

УДК 581.55

DOI: 10.32516/2303-9922.2020.35.7

В. А. Чадаева

Г. А. Кярова

Состояние ценопопуляций и изменчивость *Neotinea tridentata* (Orchidaceae) в условиях антропогенной нагрузки на луговые экосистемы Центрального Кавказа

В 2015—2019 гг. на территории Кабардино-Балкарской Республики изучены изменчивость морфологических признаков особей, возрастная структура и жизненность девяти ценопопуляций *Neotinea tridentata*. Исследования проведены в луговых фитоценозах при разном режиме антропогенной нагрузки (выпас скота). Для вида характерен средний уровень пластичности ($I_p = 20—57\%$) и высокая изменчивость ($CV_{x-ср}$ в среднем 22,90%) морфологических признаков при изменении условий произрастания. В составе ненарушенных лугов наблюдается интенсификация ростовых процессов особей с максимальным повышением жизненности ценопопуляций ($IVC = 1,06—1,16$). При доле генеративных особей в возрастных спектрах 64—74,9% отмечено слабое семенное возобновление и низкая плотность ценопопуляций (0,03—0,11 особ./м²). Усиление антропогенного воздействия приводит к снижению жизненности ценопопуляций ($IVC = 0,83—0,96$), накоплению в возрастных спектрах виргинильных особей (28,7—34,4%), повышению плотности растений (0,18—0,76 особ./м²). На ненарушенных лесных полянах с низким проективным покрытием травостоя высока интенсивность семенного возобновления ценопопуляций, плотность особей в которых достигает 4—5 особ./м².

Ключевые слова: *Neotinea tridentata*, ценопопуляция, изменчивость признаков, виталитет, возрастная структура, стратегия жизни.

Введение. Фундаментальные комплексные исследования эколого-биологических особенностей редких видов растений позволяют выявить уровень их адаптивной пластичности и составляют оценку современного состояния популяций, в том числе при стрессовых воздействиях антропогенного фактора. Одними из наиболее уязвимых элементов мировой флоры являются виды семейства Orchidaceae Juss со специфичной биологией и узкой экологической валентностью, нередко подверженные антропогенной нагрузке в форме заготовки в качестве лекарственного сырья, сбора коллекционерами и на букеты, нарушения мест произрастания [1; 10; 12; 15—17].

Редким видом флоры Кабардино-Балкарской Республики (Кабардино-Балкарии, КБР) является ятрышник трехзубчатый *Neotinea tridentata* (Scop.) R. M. Bateman, Pridgeon & M. W. Chase, один из 22 видов орхидных, включенных в последнее издание региональной Красной книги [8]. Это средиземноморский вид, представитель тубероидных орхидных, ксеромезофит с узкой экологической валентностью, предпочитающий открытые местообитания [10]. В Кабардино-Балкарии произрастает на высоте 700—1400 м над ур. м. на лугах и лесных полянах [14], нередко подверженных выпасу скота и вытаптыванию при рекреации. При этом в Красной книге КБР в силу малой изученности виду присвоен неопределенный статус. Исследование изменчивости морфологических признаков, возрастной структуры и жизненности ценопопуляций (ЦП) *N. tridentata* в различных условиях произрастания позволит дать объективную оценку их состояния в природе, обосновать категорию редкости и необходимый режим охраны вида.

Таким образом, цель данной работы — изучить изменчивость морфологических признаков особей, жизненность и возрастную структуру ценопопуляций *N. tridentata* при произрастании в различных по степени антропогенной нагрузки луговых фитоценозах Центрального Кавказа (в границах Кабардино-Балкарской Республики).

© Чадаева В. А., Кярова Г. А., 2020

Материалы и методы. Исследования проведены в луговых фитоценозах Кабардино-Балкарской Республики, занимающей центральную часть северного макросклона Большого Кавказа. Как и для всего Центрального Кавказа, климатические особенности республики во многом определяются преобладанием горных форм рельефа, большими перепадами высот (200—5600 м над ур. м. и более), а также поступлением западных воздушных масс со стороны Атлантики. Климат района исследований умеренно континентальный, сравнительно холодный и влажный. Местообитания *N. tridentata* выявлены на высоте 950—1600 м над ур. м. в долинах рек Баксан, Чегем, Черек, Малка и Псыгансу, а также в окр. оз. Гижгит (Былымская аридная котловина). Наиболее распространенным типом растительности региона в данном диапазоне высот является луговая, в частности мезофильные и остепненные луга. Последние наибольшее распространение получают в условиях цепи аридных котловин (Былымская, Верхне-Чегемская, Верхне-Балкарская).

