

УДК 582.594.2: [581.46+581.5] (477.75)
DOI: 10.25684/0513-1634-2023-147-135-143

ОСОБЕННОСТИ АНТЭКОЛОГИИ *ORCHIS MASCULA* L. (ORCHIDACEAE) В КРЫМУ: ФЕНОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ, ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И МОРФОМЕТРИЯ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОСОБЕЙ

Алексей Дмитриевич Сволынский, Сергей Петрович Иванов,
Виктория Витальевна Курамова

Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского
295007, Республика Крым, г. Симферополь, проспект Академика Вернадского, 4
E-mail: svolinskiy@gmail.com, spi2006@list.ru, viktoriya.bekirova@ya.ru

Выявлены фенодаты периода цветения орхидеи *Orchis mascula* L. в Крыму. Наиболее раннее цветение вида наблюдалось с первых чисел апреля, наиболее позднее – с конца апреля, окончание цветения – конец мая – первые числа июня. Фенодаты цветения южнобережной ценопопуляции (гора Чакатыш) и горнолесной (урочище Карабель-Даг) совпадали, сумма положительных температур начала цветения ценопопуляций на южном берегу составила в среднем 667°C, а в горных лесах – 245°C. Распределение генеративных особей в двух изученных ценопопуляциях крайне неравномерное, отклоняется от нормального и представляет собой распределение «разломанного стержня» МакАртура. Южнобережная и горнолесная ценопопуляции *Orchis mascula* L. достоверно отличались по длине цветоносов, соцветий и количеству цветков в соцветиях. Морфологические отличия растений южнобережной и горнолесной ценопопуляций, а также существенные отличия в сумме положительных температур фенодат периода цветения позволяют предположить наличие в Крыму двух экологических форм *Orchis mascula* L.

Ключевые слова: *Orchis mascula* L.; *Orchidaceae*; фенология цветения; пространственное распределение особей в ценопопуляции; морфометрические показатели соцветий; Крымский полуостров

Введение

Орхидные (Orchidaceae Juss.) – одно из эволюционно продвинутых семейств цветковых растений, которое по оценкам разных авторов насчитывает 28 тыс. видов [20]. Большинству видов этого семейства присуща сложность биоценологических связей, включая симбиоз с грибами и взаимоотношения с опылителями [24, 29]. Большинство орхидей – охраняемые виды. Все 45 видов орхидей, произрастающих на территории Крымского полуострова [21, 16], включены в Красные книги Республики Крым [9] и города Севастополь [8].

Orchis mascula L. – один из наиболее распространенных видов орхидей, ареал включает большую часть Европы, отдельные пункты Северной Африки, Малую Азию, Кавказ и Урал в виде отдельного анклава. Крымская популяция *O. mascula* находится на юго-восточной границе общего ареала вида [23]. Широкое распространение вида в Крыму известно со времен Е.В. Вульфа [1], который указал 40 пунктов его произрастания на полуострове. В дальнейшем сведения о распространении вида приведены в Красной книге Украины [18], Красных книгах Республики Крым [9], города Севастополь [8]. В монографии А.В. Фатерыги с соавторами [16] приводится более 100 пунктов. Большинство мест произрастания вида отмечено в горной части, в степной и предгорной зонах выявлены единичные ценопопуляции. Типичные местообитания вида в Крыму – лесные сообщества, в основном буковые, грабинниковые и дубовые [9, 16, 21].

Исследования орхидей Крыма проводится по целому ряду направлений, в том числе изучается биология, фенология, возрастная и пространственная структура ценопопуляций, морфология [2-7, 10-14].

Цель работы – изучить фенологию цветения, пространственное распределение

цветущих особей, выявить морфометрические показатели генеративных особей *O. mascula*, произрастающих на южном берегу и в горно-лесном поясе Крыма.

