



ЭКОЛОГИЯ

Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2021. Т. 21, вып. 2. С. 220–227
Izvestiya of Saratov University. Chemistry. Biology. Ecology, 2021, vol. 21, iss. 2, pp. 220–227

Научная статья
УДК 581.5:581.55
<https://doi.org/10.18500/1816-9775-2021-21-2-220-227>

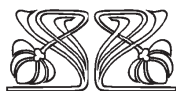
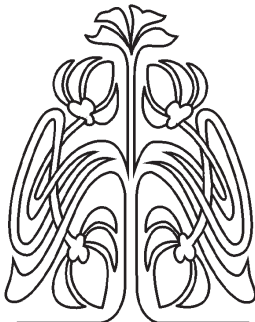
Состояние ценопопуляций и изменчивость редкого вида *Dactylorhiza viridis* (L.) R. M. Bateman, Pridgeon & M. W. Chase (Orchidaceae) в условиях антропогенной нагрузки на луговые экосистемы Центрального Кавказа

В. А. Чадаева , Г. А. Кярова

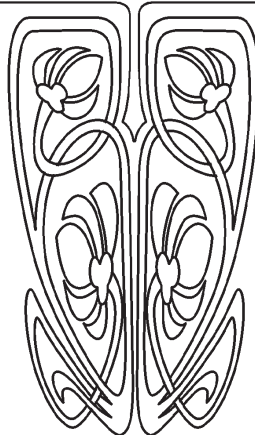
Институт экологии горных территорий имени А. К. Темботова РАН, Россия, 360051, г. Нальчик, ул. Инессы Арманд, д. 37а

Чадаева Виктория Александровна, доктор биологических наук, заведующий лабораторией геоботанических исследований, v_chadayeva@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0788-1395>

Кярова Галина Анатольевна, научный сотрудник, gkiarova@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0126-9664>



НАУЧНЫЙ
ОТДЕЛ



Аннотация. В 2015–2019 гг. на территории Кабардино-Балкарской Республики изучены изменчивость морфологических признаков особей, возрастная структура и жизнённость семи ценопопуляций *Dactylorhiza viridis* (L.) R. M. Bateman, Pridgeon & M. W. Chase. Исследования проведены в луговых фитоценозах при разном режиме антропогенной нагрузки (рекреация, выпас скота). Для вида характерен средний уровень пластичности ($I_p = 36–70\%$) и высокая изменчивость ($CV_{x-ср} = 18,55–45,22\%$) морфологических признаков при изменении условий произрастания. В составе ненарушенных лугов наблюдается интенсификация ростовых процессов особей с максимальным повышением жизнённости ценопопуляций ($IVC = 1,12–1,18$). При доле генеративных особей в возрастных спектрах 44,8–52,6% отмечено стабильное семенное возобновление ценопопуляций. Усиление антропогенного воздействия приводит к снижению жизнённости ($IVC = 0,80–1,04$) и плотности (0,47–3,20 особ./м²) ценопопуляций, накоплению в возрастных спектрах генеративных особей (65,4–81,6%). На щебнистых субстратах с низким проективным покрытием травостоя высока интенсивность семенного возобновления ценопопуляций, плотность особей в которых достигает 28,47 особ./м².

Ключевые слова: *Dactylorhiza viridis*, ценопопуляция, изменчивость признаков, виталитет, возрастная структура, стратегия жизни.

Благодарности: Исследования проведены в рамках государственного задания № 075-00347-19-00 по теме «Закономерности пространственно-временной динамики луговых и лесных экосистем в условиях горных территорий (российский Западный и Центральный Кавказ)».

Для цитирования: Чадаева В. А., Кярова Г. А. Состояние ценопопуляций и изменчивость редкого вида *Dactylorhiza viridis* (L.) R. M. Bateman, Pridgeon & M. W. Chase (Orchidaceae) в условиях антропогенной нагрузки на луговые экосистемы Центрального Кавказа // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2021. Т. 21, вып. 2. С. 220–227. <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2021-21-2-220-227>

Статья опубликована на условиях лицензии Creative Commons Attribution License (CC-BY 4.0)



Article

<https://doi.org/10.18500/1816-9775-2021-21-2-220-227>**Population status and variation of the rare species *Dactylorhiza viridis* (L.) R. M. Bateman, Pridgeon & M. W. Chase (Orchidaceae) under anthropogenic load conditions in the meadow phytocenoses of the Central Caucasus**V. A. Chadaeva , G. A. Kyarova

Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories of Russian Academy of Science, 37a I. Armand St., Nalchik 360051, Russia

Victoria A. Chadaeva, v_chadayeva@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0788-1395>Galina A. Kyarova, gkiarova@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0126-9664>

