

ДАГЕСТАНСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
ГОРНЫЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД ДФИЦ РАН
ДАГЕСТАНСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ РБО



БОТАНИЧЕСКИЙ ВЕСТНИК СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

№ 1
2020

Махачкала 2020

УЧРЕДИТЕЛЬ

Дагестанский федеральный исследовательский центр РАН

Журнал зарегистрирован Федеральной службой по надзору
в сфере связи и массовых коммуникаций.

Свидетельство ПИ № ФС 77-79583 от 7 декабря 2020 г.

Периодичность – 2 номера в год.

№ 1, 2020 г.

ГЛАВНЫЙ РЕДАКТОР

Асадулаев З.М., д.б.н., профессор, Горный ботанический сад ДФИЦ РАН, г. Махачкала

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Горбунов Ю.Н., д.б.н., Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, г. Москва**Гриценко В.В.**, д.б.н., профессор, РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева, г. Москва**Дорофеев В.И.**, д.б.н., профессор, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург**Животовский Л.А.**, д.б.н., Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, г. Москва**Иванов А.Л.**, д.б.н., профессор, Северо-Кавказский федеральный университет, г. Ставрополь**Игнатов М.С.**, д.б.н., профессор, Главный ботанический сада им. Н.В. Цицина РАН, г. Москва**Литвинская С.А.**, д.б.н., профессор, Кубанский государственный университет, г. Краснодар**Нахуцришвили Г.Ш.**, д.б.н., чл.-корр. АН Грузии, Институт ботаники им. Н. Кецохели государственного университета им. Ильи Чавчавадзе, г. Тбилиси (Грузия)**Онипченко В.Г.**, д.б.н., профессор, МГУ им. М.В. Ломоносова, г. Москва**Файвуш Г.М.**, д.б.н., Институт ботаники НАН Республики Армении, г. Ереван (Армения)**Шагапсоев С.Х.**, д.б.н., Парламент Кабардино-Балкарской Республики, г. Нальчик

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Алиева З.М., д.б.н., доцент, Дагестанский государственный университет, г. Махачкала**Алиев Х.У.**, к.б.н., Горный ботанический сад ДФИЦ РАН, г. Махачкала**Анатов Д.М.**, к.б.н., Горный ботанический сад ДФИЦ РАН, г. Махачкала**Дибиров М.Д.**, к.б.н., доцент, Горный ботанический сада ДФИЦ РАН, г. Махачкала**Исмаилов А.Б.** (*ответственный секретарь*), к.б.н., Горный ботанический сад ДФИЦ РАН, г. Махачкала**Магомедова М.А.**, д.б.н., профессор, Дагестанский государственный университет, г. Махачкала**Муртазалиев Р.А.** (*зам. гл. редактора*), к.б.н., доцент, Горный ботанический сад ДФИЦ РАН, г. Махачкала**Мусаев А.М.**, зам. директора по научной работе, Горный ботанический сад ДФИЦ РАН, г. Махачкала**Спрун И.И.**, к.б.н., Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия, г. Краснодар**Туниев Б.С.**, д.б.н., Сочинский национальный парк, г. Сочи**Турдиев Т.Т.**, к.б.н., Институт биологии и биотехнологии растений, г. Алматы**Урбанавичюс Г.П.**, к.г.н., Институт проблем промышленной экологии Севера ФИЦ «Кольский научный центр РАН», г. Апатиты.

РУБРИКАТОР

Популяционная ботаника, интродукция, биохимия и физиология растений, геоботаника, флора и систематика растений и грибов, ботаническое ресурсосведение, урбанофлора.

АДРЕС РЕДАКЦИИ

367000, г. Махачкала, ул. М.Гаджиева, 45

Тел. (8722) 67–58–77

E-mail: bot_vest@mail.ru

URL: <http://botvestnik.ru>

**DAGHESTAN FEDERAL RESEARCH CENTRE OF THE
RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE
MOUNTAIN BOTANICAL GARDEN OF THE DFRC RAS
DAGESTAN BRANCH OF THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY**



BOTANICAL HERALD OF THE NORTH CAUCASUS

**No. 1
2020**

Makhachkala 2020

FOUNDER OF JOURNAL: Daghestan federal research centre of the RAS

The journal is registered by Federal Service for Supervision of communication and Mass Media.
Certificate PI No. FS 77-79583 from 7.12.2020. Periodicity 2 issues per year
No. 1, 2020

EDITOR-IN-CHIEF

Asadulaev Z.M., Doctor of Biological Sciences, Professor,
Mountain Botanical garden of the DFRC of RAS, Makhachkala

EDITORIAL COUNCIL

Gorbunov Yu.N., Doctor of Biological Sciences,
Tsitsin Botanical Garden of the Russian Academy
of Sciences, Moscow

Gritsenko V.V., Doctor of Biological Sciences, Pro-
fessor, Russian State Agrarian University — Moscow
Timiryazev Agricultural Academy, Moscow

