DOI: 10.31862/2500-2961-2020-10-4-411-428

#### В.А. Чадаева, Г.А. Кярова

Институт экологии горных территорий имени А.К. Темботова Российской академии наук, 360051 г. Нальчик, Российская Федерация

## Состояние ценопопуляций Platanthera chlorantha (Custer) Rchb. (Orchidaceae) в условиях антропогенной нагрузки на лесные и луговые фитоценозы Центрального Кавказа

В 2015–2019 гг. на территории Кабардино-Балкарской Республики изучены изменчивость морфологических признаков особей, возрастная структура и жизненность 10 ценопопуляций Platanthera chlorantha (Custer) Rchb. Исследования проведены в лесных и луговых фитоценозах при разном режиме антропогенной нагрузки (выпас скота, рекреация). Для вида характерен средний уровень фитоценотической пластичности (42-63%) и высокая внутривидовая изменчивость (в среднем 26,09%) морфологических признаков при изменении условий произрастания. В составе ненарушенных лугов и редколесий наблюдается интенсификация ростовых процессов особей с повышением жизненности ценопопуляций (индекс жизненности ценопопуляций 1,06-1,22). Усиление антропогенного воздействия и низкая инсоляция приводят к снижению жизненности ценопопуляций. Слабое возобновление и низкая плотность особей  $(0,04-0,52 \text{ шт./m}^2)$  отмечены на лугах с высоким проективным покрытием травостоя и в лесах при низкой инсоляции или под влиянием вытаптывания. В возрастных спектрах таких ценопопуляций возрастает доля генеративных особей (37,4–73,5%). При произрастании вида в составе редколесий без признаков высокой антропогенной нагрузки повышаются показатели эффективности семенного возобновления (индекс восстановления 0,48-1,78) и плотности особей (1,27-5,41 шт./м<sup>2</sup>).

Изучение и сохранение

биологического

**Ключевые слова:** *Platanthera chlorantha*, ценопопуляция, изменчивость признаков, виталитет, возрастная структура ценопопуляции

**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)».

ССЫЛКА НА СТАТЬЮ: Чадаева В.А., Кярова Г.А. Состояние ценопопуляций *Platanthera chlorantha* (Custer) Rchb. (Orchidaceae) в условиях антропогенной нагрузки на лесные и луговые фитоценозы Центрального Кавказа // Социально-экологические технологии. 2020. Т. 10. № 4. С. 411–428. DOI: 10.31862/2500-2961-2020-10-4-411-428

Original research

DOI: 10.31862/2500-2961-2020-10-4-411-428

## V.A. Chadaeva, G.A. Kyarova

Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories, Russian Academy of Science, Nalchik, 360051, Russian Federation

Population Status of *Platanthera chlorantha* (Custer) Rchb. (Orchidaceae) under anthropogenic load conditions in the forest and meadow phytocenoses of the Central Caucasus

Variation of morphological characters, ontogenetic structure and vitality of 10 cenopopulations of *Platanthera chlorantha* (Custer) Rchb. Were studied in Kabardino-Balkar Republic during 2015–2019. The studies were conducted in the forest and meadow plant communities under different conditions of anthropogenic load (grazing, recreation). The species presents medium phytocenotic plasticity of morphological characters (phytocenotic plasticity index 42–63%)

and high variation of morphological characters (average value of interpopulation variability of the traitsis 26.09%) under changeable conditions of growth. The intensification of growth processes in the individuals with the maximum increase of the cenopopulation vitality (vitality index of cenopopulations 1.06–1.22) is observed in the composition of undisturbed meadows and irregular forests. Under the intensification of the anthropogenic load and low insolation in forest, vitality of cenopopulations, the seed reproduction and the density of individuals (0.09–0.52 ind./m²) decrease. Within the meadow with high total projective cover weak seed reproduction and the low density of cenopopulations (0.04–0.07 ind./m²) are registered also. The portion of generative individuals in ontogenetic spectra of such cenopopulations is 37.4–73.5%. The seed reproduction (recovery index 0.48–1.78) and the density of individuals (1.27–5.41 ind./m²) increase within the undisturbed irregular forests.

**Key words:** *Platanthera chlorantha*, cenopopulation, variation of characters, vitality, ontogenetic structure of cenopopulation

**Acknowledgements.** The studies were conducted within the framework of the State assignment № 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)".