Abstract. We studied the variation of morphological characters, ontogenetic structure and vitality of seven cenopopulations of *Dactylorhiza viridis* (L.) R. M. Bateman, Pridgeon & M. W. Chase within the Kabardino-Balkar Republic in 2015–2019. The studies were conducted in the meadow plant communities under different conditions of anthropogenic load (recreation and grazing). The species presents medium phytoce-notic plasticity of morphological characters ($I_p = 36–70\%$) and high variation of morphological characters ($CV_{x_{cp}} = 18,55–45,22\%$) under change-able conditions of growth. The intensification of growth processes in the individuals with the maximum increase of the cenopopulation vitality ($IVC = 1,12–1,18$) is observed in the composition of undisturbed meadows. The portion of generative individuals is 44,8–52,6% in onto-genetic spectra, and the stable seed reproduction of cenopopulations is registered. Under the intensification of the anthropogenic load, the vitality of cenopopulations ($IVC = 0,80–1,04$) and the density of individuals ($0,47–3,20 \text{ ind./m}^2$) are decreased; the portion of generative individuals is increased in ontogenetic spectra (65,4–81,6%). The rate of the seed reproduction of cenopopulations, in which the density of individuals accounts for $28,47 \text{ ind./m}^2$, is high on the rubbly substrata with low total projective cover.

Keywords: *Dactylorhiza viridis*, cenopopulation, variation of characters, vitality, ontogenetic structure, life strategy

Acknowledgments: The studies were conducted within the framework of the State Objective No. 075-00347-19-00 according to the theme “Regularities of spatio-temporal dynamics of the meadow and forest ecosystems under conditions of mountain territories (the Western and Central Caucasus of Russia)”.

For citation: Chadaeva V. A., Kyarova G. A. Population status and variation of the rare species *Dactylorhiza viridis* (L.) R. M. Bateman, Pridgeon & M. W. Chase (Orchidaceae) under anthropogenic load conditions in the meadow phytocenoses of the Central Caucasus. *Izvestiya of Saratov University. Chemistry. Biology. Ecology*, 2021, vol. 21, iss. 2, pp. 220–227. <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2021-21-2-220-227>

This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution License (CC-BY 4.0)

Введение

Комплексное исследование эколого-биологических особенностей редких видов растений позволяет дать объективную оценку состояния ценопопуляций в природе, организовать действенную охрану и разработать научно обоснованные методы их рационального использования. Виды семейства Orchidaceae Juss – одни из наиболее уязвимых представителей мировой флоры со специфичной биологией и узкой экологической валентностью, обуславливающими их естественную редкость в природе. В то же время заготовка в качестве лекарственного сырья, сбор коллекционерами, на букеты, нарушение мест произрастания приводят к резкому сокращению популяций орхидных и определяют их индикаторную роль в оценке антропогенной нагрузки на луговые и лесные экосистемы [1–6].

Dactylorhiza viridis (L.) R. M. Bateman, Pridgeon & M. W. Chase – травянистый тубероидный многолетник, один из 32 видов орхидных, встречающихся на Центральном Кавказе в пределах Кабардино-Балкарии (КБР) [7]. Это редкий вид горных субальпийских лугов республики (1800–3000 м над ур. м.) [8], нередко произрастающий в условиях высокой антропогенной нагрузки

(выпас скота, рекреация). Вид не включен в последнее издание региональной Красной книги. Исследование изменчивости морфологических признаков, возрастной структуры и жизнеспособности ценопопуляций (ЦП) *D. viridis* в различных условиях произрастания позволит оценить их состояние при воздействии антропогенного фактора и обосновать целесообразность и режим охраны вида.

Таким образом, цель данной работы – изучить изменчивость морфологических признаков особей, жизнеспособность и возрастную структуру ценопопуляций *D. viridis* при произрастании в различных по степени антропогенной нагрузке луговых фитоценозах Центрального Кавказа (в границах Кабардино-Балкарской Республики).

Материалы и методы

Район исследований охватывает центральную часть северного макросклона Большого Кавказа в пределах Кабардино-Балкарской Республики, включая верховья долин рек Баксан, Малка и Псыгансу. Высокогорный рельеф, большие перепады высот, поступление западных воздушных масс со стороны Атлантики формируют здесь умеренно континентальный, сравнительно холодный и влажный климат.



