

SHORT COMMUNICATIONS

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

ВЛИЯНИЕ РАЗМЕРА СОЦВЕТИЯ НА ЗАВЯЗЫВАЕМОСТЬ ПЛОДОВ
В ПОПУЛЯЦИЯХ ОРХИДНЫХ С РАЗНОЙ СТРАТЕГИЕЙ ОПЫЛЕНИЯ
НА ТЕРРИТОРИИ РЕСПУБЛИКИ КОМИ (РОССИЯ)И. А. Кириллова*^{ID}, Д. В. Кириллов^{ID}

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Россия

*e-mail: kirillova_orchid@mail.ru

Поступила: 24.09.2025. Исправлена: 06.11.2025. Принята к опубликованию: 10.12.2025.

Почти треть видов семейства Orchidaceae имеют обманную стратегию опыления. В отсутствие нектара наиболее важным фактором привлечения насекомых-опылителей может стать размер соцветия (число цветков в соцветии). Однако роль этого признака в эффективности опыления до сих пор плохо изучена, как у безнектарных, так и нектарсодержащих видов Orchidaceae. Целью данной работы стало выявление влияния размера соцветия и высоты растений на завязываемость плодов у видов Orchidaceae с разной стратегией опыления (наградной и обманной) на территории Республики Коми (северо-восток Европейской России). Объектами изучения стали шесть редких видов семейства Orchidaceae, четыре из которых (*Dactylorhiza cruenta*, *D. fuchsii*, *D. maculata* и *D. traunsteineri*) характеризуются обманной стратегией опыления, а два вида (*Gymnadenia conopsea* и *Platanthera bifolia*) предлагают нектар. Выявлено, что безнектарные виды Orchidaceae цветут раньше нектарных и характеризуются более низкой завязываемостью плодов (в среднем этот показатель составил 35.4% вместо 90.0% у нектарсодержащих видов). Средняя высота растений разных видов Orchidaceae отличается и связана со временем их цветения; у раннецветущих видов она меньше. Выявлена статистически значимая связь между завязываемостью плодов и числом цветков у трех безнектарных видов (*Dactylorhiza maculata*, *D. fuchsii* и *D. traunsteineri*) и между эффективностью опыления и высотой растения у *D. maculata*. Нектарсодержащие виды (*Gymnadenia conopsea* и *Platanthera bifolia*) отличаются высокой завязываемостью плодов, которая не зависит ни от высоты растений, ни от размера соцветия.

Ключевые слова: Orchidaceae, безнектарные виды орхидных, нектарные виды орхидных, обманная стратегия опыления, эффективность опыления

Введение

Размер соцветия (число цветков в соцветии) является важным фактором, влияющим на успешность опыления растений (Ohashi & Yahara, 2001; Kindlmann & Jersáková, 2006). Крупные соцветия создают более заметные визуальные сигналы, которые лучше привлекают опылителей и увеличивают число цветков, которое может посетить насекомое за один визит. Однако это может привести к гейтоногамии (опыление в пределах одного растения), что негативно скажется на репродуктивном успехе (Ohashi & Yahara, 2001). Кроме того, производство крупного соцветия – затратный для растений процесс, который может истощить ресурсы. Обычно цветковые растения предлагают награду (нектар) своим опылителям, но некоторые виды обманывают насекомых – шпорец без нектара, имита-

ция соседних пищевых растений. В семействе Orchidaceae содержится наибольшее число видов с обманной стратегией опыления. Почти треть всех видов Orchidaceae не приносит никакой пользы насекомым-опылителям (Askerman, 1986). В отсутствие нектара внешний облик, в частности размер соцветия, может быть наиболее важным фактором для привлечения насекомых-опылителей. Можно ожидать, что более высокие растения с крупными соцветиями будут привлекать больше опылителей, как у нектарных, так и безнектарных видов Orchidaceae. Однако, если у видов, предлагающих нектар, насекомые обычно исследуют все цветки в соцветии, то у видов с обманной стратегией опыления посещают всего несколько цветков, после чего понимают, что они пустые, и покидают соцветие. Поэтому ожидается, что у нектарсодер-

жащих видов существует корреляция между завязываемостью плодов и размером соцветия, а у безнектарных видов эффективность опыления может не зависеть от числа цветков в соцветии.