В период 2015—2019 гг. изучены девять ЦП вида на склонах крутизной 5—25° (табл. 1): ненарушенные остепненные и мезофильные луга с высоким общим проективным покрытием травостоя (ОПП 95—100%) (ЦП2 — окр. оз. Гижгит, ЦП3 — урочище Челмаз, ЦП5 — верховья Суканского ущелья); лесные опушки с естественно разреженным травостоем (ОПП 80%) (ЦП1 — окр. сел. Нижний Чегем, ЦП4 — окр. сел. Бабугент); выпасаемые луга (ЦП6—ЦП9 — окр. сел. Кичмалка, Каменноостское, Хушто-Сырт, Кенделен).

Таблица 1

Характеристика субальпийских луговых фитоценозов Центрального Кавказа с произрастанием *Neotinea tridentata*

ЦП	Год	Координаты с.ш. в.д.	Фитоценозы, нарушение	Высота над ур. м., м	Проективное покрытие травостоя, %	Высота травостоя, см
1	2015	43.500353 43.320945	Ненарушенный остепненный луг	980	80	15
2	2019	43.466022 42.981717	Ненарушенный остепненный луг	1400	100	25
3	2019	43.335412 42.834401	Ненарушенный мезофильный луг	1500	95	30
4	2017	43.292986 43.499375	Ненарушенный остепненный луг	880	80	20
5	2018	43.102818 43.544507	Ненарушенный мезофильный луг	1600	100	25
6	2018	43.794641 42.888598	Выпасаемый остепненный луг	1150	80	10
7	2018	43.741050 43.050329	Выпасаемый остепненный луг	950	85	7
8	2018	43.435212 43.251781	Вытаптываемый остепненный луг	1100	80	15
9	2019	43.597584 43.114796	Выпасаемый мезофильный луг	1000	85	15

Примечание. ЦП — ценопопуляции (1—9).

Возрастные состояния *N. tridentata* выделены по общепринятой методике [11; 13] на основе морфологических признаков надземных органов растений (исследования проведены без выкапывания особей). Исследования ежегодно проводили с середины по конец

мая, в период максимального развития габитуса генеративных особей *N. tridentata*, что в некоторой степени нивелирует отсутствие данных по влиянию погодных условий вегетационных периодов. Онтогенетические спектры и демографические параметры ЦП изучали на учетных площадках (20 штук по 1 м² в каждой ЦП). Возрастную структуру ЦП анализировали по критерию «Δ-ω» Л. А. Животовского [2] с использованием индекса восстановления Ив Л. А. Жуковой [3]. Оценка жизнеспособности ЦП дана по индексу IVC [6]. 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; диаметр цветоноса, см; высота и диаметр соцветия, см; число цветков в соцветии и число листьев на побеге, шт. В качестве показателей изменчивости использовали фитоценологическую пластичность (I_p), индивидуальную и внутривидовую изменчивость (CV_{cp} и CV_{x-cp} , %) признаков растений [5; 7]. Уровни варьирования приняты по Г. Н. Зайцеву [4]: $CV > 20\%$ — высокий, $CV < 10\%$ — низкий, $CV = 11-20\%$ — средний. Первичный материал обработан с использованием пакетов программ Statistica 10, MS Excel.

Результаты и обсуждение. В условиях Центрального Кавказа *N. tridentata* обладает средним уровнем фитоценологической пластичности признаков I_p (в среднем 0,44%), отражающей изменение средних значений морфологических параметров в разных условиях произрастания и являющейся индикатором адаптивности растений (табл. 2). Наименее пластичными для вида являются высота, диаметр соцветия и число листьев на побеге с показателем I_p менее 30%.