В период 2015–2019 гг. нами изучены семь ценопопуляций *D. viridis* в составе субальпийских мезофильных лугов на высоте 1900–2800 м над ур. м. (табл. 1): на травянистых (ЦП1, 2 – урочище Джилы-Су, ЦП3 – верховья р. Малка, ЦП5 – верховья ущелья Адыл-Су, ЦП6 – окр. сел. Терскол, ЦП7 – верховья Суканского ущелья) и щебнистых (ЦП4 – юго-восточный склон г. Чегет) склонах крутизной 20–40°. При этом ЦП4, 5 приурочены

к вытаптываемым луговым участкам по обочинам туристических троп, ЦП1, 7 расположены на интенсивно используемых пастбищах. Исследования ежегодно проводили в середине июля, то есть в период максимального развития габитуса генеративных особей *D. viridis*, что в определенной степени нивелирует отсутствие сведений по влиянию погодных условий года исследований на морфологические признаки растений.

Таблица 1 / Table 1

Характеристика луговых фитоценозов с произрастанием *Dactylorhiza viridis*
Characteristics of meadow plant communities with *Dactylorhiza viridis*

ЦП / CP	Год / Year	Координаты: с.ш., в.д. / Coordinates: N, E	Фитоценозы, нарушение / Plant communities, disturbance	Высота над ур. м., м / Altitude a.s.l., m	Проективное покрытие травостоя, % / Total plant projective cover, %	Высота травостоя, см / Height plant, cm
1	2017	43.429520, 42.537737	Выпасаемый субальпийский луг / Grazing subalpine meadow	2550	90	10
2	2019	43.430665, 42.537319	Ненарушенный субальпийский луг / Undisturbed subalpine meadow	2500	100	40
3	2017	43.595298, 42.577541	Ненарушенный субальпийский луг / Undisturbed subalpine meadow	2300	100	30
4	2015	43.239720, 42.508692	Вытаптываемый каменистый луг / Trampled rubbly meadow	2650	80	20
5	2018	43.219072, 42.692882	Вытаптываемый субальпийский луг / Trampled subalpine meadow	2300	80	15
6	2019	43.261428, 42.515807	Ненарушенный субальпийский луг / Undisturbed subalpine meadow	2800	100	30
7	2019	43.102818 43.544507	Выпасаемый субальпийский луг / Grazing subalpine meadow	1900	90	7

Примечание. ЦП – ценопопуляции (1–7).
 Note. CP – cenopopulations (1–7).

При характеристике возрастных состояний растений *D. viridis* использована общепринятая концепция дискретного описания онтогенеза Т. А. Работнова и А. А. Уранова [9, 10]. Онтогенетические состояния выделены на основе морфологических признаков надземных органов (без выкапывания особей). Онтогенетические спектры и демографические параметры ЦП изучали методом учетных площадок (20 квадратов по 1 м² в ЦП). Возрастную структуру ЦП анализировали по критерию «Δ-ω» Л. А. Животовского [11] с использованием индекса восстановления I_v [12]. Оценка жизнестойкости ЦП дана по индексу IVC [13]. При определении виталитета ЦП и изменчивости признаков растений анализировали 11 морфологических параметров 30 средневозрастных генеративных особей в каждой ЦП: высота побега и диаметр его основания, см; длина и ширина нижнего и верхнего листьев, см; диа-

метр цветоноса, см; высота и диаметр соцветия, см; число цветков в соцветии и число листьев на побеге, шт. В качестве показателей изменчивости использовали фитоценотическую пластичность (I_p), индивидуальную и внутривидовую изменчивость (CV_{cp} и CV_{x-cp} , %) признаков растений [14, 15]. Уровни варьирования параметров приняты по Г. Н. Зайцеву [16]: $CV > 20\%$ – высокий; $CV < 10\%$ – низкий; $CV = 11–20\%$ – средний. Первичный материал обработан с использованием пакетов программ Statistica 10, EXCEL.

Результаты и их обсуждение

В условиях Центрального Кавказа *D. viridis* обладает средним-высоким уровнем фитоценотической пластичности признаков I_p (в среднем 0,56%), отражающей изменение средних значений морфологических параметров в разных условиях произрастания и являющейся



показателем адаптивности растений (табл. 2). Наиболее пластичными для вида являются высота побега и длина нижнего листа со значениями $I_p = 70\%$.

Общая индивидуальная изменчивость биометрических параметров *D. viridis*, характеризующая морфологическую гетерогенность

ЦП, имеет средний уровень варьирования ($CV_{cp} = 10,23-19,42\%$) (табл. 3). Межпопуляционная изменчивость параметров вида, характеризующая габитуальные отличия растений разных ЦП в неоднородных условиях среды, напротив, имеет высокий уровень ($CV_{x-cp} > 20\%$). При этом наиболее вариabельными являются ширина верхнего

Таблица 2 / Table 2

Фитоценотическая пластичность морфологических признаков *Dactylorhiza viridis*
Phytocenotic plasticity of *Dactylorhiza viridis* morphological characters

