

**Семенная продуктивность и особенности биологии
Malaxis monophyllos (L.) Sw. (Orchidaceae)
на северной границе ареала**

© 2021. И. А. Кириллова, к. б. н., н. с., Д. В. Кириллов, к. б. н., н. с.,
Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения Российской академии наук,
167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,
e-mail: kirillova_orchid@mail.ru, kirdimka@mail.ru

В статье приведены результаты изучения некоторых аспектов репродуктивной биологии *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. (Orchidaceae) на территории Республики Коми, где вид находится на северной границе своего ареала. Выявлено, что *M. monophyllos* образует здесь небольшие ценопопуляции численностью до 100 растений. Эффективность опыления в регионе соответствует средней плодозавязываемости по ареалу. Этот показатель очень варьирует в зависимости от погодно-климатических условий в разные годы в одном фитоценозе. На северной границе ареала существует дополнительное приспособление для максимальной реализации семенного возобновления, основного у этого вида – увеличение числа семян в коробочках. Семенная продуктивность высокая, одна коробочка содержит в среднем 3338 ± 219 семян, причём более 94% – полноценные, реальная семенная продуктивность побега – 53 тыс. семян. Семена очень мелкие – 0,33–0,09 мм, содержат 88,4% пустого воздушного пространства, что обеспечивает им летучесть и увеличивает шанс достигнуть подходящих мест для прорастания.

Ключевые слова: *Malaxis monophyllos* (L.) Sw., Orchidaceae, Республика Коми, северная граница ареала, плодозавязываемость, семенная продуктивность.

**Seed productivity and features of biology
of *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. (Orchidaceae)
on the northern distribution border**

© 2021. I. A. Kirillova ORCID: 0000-0001-7774-7709, D. V. Kirillov ORCID: 0000-0002-6577-693X
Institute of Biology of the Komi Science Centre
of the Ural Branch the Russian Academy of Sciences,
28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,
e-mail: kirillova_orchid@mail.ru, kirdimka@mail.ru

The article presents the results of studying some aspects of *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. (Orchidaceae) reproductive biology in the Komi Republic (northeast Russia), where the northern border of this species distribution area passes. The research was carried out in 2010–2019 in the Syktyvdinskiy and Ust'-Kulomskiy administrative districts of the Komi Republic. We have found that *M. monophyllos* usually occurs in wet forests and swamps, and sometimes occupied the disturbed habitats with low competition (old forest motorways). It usually forms small coenopopulations (up to 100 plants), with a high proportion of generative shoots. Within the coenopopulations, individual plants form small groups or grow as single plants. The efficiency of pollination (46%) in the study area corresponds to the average fruit set in the whole species distribution area. This parameter varies highly within one community, depending on the weather and climatic conditions in different years. We found statistically significant negative correlation between fruit setting and the number of seeds in fruit. So, the lower fruit set is compensated by numerous seeds in the fruit. Seed productivity is high. In the Komi Republic, one fruit of *M. monophyllos* contains an average of 3338 ± 219 seeds, with more than 94% of seeds with embryo. The mean index of conditionally-real seed productivity (i. e. the mean number of seeds per a generative shoot) is 53000 psc. In the Komi Republic, the seed productivity of *M. monophyllos* was found to be higher than in the southern parts of its distribution area. It can be assumed that, in the northern part of *M. monophyllos* distribution area, the increased number of seeds in the fruit is one of additional mechanisms of the implementation of seed renewal, which is the main way of reproduction for this species. The seeds of *M. monophyllos* are very small – 0.33–0.09 mm, and contain 88.4% empty air space, which provides them with volatility and increases the chance to reach suitable places for germination.

Keywords: *Malaxis monophyllos* (L.) Sw., Orchidaceae, the Komi Republic, northern distribution border, fruit set, seed productivity.

Семейство Orchidaceae – одно из интереснейших с точки зрения биологии и экологии семейств покрытосеменных растений, но наши знания об орхидных северных территорий до сих пор остаются неполными, особенно это касается некоторых аспектов их репродуктивной биологии. Существует дефицит информации о семенной продуктивности отдельных видов орхидных, что связано со сложностью в подсчёте огромного числа мельчайших пылевидных семян, содержащихся в одной коробочке [1]. Это создаёт дефицит информации о репродуктивном успехе орхидей в разных местообитаниях и в различных частях ареала. Мало данных об опылителях отдельных видов, а для большинства видов орхидных умеренных широт вообще нет никаких сведений об их репродуктивных характеристиках [2].