Таблица 2

Фитоценологическая пластичность морфопризнаков *Neotinea tridentata*

ЦП	Средние значения морфологических признаков, см										
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
1	30,65	0,44	12,64	2,56	3,75	1,26	3,44	3,52	0,36	5,30	43,97
2	24,80	0,37	10,93	2,21	3,18	1,08	3,24	3,30	0,31	5,10	34,97
3	33,79	0,45	15,86	3,08	4,52	1,37	3,47	3,56	0,38	5,60	52,70
4	28,00	0,40	12,66	2,36	3,77	1,20	3,36	3,37	0,34	5,37	42,90
5	26,55	0,40	12,88	2,79	3,76	1,21	3,36	3,30	0,34	5,40	45,00
6	18,17	0,31	8,66	1,90	2,82	0,84	3,08	3,18	0,26	4,87	28,70
7	16,05	0,26	8,01	1,75	2,53	0,72	2,90	2,97	0,20	4,27	23,00
8	14,45	0,23	7,49	1,64	2,36	0,64	2,79	2,83	0,19	4,03	23,00
9	21,66	0,31	9,05	2,08	2,89	0,97	3,12	3,21	0,25	4,80	30,07
I_p	0,57	0,49	0,53	0,47	0,48	0,53	0,20	0,21	0,50	0,28	0,56

Примечание. ЦП — ценопопуляции (1—9); 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 фитоценологической пластичности признака.

Общая индивидуальная изменчивость биометрических параметров *N. tridentata*, характеризующая морфологическую гетерогенность ЦП, имеет средний уровень варьирования, за исключением высоты и диаметра соцветия со значениями $CV_{cp} < 10\%$ (табл. 3). Межпопуляционная изменчивость, характеризующая габитуальные отличия растений разных ЦП, напротив, в основном имеет высокий уровень ($CV_{x-cp} > 20\%$).

Соотношение значений $CV_{cp} < CV_{x-cp}$ морфологических параметров *N. tridentata* также свидетельствует об их высокой вариабельности в разных условиях произрастания и целесообразности использования в качестве индикаторов соответствия среды эколого-биологическим требованиям вида.

Таблица 3

Коэффициенты изменчивости морфологических признаков *Neotinea tridentata*

ЦП	CV, %										
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
1	9,52	11,28	12,76	11,15	12,84	11,45	8,11	12,91	13,23	12,29	16,01
2	13,21	12,74	14,33	12,31	15,98	13,08	8,06	6,73	14,62	11,91	17,38
3	8,44	10,18	9,90	9,45	10,29	9,35	6,95	12,71	11,81	8,90	12,56
4	11,26	11,41	13,48	11,32	13,42	11,07	7,58	6,31	14,17	11,46	16,14
5	12,72	11,85	11,99	12,25	14,25	10,84	7,63	13,89	14,62	12,49	16,09
6	17,24	12,94	14,61	15,69	16,22	20,92	7,74	7,10	14,09	10,43	19,44
7	18,00	12,99	13,28	14,94	12,75	21,37	7,38	6,63	17,77	10,54	22,11
8	18,70	10,72	13,22	15,06	11,89	22,34	8,26	7,67	13,64	4,53	22,11
9	12,81	10,89	15,00	13,34	14,63	13,96	8,65	7,93	12,10	12,71	15,43
CV _{ср} , %	13,54	11,67	13,17	12,83	13,59	14,93	7,82	9,10	14,01	10,58	17,47
CV _{х-ср} , %	29,30	23,83	27,53	23,63	24,38	27,04	10,47	11,87	26,56	14,91	32,40

Примечание. ЦП — ценопопуляции (1—9); I—XI — порядковый номер признака (см. табл. 2); CV_{ср}, % — внутривидовая (индивидуальная) изменчивость признака; CV_{х-ср}, % — межпопуляционная (внутривидовая) изменчивость признака.