ЦП / CP	Средние значения морфологических признаков, см / Average values of morphological characters, cm										
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
1	19,45	0,30	7,75	1,05	2,95	0,50	4,42	1,36	0,18	2,00	14,17
2	30,37	0,44	10,64	1,77	4,57	0,94	8,73	1,78	0,30	4,83	28,80
3	28,40	0,47	10,69	1,66	4,82	0,95	8,22	1,76	0,29	4,70	23,87
4	9,66	0,23	4,33	0,90	2,40	0,43	4,03	1,24	0,28	2,53	12,10
5	19,98	0,24	9,46	1,09	3,68	0,55	5,84	1,59	0,20	2,97	15,74
6	31,89	0,49	14,43	1,82	5,49	1,15	8,98	1,93	0,32	4,87	31,71
7	20,43	0,24	10,04	1,16	3,78	0,59	5,49	1,52	0,19	4,35	17,13
I_p	0,70	0,53	0,70	0,51	0,56	0,63	0,55	0,36	0,44	0,59	0,62

Примечание. ЦП – ценопуляции (1–7); I–XI – порядковый номер признака: высота побега и диаметр его основания (I и II, см), длина и ширина нижнего (III и IV, см) и верхнего (V и VI, см) листьев, высота и диаметр соцветия (VII и VIII, см), диаметр цветоноса (IX, см), число листьев (X, шт.), число цветков в соцветии (XI, шт.); I_p – показатель фитоценотической пластичности признака.

Note. CP – cenopopulations (1–7); I–XI – ordinal number of characters: the height of the shoot and diameter of its base (I and II, cm), the length and width of the lower (III and IV, cm) and the upper (V and VI, cm) leaves, the height and diameter of the inflorescence (VII and VIII, cm), the diameter of the peduncle (IX, cm), the number of leaves (X), the number of flowers in the inflorescence (XI); I_p – phytocenotic plasticity index.

Таблица 3 / Table 3

Коэффициенты изменчивости морфологических признаков *Dactylorhiza viridis*
Variation coefficients of *Dactylorhiza viridis* morphological characters

ЦП / CP	Коэффициенты изменчивости морфологических признаков CV, % / Variation coefficients of morphological characters CV, %										
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
1	12,78	9,39	15,65	17,70	15,39	20,88	11,47	9,67	8,27	0,00	12,31
2	12,32	18,04	21,70	18,09	13,27	36,41	16,51	14,46	12,37	16,38	25,18
3	8,20	11,09	12,49	11,21	10,83	21,97	16,24	12,22	9,26	12,60	22,86
4	23,17	13,65	24,44	15,88	13,13	10,09	14,37	4,37	10,57	30,63	18,33
5	13,23	10,75	17,92	12,52	12,36	15,68	16,39	7,29	10,30	22,15	19,61
6	14,01	16,94	20,07	16,59	18,74	23,90	17,61	16,39	12,35	18,16	19,27
7	8,57	7,50	13,04	6,96	9,40	12,87	10,66	7,21	10,55	18,32	18,38
$CV_{cp}, \%$	13,18	12,48	17,90	14,14	13,30	20,26	14,75	10,23	10,52	16,89	19,42
$CV_{x-cp}, \%$	33,71	34,61	34,65	30,02	28,41	45,22	34,21	18,52	28,54	34,36	43,95

Примечание. ЦП – ценопуляции (1–7); I–XI – порядковый номер признака (см. табл. 2); $CV_{cp}, \%$ – внутрипопуляционная (индивидуальная) изменчивость признака; $CV_{x-cp}, \%$ – межпопуляционная (внутривидовая) изменчивость признака.

Note. CP – cenopopulations (1–7); I–XI – ordinal number of characters (tabl. 2); $CV_{cp}, \%$ – individual variation of characters; $CV_{x-cp}, \%$ – interpopulation variation of the characters.



листа и число цветков в соцветии. Амплитуда межпопуляционной изменчивости морфологических параметров *D. viridis*, таким образом, значительно выше их внутривидового варьирования ($CV_{x-cp} > CV_{cp}$), что выявляет высокую степень зависимости биометрических признаков растений от влияния условий произрастания. Соответственно, значения морфологических параметров вида целесообразно использовать в качестве индикаторов соответствия среды его эколого-биологическим требованиям.

Эколого-ценотический градиент, характеризующий степень благоприятствования условий среды росту и развитию растений, формирует следующий ряд ЦП: ЦП6 ($IVC=1,18$) – ЦП2

(1,14) – ЦП3 (1,12) – ЦП7 (1,04) – ЦП5 (1,01) – ЦП1 (0,96) – ЦП4 (0,80). Наиболее приближенные к оптимальным для роста и развития *D. viridis* условия складываются в ненарушенных луговых фитоценозах (ЦП2, 3, 6: $IVC = 1,12-1,18$). Перевыпас скота и вытаптывание при рекреации, особенно на щебнистых склонах, приводят к угнетению роста и развития особей в ЦП1, 4, 5, 7 ($IVC=0,80-1,04$). Данный вывод подтверждают результаты однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA), показавшие, что средние значения всех, за исключением длины нижнего листа, анализируемых морфологических параметров растений достоверно отличаются в ЦП двух независимых групп (ЦП2, 3, 6 и ЦП1, 4, 5, 7) (табл. 4).

