

УДК 582.594:581.16(470.13)

РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ КРАЕВЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *DACTYLORHIZA MACULATA* (L.) SOÓ (ORCHIDACEAE)

© 2022 г. И. А. Кириллова^а *, Д. В. Кириллов^а

^аИнститут биологии Коми НЦ УрО РАН, Россия 167982 Республика Коми,
Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28

*e-mail: kirillova_orchid@mail.ru

Поступила в редакцию 30.11.2021 г.

После доработки 14.12.2021 г.

Принята к публикации 17.12.2021 г.

Популяции на границе ареалов считаются более уязвимыми, чем расположенные в центре. Однако в последнее время появляются обзоры, которые противоречат этой гипотезе. Мы изучили репродуктивные и демографические характеристики *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó на северной границе ее ареала (Приполярный Урал) и сравнили результаты с данными из более южных частей ареала вида. Несмотря на ухудшение некоторых параметров, вид на границе ареала образует довольно крупные, хорошо возобновляющиеся популяции. Репродуктивный успех *D. maculata* в большей степени зависит от конкретных экологических условий, чем от географического положения.

Ключевые слова: орхидные, *Dactylorhiza maculata*, граница ареала, популяции, репродуктивный успех, семенная продуктивность

DOI: 10.31857/S0367059722030052

Периферийные популяции (популяции на границах ареалов) привлекают большое внимание исследователей в области экологии, генетики и эволюционной биологии [1, 2]. Считается, что краевые популяции будут демонстрировать более низкие показатели жизнедеятельности, более высокие демографические колебания и низкую численность, чем популяции в центре ареала вида [3, 4]. Однако в последнее время появились исследования, которые ставят под сомнение эту теорию [5, 6]. В то время как одни исследователи приводят более низкие показатели жизнедеятельности в периферийных популяциях [4, 7, 8], другие сообщают о повышении различных показателей в направлении границ ареалов [9–11]. Мы решили проверить изменяются ли показатели репродуктивного успеха редкой орхидеи *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó в краевых популяциях на северной границе его ареала (Приполярный Урал, Республика Коми).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

D. maculata – евросибирский вид. Распространен практически по всей Европе и на значительной части Азии [12]. Несмотря на обширный ареал, вид довольно редок, взят под охрану во многих регионах России, в том числе и в Республике Ко-

ми, по территории которой проходит северная граница распространения вида (см. рис. 1, ареал *D. maculata* приведен по работам Vakhrameeva et al. [13] и Kühn et al. [14] с нашими дополнениями). Произрастает он здесь в однотипных сообществах, в основном на осоково-сфагновых болотах и в заболоченных кустарничково-сфагновых и сфагновых сосняках [15]. Вид размножается семенами, характеризуется обманной стратегией опыления. В качестве основных опылителей отмечены шмели (*Bombus*, Apidae), а также представители Empidae, Syrphidae и Halictidae.

Исследования проводили в 2010–2021 гг. на двух участках на территории Республики Коми (северо-восток европейской части России) (см. рис. 1). Первый участок (ВМР) расположен на юге региона, на территории Сыктывдинского административного района, в пределах Вычегодско-Мезенской равнины. Здесь обследованы четыре популяции *D. maculata* (ЦП 1–4, табл. 1), в двух из них ведутся многолетние мониторинговые исследования. Климат района умеренно континентальный, среднегодовая температура воздуха +0.4°C, количество осадков 560 мм, продолжительность вегетационного периода 105 дней [16].

Второй участок (ПУ) расположен на северо-востоке региона, на Приполярном Урале (см.