Эколого-ценогический градиент, характеризующий степень благоприятствования условий среды росту и развитию растений, формирует следующий ряд ЦП: ЦП3 (IVC = 1,16) — ЦП1 (1,13) — ЦП4 (1,11) — ЦП5 (1,10) — ЦП2 (1,06) — ЦП9 (0,96) — ЦП6 (0,92) — ЦП7 (0,88) — ЦП8 (0,83). Наиболее приближенные к оптимальным для роста и развития *N. tridentata* условия складываются в ненарушенных луговых фитоценозах (ЦП1—5 со значениями IVC = 1,06—1,16). Перевыпас скота приводит к угнетению роста и развития особей в ЦП6—ЦП9 (IVC = 0,83—0,96). Данный вывод подтверждают результаты однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA), показавшие, что средние значения всех анализируемых морфологических параметров растений достоверно различаются в ЦП двух независимых групп (ЦП1—ЦП5 и ЦП6—ЦП9) (табл. 4).

Таблица 4

Результаты однофакторного дисперсионного анализа морфологических признаков *Neotinea tridentata* двух независимых групп

Параметры	SS Effect	df Effect	MS Effect	SS Error	df Error	MS Error	F	p
Высота побега, см	277,54	1	277,54	79,15	7	11,31	24,55	0,002
Диаметр основания побега, см	0,04	1	0,04	0,01	7	0,00	31,42	0,001
Длина нижнего листа, см	48,91	1	48,91	14,16	7	2,02	24,19	0,002
Ширина нижнего листа, см	1,28	1	1,28	0,59	7	0,08	15,20	0,006
Длина верхнего листа, см	2,92	1	2,92	1,09	7	0,16	18,70	0,003
Ширина верхнего листа, см	0,41	1	0,41	0,11	7	0,02	27,22	0,001
Высота соцветия, см	0,36	1	0,36	0,10	7	0,01	24,16	0,002
Диаметр соцветия, см	0,29	1	0,29	0,16	7	0,02	12,96	0,009
Диаметр цветоноса, см	0,03	1	0,03	0,01	7	0,00	35,47	0,001
Число листьев, шт.	1,65	1	1,65	0,63	7	0,09	18,30	0,004
Число цветков в соцветии, шт.	697,42	1	697,42	201,11	7	28,73	24,28	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; все указанные в таблице значения достоверны при уровне значимости p < 0,05.

В большом жизненном цикле *N. tridentata* 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 периода в исследованных ЦП не выявлены. Для вида отмечены редкие случаи вегетативного размножения в генеративном периоде с образованием одновозрастного или омоложенного до виргинильного состояния дочернего растения, что определяет преимущественно семенной способ возобновления ЦП, характерный и для других видов тубероидных орхидных [9].

Базовый возрастной спектр *N. tridentata*, позволяющий выделить общие закономерности, повторяющиеся в возрастной структуре отдельных ЦП, правосторонний. Характеризуется пиком на генеративной группе (47,97%) и повышающейся долей особей в каждой последующей возрастной группе прегенеративного периода: 9,17% ювенильных, 17,69% имматурных, 25,17% виргинильных растений. Соответственно, несмотря на различия в условиях произрастания конкретных ЦП, для *N. tridentata* в целом характерно стабильное семенное возобновление.

В то же время особенности возрастной структуры отдельных ЦП вида в значительной степени определяются интенсивностью антропогенной нагрузки и уровнем межвидовой конкуренции в фитоценозе, косвенным показателем которого является общее проективное покрытие травостоя (ОПП, %). Так, на ненарушенных лугах с высокой напряженностью конкурентных отношений в возрастных спектрах зрелых ЦП2, ЦП3, ЦП5 отмечена максимальная доля особей генеративного периода (64—74,9%) (рис. 1) при низких показателях эффективности семенного возобновления (I_v всего 0,002—0,016) и плотности растений (0,03—0,11 особ./м²) (табл. 5). Вероятно, это обусловлено угнетением молодых особей *N. tridentata* более конкурентоспособными растениями сопутствующих видов.