Таблица 4 / Table 4

Результаты однофакторного дисперсионного анализа морфологических признаков *Dactylorhiza viridis* двух независимых групп ценопопуляций
Results of One-Way Analysis of Variation of *Dactylorhiza viridis* morphological characters for two independent cenopopulations

Параметр / Morphological character	SS Effect	df Effect	MS Effect	SS Error	df Error	MS Error	F	p
Высота побега, см / Height of the shoot, cm	282,63	1	282,63	86,07	5	17,21	16,42	0,010
Диаметр основания побега, см / Diameter of shoot base, cm	0,08	1	0,08	0,00	5	0,00	90,55	0,000
Длина нижнего листа, см / Length of the lower leaves, cm	27,77	1	27,77	29,23	5	5,85	4,75	0,081
Ширина нижнего листа, см / Width of the lower leaves, cm	0,84	1	0,84	0,05	5	0,01	84,68	0,000
Длина верхнего листа, см / Length of the upper leaves, cm	5,30	1	5,30	1,72	5	0,34	15,38	0,011
Ширина верхнего листа, см / Width of the upper leaves, cm	0,42	1	0,42	0,04	5	0,01	49,77	0,001
Высота соцветия, см / Height of the inflorescence, cm	23,45	1	23,45	2,51	5	0,50	46,69	0,001
Диаметр соцветия, см / Diameter of the inflorescence, cm	0,27	1	0,27	0,09	5	0,02	14,61	0,012
Диаметр цветоноса, см / Diameter of the peduncle, cm	0,01	1	0,01	0,01	5	0,00	10,49	0,023
Число листьев, шт. / Number of leaves, pcs	5,79	1	5,79	3,05	5	0,61	9,47	0,028
Число цветков в соцветии, шт. / Number of flowers, pcs	305,14	1	305,14	45,41	5	9,08	33,60	0,002

Примечание. SS Effect – сумма квадратов значений параметра, df Effect – число степеней свободы, MS Effect – средний квадрат значений параметра, SS Error – сумма квадратов ошибки, df Error – число степеней свободы ошибки, MS Error – средний квадрат ошибки, F – критерий Фишера, p – вероятность нулевой гипотезы; выделенные полужирным значения достоверны при уровне значимости $p < 0,05$.

Note. SS Effect – sum of squares, df Effect – degrees of freedom, MS Effect – Mean square, SS Error – sum of squares of error, df Error – degrees of freedom of error, MS Error – Mean square of error, F – Fisher criterion, p – probability of null hypothesis; values which are reliable at significance level $p < 0,05$, are given in italics print.