CITATION: Chadaeva V.A., Kyarova G.A. Population Status of *Platanthera chlorantha* (Custer) Rchb. (Orchidaceae) under anthropogenic load conditions in the forest and meadow phytocenoses of the Central Caucasus. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2020. Vol. 10. No. 4. Pp. 411–428. (In Russ.) DOI: 10.31862/2500-2961-2020-10-4-411-428

### Введение

Выявление организменно-популяционных адаптаций к существующим эколого-ценотическим условиям на основе изучения изменчивости морфологических признаков особей, жизненности и возрастной структуры ценопопуляций редких видов растений позволяет дать оценку и спрогнозировать направления изменений современного состояния популяций под воздействием природных и антропогенных факторов. Одними из наиболее уязвимых растений мировой флоры являются представители семейства Orchidaceae Juss, природная редкость которых обусловлена специфическими особенностями биологии, чувствительностью к изменениям условий среды и узкой экологической валентностью [Вахрамеева, 2006; Стецук, 2006; Huda, Wilcock, 2008; Перебора, 2011; Fay, 2018; Favre-Godal et al., 2020 и др.]. Кроме того, виды орхидных повсеместно

подвержены заготовке подземных органов, сбору коллекционерами, обрыванию на букеты, а также нарушению мест произрастания.

Уязвимым видом семейства Orchidaceae Juss природной флоры Кабардино-Балкарской Республики является любка зеленоцветковая *Platanthera chlorantha* (Custer) Rchb. (рис. 1), занесенная в региональное издание Красной книги как редкий вид с естественной малой численностью [Красная..., 2018]. Это многолетнее растение с веретеновидными тубероидами, произрастающее в лесах, на опушках, сырых лугах на высоте 700–2500 м над уровнем моря [Шхагапсоев, 2015]. При этом местообитания *P. chlorantha* нередко подвержены рубке деревьев, выпасу скота, в том числе в лесных массивах, и вытаптыванию при рекреации. Отмечены также случаи заготовки подземных органов растений как лекарственного сырья.



**Рис. 1.** Platanthera chlorantha в сосновом лесу ущелья Юсеньги

Fig. 1. Platanthera chlorantha in the pine forest of the Yusengi gorge

Цель данной работы — изучить адаптивные реакции *P. chlorantha* на воздействие антропогенных факторов при произрастании на Центральном Кавказе (в границах Кабардино-Балкарской Республики). Задачи исследования: изучить изменчивость морфологических признаков особей, жизненность и возрастную структуру ценопопуляций *P. chlorantha* при разном режиме антропогенной нагрузки на растительный покров лесных и луговых фитоценозов.

#### Материалы и методы

Исследования проведены в лесных и луговых фитоценозах Кабардино-Балкарской Республики (центральная часть северного макросклона Большого Кавказа) в диапазоне высот 1300–2150 м над уровнем моря в долинах рек Баксан, Малка и в окрестностях оз. Гижгит (Былымская аридная котловина).

В период 2015–2019 гг. изучены 10 ценопопуляций вида на склонах крутизной 0–15° (табл. 1): ненарушенное сосновое и березовое редколесье с низкой сомкнутостью крон деревьев главных пород и развитым травяным покровом (ценопопуляция 1 (ЦП1) – окрестности сел. Терскол, ценопопуляция 4 (ЦП4) – окрестности гостиницы Иткол, ценопопуляция 6 (ЦП6) – окрестности сел. Эльбрус); ненарушенный сосновый лес с сомкнутостью крон 0,7–0,8 и общим проективным покрытием травостоя не более 10% (ценопопуляция 3 (ЦП3) – ущелье Юсеньги, ценопопуляция 5 (ЦП5) – окрестности сел. Тегенекли, ценопопуляция 8 (ЦП8) – ущелье Адыр-Су); вытаптываемое сосновое редколесье (ценопопуляция 2 (ЦП2) – окрестности поляны Чегет, ценопопуляция 7 (ЦП7) – ущелье Адыл-Су); ненарушенные луговые фитоценозы (ценопопуляция 9 (ЦП9) и ценопопуляция 10 (ЦП10) – окрестности оз. Гижгит и верховья р. Малка).

Возрастные состояния *Platanthera chlorantha* выделены на основе морфологических признаков надземных органов растений (без выкапывания особей) по общепринятой методике [Работнов, 1950; Уранов, 1975].

Возрастные спектры и демографические параметры ценопопуляций изучали на учетных площадках (20 квадратов по 1  $\rm m^2$  в каждой ценопопуляции).

Онтогенетическую структуру ценопопуляции анализировали по критерию « $\Delta-\omega$ » [Животовский, 2001] с использованием индекса восстановления  $I_{\rm s}$  [Жукова, 1995].

Оценка жизненности ценопопуляции дана с вычислением индекса IVC [Ишбирдин, Ишмуратова, 2004]. Для определения виталитета ценопопуляции и изменчивости признаков растений анализировали 11 морфологических параметров 30 средневозрастных генеративных особей в каждой ценопопуляции: 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 признаков растений использовали фитоценотическую пластичность ( $I_p$ ), индивидуальную ( $CV_{\rm cp}$ , %) и внутривидовую изменчивость ( $CV_{x-{\rm cp}}$ , %) [Злобин, 1989; Ишбирдин, Ишмуратова, Жирнова, 2005]. Уровни варьирования

Таблица 1

## Характеристика фитоценозов с произрастанием Platanthera chlorantha [Characteristics of plant communities with Platanthera chlorantha]