Данные по влиянию размера соцветия на завязываемость плодов видов Orchidaceae неоднозначны и часто противоречивы; поэтому необходимы дополнительные наблюдения. Например, было показано, что у таких безнектарных видов, как *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó (Mattila & Kuitunen, 2000), *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó (Vallius, 2001), *Orchis italica* Poir., *O. anthropophora* (L.) All. и *Anacamptis papilionacea* (L.) (Pellegrino et al., 2010) эффективность опыления не зависела от размера соцветия. Однако другие исследования выявили связь между этими параметрами у безнектарных *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó (Kindlmann & Jersáková, 2006) и *Cephalanthera falcata* (Thunb.) Blume (Suetsugu et al., 2015), а также нектарных *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Mattila & Kuitunen, 2000) и *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. (Vallius et al., 2006). Цель данной работы – выявление влияния размера соцветия и высоты растений на завязываемость плодов у шести видов Orchidaceae с разной стратегией опыления (наградной и обманной) на территории Республики Коми (Россия).

Материал и методы

Объектами изучения стали шесть редких видов семейства Orchidaceae, включенных в Красную книгу Республики Коми (Дегтева, 2019). Они привлекают насекомых разными способами. Четыре вида (*Dactylorhiza cruenta* (O.F.Müll.) Soó, *D. fuchsii*, *D. maculata* и *D. traunsteineri* (Saut. ex Rchb.) Soó) характеризуются обманной стратегией опыления, два вида (*Gymnadenia conopsea* и *Platanthera bifolia*) предлагают нектар. Виды рода *Dactylorhiza* опыляются в основном представителями Hymenoptera, а также Coleoptera и Diptera, *Gymnadenia conopsea* – Lepidoptera, Diptera и Hymenoptera, *Platanthera bifolia* – Lepidoptera (ночными видами).

Исследования проводили на территории Республики Коми (северо-восток Европейской России). Климат здесь умеренно-континентальный. Лето короткое и прохладное, зима длинная и холодная с устойчивым снежным покровом. Согласно геоботаническому

районированию Европейской России, территория Республики Коми относится к евразийской таежной (хвойно-лесной) области.

Обследовано шесть популяций видов Orchidaceae на территории Сыктывдинского административного района на юге Республики Коми (Россия) (табл. 1). Во время цветения в каждой популяции были отмечены номерами по 30 генеративных растений, у каждого из них измеряли высоту, длину соцветия и число цветков, вычисляли плотность соцветия (как отношение числа цветков к длине соцветия). Во время фазы плодоношения на каждом из этих растений подсчитывали число завязавшихся плодов и определяли завязываемость плодов (как отношение числа плодов к числу цветков).

Подготовительную обработку и анализ данных проводили в приложении Microsoft Office Excel 2010. Статистические расчеты выполнены с помощью среды R (v. 3.6.3) (R Core Team, 2023). В тексте и таблицах приведены среднее арифметическое (M), стандартное отклонение (SD), коэффициент корреляции (r). Проверку на нормальность распределения выборок проводили с помощью W-теста Шапиро-Уилка. Для выборок с нормальным распределением рассчитывали коэффициент корреляции Пирсона, для данных с отклонениями от нормального распределения – коэффициент корреляции Спирмена.

Результаты и обсуждение

Проведенные исследования показали, что безнектарные виды Orchidaceae в Республике Коми цветут раньше видов, предлагающих нектар (табл. 2). Такая особенность может выступать как приспособление для повышения эффективности опыления, так как растения с ранним цветением привлекают больше опылителей (Sabat & Ackerman, 1996; Parra-Tabla & Vargas, 2004; Кириллова, Кириллов, 2023). Это связано с тем, что опыление безнектарных видов Orchidaceae осуществляется, в основном, недавно появившимися неопытными шмелями, которые пробуют небольшое количество цветов без нектара, прежде чем начнут искать более выгодные источники пищи (Smithson & Gigord, 2003). После первых посещений шмели, привлеченные эффектами цветами, учатся избегать цветов без нектара. Посещение их происходит еще реже, когда начинают цвести другие полезные виды.