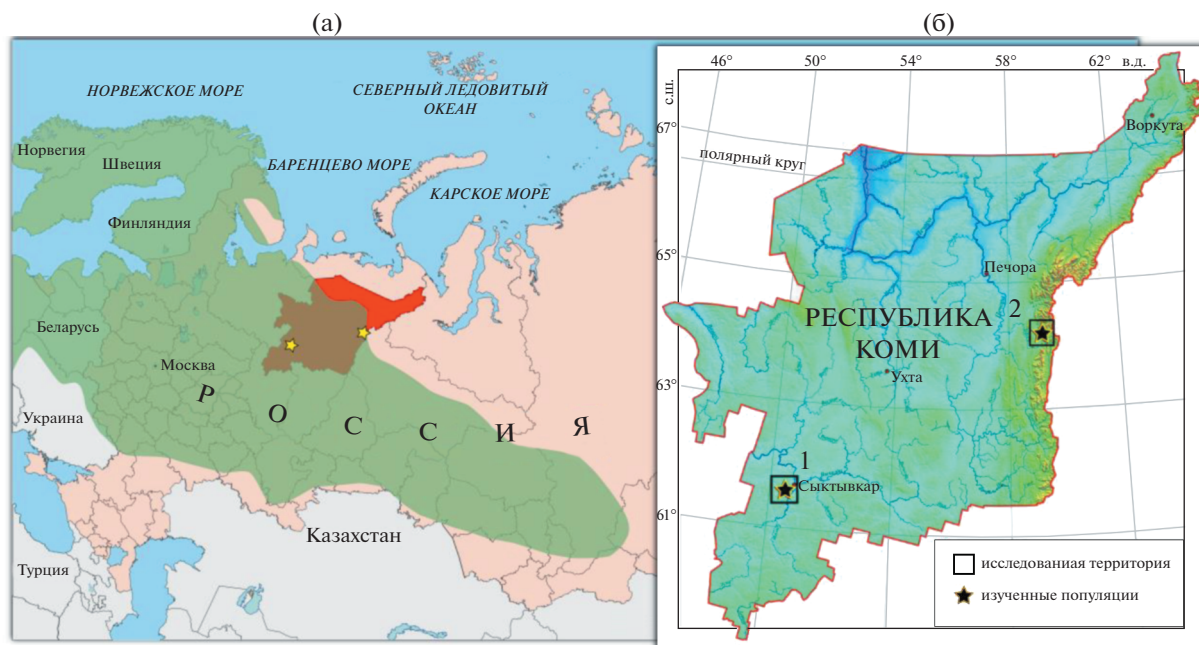


Рис. 1. Ареал *Dactylorhiza maculata* (а) и локализация изученных популяций вида на территории Республики Коми (б).

рис. 1). В административном отношении он входит в состав Вуктыльского административного района (национальный парк “Югыд ва”). Климат здесь суровый и резко континентальный, с преобладанием холодного времени над умеренно теплым, что обусловлено географическим положением и наличием горных хребтов меридионального направления, вдоль которых с севера на юг проникают холодные арктические массы воздуха. Среднегодовая температура воздуха -4.5°C , количество осадков более 1000 мм [16]. Вегетационный период длится 60–75 дней. На данной территории обследовали 11 популяций вида (ЦП 5–15, табл. 1).

При изучении популяций *D. maculata* использовали общепринятые в популяционной биологии методики с учетом специфики изучения редких видов [17]. Во время плодоношения подсчитывали количество завязавшихся плодов и собирали коробочки со зрелыми семенами из центральной части соцветия до начала их раскрытия [17]. Семена просматривали при $\times 4.5$ под световым микроскопом МСП-2 (ЛОМО, Россия) и фотографировали цифровой видеокамерой ТС-500 (ЛОМО, Россия). Измерения проводили в программе TourView (TourTek, Китай).