Объекты и методы исследования

Особенности биологии и экологии *O. mascula* изучали в двух ценопопуляциях (ЦП): на южном склоне горы Чакатыш: N 44°42'29.10", E 33°98'75.89", 460 м н.у.м., пгт Голубой залив, и в урочище Карабель-Даг на западном склоне северного Демерджи: (N 44°78'78.54", E 34°36'71.89"; 795 м н.у.м., с. Перевальное). В локалитете Чакатыш растения произрастали на склоне южной экспозиции, в составе дубово-грабинникового леса (рис. 1а), в урочище Карабель-Даг – на участке склона западной экспозиции в буковом лесу (рис. 2а). Основной материал был собран в сезоны 2013-2015 гг.



Рис. 1 Ценопопуляция *Orchis mascula* L. в горно-лесном поясе
а – участок букового леса в урочище Карабель-Даг; б – плотная группа особей; с – одиночно растущее растение; d – соцветие на стадии цветения всех цветков



Рис. 2 Ценопопуляция *Orchis mascula* L. на Южном берегу Крыма
***a* – участок дубово-грабинникового леса на горе Чакатыш; *b* – группа цветущих особей;**
***c* – одиночно растущее растение**

Влияние температуры воздуха на сезонные сроки цветения орхидеи изучали по результатам расчета суммы активных температур, накопленной к той или иной фенодате, суммируя среднесуточные температуры за те дни, когда температура превышала $+5^{\circ}\text{C}$ (рис. 2b).

В исследовании учитывались климатические данные с интернет-ресурса <http://www.pogodaiklimat.ru> по четырем метеостанциям Крыма (Ангарский перевал (Синоптический индекс (СИ) – 33958), Алушта (СИ – 33959), Ялта (СИ – 33990), Симферополь (СИ – 33946).

Пространственное распределение цветущих особей в ценопопуляциях изучали с применением метода «ближайшего соседа» [17].

Морфометрические показатели генеративных особей оценивались прямым измерением соответствующих деталей строения растений и соцветий в полевых условиях без повреждения и изъятия особей из природы.

Результаты и обсуждение

Фенология цветения. Основные параметры периода цветения *O. mascula* в двух ценопопуляциях в 2013-2015 гг. представлены в таблице 1.

Таблица 1

Особенности фенологии цветения *Orchis mascula* L. в двух ценопопуляциях

ЦП	Сезон, г.	Параметры и значение					
		Начало цветения	Окончание цветения	Продолжительность цветения, дней		Сумма активных температур, С°	
				Одного цветка	Общая	Начало цветения	Окончание цветения
Гора Чакатыш	2013	14.04	24.05	16	40	705	1300
	2014	02.04	28.05	22	58	690	1345
	2015	25.04	01.06	19	42	675	1190
	Среднее	10.04	28.05	19	47	690	1278
Урочище Карабель-Даг	2013	14.04	24.05	16	37	257	729
	2014	05.04	28.05	21	49	249	710
	2015	22.04	04.06	14	44	287	990
	Среднее	14.04	29.05	17	43	264	810

Сравнение дат начала и окончания цветения *O. mascula* на ЮБК по наблюдениям в течение трех сезонов показало, что разница между самым ранним зацветанием в 2014 г. и самым поздним в 2015 г. составила 22 дня. В горно-лесном поясе разница оказалась меньше, но тоже существенной – 13 дней. В то же время сравнение фенодат начала цветения *O. mascula* на ЮБК и в горно-лесном поясе по отдельным годам показало их почти полное совпадение. Отмеченная разница составляла максимум 3 дня.

Продолжительность цветения *O. mascula* на ЮБК в 2013 г. составила 40 дней, с пиком цветения 7 мая; в 2014 г. продолжительность – 58 дней, пик цветения – 2 мая; в 2015 г. продолжительность – 42 дня, пик цветения – 13 мая. В горной ЦП в 2013 г. продолжительность – 37 дней, пик цветения – 4 мая; в 2014 г. продолжительность – 49 дней, пик цветения – 3 мая; в 2015 г. продолжительность – 44 дня, пик цветения – 11 мая. Продолжительность цветения одного цветка в середине периода цветения на ЮБК варьировал от 16 до 22, а в горно-лесном поясе – от 14 до 21 дня.