Таблица 1. Местонахождение изученных популяций видов семейства Orchidaceae в Республике Коми (Россия)
Table 1. Location of the studied populations of Orchidaceae species in the Komi Republic (Russia)

Вид	Местонахождение	Координаты	Местообитание
<i>Dactylorhiza cruenta</i>	Пойма р. Важелью, заказник «Важелью»	61.6563° N, 50.6653° E	Вахтово-гипново-сфагновое болото
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	Пойма р. Сысола, заказник «Сыктывкарский»	61.5545° N, 50.6584° E	Сосново-березовый разнотравно-зеленомошно-сфагновый лес
<i>Dactylorhiza maculata</i>	Пойма р. Емваль	61.7929° N, 50.6139° E	Сосновый вахтово-сфагновый лес
<i>Dactylorhiza traunsteineri</i>	Пойма р. Тылаю	61.5928° N, 50.6244° E	Вахтово-осоково-гипновое болото с березой
<i>Platanthera bifolia</i>	Пойма р. Сысола, заказник «Сыктывкарский»	61.5548° N, 50.6583° E	Заболоченный сосново-березовый хвощово-осоково-сфагновый лес
<i>Gymnadenia conopsea</i>	Пойма р. Тылаю	61.5933° N, 50.6239° E	Вахтово-хвощово-сфагновое болото

Таблица 2. Морфометрические параметры растений и некоторые характеристики изученных популяций видов семейства Orchidaceae в Республике Коми (Россия)

Table 2. Morphometric parameters of plants and some characteristics of the studied populations of Orchidaceae species in the Komi Republic (Russia)

Признак	Виды Orchidaceae					
	<i>Dactylorhiza traunsteineri</i>	<i>Dactylorhiza cruenta</i>	<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	<i>Dactylorhiza maculata</i>	<i>Platanthera bifolia</i>	<i>Gymnadenia conopsea</i>
Высота растения, см	23.6 ± 3.4	29.8 ± 5.4	39.9 ± 7.3	45.5 ± 7.6	45.3 ± 7.3	46.2 ± 8.4
Длина соцветия, см	5.3 ± 1.3	4.4 ± 1.1	7.6 ± 2.4	6.8 ± 1.9	10.9 ± 2.9	10.6 ± 3.1
Число цветков, шт.	16.4 ± 5.7	27.7 ± 8.4	18.1 ± 7.8	24.1 ± 7.4	17.4 ± 4.5	31.1 ± 12.4
Плотность соцветия	3.0 ± 0.7	6.3 ± 1.1	2.3 ± 0.5	3.6 ± 0.9	1.6 ± 0.3	2.9 ± 0.7
Число плодов, шт.	4.0 ± 2.6	15.7 ± 6.4	5.3 ± 5.4	8.9 ± 6.5	15.8 ± 4.9	28.1 ± 11.4
Дата массового цветения*	19.06	25.06	01.07	30.06	07.07	15.07
Завязываемость плодов, %	26.7 ± 3.5	57.3 ± 18.1	26.0 ± 4.7	34.8 ± 3.6	90.3 ± 2.7	89.7 ± 2.4

Примечание: * – приведена среднегодовалая дата фазы массового цветения видов по наблюдениям авторов в Сыктывдинском районе Республики Коми в 2016–2024 гг.

Наши исследования показали, что средняя высота растений исследованных видов связана с периодом их цветения. Наименьшая высота (23.6 см) характерна для самого раннецветущего вида Orchidaceae, *Dactylorhiza traunsteineri*, цветение которого в Республике Коми приходится на середину июня (табл. 2). Второй по высоте стал цветущий за ним вид *Dactylorhiza cruenta* (29.8 см). Цветение *Dactylorhiza fuchsii*, *D. maculata* и *Platanthera bifolia* в Республике Коми приходится на конец июня – первую декаду июля; их высота составляет 39.9–45.5 см. Последним (в середине июля) в Республике Коми начинает цвести вид *Gymnadenia conopsea* (табл. 2), который характеризуется максимальной высотой растений – 46.2 см.