Dorofeev V.I., Doctor of Biological Sciences,
Professor, Komarov Botanical Institute of the
Russian Academy of Sciences, Saint-Petersburg

Zhivotovskiy L.A., Doctor of Biological Scienc-
es, Vavilov Institute of General Genetics of the
Russian Academy of Science, Moscow

Ivanov A.L., Doctor of Biological Sciences, Professor,
North Caucasus Federal University, Stavropol

Ignatov M.S., Doctor of Biological Sciences, Pro-
fessor, Tsitsin Botanical Garden of the Russian
Academy of Sciences, Moscow

Litvinskaya S.A., Doctor of Biological Sciences,
Professor, Kuban State University, Krasnodar

Nakhutsrishvili G.Sh., Doctor of Biological Sciences,
Corresponding member of the Georgian Academy of
Science, Ketskhoveli Botanical Institute of the
Chavchavadze State University, Tbilisi (Georgia)

Onipchenko V.G., Doctor of Biological Sciences,
Professor, Lomonosov Moscow State University,
Moscow

Faivush G.M., Doctor of Biological Sciences, Institute
of Botany of the NAS of the RA, Yerevan (Armenia)

Shkhagapsoev S.Kh., Doctor of Biological Sci-
ences, Parliament of the Kabardino-Balkarian Re-
public, Nalchik

ciate Professor, Dagestan State University, Ma-
khachkala

Aliev Kh.U., Candidate of Biological Sciences,
Mountain Botanical Garden of the DFRC RAS,
Makhachkala

Anatov D.M., Candidate of Biological Sciences,
Mountain Botanical Garden of the DFRC RAS,
Makhachkala

Dibirov M.D., Candidate of Biological Sciences,
Associate Professor, Mountain Botanical Garden
of the DFRC RAS, Makhachkala

Ismailov A.B. (*executive secretary*), Candidate of
Biological Sciences, Mountain Botanical Garden
of the DFRC RAS, Makhachkala

Magomedova M.A., Doctor of Biological Sci-
ences, Professor, Dagestan State University, Ma-
khachkala

Murtazaliev R.A. (*deputy editor-in-chief*), Can-
didate of Biological Sciences, Associate Profes-
sor, Mountain Botanical Garden of the DFRC
RAS, Makhachkala

Musaev A.M., vice director, Mountain Botanical
Garden of the DFRC RAS, Makhachkala

Sprun I.I., Candidate of Biological Sciences,
North Caucasian Region Research Institute of
Horticulture and Viticulture, Krasnodar

Tuniyev B.S., Doctor of Biological Sciences, So-
chi National Park, Sochi

Turdiyev T.T., Candidate of Biological Sciences,
Institute of Plant biology and biotechnology, Almaty

Urbanavichus G.P., Candidate of Geographical
Sciences, Institute of North Industrial Ecology
Problems FRC “Kola Science Centre of RAS”,
Apatity

EDITORIAL BOARD

Alieva Z.M., Doctor of Biological Sciences, asso-

AIMS & SCOPE

Population botany, introduction, biochemistry and physiology of plants, geobotany,
flora and taxonomy of plants and fungi, economic botany, urbanoflora.

ADDRESS

367000, Makhachkala, M. Gadzhieva str., 45

Tel.: (8722) 67–58–77

E-mail: bot_vest@mail.ru

URL: <http://botvestnik.ru>

СОДЕРЖАНИЕ

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

Исмаилов А.Б., Урбанавичюс Г.П. Виды лишайников, рекомендуемые к включению в новое издание Красной книги Республики Дагестан	7
Литвинская С.А. Таксономия и ключи для определения споровых растений Западного Кавказа	23
Мурсал Н. Онтогенетическая структура ценопопуляций редкого вида <i>Crocus speciosus</i> (Iridaceae) в северо-восточной части Большого Кавказа (Азербайджан)	46
Рогов С.А., Ильина В.Н. Основные этапы создания системы особо охраняемых природных территорий в Самарской области	59
Урбанавичюс Г.П., Урбанавичене И.Н., Головлёв А.А. О небольшой коллекции лишайников из ущелья р. Адыл-Су (Кабардино-Балкарская Республика)	66
Чадаева В.А., Кярова Г.А. Эколого-биологические особенности <i>Neotinea ustulata</i> (L.) R. M. Bateman, Pridgeon et M. W. Chase (Orchidaceae) в луговых фитоценозах Центрального Кавказа	73

ЮБИЛЕИ, ДАТЫ, ОТЗЫВЫ

Ильина В.Н. Рецензия на издание «Определитель лишайников Самарской области. Ч. I. Листоватые, кустистые и слизистые виды: учеб. пособие. Самара: Изд-во Самарского университета, 2018. 128 с.: ил.» А.Г. Цурикова и Е.С. Корчикова	82
<i>Сведения об авторах</i>	87
<i>К сведению авторов</i>	89