Объектом нашего исследования стал *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. (**мякотница однолистная**). Вид имеет широкий гомарктический ареал, но повсеместно редок. Включён в Красные книги 35 регионов России [3], охраняется во многих европейских странах. Целью нашей работы стало выявление особенностей репродуктивной биологии этого вида в Республике Коми, где до этого подобных исследований не проводилось.

Материалы и методы

Malaxis monophyllos – многолетнее травянистое летнезелёное растение с недолговечным корневищем и одним утолщённым междоузлем в основании стебля [4]. В Республике Коми вид редок, включён в региональную Красную книгу, находится здесь на северной границе своего ареала. Встречается в основном на юге региона: в бассейнах рек Уса, Вашка, Вычегда, Локчим, Большая Визинга, Сысола, Луза, Летка и в верхнем течении р. Печора. Размножается семенным путём [5], опыляется грибными комариками [6], которых привлекает неприятный запах цветов, похожий на грибной аромат.

Исследования проводили в 2010–2019 гг. на территории Республики Коми. Обследовано восемь ценопопуляций (ЦП) вида, семь (ЦП 1–7) – в Сыктывдинском районе региона, одна (ЦП 8) – в Усть-Куломском (табл. 1). При их изучении использовали общепринятые в популяционной биологии методики [7]. В августе подсчитывали количество завязавшихся плодов и собирали коробочки со зрелыми семенами из средней части соцветия. Семена просматривали под световым микро-

скопом МСП-2 с цифровой видеокамерой ТС-500 (увеличение $\times 4,5$). Измерения проводили в программе TourView. Анализировали среднюю длину и ширину семени и зародыша, отношение этих показателей друг к другу, объём семени и зародыша, долю воздушного пространства в семени [8] у 40–50 выполненных семян из каждой выборки. Для определения качества семян была взята смесь семян из коробочек, отобранных с разных растений в пределах одной ЦП (не менее 600 семян из каждой ЦП), неполноценными считали семена без зародыша. Подсчёт числа семян в коробочках проводили с применением разработанной нами оригинальной методики абсолютного учёта количества семян средствами программного пакета ImageJ 1.5 [9] на сканированном материале в автоматическом режиме (алгоритм Find Maxima) с ручной корректировкой. Для каждой ЦП подсчитаны семена в 5–6 коробочках. В работе использовали следующие показатели: условно-реальная семенная продуктивность, реальная семенная продуктивность и условно-потенциальная семенная продуктивность [2].

Данные обработаны вариационно-статистическими методами с использованием пакета Microsoft Office Excel 2010, статистические расчёты выполнены с помощью среды R (версия 3.3.2). В тексте и таблицах приведены среднее арифметическое \pm стандартное отклонение.

Результаты и обсуждение

Наши исследования показали, что ЦП *M. monophyllos* насчитывают в Республике Коми от 12 до 98 побегов (табл. 1). Такие небольшие ЦП (до 100 растений) характерны для этого вида по всему ареалу [5, 10–12]. Лишь иногда, особенно в нарушенных местообитаниях, вид может образовывать довольно большие скопления [3, 13]. Кроме того, для ЦП *M. monophyllos* характерны значительные колебания численности по годам [4, 11, 12].

Растения в изученных ЦП размещены небольшими группами или единичными растениями, что также свойственно этому виду по всему ареалу [3]. Только в ЦП 4 отмечены довольно крупные скопления растений (до 38 шт.), растения размещены здесь группами вдоль лесной дороги на некотором удалении друг от друга.

В онтогенетической структуре изученных ЦП *M. monophyllos* генеративные побеги

Таблица 1 / Table 1

Характеристика изученных ценопопуляций *Malaxis monophyllos* в Республике Коми
 Characteristics of the studied *Malaxis monophyllos* coenopopulations in the Komi Republic

