

УДК 582.594.2:581.5

## Особенности антэкологии ятрышника обезьяньего (*Orchis simia* Lam.) (Orchidaceae) в Предгорной зоне Крыма. Сообщение I. Пространственное распределение, филлотаксис соцветий, фенология цветения

Кипкаева А. В., Иванов С. П., Свольнский А. Д.

Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского  
Симферополь, Республика Крым, Россия  
spi2006@list.ru

На основе пятилетнего изучения двух ценопопуляций орхидеи ятрышника обезьяньего (*Orchis simia* Lam.) в Предгорной зоне Крыма выявлен характер пространственного распределения цветущих особей в отдельных локалитетах, оценены и проанализированы отличия основных антэкологических параметров растений: высота цветоноса и соцветия, количество цветков. Количество цветков в соцветиях колеблется от 7 до 70 при среднем значении 24,3. Высота соцветий колеблется от 2,4–14,2, в среднем – 5,6 см. Общая высота цветущих растений от 11,2 до 40,7 при среднем значении 24,0 см. Филлотаксис соцветий характеризуется спиральным расположением цветков вдоль главного стержня с углом отклонения цветков 147°, большая часть соцветий (66,7 %) является правозакрученными. Фенологические даты начала цветения варьируют по годам в зависимости от температуры воздуха. Сумма активных температур (пороговое значение +5°C) начала цветения составляет 372 °C. Длительность периода цветения популяции (от 29 до 43 дней) определяется температурой воздуха и активностью опылителей. В одной из ценопопуляций ятрышника обезьяньего обнаружены особи, несущие признаки гибридизации с ятрышником Стевена в виде нарушения порядка зацветания цветков в пределах соцветия, укорочения и уплощения отростков губы.

*Ключевые слова:* Orchidaceae, *Orchis simia*, пространственное распределение, антэкологические параметры, филлотаксис соцветий, фенология цветения, сумма активных температур, Крым.

### ВВЕДЕНИЕ

Семейство Orchidaceae Juss. представляет собой одну из самых специализированных линий эволюции цветковых растений (Вахрамеева, 2004). Орхидеям свойственны: сложные взаимоотношения с почвенными грибами (образование микоризы), оригинальные преобразования генеративных структур цветка (колонка, поллинии, прилипальца), своеобразные отношения с опылителями, основанные на их обмане (Дарвин, Ефимов, 2010). Орхидеи чаще встречаются в тропиках и субтропиках, но также широко распространены и в умеренных широтах. По разным данным, семейство орхидных насчитывает от 17 000 до 35 000 видов (Dressler, 1994). Большинство орхидей относят к уязвимым видам, а значительная часть их находится на грани исчезновения (Вахрамеева, 1991). Столь стремительное сокращение численности орхидных обусловлено их уязвимостью, крайней чувствительностью к изменениям условий произрастания. Причины бедственного положения орхидных – активное освоение и преобразование природных мест их обитания человеком. В основе мер по сохранению орхидных лежат кропотливые научные исследования их биологии и экологии (Вахрамеева и др., 2004; Ефимов, 2010).

Крымские орхидеи активно изучаются. Известные флористические списки (Вахрамеева и др. 1991; Голубев, 1995; Ена, 2012) пополняются новыми видами (Kreutz, Fateryga, 2012; Fateryga et al., 2013; 2014; Fateryga, Kreutz, 2014; Фатерыга и др. 2015), в том числе новыми для науки (Fateryga, Kreutz, 2014). Особое внимание уделяется вопросам распространения орхидных в Крыму, структуре популяций, фенологии цветения (Иванов, Свольнский, 2015; Летухова, Потапенко, 2015), репродуктивной биологии орхидных (Назаров, 1995; Лагутова и др., 1996; Вахрушева, Кучер, 1997; Иванов, Холодов, 2004; Иванов и др., 2008; 2009),

взаимоотношений с опылителями (Назаров, Иванов, 1990; Назаров, 1991; Алексеев и др., 1993; Назаров, Ефетов, 1993; Nazarov, 1995; Холодов и др., 1998; 2002; Иванов и др., 2000; Холодов, 2001; Фатерыга, Иванов, 2012), а также влияния антропогенной нагрузки на их ценопопуляции (Попкова, 2010; др.). Ряд публикаций представляют комплексные исследования антэкологии орхидей (Лагутова, Назаров, 1993; Иванов и др., 1998; Иванов и др., 2009; Кобечинская и др., 2012; Fateryga et al., 2013б; Сволынский, 2014; Сволынский и др., 2014а; 2014б). Однако большинство видов изучено недостаточно. В частности, сведения об ятрышнике обезьяньем (*Orchis simia* Lam.) на территории Крымского полуострова обрывочны и фрагментарны (Голубев, 1996 [2008]). Вместе с тем *O. simia* занесен в Красную книгу Российской Федерации (2008) и Республики Крым (2016), а также включен в Приложение II Международной конвенции СИТЕС. Таким образом, детальное изучение биологии и экологии данного вида в Крыму весьма актуально.