CONTENTS

ORIGINAL ARTICLES

- Ismailov A.B., Urbanavichus G.P.** Species of lichens recommended for inclusion in the new edition of the Red data book of the Republic of Dagestan 7
- Litvinskaya S.A.** Taxonomy and keys for determining spore plants of the Western Caucasus 23
- Mursal N.** Ontogenetic structure of the cenopopulations of a rare species *Crocus speciosus* (Iridaceae) in the north–eastern part of the Greater Caucasus (Azerbaijan)..... 46
- Rogov S.A., Ilyina V.N.** Main stages of creation of a system of protected territories in the Samara Region 59
- Urbanavichus G.P., Urbanavichene I.N., Golovlev A.A.** About a small collection of lichens from the gorge Adyl-Su River (Kabardino-Balkar Republic) 66
- Chadaeva V.A., Kyarova G.A.** Ecological and biological peculiarities of *Neotinea ustulata* (L.) R. M. Bateman, Pridgeon et M. W. Chase (Orchidaceae) in the meadow phytocenoses of the Central Caucasus..... 73

ANNIVERSARY, DATES, REWIEVS

- Ilyina V.N.** Book review «Determinant of licens of the Samara region. Part I. Foliose, fruticose and slimy species: study guide. Samara: Samara University Press, 2018. 128 p.: il.» of A.G. Tsurikov and E.S. Korchikov 82
- About the authors* 88
- Rules for authors* 89

УДК 581.5; 581.55

DOI: 10.33580/2409-2444-2020-6-1-73-81

ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *NEOTINEA USTULATA* (L.) R.M. BATEMAN, PRIDGEON ET M.W. CHASE (ORCHIDACEAE) В ЛУГОВЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ ЦЕНТРАЛЬНОГО КАВКАЗА**В.А. Чадаева, Г.А. Кярова**Институт экологии горных территорий им. А. К. Темботова РАН, РФ, г. Нальчик
v_chadaeva@mail.ru

В 2017–2019 гг. на территории Кабардино-Балкарской Республики изучены изменчивость морфологических признаков особей, возрастная структура и жизнеспособность шести ценопопуляций *Neotinea ustulata*. Исследования проведены в луговых фитоценозах при разном режиме антропогенной нагрузки (выпас скота, рекреация). Для вида характерен низкий уровень пластичности ($I_p = 17\text{--}46\%$) и высокая изменчивость ($CV_{x\text{-ср}}$ в среднем 22.90%) морфологических признаков при изменении условий произрастания. В составе ненарушенных лугов наблюдается интенсификация ростовых процессов особей с максимальным повышением жизнеспособности ценопопуляций ($IVC = 1.03\text{--}1.08$). При доле генеративных особей в возрастных спектрах $60.4\text{--}65.2\%$ отмечено слабое семенное возобновление и низкая плотность ценопопуляций ($3.38\text{--}4.62$ особ./м²). Усиление антропогенного воздействия приводит к снижению жизнеспособности ценопопуляций ($IVC = 0.92\text{--}0.95$), накоплению в возрастных спектрах прегенеративных особей ($77.4\text{--}82.7\%$), повышению плотности растений ($8.22\text{--}12.34$ особ./м²) на лугах с низким проективным покрытием травостоя.

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

ECOLOGICAL AND BIOLOGICAL PECULIARITIES OF *NEOTINEA USTULATA* (L.) R.M. BATEMAN, PRIDGEON ET M.W. CHASE (Orchidaceae) IN THE MEADOW PHYTOCENOSSES OF THE CENTRAL CAUCASUS**V.A. Chadaeva, G.A. Kyarova**

Tembotov Institute of Ecology of Mountainous Territories RAS

We studied variation of morphological characters, ontogenetic structure and vitality of six cenopopulations of *Neotinea ustulata* within the Kabardino-Balkar Republic in 2017–2019. The studies were conducted in the meadow plant communities under different conditions of anthropogenic load (grazing, recreation). The species presents low phytocenotic plasticity of morphological characters ($I_p = 17\text{--}46\%$) and high variation of morphological characters (average value of $CV_{x\text{-ср}}$ is 22.90%) under changeable conditions of growth. The intensification of growth processes in the individuals with the maximum increase of the cenopopulation vitality ($IVC = 1.03\text{--}1.08$) is observed in the composition of undisturbed meadows. The portion of generative individuals is $60.4\text{--}65.2\%$ in ontogenetic spectra, the weak seed reproduction and the low density of cenopopulations ($3.38\text{--}4.62$ ind./m²) is registered. Under the intensification of the anthropogenic load, vitality of cenopopulations ($IVC = 0.92\text{--}0.95$) is decreased; the portion of pregenerative individuals in ontogenetic spectra ($77.4\text{--}82.7\%$) and the density of individuals ($8.22\text{--}12.34$ ind./m²) are increased within the meadow with low total projective cover.

Keywords: *Neotinea ustulata*, cenopopulation, variation of characters, vitality, ontogenetic structure, life strategy.