Разница по средней продолжительности цветения одного цветка (19 дней на южном берегу и 17 дня в горно-лесном поясе ($\Delta=10\%$) противоречит ожиданиям, поскольку более низкие температуры в горно-лесном поясе должны благоприятствовать более длительному цветению цветков. Возможно, это объясняется более высоким уровнем опыления горно-лесной ценопопуляции. Подробнее это вопрос будет рассмотрен в следующей публикации.

Установлено, что сумма активных температур начала цветения на горе Чакатыш изменялась от 675 до 705°C, а окончания цветения – от 1190 до 1345°C ($\Delta=588$). В урочище Карабель-Даг сумма активных температур начала цветения варьировала от 249 до 287°C, а окончания – от 710 до 990°C ($\Delta=548$).

Таким образом, по фенодатам начала и конца цветения, по общей продолжительности периода цветения наблюдалось крайне близкое сходство ценопопуляций, произрастающих на ЮБК и в горно-лесном поясе.

Особый интерес представляют полученные нами данные о совпадении (при сравнении по отдельным годам) сроков начала цветения горно-лесной и южнобережной ценопопуляций *O. mascula* при значительной разнице в сумме активных температур этой фенодаты. Возможно, что совпадение сроков цветения южнобережных и горных ценопопуляций *O. mascula* сформировалось постепенно в ходе проникновения этого вида из южнобережья в горные районы под действием отбора, поддерживающего

синхронность сроков цветения. Синхронность цветения обеспечивало более высокий уровень опыления, поскольку при этом опыление обеспечивал один и тот же комплекс опылителей. В результате этих процессов в Крыму могли образоваться две экологические формы *O. mascula*. Аналогичное явление отмечено нами ранее для *Dactylorhiza romana* (Sebast.) Soó [13].

Пространственное распределение генеративных особей. Общее количество генеративных особей в двух изученных ценопопуляциях отличалось и возрастало синхронно в течение 3-х лет наблюдений на горе Чакатыш со 180 до 248, в урочище Карабель-Даг с 117 до 169 особей.

На горе Чакатыш (общая площадь локалитета – 1,7 га) 41% особей располагалась на расстоянии менее чем 50 см друг от друга. При этом отмечено достаточно много экземпляров, растущих на расстоянии от 50 см до 100 см (17%), от 100 до 150 м (13%) и от 200 до 250 см (13%) (рис. 3а). В урочище Карабель-Даг (общая площадь локалитета – 0,3 га), основная часть растений (92% особей) произрастали в 5 группах, отдаленных друг от друга на расстояние 300–500 см, отдельно цветущие растения встречались как единично цветущие растения (8% особей) (рис. 3б). Расстояние между растениями в группах не превышало 50 см. Среднее расстояние между особями – 120 см. Таким образом, в этом локалитете отмечена большая неравномерность распределения генеративных особей. Распределение генеративных особей в двух изученных ценопопуляциях отклоняется от нормального и представляет собой особый вид распределения, получивший название распределение «разломанного стержня» Макаргура [22].

