

УДК 582.594:581.16(470.13)

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ ОСВЕЩЕНИЯ НА РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ *PLATANATHERA BIFOLIA* (L.) RICH. (ORCHIDACEAE) НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА (РЕСПУБЛИКА КОМИ)

© 2024 г. И. А. Кириллова^а *, Д. В. Кириллов^а

^аИнститут биологии Коми НЦ УрО РАН, Россия 167982 Республика Коми,

г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28

*e-mail: kirillova_orchid@mail.ru

Поступила в редакцию 22.11.2023 г.

После доработки 04.06.2024 г.

Принята к публикации 31.07.2024 г.

Изучено влияние условий освещения на репродуктивные характеристики редкой орхидеи *Platanthera bifolia* (L.) Rich. на территории Республики Коми, где вид находится на северной границе своего ареала. В 2023 г. обследовано пять популяций вида в местообитаниях с разной степенью затенения (от 6.5 до 82.3%). Выявлено, что по градиенту увеличения степени затенения происходит снижение значений некоторых показателей репродуктивного успеха — числа цветков, доли генеративных растений и основных показателей семенной продуктивности.

Ключевые слова: орхидные, *Platanthera bifolia*, репродуктивный успех, семенная продуктивность, завязываемость плодов, степень затенения

DOI: 10.31857/S0367059724060029 **EDN:** VYUGNY

Солнечный свет является одним из основных факторов окружающей среды, который влияет на фотосинтез, рост и размножение наземных видов орхидей. Исследования показали [1–3], что морфологические и физиологические характеристики орхидей, а также плотность их популяций зависят от светового режима в местах произрастания. Свет играет большую роль в характере цветения видов и определяет динамику популяций [4]. Однако специфические потребности отдельных видов орхидей в освещении отличаются и могут зависеть от их жизненной формы, фазы развития, режима питания и т.д. [1]. Даже в пределах одного рода влияние света на разные виды может отличаться. Например, исследования S. Tsiftsis и V. Djordjevic [5] показали, что растения *Orchis punctulata* Steven ex Lindl., встречающиеся в затененных лесных участках, имеют более крупные соцветия с большим количеством цветов, чем особи, произрастающие в открытых местообитаниях на лугах. Однако существенных различий по данному признаку у двух других видов рода (*Orchis purpurea* Huds. и *O. mascula* (L.) L.) не обнаружено [5–8]. Наши предыдущие исследования [9, 10] двух видов орхидных — *Epipactis helleborine* (L.) Crantz и *Cypripedium calceolus* L. — показали, что в Республике Коми открытые местообитания

более благоприятны для их семенного размножения, чем затененные: в них выше эффективность опыления, реальная семенная продуктивность и количество молодых особей семенного происхождения.

С одной стороны, открытые местообитания могут быть благоприятнее из-за более высокой доступности опылителей и улучшения ресурсных условий. С другой стороны, из-за повышенной изменчивости микроклимата на открытых участках существует больший риск поздних заморозков весной и засухи летом, а также выше конкуренция с другими растениями.

Цель данной работы — выявление влияния степени затенения на разные признаки, определяющие репродуктивный успех редкой орхидеи *Platanthera bifolia* (L.) Rich. на территории Республики Коми.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Platanthera bifolia — евразийский бореальный вид. Несмотря на обширный ареал, вид довольно редкий, взят под охрану в 30 регионах России [11]. В Республике Коми находится на северной границе

своего ареала, встречается в основном по югу региона [12]. Произрастает в сыроватых или избыточно увлажненных местах: березняках черничных и дернисто-осоковых, осинниках травяных, ельников зеленомошных, черничных, долгомошных, сосняках брусничных, травяно-сфагновых и сфагновых, а также в сырых смешанных лесах, на болотах, иногда на влажных лугах. Размножается семенным путем. Опыляется ночными бабочками, которых привлекает запах нектара, содержащегося в шпорце. Также отмечена спонтанная автогамия [13].