Ценопопуляции [Cenopopulations]	Фитоценозы, нарушение [Plant communities, disturbance]	Высота над ур. м., м [Altitude a.s.l., m]	Проективное покрытие травостоя, % [Total plant projective cover, %]	Сомкнутость крон [Crown density]	Высота травостоя, см [Height plant, cm]
1	Ненарушенное березовое редколесье [Undisturbed irregular birch forest]	2150	60	0,3	20
2	Вытаптываемое сосновое редколесье [Trampled irregular pine forest]	2070	30	0,2	15
3	Ненарушенный сосновый лес [Undisturbed pine forest]	1850	5	0,8	5
4	Ненарушенное сосновое редколесье [Undisturbed irregular pine forest]	2050	40	0,3	15
5	Ненарушенный сосновый лес [Undisturbed pine forest]	1800	3	0,7	10
6	Ненарушенное сосновое редколесье [Undisturbed irregular pine forest]	1750	45	0,3	15
7	Вытаптываемое сосновое редколесье [Trampled irregular pine forest]	1750	50	0,2	15
8	Ненарушенный сосновый лес [Undisturbed pine forest]	2150	3	0,8	5
9	Ненарушенный остепненный луг [Undisturbed stepped meadow]	1300	100	0,0	30
10	Ненарушенный субальпийский луг [Undisturbed subalpine meadow]	1800	100	0,0	30

приняты по Г.Н. Зайцеву [Зайцев, 1990]: CV > 20% — высокий; CV < 10% — низкий; CV = 11-20% — средний. Первичный материал обработан с использованием пакетов программ Statistica 10, EXCEL.

#### Результаты и обсуждение

 $Platanthera\ chlorantha\$ обладает средним уровнем фитоценотической пластичности признаков ( $I_p$  в среднем 0,52%), отражающей изменение средних значений морфологических параметров в разных условиях произрастания (табл. 2).

Общая индивидуальная изменчивость признаков вида, характеризующая морфологическую гетерогенность ценопопуляции, имеет низкий и средний уровни варьирования (табл. 3). Межпопуляционная изменчивость, определяющая габитуальные отличия растений разных ценопопуляций, напротив, в основном имеет высокий уровень ( $CV_{x-cp}$  в среднем 26,09%). При этом наиболее изменчивый параметр, как и в предыдущем случае, — число цветков в соцветии, что, вероятно, является характерной биологической особенностью  $P.\ chlorantha$ . Соотношение значений ( $CV_{cp} < CV_{x-cp}$ ) морфологических признаков также свидетельствует об их высокой вариабельности в разных условиях произрастания, соответственно биометрических параметры 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 ценопопуляций: ЦП9 (*IVC* 1,22) — ЦП10 (1,19) — ЦП4 (1,12) — ЦП6 (1,08) — ЦП1 (1,06) — ЦП8 (0,92) — ЦП3 (0,88) — ЦП5 (0,85) — ЦП2 (0,80) — ЦП7 (0,77).

Оптимальные для роста и развития *P. chlorantha* условия складываются в ненарушенных луговых фитоценозах (ЦП9 и ЦП10, *IVC* 1,19–1,22). Благоприятными для реализации ростовых потенций вида являются также условия хорошо освещенных изреженных лесов без признаков высокой пастбищной и рекреационной нагрузки (ЦП1, ЦП4, ЦП6, *IVC* 1,06–1,12). Низкая инсоляция в нижнем ярусе ненарушенных лесов с высокой сомкнутостью крон, вероятно, способствует снижению параметров роста растений в ЦП3, ЦП5, ЦП8 (*IVC* 0,85–0,92). Однако к максимальному угнетению роста и развития особей приводят перевыпас скота и вытаптывание при рекреации в ЦП2 и ЦП7, произрастающих в нарушенном сосновом редколесье (*IVC* 0,77–0,80).

Результаты однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) подтверждают, что средние значения всех анализируемых морфологических

ISSN 2500-2961

## Таблица 2

## Фитоценотическая пластичность морфологических признаков *Platanthera chlorantha* [Phytocenotic plasticity of *Platanthera chlorantha* morphological features]