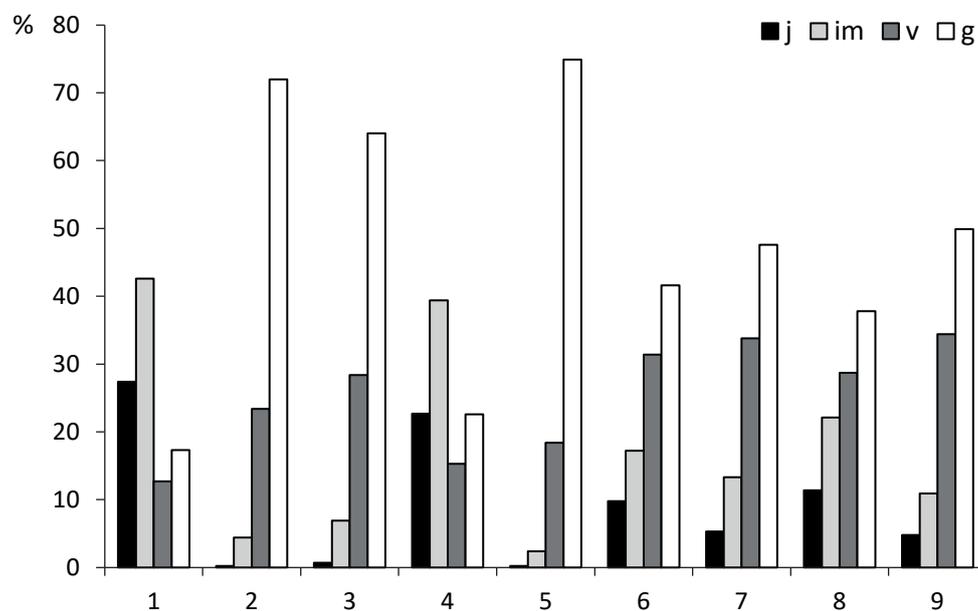


Рис. 1. Возрастные спектры ценопопуляций *Neotinea tridentata*. j — ювенильные, im — имматурные, v — виргинильные, g — генеративные растения. По оси x — номера ценопопуляций; по оси y — доля возрастной группы в спектре

При интенсивном выпасе скота на лугах с относительно разреженным травостоем (ОПП 80—85%) отмечено выраженное накопление в возрастных спектрах ЦП6—ЦП9 виргинильных особей (28,7—34,4%), что, возможно, связано с низкими темпами разви-

тия молодых растений на ресурсо- и энергозатратном этапе формирования генеративных органов в неблагоприятных условиях произрастания. Тем не менее в целом достаточно высокая доля прегенеративных особей в ЦП определяет средние для вида значения индекса восстановления I_v и плотности ЦП.

Таблица 5

Демографические показатели ценопопуляций *Neotinea tridentata*

ЦП	S, м ²	N, шт.	M, особ./м ²	I_v	Доля генеративных особей, %			Δ	ω	Тип ЦП
					g1	g2	g3			
1	400	2048	5,12	2,432	52,4	39,7	7,9	0,17	0,26	Молодая
2	360	32	0,09	0,008	39,5	48,4	12,1	0,52	0,86	Зрелая
3	150	16	0,11	0,016	46,1	45,7	8,2	0,48	0,79	Зрелая
4	420	1877	4,47	1,753	55,9	40,7	3,4	0,22	0,34	Молодая
5	280	8	0,03	0,002	40,7	48,4	10,9	0,54	0,89	Зрелая
6	400	208	0,52	0,192	35,4	55,7	8,9	0,33	0,45	Молодая
7	150	43	0,29	0,124	38,2	50,1	11,7	0,39	0,70	Зрелая
8	400	304	0,76	0,393	40,6	42,4	17	0,30	0,41	Молодая
9	200	36	0,18	0,085	35,4	57,1	7,5	0,41	0,73	Зрелая

Примечание. S, N, M — площадь, численность, плотность ценопопуляций; I_v — индекс восстановления; Δ и ω — индексы возрастной и эффективности.

В составе луговых фитоценозов на опушках леса при относительно низкой сомкнутости травостоя наблюдается выраженное накопление в возрастных спектрах молодых ЦП1, ЦП4 растений прегенеративного периода (77,4—82,7%). Интенсивное возобновление *N. tridentata*, характеризующееся максимальными значениями I_v , при высокой приживаемости молодых особей в отсутствие выраженного угнетения со стороны сопутствующих видов обуславливает максимальное повышение плотности ЦП1, ЦП4.

