УДК 581.5:581.55

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИОННО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ *GYMNADENIA CONOPSEA* (L.) R. BR. (ORCHIDACEAE, LILIOPSIDA) В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОЙ НАГРУЗКИ НА ЛУГОВЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ ЦЕНТРАЛЬНОГО КАВКАЗА

В. А. Чадаева ✉, Г. А. Кярова

Институт экологии горных территорий им. А. К. Темботова РАН
Россия, 360051, Нальчик, И. Арманд, 37а
✉E-mail: v_chadayeva@mail.ru

Поступила в редакцию 18.05.2020 г., после доработки 20.10.2020 г., принята 30.10.2020 г.

Чадаева В. А., Кярова Г. А. Изменчивость популяционно-онтогенетических параметров *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (Orchidaceae, Liliopsida) в условиях антропогенной нагрузки на луговые экосистемы Центрального Кавказа // Поволжский экологический журнал. 2020. № 4. С. 492 – 508. DOI: https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-4-492-508

Аннотация. В 2015 – 2019 гг. на территории Кабардино-Балкарской Республики изучены изменчивость и фитоценотическая пластичность морфологических признаков особей, численность, плотность, возрастная структура и жизненность 11 ценопопуляций *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. Изменчивость и пластичность признаков растений обеспечивают адаптацию к разным условиям произрастания и морфологическую гетерогенность ценопопуляций. Динамика численности, плотности, возрастной структуры и виталитета ценопопуляций в изменчивых условиях среды дает сведения о стратегиях жизни вида. Возрастные состояния, изменчивость и пластичность особей изучали на основе надземных органов без выкапывания растений. Исследования проведены в луговых фитоценозах при разном режиме антропогенной нагрузки (рекреация, выпас скота). Для вида характерна средняя-высокая пластичность (I_p = 38 – 68%) и высокая изменчивость ($CV_{\bar{x}ср}$ = 17.10 – 33.63%) морфологических признаков при изменении условий произрастания. В составе ненарушенных лугов наблюдается интенсификация ростовых процессов особей с максимальным повышением жизненности ценопопуляций (*IVC* = 0.98 – 1.16); возрастает доля генеративных особей в возрастных спектрах (48.6 – 56.5%). Усиление антропогенного воздействия приводит к снижению жизненности (*IVC* = 0.82 – 0.95) и плотности ценопопуляций, накоплению в возрастных спектрах виргинильных особей (на щебнистых субстратах) или направленному старению ценопопуляций (мезофильные луга). В отсутствие антропогенной нагрузки на щебнистых субстратах с низким проективным покрытием травостоя (60%) высока интенсивность семенного возобновления ценопопуляций, плотность особей в которых достигает 16 особ./м^2. Для *Gymnadenia conopsea* характерен смешанный тип стратегии жизни с наличием патиентной и эксплерентной составляющих. Эксплерентно-патиентная стратегия жизни позволяет виду длительно произрастать в условиях повышенной межвидовой конкуренции и антропогенного давления, а также быстро осваивать незанятые участки территории.
Ключевые слова: *Gymnadenia conopsea*, ценопопуляция, изменчивость признаков, виталитет, возрастная структура, стратегия жизни.

DOI: https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-4-492-508

© Чадаева В. А., Кярова Г. А., 2020

ВВЕДЕНИЕ

Фундаментальные исследования организменных и популяционных параметров редких видов растений при разном режиме антропогенного воздействия – важное условие их успешного сохранения в природе (Walisch et al., 2015; Karimova et al., 2017; Hou et al., 2018; Zacarnas-Correa et al., 2020). Одним из наиболее многочисленных и, вместе с тем, наиболее уязвимых в мировом масштабе является семейство Orchidaceae Juss (Вахрамеева, 2006; Перебора, 2008; Fay, 2018). Декоративные и лекарственные свойства растений, уникальные особенности биологии, чувствительность к изменениям условий произрастания и локальность популяций во многом определяют редкость орхидных в природе (Ишбирдин и др., 2005; Вахрамеева, 2006; Стецук, 2006; Перебора, 2008; Huda, Wilcock, 2008; Suetsugu, 2015; Pellegrino, 2016; Atala et al., 2017; Batista et al., 2017; Gomes et al., 2018; Minasiewicz et al., 2018; Favre-Godal et al., 2020 и др.) и высокий интерес со стороны исследователей.

На Кавказе результаты комплексных исследований популяционной биологии видов семейства Orchidaceae в основном представлены для северо-западной части в работах Е. А. Перебора (2003, 2008, 2011 и др.). На Центральном Кавказе данные об эколого-биологических особенностях орхидных практически отсутствуют. В то же время в границах Кабардино-Балкарской Республики (Кабардино-Балкарии, КБР) произрастает 32 вида этого семейства (Шхагапсоев, 1998), 22 из которых внесены в региональную Красную книгу (Красная книга…, 2018).

Одним из редких видов горных луговых экосистем КБР является кокушник комарниковый *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. – травянистый многолетник, представитель тубероидных орхидных с пальчатораздельными стеблекорневыми тубероидами (Перебора, 2003). Редкость вида в республике определяется локальностью популяций, часто подверженных интенсивной рекреационной нагрузке и выпасу скота. Соответственно цель данной работы – изучить изменчивость морфологических признаков особей, возрастную структуру и жизненность ценопопуляций *G. conopsea* при произрастании в различных по степени антропогенной нагрузки луговых фитоценозах Центрального Кавказа (в границах Кабардино-Балкарской Республики).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследований охватывает центральную часть северного макросклона Большого Кавказа в пределах Кабардино-Балкарской Республики, включая верховья долин рек Баксан, Малка, Псыгансу, окрестности оз. Гижгит в Былымской аридной котловине. Климатические особенности района исследований, как и всего Центрального Кавказа, определяются выраженным высокогорным рельефом, большими перепадами высот, поступлением западных воздушных масс со стороны Атлантики. Климат умеренно континентальный, сравнительно холодный и влажный (Разумов и др., 2003). Одним из наиболее распространенных типов растительности района исследований является луговая (мезофильные, сильно увлажненные и остепненные субальпийские луга).

В период 2015 – 2019 гг. изучены 11 ценопопуляций (ЦП) *G. conopsea* в составе субальпийских луговых фитоценозов на высоте 1400 – 2550 м над ур. м. (табл. 1): ЦП на пологих склонах крутизной 5 – 20° с умеренным увлажнением (ЦП1, 2 – урочище Джилы-Су, ЦП4 – верховья р. Малка, ЦП5 – окрестности с. Терскол, ЦП9, 10 – Зольские пастбища, ЦП11 – верховья Суканского ущелья); ЦП в составе сильно увлажненных лугов по берегам ручьев (ЦП3 – верховья р. Малка, ЦП7, 8 – верховья Суканского ущелья); ЦП6 на остепненном лугу в окрестностях оз. Гижгит. Фитоценозы в пределах мест произрастания *G. conopsea* различаются по степени антропогенной нагрузки: вытаптываемые луговые участки по обочинам троп и интенсивно используемые пастбища (ЦП1, 2, 10, 11), ненарушенные субальпийские луга (ЦП3-9).