Цель исследований – изучить особенности антэкологии *Orchis simia*, в частности выявить пространственное распределение цветущих особей, оценить морфометрические показатели соцветия, а также фенологию цветения.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Особенности антэкологии *O. simia* изучали в Предгорном Крыму на горе Бакла около села Скалистого (Бахчисарайский район, Республика Крым) и в урочище Аян вблизи села Перевального (Симферопольский район, Республика Крым). Исследования проводили в сезоны 2013–2015, 2017 и 2018 годов. На горе Бакла исследованы три относительно изолированных локалитета ценопопуляции *O. simia* (рис. 1). Участки отличались экологическими условиями: освещенностью, составом растительности, величиной антропогенной нагрузки.

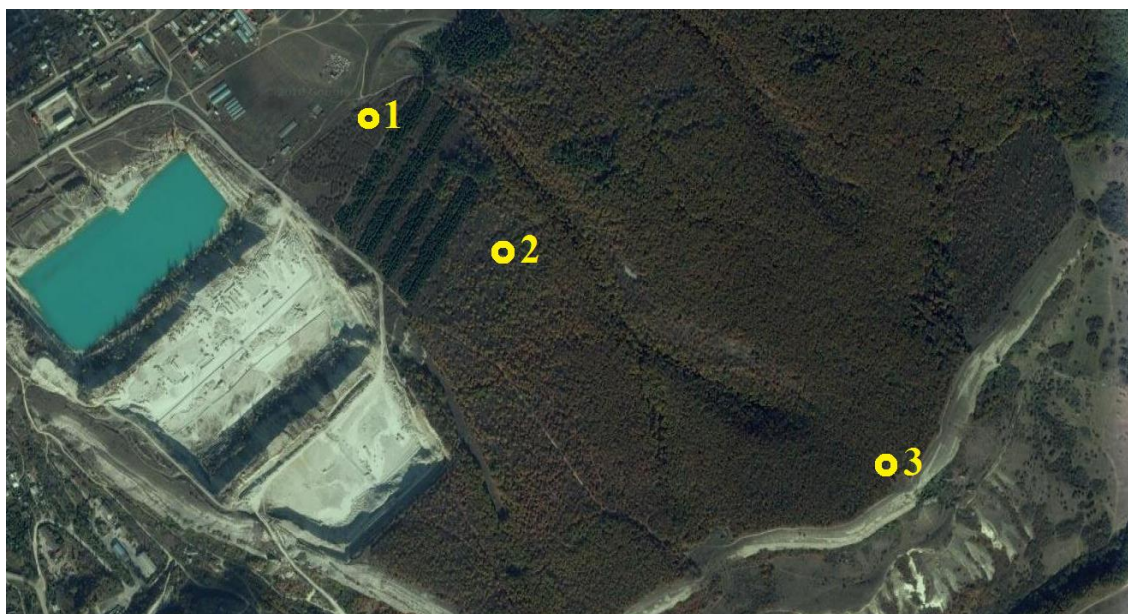


Рис. 1. Карта расположения участков произрастания *Orchis simia* на горе Бакла  
Снимок карты с Google Maps.

Участок 1, наиболее открытый солнцу, располагался на поляне у подножья горы на высоте 266 м над уровнем моря. Средняя освещенность данной местности составляет  $\approx 26000$  люкс. На данной территории преобладала травянистая растительность с участием единичных растений граба восточного (*Carpinus orientalis* Mill.), дуба скального (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) и держидерева (*Paliurus spina-christi* Mill.). Общая площадь

участка составляла 1,14 га. Поляна подвержена антропогенному воздействию в виде умеренного выпаса скота.

Участок 2 располагался под пологом леса, на высоте 288 м над уровнем моря. Освещенность – ≈4300 люкс. Древесная растительность представлена грабом восточным и дубом скальным. Общая площадь участка составляла 0,88 га. Местами отмечено антропогенное воздействие в виде вырубки деревьев.

Участок 3 располагался на плоской вершине горы на высоте 415 м над уровнем моря. Освещенность – ≈22600 люкс. Данный участок представлял собой опушку леса из ясеня остроплодного (*Fraxinus oxycarpa* Willd.) с подлеском из кизила обыкновенного (*Cornus mas* L.). Общая площадь участка составляла 0,88 га. Этот участок располагался на территории, активно посещаемой туристами, что делает весьма вероятным периодический сбор соцветий *O. simia* на букеты. Также на плато постоянно выпасают скот в умеренном режиме.