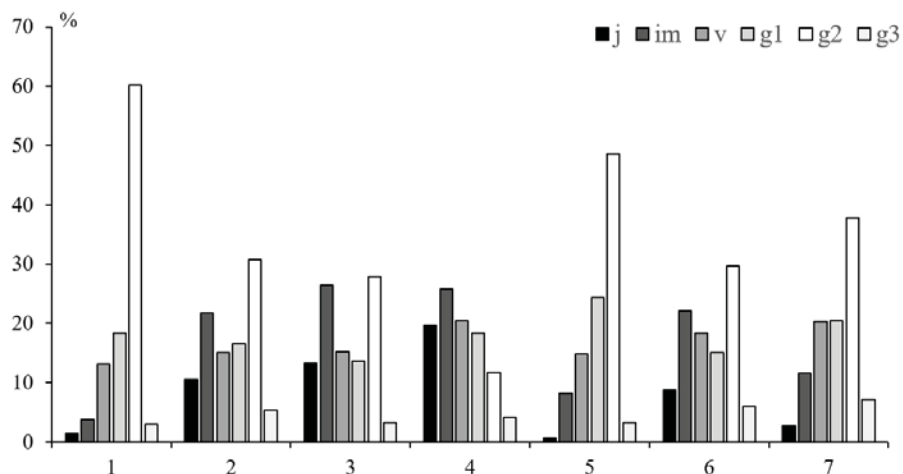


В большом жизненном цикле *D. viridis* выделены шесть возрастных состояний: ювенильные (j), имматурные (im), виргинильные (v), молодые, средневозрастные и старые генеративные (g1, g2, g3) растения. Численность протокормов с подземным образом жизни не изучали, особи постгенеративного онтогенетического периода в исследованных ЦП не выявлены. Ювенильные растения формируют один узкий желобчатый ассимилирующий лист длиной 4,5–7 см и шириной всего 0,07–0,12 см. Имматурные особи развивают килеватый линейный лист длиной 6,5–8,5 см при ширине 0,19–0,26 см. Виргинильные растения образуют два-три крупных ланцетных листьев с характерными для взрослых особей параметрами (длина 7,2–11,6 см, ширина 0,63–1,04 см). На данной стадии при материнском растении изредка образуется одновозрастная дочерняя особь. Молодые генеративные растения – некрупные особи высотой до 15–20 см при диаметре основания побега до 0,25–0,30 см с относительно немногочетковыми соцветиями (9–16 шт.). Для средневозрастных генеративных растений характерна максимальная для вида реализация ростового потенциала вегетативных (2–6 широколанцетных листьев, нижние из которых достигают длины до 19 см и ширины до 2,31 см) и генеративных (до 40–50 шт. цветков на цветоносе диаметром до 1,18 см) органов. Старые генеративные растения – особи с затухающей репродуктивной функцией, меньшими параметрами надземных вегетативных органов, соответствующими имматурным или виргинильным растениям. Отличительным признаком является наличие у основания побега

остатков цветоносов предыдущих генераций. Редкие случаи вегетативного размножения в генеративном периоде выражаются в образовании одновозрастного или омоложенного до виргинильного и имматурного состояния дочернего растения. Таким образом, для *D. viridis* на Центральном Кавказе характерен преимущественно семенной способ размножения, что свойственно и для других видов тубероидных орхидных [17]. Вклад в самоподдержание ЦП вегетативного размножения незначительный.

Базовый возрастной спектр *D. viridis*, позволяющий выделить общие закономерности, повторяющиеся в возрастной структуре отдельных ЦП, правосторонний. Характеризуется выраженным пиком на генеративной группе (57,97%) и относительно небольшой долей особей в каждой из возрастных групп прегенеративного периода: 8,14% ювенильных, 17,08% имматурных, 16,81% виргинильных растений. Соответственно, несмотря на различия в условиях произрастания конкретных ЦП, для *D. viridis* в целом характерна стабильно невысокая интенсивность семенного возобновления.

В то же время особенности возрастной структуры отдельных ЦП вида в значительной степени определяются степенью антропогенной нагрузки. Так, на ненарушенных лугах с проективным покрытием травостоя – 100% возрастные спектры молодой ЦП3 и зрелых ЦП2, 6 нормальные, с долей генеративных растений 44,8–52,6%, стабильным семенным возобновлением ($I_B = 2,13–3,53$) и достаточно высокой для вида плотностью особей (7,48–12,3 особ./м²) (рисунок, табл. 5).



Возрастные спектры ценопуляций *Dactylorhiza viridis*: j – ювенильные, im – имматурные, v – виргинильные, g – генеративные растения. По оси x – номера ценопуляций (1–7); по оси y – доля возрастной группы в спектре, %

Ontogenetic spectra of *Dactylorhiza viridis* ceno-populations: j – juvenile, im – immature, v – virginal, g – generative individuals. x-axis – ceno-populations numbers (1–7); y-axis – % of individuals in the spectrum



Таблица 5 / Table 5

Демографические показатели ценопопуляций *Dactylorhiza viridis*
Demographic indicators of *Dactylorhiza viridis* cenopopulations

ЦП / CP	S, м ²	N, шт.	M, особ./м ²	I _B	Δ	ω	Тип ЦП / Type of CP
1	240	249	1,04	0,17	0,58	0,88	Стареющая / Aging
2	360	4291	11,92	2,13	0,42	0,69	Зрелая / Mature
3	480	3590	7,48	3,53	0,34	0,52	Молодая / Young
4	380	10818	28,47	8,17	0,31	0,47	Молодая / Young
5	620	300	0,47	0,12	0,55	0,84	Стареющая / Aging
6	900	11070	12,30	2,34	0,40	0,65	Зрелая / Mature
7	600	1920	3,20	0,45	0,51	0,78	Зрелая / Mature

Примечание. S, N, M – площадь, численность, плотность ценопопуляций; I_B – индекс восстановления; Δ и ω – индексы возрастности и эффективности.

Note. S, N, M – area, amount, density of cenopopulations; I_B – index of renewal, Δ and ω – indices of age and efficiency.

При интенсивной рекреационной нагрузке на щебнистых склонах с разреженным травостоем в ЦП4 наблюдается выраженное накопление в возрастных спектрах молодых растений прегенеративного периода (66,9%). Интенсивное возобновление *D. viridis* (I_B = 8,17) и высокая приживаемость молодых особей на свободных микроучастках территории (несмотря на антропогенное воздействие) обуславливают максимальное повышение плотности и молодой тип ЦП4.