Исследования проводили в 2023 г. в южной части Республики Коми (в пределах Вычегодско-Мезенской равнины). Обследовано пять популяций (ЦП) вида (табл. 1), которые выбирали таким образом, чтобы они охватывали участки с разной интенсивностью освещенности. В качестве меры освещенности на участках произрастания *P. bifolia* использовали показатель степень затенения — “canopy closure” [14]. Для его измерения применяли метод анализа цифровых полусферических фотоснимков, полученных при использовании 180°-ного сверхширокоугольного объектива Fish-eye [15–17]. Снимки делали фотокамерой Sony Alpha ILCE-6500 (Sony Group Co., Япония) с фотообъективом “Sigma AF” EX DG Fish-eye (Sigma Co, Япония). Полученные снимки обрабатывали средствами графического пакета Gimp 2.8.

При изучении популяций *P. bifolia* использовали общепринятые в популяционной биологии методики с учетом специфики исследования редких видов [18]. Морфометрические признаки (длину соцветия, число и размеры цветков) учитывали в полевых условиях у 30 генеративных особей из каждой популяции. Для установления размеров частей цветка отдельной особи с каждого цветущего растения брали по два цветка из средней части соцветия, их фиксировали с помощью прозрачного скотча

на картон. В лабораторных условиях при помощи сканера получали электронные изображения цветков, которые в дальнейшем использовали для измерения их частей (губы, шпорца, лепестков) в программе Gimp 2.8.

Во время фазы плодоношения (в августе) подсчитывали количество завязавшихся плодов. Для изучения семян собирали коробочки со зрелыми семенами из средней части соцветия до начала их раскрытия. Семена анализировали с помощью светового микроскопа МСП-2 (увеличение $\times 4.5$) с цифровой видеокамерой ТС-500 (ЛОМО, Россия). Измерения проводили на цифровых фотоснимках в программе TourView (TourTek, Китай). Оценивали среднюю длину и ширину семени, зародыша и их объем [19, 20] у 40–50 семян из каждой популяции. Для определения качества семян брали смесь семян из коробочек, отобранных с разных растений в пределах популяции (не менее 600 семян), и просматривали под световым микроскопом МСП-2, отмечая семена с зародышем и неполноценные семена (без нормально развитого зародыша). Количество семян в коробочках подсчитывали с помощью разработанного нами способа анализа цифровых изображений семян орхидных в программном пакете ImageJ [21]. В каждой популяции подсчитаны семена в 5–8 коробочках.

Подготовительную обработку и анализ данных проводили в приложении Microsoft Office Excel 2010. Статистические расчеты выполнены с помощью среды R (ver. 3.6.3). 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

Таблица 1. Местонахождения изученных популяций *Platanthera bifolia*

ЦП	Местонахождение	Координаты	Местообитание
1	Окрестности пос. Язель, пойма р. Кыльгью	61.9176° с.ш., 50.5419° в.д.	Вырубка в смешанном кустарничково-зеленомошном лесу
2	Окрестности дер. Слудка, заказник “Усть-Пожегский”	61.9265° с.ш., 50.2207° в.д.	Разнотравно-кустарничково-сфагновое болото с сосной
3	Пойма р. Сысола (нижнее течение), заказник “Сыктывкарский”	61.5548° с.ш., 50.6583° в.д.	Заболоченный сосново-березовый хвощево-осоково-сфагновый лес
4	Пойма р. Важелью (среднее течение), заказник “Важелью”	61.6517° с.ш., 50.6683° в.д.	Сосново-березовый кустарничково-зеленомошный лес
5	Окрестности дер. Коччойяг, урочище Ярега	61.9549° с.ш., 50.7309° в.д.	Сосновый кустарничково-сфагновый лес

данных с отклонениями от нормального распределения).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Наши исследования показали, что *P. bifolia* на территории Вычегодско-Мезенской равнины Республики Коми произрастает при широком спектре условий освещения (табл. 2). Самый низкий показатель степени затенения отмечен на вырубке в смешанном лесу — 6.5%, на болоте он составил 20%, в лесах — свыше 77%. По отношению к фактору освещения для вида характерна широкая амплитуда по всему ареалу — он может встречаться как на открытых местах, так и при значительном затенении [11].

P. bifolia образует популяции численностью до 300–400 растений, в основном с низкой средней плотностью размещения — 1–3.2 особи на 1 м². Только самая светлая ЦП 1 отличается большей плотностью — 15.8 растений на 1 м². Доля генеративных растений составляет в изученных популяциях от 8.2 до 42.4%. Выявлено достоверное уменьшение данного показателя по мере увеличения степени затенения (см. табл. 2). Это согласуется с данными других исследований [4, 22–24], согласно которым недостаток света отрицательно сказывается на цветении орхидных. Кроме того, в более затененных местообитаниях снижается количество цветков в соцветии. Подобная закономерность выявлена у этого вида и в популяциях в Северо-Восточной Польше [13].