	Средние значения морфологических признаков [Average values of morphological features]									
Ценопопуляции [Cenopopulations]	Высота побега, см [Height of the shoot, cm]	Диаметр основания побега, см [Diameter of base of the shoot, cm]	Длина листа, см [Length of the leaves, cm]	Ширина листа, см [Width of the leaves, cm]	Высота соцветия, см [Height of the inflorescence, cm]	Диаметр соцветия, см [Diameter of the inflorescence, cm]	Диаметр цветоноса, см [Diameter of the peduncle, cm]	Число цветков в соцветии, шт. [Number of flowers in the inflores- cence, pcs.]		
1	$37,97 \pm 2,61$	$0,46 \pm 0,04$	$14,68 \pm 1,38$	$4,96 \pm 0,46$	$14,19\pm1,14$	$4,\!85\pm0,\!48$	$0,39 \pm 0,04$	$18,27 \pm 3,44$		
2	$21,07 \pm 2,99$	$0,32 \pm 0,03$	$8,66 \pm 1,18$	$3,35 \pm 0,26$	$8,67 \pm 1,38$	$3,48 \pm 0,27$	$0,\!27 \pm 0,\!02$	$9,70 \pm 1,58$		
3	$29,95 \pm 3,73$	$0,38 \pm 0,03$	$10,78 \pm 1,97$	$4,02 \pm 0,32$	$10,62 \pm 1,94$	$3,95 \pm 0,43$	$0,33 \pm 0,03$	$11,77 \pm 2,36$		
4	$42,35 \pm 2,81$	$0,50 \pm 0,04$	$16,36 \pm 1,99$	$5,26 \pm 0,40$	$15,40 \pm 1,08$	$5,12 \pm 0,38$	$0,44 \pm 0,04$	$22,97 \pm 3,64$		
5	$26,06 \pm 3,20$	$0,36 \pm 0,03$	$10,38 \pm 1,34$	$3,80 \pm 0,28$	$10,13 \pm 1,66$	$3,75 \pm 0,34$	$0,31 \pm 0,03$	$11,87 \pm 2,00$		
6	$40,46 \pm 2,73$	$0,44 \pm 0,04$	$14,36 \pm 1,94$	$4,76 \pm 0,38$	$14,66 \pm 1,06$	$4,83 \pm 0,37$	$0,\!40 \pm 0,\!04$	$19,70 \pm 3,51$		
7	$18,00 \pm 3,03$	$0,27 \pm 0,03$	$8,10 \pm 1,12$	$3,06 \pm 0,28$	$8,11 \pm 1,30$	$3,12 \pm 0,27$	$0,24 \pm 0,02$	$9,93 \pm 1,31$		
8	$32,47 \pm 3,86$	$0,41 \pm 0,03$	$12,72 \pm 1,83$	$4,40 \pm 0,31$	$12,82 \pm 1,93$	$4,41 \pm 0,41$	$0,35 \pm 0,03$	$13,20 \pm 2,09$		
9	$47,30 \pm 3,52$	$0,50 \pm 0,04$	$20,44 \pm 2,71$	$5,63 \pm 0,55$	$16,42 \pm 1,44$	$5,36 \pm 0,39$	$0,45 \pm 0,04$	$26,27 \pm 4,30$		
10	$46,14 \pm 3,35$	$0,48 \pm 0,05$	$19,48 \pm 2,43$	$5,25 \pm 0,65$	$15,33 \pm 1,23$	$5,09 \pm 0,36$	$0,44 \pm 0,04$	$24,00 \pm 3,72$		
Показатель фито- ценотической пластичности признака [Phytocenotic plasticity index]	0,62	0,46	0,60	0,46	0,51	0,42	0,47	0,63		

## Коэффициенты изменчивости морфопризнаков *Platanthera chlorantha* [Variability coefficients of *Platanthera chlorantha* morphological features]

	Коэффициенты изменчивости морфологических признаков $CV$ , % [Variability coefficients of morphological features $CV$ , %]									
Ценопопуляции [Cenopopulations]	Высота побега, см [Height of the shoot, cm]	Диаметр основания побега, см [Diameter of base of the shoot, cm]	Длина листа, см [Length of the leaves, cm]	Ширина листа, см [Width of the leaves, cm]	Высота соцветия, см [Height of the inflorescence, cm]	Диаметр соцветия, см [Diameter of the inflorescence, cm]	Диаметр цветоноса, см [Diameter of the peduncle, cm]	Число цветков в соцветии, шт. [Number of flowers in the inflores- cence, pcs.]		
1	6,88	8,57	9,39	9,32	8,02	9,87	9,57	18,85		
2	14,18	8,73	13,61	7,66	15,93	7,82	9,03	16,28		
3	12,47	7,52	18,23	8,09	18,26	11,00	9,51	20,05		
4	6,63	8,02	12,14	7,57	7,00	7,35	10,14	15,86		
5	12,29	6,96	12,92	7,30	16,40	9,16	9,88	16,82		
6	6,76	9,51	13,50	7,96	7,26	7,69	11,20	17,84		
7	16,81	9,42	13,79	9,04	16,02	8,56	8,48	13,20		
8	11,89	7,35	14,35	7,03	15,03	9,38	8,10	15,84		
9	7,43	8,68	13,26	9,77	8,79	7,26	9,77	16,40		
10	7,25	9,52	12,48	12,45	8,04	7,14	10,19	15,51		