Проблема сохранения биологического разнообразия ставит перед исследователями задачи разностороннего изучения эколого-биологических особенностей редких видов растений, их адаптивных реакций и стратегий жизни, решение которых позволяет дать объективную оценку состояния популяций, в том числе в условиях антропогенной нагрузки, и организовать их действенную охрану. Одними из наиболее многочисленных и, в то же время, уязвимых растений мировой флоры являются виды семейства Orchidaceae Juss. Природная редкость орхидных обусловлена особенностями их биологии (редукция зародышевых структур и мелкие семена с низкой всхожестью, высокая специализация опыления, микосимбиотрофия и др.), узкой экологической валентностью и чувствительностью к изменениям условий среды (Stetsuk, 2006; Vakhrameeva, 2006; Perebora, 2008; Fay, 2018; Huda, Wilcock, 2008; Favre-Godal et al., 2020). Этим во многом определяется индикаторная роль орхидных в оценке состояния луговых и лесных экосистем. Кроме того, виды семейства Orchidaceae повсеместно подвержены антропогенной нагрузке в форме выкапывания и заготовки подземных органов в качестве лекарственного сырья, сбора коллекционерами и на букеты, нарушения мест произрастания (выпас скота, рекреация, вырубка лесов и т.д.).

Редким видом орхидных Кабардино-Балкарской Республики (КБР) является неотиния обожженная *Neotinea ustulata* (L.) R.M. Bateman, Pridgeon et M.W. Chase, включенная в последнее издание региональной Красной книги как вид, находящийся под угрозой исчезновения (Krasnaya..., 2018). Это тубероидный многолетник, встречающийся в регионе в составе луговых фитоценозов на высоте 1000–2000 м над ур. м. (Shkhagapsoev, 2015), нередко подверженных выпасу скота и вытаптыванию при рекреации. Цель данной работы — изучить изменчивость морфологических признаков особей, жизненность и возрастную структуру ценопопуляций *N. ustulata* в условиях различной антропогенной нагрузки луговых фитоценозов Центрального Кавказа (в границах Кабардино-Балкарской Республики).

Материал и методика

Исследования проведены в луговых фитоценозах (мезофильные и остепненные луга) в центральной части северного макросклона Большого Кавказа. Местообитания *N. ustulata* выявлены в широком диапазоне высот (700–2450 м над ур. м.) в долинах рек Баксан, Черек, в Тызыльском ущелье и окр. оз. Гижгит (Былымская аридная котловина). В период 2017–2019 гг. изучены шесть ценопопуляций (ЦП) вида на склонах крутизной 5–20° (табл. 1): ненарушенные луга с высоким общим проективным покрытием травостоя (ОПП 100%) (ЦП1 — окр. оз. Гижгит, ЦП3 — окр. сел. Терскол (дорога на водопад Девичьи косы), ЦП6 — Тызыльское ущелье), выпасаемые и вытаптываемые луга с относительно разреженным травостоем (ОПП 75–90%) (ЦП2 — окр. оз. Гижгит, ЦП4 — окр. сел. Аушигер, ЦП5 — окр. альплагеря Безенги).

Возрастные состояния *N. ustulata* выделены на основе морфологических признаков надземных органов растений (исследования проведены без выкапывания особей) по общепринятой методике (Rabotnov, 1950; Uranov, 1975). Возрастные спектры и демографические параметры ценопопуляций изучали на учетных площадках (20 площадок размером 1 м² в каждой ЦП). Онтогенетическую структуру ЦП (возрастной тип) анализировали по критерию «Δ-ω» (Zhivotovskii, 2001) с использованием индекса восстановления Ив Л.А. Жуковой (Zhukova, 1995). Оценка жизненности ЦП дана с вычислением индекса IVC (Ishbirdin, Ishmuratova, 2004). 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.

Таблица 1. Характеристика фитоценозов с произрастанием *Neotinea ustulata*
 Table 1. Characteristics of plant communities with *Neotinea ustulata*

ЦП CP	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	43.466325, 42.980197	Ненарушенный остепненный луг Undisturbed stepped meadow	1300	100	30
2	43.457675, 42.995143	Выпасаемый мезофильный луг Grazing mesophilic meadow	1300	90	15
3	43.262435, 42.506681	Ненарушенный остепненный луг Undisturbed stepped meadow	2450	100	30
4	43.394348, 43.723481	Выпасаемый мезофильный луг Grazing mesophilic meadow	700	80	15
5	43.108934, 43.145056	Вытаптываемый мезофильный луг Trampled mesophilic meadow	2250	75	15
6	43.118032, 43.486726	Ненарушенный мезофильный луг Undisturbed mesophilic meadow	1700	100	30

Примечание: ЦП — ценопопуляции (1–6).

Note: CP — cenopopulations (1–6).