В составе мезофильных лугов, подверженных перевыпасу скота и вытаптыванию при рекреации, отмечено выраженное накопление в возрастных спектрах зрелой ЦП7 и стареющих ЦП1, 5 генеративных особей (65,4–81,6%). Низкая эффективность семенного возобновления (I_B всего 0,17–0,45), массовая гибель молодых растений под воздействием антропогенного фактора и в отсутствие незанятых микроучастков территории определяют минимальные показатели плотности и численности растений. Схожие результаты получены Е. А. Перебора для луговых фитоценозов плато Лагонаки, где в результате интенсивного выпаса скота растения *D. viridis* практически исчезли из травостоя [17].

Выводы

Для *D. viridis* в целом характерен средний уровень пластичности и высокая изменчивость морфологических признаков при изменении условий произрастания. Наиболее благоприятными для реализации ростовых потенциалов вида являются условия ненарушенных луговых фитоценозов; при усилении антропогенной нагрузки (рекреация, выпас скота) наблюдается снижение жизнеспособности ЦП, особенно выраженное при произрастании на щебнистых склонах.

Вегетативное размножение не вносит существенного вклада в самоподдержание и форми-

рование возрастной структуры ЦП вида. В составе ненарушенных фитоценозов с плотным травостоем для *D. viridis* характерно формирование правосторонних возрастных спектров, стабильное семенное возобновление и достаточно высокая плотность особей. Сочетание перевыпаса скота и высокой межвидовой конкуренции приводит к выраженной снижению плотности и эффективности возобновления ЦП, их направленному старению. В фитоценозах с разреженным растительным покровом (на щебнистых субстратах), несмотря на антропогенную нагрузку, наблюдается максимально эффективное семенное возобновление и высокая плотность ЦП.

Таким образом, при произрастании в условиях Центрального Кавказа *D. viridis* обладает SR-стратегией жизни: интенсификация процессов роста и поддержание стабильной плотности особей при высоком уровне межвидовой конкуренции с сохранением подчиненного положения в фитоценозе (фитоценотическая патиентность); интенсивное возобновление ЦП, способность захватывать незанятые территории с повышением средовлияния в условиях пониженного уровня межвидовой конкуренции (эксплерентность). Механизмы эффективной адаптации вида к воздействию одновременно высоких антропогенной нагрузки и межвидовой конкуренции в луговых экосистемах Центрального Кавказа не выявлены.

Список литературы

1. Вахрамеева М. Г. Онтогенез и динамика популяций *Dactylorhiza Fuchsii* (Orchidaceae) // Бот. журн. 2006. Т. 91, № 11. С. 1683–1695.
2. Стецук Н. П. Основные механизмы устойчивости ценопопуляций некоторых видов орхидных Южного Приуралья // Вестн. Оренбург. гос. ун-та. 2006. Т. 4. С. 93–96.