Таблица 1. Характеристика субальпийских луговых фитоценозов Центрального Кавказа с произрастанием *Gymnadenia conopsea*
Table 1. Characteristics of subalpine meadow plant communities of Central Caucasus with *Gymnadenia conopsea*

ЦП	Годы	Координаты: с.ш., в.д.	Фитоценозы, нарушение	Высота над ур. м., м	Проективное покрытие травостоя, %	Высота травостоя, см
1	2017	43.429520, 42.537737	Выпасаемый мезофильный луг	2550	90	10
2	2017	43.446930, 42.549786	Вытаптываемый каменистый луг	2200	70	10
3	2019	43.586588, 42.582670	Природно-нарушенный влажный луг	2300	60	25
4	2015	43.595298, 42.577541	Ненарушенный мезофильный луг	2300	100	30
5	2019	43.259335, 42.516167	Ненарушенный мезофильный луг	2150	100	35
6	2018	43.466325, 42.980197	Ненарушенный остепненный луг	1400	100	30
7	2018	43.118032, 43.486726	Ненарушенный влажный луг	1700	100	30
8	2018	43.126840, 43.572016	Ненарушенный влажный луг	1600	90	25
9	2019	43.753191, 42.746072	Ненарушенный мезофильный луг	1800	100	30
10	2019	43.760269, 42.796664	Выпасаемый каменистый луг	1600	60	7
11	2017	43.100482, 43.554761	Выпасаемый мезофильный луг	1900	80	7

Примечание. ЦП – ценопопуляции (1 – 11).
Note. CP – coenopopulations (1 – 11).

Исследования ежегодно проводили в начале июля, т.е. в период максимального развития габитуса генеративных особей *G. conopsea*, что в определенной степени нивелирует отсутствие сведений по влиянию погодных условий года исследований на морфологические признаки растений.

Возрастные состояния растений выделены на основании комплекса качественных и количественных морфологических признаков надземных органов (исследования проведены без выкапывания особей) согласно общепринятой методике (Работнов, 1950; Уранов, 1975). Онтогенетический спектр и демографические па-

раметры ЦП (численность, плотность растений) изучали методом учетных площадок (20 квадратов размером 1 м^2 для каждой ЦП). Возрастную структуру ЦП анализировали по критерию «Δ – ω» Л. А. Животовского (2001) и с использованием индекса восстановления *I*в (Жукова, 1987) (формула (1).

$$I\text{в} = \frac{\sum_{i=3}^{5} n_i}{\sum_{i=6}^{8} n_i}, \qquad (1)$$

где *I*в – индекс восстановления, n_i – число особей *i*-го возрастного состояния.

Оценка жизненности (виталитета) ЦП дана с опорой на морфометрические параметры растений с использованием метода средне-взвешенного и вычисления коэффициента *IV*С (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004). При определении изменчивости признаков растений и виталитета ЦП анализировали 11 морфологических параметров 30 средневозрастных генеративных особей в каждой ЦП. В их числе: 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 и пластичности признаков растений использовали фитоценотическую пластичность (I_p) (формула (2)), индивидуальную и внутривидовую изменчивость ($CV_{ср}$ и $CV_{\bar{x}ср}$, %) (Злобин, 1989; Ишбирдин и др., 2005):

$$I_p = \frac{A - B}{A} \times 100\%, \qquad (2)$$

где I_p – показатель фитоценотической пластичности, *A* и *B* – соответственно максимальное и минимальное среднее значение признака.

Индивидуальную (внутрипопуляционную) изменчивость $CV_{ср}$, % вычисляли по среднему значению коэффициента вариации признака во всех ценопопуляциях (формула (3)):

$$CV_{ср} = \frac{\sum_{1}^{n} CV}{n}, \qquad (3)$$

где $CV_{ср}$ – индивидуальная (внутрипопуляционная) изменчивость признака, *CV* – изменчивость признака в пределах конкретной ЦП, *n* – число ЦП.

Внутривидовую (межпопуляционную) изменчивость $CV_{\bar{x}ср}$, % определяли по среднему значению признака в ряду ценопопуляций. Уровни варьирования параметров приняты по Г. Н. Зайцеву (Зайцев, 1974): *CV* > 20% – высокий; *CV* < 10% – низкий; *CV* = 11 – 20% – средний. Первичный материал обработан с использованием пакетов программ Statistica 10 (однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA)), EXCEL. При обработке данных соблюдены условия применимости однофакторного дисперсионного анализа: выборки независимы, нормальное распределение переменных (проверено с помощью диаграмм рассеяния для переменных из выборок), выборочные дисперсии однородны (проверено с помощью теста Левена (Levene tests)).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

G. conopsea – вид с обширным ареалом и широкой экологической амплитудой (Перебора, 2011). В условиях Центрального Кавказа обладает средним-высоким уровнем фитоценотической пластичности признаков (I_p = 38 – 68%, в среднем 57%), отражающей изменение их средних значений в разных условиях произрастания и являющейся важным показателем адаптивности растений (табл. 2). Наиболее пластичными являются высота побега, длина и ширина нижнего листа, число цветков в соцветии со значениями I_p более 60%, наименее пластичный признак – диаметр цветоноса.

Общая индивидуальная (внутрипопуляционная) изменчивость большинства биометрических параметров *G. conopsea*, характеризующая морфологическую гетерогенность ЦП, имеет средний и низкий уровни варьирования. Исключение составляют более вариабельные признаки высоты побега и числа цветков в соцветии ($CV_{ср}$ > 20%). Межпопуляционная изменчивость вида, характеризующая габитуальные отличия растений разных ЦП, в горных районах Центрального Кавказа имеет высокий, редко средний, уровень ($CV_{\bar{x}ср}$=17.10 – 33.63%). Наименее вариабельным является число листьев на побеге. Схожие результаты исследований изменчивости морфологических признаков *G. conopsea* в неоднородной среде ($CV_{\bar{x}ср}$> 20%, за исключением параметров цветка) получены на северной границе ареала (Афанасьева, Тетерюк, 2006), что в целом можно рассматривать в качестве адаптивной реакции вида при произрастании в суровых условиях.

Амплитуда межпопуляционной изменчивости морфологических параметров значительно выше их внутрипопуляционного варьирования ($CV_{ср}$ < $CV_{\bar{x}ср}$), что выявляет высокую степень зависимости биометрических признаков растений от влияния условий среды. Соответственно, значения морфологических параметров *G. conopsea* целесообразно использовать в качестве индикаторов соответствия среды эколого-биологическим требованиям вида.