ЦП CP	Местонахождение Location	Координаты Geographical coordinates	Местообитание Habitat	Численность, шт. Number, pcs.
1	Пойма р. Дырнос Floodplain of the Dyrnos river	N61.65635° E50.74411°	Осоково-вахтово-гипновое болото Carex-menyanthes hypnum mire	12
2	Пойма р. Тылаю Floodplain of the Tylayu river	N61.59184° E50.62298°	Вахтово-гипново-сфагновое болото с елью и березой / Menyanthes hypnum- sphagnum mire with birch and spruce	44
3	Пойма р. Сысола Floodplain of the Sysola river	N61.55496° E50.65937°	Хвощово-осоково-сфагновый сосново- берёзовый лес / Equisetum-carex sphagnum pine-birch forest	15
4	Пойма р. Важелью Floodplain of the river Vazhel'yu	N61.64671° E50.67695°	Разнотравный сосновый лес с ольхой по краю дороги / Pine herb forest with alder on the side of the road	98
5	Пойма р. Тылаю Floodplain of the Tylayu river	N61.57357° E50.66132°	Ивово-ольховый разнотравно-моховый лес (тропинка) / Herb-moss willow-alder stand	19–44
6	Окр. с. Лозым Vicinity of Lozym village	N61.45901° E50.52258°	Травяно-зеленомошный ельник, старая дорога / Herb green moss spruce forest, old forest road	58
7	Окр. с. Коччойяг Vicinity of Kochchoyyag village	N61.95452° E50.72273°	Березняк, опушка вдоль лесной дороги Birch forest, edge along the forest road	17
8	Окр. с. Усть-Кулом Vicinity of Ust'-Kulom village	N61.67569° E53.77178°	Разнотравно-зеленомошный сосновый лес с ольхой / Herb green moss pine forest with alder	84

Таблица 2 / Table 2

Морфометрическая характеристика генеративных побегов *Malaxis monophyllos* в Республике Коми
 Morphometric parameters of *Malaxis monophyllos* generative individuals in the Komi Republic

ЦП CP	Год Year	Высота растения, см Plant height, cm	Длина соцветия, см Length of inflorescence, cm	Число листьев, шт. Number of leaves, pcs.	Длина листа, см Length of leaf, cm	Ширина листа, см Width of leaf, cm	Число цветков, шт. Number of flowers, pcs.
1	2010	12,37±3,30	4,10±1,54	1,00	4,83±0,77	1,95±0,25	28,75±8,62
2	2016	14,25±4,26	6,66±2,49	1,06±0,24	4,83±1,88	2,25±0,79	26,06±11,20
4	2019	17,55±4,61	8,30±2,74	1,12±0,33	4,91±1,31	2,72±0,73	41,45±16,34
5	2018	17,44±4,25	7,56±2,41	1,00	5,44±1,10	2,50±0,57	30,25±8,68
	2019	15,77±2,51	6,46±1,43	1,00	5,78±1,36	2,19±0,49	28,06±6,67
6	2019	19,81±5,42	9,0±3,34	1,00	5,83±1,21	2,88±0,56	38,56±15,45
8	2011	15,09±4,93	5,73±2,63	1,33±0,49	5,79±1,76	2,76±0,79	34,60±13,29

составляют 32–42% от общей численности популяций, только в ЦП 8 их доля несколько ниже – 16,7%. Похожая онтогенетическая структура ЦП вида отмечена и в других частях его ареала [5, 10].

Наши исследования показали, что средняя высота растений *M. monophyllos* в регионе составляет 16,6±4,7 (от 8 до 28) см. Лист чаще один, 5,3±1,5 см длиной и 2,6±0,7 см шириной. В некоторых ЦП встречаются растения с двумя

листьями (9% от всех встреченных растений). Второй лист, если он присутствует, гораздо мельче – 3,8±1,4 см длиной и 1,2±0,5 см шириной. Соцветие 7,3±2,2 см длиной из 34,4±14,2 цветков (от 7 до 75). Размеры растений из разных ЦП региона приведены в таблице 2. Высота растений варьирует от 12,4 до 19,8 см, число цветков – от 26 до 42. Для Польши приведены несколько большие размеры растений этого вида: высота – 16,6–26 см, число цветков – 34–45 шт. [14].

В болотных ЦП (ЦП 1 и 2) растения несколько мельче, чем в лесных ЦП (табл. 2).

Средний показатель плодозавязываемости *M. monophyllos* в регионе составил 46%. Считается, что *M. monophyllos*, как и другие виды этого рода, является строго перекрёстноопыляемым видом, поэтому плодообразование его полностью зависит от наличия и активности опылителей. Для данного вида по всему ареалу характерен низкий и умеренный показатель эффективности опыления (1,5–55%) [4–6, 10, 14], что сопоставимо с другими аллогамными видами орхидных [15]. Основным опылителем *M. monophyllos* являются грибные комарики семейства Мусетопхиллиды [6]. Они обычно встречаются во влажных местах обитания, в основном в лесистых районах, а личинки большинства видов являются мицетофагами, питаются плодовыми телами гриба или мицелием в мёртвой древесине.