3. Перебора Е. А. Особенности развития некоторых тубероидных орхидных в условиях Северо-Западного Кавказа // Экол. вестн. Сев. Кавказа. 2008. Т. 4, № 2. С. 106–124.
4. Favre-Godal Q., Gourguillon L., Lordel-Madeleine S., Gindro K., Choisy P. Orchids and their mycorrhizal fungus: an insufficiently explored relationship // *Micorrhiza*. 2020. № 30. P. 5–22. DOI: 10.1007/s00572-020-00934-2
5. Fay M. F. Orchids conservation: how can we meet the challenges in the twenty-first century? // *Botanical Studies*. 2018. № 59. Article number 16. DOI: 10.1186/s40529-018-0232-z
6. Huda M. K., Wilcock C. C. Impact of floral traits on the reproductive success of epiphytic and terrestrial tropical orchids // *Oecologia*. 2008. № 154. P. 731–741 DOI: 10.1007/s00442-007-0870-4
7. Шхгапсоев С. Х. Орхидные Кабардино-Балкарии // Бюллетень ботанического сада им. И. С. Косенко. 1998. № 7. С. 12–14.
8. Шхгапсоев С. Х. Растительный покров Кабардино-Балкарии. Нальчик : Тетраграф, 2015. 350 с.
9. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–204.
10. Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высшей школы. Биологические науки. 1975. Вып. 2. С. 7–34.
11. Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций // *Экология*. 2001. Т. 32, № 1. С. 3–7.
12. Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола : РИИК «Ланар», 1995. 224 с.
13. Ишбирдин А. Р., Ишмуратова М. М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценоцические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии : материалы VII Всерос. популяционного семинара. Сыктывкар : Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук, 2004. С. 113–120.
14. Злобин Ю. А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 6. С. 769–781.
15. Ишбирдин А. Р., Ишмуратова М. М., Жирнова Т. В. Стратегии жизни ценопопуляции *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. на территории Башкирского государственного заповедника // Популяции в пространстве и времени : материалы VIII Всерос. популяционного семинара. Нижний Новгород, 2005. С. 85–98.
16. Зайцев Г. Н. Математика в экспериментальной биологии. М. : Наука, 1990. 296.
17. Перебора Е. А. Экология орхидных Северо-Западного Кавказа. Краснодар : КубГАУ, 2011. 441 с.
- species coenopopulations in the Southern Urals. *Vestnik Orenburg State University*, 2006, vol. 4, pp. 93–96 (in Russian).
3. Perebora E. A. Features of the development of some tuberoid orchids in the Northwest Caucasus. *Ecological Journal of North Caucasus*, 2008, vol. 4, no. 2, pp. 106–124 (in Russian).
4. Favre-Godal Q., Gourguillon L., Lordel-Madeleine S., Gindro K., Choisy P. Orchids and their mycorrhizal fungus: an insufficiently explored relationship. *Micorrhiza*, 2020, no. 30, pp. 5–22. DOI: 10.1007/s00572-020-00934-2
5. Fay M. F. Orchids conservation: how can we meet the challenges in the twenty-first century? *Botanical Studies*, 2018, no. 59, article number 16. DOI: 10.1186/s40529-018-0232-z
6. Huda M. K., Wilcock C. C. Impact of floral traits on the reproductive success of epiphytic and terrestrial tropical orchids. *Oecologia*, 2008, no. 154, pp. 731–741. DOI: 10.1007/s00442-007-0870-4
7. Shkhagapsoev S. Kh. Orchids of Kabardino-Balkaria. *Byulleten botanicheskogo sada im. I. S. Kosenko*, 1998, no. 7, pp. 12–14 (in Russian).
8. Shkhagapsoev S. Kh. *Rastitelnyy pokrov Kabardino-Balkarii* [Vegetation Cover of Kabardino-Balkaria]. Nalchik, Tetragraf Publ., 2015. 350 p. (in Russian).
9. Rabotnov T. A. The life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses. *Tr. BIN AN SSSR. Ser. 3. Geobotanika*, 1950, vol. 6, pp. 7–204 (in Russian).
10. Uranov A. A. The age range of phitopopulations as a function of time and energy wave processes. *Nauchnye doklady vysshei shkoly. Biologicheskie nauki*, 1975, no. 2, pp. 7–34 (in Russian).
11. Zhivotovski L. A. Ontogenetic state, effective density and classification of plant population. *Russian Journal Ecology*, 2001, vol. 32, no. 1, pp. 3–7 (in Russian). DOI: 10.1023/A:1009536128912
12. Zhukova L. A. *Populyatsionnaya zhizn' lygovykh rasteniy* [Population Lives of Meadow Plants]. Ioshkar-Ola, Lanar Publ., 1995. 224 p. (in Russian).
13. Ishbirdin A. R., Ishmuratova M. M. Adaptive morphogenesis and eco-cenotic survival strategies of herbaceous plants. *Methods of population biology. Abstracts of the VII Russian population seminar*. Syktyvkar, Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences Publ., 2004, pp. 113–120 (in Russian).
14. Zlobin Y. A. Theory and practice of evaluation of vitality structure of plants cenopopulations. *Botanicheskii Zhurnal*, 1989, vol. 74, no. 6, pp. 769–781 (in Russian).
15. Ishbirdin A. R., Ishmuratova M. M., Zhirnova T. V. Vital strategy of cenopopulations *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. on the territory of the Bashkir State Reserve. *Population in Space and Time. Abstracts of the VII Russian Population Seminar*. Nizhniy Novgorod, Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod Publ., 2005, pp. 85–98 (in Russian).
16. Zaytsev G. N. *Matematika v eksperimental'noy biologii* [Mathematics in Experimental Biology]. Moscow, Nauka Publ., 1990. 296 p. (in Russian).
17. Perebora E. A. *Ekologiya orkhidnykh Severo-Zapadnogo Kavkaza* [Ecology of Orchids in the Northwest Caucasus]. Krasnodar, KubGAU Publ., 2011. 441 p. (in Russian).

References

1. Vakhrameeva M. G. Ontogenesis and populations dynamics of *Dactylorhiza Fuchsii* (Orchidaceae). *Botanicheskii Zhurnal*, 2006, vol. 91, no. 11, pp. 1683–1695 (in Russian).
2. Stecuk N. P. The main stability mechanisms of some orchid

Поступила в редакцию 12.05.2020, после рецензирования 21.09.2020, принята к публикации 28.09.2020
Received 12.05.2020, revised 21.09.2020, accepted 28.09.2020