Заключение

Для *N. tridentata* в целом характерны средний уровень пластичности и высокая изменчивость морфологических признаков при изменении условий произрастания. Наиболее благоприятными для реализации ростовых потенциалов вида являются условия ненарушенных луговых фитоценозов, на выпасаемых лугах наблюдается снижение жизнеспособности ЦП. Вегетативное размножение не вносит существенного вклада в самоподдержание и формирование возрастной структуры ЦП вида. В роли основных внешних факторов выступают степень антропогенной нагрузки и наличие фитоценологических конкурентов. В составе ненарушенных лугов с плотным травостоем для *N. tridentata* характерно формирование выражено правосторонних возрастных спектров, слабое семенное возобновление ЦП с низкой плотностью особей. В фитоценозах с разреженным растительным покровом увеличивается доля особей прегенеративного периода; показатели эффективности семенного возобновления и плотности ЦП возрастают, максимальных значений достигая в отсутствие антропогенной нагрузки.

Таким образом, при произрастании в условиях Центрального Кавказа *N. tridentata* обладает SR-стратегией жизни: интенсификация процессов роста и длительное сохранение подчиненного положения в фитоценозах с высоким уровнем межвидовой конкуренции (фитоценологическая патиентность); интенсивное возобновление ЦП, способность захватывать незанятые микроучастки территории с повышением средовлияния в условиях пониженного уровня межвидовой конкуренции (эксплерентность).

Организменные реакции *N. tridentata* на антропогенную нагрузку, выражающиеся в снижении ростовых параметров растений, являются отрицательными. В то же время на популяционном уровне реакция вида на выпас скота (и сопутствующее снижение межвидовой конкуренции), проявляющаяся в увеличении доли прегенеративных особей, эффективности семенного возобновления и плотности ЦП, может быть оценена как положительная. Соответственно основной причиной редкости вида в регионе, вероятно, является не антропогенное воздействие, а природная локальность ЦП. В связи с этим при включении *N. tridentata* в новое издание региональной Красной книги рекомендуем присвоение категории «редкий вид».

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)».

Список использованной литературы

1. Вахрамеева М. Г. Онтогенез и динамика популяций *Dactylorhiza fuchsii* (Orchidaceae) // Ботанический журнал. 2006. Т. 91, № 11. С. 1683—1695.
2. Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3—7.
3. Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола : Гос. Комитет РФ по высшему образованию, 1995. 224 с.
4. Зайцев Г. Н. Математика в экспериментальной биологии. М. : Наука, 1990. 296 с.
5. Злобин Ю. А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Ботанический журнал. 1989. Т. 74, № 6. С. 769—781.
6. Ишбирдин А. Р., Ишмуратова М. М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценоотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии : материалы VII Всерос. популяционного семинара. Сыктывкар, 2004. С. 113—120.
7. 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.
8. Красная книга Кабардино-Балкарской Республики. Нальчик : Печатный двор, 2018. 496 с.
9. Перебора Е. А. Особенности развития некоторых тубероидных орхидных в условиях Северо-Западного Кавказа // Экологический вестник Северного Кавказа. 2008. Т. 4, № 2. С. 106—124.
10. Перебора Е. А. Экология орхидных Северо-Западного Кавказа. Краснодар : КубГАУ, 2011. 441 с.
11. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Сер. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7—204.
12. Стецук Н. П. Основные механизмы устойчивости ценопопуляций некоторых видов орхидных Южного Приуралья // Вестник Оренбургского государственного университета. 2006. Т. 4. С. 93—96.
13. Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. 1975. Вып. 2. С. 7—34.
14. Шхагапсоев С. Х. Растительный покров Кабардино-Балкарии. Нальчик : Тетраграф, 2015. 350 с.
15. Favre-Godal Q., Gourguillon L., Lordel-Madeleine S., Gindro K., Choisy P. Orchids and their mycorrhizal fungi: an insufficiently explored relationship // *Mycorrhiza*. 2020. Vol. 30. P. 5—22. DOI: 10.1007/s00572-020-00934-2.
16. Fay M. F. Orchids conservation: how can we meet the challenges in the twenty-first century? // *Botanical Studies*. 2018. Vol. 59. Article number 16. DOI: 10.1186/s40529-018-0232-z.
17. Huda M. K., Wilcock C. C. Impact of floral traits on the reproductive success of epiphytic and terrestrial tropical orchids // *Oecologia*. 2008. Vol. 154. P. 731—741. DOI: 10.1007/s00442-007-0870-4.