Эколого-ценотический градиент, характеризующий степень благоприятствования условий среды росту и развитию растений, формирует следующий ряд ЦП: ЦП7 (*IVC* = 1.16) – ЦП3 (1.13) – ЦП8 (1.11) – ЦП5 (1.05) – ЦП6 (1.04) – ЦП4 (1.01) – ЦП9 (0.98) – ЦП1 (0.95) – ЦП10 (0.91) – ЦП2(0.86) – ЦП11(0.82). Наиболее приближенные к оптимальным для роста и развития *G. conopsea* условия (*IVC* = 1.11 – 1.16) складываются в ненарушенных луговых фитоценозах по берегам ручьев (ЦП3, 7, 8), что, вероятно, обусловлено соответствием водного режима биологическим требованиям вида и низкой антропогенной нагрузкой. Достаточно благоприятные для реализации ростовых потенций растений условия (*IVC* = 0.98 – 1.05) отмечены также при произрастании в составе субальпийских мезофильных и остепненных лугов с низким уровнем антропогенной нагрузки (ЦП4 – 6, 9). Перевыпас скота, вытаптывание при рекреации (переуплотнение почвы, механические повреждения растений, сбор на букеты и т.п.) приводят к угнетению роста и развития особей в ЦП1, 2, 10, 11 (*IVC* = 0.82 – 0.95).

Данный вывод подтверждают результаты однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA), показавшие, что средние значения анализируемых морфологи-

Таблица 2. Фитоценотическая пластичность и коэффициенты изменчивости морфологических признаков *Gymnadenia conopsea*
Table 2. Phytocenotic plasticity and variability coefficients of *Gymnadenia conopsea* morphological features

ЦП	Средние значения морфологических признаков, см										
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
1	28.8±3.8	0.35±0.02	15.4±1.5	1.05±0.01	2.9±0.06	0.38±0.01	6.63±0.4	1.90±0.07	0.22±0.01	5.27±0.4	27.27±12.2
2	26.1±3.2	0.31±0.01	14.5±1.2	0.93±0.01	2.5±0.04	0.34± 0.01	5.68±0.3	1.76±0.05	0.20±0.01	4.93±0.2	23.20±9.8
3	35.7±4.3	0.51±0.05	12.8±1.1	1.62±0.11	3.6±0.05	0.54± 0.02	10.29±0.9	2.31±0.1	0.33±0.02	6.43±0.6	46.07±14.2
4	31.1±3.6	0.39±0.03	15.4±1.3	1.14±0.05	3.3±0.07	0.42± 0.01	7.18±0.6	2.08±0.08	0.24±0.01	5.70±0.5	32.43±13.5
5	33.4±4.5	0.42±0.02	16.4±1.4	1.11±0.04	3.1±0.06	0.43± 0.01	7.45±0.7	2.22±0.1	0.26±0.01	5.40±0.2	32.07±10.1
6	32.8±4.2	0.41±0.03	15.6±1.3	1.14±0.04	2.5±0.04	0.42± 0.01	7.80±0.5	2.22±0.07	0.26±0.01	5.13±0.4	31.73±11.6
7	37.8±5.4	0.52±0.04	19.9±1.7	1.27±0.06	5.1±0.11	0.54± 0.02	8.62±0.7	3.20±0.11	0.37±0.03	5.50±0.3	39.80±9.7
8	35.7±3.6	0.43±0.03	18.2±1.5	1.26±0.04	3.4±0.06	0.51± 0.01	8.72±0.7	2.29±0.08	0.28±0.02	4.87±0.2	35.60±13.8
9	29.2±3.3	0.36±0.01	13.2±1.2	1.00±0.02	2.6±0.05	0.38± 0.01	6.98±0.5	1.91±0.05	0.25±0.01	5.17±0.2	28.47±9.5
10	26.7±2.8	0.33±0.01	12.9±0.9	0.90±0.01	2.9±0.03	0.35± 0.01	6.94±0.5	1.83±0.05	0.24±0.01	5.00±0.2	25.27±8.8
11	24.2±2.1	0.30±0.02	12.3±1.1	0.85±0.01	2.3±0.04	0.31± 0.01	5.27±0.4	1.65±0.04	0.21±0.01	4.97±0.3	22.00±9.7
I_p, %	62	54	62	68	54	59	55	57	38	65	62
$CV_{ср}$, %	20.80	6.36	13.89	8.17	10.35	5.13	9.14	5.25	5.61	8.65	21.87
$CV_{\bar{x}\text{-}ср}$, %	19.74	24.14	21.65	29.26	33.63	22.49	24.63	22.37	23.76	17.10	32.71

Примечание. ЦП – ценопопуляции (1 – 11); 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.); $I_р$, % – показатель фитоценотической пластичности признака; $CV_{ср}$, % – внутрипопуляционная (индивидуальная) изменчивость признака; $Cv_{\bar{x}\text{-}ср}$, % – межпопуляционная (внутривидовая) изменчивость признака.

Note. CP – coenopopulations (1 – 11); I – XI – the ordinal number of characters: the height of the shoot and diameter of its base (I and II, cm), the length and width of the lower (III and IV, cm) and 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); $I_р$, % – phytocenotic plasticity index; $CV_{ср}$, % – the individual variability of characters; $CV_{\bar{x}\text{-}ср}$, % – the interpopulation variability of characters.

Таблица 3. Результаты однофакторного дисперсионного анализа морфологических признаков *Gymnadenia conopsea* трех независимых групп ценопопуляций

Table 3. Results of One-Way Analysis of Variation of *Gymnadenia conopsea* morphological characters for three independent groups of its coenopopulations

Параметры	*F*	*p*
Высота побега, см	**117.15**	**<0.001**
Диаметр основания побега, см	**132.26**	**<0.001**
Длина нижнего листа, см	**28.86**	**<0.001**
Ширина нижнего листа, см	**70.02**	**<0.001**
Длина верхнего листа, см	**67.04**	**<0.001**
Ширина верхнего листа, см	**247.51**	**<0.001**
Высота соцветия, см	**132.05**	**<0.001**
Диаметр соцветия, см	**139.36**	**<0.001**
Диаметр цветоноса, см	**157.29**	**<0.001**
Число листьев, шт.	**9.76**	**<0.001**
Число цветков в соцветии, шт.	**101.28**	**<0.001**

Примечание. F – критерий Фишера, *p* – вероятность нулевой гипотезы; выделенные полужирным значения достоверны при уровне значимости $p < 0.05$.

Note. F – Fisher's criterion, *p* – the probability of null hypothesis; the values which are reliable with significance levels $p < 0.05$ are given in italics.

ческих параметров растений достоверно отличаются в ЦП трех независимых групп (1 – ЦП1, 2, 10, 11; 2 – ЦП4-6, 9; 3 – ЦП3, 7, 8) (табл. 3).