Одни исследователи [25] считают, что длина шпорца *P. bifolia* положительно коррелирует с длиной хоботка местных опылителей, другие [26] полагают, что она изменяется в широтном направлении и больше связана с типом местообитаний и условиями среды (свойствами почвы, затененностью). Например, в Англии все популяции *P. bifolia*, находящиеся в более затененных местообитаниях, имели самые длинные шпорцы [26]. Нами выявлена сходная зависимость — наиболее длинные шпорцы отмечены у растений из самого “темного” местообитания (ЦП 5) (см. табл. 2).

В качестве метода количественной оценки репродуктивного успеха орхидных часто используют такой показатель, как процент плодообразования (“fruit set”) — доля цветков, образовавших плоды [27]. Этот показатель довольно высок во всех изученных нами популяциях *P. bifolia* — свыше 75% (см. табл. 2). В Центральной Европе [13, 27, 28] он составляет 63.7–91.3%. Значимого влияния степени затенения на эффективность опыления

P. bifolia не выявлено. Она не зависит и от числа или размеров цветков в соцветии. Возможно, это связано с тем, что *P. bifolia* опыляется ночными бабочками (бражниками), и визуальный образ цветка не так важен для этого вида, как наличие нектара и сила его аромата. Эксперименты по уменьшению размера околоцветника *P. bifolia* показали [25], что это не влияет на успех опыления и процент плодообразования. Высокий показатель данного параметра в Северо-Восточной Польше исследователи объясняют высоким уровнем автогамии (около 60%) [13].

Морфометрические признаки семян из разных популяций вида представлены в табл. 2. Самые крупные и вытянутые семена отмечены в ЦП 5. Доля пустого воздушного пространства в семени варьирует на уровне 58–63%. Выявлено достоверное увеличение этого показателя с ростом степени затенения. Семена с большим объемом пустого воздушного пространства имеют более высокую летучесть и дольше находятся в воздухе, следовательно, и переносятся на большие расстояния [30]. Ветер в лесных местообитаниях слаб, и орхидеи, которые здесь растут, должны адаптироваться к использованию даже небольших воздушных потоков для рассеивания семян. Видимо, увеличение пустого воздушного пространства в семени и является таким приспособлением. Подобная закономерность отмечена нами и для другого представителя сем. Орхидные — *Cypripedium calceolus* [24].

Некоторые исследователи [29] связывают репродуктивный успех орхидных с числом семян. Данные о количестве семян в одном плоде или у особи могут предоставить дополнительную информацию о репродуктивном успехе, так как большое количество семян, образовавшихся в плодах, может компенсировать низкую эффективность опыления и обеспечить сохранение популяции. В одной коробочке *P. bifolia* содержится от 4327 до 8244 семян. Наибольшее их количество отмечено в светлых местообитаниях, а при увеличении степени затенения в лесных сообществах их число уменьшается (см. табл. 2). Часть семян в коробочках — неполноценные (не имеют нормально развитого зародыша). Выявлено, что качество семян не зависит от степени затенения местообитаний. Оказалось, что в более сухих местообитаниях (ЦП 1 и 4) доля неполноценных семян выше (22–22.7%), чем в более влажных сфагновых типах, где она составляет 4.6–13.8%.

Реальная семенная продуктивность особи, учитывающая число полноценных семян в плоде, число цветков и долю завязавшихся плодов,

Таблица 2. Характеристика изученных признаков особей и популяций *Platanthera bifolia* и их связь со степенью затенения