Анализировали среднюю длину и ширину семени и зародыша, отношение этих показателей друг к другу, объем семени и зародыша, долю воздушного пространства в семени [18] у 40 выполненных семян из каждой популяции (всего изме-

рено 370 семян с участка ВМР и 330 — с участка ПУ). Для определения качества семян взята смесь семян из коробочек, отобранных с разных растений в пределах одной популяции (не менее 600 семян 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 [19] на сканированном материале в автоматическом режиме (алгоритм Find Maxima) с ручной корректировкой. Для каждой популяции подсчитаны семена в 6–7 коробочках из средней части соцветия. Данные обработаны вариационно-статистическими методами с использованием пакета Microsoft Office Excel 2010, статистические расчеты выполнены с помощью среды R (v.3.4.2).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Наши исследования показали, что численность популяций *D. maculata* на юге Республики Коми варьирует от 200 растений до нескольких тысяч особей, плотность — от 0.7 до 25 шт./м². Из 11 изученных популяций вида на Приполярном Урале две отличаются высокой численностью (свыше 1000 растений) и плотностью (18.6–47.7 особей на 1 м²), остальные насчитывают 150–

Таблица 1. Местонахождение изученных популяций (ЦП) *Dactylorhiza maculata*

ЦП	Местонахождение	Координаты	Местообитание
1	Окрестности д. Слудка, болото Усть-Пожег	61.9274° с.ш., 50.2211° в.д.	Кустарничково-разнотравно-сфагновое болото с сосной
2	Правый берег р. Емваль, пойма	61.7930° с.ш., 50.6136° в.д.	Сосняк вахтово-сфагновый
3	Окрестности пос. Коччойяг, 300 м к ЮВ от базы Парма	61.9537° с.ш., 50.7258° в.д.	Сосняк разнотравно-кустарничково-сфагновый
4	Правый берег р. Тылаю, пойма	61.5734° с.ш., 50.6818° в.д.	Ельник разнотравно-хвощово-сфагновый
5	Правый берег р. Щугор, 1 км выше устья р. Каюкаю	64.0172° с.ш., 59.2835° в.д.	Морошково-ситниково-сфагновое болото
6	Левый берег р. Щугор, 6.5 км выше устья р. Няртсюю	64.0256° с.ш., 59.3948° в.д.	Осоково-сфагновое болото с березой
7	Правый берег р. Щугор, 800 м ниже устья р. Няртсюю	64.0018° с.ш., 59.2590° в.д.	Кустарничково-ситниково-сфагновое болото
8	Правый берег р. Щугор, у возвышенности Каюка-парма	64.0137° с.ш., 59.2150° в.д.	Разнотравно-кустарничково-сфагновое болото
9	Правый берег р. Щугор, 2 км к ЮВ от г. Хатемалья-тумп	64.0674° с.ш., 59.4573° в.д.	Кустарничково-пушицево-сфагновое болото
10	Левый берег р. Щугор, 2 км выше устья р. Торговая	64.0550° с.ш., 59.4552° в.д.	Разнотравно-осоково-сфагновое болото
11	Правый берег р. Щугор, ЮЗ склон г. Хатемалья-Тумп	64.0666° с.ш., 59.4053° в.д.	Разнотравно-пушицево-сфагновое болото
12	Левый берег р. Щугор, северный склон хр. Ууты	64.0010° с.ш., 59.3677° в.д.	Кустарничково-пушицево-гипново-сфагновое болото
13	На водоразделе рек Няртсюю и Щугор	64.0011° с.ш., 59.3395° в.д.	Пушицево-сфагновое болото
14	Правый берег р. Щугор, пойма р. Каюкаю	64.0181° с.ш., 59.2633° в.д.	Осоково-сфагновое болото
15	Левый берег р. Щугор, пойма р. Няртсюю	64.0016° с.ш., 59.2794° в.д.	Кустарничково-ситниково-сфагновое болото

400 растений при средней плотности 1.9–8.2 растения на 1 м².