Некоторыми исследователями [3] отмечено, что процент завязывания плодов этого вида в значительной степени варьирует в зависимости от погодно-климатических условий в разные годы в одном фитоценозе. Нами также отмечена подобная картина (рис.). Например, в ЦП 2 и 5 эффективность

опыления изменялась в зависимости от года исследования в 5–6 раз.

Коробочка *M. monophyllos*, $5,83 \pm 0,89$ мм длиной и $2,32 \pm 0,36$ мм шириной, содержит множество мельчайших пылевидных желтоватых семян. Семя состоит из оболочки и недифференцированного зародыша. В регионе средняя длина семени *M. monophyllos* составляет $0,33 \pm 0,05$ мм, ширина – $0,09 \pm 0,02$ мм. Для Европы приведены меньшие размеры семян этого вида – $(0,10–0,15) \times 0,05$ мм [16]. Зародыш семени в регионе – $0,09 \times 0,05$ мм. Объём семени – $1,11 \cdot 10^{-3}$ мм³, объём зародыша – $1,28 \cdot 10^{-3}$ мм³. Доля пустого воздушного пространства в семени составляет в среднем 88,4%. Морфометрическая характеристика семян *M. monophyllos* в разных ЦП региона приведена в таблице 3. Наименьший объём семени отмечен в ЦП 7, 1 и 2, расположенных в лиственном лесу и на болотах.

В Республике Коми в одной коробочке *M. monophyllos* содержится в среднем 3338 ± 219 семян (минимально – 1668, максимально – 6961 шт.). Это почти в два раза больше, чем в других частях ареала вида, для которых приводится около 1500 семян [1, 4, 17, 10]. Число семян в коробочке варьирует в изученных нами ЦП от 2807 до 3830 шт. (табл. 4). Часть