Поступила в редакцию 12.05.2020

Чадаева Виктория Александровна, доктор биологических наук
Институт экологии горных территорий им. А. К. Темботова РАН
Российская Федерация, 360051, г. Нальчик, ул. И. Арманд, 37а
E-mail: v_chadayeva@mail.ru

Кярова Галина Анатольевна, научный сотрудник
Институт экологии горных территорий им. А. К. Темботова РАН
Российская Федерация, 360051, г. Нальчик, ул. И. Арманд, 37а
E-mail: gkiarova@mail.ru

UDC 581.55

V. A. Chadaeva

G. A. Kyarova

Population status and variation of the rare species *Neotinea tridentata* (Orchidaceae) under anthropogenic load conditions in the meadow phytocenoses of the Central Caucasus

The authors studied variation of morphological characters, ontogenetic structure and vitality of nine cenopopulations of *Neotinea tridentata* within the Kabardino-Balkar Republic in 2015—2019. The studies were conducted in the meadow plant communities under different conditions of anthropogenic load (grazing). The species presents medium phytocenotic plasticity of morphological characters ($I_p = 20—57\%$) and high variation of morphological characters (average value of CV_{x-cp} is 22,90%) under changeable conditions of growth. The intensification of growth processes in the individuals with the maximum increase of the cenopopulation vitality ($IVC = 1,06—1,16$) is observed in the composition of undisturbed meadows. The portion of generative individuals is 64—74,9% in ontogenetic spectra, the weak seed reproduction and the low density of cenopopulations (0,03—0,11 ind./m²) are registered. Under the intensification of the anthropogenic load, vitality of cenopopulations ($IVC = 0,83—0,96$) is decreased; the portion of virginal individuals in ontogenetic spectra (28,7—34,4%) and the density of individuals (0,18—0,76 ind./m²) are increased. The rate of the seed reproduction of cenopopulations, in which the density of individuals accounts for 4—5 ind./m², is high in the forest edge with low total projective cover.

Key words: *Neotinea tridentata*, cenopopulation, variation of characters, vitality, ontogenetic structure, life strategy.

Chadaeva Victoria Alexandrovna, Doctor of Biological Sciences
Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories of the Russian Academy of Science
Russian Federation, 360051, Nalchik, ul. I. Armand, 37a
E-mail: v_chadayeva@mail.ru

Kyarova Galina Anatolievna, Science Researcher
Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories of the Russian Academy of Science
Russian Federation, 360051, Nalchik, ul. I. Armand, 37a
E-mail: gkiarova@mail.ru

References

1. Vakhrameeva M. G. Ontogenez i dinamika populyatsii *Dactylorhiza Fuchsii* (Orchidaceae) [Ontogenesis and population dynamics of *Dactylorhiza Fuchsii* (Orchidaceae)]. *Botanicheskii zhurnal*, 2006, vol. 91, no. 11, pp. 1683—1695. (In Russian)
2. Zhivotovskii L. A. Ontogeneticheskie sostoyaniya, effektivnaya plotnost' i klassifikatsiya populyatsii [Ontogenetic states, effective density and classification of populations]. *Ekologiya*, 2001, no. 1, pp. 3—7. (In Russian)
3. Zhukova L. A. *Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rastenii* [Population life of meadow plants]. Ioshkar-Ola, Gos. Komitet RF po vysshemu obrazovaniyu Publ., 1995. 224 p. (In Russian)
4. Zaitsev G. N. *Matematika v eksperimental'noi biologii* [Mathematics in experimental biology]. Moscow, Nauka Publ., 1990. 296 p. (In Russian)
5. Zlobin Yu. A. Teoriya i praktika otsenki vitalitetnogo sostava tsenopopulyatsii rastenii [Theory and practice of assessing the vitality composition of plant cenopopulations]. *Botanicheskii zhurnal*, 1989, vol. 74, no. 6, pp. 769—781. (In Russian)