Численность цветущих особей на исследованных участках колебалась в зависимости от сезона. В наибольший по численности особей 2017 год зарегистрировано 100 цветущих особей *O. simia* на первой площадке, 45 – на второй и 50 – на третьей.

В урочище Аян исследовалась одна ценопопуляция, расположенная у подножия северного склона нижнего плато Чатырдага на высоте 620 м над уровнем моря. Ценопопуляция располагалась на небольшом (6×15 м) участке на опушке леса из дуба скального с подлеском из шиповника и карагача. Следы антропогенного воздействия не отмечены.

Распределение цветущих особей *O. simia* по территории произрастания изучали по результатам замеров расстояния между особями – последовательного измерения расстояния от одной особи до другой, выбирая ближайшего соседа. Результаты измерений оформляли в виде гистограмм распределения расстояний между цветущими растениями.

Морфометрию соцветий *O. simia* проводили в полевых условиях, растения из природы не изымались. У особей с полностью распустившимися цветками проводили подсчет количества цветков в соцветии, измеряли диаметр окружности и высоту соцветий.

Пространственную структуру соцветия *O. simia* определяли по данным измерения диаметра и высоты соцветий, подсчета количества цветков в соцветии. Кроме того, проводили измерение угла поворота между соседними цветками, расположенными по спирали, завернутой вокруг вертикальной оси соцветия от первого, самого нижнего, цветка в соцветии до самого верхнего. Эти измерения проводили с использованием специального приспособления (Иванов, Свольнский, 2015). На основании совокупности полученных таким путем данных строили графические модели соцветий, отображающие цилиндрический и плоскостной филлотаксис соцветия. Здесь и далее при описании пространственной структуры соцветий мы используем терминологию по (Розин, 2011).

Данные по фенологии цветения *O. simia* были получены в ходе периодических просмотров состояний цветков в соцветиях в течение всего времени последовательного прохождения стадий цветения (рис. 2).

Просмотр соцветий проводили периодически не менее трех раз за период цветения. В ходе каждого просмотра на каждом соцветии подсчитывали количество бутонов, цветущих и отцветших цветков. Затем рассчитывался процент бутонов, цветущих и отцветших цветков для всей ценопопуляции *O. simia* на данную дату наблюдений. С использованием данных, полученных за весь период цветения, строилась традиционная кривая динамики цветения, представляющая собой последовательное изменение процента цветущих цветков на изучаемой ценопопуляции. Кроме того, на основании данных просмотров строились кумуляты накопления распустившихся и отцветших цветков, дающие возможность более полно охарактеризовать процесс цветения ценопопуляции.

Полученный цифровой материал статистически обрабатывали с использованием пакета прикладных программ Microsoft Office Excel 2003.



Рис. 2. Последовательные фенологические стадии состояния соцветий *Orchis simia* (гора Бакла, апрель 2017 г.)

Все цветки в соцветии находятся в состоянии бутонов (а); все цветки соцветия полностью распустились (б); все цветки соцветия в состоянии увядания, часть цветков, как это видно на снимке, образовали завязи (в).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В Предгорной зоне Крыма ятрышник обезьяний встречается повсеместно, но локально в виде небольших групп особей, как правило, не превышающих 100 генеративных экземпляров. Чаще всего группы особей встречаются на опушках и полянах, примыкающих или в окружении лесных массивов. Реже встречаются одиночные особи вдоль дорог или под пологом леса.

**Распределение цветущих растений** на трех исследованных участках произрастания *O. simia* на горе Бакла представлено на рисунке 3. Одиночные особи или особи в составе группы, находящиеся друг от друга на расстоянии более 3-х метров, не нашли отражения на гистограмме.

На участке № 1 (локалитет на открытой поляне) особи распределены крайне неравномерно: большая часть особей расположена друг от друга на расстоянии, не превышающем 50 см, что составляет 77 % от общего количества особей. Особи, которые расположены на расстоянии от 51 см до 100 см, составляют 13 %. Среднее расстояние между особями – 43,7 см.

Пространственное распределение особей *O. simia* на участке № 2 (локалитет под пологом леса) более равномерно: особи, расположенные друг от друга на расстоянии до 50 см, составляют 55 %, от 51 см до 100 см – 16 %. Среднее расстояние между особями равно 101,6 см.

Наиболее равномерное распределение цветущих особей наблюдается на участке № 3 (опушка леса, сочетающая открытые для прямых солнечных лучей и относительно закрытые участки) – количество особей, расположенных на расстоянии до 50 см, составляет 47 %, а от 50 до 100 см – 33 %. Среднее расстояние между особями равно 83,0 см.

Значение коэффициента асимметрии гистограммы на первом участке составляет +1,1, на втором – +0,9 и на третьем – +1,5. Это свидетельствует о значительном сдвиге в сторону меньших значений каждой гистограммы, при этом наибольший сдвиг отмечается для гистограммы, характеризующей особей на втором участке, а наименьший – на третьем.