Одним из наиболее важных экологических факторов, влияющих на высоту растений, является конкуренция с другими видами растений, слагающими напочвенный покров. На момент цветения размеры растений должны быть чуть выше, чем у основной массы видов-конкурентов, чтобы визуализация соцветия была максимальной. Высота и плотность травяного яруса,

как правило, увеличиваются с ходом вегетационного сезона. Видимо, по этой причине раннецветущим видам Orchidaceae достаточно небольших размеров, чтобы выделяться на фоне только начавших развитие видов, слагающих травяной ярус, а виды, цветение которых совпадает с разгаром вегетационного сезона, вынуждены образовывать более высокие побеги, чтобы быть заметными на фоне максимально развитой окружающей растительности. Выявлены достоверные положительные корреляции между высотой растений, длиной соцветия и числом цветков у всех изученных видов, кроме *Dactylorhiza cruenta* (табл. 3), то есть чем выше растение, тем крупнее его соцветие. Высота растений также положительно связана с числом плодов у всех видов (табл. 3).

Показатель завязываемости плодов, вычисляемый как доля цветков, образовавших плоды, часто используют в качестве метода количественной оценки репродуктивного успеха видов Orchidaceae (Neiland & Wilcock, 1998; Kindlmann & Jersáková, 2006). Завязываемость плодов у изученных видов варьировала от

26.0% до 90.3% (табл. 2). При этом у нектарных видов Orchidaceae она была значительно выше (в среднем $90.0 \pm 12.0\%$), чем у безнектарных видов Orchidaceae ($35.4 \pm 20.0\%$). Поскольку опылители учатся избегать цветков, вводящих в заблуждение, безнектарные виды Orchidaceae обычно имеют меньший репродуктивный успех, чем нектарные виды (Neiland & Wilcock, 1998; Tremblay et al., 2005; Sonkoly et al., 2016).

Нами выявлены достоверные корреляционные связи между завязываемостью плодов и числом цветков у большинства исследованных безнектарных видов (*Dactylorhiza maculata*, *D. fuchsii* и *D. traunsteineri*). У первых двух видов эти корреляции положительные (табл. 3), то есть они выигрывают от образования крупных соцветий, которые привлекают большее количество опылителей. Подобная закономерность выявлена и для некоторых других безнектарных видов Orchidaceae (Suetsugu et al., 2015). У *Dactylorhiza maculata*, кроме этого, присутствует связь между эффективностью опыления и высотой особей.

У *Dactylorhiza traunsteineri* корреляция между завязываемостью плодов и размером соцветия отрицательная. Видимо, это связано с тем, что у разных видов Orchidaceae затраты на репродукцию («costs of reproduction») различаются; у отдельных видов она может быть существенной (Primack & Stacy, 1998; Блинова, 2009; Sletvold & Ågren, 2015). Если затраты на репродукцию велики, то большие инвестиции в образование цветов и плодов в течение текущего года приведут к меньшему количеству или отсутствию плодов в следующем году или уменьшению размеров растений. Возможно, растениям *Dactylorhiza*

traunsteineri не выгодно образовывать большое число цветков. Предыдущие исследования *Dactylorhiza traunsteineri* (Kirillova & Kirillov, 2020) выявили у него отрицательную связь между числом цветков и их размерами, то есть растение тратит ресурсы или на образование меньшего числа более крупных цветков или большего числа, но более мелких цветков. Известно, что шмели отдают предпочтение растениям с более крупными цветками (Makino & Sakai, 2007). Так как количество ресурсов, которое может быть выделено организмом на размножение и рост ограничено, возможно, что небольшое соцветие с крупными цветами более эффективно гарантирует репродуктивный успех *Dactylorhiza traunsteineri*.