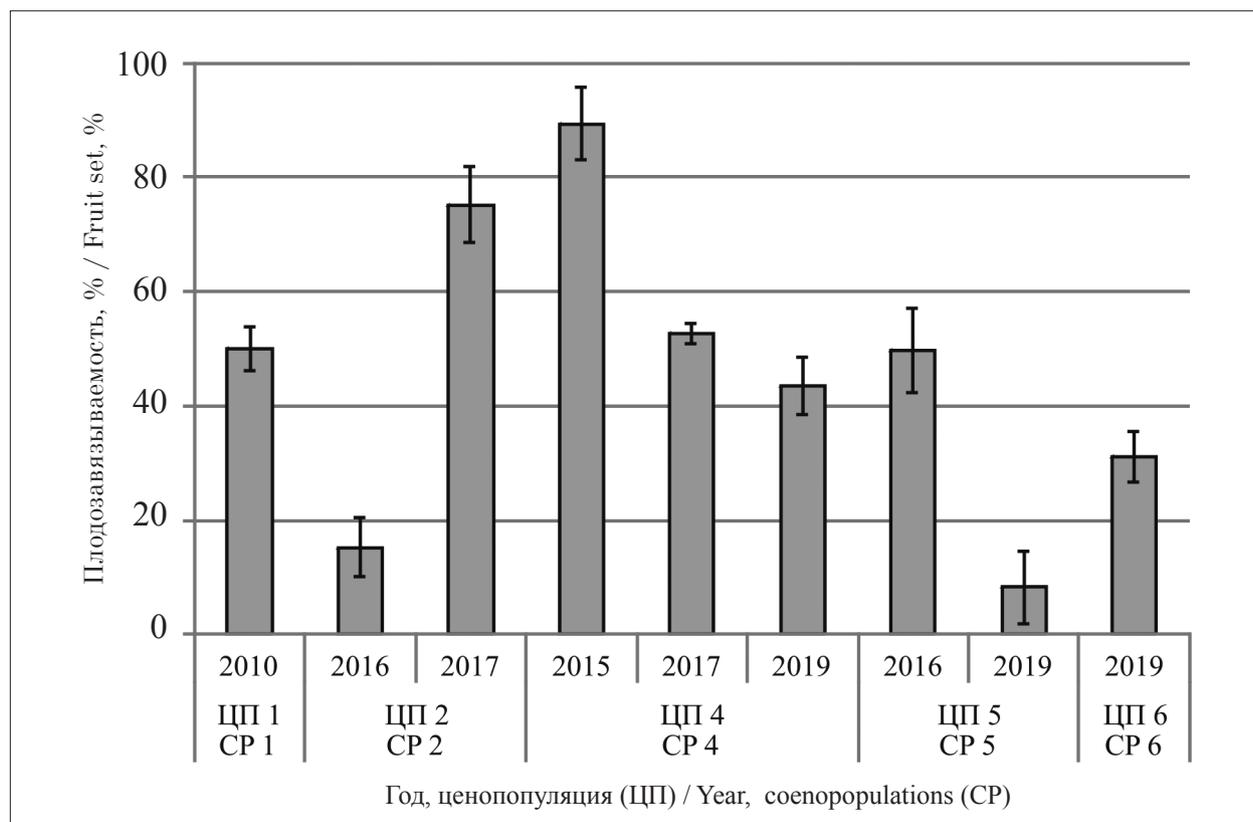


Рис. Плодозавязываемость *Malaxis monophyllos* в Республике Коми
 Fig. Fruit set of *Malaxis monophyllos* in the Komi Republic

Таблица 3 / Table 3

Морфометрическая характеристика семян / Morphometric characteristics of seeds

ЦП CP	Год Year	Семя / Seed				SWE, %
		длина, мм length, mm	ширина, мм width, mm	индекс index	объём, мм ³ ×10 ⁻³ volume, mm ³ ×10 ⁻³	
1	2010	0,32±0,05	0,11±0,02	3,06±0,55	0,94	1,8
2	2017	0,33±0,05	0,10±0,02	3,23±0,74	0,93	6,3
3	2010	0,30±0,03	0,11±0,02	2,64±0,43	1,02	0,9
4	2015	0,32±0,03	0,11±0,02	2,87±0,50	1,12	6,2
	2017	0,34±0,06	0,11±0,02	3,06±0,61	1,13	0,7
	2019	0,35±0,05	0,13±0,02	2,70±0,49	1,91	3,0
5	2016	0,29±0,04	0,12±0,02	2,41±0,51	1,11	7,8
	2019	0,31±0,05	0,12±0,02	2,64±0,53	1,11	18,6
6	2019	0,35±0,04	0,13±0,02	2,83±0,54	1,43	9,3
7	2015	0,35±0,05	0,09±0,01	4,09±0,89	0,70	–
ЦП CP	Год Year	Зародыш / Embryo				AS, %
		длина, мм length, mm	ширина, мм width, mm	индекс index	объём, мм ³ ×10 ⁻³ volume, mm ³ ×10 ⁻³	
1	2010	0,09±0,01	0,05±0,01	1,89±0,35	0,12	87,1
2	2017	0,10±0,01	0,05±0,01	1,97±0,36	0,15	83,5
3	2010	0,09±0,01	0,05±0,01	1,62±0,23	0,14	86,5
4	2015	0,09±0,01	0,05±0,01	1,82±0,30	0,11	90,5
	2017	0,11±0,02	0,06±0,01	1,93±0,41	0,18	84,1
	2019	0,10±0,01	0,05±0,01	1,91±0,36	0,15	91,1
5	2016	0,10±0,01	0,06±0,01	1,64±0,25	0,17	84,5
	2019	0,08±0,01	0,04±0,01	2,06±0,34	0,07	93,8
6	2019	0,09±0,01	0,05±0,01	1,89±0,32	0,12	91,7
7	2015	0,09±0,01	0,05±0,01	1,91±0,31	0,10	85,1

Примечание: SW – доля семян без зародыша; AS – доля пустого воздушного пространства в семени; «–» – отсутствие данных.

Note: SW – the percentage of seeds without embryo; AS – portion of empty air space in the see; “–” – lack of data.