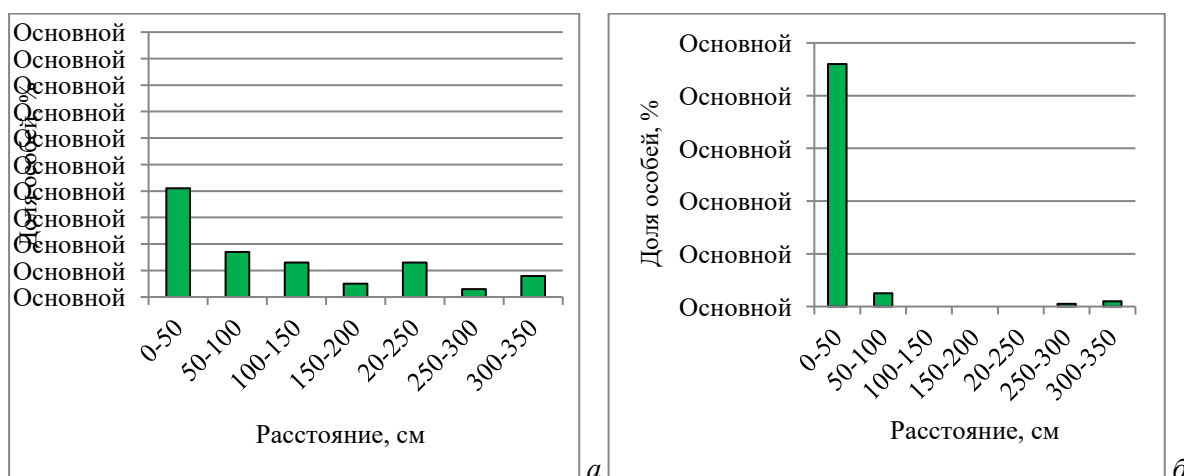


Рис. 3 Распределение цветущих растений *Orchis mascula* L. на горе Чакатыш (ЮБК) (а) и в урочище Карабель-Даг (горный Крым) (б) по расстоянию до ближайшего соседа

Своеобразие распределения цветущих особей *O. mascula* в целом определяется более высокой степенью дискретности пространственного размещения особей в ценопопуляциях этого вида по сравнению с другими видами орхидей и одновременно свидетельством относительно благополучного состояния горно-лесной ценопопуляции, по сравнению с южнобережной. Случайное размещение особей, согласно данным М.Б. Фардеевой [15], указывает на угнетенное состояние ценопопуляции, а дискретное – признак благополучия (рис. 3а).

Морфометрические показатели генеративных особей. На рисунке 4а представлено распределение генеративных растений *O. mascula* по общей высоте. Гистограммы распределения цветущих растений по высоте соцветия (рис. 4б) демонстрируют ярко выраженную положительную асимметрию в урочище Карабель-

Даг (+0,63) и отрицательную – в локалитете Чакатыш (–0,58). В обеих ценопопуляциях наблюдался широкий разброс по высоте – от 15 до 36 см. В локалитете Чакатыш модальный класс представляют растения высотой в диапазоне 29–32,5 см, в урочище Карабель-Даг – 25,5–29. Наличие на гистограммах отрицательной асимметрии (Чакатыш –0,27 и Карабель-Даг –0,19) свидетельствуют о небольшом сдвиге распределения в сторону больших значений в обоих случаях (рис. 4б).