В качестве показателей изменчивости использовали фитоценотическую пластичность (I_p), индивидуальную и внутривидовую изменчивость (CV_{cp} и $CV_{x^{-}cp}$, %) признаков растений (Zlobin, 1989; Ishbirdin et al., 2005). Уровни варьирования приняты по Г.Н. Зайцеву (Zaytsev, 1990): $CV > 20\%$ — 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 *N. ustulata* обладает низким уровнем фитоценотической пластичности признаков I_p (в среднем 0.27%), отражающей изменение средних значений морфологических параметров в разных условиях произрастания (табл. 2). Исключение составляет число цветков в соцветии со средним уровнем фитоценотической пластичности. Общая индивидуальная изменчивость биометрических параметров *N. ustulata*, характеризующая морфологическую гетерогенность ЦП, имеет средний уровень варьирования, за исключением маловариабельных параметров соцветия со значениями $CV_{cp} < 10\%$ (табл. 3). Межпопуляционная изменчивость, характеризующая габитуальные отличия растений разных ЦП, напротив, в основном имеет высокий уровень ($CV_{x^{-}cp} > 20\%$). При этом наиболее изменчивым является число цветков в соцветии, наиболее стабильными — высота и диаметр соцветия, число листьев на побеге.

Соотношение значений $CV_{cp} < CV_{x^{-}cp}$ морфологических признаков *N. ustulata* также свидетельствует об их высокой вариабельности в разных условиях произрастания, что доказывает целесообразность использования биометрических параметров вида 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 ($IVC = 1.08$) — ЦП1 (1.06) — ЦП3 (1.03) — ЦП4 (0.95) — ЦП5 (0.94) — ЦП2 (0.92).

Таблица 2. Фитоценотическая пластичность морфопризнаков *Neotinea ustulata*
Table 2. Phytocenotic plasticity of *Neotinea ustulata* morphological features

ЦП СР	Средние значения морфологических признаков, см Average values of morphological features, cm										
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
1	16.11	0.28	5.54	2.44	2.95	0.51	5.73	1.54	0.17	2.33	45.17
2	10.87	0.24	4.36	1.76	2.41	0.45	3.78	1.26	0.19	2.23	26.47
3	15.06	0.26	5.33	2.35	2.78	0.49	5.59	1.46	0.18	2.10	45.17
4	12.14	0.25	4.65	1.83	2.51	0.46	3.85	1.31	0.20	2.53	26.23
5	11.86	0.25	4.72	1.74	2.47	0.46	3.84	1.28	0.19	2.27	26.83
6	17.79	0.30	5.90	2.58	3.19	0.54	5.77	1.59	0.21	2.40	49.00
I _p	0.39	0.20	0.26	0.33	0.24	0.17	0.34	0.21	0.19	0.17	0.46

Примечание: ЦП — ценопопуляции (1–6); 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 (1–6); I–XI — ordinal number of trait: 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. Коэффициенты изменчивости морфопризнаков *Neotinea ustulata*
Table 3. Variability coefficients of *Neotinea ustulata* morphological features

ЦП СР	Коэффициенты изменчивости морфологических признаков CV, % Variability coefficients of morphological features 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 _{x-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 (1–6); I–XI — порядковый номер признака (см. табл. 2); CV_{ср}, % — внутрипопуляционная (индивидуальная) изменчивость признака; CV_{x-ср}, % — межпопуляционная (внутривидовая) изменчивость признака.

Note: CP — cenopopulations (1–6); I–XI — ordinal number of trait (tabl. 2); CV_{ср}, % — individual variability of traits; CV_{x-ср} — interpopulation variability of the traits.

Наиболее приближенные к оптимальным для роста и развития *N. ustulata* условия складываются в ненарушенных луговых фитоценозах (ЦП1, 3, 6 с IVC 1.03–1.08). Перевыпас скота и вытаптывание при рекреации приводят к угнетению роста и развития особей в ЦП2, 4, 5 (IVC = 0.92–0.95). Данный вывод подтверждают результаты однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA), показавшие, что средние значения большинства анализируемых морфологических параметров растений достоверно отличаются в ЦП двух независимых групп (ЦП1, 3, 6 и ЦП2, 4, 5) (табл. 4).

Таблица 4. Результаты однофакторного дисперсионного анализа морфологических признаков *Neotinea ustulata* двух независимых групп
Table 4. Results of One-Way Analysis of Variation of *Neotinea ustulata* morphological features for three independent cenopopulations