У *Dactylorhiza cruenta* завязываемость плодов не была связана ни с размером соцветия, ни с высотой растения (табл. 3); при этом она была наибольшей среди изученных безнектарных видов – 57.3% (табл. 2). Высокая завязываемость плодов *Dactylorhiza cruenta* может быть связана с низкой плотностью цветущих растений в его популяции – 0.2 экз./м² (в популяциях других изученных нами видов этот показатель составил 1.4–7.7 экз./м²). Было показано (Wróblewska et al., 2024), что низкая плотность цветущих растений *Dactylorhiza cruenta* может увеличить количество шмелей, посещающих прежние места кормления, когда они не могут найти полезные виды, цветущие совместно. Кроме того, высокую завязываемость плодов (свыше 70%) *Dactylorhiza incarnata* s.l. в Мурманской области (где этот вид, как и в Республике Коми, находится на северной границе ареала) Блинова (2008) связывает с его переходом к автогамии.

Таблица 3. Корреляции между высотой растений, числом цветков и некоторыми репродуктивными параметрами изученных популяций видов Orchidaceae в Республике Коми (Россия)

Table 3. Correlation between plant height, number of flowers and some reproductive parameters of the studied populations of Orchidaceae species in the Komi Republic (Russia)

Вид	Коэффициент корреляции (r) между высотой растения и показателями ниже				Коэффициент корреляции (r) между числом цветков и показателями ниже		
	Длина соцветия	Число цветков	Число плодов	Завязываемость плодов	Длина соцветия	Число плодов	Завязываемость плодов
<i>Dactylorhiza cruenta</i>	0.32	0.28	0.42**	0.26	0.79*	0.64*	-0.14
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	0.87*	0.89*	0.41**	0.23	0.91*	0.60*	0.40*
<i>Dactylorhiza maculata</i>	0.54*	0.48*	0.62*	0.50*	0.50*	0.48*	0.39*
<i>Dactylorhiza traunsteineri</i>	0.36*	0.39*	0.31**	0.10	0.81*	0.18	-0.32**
<i>Platanthera bifolia</i>	0.82*	0.65*	0.60*	0.18	0.77*	0.89*	0.10
<i>Gymnadenia conopsea</i>	0.79*	0.60*	0.71*	-0.03	0.66*	0.98*	0.15

Примечание: уровень значимости: * – $p < 0.01$, ** – $p < 0.05$, $n = 30$.

Gymnadenia conopsea и *Platanthera bifolia* привлекают насекомых запахом и нектаром. Завязываемость плодов у этих видов высокая (89.7–90.3%) и не зависит от размера соцветия или высоты растений.

Заключение

Данное исследование показало, что безнектарные виды Orchidaceae на территории Республики Коми цветут раньше нектарных и характеризуются более низкой завязываемостью плодов. Средняя высота изученных видов связана со временем их цветения: у раннецветущих видов она меньше. Обнаружена статистически значимая связь между высотой растений и числом цветков и плодов у всех видов (кроме *Dactylorhiza cruenta*), а также между высотой растений и завязываемостью плодов у *Dactylorhiza maculata*. Выявлено, что размеры соцветия (число цветков) влияют на завязываемость плодов у трех безнектарных видов (*Dactylorhiza maculata*, *D. fuchsii* и *D. traunsteineri*). Наиболее высокая завязываемость плодов отмечена у нектарных видов; она не связана ни с высотой растений, ни с размером соцветия.

Благодарности

Работа выполнена в рамках госзадания Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН №125021902460-2.