Согласно результатам попарного апостериорного сравнения средних значений морфологических признаков по критерию Фишера (Fisher LSD), три группы ЦП попарно отличаются друг от друга ($p < 0.05$) по большинству анализируемых признаков. Исключение составляют длина верхнего листа (нет достоверных отличий между группами 1 и 2) и наименее вариабельный из признаков – число листьев на побеге (достоверно не отличаются группы 2 и 3) (табл. 4).

В большом жизненном цикле *G. conopsea* изучены шесть возрастных состояний: ювенильные (*j*),

Таблица 4. Результаты расчета критерия Фишера (Fisher LSD) при попарном апостериорном сравнении трех групп ценопопуляций по длине верхнего листа и числу листьев

Table 4. Results of Fisher's LSD Test in pairwise posteriori comparison of three independent groups of coenopopulations by the length of the top leaf and the number of leaves

Длина верхнего листа			
Группы ценопопуляций	1 *M* = 2.66	2 *M* = 2.86	3 *M* = 4.00
1	–	0.08	**<0.001**
2	0.08	–	**<0.001**
3	**<0.001**	**<0.001**	–
Число листьев			
Группы ценопопуляций	1 *M* = 5.04	2 *M* = 5.34	3 *M* = 5.58
1	–	**0.009**	**<0.001**
2	**0.009**	–	0.05
3	**<0.001**	0.05	–

Примечание. M – значения среднего статистического по группам; в таблице представлены полученные при попарных сравнениях уровни статистической значимости; выделенные полужирным значения достоверны при уровне значимости $p < 0.05$.

Note. M – Average values for groups; Table shows the levels of statistical significance obtained in pairwise comparisons; the values which are reliable with significance levels $p < 0.05$ are given in italics.

имматурные (*im*), виргинильные (*v*), молодые, средневозрастные и старые генеративные (*g*1, *g*2, *g*3) растения. Морфологию и численность проростков (протокормов) с преимущественно подземным образом жизни не изучали. Особи постгенеративного онтогенетического периода в исследованных ЦП не выявлены. Ювенильные растения формируют один ассимилирующий узкий лист длиной 2.85 – 6.12 см и шириной 0.25 – 0.37 см. Имматурные особи развивают один-два длинных, 8.3 – 14.1 см, килеватых узколанцетных листа шириной 0.35 – 0.67 см. Виргинильные растения образуют два – шесть крупных килеватых прикорневых листьев с характерными для взрослых особей параметрами (длина 10.4 – 24.7 см, ширина 0.78 – 1.22 см). На данной стадии при материнском растении изредка образуется омоложенная до имматурного или ювенильного состояния дочерняя особь. Молодые генеративные растения отличаются некрупными размерами (вегетативные органы нередко соответствуют параметрам имматурных особей) и немногочисленностью цветков в соцветии (15 – 48 шт.). Для средневозрастных генеративных растений характерна максимальная для вида реализация ростового потенциала вегетативных (4 – 9 узколанцетных листьев, нижние из которых достигают длины до 30 см и ширины до 2.5 см) и генеративных (до 70 – 60 шт. цветков в длинном, до 13 – 14 см, узком соцветии) органов. Старые генеративные растения – особи с затухающей репродуктивной функцией, меньшими параметрами надземных вегетативных органов, нередко соответствующими имматурным растениям. Отличительным признаком является наличие у основания побега остатков цветоносов предыдущих генераций. Довольно редкие случаи вегетативного размножения в генеративном периоде выражаются в образовании дочернего виргинильного растения.

Таким образом, для *G. conopsea* на Центральном Кавказе характерен преимущественно семенной способ размножения, что свойственно и для других видов туберoидных орхидных (Перебора, 2008). Вклад в самоподдержание ЦП вегетативного размножения незначительный.

Базовый возрастной спектр *G. conopsea*, позволяющий выделить общие закономерности, повторяющиеся в возрастной структуре отдельных ЦП, характеризуется пиком на группе средневозрастных генеративных особей (39.24%) при достаточно высокой доле особей в каждой из возрастных групп прегенеративного периода (рис. 1). Соответственно, несмотря на различия в условиях произрастания

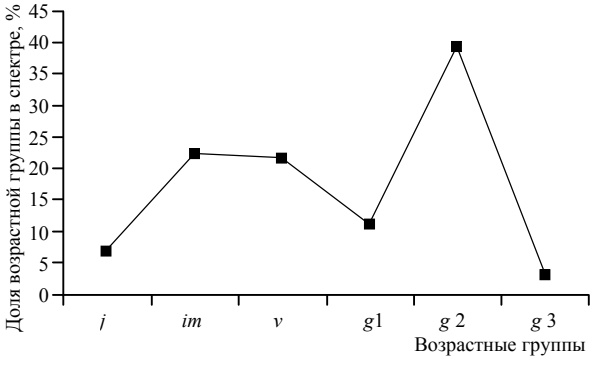

Рис. 1. Базовый возрастной спектр *Gymnadenia conopsea*: *j* – ювенильные, *im* – имматурные, *v* – виргинильные, *g*1, *g*2, *g* 3 – молодые, средневозрастные и старые генеративные

Fig. 1. Base ontogenetic spectrum of *Gymnadenia conopsea*: *j* – juvenile, *im* – immature, *v* – virginal, *g*1, *g*2, *g*3 – young, middle-aged and aged generative individuals

конкретных ЦП, для *G. conopsea* в целом характерно эффективное семенное возобновление.

В то же время особенности возрастной структуры отдельных ЦП вида в значительной степени определяются степенью антропогенной нагрузки, характером субстрата и уровнем межвидовой конкуренции в фитоценозе, косвенным показателем которого является общее проективное покрытие травостоя (ОПП, %). Так, на ненарушенных лугах с высоким ОПП (90 – 100%) в возрастных спектрах ЦП4 – 9 отмечена максимальная доля растений генеративного периода (48.6 – 56.5%) (рис. 2). Данные ЦП по критерию «Δ – ω» относятся к типу зреющих и зрелых (табл. 5).