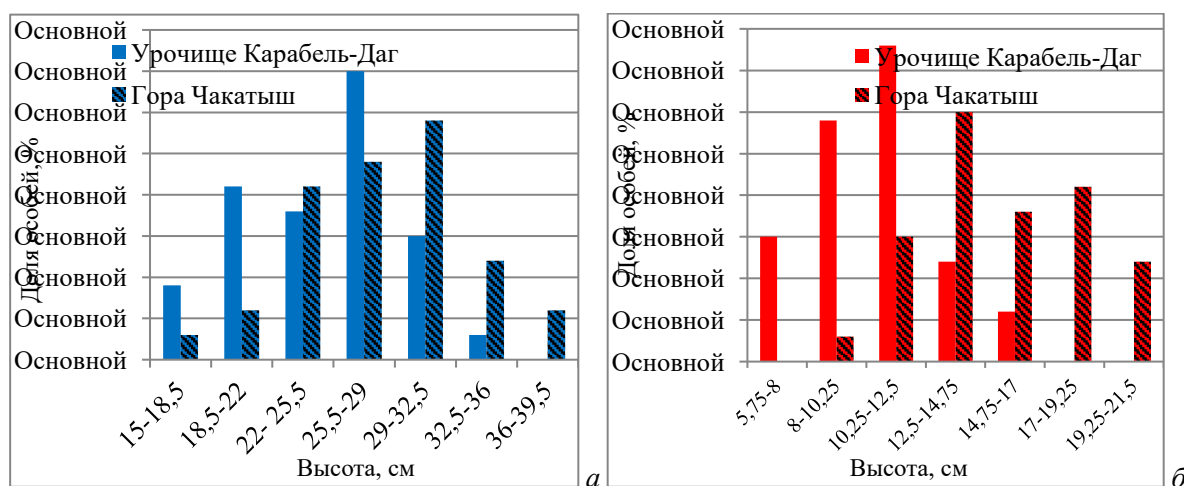


Рис. 4 Распределение растений *Orchis mascula* L. по общей высоте (а) и высоте соцветий (б) в двух ценопопуляциях

Анализ морфометрических показателей цветущих особей показал сильную положительную связь между высотой растения и длиной цветоноса и слабую связь между длиной цветоноса и длиной соцветия, что позволяет предположить, что длина соцветий *O. mascula* не определяется факторами, которые влияют на размеры вегетативных органов растений. Генеративные особи на ЮБК по всем морфометрическим параметрам превосходят экземпляры из горно-лесной ЦП (табл. 2).

Таблица 2

Морфометрические показатели цветущих растений *Orchis mascula* L. из двух ценопопуляций

ЦП	Параметры	Показатели выборки				
		N	min–max	$\bar{x} \pm \sigma$	σ^2	Cv, %
Чакатыш	Общая высота растения	34	15,6–38,8	28,4±4,9	24,2	17
	Высота цветоноса	34	9,8–23,8	15,5±3,1	9,6	20
	Высота соцветия	34	3,8–19,9	12,9±3,5*	12,1	27
	Периметр окружности соцветия	34	11,9–18,2	14,3±1,4*	2,1	10
	Количество цветков в соцветии	34	9–44	18,4±7,1*	51,6	38
Карабель-Даг	Общая высота растения	34	15,7–33,6	24,7±4,5	20,9	18
	Высота цветоноса	34	9,8–21,3	14,3±3,0	9,2	21
	Высота соцветия	34	5,9–16,2	10,5±2,5*	6,5	24
	Периметр окружности соцветия	34	9,7–16,6	12,7±1,7*	3,0	14
	Количество цветков в соцветии	34	8–26	16,3±4,6*	21,7	28

Примечание: * – отличия достоверны ($p < 0,05$).

В целом, все размерные показатели растений в локалитете Чакатыш оказались большими по значению, чем у растений из урочища Карабель-Даг. Наибольшая величина вариабельности в обоих ЦП присуща количеству цветков в соцветии. Между высотой цветоноса и высотой соцветия растений из локалитета Чакатыш выявлена слабая связь (0,11), в то время как в урочище Карабель-Даг между этими параметрами выявлена умеренная связь (0,33) (табл. 3). Наибольшие показатели корреляционной зависимости выявлены для параметров «общая высота растения – высота цветоноса».

Таблица 3

Связь между некоторыми параметрами генеративных растений *Orchis mascula* L. из разных ценопопуляций

ЦП	Параметры	Общая высота	Высота соцветия	Высота цветоноса
Карабель-Даг	Общая высота	1		
	Высота соцветия	0,78	1	
	Высота цветоноса	0,85	0,33	1
Чакатыш	Общая высота	1		
	Высота соцветия	0,71	1	
	Высота цветоноса	0,78	0,11	1

Заключение

Применение методики периодического подсчета соотношения цветков разного состояния (бутоны, цветущие, отцветшие) позволило получить данные не только об основных фенодатах периода цветения орхидеи *O. mascula*, но и оценить среднюю продолжительность цветения одного цветка в каждой из изученных ценопопуляций и в каждом сезоне отдельно.