Литература

- Блинова И.В. 2008. Особенности опыления орхидных в северных широтах // Бюллетень МОИП. Т. 113(1). С. 39–47.
- Блинова И.В. 2009. Оценка репродуктивного успеха орхидных за Полярным кругом // Вестник Тверского государственного университета. Серия Биология и экология. №12. С. 76–83.
- Дегтева С.В. (ред.). 2019. Красная книга Республики Коми. Сыктывкар: Коми республиканская типография. 766 с.
- Кириллова И.А., Кириллов Д.В. 2023. *Calypso bulbosa* (Orchidaceae) на северной границе ареала (Республика Коми, Россия): структура популяций и семенная продуктивность // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 8(2). С. 81–97. DOI: 10.24189/ncr.2023.017
- Ackerman J.D. 1986. Mechanisms and evolution of food-deceptive pollination systems in orchids // Lindleyana. Vol. 1(2). P. 108–113.
- Kindlmann P., Jersáková J. 2006. Effect of floral display on reproductive success in terrestrial orchids // Folia Geobotanica. Vol. 41. P. 47–60.
- Kirillova I.A., Kirillov D.V. 2020. Impact of weather conditions on seasonal development, population structure and reproductive success on *Dactylorhiza traunsteineri* (Orchidaceae) in the Komi Republic (Russia) // Nature Conservation Research. Vol. 5(Suppl.1). P. 77–89. DOI: 10.24189/ncr.2020.016
- Makino T.T., Sakai S. 2007. Experience changes pollinator responses to floral display size: from size-based to reward-based foraging // Functional Ecology. Vol. 21(5). P. 854–863. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2007.01293.x
- Mattila E., Kuitunen M.T. 2000. Nutrient versus pollination limitation in *Platanthera bifolia* and *Dactylorhiza incarnata* (Orchidaceae) // Oikos. 2000. Vol. 89(2). P. 360–366. DOI: 10.1034/j.1600-0706.2000.890217.x
- Neiland M.R.M., Wilcock C.C. 1998. Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae // American Journal of Botany. Vol. 85(12). P. 1657–1671. DOI: 10.2307/2446499
- Ohashi K., Yahara T. 2001. Behavioural responses of pollinators to variation in floral display size and their influences on the evolution of floral traits // Cognitive Ecology of Pollination: Animal Behaviour and Floral Evolution / L. Chittka, J.D. Thomson (Eds.). Cambridge: Cambridge University Press. P. 274–296. DOI: 10.1017/CBO9780511542268.015
- Parra-Tabla V., Vargas C.F. 2004. Phenology and phenotypic natural selection on the flowering time of a deceit-pollinated tropical orchid, *Myrmecophila christinae* // Annals of Botany. Vol. 94(2). P. 243–250. DOI: 10.1093/aob/mch134
- Pellegrino G., Bellusci F., Musacchio A. 2010. The effects of inflorescence size and flower position on female reproductive success in three deceptive orchids // Botanical Studies. Vol. 51(3). P. 351–356.
- Primack R., Stacy E. 1998. Cost of reproduction in the pink lady's slipper orchid (*Cypripedium acaule*, Orchidaceae): an eleven-year experimental study of three populations // American Journal of Botany. Vol. 85(12). P. 1672–1679. DOI: 10.2307/2446500
- R Core Team. 2023. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Available from <https://www.R-project.org>
- Sabat A.M., Ackerman J.D. 1996. Fruit set in a deceptive orchid: The effect of flowering phenology, display size, and local floral abundance // American Journal of Botany. Vol. 83(9). P. 1181–1186. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1996.tb13899.x
- Sletvold N., Ågren J. 2015. Climate-dependent costs of reproduction: Survival and fecundity costs decline with length of the growing season and summer temperature // Ecology Letters. Vol. 18(4). P. 357–364. DOI: 10.1111/ele.12417
- Smithson A., Gigord L.D.B. 2003. The evolution of empty flowers revisited // American Naturalist. Vol. 161(4). P. 537–552. DOI: 10.1086/368347