Можно предположить, что более равномерное распределение цветущих особей на участке 3 является следствием того, что экологические условия опушки леса наиболее



благоприятны для произрастания ятрышника обезьяньего. В условиях открытой поляны и под пологом леса благоприятные условия, видимо, представлены не так равномерно. Мозаичный характер локализации благоприятных для произрастаний *O. simia* микроучастков и является основной причиной неравномерного распределения цветущих особей.

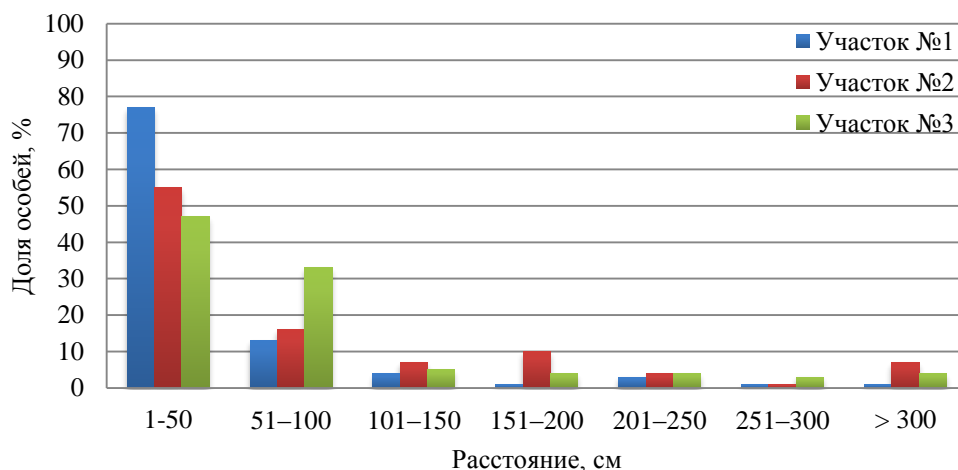


Рис. 3. Гистограмма распределения цветущих растений *Orchis simia* по расстоянию до ближайшей цветущей особи

Однако возможна и иная, противоположная, интерпретация полученных данных. На открытой поляне численность и плотность особей имеют наибольшие значения, под пологом леса значение этих показателей ниже, и самые низкие значения численности и плотности цветущих особей *O. simia* – на опушке. Эти данные, возможно, означают, что наиболее благоприятные условия для данного вида орхидей сложились на открытой поляне, а самые неблагоприятные – на опушке.

**Средние значения основных морфометрических показателей** цветущих растений *O. simia*, имеющих антропоэкологическое значение, и характер распределения соцветий по количеству цветков в соцветии представлены в таблицах 1–2 и на рисунке 4.

На рисунке 4 представлена гистограмма распределения соцветий *O. simia* по числу цветков на трех исследованных участках. На 1-м и 2-м участках больше 75 % соцветий насчитывают от 10–18 до 19–27 цветков. Соцветия, количество цветков в которых превышает 28 шт., встречаются значительно реже. Среднее количество цветков в соцветии на первом участке равно 24,0, на втором – 20,7 (табл. 1). На участке № 3 большая часть соцветий относится к трем группам по количеству цветков: 10–18, 19–27 и 28–36 цветков в соцветии, что составляет 26 %, 34 % и 24 % соответственно. Однако в отличие от первого и второго участков, на третьем присутствуют особи, в соцветиях которых количество цветков составляет 64–72 шт. Среднее количество цветков в соцветии наибольшее – 28,3 (табл. 1).

Анализ наиболее важных антропоэкологических показателей *O. simia*, характеризующих цветущие растения на отдельных участках, представлен в таблице 1. Из данных таблицы следует, что наиболее высокие значения по таким важным антропоэкологическим показателям, как высота соцветия и количество цветков, имеют особи, произрастающие на 3 участке, – 6,9 см по сравнению с 4,9 см на двух других участках и 28 цветков в одном соцветии по сравнению с 25 и 20 цветками на 1 и 2 участке соответственно. Если принять за правильные суждения, что более равномерное распределение особей по территории участка произрастания (см. выше) и большее число цветков в соцветии являются признаками благополучия, то можно заключить, что наиболее благоприятные условия для особей ценопопуляции *O. simia* на горе Бакла сложились на 3 участке – опушка леса на плато.