Таблица 4 / Table 4

Семенная продуктивность *Malaxis monophyllos* в Республике Коми
Seed productivity of *Malaxis monophyllos* in the Komi Republic

Признак / Parameters		ЦП 1	ЦП 2	ЦП 4		ЦП 6
		CP 1	CP 2	CP 4		CP 6
		2010 г.	2017 г.	2017 г.	2019 г.	2019 г.
Число семян в плоде, шт. Number of seeds in fruit, pcs.	среднее average	2807± 364	3830± 564	2997± 181	3502± 472	3828± 687
	min	1668	2500	2447	1907	2147
	max	3679	5813	3692	4813	6961
Реальная семенная продуктивность плода, шт. Real seed productivity of fruit, pcs.		2756	3589	2976	3397	3472
Условно-потенциальная семенная продуктивность побега, шт. / Conditionally potential seed productivity of individual, pcs.		80701	99810	99650	145158	147608
Условно-реальная семенная продуктивность побега, шт. / Conditionally real seed productivity of individual, pcs.		40351	75057	52416	63144	45906
Реальная семенная продуктивность побега, шт. / Real seed productivity of individual, pcs.		39624	70328	52049	61249	41637

семян в коробочках (0,7–18,6%) – неполноценная (табл. 3). Максимальное количество неполноценных семян отмечено в ЦП 5 в 2019 г., когда зафиксирована и самая низкая эффективность опыления (8,3%). Надо отметить, что вегетационный период 2019 г. был самым холодным и сырым из всех лет наблюдений (сумма активных температур (> 10 °С) составила всего 945°).

Обнаружена отрицательная статистически достоверная корреляция ($r = 0,9$) между плодозавязываемостью и числом семян в коробочке, то есть более низкое плодоношение компенсируется большим количеством семян в коробочках. Видимо, включаются компенсаторные механизмы, и ресурсы растения идут на поддержание или большего количества плодов или семян. Компромисс между количеством плодов и числом семян можно считать адаптивной стратегией в условиях ограниченности ресурсов (или опылителей).

Реальная семенная продуктивность коробочки *M. monophyllus* в регионе составила 3238 шт. Условно-потенциальная семенная продуктивность побега (средняя семенная продуктивность в случае 100% опыления семян) – 114585 семян. В Мурманской области этот показатель ниже – 39550 шт. [2]. Условно-реальная семенная продуктивность побега варьирует в изученных ЦП *M. monophyllus* от 40 тыс. до 75 тыс. семян на одну особь (табл. 4). В Приморском крае на одно растение приходится в среднем 11782 семени [3], в Европе – 19490 шт. [1]. Реальная семенная продуктивность побега составила в Республике Коми 52978 семян. Этот же показатель для вида в Тверской области гораздо ниже – 9847 шт. [17].

Таким образом, на территории Республики Коми семенная продуктивность вида оказалась выше, чем в более южных частях ареала. Можно предположить, что на северной границе ареала, где существуют ограничения в репродуктивном процессе, у *M. monophyllus* появляются дополнительные механизмы для реализации семенного возобновления – увеличение числа семян в коробочке. Вероятно, это общая стратегия Орхидных для компенсации проблем с семенным возобновлением. Так, увеличение числа семян в коробочке отмечено у безнектарных видов орхидей для компенсации более низкой эффективности опыления по сравнению с нектароносными Орхидными [18], у некоторых тропических орхидей, характеризующихся очень низкой плодозавязываемостью [15], а также зафиксировано для нектароносной *Platanthera bifolia* [9] и

безнектарной *Dactylorhiza cruenta* на северной границе ареала (по неопубликованным данным автора статьи И.А. Кирилловой).

Семена *M. monophyllus* созревают во вторую половину лета и с наступлением сырой погоды сразу прорастают, часто это происходит в толще отмерших оснований листьев у генеративных растений [3]. Развитие проростков этого вида отличается от орхидных других жизненных форм. Семена могут быстро прорасти на поверхности почвы, протокорм вскоре зеленеет и роль микотрофности в его жизни снижается [19]. Образуются плотные группы разновозрастных особей [3]. Поскольку вегетативное размножение не играет роли в поддержании ЦП *M. monophyllus* [4], то распространение *M. monophyllus* определяется в основном условиями, необходимыми для развития его проростков и ювенильных растений. Основным фактором, ограничивающим распространение этого вида, является постоянство влажности (отсутствие пересыхания) и физические свойства поверхностного слоя субстрата [19].

Заключение

M. monophyllus в Республике Коми встречается во влажных лесных сообществах и на болотах, иногда занимает нарушенные местообитания с пониженной конкуренцией (старые лесные дороги). Образует небольшие ЦП (до 100 растений), с высокой долей генеративных побегов. Эффективность опыления в регионе соответствует среднему показателю плодозавязываемости вида по ареалу. Семенная продуктивность высокая, одна коробочка содержит в среднем 3338 семян, причем более 94% – полноценные, реальная семенная продуктивность побега 53 тыс. семян.

Работа выполнена в рамках госзадания № АААА-А19-119011790022-1.

