S., Woodward F.I. Seed production and population density decline approaching the range edge of *Cirsium* species // New Phytologist. 2003. V. 160(2). P. 349–358. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00873.x>
- Kilkenny F.F., Galloway L.F. Reproductive success in varying light environments: direct and indirect effects of light on plants and pollinators // Oecologia. 2008. V. 155(2). P. 247–255. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0903-z>
- Kindlmann P., Jersáková J. Effect of floral display on reproductive success in terrestrial orchids // Folia Geobotanica. 2006. V. 41(1). P. 47–60. <https://doi.org/10.1007/BF02805261>
- Kull T., Hutchings M.J. A comparative analysis of decline in the distribution ranges of orchid species in Estonia and the United Kingdom // Biological Conservation. 2006.

- V. 129. P. 31–39.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.046>
- Morales M., Ackerman J.D., Tremblay R.L. Morphological flexibility across an environmental gradient in the epiphytic orchid, *Tolumnia variegata*: complicating patterns of fitness // Botanical J. Linnean Society. 2010. V. 163(4). P. 431–446.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2010.01064.x>
- Neiland M.R.M., Wilcock C.C. Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae // American Journal of Botany. 1998. V. 85. P. 1657–1671.
<https://doi.org/10.2307/2446499>
- Proctor H.C., Harder L.D. Pollen load, capsule weight, and seed production in three orchid species // Canadian J. Botany. 1994. V. 72(2). P. 249–255.
<https://doi.org/10.1139/b94-033>
- R Core Team. R: *A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria, 2020. Available at: <http://www.R-project.org> (accessed 17 December 2020).
- Shefferson R.P., Kull T., Tali K. Demographic response to shading and defoliation in two woodland orchids // Folia Geobotanica. 2006. V. 41(1). P. 95–106.
<https://doi.org/10.1007/BF02805264>
- 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. Ecology. 2016. V. 104(2). P. 343–351.
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12511>
- Swartz N.D., Batty A.L., Hopper S., Dixon K. Does integrated conservation of terrestrial orchids work? // Lankasteriana. 2007. V. 7. P. 219–222.
- Tałałaj I., Kotowicz J., Brzosko E., Ostrowiecka B., Aleksandrowicz O., Wróblewska A. Spontaneous caudicle reconfiguration in *Dactylorhiza fuchsii*: A new self-pollination mechanism for Orchideae // Plant Systematics and Evolution. 2019. V. 305(4). P. 269–280.
<https://doi.org/10.1007/s00606-019-01570-w>
- Tremblay R.L., Ackerman J.D., Zimmerman J.K., Calvo R.N. Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification // Biological J. Linnean Society. 2005. V. 84(1). P. 1–54.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00400.x>
- Wang H.H., Wonkka C.L., Treglia M.L., Grant W.E., Smeins F.E., Rogers W.E. Species distribution modelling for conservation of an endangered endemic orchid // AoB Plants. 2015. V. 7. P. 1–12.
<https://doi.org/10.1093/aobpla/plv039>
- Whigham D.F., Willems J.H. Demographic studies and life-history strategies of temperate terrestrial orchids as a basis for conservation // Orchid Conservation / Eds Dixon K.W., Kell S.P., Barrett R.L., Cribb P.J. (Natural History Publications, 2003). P. 137–158.
- Willems J.H., Balounova Z., Kindlmann P. The effect of experimental shading on seed production and plant survival of *Spiranthes spiralis* (Orchidaceae) // Lindleyana. 2001. V. 16. P. 31–37.

Reproductive Success of *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó at the Northern Border of Its Distribution Range

I. A. Kirillova^{1, #} and D. V. Kirillov¹

¹ Institute of Biology of Komi Scientific Centre, Ural Branch of the RAS, 28 Kommunisticheskaya str., Syktyvkar, 167982 Russia
[#]e-mail: kirillova_orchid@mail.ru

The paper presents data on the population structure, morphometric features of plants and seeds and some aspects of reproductive biology (fruit set, seed productivity) of *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó (Orchidaceae) on the northern border of its distribution area (the Komi Republic, northeast Russia). We found statistically significant decrease of seed size and flowers number per inflorescence from south to north within of the species distribution area. In the Komi Republic, the seed productivity of *Dactylorhiza fuchsii* was found to be lower than in the southern parts of its distribution area: one fruit contains an average of 2900 ± 80 seeds, the average real seed productivity of the generative plant is 24800 seeds. Despite the declination of some reproductive success indicators, in the northern territories the species forms quite large, well-regenerating populations.

Keywords: orchids, northern border of the area, morphometry of seeds, fruit set, seed productivity