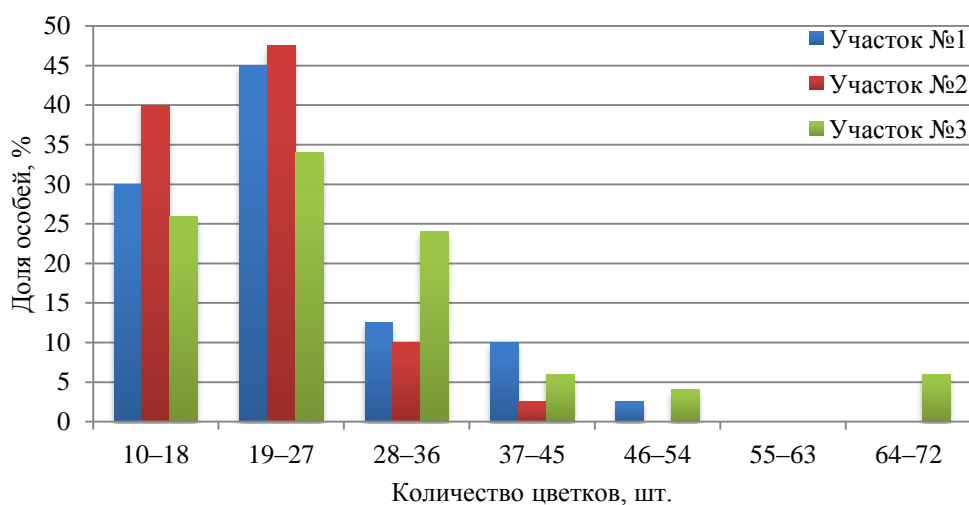


Рис. 4. Гистограмма распределения цветущих особей *Orchis simia* по количеству цветков в соцветии

Таблица 1

Морфометрические показатели цветущих растений *Orchis simia* по трем исследованным участкам на горе Бакла

Участок	Параметр	Показатели выборки				
		N	min – max	$\bar{x} \pm \sigma$	$\sigma^2$	$C_v, \%$
Участок № 1	Общая высота растения, см	40	11,2–40	22,2±5,1	26	23
	Высота цветоноса, см	40	7,3–33,3	17,3±4,6	20,6	27
	Высота соцветия, см	40	3,3–7,1	4,9±1,1	1,2	23
	Ширина соцветия, см	40	2,5–7	3,5±0,8	0,7	23
	Количество цветков в соцветии	40	13–49	24,0±8,6	74,5	36
Участок № 2	Общая высота растения, см	40	14,2–34,2	24,3±4,7	21,8	19
	Высота цветоноса, см	40	9,7–27,9	19,3±4,0	16,4	21
	Высота соцветия, см	40	2,9–8,5	4,9±1,2	1,5	25
	Ширина соцветия, см	40	2,5–6,8	3,6±0,7	0,5	19
	Количество цветков в соцветии	40	10–39	20,7±5,9	35,2	29
Участок № 3	Общая высота растения, см	50	14,3–40,7	25,3±6,3	39,8	25
	Высота цветоноса, см	50	8,9–28,1	18,4±4,3	18,7	23
	Высота соцветия, см	50	2,4–14,2	6,8±2,8	7,8	41
	Ширина соцветия, см	50	2,3–5,2	3,5±0,5	0,3	14
	Количество цветков в соцветии	50	14–46	28,3±9,9	97,2	35

Примечание к таблице. Различия значений средних по количеству цветков в соцветии достоверны между 1 и 2 участком ( $p \leq 0,05$ ) и между 2 и 3 ( $p \leq 0,01$ ).

В таблице 2 приведены средние значения морфометрических показателей цветущих растений *O. simia*, рассчитанные для всей совокупности цветущих особей ценопопуляции на горе Бакла.

Таблица 2

Морфометрические показатели цветущих растений *Orchis simia* на горе Бакла

Параметр	Показатели выборки				
	N	min–max	$\bar{x} \pm \sigma$	$\sigma^2$	C <sub>v</sub> , %
Общая высота растения, см	130	11,2–40,7	24,0±5,6	31,3	23
Высота цветоноса, см	130	7,3–33,3	18,4±4,0	15,8	22
Высота соцветия, см	130	2,4–14,2	5,6±2,2	4,6	39
Ширина соцветия, см	130	2,3–7,0	3,5±0,7	0,5	20
Количество цветков в соцветии	130	7–70	24,3±10,6	112,4	44

**Архитектура соцветий** (филлотаксис) описывает взаимное расположение повторяющихся элементов (частей) растения. Повторяющийся единичный элемент, который образует филлотаксис, называют примордий (Розин, 2011). В нашем случае в роли примордия выступает цветок *O. simia*.

На рисунках 5 и 6 отображено пространственное распределение цветков в соцветии *O. simia*. Цилиндрический филлотаксис модельного соцветия представлен на рисунке 5а. Параметры модели соответствуют средним значениям основных параметров соцветия: высота соцветия, длина окружности, размер цветков и их количество (см. табл. 1). Рисунок 5б отражает одно из реальных соцветий. Размеры модельного и реального соцветий (высота и периметр) более или менее одинаковы, однако взаимное расположение цветков представленного на рисунке реального соцветия сильно отличается от модельного.