- Sonkoly J., Vojtkó A., Tökölyi J., Török P., Sramkó G., Illyés Z., Molnár V.A. 2016. Higher seed number compensates for lower fruit set in deceptive orchids // *Journal of Ecology*. Vol. 104(2). P. 343–351. DOI: 10.1111/1365-2745.12511
- Suetsugu K., Naito R.S., Fukushima S., Kawakita A., Kato M. 2015. Pollination system and the effect of inflorescence size on fruit set in the deceptive orchid *Cephalanthera falcata* // *Journal of Plant Research*. Vol. 128(4). P. 585–594. DOI: 10.1007/s10265-015-0716-9
- Tremblay R.L., Ackerman J.D., Zimmerman J.K., Calvo R.N. 2005. Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification // *Biological Journal of the Linnean Society*. Vol. 84(1). P. 1–54. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2004.00400.x
- Vallius E. 2001. Factors affecting fruit and seed production in *Dactylorhiza maculata* (Orchidaceae) // *Botanical Journal of the Linnean Society*. Vol. 135(2). P. 89–95. DOI: 10.1111/j.1095-8339.2001.tb01083.x
- Vallius E., Arminen S., Salonen V. 2006. Are there fitness advantages associated with a large inflorescence in *Gymnadenia conopsea* ssp. *conopsea*? Available online: http://www.r-b-o.eu/rbo_public?Vallius_et_al_2006.html
- Wróblewska A., Ostrowiecka B., Kotowicz J., Jermakowicz E., Tałałaj I., Szefer P. 2024. What are the drivers of female success in food-deceptive orchids? // *Ecology and Evolution*. Vol. 14(4). Article: e11233. DOI: 10.1002/ece3.11233
- Ackerman J.D. 1986. Mechanisms and evolution of food-deceptive pollination systems in orchids. *Lindleyana* 1(2): 108–113.
- Blinova I.V. 2008. Orchid pollination in northern latitudes. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists* 113(1): 39–47. [In Russian]
- Blinova I.V. 2009. The estimation of reproductive success of orchid species north of the Arctic Circle in Europe. *Herald of Tver State University. Series: Biology and Ecology* 12: 76–83. [In Russian]
- Degteva S.V. (Ed.). 2019. *Red Data Book of the Komi Republic*. Syktyvkar: Komi Republic Printing House. 768 p. [In Russian]
- Kindlmann P., Jersáková J. 2006. Effect of floral display on reproductive success in terrestrial orchids. *Folia Geobotanica* 41: 47–60.
- Kirillova I.A., Kirillov D.V. 2020. Impact of weather conditions on seasonal development, population structure and reproductive success on *Dactylorhiza traunsteineri* (Orchidaceae) in the Komi Republic (Russia). *Nature Conservation Research* 5(Suppl.1): 77–89. DOI: 10.24189/ncr.2020.016
- Kirillova I.A., Kirillov D.V. 2023. *Calypso bulbosa* (Orchidaceae) on the northern border of its distribution range (Komi Republic, Russia): population structure, fruit and seed set. *Nature Conservation Research* 8(2): 81–97. DOI: 10.24189/ncr.2023.017 [In Russian]
- Makino T.T., Sakai S. 2007. Experience changes pollinator responses to floral display size: from size-based to reward-based foraging. *Functional Ecology* 21(5): 854–863. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2007.01293.x
- Mattila E., Kuitunen M.T. 2000. Nutrient versus pollination limitation in *Platanthera bifolia* and *Dactylorhiza incarnata* (Orchidaceae). *Oikos* 89(2): 360–366. DOI: 10.1034/j.1600-0706.2000.890217.x
- Neiland M.R.M., Wilcock C.C. 1998. Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae. *American Journal of Botany* 85(12): 1657–1671. DOI: 10.2307/2446499
- Ohashi K., Yahara T. 2001. Behavioural responses of pollinators to variation in floral display size and their influences on the evolution of floral traits. In: L. Chittka, J.D. Thomson (Eds.): *Cognitive Ecology of Pollination: Animal Behaviour and Floral Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press. P. 274–296. DOI: 10.1017/CBO9780511542268.015
- Parra-Tabla V., Vargas C.F. 2004. Phenology and phenotypic natural selection on the flowering time of a deceit-pollinated tropical orchid, *Myrmecophila christinae*. *Annals of Botany* 94(2): 243–250. DOI: 10.1093/aob/mch134
- Pellegrino G., Bellusci F., Musacchio A. 2010. The effects of inflorescence size and flower position on female reproductive success in three deceptive orchids. *Botanical Studies* 51(3): 351–356.
- Primack R., Stacy E. 1998. Cost of reproduction in the pink lady's slipper orchid (*Cypripedium acaule*, Orchidaceae): an eleven-year experimental study of three populations. *American Journal of Botany* 85(12): 1672–1679. DOI: 10.2307/2446500
- R Core Team. 2023. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Available from <https://www.R-project.org>
- Sabat A.M., Ackerman J.D. 1996. Fruit set in a deceptive orchid: The effect of flowering phenology, display size, and local floral abundance. *American Journal of Botany* 83(9): 1181–1186. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1996.tb13899.x
- Sletvold N., Ågren J. 2015. Climate-dependent costs of reproduction: Survival and fecundity costs decline with length of the growing season and summer temperature. *Ecology Letters* 18(4): 357–364. DOI: 10.1111/ele.12417
- Smithson A., Gigord L.D.B. 2003. The evolution of empty flowers revisited. *American Naturalist* 161(4): 537–552. DOI: 10.1086/368347
- Sonkoly J., Vojtkó A., Tökölyi J., Török P., Sramkó G., Illyés Z., Molnár V.A. 2016. Higher seed number compensates for lower fruit set in deceptive orchids. *Journal of Ecology* 104(2): 343–351. DOI: 10.1111/1365-2745.12511