Сроки зацветания и отцветания южнобережной и горно-лесной ценопопуляций при сравнении по отдельным годам совпадали, при этом суммы активных температур основных фенодат существенно отличались.

Полученные данные о сумме активных температур начала и окончания цветения *O. mascula* в горно-лесном поясе и на южном берегу дают возможность прогнозировать сроки наступления отдельных фенодат периода цветения данного вида в Крыму в любом из текущих сезонов.

Выявленные отличия в характере распределения генеративных особей в южнобережной и горно-лесной ценопопуляциях *O. mascula* можно считать свидетельством относительного благополучного состояния горно-лесной ценопопуляции, по сравнению с южнобережной.

Южнобережная и горно-лесная ценопопуляции *O. mascula* достоверно отличаются по длине цветоносов, соцветий и числу цветков в соцветиях.

Различия в сумме положительных температур сроков начала и окончания цветения южнобережной и горно-лесной ценопопуляций *O. mascula*, при совпадении основных фенодат периода цветения, а также наличие достоверных морфологических и некоторых других отличий генеративных растений изученных ценопопуляций, позволяют предположить существование в Крыму двух экологических форм ятрышника мужского.

Список литературы

1. Вульф Е.В. Флора Крыма. Однодольные. – Л.: Изд. Никитского Ботанического Сада, 1930. – Том 1, Вып. 3. – 126 с.
2. Иванов С.П., Сволынский А.Д. Особенности фенологии цветения ранневесенних меллитофильных орхидей (Orchidaceae) в Крыму // Экосистемы. – 2015. – Вып. 1. – С. 85-96.
3. Кипкаева А.В., Иванов С.П., Сволынский А.Д. Особенности антэкологии ятрышника обезьяньего (*Orchis simia* Lam.) в Предгорной зоне Крыма. Сообщение I. Пространственное распределение, филлотаксис соцветия, фенология цветения // Экосистемы. – 2018. – Вып. 14. – С. 51-65.
4. Кобечинская В.Г., Отурина И.П., Сверкунова Н.В. Динамика развития и цветения орхидеи кокушника комарникового (*Gymnadenia conopsea*) в Крыму // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2012. – Вып. 6. – С. 151-161.
5. Крайнюк Е.С. Возрастная структура *Ophrys oestrifera* (Orchidaceae) на особо охраняемой природной территории «Мыс Мартьян» // Наука юга России. – 2020. – Т. 16, № 3. – С. 53-61.
6. Крайнюк Е.С. Мониторинг ценопопуляций *Orchis purpurea* Huds. на особо охраняемой природной территории «Мыс Мартьян» // Наука юга России. – 2021. – Т. 17, № 3. – С. 62-71.
7. Крайнюк Е.С. Мониторинг ценопопуляций *Orchis simia* Lam. в лесных фитоценозах природного парка «Мыс Мартьян» // Наука юга России. – 2022. – Т. 18, № 3. – С. 95-104.
8. Красная книга города Севастополь. – Калининград; Севастополь: РОСТ-ДООАФК, 2018. – 432 с.
9. Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы / [ред. А.В. Ена, А.В. Фатерыга]. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2016. – 480 с.
10. Курамова В.В., Иванов С.П., Сволынский А.Д. Некоторые антэкологические особенности орхидеи *Neotinea tridentata* в Крыму: пространственное размещение, параметры и цветовая гамма соцветий // Экосистемы. – 2022. – Вып. 31. – С. 143-154.
11. Попкова Л.Л. Сезонный ритм развития и проблема охраны *Himantoglossum caprinum* (Vieb.) C.Koch (Orchidaceae) // Ученые записки Таврического национального университета. Серия: Биология. – Симферополь, 2001. – Т. 14 (53), № 1. – С. 171-174.
12. Саркина И.С., Крайнюк Е.С. Морфоизменчивость цветка в ценопопуляции *Ophrys oestrifera* M. Vieb. на ООПТ «Мыс Мартьян» (Южный берег Крыма) // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартьян». – 2022. – № 13. – С. 68-78.
13. Сволынский А.Д., Иванов С.П., Курамова В.В. Особенности антэкологии *Dactylorhiza romana* (Orchidaceae) в Крыму: распространение, фенология, пространственное размещение и морфометрия цветущих растений // Экосистемы. – 2023. – Вып. 33. – С. 119-122.
14. Сволынский А.Д., Иванов С.П., Фатерыга А.В. Особенности антэкологии ятрышника прованского (*Orchis provincialis*, Orchidaceae) в Крыму: фенология, пространственное распределение, морфометрия цветков и соцветий // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014. – Вып. 10. – С. 68-76.
15. Фардеева М.Б. Пространственная неоднородность популяций клубнеобразующих орхидей и методы ее изучения на примере *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter // Экосистемы. – 2018. – 16 (46). – С. 75-85.
16. Фатерыга А.В., Ефимов П.Г., Свирин С.А. Орхидеи Крымского полуострова. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2019. – 224 с.