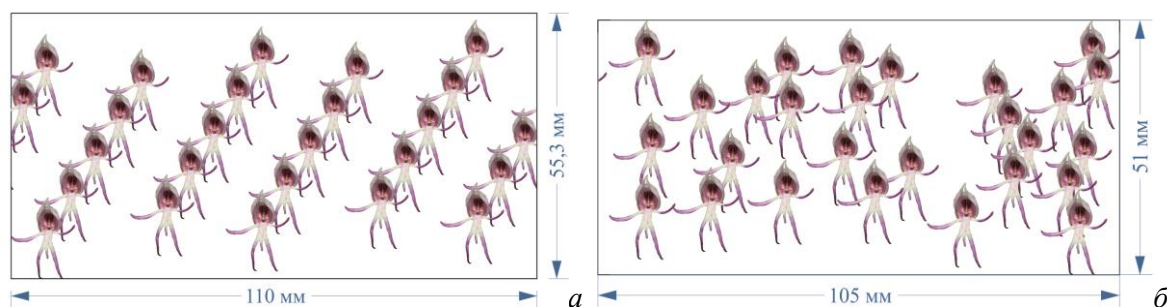


Рис. 5. Цилиндрический филлотаксис – развертка боковой плоскости соцветия *Orchis simia*

а – идеальное соцветие; б – одно из реальных соцветий.

Плоскостной филлотаксис соцветий *O. simia* представлен на рисунке 6. Красные точки на рисунке обозначают положение цветков. Самый нижний цветок в соцветии на рисунке представлен крайней наружной точкой, от которой начинается спираль. Каждый следующий цветок на спирали отстоит от предыдущего на  $147^\circ$  – средний угол поворота цветка по всем исследованным соцветиям.

Рисунок 6а отражает модельное (идеальное) соцветие, в котором 24 цветка образует 9 полных витков вокруг вертикальной оси соцветия. В реальных соцветиях спираль может закручиваться как по часовой стрелке, так и против. Большая часть исследованных нами соцветий оказалась правозакрученными (66,7 %).

На рисунке 6б показана развертка одного из реальных соцветий. В данном случае цветки не сохраняют постоянство угла, его среднее значение меньше  $147^\circ$ , число полных витков равно 7, а число цветков равно 21. Именно эти отклонения от идеального соцветия приводят к неравномерному распределению цветков по поверхности соцветия, хорошо заметному на рисунке 5б. Такие соцветия за счет концентрации цветков на одной из боковых сторон выглядят однобокими. Возможно, такая концентрация цветков на одной стороне соцветия, особенно если эта сторона обращена в сторону открытого пространства опушки, способствует большей привлекательности соцветия для опылителей и поддерживается отбором.

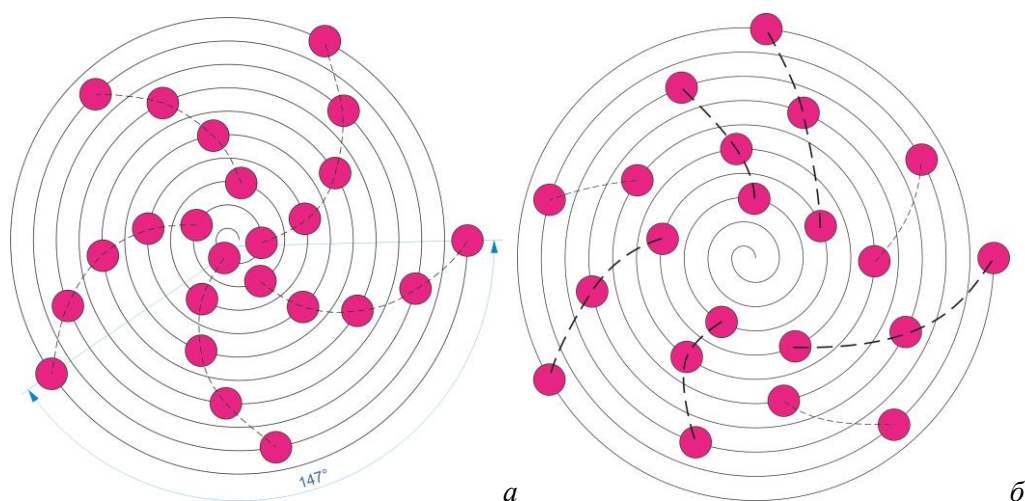


Рис. 6. Плоскостной филлотаксис соцветий *Orchis simia*  
 а – идеальное соцветие; б – одно из реальных соцветий.