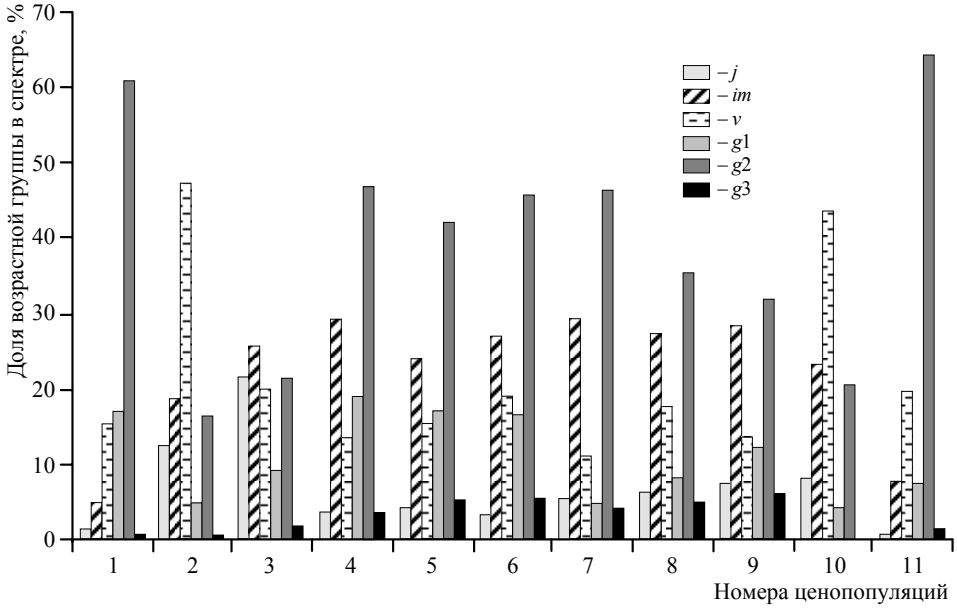

Рис. 2. Возрастные спектры ценопопуляций *Gymnadenia conopsea*: *j* – ювенильные, *im* – имматурные, *v* – виргинильные, *g*1, *g*2, *g*3 – молодые, средневозрастные и старые генеративные растения

Fig. 2. Age spectra of *Gymnadenia conopsea* coenopopulations: *j* – juvenile, *im* – immature, *v* – virginal, *g*1, *g*2, *g*3 – young, middle-aged and aged generative individuals

Соответственно индекс восстановления *I*в, характеризующий эффективность семенного возобновления, в ЦП4-9 достаточно невысокий (1.06 – 3.73), как и общая плотность особей – не более 6 – 8 особ./м^2. Вероятно, это обусловлено угнетением молодых особей *G. conopsea* более конкурентоспособными растениями сопутствующих видов.

В ЦП3, произрастающей на щебнистом склоне с разреженным травостоем (ОПП 60%), интенсивное возобновление *G. conopsea* и высокая приживаемость молодых растений приводят к преобладанию в возрастном спектре прегенератив-

ных растений с общей долей 67.3%, повышению индекса восстановления и максимальной плотности растений (15.8 особ./м), молодой тип ЦП. Данные об интенсификации семенного возобновления и повышении плотности ЦП *G. conopsea* на подвижных субстратах получены также О. Е. Афанасьевой, Л. В. Тетерюк при изучении вида в несформированных растительных сообществах на выходах известняков (Афанасьева, Тетерюк, 2004).

Таблица 5. Демографические показатели ценопопуляций *Gymnadenia conopsea*
Table 5. Demographic indicators of *Gymnadenia conopsea* cenopopulations

ЦП	*S*, м^2	*N*, шт.	*M*, особ./м^2	*I*в	Δ	ω	Тип ЦП
1	300	21	0.07	0.25	0.59	0.88	Стареющая
2	300	150	0.5	10.22	0.15	0.34	Молодая
3	60	948	15.8	5.72	0.24	0.49	Молодая
4	480	1617	3.37	1.47	0.43	0.71	Зрелая
5	800	3296	4.12	1.06	0.48	0.77	Зрелая
6	600	1908	3.18	2.15	0.38	0.66	Зрелая
7	800	4696	5.87	1.39	0.45	0.75	Зрелая
8	900	5508	6.12	3.72	0.35	0.60	Зреющая
9	1200	9936	8.28	2.12	0.37	0.64	Зрелая
10	400	292	0.73	9.73	0.17	0.38	Молодая
11	600	72	0.12	0.33	0.57	0.85	Стареющая

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

Note. *S*, *N*, *M* – the area, abundance and density of coenopopulations; *I*в – the index of renewal, Δ and ω – the indices of age and efficiency.

В ЦП3, произрастающей на щебнистом склоне с разреженным травостоем (ОПП 60%), интенсивное возобновление *G. conopsea* и высокая приживаемость молодых растений приводят к преобладанию в возрастном спектре прегенеративных растений с общей долей 67.3%, повышению индекса восстановления и максимальной плотности растений (15.8 особ./м), молодой тип ЦП. Данные об интенсификации семенного возобновления и повышении плотности ЦП *G. conopsea* на подвижных субстратах получены также О. Е. Афанасьевой, Л. В. Тетерюк при изучении вида в несформированных растительных сообществах на выходах известняков (Афанасьева, Тетерюк, 2004).

При интенсивной рекреационной нагрузке и перевыпасе скота на щебнистых субстратах (ЦП2, 10) происходит снижение доли генеративных растений до 21.6 – 24.7% при выраженном накоплении в возрастных спектрах виргинильных особей (43.7 – 47.3%), что, возможно, связано с низкими темпами развития молодых растений на ресурсо- и энергозатратном этапе формирования генеративных органов в неблагоприятных условиях произрастания. Несмотря на максимальные значения индекса восстановления *I*в при низкой межвидовой конкуренции, плотность особей в ЦП2 и 10 составляет всего 0.5 и 0.73 особ./м^2 соответственно.

Минимальная плотность растений отмечена в ЦП1, 11 в мезофильных луговых фитоценозах, подверженных перевыпасу скота. При ОПП 80 – 90% и высокой антропогенной нагрузке резко снижаются эффективность семенного возобновле-

ния (*I*в всего 0.25 – 0.33), плотность и численность растений, в возрастных спектрах стареющих ЦП возрастает доля генеративных особей (73.1 – 78.7%). Схожие результаты получены Е. А. Перебора (2011) для луговых фитоценозов плато Лагонаки, где в результате интенсивного выпаса скота растения *G. conopsea* практически исчезли из травостоя.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для *G. conopsea* в целом характерен средний-высокий уровень пластичности и высокая изменчивость морфологических признаков при изменении условий произрастания. Наиболее благоприятными для реализации ростовых потенций вида являются условия ненарушенных сильно увлажненных луговых фитоценозов. При усилении антропогенной нагрузки (рекреация, выпас скота) наблюдается снижение жизненности ЦП. Вегетативное размножение не вносит существенного вклада в самоподдержание и формирование возрастной структуры ЦП вида. Перевыпас скота в фитоценозах с сомкнутым растительным покровом приводит к выраженному снижению плотности и эффективности возобновления ЦП, их направленному старению. При низкой напряженности конкуренции в фитоценозе (на щебнистых субстратах) перевыпас скота способствует задержке в развитии особей на виргинильной стадии, снижению плотности растений. В фитоценозах с разреженным растительным покровом при отсутствии антропогенной нагрузки наблюдается максимально эффективное семенное возобновление ЦП.