## Окончание табл. 3

	Коэффициенты изменчивости морфологических признаков $CV$ , % [Variability coefficients of morphological features $CV$ , %]								
Ценопопуляции [Cenopopulations]	Высота побега, см [Height of the shoot, cm]	Диаметр основания побега, см [Diameter of base of the shoot, cm]	Длина листа, см [Length of the leaves, cm]	Ширина листа, см [Width of the leaves, cm]	Высота соцветия, см [Height of the inflorescence, cm]	Диаметр соцветия, см [Diameter of the inflorescence, cm]	Диаметр цветоноса, см [Diameter of the peduncle, cm]	Число цветков в соцветии, шт. [Number of flowers in the inflores- cence, pcs.]	
Внутрипопуля- ционная изменчивость признаков, % [Individual variability of the traits, %]	10,26	8,43	13,37	8,62	12,08	8,52	9,59	16,67	
Межпопуля- ционная (внутривидовая) изменчивость признаков, % [Interpopulation variability of the traits, %]	30,11	19,87	32,76	20,67	25,40	18,77	21,69	39,42	

параметров растений достоверно отличаются в ценопопуляциях четырех независимых групп (ЦП1, ЦП4, ЦП6; ЦП2, ЦП7; ЦП3, ЦП5, ЦП8; ЦП9, ЦП10) (табл. 4).

Таблица 4

Результаты однофакторного дисперсионного анализа морфологических признаков Platanthera chlorantha четырех независимых групп ценопопуляций [Results of One-Way Analysis of Variation of Platanthera chlorantha morphological features for four independent groups of cenopopulations]

Параметры [Morphological features]	Критерий Фишера [Fisher criterion]	Вероятность нулевой гипотезы [Probability of null hypothesis]
Высота побега, см [Height of the shoot, cm]	51,28	0,0001
Диаметр основания побега, см [Diameter of shoot base, cm]	22,24	0,0012
Длина листа, см [Length of the leaves, cm]	52,29	0,0001
Ширина листа, см [Width of the leaves, cm]	29,97	0,0005
Высота соцветия, см [Height of the inflorescence, cm]	27,40	0,0007
Диаметр соцветия, см [Diameter of the inflorescence, cm]	26,28	0,0008
Диаметр цветоноса, см [Diameter of the peduncle, cm]	34,56	0,0004
Число цветков в соцветии, шт. [Number of flowers, pcs]	43,24	0,0002

Примечание. Независимые группы (выделены по уровню индекса жизненности ценопопуляции): 1) ЦП1, ЦП4, ЦП6; 2) ЦП2, ЦП7; 3) ЦП3, ЦП5, ЦП8; 4) ЦП9, ЦП10. Выделенные полужирным значения достоверны при уровне значимости p < 0.05.

[Note. Independent groups (identified by the level of the vitality index of the cenopopulation):
1) cenopopulations 1, 4, 6; 2) cenopopulations 2, 7; 3) cenopopulations 3, 5, 8;
4) cenopopulations 9, 10.

Values highlighted in bold are reliable at a significance level of p < 0.05.]

Кроме того, согласно результатам попарного апостериорного сравнения средних значений морфологических признаков по критерию Фишера (Fisher LSD), все четыре группы (группа 1 — ЦП1, ЦП4, ЦП6; группа 2 — ЦП2, ЦП7; группа 3 — ЦП3, ЦП5, ЦП8; группа 4 — ЦП9, ЦП10) попарно отличаются друг от друга (p < 0.05) (табл. 5).

Таблица 5

# Результаты расчета критерия Фишера (Fisher LSD) при попарном апостериорном сравнении четырех групп ценопопуляций [Results of Fisher LSD Test in pairwise posteriori comparison of four independent groups of cenopopulations]

Группы ценопопуляций [Groups of cenopopulations]	M = 40,26	M = 19,53	M = 29,49	M = 46,72
1 (ЦП1, ЦП4, ЦП6) [1 (cenopopulations 1, 4, 6)]	_	0,000088	0,001678	0,027576
2 (ЦП2, ЦП7) [2 (cenopopulations 2, 7)]	0,000088	_	0,004283	0,000032
3 (ЦП3, ЦП5, ЦП8) [3 (cenopopulations 3, 5, 8)]	0,001678	0,000002	_	0,000249
4 (ЦП9, ЦП10) [4 (cenopopulations 9, 10)]	0,027576	0,000032	0,000249	_

*Примечание.* Группы ценопопуляций выделены по уровню индекса жизненности ценопопуляции. M — значение среднего статистического группы. Выделенные полужирным значения достоверны при уровне значимости p < 0.05.

[Note. Independent groups identified by the level of the vitality index of the cenopopulation. M – average values for groups. Values highlighted in bold are reliable at a significance level of p < 0.05.]

Таким образом, положительное влияние на рост и развитие *Platanthera chlorantha* как светолюбивого вида [Перебора, 2008] оказывает высокий уровень инсоляции, характерный для изреженных лесов и луговых экосистем (ЦП1, ЦП4, ЦП6 и ЦП9, ЦП10). Механические повреждения надземных органов, нарушение минерального питания растений при вытаптывании и переуплотнении почв, сопровождающие перевыпас скота и интенсивную рекреационную нагрузку, приводят к выраженному снижению средних значений всех исследуемых морфологических признаков особей (ЦП2, ЦП7).