**Характерные особенности динамики цветения *O. simia*** в течение пяти сезонов представлены на рисунках 8. Характеризуя кумуляты, представленные на рисунке, можно отметить вариативность дат начала цветения *O. simia*, так, в 2013 году начало цветения пришлось на 8 апреля, в 2014 году – на 2 апреля, в 2015 году – на 18 апреля, в 2017 году – на 16 апреля и в 2018 году – на 6 апреля. Даты окончания цветения *O. simia* в 2013–2015, 2017 и 2018 годы пришлись на 14, 12, 24, 28 и 6 мая соответственно.

На рисунках, представляющих динамику цветения *O. simia* в течение пяти сезонов (рис. 8), нанесены кумуляты накопления активных температур (пороговая температура –  $+5^{\circ}\text{C}$ ) за период с начала года. Из данных рисунка следует, что сумма активных температур начала цветения *O. simia* на горе Бакла составила: в 2013 году –  $390^{\circ}\text{C}$ , в 2014 году –  $380^{\circ}\text{C}$ , в 2015 году –  $380^{\circ}\text{C}$ , в 2017 году –  $360^{\circ}\text{C}$  и в 2018 году –  $350^{\circ}\text{C}$ . Средняя сумма активных температур начала цветения за пять лет составила  $372^{\circ}\text{C}$ . Довольно существенные отличия по датам начала цветения и практически полное совпадение величин суммы активных температур свидетельствуют, что фенодата начала цветения определяется температурой воздуха в предшествующий период.

Разница между самой большой ( $390^{\circ}\text{C}$ ) и самой малой ( $350^{\circ}\text{C}$ ) суммой температур начала цветения составляет  $40^{\circ}\text{C}$  при среднем значении  $372^{\circ}\text{C}$ . Пользуясь полученной величиной среднего значения суммы активных температур, мы имеем возможность прогнозировать момент начала цветения *O. simia* в данном местообитании в будущие сезоны с точностью до 1–2 дней.

В 2013 году период цветения *O. simia* составил 37 дней, пик цветения наблюдался в срок с 27 апреля, в 2014 году – 41 день, пик цветения – с 24 апреля, в 2015 году – 37 дней, максимум цветения – 6 мая, в 2017 году – 43 дня с пиком цветения 5 мая, а в 2018 году период цветения *O. simia* составил 31 день, пик цветения наблюдался 25 апреля.

Представление динамики цветения *O. simia* в виде кумулят накопления зацветающих и отцветающих цветков дает возможность оценить не только начало процесса отцветания и общее время цветения соцветий в ценопопуляции, но и среднюю продолжительность цветения одного цветка в начале, середине и конце периода цветения. На рисунке 8 стрелками показана продолжительность цветения одного цветка в середине периода цветения, в момент, когда число цветущих и отцветших цветков сравнялось. В 2013–2015 и 2017–2018 годах средняя продолжительность цветения одного цветка в эту фенологическую дату составила 13, 24, 16 и 19, 15 дней соответственно.