Параметры Morphological features	SS Effect	df Effect	MS Effect	SS Error	df Error	MS Error	F	p
Высота побега, см Height of the shoot, cm	33.09	1	33.09	4.68	4	1.17	28.26	0.006
Диаметр основания побега, см Diameter of shoot base, cm	0.00	1	0.00	0.00	4	0.00	7.69	0.050
Длина нижнего листа, см Length of the lower leaves, cm	1.54	1	1.54	0.24	4	0.06	25.77	0.007
Ширина нижнего листа, см Width of the lower leaves, cm	0.69	1	0.69	0.03	4	0.01	88.54	0.001
Длина верхнего листа, см Length of the upper leaves, cm	0.39	1	0.39	0.09	4	0.02	17.35	0.014
Ширина верхнего листа, см Width of the upper leaves, cm	0.00	1	0.00	0.00	4	0.00	14.45	0.019
Высота соцветия, см Height of the inflorescence, cm	5.26	1	5.26	0.02	4	0.01	1015.58	0.000
Диаметр соцветия, см Diameter of the inflorescence, cm	0.09	1	0.09	0.01	4	0.00	37.00	0.004
Диаметр цветоноса, см Diameter of the peduncle, cm	0.00	1	0.00	0.00	4	0.00	0.29	0.621
Число листьев, шт. Number of leaves, pcs	0.01	1	0.01	0.10	4	0.03	0.26	0.637
Число цветков в соцветии, шт. Number of flowers, pcs	596.21	1	596.21	9.96	4	2.49	239.40	0.000

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 *N. ustulata* выделены шесть возрастных состояний: ювенильные (j), имматурные (im), виргинильные (v), молодые, средневозрастные и старые генеративные (g1, g2, g3) растения. Численность протокормов в силу их подземного образа жизни не изучали, особи постгенеративного периода в исследованных ценопопуляциях не выявлены. Для вида отмечены редкие случаи вегетативного размножения в генеративном периоде с образованием одновозрастного или омоложенного на одно возрастное состояние дочернего растения, что определяет преимущественно семенной способ возобновления ЦП, характерный и для других видов тубероидных орхидных (Perebora, 2011).

Базовый возрастной спектр *N. ustulata*, позволяющий выделить общие закономерности, повторяющиеся в возрастной структуре отдельных ЦП, правосторонний. Характеризуется пиком на генеративной группе (51.23%) и повышающейся долей особей в каждой последующей возрастной группе прегенеративного периода: 5.67% ювенильных, 12.33% имматурных, 30.77% виргинильных растений. Соответственно, несмотря на различия в условиях произрастания конкретных ЦП, для *N. ustulata* в целом характерно стабильное семенное возобновление.

В то же время, особенности возрастной структуры отдельных ЦП вида во многом определяются степенью антропогенной нагрузки и уровнем межвидовой конкуренции в

фитоценозе, косвенным показателем которого является общее проективное покрытие травостоя. На ненарушенных лугах с высокой сомкнутостью травостоя в возрастных спектрах зрелых ЦП1, 3, 6 отмечена максимальная доля особей генеративного периода (60.4–65.2%) (рис.) при низких показателях эффективности семенного возобновления ($I_v = 0.67–0.86$) и плотности растений (3.38–4.62 особ./м²) (табл. 5). Вероятно, это обусловлено угнетением молодых особей *N. ustulata* растениями сопутствующих видов.

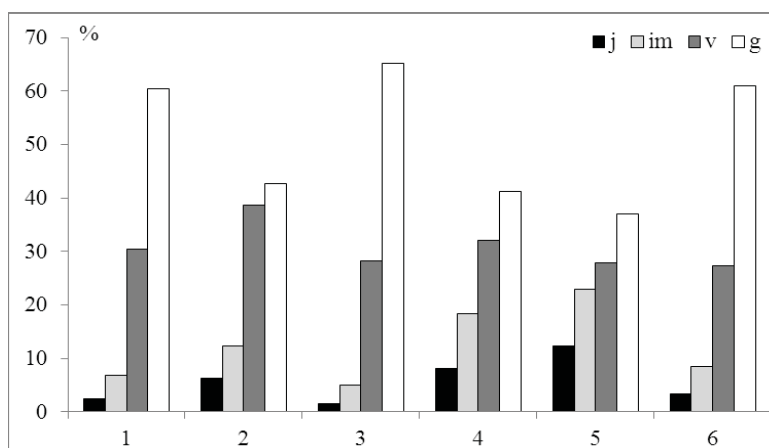


Рис. Возрастные спектры ценопопуляций *Neotinea ustulata*. j — ювенильные, im — имма-турные, v — виргинильные, g — генеративные растения. По оси абсцисс — номера ценопопуляций (1–6); по оси ординат — доля возрастной группы в спектре, %.

Fig. Ontogenetic spectra of *Neotinea ustulata* cenopopulations. j — ювенильные, im — immature, v — virginal, g — generative individuals. X-axis — cenopopulations numbers (1–6); y-axis — percentage of individuals in the spectrum, %.