Все изученные нами популяции – нормальные, полночленные. Усредненный онтогенетический спектр популяций *D. maculata* с юга региона – 17.1:26.6:26.4:29.9% (соответственно j:im:v:g), с Приполярного Урала – 25.6:29.8:15.0:29.6%. Краевые популяции отличаются повышенной долей молодых особей, доля цветущих растений одинакова. Кроме того, в девяти изученных нами популяциях на Приполярном Урале отмечены поврежденные генеративные особи – их доля составляет 20.6% (от 2.8 до 45.6%). Из четырех изученных популяций на юге Республики Коми поврежденные генеративные растения отмечены только в одной – их доля в разные годы исследования варьировала от 1.2 до 53%, составляя в среднем 14%.

Усредненные характеристики популяций *D. maculata* с двух участков на территории Республики Коми приведены в табл. 2. Наши исследования показали, что размеры растений *D. maculata* уменьшаются на Приполярном Урале, меньше здесь и число цветков. Плодозавязываемость примерно одинакова в разных частях региона и не связана с числом цветков. В краевых популяциях уменьшается объем зародыша и увеличивается доля пустого воздушного пространства в семени с 69.6 до 81.8%.

В Мурманской области семена *D. maculata* примерно такой же длины, как в Республике Коми, но более широкие – 0.26 мм [20]. Несколько более крупные размеры семян приведены для Европы (0.9–1.1 мм длиной и 0.15–0.20 мм шири-

Таблица 2. Характеристика популяций *Dactylorhiza maculata* с двух участков Республики Коми

Признак	Вычегодско-Мезенская равнина	Приполярный Урал
Доля генеративных растений, %	29.9	29.6
Доля ювенильных растений, %	17.1	25.6
Плодозавязываемость, %	47.9 (24.4–75.3)	46.3 (32.4–60.7)
Высота растения, см	39.6 ± 6.56	26.6 ± 4.87
Длина соцветия, см	6.9 ± 1.77	4.72 ± 1.36
Число цветков, шт.	20.0 ± 6.51	12.3 ± 4.67
Длина семени, мм	0.82 ± 0.11	0.79 ± 0.08
Ширина семени, мм	0.19 ± 0.03	0.19 ± 0.03
Длина зародыша, мм	0.22 ± 0.03	0.19 ± 0.02
Ширина зародыша, мм	0.14 ± 0.02	0.11 ± 0.02
Индекс семени	4.35 ± 0.77	4.19 ± 0.71
Индекс зародыша	1.63 ± 0.21	1.66 ± 0.22
Объем семени, ×10 ⁻³ мм ³	8.11	7.98
Объем зародыша, ×10 ⁻³ мм ³	2.32	1.37
Доля пустого воздушного пространства в семени, %	69.6	81.8
Доля неполноценных семян, %	4.5	3.3
Число семян в коробочке, шт.	2858	2584
Условно-потенциальная семенная продуктивность, шт.	58367	31702
Условно-реальная семенная продуктивность особи, шт.	29824	14075
Реальная семенная продуктивность особи, шт.	28890	13602
Урожай семян, шт/м ²	44806	26157

ной) [21] и умеренной полосы России (0.86 и 0.21 мм соответственно) [22].

Коробочка *D. maculata* на Приполярном Урале содержит в среднем 2584 ± 110 семян (от 2113 до 3021 в разных популяциях). В южной части региона в коробочке образуется чуть большее число семян – в среднем 2858 шт. (от 2623 до 3367 шт.). Для Тверской области указано 3352 семени в коробочке [23]. Другие показатели семенной продуктивности также выше в более южных частях ареала (см. табл. 2). Так, показатель условно-потенциальной семенной продуктивности особи *D. maculata* на Приполярном Урале составляет 31702 шт., на юге Республики Коми – 58367 шт., в Тверской области (по данным М.Г. Хомутовского [23]) – 100420 шт.; реальной семенной продуктивности – 13602 шт., 28890 шт. и 60678 шт. соответственно. Таким образом, в направлении от центра ареала к окраине происходит постепенное снижение семенной продуктивности. Часть семян в коробочках – неполноценные, не содер-

жат нормально развитый зародыш. Таких семян в изученных нами популяциях совсем немного – 3.3–4.5%.