Таким образом, при произрастании в условиях Центрального Кавказа *G. conopsea* проявляет признаки SR-стратегии жизни: интенсификация процессов роста и эффективное поддержание плотности особей при высоком уровне межвидовой конкуренции с сохранением подчиненного положения в фитоценозе (фитоценотическая патиентность); интенсивное возобновление ЦП, способность захватывать незанятые территории с повышением средовлияния в условиях пониженного уровня межвидовой конкуренции (эксплерентность). Механизмы эффективной адаптации вида к воздействию высокой антропогенной нагрузки на растительный покров луговых экосистем Центрального Кавказа не выявлены. В подобных условиях происходит направленное снижение организменных и популяционных индикаторов устойчивости *G. conopsea* в природе.

Исследование проведено в рамках государственного задания Института экологии горных территорий им. А. К. Темботова РАН (№ 075-00347-19-00 по теме «Закономерности пространственно-временной динамики луговых и лесных экосистем в условиях горных территорий (российский Западный и Центральный Кавказ))».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Афанасьева О. Е., Тетерюк Л. В. Возрастные спектры ценопопуляций *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. на северном пределе распространения // Методы популяционной биологии : материалы VII Всерос. популяционного семинара. Сыктывкар : Коми науч. центр УрО РАН, 2004. Ч.1. С. 11 – 13.

Афанасьева О. Е., Тетерюк Л. В. Изменчивость *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. на северной границе ареала // Устойчивость экосистем и проблема сохранения биоразнообразия на Севере : материалы междунар. науч. конф. Кировск : Т-во науч. изд. КМК, 2006. С. 17 – 21.

Вахрамеева М. Г. Онтогенез и динамика популяций *Dactylorhiza Fuchsii* (Orchidaceae) // Бот. журн. 2006. Т. 91, № 11. С. 1683 – 1695.

Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3 – 7.

Жукова Л. А. Динамика ценопопуляций луговых растений в естественных фитоценозах // Динамика ценопопуляций травянистых растений. Киев : Наук. думка, . 1987. С. 9 – 19.

Зайцев Г. Н. Обработка результатов фенологических наблюдений в ботанических садах // Бюл. Главного Бот. сада. 1974. Вып. 94. С. 3 – 10.

Злобин Ю. А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 6. С. 769 – 781.

Ишбирдин А. Р., Ишмуратова М. М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии : материалы VII Всерос. популяционного семинара. Сыктывкар : Коми науч. центр УрО РАН, 2004. С. 113 – 120.

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. Н. Новгород : Изд-во Нижегород. гос. ун-та, 2005. С. 85 – 98.

Красная книга Кабардино-Балкарской Республики. Нальчик : Печатный двор, 2018. 496 с.

Перебора Е. А. Типы побегов и жизненные формы орхидных Северо-Западного Кавказа // Бюл. Бот. сада им. И. С. Косенко. 2003. Вып. 21. 118 – 180.

Перебора Е. А. Особенности развития некоторых тубероидных орхидных в условиях Северо-Западного Кавказа // Экол. вестн. Сев. Кавказа. 2008. Т. 4, № 2. С. 106 – 124.

Перебора Е. А. Экология орхидных Северо-Западного Кавказа. Краснодар : Изд-во Кубан. гос. аграр. ун-та, 2011. 441 с.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7 – 204.

Разумов В. В., Курданов Х. А., Разумова Л. А., Крохмаль А. Г., Батырбегова Л. М. Экосистемы гор Центрального Кавказа и здоровье человека. Ставрополь : Ставропольсервис школа, 2003. 448 с.

Стецук Н. П. Основные механизмы устойчивости ценопопуляций некоторых видов орхидных Южного Приуралья // Вестн. Оренб. гос. ун-та. 2006. Т. 4. С. 93 – 96.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1975. Вып. 2. С. 7 – 34.

Шхагапсоев С. Х. Орхидные Кабардино-Балкарии // Охрана и культивирование орхидей : материалы VII Междунар. конф. Краснодар : Изд-во Кубан. гос. аграрн. ун-та, 1998. С. 12 – 14.

Atala C., *Mucoz-Tapia L.*, *Pereira G.*, *Romero C.*, *Vargas R.*, *Acuca-Rodriguez I. S.*, *Molina-Montenegro M. A.*, *Brito E.* The Effect of Future Climate Change on the Conservation of *Chloraea disoides* Lindl. (Orchidaceae) in Chile // Brazilian J. of Botany. 2017. Vol. 40. P. 353 – 360. DOI: 10.1007/s40415-016-0333-4

Batista J. A. N., *Proite K.*, *de Bem Bianchetti L.* Descriptions and Phylogenetic Relationships of four New Species and a New Name of *Habenaria* (Orchidaceae) from the Cerrado and Campos Rupestres of Brazil // Plant Systematics and Evolution. 2017. Vol. 303, iss. 7. P. 873 – 899. DOI: 10.1007/s00606-017-1415-x

Favre-Godal Q., *Gourguillon L.*, *Lordel-Madeleine S.*, *Gindro K.*, *Choisy P.* Orchids and Their Mycorrhizal Fungy : An Insufficiently Explored Relationship // Micorrhiza. 2020. Vol. 30, iss. 1. P. 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. Vol. 59. eP. 16. DOI: 10.1186/s40529-018-0232-z

Gomes P. C. L., *de Camargo Smidt E.*, *de Fraga C. N.*, *Silva-Pereira V.* High Genetic Variability is Preserved in Relict Populations of *Cattleya lobata* (Orchidaceae) in the Atlantic Rainforests Inselbergs // Brazilian J. of Botany. 2018. Vol. 41, iss. 1. P. 185 – 195. DOI: 10.1007/s40415-017-0422-z

Hou N., *Wang G.*, *Zhu Y.*, *Wang L.*, *Xu J.* The Complete Chloroplast Genome of the Rare and Endangered Herb *Paphiopedilum dianthum* (Asparagales : Orchidaceae) // Conservation Genetics Resources. 2018. Vol. 10, iss. 4. P. 709 – 712. DOI: 10.1007/s12686-017-0907-x

Huda M. K., *Wilcock C. C.* Impact of Floral Traits on the Reproductive Success of Epiphytic and Terrestrial Tropical Orchids // Oecologia. 2008. Vol. 154, iss. 4. P. 731 – 741. DOI: 10.1007/s00442-007-0870-4

Karimova O. A., *Abramova L. M.*, *Golovanov Y. M.* Analysis of the Current Status of Populations of Rare Plant Species of Nature Monument Troicki Chalk Mountains (Orenburg Region) // Arid Ecosystems. 2017. Vol. 7, iss. 1. P. 41 – 48. DOI: 10.1134/S2079096117010073

Minasiewicz J., *Znaniecka J. M.*, *Gyrniak M.*, *Kawicski A.* Spatial Genetic Structure of An Endangered Orchid *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) at a Regional Scale : Limited Gene Flow in a Fragmented Landscape // Conservation Genetics. 2018. Vol. 19, iss. 6. P. 1449 – 1460. DOI: 10.1007/s10592-018-1113-4