Таблица 5. Демографические показатели ценопопуляций *Neotinea ustulata*
Table 5. Demographic indicators of *Neotinea ustulata* cenopopulations

ЦП CP	S, м ² S, m ²	N, шт. N, ind.	M, особ./м ² M, ind./m ²	I _v	Доля генеративных особей, % Percentage of generative individuals, %			Δ	ω	Тип ЦП Type of CP
					g1	g2	g3			
1	600	2028	3.38	0.82	26.4	59.4	15.2	0.45	0.69	Зрелая / Mature
2	460	4011	8.72	2.11	36.1	50.2	13.7	0.34	0.47	Молодая / Young
3	260	1201	4.62	0.67	30.7	52.1	17.2	0.50	0.76	Зрелая / Mature
4	180	1479	8.22	2.23	46.4	45	8.6	0.32	0.44	Молодая / Young
5	420	5182	12.34	5.22	55.6	40.6	3.8	0.29	0.40	Молодая / Young
6	800	3456	4.32	0.86	37.8	48.8	13.4	0.44	0.71	Зрелая / Mature

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

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

При интенсивном выпасе скота на лугах с относительно низким проективным покрытием травостоя в возрастных спектрах ЦП2, 4, 5 возрастает доля прегенеративных растений (77.4–82.7%), что, вероятно, обусловлено высокой приживаемостью молодых особей *N. ustulata* в отсутствие выраженного угнетения со стороны сопутствующих видов. Это определяет высокие для вида значения индекса восстановления I_v и плотности растений (8.22–12.34 особ./м²).

Выводы

Для *N. ustulata* в целом характерен низкий уровень пластичности и высокая изменчивость морфологических признаков особей в различных условиях произрастания. Наиболее благоприятными для роста и развития вида являются условия ненарушенных луговых фитоценозов. На выпасаемых и вытаптываемых лугах наблюдается снижение жизнеспособности ЦП. Вегетативное размножение не вносит существенного вклада в самоподдержание ценопопуляций. В роли основных внешних факторов выступают степень антропогенной нагрузки и наличие фитоценологических конкурентов. В составе ненарушенных лугов с сомкнутым травостоем для *N. ustulata* характерно формирование максимального пика на генеративных особях в возрастных спектрах, слабое семенное возобновление ЦП с низкой плотностью особей. В фитоценозах с более низким общим проективным покрытием травостоя увеличивается доля особей прегенеративного периода, возрастают показатели эффективности семенного возобновления и плотности ЦП.

Таким образом, при произрастании в условиях Центрального Кавказа *N. ustulata* обладает элементами SR-стратегии жизни: интенсификация роста и длительное произрастание в луговых фитоценозах с высоким уровнем межвидовой конкуренции при сохранении подчиненного положения (фитоценологическая патиентность); интенсивное возобновление ЦП, способность захватывать незанятые участки территории и повышать средовлияние при пониженном уровне межвидовой конкуренции (эксплерентность). Таким образом, несмотря на снижение показателей роста и развития особей, реакция популяционных параметров *N. ustulata* на антропогенную нагрузку, приводящую к ослаблению межвидовой конкуренции в фитоценозе, в целом положительная. Основной причиной редкости вида в республике, вероятно, является природная локальность ЦП.

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)».

Литература

- [Ishbirdin, Ishmuratova] Ишбирдин А. Р., Ишмуратова М. М. 2004. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений. *Методы популяционной биологии: Материалы VII Всероссийского популяционного семинара*. Сыктывкар: 113–120.
- [Ishbirdin et al.] Ишбирдин А. Р., Ишмуратова М. М., Жирнова Т. В. 2005. Стратегии жизни ценопопуляции *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. на территории Башкирского государственного заповедника. *Популяции в пространстве и времени: Материалы VIII Всероссийского популяционного семинара*. Нижний Новгород: 85–98.
- [Favre-Godal et al.] Favre-Godal Q., Gourguillon L., Lordel-Madeleine S., Gindro K., Choisy P. 2020. Orchids and their mycorrhizal fungus: an insufficiently explored relationship. *Mycorrhiza* 30: 5–22. <https://doi.org/10.1007/s00572-020-00934-2>
- [Fay] Fay M. F. 2018. Orchids conservation: how can we meet the challenges in the twenty-first century? *Botanical Studies* 59: 16. <https://doi.org/10.1186/s40529-018-0232-z>
- [Huda] Huda M. K., Wilcock C. C. 2008. Impact of floral traits on the reproductive success of epiphytic and terrestrial tropical orchids. *Oecologia* 154: 731–741. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0870-4>
- [Krasnaya...] *Красная книга Кабардино-Балкарской Республики*. 2018. Нальчик: 496 с.