Признак	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 3	ЦП 4	ЦП 5	Корреляция со степенью затенения (<i>r</i>)
Степень затенения, %	6.5	20.0	77.3	80.0	82.3	
Плотность популяции, экз/м ²	15.8	1.8	1.0	2.7	3.2	−0.67
Доля ювенильных растений, %	8.2	8.1	9.1	12.1	14.8	0.53
Доля генеративных растений, %	42.4	32.4	21.8	13.4	8.2	−0.88**
Плотность генеративных растений, шт/м ²	6.2	0.6	0.4	0.4	0.3	−0.75
Завязываемость плодов, %	87.0	82.9	81.6	75.3	84.2	−0.61
Длина соцветия, см	12.7 ± 2.8	9.8 ± 2.6	10.4 ± 3.2	11.1 ± 3.4	10.4 ± 3.5	−0.42
Число цветков, шт	19.5 ± 4.8	16.2 ± 4.7	16.6 ± 4.5	17.1 ± 4.2	14.1 ± 4.2	−0.64
Длина губы, мм	12.1 ± 1.4	12.1 ± 1.4	13.5 ± 1.8	12.2 ± 1.6	11.6 ± 1.0	0.21
Длина верхнего лепестка, мм	8.9 ± 0.8	8.4 ± 0.8	9.3 ± 0.9	8.3 ± 0.7	8.4 ± 0.6	−0.07
Длина нижнего лепестка, мм	10.6 ± 1.0	10.3 ± 0.9	11.5 ± 1.1	10.2 ± 1.0	10.3 ± 0.7	0.15
Ширина губы, мм	2.7 ± 0.3	1.8 ± 0.3	1.8 ± 0.3	1.7 ± 0.2	1.8 ± 0.3	−0.73
Длина шпорца, мм	24.4 ± 2.5	23.0 ± 2.7	24.2 ± 2.7	23.4 ± 2.8	25.2 ± 1.6	0.30
Ширина шпорца, мм	1.4 ± 0.1	1.1 ± 0.2	1.2 ± 0.1	1.1 ± 0.1	1.2 ± 0.1	−0.48
Длина завязи, мм	11.4 ± 1.63	10.1 ± 1.2	11.2 ± 1.3	10.2 ± 1.4	12.7 ± 1.2	0.28
Длина семени, мм	0.61 ± 0.08	0.60 ± 0.07	0.65 ± 0.07	0.61 ± 0.07	0.70 ± 0.10	0.64
Ширина семени, мм	0.13 ± 0.02	0.13 ± 0.02	0.13 ± 0.01	0.13 ± 0.01	0.14 ± 0.02	0.44
Отношение длины семени к ширине	4.76	4.71	4.97	4.67	5.09	0.53
Длина зародыша, мм	0.18 ± 0.02	0.18 ± 0.02	0.19 ± 0.03	0.18 ± 0.02	0.19 ± 0.02	0.66
Ширина зародыша, мм	0.11 ± 0.01	0.10 ± 0.01	0.10 ± 0.01	0.10 ± 0.01	0.11 ± 0.01	−0.21
Доля пустого пространства в семени, %	57.7	60.9	61.8	63.3	61.2	0.81*
Доля неполноценных семян, %	22,0	4,6	13,8	22,7	6,3	−0.04
Число семян в плоде, шт.	6214	8244	5562	4554	4327	−0.79
Реальная семенная продуктивность особи, шт.	82228	105 622	64 944	45 328	48 135	−0.86*
Урожай семян, шт/м ²	509 814	63 373	25977	18 131	14440	−0.77

Примечание. Уровень значимости: * $\alpha = 0.05$; ** $\alpha = 0.01$. Приведены среднее значение ± стандартное отклонение.

составила от 45.3 до 105.6 тыс. семян на растение в разных популяциях. Отмечен тренд уменьшения этого показателя при увеличении степени затенения (рис. 1а).

Урожай семян в популяциях *P. bifolia* определяли умножением показателя реальной семенной продуктивности на среднее число генеративных побегов на 1 м². Наибольший урожай семян отмечен на вырубке — 509.8 тыс. шт/м² (ЦП 1). При увеличении степени затенения этот показатель снижается (рис. 1б), достигая минимума (14.4 тыс. шт.) в самой затененной ЦП 5.

Значения основных показателей семенной продуктивности *P. bifolia* (число семян в коробочке, реальная семенная продуктивность и урожай семян) убывают по мере увеличения степени затенения. Подобная закономерность отмечена и для некоторых других видов орхидных на территории Республики Коми, например *Cypripedium calceolus* [9] и *Epipactis helleborine* [10].