Pellegrino G. Sympatric Reinforcement of Reproductive Barriers Between *Neotinea tridentata* and *N. ustulata* (Orchidaceae) // J. of Plant Research. 2016. Vol. 129, iss. 6. P. 1061 – 1068. DOI: 10.1007/s10265-016-0855-7

Suetsugu K. Autonomous Self-pollination and Insect Visitors in Partially and Fully Mycoheterotrophic Species of *Cymbidium* (Orchidaceae) // J. of Plant Research. 2015. Vol. 128, iss. 1. P. 115 – 125. DOI: 10.1007/s10265-014-0669-4

Walisch T. J., *Matthies D.*, *Hermant S.*, *Colling G.* Genetic Structure of *Saxifraga rosacea* subsp. *sponhemica*, a Rare Endemic Rock Plant of Central Europe // Plant Systematics and Evolution. 2015. Vol. 301, iss. 1. P. 251 – 263. DOI: 10.1007/s00606-014-1070-4

Zacarias-Correa A. G., *Lira-Noriega A.*, *Perez-Calix E.*, *Samain M.-S.*, *Wolfe A. D.* Back to the Future of a Rare Plant Species of the Chihuahuan Desert : Tracing Distribution Patterns Across Time and Genetic Diversity as a Basis for Conservation Actions // Biodiversity and Conservation. 2020. Vol. 29, iss. 6. P. 1821 – 1840. DOI: 10.1007/s10531-020-01962-2

Variability of Population and Individual Characters of *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (Orchidaceae, Liliopsida) under Anthropogenic Load Conditions in Meadow Ecosystems of Central Caucasus

Viktoriya A. Chadaeva ✉, *https://orcid.org/0000-0002-0788-1395*; *v_chadayeva@mail.ru*
Galina A. Kyarova, *gkiarova@mail.ru*

Tembotov Institute of Ecology of Mountainous Territories
of the Russian Academy of Sciences
37a I. Armand St., Nalchik 360051, Russia

Received 18 May 2020, revised 20 October 2020, accepted 30 October 2020

Chadaeva V. A., Kyarova G. A. Variability of Population and Individual Characters of *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (Orchidaceae, Liliopsida) under Anthropogenic Load Conditions in Meadow Ecosystems of Central Caucasus. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2020, no. 4, pp. 492–508 (in Russian). DOI: https://doi.org/ 10.35885/1684-7318-2020-4-492-508

Abstract. We studied the variability and phytocenotic plasticity of the morphological characters of individuals, and the numbers, density, ontogenetic structure and vitality of 11 coenopopulations of *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. within the Kabardino-Balkar Republic in 2015–2019. The variability and plasticity of plants features provide their adaptation to various growing conditions and improve the morphological heterogeneity of coenopopulations. The dynamics of abundance, density, age structure and vitality of coenopopulations in the changing conditions of the environment provides information about life strategies of the species. Age conditions, the variability and plasticity of plants were studied on the basis of morphological parameters of the aboveground organs without digging the plants. The studies were conducted in meadow plant communities under various conditions of anthropogenic load (recreation and grazing). The species is characterized by medium-high phytocenotic plasticity of morphological characters (I_p = 38–68%) and high variability of morphological characters ($CV_{\bar{x}\text{ср}}$ = 17.10–33.63%) under changeable growth conditions. Intensification of growth processes in the individuals with the maximum increase of the coenopopulation vitality (*IVC* = 0.98–1.16) was observed in the composition of undisturbed highly wet meadows; the portion of generative individuals increased in their ontogenetic spectra (48.6–56.5%). Under the anthropogenic load intensification, the vitality of coenopopulations (*IVC* = 0.82–0.95) and the density of individuals decreased; the portion of virginal individuals increased in their ontogenetic spectra (rubbly meadows) or coenopopulations were clearly aging. The rate of the seed reproduction of coenopopulations, where the density of individuals accounted for 16 ind./m^2, was high on rubbly substrata with low total projective cover (60%). Our studies have identified the mixed type of life strategy for *Gymnadenia conopsea* with stress-tolerant and ruderal components. The ruderal-stress-tolerant life strategy allows the species to grow for a long time in conditions of high interspecific competition and anthropogenic load, spreading quickly to unoccupied territories.
Keywords: *Gymnadenia conopsea*, coenopopulation, variability of characters, vitality, ontogenetic structure, life strategy.

DOI: https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-4-492-508

Acknowledgments: The studies were conducted within the framework of the State Objective Tembotov Institute of Ecology of Mountainous Territories of the Russian Academy of Sciences (No. 075-00347-19-00 according to the project "Regularities of the spatio-temporal dynamics of meadow and forest ecosystems under conditions of mountain territories (the Western and Central Caucasus of Russia)").

REFERENCES

Afanasyeva O. E., Teteryuk L. V. Age Spectra of *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. Cenopopulations on the Northern Limit of Distribution. *Metody populiatsionnoi biologii: materialy VII Vserossiiskogo populiatsionnogo seminara* [Methods of Population Biology. Materials of Reports of the VII All-Russian Population Seminar]. Syktyvkar, Komi nauchnyi tsentr UrO RAN Publ., 2004, pt. 1, pp. 11–13 (in Russian).

Afanasyeva O. E., Teteryuk L. V. Variability of *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. on the Northern Border of the Range. *Ecosystem Sustainability and the Problem of Conservation of Biodiversity in the North. Materials of International Scientific Conferense*. Kirovsk, KMK Scientific Press Ltd., 2006, pp. 17–21 (in Russian).

Vakhrameeva M. G. Ontogenesis and Populations Dynamics of *Dactylorhiza fuchsii* (Orchidaceae). *Botanicheskii zhurnal*, 2006, vol. 91, no. 11, pp. 1683–1695 (in Russian).

Zhivotovsky L. A. Ontogenetic State, Effective Density, and Classification of Plant Populations. *Russian J. of Ecology*, 2001, vol. 32, no. 1, pp. 1–5.

Zhukova L. A. Dynamics of Coeno-populations of Meadow Plants in Natural Phytocenoses. In: *Dinamika tsenopopuliatsii travianistykh rastenii* [Dynamics of Cenopopulations of Herbaceous Plants]. Kiev, Naukova dumka Publ., 1987, pp. 9–19 (in Russian).

Zaitsev G. N. Processing of Phenological Observation Results in Botanical Gardens. *Bulletin Main Botanical Garden*, 1974, iss. 94, pp. 3–10 (in Russian).

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 Russian).

Ishbirdin A. R., Ishmuratova M. M. Adaptive Morphogenesis and Eco-cenotic Survival Strategies of Herbaceous Plants. *Metody populiatsionnoi biologii: materialy VII Vserossiiskogo populiatsionnogo seminara* [Methods of Population Biology. Materials of Reports of the VII All-Russian Population Seminar]. Syktyvkar, Komi nauchnyi tsentr UrO RAN Publ., 2004, pp. 113–120 (in Russian).