Конечным показателем репродуктивного успеха растений является число появившихся и закрепившихся молодых растений. Они присутствуют во всех изученных нами популяциях на территории Республики Коми: в краевых популяциях их доля варьирует от 10.7 до 46%, в более южных популяциях – от 3.8 до 31.2%.

ОБСУЖДЕНИЕ

По территории Республики Коми проходит северная граница распространения *D. maculata*, и изученные нами популяции на Приполярном Урале можно отнести к самым крайним (северным) точкам его ареала. Численность популяций довольно высокая. Популяции *D. maculata* близ северной границы в Мурманской области также отличались высокой численностью (до 600 осо-

бей) [24]. Довольно крупные популяции вид образует и в болотных фитоценозах Карелии [25]. В центральных областях России отмечены в основном небольшие популяции (до 40–60 особей) [12]. Следовательно, уменьшения численности, зафиксированного для ряда видов у границ их ареалов, для данного вида не выявлено. Не всегда показатели численности популяций будут снижаться к периферии, поскольку экотопы, где они встречаются, могут быть локально благоприятны для вида, даже если их число и уменьшается близ границ ареала [26, 27]. Число популяций вида на границе ареала зависит от количества подходящих местообитаний, тогда как их численность связана преимущественно с качеством окружающей среды [28].

Считается [29], что уровни экологического стресса будут возрастать от центра к периферии ареалов видов в результате снижения благоприятности окружающей среды. Предсказуемым последствием этого может быть уменьшение энергии, доступной для роста и размножения, приближающееся к краю ареала, и, следовательно, уменьшение размера растения и производства семян. Нами отмечено уменьшение размеров растений и числа цветков в более северных популяциях *D. maculata*.

Плодозавязываемость в краевых популяциях сопоставима с данными по южной части Республики Коми и другим частям ареала вида. Так, в Московской области она составляет 50% [12], в Финляндии – 37–79% [30], в Европе – 50–51% [31]. Плодозавязываемость этого вида высока по сравнению с другими видами орхидных с обманной аттракцией. Высказано предположение [32], что вид не является совсем безнаградным, а дает некоторую награду (в виде сладкой жидкости) усачам (Cerambycidae), которые нередко выступают в качестве их опылителей, в том числе неоднократно отмечены и нами на цветах *D. maculata*.

Плодозавязываемость зависит от эффективности опыления, обусловленной наличием подходящих опылителей и их активности, связанной с погодными условиями. На севере играет роль еще один фактор – короткий вегетационный период, в частности заморозки, которые могут повредить бутоны и цветки. Так, в большинстве изученных нами популяций вида на Приполярном Урале часть генеративных растений на стадии бутонизации была повреждена заморозками в начале лета. Слабо поврежденными оказались лишь растения на небольших облесенных болотах, защищенных древостоем от вторжения холодных воздушных масс.

В пределах Республики Коми в более суровых условиях (на Приполярном Урале) отмечено уменьшение зародыша семян и увеличение объема пустого воздушного пространства в семени. Известно, что чем больше воздушная прослойка в семени, тем больше у семян парусность и плавучесть, тем на более дальние расстояния они могут распространяться с помощью воды и ветра. На границе ареала подходящих мест становится меньше, поэтому, возможно, это приспособление способствует лучшему распространению.

По направлению к периферии ареала уменьшаются размеры семян и семенная продуктивность *D. maculata*. Такая закономерность, когда виды демонстрируют спад семенной продуктивности с удалением от центра ареала, описана и другими исследователями [4, 7], а также нами для некоторых видов орхидей на северной границе ареала [33]. Однако число ювенильных растений, которое является конечным показателем репродуктивного успеха видов, в краевых популяциях *D. maculata* довольно высокое, что свидетельствует о благоприятных условиях для семенного возобновления. Снижения качества семян, описанного для некоторых видов на границе ареала [11], для этого вида не зафиксировано.