Главным индикатором репродуктивного успеха растений на уровне популяций считается численность молодых растений, поскольку она позволяет оценить динамику развития нового поколения

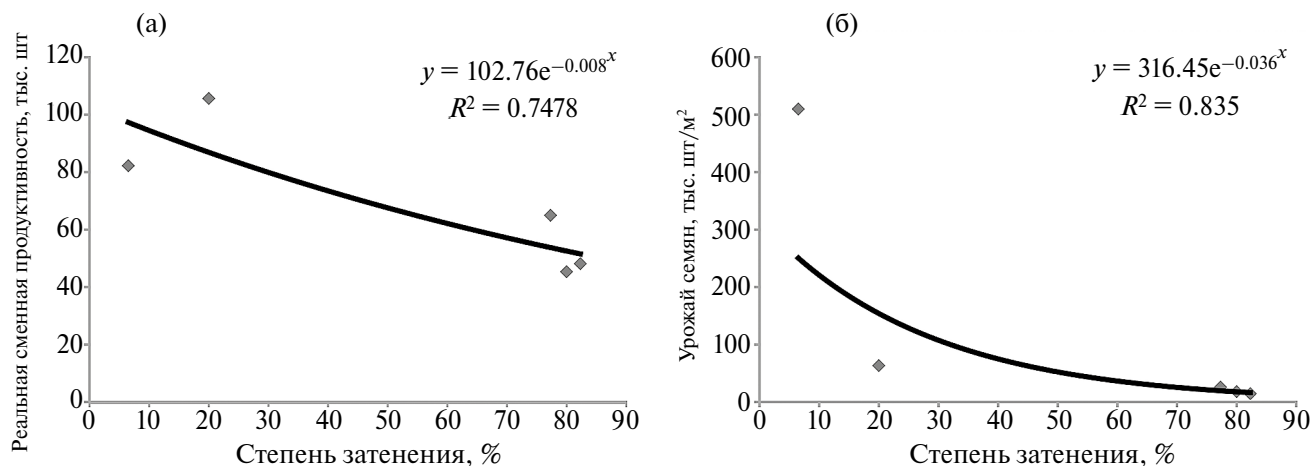


Рис. 1. Связь между степенью затенения и показателями семенной продуктивности *Platanthera bifolia*.

во времени [18]. Ювенильные растения присутствовали во всех изученных нами популяциях *P. bifolia*, но отмечено небольшое повышение их доли при увеличении степени затенения (см. табл. 2). Увеличение числа молодых растений в более затененном местообитании зафиксировано нами и для другого представителя сем. Орхидные — *Calypso bulbosa* (L.) Oakes на территории Республики Коми [31]. Возможно, это связано с тем, что погодные условия на открытых участках зачастую более экстремальные, чем в затененных местообитаниях, особенно в начале и конце вегетационного периода. Полог из древостоя и растений верхних ярусов в определенной степени сдерживает холодные потоки воздуха и может защитить растения от ночных заморозков [32]; кроме того, здесь лучше условия увлажнения и меньше конкуренция с другими растениями.

Наше исследование показало, что условия освещения оказывают влияние на репродуктивные характеристики *P. bifolia* на северной границе ареала. Светлые местообитания более благоприятны для семенного возобновления данного вида: здесь выше число цветков, доля генеративных растений, семенная продуктивность и урожай семян. Хотя затенение и является ограничивающим фактором, но не препятствует нормальному развитию популяций. Кроме того, в затененных местообитаниях складываются благоприятные условия для развития проростков. Выявлена тенденция увеличения объема пустого воздушного пространства в семени при увеличении степени затенения как приспособление к повышению аэродинамических показателей семян в условиях слабых воздушных потоков в лесных местообитаниях.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Института биологии Коми НЦ УрО РАН (государственное задание № 122040600026-9). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В работе отсутствуют исследования с участием людей или животных в качестве испытуемых.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Zhang S., Yang Y., Li J. et al. Physiological diversity of orchids // *Plant Diversity*. 2018. V. 40. № 4. P. 196–208. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2018.06.003>
2. Abernethy A. Light regimes as a control of terrestrial orchid distribution in New Zealand: Dissertation. Christchurch: University of Canterbury, 2002.
3. Shefferson R.P., Kull T., Tali K. Adult whole-plant dormancy induced by stress in longlived orchids // *Ecology*. 2005. V. 86. № 11. P. 3099–3104. <https://doi.org/10.1890/05-0586>
4. Jacquemyn H., Brys R., Jongejans E. Size-dependent flowering and costs of reproduction affect population dynamics in a tuberous perennial woodland orchid // *J. of Ecology*. 2010. V. 98. № 5. P. 1204–1215. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01697.x>
5. Tsiftsis S., Djordjevic V. Habitat effects and differences in the reproductive success of *Orchis punctulata* and