17. Харитонов С.П. Метод «ближайшего соседа» для математической оценки распределения биологических объектов на плоскости и на линии // Вестник Нижегородского университета. Серия биология. – 2005. – № 1. – С. 213-221.
18. Червона книга України. Рослинний світ / ред. Я.П. Дідух. – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – 912 с.
19. Ackerman J.D., Phillips R.D., Tremblay R.L., Karremans A., Reiter N., Peter C., Bogarín D., Pérez-Escobar O.A., Liu H. Beyond the various contrivances by which orchids are pollinated: global patterns in orchid pollination biology // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2023. – Vol. XX. – P. 1-30.
20. Christenhusz M.J.M., Byng J.W. The number of known plants species in the world and its annual increase // Phytotaxa. – 2016. – Vol. 261. – N 3. – P. 201-217.
21. Kreutz C.A.J., Fateryga A.V., Ivanov S.P. Orchids of the Crimea. – Sint Geertruid: Kreutz Publishers, 2018. – 576 p.
22. MacArthur R.H. On the relative abundance of bird species // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 1957. – Vol. 45, N 3. – P. 293-295.
23. *Orchis mascula* L. – [Elektronnyy resurs] – URL: <https://www.gbif.org/species/2849427>
24. Peterson R.L., Massicotte H.B., Melville L.H. Mycorrhizas: Anatomy and Cell Biology. – Ottawa, 2004. – 173 p.

Статья поступила в редакцию 10.04.2023

Svolynsky A. D., Ivanov S. P., Kuramova V. V. Peculiarities of anthoecology of *Orchis mascula* L. (Orchidaceae) in the Crimea: phenology, distribution and morphometric of generative plants // Bull. of the State Nikita Botan. Gard. – 2023. – № 147. – P. 135-143

Phenodates of the flowering period of the orchid *Orchis mascula* in the Crimea were revealed. The earliest flowering was observed from early April, the latest from late April, the end of flowering – the end of May – the first days of June. Phenodates of flowering in the Southern Coast's cenopopulation (mountain Chakatysh) and in the Mountain forests (Karabel-Dag tract) coincided; the sum of positive temperatures of the beginning of flowering of cenopopulations on the Southern Coast averaged 690 °C, while in the mountain forests it was 264 °C. The distribution of generative individuals in the two studied cenopopulations is highly irregular, deviates from normal and represents a MacArthur "broken stick" distribution. The Southern Coast and Mountain Forest cenopopulations of *O. mascula* differed significantly in the length of peduncles, inflorescences and the number of flowers in the inflorescences. The morphological differences between plants of the Southern Coast and mountain-forest cenopopulations, as well as significant differences in the sum of positive temperatures of the phenodate flowering period, suggest the presence of two ecological forms of *O. mascula* in the Crimea.

Key words: *Orchis mascula*, *Orchidaceae*; flowering phenology; spatial distribution of individuals in the cenopopulation; morphometric parameters of inflorescences; Crimean Peninsula