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. *Populations in space and time: materials of the VIII All-Russian population seminar* [Population in Space and Time. Abstracts of the VII Russian Population Seminar]. Nizhniy Novgorod, Izdatel'stvo Nizhegorodskogo gosudarstvennogo universiteta, 2005, pp. 85–98 (in Russian).

Krasnaya kniga Kabardino-Balkarskoy Respubliki [The Red Book of the Kabardino-Balkar Republic]. Nalchik, Pechatnyi dvor Publ., 2018. 496 p. (in Russian).

Perebora E. A. Shoots Types and Life Forms of Orchids in the Northwest Caucasus. *Bulleten Botanicheskogo sada im. I. S. Kosenko*, 2003, vol. 21, pp. 118–180 (in Russian).

Perebora E. A. Ecological Peculiarities of Some Tuberous Orchids Development Under the Conditions of the Northern-Western Caucasus. *The North Caucasus Ecological Herald*, 2008, vol. 4, no. 2, pp. 106–124 (in Russian).

Perebora E. A. *Ekologiya orkhidnykh Severo-Zapadnogo Kavkaza* [Ecology of Orchids in the Northwest Caucasus]. Krasnodar, Izdatel'stvo Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta, 2011. 441 p. (in Russian).

Rabotnov T. A. Life Cycle of Perennial Herbaceous Plants in Meadow Cenoses. *Trudy Botanicheskogo instituta AN SSSR*, *Ser. Geobotanika*, 1950, iss. 6, pp. 7 – 204 (in Russian).

Razumov V. V., Kurdanov H. A., Razumova L. A., Krokhmal A. G., Batyrbegova L. M. *Ekosistemy gor Tsentralnogo Kavkaza i zdorovie cheloveka* [Ecosystems of the Mountains of the Central Caucasus and Human Health]. Stavropol, Stavropol'servis shkola Publ., 2003, 448 p. (in Russian).

Stecuk N. P. The Main Stability Mechanisms of Some Orchid Species Coenopopulations in the Southern Urals. *Vestnik Orenburg State University*, 2006, vol. 4, pp. 93–96 (in Russian).

Uranov A. A. The Age Range of Phitopopulations as a Function of Time and Energy Wave Processes. *Nauchnye doklady vysshei shkoly. Biologicheskie nauki*, 1975, iss. 2, pp. 7–34 (in Russian).

Shkhagapsoev S. Kh. Orchids of Kabardino-Balkaria. *Okhrana i kul'tivirovanie orkhidei: materialy VII Mezhdunarodnoi konferentsii* [Protection and Cultivation of Orchids. Abstracts of the VII International Conference]. Krasnodar, Izdatel'stvo Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta, 1998, pp. 12–14 (in Russian).

Atala C., Mucoz-Tapia L., Pereira G., Romero C., Vargas R., Acuca-Rodriguez I. S., Molina-Montenegro M. A., Brito E. The Effect of Future Climate Change on the Conservation of *Chloraea disoides* Lindl. (Orchidaceae) in Chile. *Brazilian J. of Botany*, 2017, vol. 40, pp. 353–360. DOI: 10.1007/s40415-016-0333-4

Batista J. A. N., Proite K., de Bem Bianchetti L. Descriptions and Phylogenetic Relationships of four New Species and a New Name of *Habenaria* (Orchidaceae) from the Cerrado and Campos Rupestres of Brazil. *Plant Systematics and Evolution*, 2017, vol. 303, iss. 7, pp. 873–899. DOI: 10.1007/s00606-017-1415-x

Favre-Godal Q., Gourguillon L., Lordel-Madeleine S., Gindro K., Choisy P. Orchids and Their Mycorrhizal Fungy: An Insufficiently Explored Relationship. *Micorrhiza*, 2020, vol. 30, iss. 1, 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, vol. 59, eP. 16. DOI: 10.1186/s40529-018-0232-z

Gomes P. C. L., de Camargo Smidt E., de Fraga C. N., Silva-Pereira V. High Genetic Variability is Preserved in Relict Populations of *Cattleya lobata* (Orchidaceae) in the Atlantic Rainforests Inselbergs. *Brazilian J. of Botany*, 2018, vol. 41, iss. 1, pp. 185–195. DOI: 10.1007/ s40415-017-0422-z

Hou N., Wang G., Zhu Y., Wang L., Xu J. The Complete Chloroplast Genome of the Rare and Endangered Herb *Paphiopedilum dianthum* (Asparagales: Orchidaceae). *Conservation Genetics Resources*, 2018, vol. 10, iss. 4, pp. 709–712. DOI: 10.1007/s12686-017-0907-x

Huda M. K., Wilcock C. C. Impact of Floral Traits on the Reproductive Success of Epiphytic and Terrestrial Tropical Orchids. *Oecologia*, 2008, vol. 154, iss. 4, pp. 731–741. DOI: 10.1007/ s00442-007-0870-4

Karimova O. A., Abramova L. M., Golovanov Y. M. Analysis of the Current Status of Populations of Rare Plant Species of Nature Monument Troicki Chalk Mountains (Orenburg Region). *Arid Ecosystems*, 2017, vol. 7, iss. 1, pp. 41–48. DOI: 10.1134/S2079096117010073

Minasiewicz J., Znaniecka J. M., Gyrniak M., Kawicski A. Spatial Genetic Structure of An Endangered Orchid *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) at a Regional Scale: Limited Gene Flow in a Fragmented Landscape. *Conservation Genetics*, 2018, vol. 19, iss. 6, pp. 1449–1460. DOI: 10.1007/s10592-018-1113-4

Pellegrino G. Sympatric Reinforcement of Reproductive Barriers Between *Neotinea tridentata* and *N. ustulata* (Orchidaceae). *J. of Plant Research*, 2016, vol. 129, iss. 6, pp. 1061–1068. DOI: 10.1007/s10265-016-0855-7

Suetsugu K. Autonomous Self-pollination and Insect Visitors in Partially and Fully Myco-heterotrophic Species of *Cymbidium* (Orchidaceae). *J. of Plant Research*, 2015, vol. 128, iss. 1, pp. 115–125. DOI: 10.1007/s10265-014-0669-4

Walisch T. J., Matthies D., Hermant S., Colling G. Genetic Structure of *Saxifraga rosacea* subsp. *sponhemica*, a Rare Endemic Rock Plant of Central Europe. *Plant Systematics and Evolution,* 2015, vol. 301, iss. 1, pp. 251–263. DOI: 10.1007/s00606-014-1070-4

Zacarias-Correa A. G., Lira-Noriega A., Perez-Calix E., Samain M.-S., Wolfe A. D. Back to the Future of a Rare Plant Species of the Chihuahuan Desert: Tracing Distribution Patterns Across Time and Genetic Diversity as a Basis for Conservation Actions. *Biodiversity and Conservation*, 2020, vol. 29, iss. 6, pp. 1821–1840. DOI: 10.1007/s10531-020-01962-2