References

- Suetsugu K., Naito R.S., Fukushima S., Kawakita A., Kato M. 2015. Pollination system and the effect of inflorescence size on fruit set in the deceptive orchid *Cephalanthera falcata*. *Journal of Plant Research* 128(4): 585–594. DOI: 10.1007/s10265-015-0716-9
- Tremblay R.L., Ackerman J.D., Zimmerman J.K., Calvo R.N. 2005. Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. *Biological Journal of the Linnean Society* 84(1): 1–54. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2004.00400.x
- Vallius E. 2001. Factors affecting fruit and seed production in *Dactylorhiza maculata* (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 135(2): 89–95. DOI: 10.1111/j.1095-8339.2001.tb01083.x
- Vallius E., Arminen S., Salonen V. 2006. *Are there fitness advantages associated with a large inflorescence in *Gymnadenia conopsea* ssp. *conopsea*?*. Available online: http://www.r-b-o.eu/rbo_public?Vallius_et_al_2006.html
- Wróblewska A., Ostrowiecka B., Kotowicz J., Jermakowicz E., Tałałaj I., Szefer P. 2024. What are the drivers of female success in food-deceptive orchids? *Ecology and Evolution* 14(4): e11233. DOI: 10.1002/ece3.11233

THE EFFECT OF FLORAL DISPLAY ON FRUIT SET IN ORCHID POPULATIONS WITH DIFFERENT POLLINATION STRATEGIES IN THE KOMI REPUBLIC (RUSSIA)

Irina A. Kirillova*^{ID}, Dmitriy V. Kirillov^{ID}

Institute of Biology of the Komi Scientific Centre, Ural Branch of RAS, Russia
*e-mail: kirillova_orchid@mail.ru

Almost a third of the Orchidaceae species have a deceptive pollination strategy. In the absence of nectar, the most important factor in attracting insect pollinators may be the floral display, i.e. the number of flowers in inflorescence. However, the role of this trait in pollination efficiency is still poorly understood, both in deceptive (nectarless) and rewarding (nectariferous) Orchidaceae species. The purpose of this study was to estimate the effect of floral display and plant height on fruit set in Orchidaceae species with various pollination strategies (reward and deceptive) in the Komi Republic (northeastern European Russia). The objects of the study were six threatened Orchidaceae species. Of these, four species, *Dactylorhiza cruenta*, *D. fuchsii*, *D. maculata*, and *D. traunsteineri*, are characterised by a deceptive pollination strategy, while two species, *Gymnadenia conopsea* and *Platanthera bifolia*, offer nectar. It was revealed that deceptive Orchidaceae species bloom earlier than rewarding species, and deceptive species have a lower fruit set (35.4%) compared to rewarding species (90%). The plant height and the time of blooming were related, i.e. early-flowering species were shorter. Statistically significant correlations were found between fruit set and the number of flowers in three deceptive species, *Dactylorhiza maculata*, *D. fuchsii*, and *D. traunsteineri*, and between efficiency of pollination and plant height in *Dactylorhiza maculata*. Rewarding species, *Gymnadenia conopsea* and *Platanthera bifolia*, showed a high fruit set. The fruit set was associated neither with the plant height nor with the floral display.

Key words: deceptive orchid species, deceptive pollination strategy, Orchidaceae, pollination efficiency, rewarding orchid species