- Orchis purpurea* (Orchidaceae) // Turkish J. of Botany. 2018. V. 42. № 4. P. 400–411.
<https://doi.org/10.3906/bot-1711-22>
6. Jacquemyn H., Brys R., Honnay O., Hermy M. Effects of coppicing on demographic structure, fruit and seed set in *Orchis mascula* // Basic and Applied Ecology. 2008. V. 9. № 4. P. 392–400.
<https://doi.org/10.1016/j.baae.2007.05.002>
 7. Jacquemyn H., Brys R., Honnay O., Hutchings M.J. Biological flora of the British Isles: *Orchis mascula* (L.) L. // J. of Ecology. 2009. V. 97. № 2. P. 360–377.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01473.x>
 8. Jacquemyn H., Brys R. Temporal and spatial variation in flower and fruit production in a food deceptive orchid: a five year study // Plant Biology. 2010. V. 12. № 1. P. 145–153.
<https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2009.00217.x>
 9. Kirillova I.A., Kirillov D.V. Effect of lighting conditions on the reproductive success of *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae, Liliopsida) // Biology Bulletin. 2019. V. 46. № 10. P. 1317–1324.
<https://doi.org/10.1134/S1062359019100157>
 10. Кириллова И.А., Кириллов Д.В. Влияние условий освещения на репродуктивный успех *Epipactis helleborine* (L.) Crantz (Orchidaceae) // Экология. 2020. № 4. С. 311–315. [Kirillova I.A., Kirillov D.V. Effect of illumination conditions on the reproductive success of *Epipactis helleborine* (L.) Crantz (Orchidaceae) // Russ. J. of Ecology. 2020. V. 51. № 4. P. 389–393]
<https://doi.org/10.1134/S1067413620040098>
 11. Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В. Орхидные России (биология, экология и охрана). М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2014. 437 с.
 12. Kirillov D., Kirillova I. *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) in the Komi Republic // GBIF. Occurrence dataset. 2023.
<https://www.gbif.org/dataset/0045633d-6abf-476b-9f76-9f1eff486d5c/project>
 13. Brzosko E. The dynamics of island populations of *Platanthera bifolia* in the Biebrza National Park (NE Poland) // Annales Botanici Fennici. 2003. V. 40. P. 243–253.
 14. Jennings S.B., Brown N.D., Sheil D. Assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures // Forestry. 1999. V. 72. № 1. P. 59–74.
<https://doi.org/10.1093/forestry/72.1.59>
 15. Anderson M.C. Studies of the woodland light climate. 1. The photographic computation of light conditions // Journal of Ecology. 1964. V. 52. P. 27–41.
<https://doi.org/10.2307/2257780>
 16. Mitchell P.L., Whitmore T.C. Use of hemispherical photographs in forest ecology. O.F.I. Occasional Papers. № 44. Oxford: Oxford Forestry Institute, 1993. 39 p.
 17. Mailly D., Turbis S., Chazdon R.L. SOLARCALC 7.0: An enhanced version of a program for the analysis of hemispherical canopy photographs // Computers and Electronics in Agriculture. 2013. V. 97. P. 15–20.
<https://doi.org/10.1016/j.compag.2013.06.004>
 18. Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы: Университетская книга, 2013. 439 с.
 19. Arditti J., Michaud J. D., Healey P. L. Morphometry of orchid seeds. I. Paphiopedilum and native California and related species of *Cypripedium* // American Journal of Botany. 1979. V. 66. № 10. P. 1128–1137.
 20. 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 Journal of Botany. 1980. V. 67. № 4. P. 508–518.
 21. Кириллова И.А., Кириллов Д.В. Особенности репродуктивной биологии *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (Orchidaceae) на северной границе ареала // Сибирский экологич. журн. 2015. Т. 22. № 4. С. 617–629. [Kirillova I.A., Kirillov D.V. Reproduction biology of *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (Orchidaceae) on its northern distribution border // Contemporary Problems of Ecology. 2015. V. 8. № 4. P. 512–522.]
<https://doi.org/10.1134/S1995425515040095>
 22. Brzosko E. Dynamics of island populations of *Cypripedium calceolus* in the Biebrza river valley (North-East Poland) // Botanical Journal of the Linnean Society. 2002. V. 139. № 1. P. 67–77.
<https://doi.org/10.1046/j.1095-8339.2002.00049.x>
 23. Brzosko E., Ostrowiecka B., Mirski P. et al. Pollinator limitation affects low reproductive success in populations of nectarless orchid in the Biebrza National Park // Acta Agrobotanica. 2017. V. 70. № 1. Art. 1706.
<https://doi.org/10.5586/aa.1706>
 24. Кириллова И.А., Кириллов Д.В. Динамика популяций, репродуктивный успех и сезонное развитие *Cypripedium calceolus* в разных условиях произрастания как ответ на действие погодных факторов // Сибирский экологич. журн. 2021. Т. 28. № 5. С. 590–602. [Kirillova I.A., Kirillov D.V. Population dynamics, reproductive success, and seasonal development of *Cypripedium calceolus* under different growing conditions as a response to weather factors // Contemporary Problems of Ecology. 2021. V. 14. № 5. P. 472–482.]
<https://doi.org/10.1134/S1995425521050061>
 25. Boberg E., Ågren J. Despite their apparent integration, spur length but not perianth size affects reproductive success in the moth-pollinated orchid *Platanthera bifolia* // Functional Ecology. 2009. V. 23. № 5. P. 1022–1028.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01595.x>
 26. Bateman R.M., Sexton R. Is spur length of *Platanthera* species in the British Isles adaptively optimized or an