- [Perebora] Перебора Е. А. 2008. Особенности развития некоторых тубероидных орхидных в условиях Северо-Западного Кавказа. *Экологический вестник Северного Кавказа* 4(2): 106–124.
- [Perebora] Перебора Е. А. 2011. *Экология орхидных Северо-Западного Кавказа*. Краснодар: 441 с.
- [Rabotnov] Работнов Т. А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. *Труды БИН АН СССР. Серия Геоботаника* 6: 7–204.
- [Shkhaġapsoev] Шхаġапсоев С. Х. 2015. *Растительный покров Кабардино-Балкарии*. Нальчик: 350 с.
- [Stetsuk] Стецук Н. П. 2006. Основные механизмы устойчивости ценопопуляций некоторых видов орхидных Южного Приуралья. *Вестник Оренбургского государственного университета* 4: 93–96.
- [Uranov] Уранов А. А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. *Научные доклады высшей школы. Биологические науки* 2: 7–34.
- [Vakhrameeva] Вахрамеева М. Г. 2006. Онтогенез и динамика популяций *Dactylorhiza Fuchsii* (Orchidaceae). *Ботанический журнал* 91(11): 1683–1695.
- [Zaytsev] Зайцев Г. Н. 1990. *Математика в экспериментальной биологии*. М.: 296.
- [Zhivotovskii] Животовский Л. А. 2001. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций. *Экология* 1: 3–7. <https://doi.org/10.1023/A:1009536128912>
- [Zhukova] Жукова Л. А. 1995. *Популяционная жизнь луговых растений*. Йошкар-Ола: 224 с.
- [Zlobin] Злобин Ю. А. 1989. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений. *Ботанический журнал* 74(6): 769–781.

References

- Ishbirdin A. R., Ishmuratova M. M. 2004. Adaptive morphogenesis and eco-cenotic survival strategies of herbaceous plants. *Metody populyatsionnoy biologii: Materialy VII Vserossiiskogo populyatsionnogo seminara* [Methods of population biology: Abstracts of the VII Russian population seminar]. Syktyvkar: 113–120. (In Russ.).
- Ishbirdin A. R., Ishmuratova M. M., Zhirnova T. V. 2005. Vital strategy of cenopopulations *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. on the territory of the Bashkir State Reserve. *Populyatsii v prostranstve i vremeni: Materialy VIII Vserossiiskogo populyatsionnogo seminara* [Population in space and time: Abstracts of the VIII Russian population seminar]. Nizhniy Novgorod: 85–98. (In Russ.).
- Favre-Godal Q., Gourguillon L., Lordel-Madeleine S., Gindro K., Choisy P. 2020. Orchids and their mycorrhizal fungus: an insufficiently explored relationship. *Micorrhiza* 30: 5–22. <https://doi.org/10.1007/s00572-020-00934-2>
- Fay M. F. 2018. Orchids conservation: how can we meet the challenges in the twenty-first century? *Botanical Studies* 59: 16. <https://doi.org/10.1186/s40529-018-0232-z>
- Huda M. K., Wilcock C. C. 2008. Impact of floral traits on the reproductive success of epiphytic and terrestrial tropical orchids. *Oecologia* 154: 731–741. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0870-4>
- Krasnaya kniga Kabardino-Balkarskoy Respubliki* [Red Book of the Kabardino-Balkar Republic]. 2018. Nalchik: 496 p. (In Russ.).
- Perebora E. A. 2008. Features of the development of some tuberoid orchids in the Northwest Caucasus. *Ecologicheskii vestnik Severnogo Kavkaza* 4(2): 106–124. (In Russ.).
- Perebora E. A. 2011. *Ekologiya orkhidnykh Severo-Zapadnogo Kavkaza* [Ecology of orchids in the Northwest Caucasus]. Krasnodar: 441 p. (In Russ.).
- Rabotnov T. A. 1950. The life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses. *Trudy BIN AN SSSR. Seria 3. Geobotanika* 6: 7–204 (In Russ.).

- Stetsuk N. P. 2006. The main stability mechanisms of some orchid species coenopopulations in the Southern Urals. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta* 4: 93–96. (In Russ.).
- Shkhagapsoev S. Kh. 2015. *Rastitelnyy pokrov Kabardino-Balkarii* [Vegetation cover of Kabardino-Balkaria]. Nalchik: 350 p. (In Russ.).
- Uranov A. A. 1975. The age range of phitopopulations as a function of time and energy wave processes. *Nauchnye doklady vysshei shkoly. Biologicheskie nauki* 2: 7–34 (In Russ.).
- Vakhrameeva M. G. 2006. Ontogenesis and populations dynamics of *Dactylorhiza Fuchsii* (Orchidaceae). *Botanicheskii zhurnal* 91(1): 1683–1695. (In Russ.).
- Zaytsev G. N. 1990. *Matematika v eksperimentalnoy biologii* [Mathematics in experimental biology]. Moscow: 296 p. (In Russ.).
- Zhivotovskii L. A. 2001. Ontogenetic state, effective density and classification of plant population. *Russian Journal of Ecology* 32(1): 3–7 (In Russ.). <https://doi.org/10.1023/A:1009536128912>
- Zhukova L. A. 1995. *Populyatsionnaya zhizn' lygovykh rasteniy* [Population lives of meadow plants]. Ioshkar-Ola: 224 p. (In Russ.).
- Zlobin Y. A. 1989. Theory and practice of evaluation of vitality structure of plants cenopopulations. *Botanicheskii Zhurnal* 74(6): 769–781. (In Russ.).