В большом жизненном цикле *P. chlorantha*, согласно ранее проведенным исследованиям онтогенеза вида [Вахрамеева, Загульский, 1995], 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. Для вида отмечены редкие случаи вегетативного размножения в генеративном периоде с образованием виргинильной дочерней особи, что определяет преимущественно семенной способ

возобновления ценопопуляции, характерный для тубероидных орхидных [Перебора, 2008].

Базовый (характерный) возрастной спектр *Platanthera chlorantha*, позволяющий выделить общие закономерности, повторяющиеся в возрастной структуре отдельных ценопопуляций, нормальный, с пиком на генеративной группе (43,17%) и повышающейся долей особей в каждой последующей возрастной группе прегенеративного периода: 8,55% ювенильных, 17,9% имматурных, 30,38% виргинильных растений (рис. 2). Соответственно, для *P. chlorantha* в целом характерно стабильное семенное возобновление при наличии собственных источников семян.

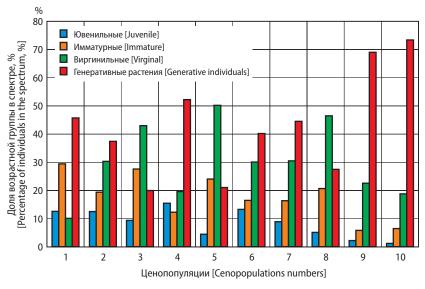


Рис. 2. Возрастные спектры ценопопуляций Platanthera chlorantha

Fig. 2. Ontogenetic spectra of *Platanthera chlorantha* cenopopulations

Особенности возрастной структуры отдельных ценопопуляций вида во многом определяются наличием фитоценотических конкурентов (луговые сообщества), степенью антропогенной нагрузки, уровнем инсоляции в лесных фитоценозах, косвенным показателем которого является сомкнутость крон древостоя. В осветленных изреженных сосновых и березовых лесах при распространении в нижних ярусах луговой растительности частные возрастные спектры зрелых ЦП1, ЦП4 и переходной ЦП6 приближены к базовому с высокой долей генеративных

Таблица 6

## Демографические показатели ценопопуляций Platanthera chlorantha [Demographic indicators of *Platanthera chlorantha* cenopopulations]

Ценопопуляции [Cenopopulations]	Плошадь ценопопуляции, м² [Area of cenopopulations, m²]	Численность ценопопуляций, шт. [Amount of cenopopulations, ind.]	Плотность ценопопуляции, шт./м² [Density of cenopopulations, ind./m²]	Индекс восстановления [Index of renewal]	Доля генеративных особей, % [Percentage of generative individuals, %]			Индекс возрастности [Indix of age] Индекс эффективности [Indices of efficiency]		Тип ценопопуляции Type of cenopopulation]
	I of	η of c	пен	Ин,	g1	g2	g3	Иг	Ину П	T [Ty
1	600	1944	3,24	1,037	22,4	58,7	18,9	0,44	0,73	Зрелая [Mature]
2	1200	624	0,52	0,192	25,7	63,2	11,1	0,35	0,61	Молодая [Young]
3	900	54	0,06	0,031	55,8	38,7	5,5	0,16	0,38	Молодая [Young]
4	460	2488	5,41	1,783	29,5	52,5	18	0,47	0,80	Зрелая [Mature]
5	860	129	0,15	0,068	48,4	31,3	20,3	0,17	0,42	Молодая [Young]
6	1300	1651	1,27	0,481	28,9	48,7	22,4	0,37	0,65	Переходная [Near mature]
7	900	396	0,44	0,188	30,3	52,3	17,4	0,44	0,71	Зрелая [Mature]
8	800	72	0,09	0,034	48,5	40,4	11,1	0,25	0,53	Молодая [Young]
9	900	36	0,04	0,001	12,3	63,9	23,8	0,53	0,85	Зрелая [Mature]
10	400	28	0,07	0,002	16,1	57,7	26,2	0,56	0,89	Стареющая [Aging]

Изучение и сохранение биологического

(40,2-52,3%) и ювенильных (12,5-15,6%) растений, что свидетельствует о стабильном семенном возобновлении (индекс восстановления 0,48-1,78) и обеспечивает максимальные показатели плотности особей (см. рис. 2, табл. 6).

С возрастанием антропогенной нагрузки на растительный покров возрастные спектры ЦП2, ЦП7 остаются нормальными при некотором накоплении доли виргинильных особей (30%), однако эффективность семенного возобновления (индекс восстановления 0,19) и плотность растений  $(0,44-0,52 \text{ шт./m}^2)$  уменьшаются.