6. Ishbirdin A. R., Ishmuratova M. M. Adaptivnyi morfogenez i ekologo-tsenoticheskie strategii vyzhivaniya travyanistykh rastenii [Adaptive morphogenesis and ecological-cenotic strategies for the survival of herbaceous plants]. *Metody populyatsionnoi biologii: materialy VII Vseros. populyatsionnogo seminara* [Methods of population biology. Proceed. of the VII All-Russia seminar on population]. Syktyvkar, 2004, pp. 113—120. (In Russian)
7. Ishbirdin A. R., Ishmuratova M. M., Zhirnova T. V. Strategii zhizni tsenopopulyatsii *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. na territorii Bashkirskogo gosudarstvennogo zapovednika [Life strategies of the cenopopulation of *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. on the territory of the Bashkir State Reserve]. *Populyatsii v prostranstve i vremeni: materialy VIII Vseros. populyatsionnogo seminara* [Populations in space and time. Proceed. of the VIII All-Russia workshop on population]. Nizhnii Novgorod, 2005, pp. 85—98. (In Russian)
8. *Krasnaya kniga Kabardino-Balkarskoi Respubliki* [Red Data Book of the Kabardino-Balkarian Republic]. Nalchik, Pechatnyi dvor Publ., 2018. 496 p. (In Russian)
9. Perebora E. A. Osobennosti razvitiya nekotorykh tuberoidnykh orkhidnykh v usloviyakh Severo-Zapadnogo Kavkaza [Features of the development of some tuberoid orchids in the Northwest Caucasus]. *Ekologicheskii vestnik Severnogo Kavkaza — The North Caucasus Ecological Herald*, 2008, vol. 4, no. 2, pp. 106—124. (In Russian)
10. Perebora E. A. *Ekologiya orkhidnykh Severo-Zapadnogo Kavkaza* [Ecology of orchids of the Northwest Caucasus]. Krasnodar, KubGAU Publ., 2011. 441 p. (In Russian)
11. Rabotnov T. A. Zhiznennyi tsikl mnogoletnikh travyanistykh rastenii v lugovykh tsenozakh [The life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses]. *Trudy BIN AN SSSR. Ser. Geobotanika*, 1950, is. 6, pp. 7—204. (In Russian)
12. Stetsuk N. P. Osnovnye mekhanizmy ustoichivosti tsenopopulyatsii nekotorykh vidov orkhidnykh Yuzhnogo Priural'ya [The main stability mechanisms of some orchid species cenopopulations in the Southern Urals]. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta — Vestnik of the Orenburg State University*, 2006, vol. 4, pp. 93—96. (In Russian)
13. Uranov A. A. Vozrastnoi spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov [The age range of phitopopulations as a function of time and energy wave processes]. *Nauchnye doklady vysshei shkoly. Biologicheskie nauki* [Scientific reports of the higher school. Biological sciences], 1975, is. 2, pp. 7—34. (In Russian)
14. Shkhagapsoev S. Kh. *Rastitel'nyi pokrov Kabardino-Balkarii* [Vegetation cover of Kabardino-Balkaria]. Nalchik, Tetragraf Publ., 2015. 350 p. (In Russian)
15. Favre-Godal Q., Gourguillon L., Lordel-Madeleine S., Gindro K., Choisy P. Orchids and their mycorrhizal fungi: an insufficiently explored relationship. *Micorrhiza*, 2020, vol. 30, pp. 5—22. DOI: 10.1007/s00572-020-00934-2.
16. Fay M. F. Orchids conservation: how can we meet the challenges in the twenty-first century? *Botanical Studies*, 2018, vol. 59. Article number 16. DOI: 10.1186/s40529-018-0232-z.
17. Huda M. K., Wilcock C. C. Impact of floral traits on the reproductive success of epiphytic and terrestrial tropical orchids. *Oecologia*, 2008, vol. 154, pp. 731—741. DOI: 10.1007/s00442-007-0870-4.