- evolutionary red herring? // *Watsonia*. 2008. V. 27. № 1. P. 1–21.
27. *Neiland M.R.M., Wilcock C.C.* Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae // *American Journal of Botany*. 1998. V. 85. № 12. P. 1657–1671. <https://doi.org/10.2307/2446499>
28. *Claessens J., Kleyne J.* The Flower of the European Orchid. Form and Function. Netherlands: Voerendaal, 2011. 439 p.
29. *Sonkoly J.E., Vojtkó A., Török P.* et al. Higher seed number compensates for lower fruit-set of deceptive orchids // *Journal of Ecology*. 2015. V. 104. № 2. P. 343–351. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12511>
30. *Arditti J., Ghani A.K.A.* Tansley Review No. 110. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications // *New Phytologist*. 2000. V. 145. № 3. P. 367–421. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00587.x>
31. *Кириллова И.А., Кириллов Д.В.* *Calypso bulbosa* (Orchidaceae) на северной границе ареала (Республика Коми, Россия): структура популяций и семенная продуктивность // *Nature Conservation Research. Заповедная наука*. 2023. Т. 8. №2. С. 81–97. <https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2023.017>
32. *Langvall O., Löfvenius M.O.* Effect of shelterwood density on nocturnal near-ground temperature, frost injury risk and budburst date of Norway spruce // *Forest Ecology and Management*. 2002. V. 168. № 1–3. P. 149–161. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00754-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00754-X)

EFFECT OF LIGHTING CONDITIONS ON THE REPRODUCTIVE SUCCESS OF *PLATANThERA BIFOLIA* (L.) RICH. (ORCHIDACEAE) ON THE NORTHERN BORDER OF THE RANGE (KOMI REPUBLIC)

I. A. Kirillova^{a,*}, D. V. Kirillov^a

^a*Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Branch, Russian Academy of Sciences,
Russia 167982 Republic of Komi Syktyvkar*

^{*}*e-mail: kirillova_orchid@mail.ru*

Abstract — The influence of illumination conditions on the reproductive characteristics of the rare orchid *Platanthera bifolia* (L.) Rich has been studied on the territory of the Komi Republic, where the species is located on the northern border of its range. In 2023, five populations of the species were surveyed in habitats with varying of the level of canopy closure (from 6.5 to 82.3%). It was revealed that according to the gradient of increasing of the level of canopy closure, there is a decrease in the values of some indicators of reproductive success — the number of flowers, the proportion of generative plants and the main indicators of seed productivity.

Keywords: orchids, *Platanthera bifolia*, reproductive success, seed productivity, fruit set, canopy closure