References

1. 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.
2. Blinova I.V. The estimation of reproductive success of orchid species north of the Arctic Circle in Europe // *Vestnik TvGU. Seriya biologiya i ekologiya*. 2009. No. 12. P. 76–83 (in Russian).
3. Vakhrameeva M.G., Varlygina T.I., Tatarenko I.V. *Orchids of Russia: Biology, Ecology and Protection*. Moskva: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2014. 437 p. (in Russian).

4. Tatarenko I.V. Orchids of Russia: life forms, biology, strategy of preservation. Moskva: Argus, 1996. 207 p. (in Russian).
5. Vakhrameeva M.G. *Malaxis monophyllos* (L.) Swarta // Biologicheskaya flora Moskovskoy oblasti. Moskva: Izd-vo Mosk. un-ta, 1993. V. 9. No. 1. P. 40–50 (in Russian).
6. Claessens J., Kleynen J. The flower of the European orchid: form and function. Netherlands: Voerendaal, 2011. 439 p.
7. Zlobin Yu.A., Sklyar V.G., Klimenko A.A. The populations of rare species of plants: the theoretical foundations and methodology of the study. Sumy: Universitetskaya kniga, 2013. 439 p. (in Russian).
8. Arditti J., Michaud J.D., Healey P.L. Morphometry of orchid seeds. 1. Paphiopedilum and native California and related species of Calypso, Cephalanthera, Corallorhiza and Epipactis // American Journal of Botany. 1979. V. 66. No. 10. P. 1128–1137. doi: 10.1002/j.1537-2197.1979.tb06332.x
9. Kirillova I.A., Kirillov D.V. Reproductive biology of *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) on its northern distribution border (The Komi Republic) // Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya. 2017. No. 38. P. 68–88 (in Russian). doi: 10.17223/19988591/38/4
10. Blinova I.V. *Malaxis monophyllos* (Orchidaceae) in the flora of Murmansk region // Botanicheskiy zhurnal. 2013. V. 98. No. 10. P. 1303–1314 (in Russian).
11. Khapugin A.A., Silaeva T.B., Semchuk A.A., Kunaeva E.N. Populations of *Orchis militaris*, *Epipactis palustris* and *Malaxis monophyllos* in the Republic of Mordovia (Central Russia) // Biodiversity Research and Conservation. 2016. V. 42. No. 1. P. 33–40. doi: 10.1515/biorc-2016-0012
12. Jermakowicz E., Brzosko E. Demographic responses of boreal-montane orchid *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. populations to contrasting environmental conditions // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. 2016. V. 85. No. 1. P. 1–17. doi: 10.5586/asbp.3488
13. Filimonova E.I., Glazyrina M.A., Lukina N.V., Rakov E.A. *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. in industrial dumps and natural habitats in the Middle Urals // Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta. 2018. V. 8. No. 177. P. 93–100 (in Russian). doi: 10.15393/uchz.art.2018.258
14. Jermakowicz E., Ostrowiecka B., Tałałaj I., Pliszko A., Kostro-Ambroziak A. Male and female reproductive success in natural and anthropogenic populations of *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. (Orchidaceae) // Biodiversity Research and Conservation. 2015. V. 39. No. 1. P. 37–44. doi: 10.1515/biorc-2015-0024
15. Neiland M.R.M., Wilcock C.C. Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae // American Journal of Botany. 1998. V. 85. No. 12. P. 1657–1671. doi: 10.2307/2446499
16. Bojňanský V., Fargašová A. Atlas of seeds and fruits of Central and East-European Flora: The Carpathian Mountains Region. Dordrecht: Springer Science & Business Media, 2007. 1046 p.
17. Khomutovskiy M.I. Antecology, seed productivity and assessment of the state of coenopopulations of some species of orchid (Orchidaceae Juss.) Valdai Upland: Avtoref. diss. kand. biol. nauk. Moskva: GBS RAN, 2012. 23 p. (in Russian).
18. Sonkoly J.E., Vojtkó A., Török P., Illyés Z., Sramkó G., Tökölyi J., Molnár V.A. Higher seed number compensates for lower fruit-set of deceptive orchids // Journal of Ecology. 2015. V. 104. No. 2. P. 343–351. doi: 10.1111/1365-2745.12511
19. Vinogradova T.N. Early stages of *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. ontogeny in nature // Byulleten GBS. 1999. V. 178. P. 106–112 (in Russian).