Таким образом, несмотря на ухудшение некоторых параметров (уменьшение размеров растений и семян, повреждение генеративных побегов заморозками, спад семенной продуктивности) краевых популяций *D. maculata* по сравнению с более южными популяциями вида, другие параметры (численность популяций, плодозавязываемость, число ювенильных растений) не ухудшаются. Вероятно, на самом краю ареала этот вид занимает узкую нишу благоприятных экологических условий, где образует довольно многочисленные популяции, которые благополучно возобновляются. Репродуктивный успех *D. maculata* в большей степени зависит от конкретных экологических условий, чем от географического положения.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии Коми НЦ УрО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Eckert C.G., Samis K.E., Loughheed S.C. Genetic variation across species' geographical ranges: the central-marginal hypothesis and beyond // *Molecular ecology*. 2008. V. 17. № 5. P. 1170–1188. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03659.x>
2. Sexton J.P., McIntyre P.J., Angert A.L., Rice K.J. Evolution and ecology of species range limits // *Ann. Rev. of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2009. V. 40.

- P. 415–436.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120317>
3. Lawton J.H. Range, population abundance and conservation // Trends in ecology & evolution. 1993. V. 8. № 11. P. 409–413.
[https://doi.org/10.1016/0169-5347\(93\)90043-O](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90043-O)
 4. 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>
 5. Gaston K.J. Geographic range limits: achieving synthesis // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2009. V. 276. № 1661. P. 1395–1406.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1480>
 6. Villellas J., Ehrlén J., Olesen J.M. et al. Plant performance in central and northern peripheral populations of the widespread *Plantago coronopus* // Ecography. 2013. V. 36. № 2. P. 136–145.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07425.x>
 7. García D., Zamora R., Gómez J.M. et al. Geographical variation in seed production, predation and abortion in *Juniperus communis* throughout its range in Europe // Journal of Ecology. 2000. V. 88. № 3. P. 435–446.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00459.x>
 8. Tremblay M.F., Bergeron Y., Lalonde D., Mauffette Y. The potential effects of sexual reproduction and seedling recruitment on the maintenance of red maple (*Acer rubrum* L.) populations at the northern limit of the species range // Journal of Biogeography. 2002. V. 29. № 3. P. 365–373.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2002.00665.x>
 9. Angert A.L. The niche, limits to species' distributions, and spatiotemporal variation in demography across the elevation ranges of two monkeyflowers // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2009. V. 106(2). P. 19693–19698.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0901652106>
 10. Samis K.E., Eckert C.G. Ecological correlates of fitness across the northern geographic range limit of a Pacific Coast dune plant // Ecology. 2009. V. 90. № 11. P. 3051–3061.
<https://doi.org/10.1890/08-1914.1>
 11. García M.B., Goni D., Guzmán D. Living at the edge: Local versus positional factors in the long-term population dynamics of an endangered orchid // Conservation Biology. 2010. V. 24. № 5. P. 1219–1229.
<https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01466.x>
 12. Вахрамеева М.Г. Род Пальчатокоренник // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во Гриф и К, 2000. Вып. 14. С. 55–86.
 13. Vakhrameeva M.G., Tatarenko I.V., Varlygina T.I. et al. Orchids of Russia and Adjacent Countries (within the Borders of the Former USSR). Ruggell: A.R.G Ganter Verlag, 2008. 690 p.
 14. Kühn R., Pedersen H., Cribb P. Field guide to the orchids of Europe and the Mediterranean. Kew: Kew Publishing, 2019. 430 p.
 15. Кириллова И.А., Кириллов Д.В. Пальчатокоренник пятнистый *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó (Orchidaceae) в Республике Коми: структура ценопопуляций и репродуктивная биология // Изв. Коми научного центра УрО РАН. 2017. № 3(31). С. 5–14.
 16. Атлас Республики Коми по климату и гидрологии. М.: Дик, Дрофа, 1997. 116 с.
 17. Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы: Университетская книга, 2013. 439 с.
 18. Arditti J., Michaud J.D., Healey P.L. Morphometry of orchid seeds. I. Paphiopedilum and native California and related species of *Cypripedium* // Amer. J. of Botany. 1979. V. 66. № 10. P. 1128–1137.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1979.tb06332.x>
 19. Кириллова И.А., Кириллов Д.В. Репродуктивная биология *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) на северной границе ареала (Республика Коми) // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2017. № 38. С. 68–88.
<https://doi.org/10.17223/19988591/38/4>
 20. Gamarra R., Galan P., Pedersen H.E. et al. Seed micro-morphology in *Dactylorhiza* Necker ex Nevski (Orchidaceae) and allied genera // Turkish J. of Botany. 2015. V. 39. № 2. P. 298–309.
<https://doi.org/10.3906/bot-1401-66>
 21. Vojnanský 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.
 22. Никишина Т.В., Попова Е.В., Вахрамеева М.Г. и др. Криосохранение семян и протокормов редких орхидей умеренного климата // Физиология растений. 2007. Т. 54. № 1. С. 137–143.
 23. Хомутовский М.И. Антэкология, семенная продуктивность и оценка состояния ценопопуляций некоторых видов орхидных (Orchidaceae Juss.) Валдайской возвышенности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ГБС РАН, 2012. 23 с.
 24. Экзерцева Л.В., Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В. Некоторые особенности структуры ценопопуляций орхидных на северной границе ареала // Охрана и культивирование орхидей: Тезисы докл. III всесоюзного совещ. М. 1987. С. 46–47.
 25. Марковская Н.В., Дьячкова Т.Ю., Марковская Е.Ф., Шредерс М.А. Орхидные Заонежья. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2007. 82 с.
 26. Holt R.D., Keitt T.H. Alternative causes for range limits: a metapopulation perspective // Ecology Letters. 2000. V. 3. № 1. P. 41–47.
<https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2000.00116.x>
 27. Lennon J.J., Kunin W.E., Corne S. et al. Are Alaskan trees found in locally more favourable sites in marginal areas? // Global Ecology and Biogeography. 2002. V. 11. № 2. P. 103–114.
<https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2002.00279.x>
 28. Pironon S., Papuga G., Villellas J. et al. Geographic variation in genetic and demographic performance:

- new insights from an old biogeographical paradigm // *Biological Reviews*. 2017. V. 92. № 4. P. 1877–1909. <https://doi.org/10.1111/brv.12313>
29. *Hall C.A.S., Stanford J.A., Hauer F.R.* The distribution and abundance of organisms as a consequence of energy balances along multiple environmental gradients // *Oikos*. 1992. V. 65. № 3. P. 377–390. <https://doi.org/10.2307/3545553>
30. *Vallius E.* Position-dependent reproductive success of flowers in *Dactylorhiza maculata* (Orchidaceae) // *Functional Ecology*. 2000. V. 14. № 5. P. 573–579. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2000.t01-1-00450.x>
31. *Claessens J., Kleynen J.* The flower of the European orchid. Form and function. Geulle: Claessens & Kleynen publishers, 2011. 440 p.
32. *Niiniahho J.* The role of geitonogamy in the reproduction success of a nectarless *Dactylorhiza maculata* (Orchidaceae): Dissertation. Jyväskylä, University of Jyväskylä, 2011. 18 p.
33. *Kirillova I.A., Kirillov D.V.* Seed productivity of *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Besser (Orchidaceae, Liliopsida) on the northern border of its distribution range // *Biology Bull.* 2021. V. 48. №. 10. P. 81–89. <https://doi.org/10.1134/S1062359021100137>