В составе ненарушенных лесных фитоценозов с сомкнутой кроной плотность особей в молодых ценопопуляцих (ЦП3, ЦП5, ЦП8) еще ниже (всего  $0.06-0.15~\rm mt./m^2$ ), как и доля генеративных (20-27.5%) и ювенильных (4.4-9.5%) растений в возрастных спектрах. Накопление виргинильных особей (42.9-50.3%), вероятно, связано с низкими темпами развития молодых растений на ресурсо- и энергозатратном этапе формирования генеративных органов в неблагоприятных условиях освещения.

На ненарушенных лугах с высокой сомкнутостью травостоя в возрастных спектрах зрелой ЦП9 и стареющей ЦП10 отмечена максимальная доля особей генеративного периода (69,2–73,5%) при минимальных показателях эффективности семенного возобновления и плотности растений, что, вероятно, обусловлено угнетением молодых особей *Platanthera chlorantha* со стороны растений сопутствующих видов – доминантов растительного покрова (*Festuca varia* Haenke, *Bromopsis variegata* (M. Bieb.) Holub, *Helictotrichon pubescens* (Huds.) Pilg., *Koeleria macrantha* (Ledeb.)).

#### Заключение

Для Platanthera chlorantha в целом характерен средний уровень пластичности (42–63%) и высокая изменчивость морфологических признаков особей (в среднем 26,09%) при изменении условий произрастания, что свидетельствует о высоком адаптивном потенциале вида при произрастании в составе луговых и лесных экосистем Центрального Кавказа. Наиболее благоприятными для роста и развития растений являются условия ненарушенных луговых фитоценозов и редколесий с высоким уровнем инсоляции. При интенсивной антропогенной нагрузке (рекреация, перевыпас скота) и низкой освещенности в нижних ярусах леса происходит снижение жизненности ценопопуляции: значения индекса жизненности ценопопуляции уменьшаются от 1,06–1,22 в ненарушенных хорошо освещенных местообитаниях до 0,85–0,92 в затененных и до 0,77–0,80 – в нарушенных лесах.

В составе ненарушенных лугов с сомкнутым травостоем для *Platanthera chlorantha* характерно слабое семенное возобновление и выраженное старение ценопопуляции с минимальной плотностью особей (всего 0,04–0,07 шт./м²). При слабой инсоляции в лесных фитоценозах, напротив, возрастает доля растений прегенеративного периода (72,5–80%), однако плотность особей остается низкой (0,06–0,15 шт./м²). Наиболее благоприятные условия для семенного возобновления ценопопуляций складываются при произрастании вида в составе редколесий без признаков высокой антропогенной нагрузки (плотность особей 1,27–5,41 шт./м², индекс восстановления ценопопуляций 0,48–1,78).

Таким образом, реакция *P. chlorantha* на организменно-популяционном уровне на вытаптывание при рекреации и выпас скота в лесных массивах проявляется в снижении виталитета ценопопуляций и менее выраженном угнетении процессов возобновления. В то же время антропогенные факторы, приводящие к осветлению лесов, создают благоприятные условия для роста, размножения особей и самоподдержания ценопопуляций *P. chlorantha*. Основной причиной редкости вида в Кабардино-Балкарской Республике, вероятно, является узколокальность произрастания популяций, а мерой охраны, в первую очередь, является недопущение сбора растений на букеты, заготовки подземных органов в качестве лекарственного сырья, а также выпаса скота в лесных массивах.

Библиографический список / References

Вахрамеева М.Г. Онтогенез и динамика популяций *Dactylorhiza Fuchsii* (Orchidaceae) // Ботанический журнал. 2006. Т. 91. № 11. С. 1683–1695. [Vakhrameeva M.G. Ontogenesis and populations dynamics of *Dactylorhiza Fuchsii* (Orchidaceae). *Botanicheskii zhurnal*. 2006. Vol. 91. No. 11. Pp. 1683–1695. (In Russ.)]

Вахрамеева М.Г., Загульский М.Н. Любка зеленоцветная // Биологическая флора Московской области. 1995. Вып. 11. С. 117–131. [Vakhrameeva M.G., Zaugolskii M.N. *Platanthera chlorantha. Biologicheskaya flora Moskovskoy oblasti.* 1995. Vol. 11. Pp. 117–131. (In Russ.)]

Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3–7. [Zhivotovskii L.A. Ontogenetic state, effective density and classification of plant population. *Russian Journal of Ecology.* 2001. Vol. 32, No. 1. Pp. 3–7. (In Russ.). DOI: 10.1023/A:1009536128912]

Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. [Zhukova L.A. Populyatsionnaya zhizn lygovykh rasteniy [Population lives of meadow plants]. Ioshkar-Ola, 1995.]

Зайцев Г.Н. Математика в экспериментальной биологии. М., 1990. [Zaytsev G.N. Matematika v eksperimentalnoy biologii [Mathematics in experimental biology]. Moscow, 1990.]

Злобин Ю.А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Ботанический журнал. 1989. Т. 74. № 6. С. 769–781. [Zlobin Y.A. Theory and practice of evaluation of vitality structure of plants cenopopulaitions. *Botanicheskii Zhurnal*. 1989. Vol. 74. No. 6. Pp. 769–781. (In Russ.)]

Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. Адаптивный морфогенез и экологоценотические стратегии выживания травянистых растений // Материалы VII Всероссийского популяционного семинара «Методы популяционной биологии». Сыктывкар, 2004. С. 113–120. [Ishbirdin A.R., Ishmuratova M.M. Adaptive morphogenesis and eco-cenotic survival strategies of herbaceous plants. *Materialy* VII Vserossiyskogo populyatsionnogo seminara "Metody populyatsionnoy biologii". Syktyvkar, 2004. Pp. 113–120. (In Russ.).]

Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М., Жирнова Т.В. Стратегии жизни ценопопуляции *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. на территории Башкирского государственного заповедника // Материалы VIII Всероссийского популяционного семинара «Популяции в пространстве и времени». Нижний Новгород, 2005. С. 85–98. [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. *Materialy VIII Vserossiyskogo populyatsionnogo seminara "Populyatsii v prostranstve i vremeni"*. Nizhniy Novgorod, 2005. Pp. 85–98. (In Russ.)]

Красная книга Кабардино-Балкарской Республики. Нальчик, 2018. [Krasnaya kniga Kabardino-Balkarskoy Respubliki [Red Book of the Kabardino-Balkar Republic]. Nalchik, 2018.]

Перебора Е.А. Особенности развития некоторых тубероидных орхидных в условиях Северо-Западного Кавказа // Экологический вестник Северного Кавказа. 2008. Т. 4. № 2. С. 106–124. [Perebora E.A. Features of the development of some tuberoid orchids in the Northwest Caucasus. *Ecologicheskiy vestnik Severnogo Kavkaza*. 2008. Vol. 4. No. 2. Pp. 106–124. (In Russ.)]

Перебора Е.А. Экология орхидных Северо-Западного Кавказа. Краснодар, 2011. [Perebora E.A. Ekologiya orkhidnykh Severo-Zapadnogo Kavkaza [Ecology of orchids in the Northwest Caucasus]. Krasnodar, 2011.]

Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Серия 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–204. [Rabotnov T.A. The life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses. *Trudy BIN AN SSSR. Seria 3. Geobotanika*. Vol. 6. Pp. 7–204. (In Russ.)]

Стецук Н.П. Основные механизмы устойчивости ценопопуляций некоторых видов орхидных Южного Приуралья // Вестник Оренбургского государственного университета. 2006. Т. 4. С. 93–96. [Stecuk N.P. The main stability mechanisms of some orchid species coenopopulations in the Southern Urals. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2006. Vol. 4. Pp. 93–96. (In Russ.)]

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. [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 Russ.)]

Шхагапсоев С.Х. Растительный покров Кабардино-Балкарии. Нальчик, 2015. [Shkhagapsoev S.Kh. Rastitelnyy pokrov Kabardino-Balkarii [Vegetation cover of Kabardino-Balkaria]. Nalchik, 2015.]

Favre-Godal Q., Gourguillon L., Lordel-Madeleine S. et al. Orchids and their mycorrhizal fungy: An insufficiently explored relationship. *Micorrhiza*. 2020. No. 30. Pp. 5–22. DOI: 10.1007/s00572-020-00934-2

Fay M.F. Orchids conservation: How can we meet the challenges in the twenty-first centry? *Botanical Studies*. 2018. No. 59. Article number 16. DOI: 10.1186/s40529-018-0232-z

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

Статья поступила в редакцию 19.05.2020, принята к публикации 20.09.2020 The article was received on 19.05.2020, accepted for publication 20.09.2020

Сведения об авторах / About the authors

Чадаева Виктория Александровна — доктор биологических наук; заведующая лабораторией геоботанических исследований, Институт экологии горных территорий имени А.К. Темботова РАН, г. Нальчик, Российская Федерация

**Victoria A. Chadaeva** – Dr. Hab. in Biology; Head at the Laboratory for Geobotanical Researches, Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories of Russian Academy of Science, Nalchik, Russian Federation

ORCID: https://orcid.org/0000-0002-0788-1395

E-mail: v\_chadayeva@mail.ru

**Кярова Галина Анатольевна** — научный сотрудник лаборатории горного природопользования, Институт экологии горных территорий имени А.К. Темботова РАН, г. Нальчик, Российская Федерация

**Galina A. Kyarova** – Researcher at the Laboratory for Mountain Nature Management, Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories of Russian Academy of Science, Nalchik, Russian Federation

E-mail: gkiarova@mail.ru

Заявленный вклад авторов

- **В.А. Чадаева** организация исследования, анализ и интерпретация результатов
- **Г.А. Кярова** проведение исследования, анализ результатов, обзор литературы

Contribution of the authors

- V.A. Chadaeva survey organization, analysis and interpretation of the results
- G.A. Kyarova survey organization, analysis of the results, literature review on research

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи All authors have read and approved the final manuscript