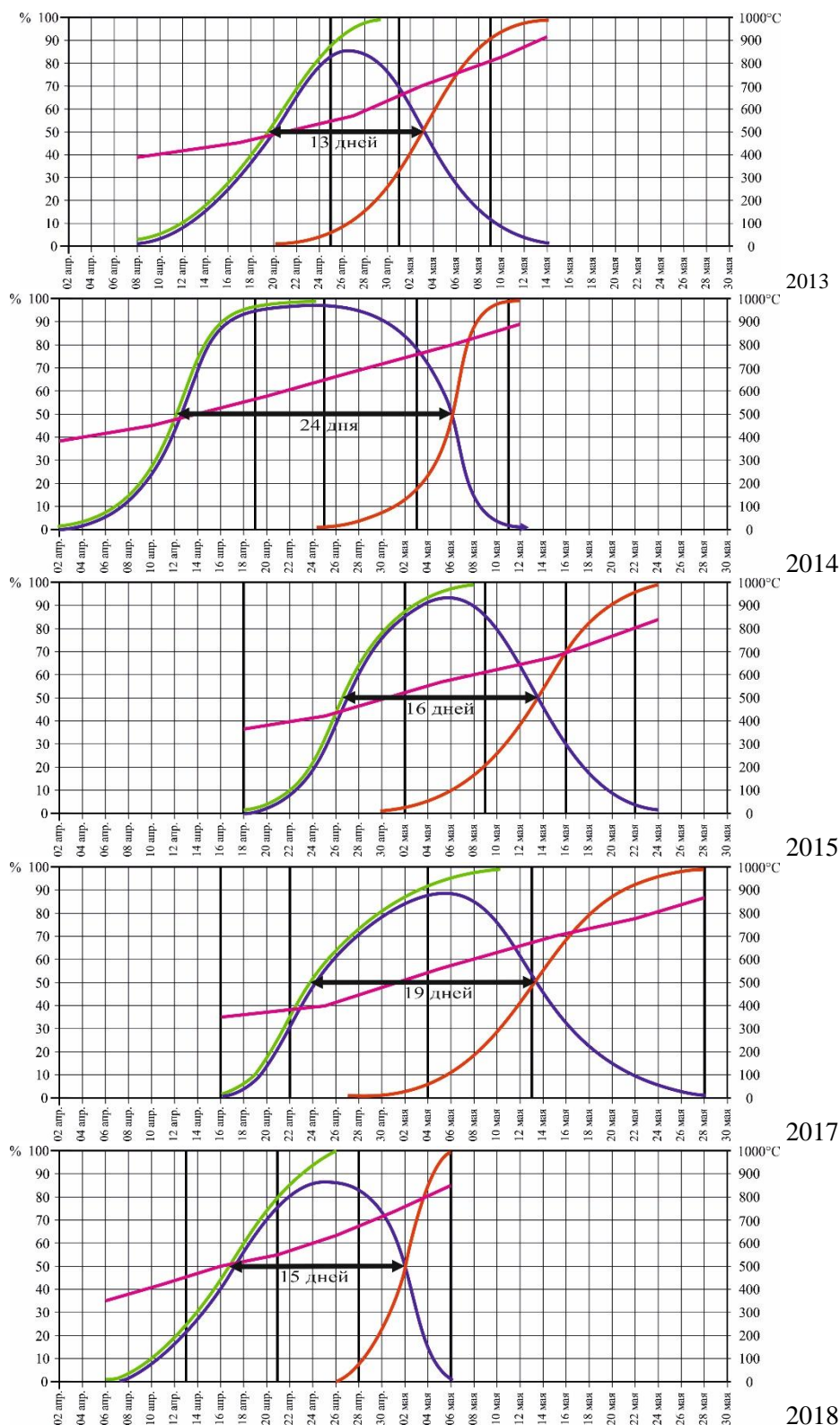


Рис. 8. Динамика цветения *Orchis simia* на горе Бакла в 2013–2015, 2017 и 2018 годы  
 — доля цветущих цветков от их общего количества; — кумулята накопления доли распутившихся цветков; — кумулята накопления доли отцветших цветков; — кумулята накопления активных температур. Вертикальными линиями отмечены даты учета соотношения бутонов, цветущих и отцветших цветков.

Относительно большая продолжительность цветения цветков *O. simia*, очевидно, связана с обманым механизмом опыления. Увеличение срока цветения цветков является компенсацией малой вероятности успешного (как минимум двукратного) обмана пчелоопылителя. Ятрышник обезьяний цветет в относительно ранние сроки и ориентирован на привлечение недавно отродившихся и еще недостаточно опытных пчел, которые, замечая его яркие соцветия, посещают цветки, но быстро учатся отличать их от соцветий других видов растений, вознаграждающих опылителей пыльцой и нектаром.

Сумма активных температур окончания цветения *O. simia* в 2013 году составила 910°C, в 2014 – 890°C, в 2015 – 840°C, в 2017 – 870°C и в 2018 – 850°C. Средняя сумма активных температур окончания цветения составила 872°C. Разница между наибольшей и наименьшей суммой составляет 70, что почти в два раза больше, чем разница между наименьшей и наибольшей суммой температур начала цветения. Это позволяет предположить, что на общую продолжительность цветения ценопопуляции оказывает влияние не только температура воздуха, но и какие-то дополнительные факторы.

В частности, анализ полученных данных показал, что общая продолжительность цветения *O. simia* связана положительной связью с продолжительностью цветения одного цветка. Об этом свидетельствуют данные рисунка 10 ( $f=0,6$ ). Просмотры соцветий на стадии цветения всех цветков в соцветии показали, что те цветки, которые имели массу рыльца пестика, то есть опыленные, увядают раньше, чем неопыленные, нарушая при этом обычный для *O. simia* порядок отцветания цветков в соцветии – последовательно сверху вниз (см. ниже). Из этого следует, что продолжительность цветения ценопопуляции *O. simia*, помимо температуры, определяется численностью и активностью опылителей.



Рис. 10. Характер зависимости между средней продолжительностью цветения одного цветка в данном сезоне и общей продолжительностью цветения ценопопуляции *Orchis simia* в этом же сезоне

Рядом с каждой точкой проставлен год, в который проводился сбор данных.

На рисунке 11 представлен характер связи между средней продолжительностью цветения одного цветка и суммой температур на момент окончания цветения ценопопуляции *O. simia*. Связь положительная ( $f=0,5$ ).

И в этом случае такой характер связи между этими параметрами можно объяснить деятельностью опылителей. Чем больше численность опылителей, тем короче среднее время цветения одного цветка и тем меньше период общего цветения ценопопуляции, а значит и сумма температур, которая может накопиться за период цветения.



Рис. 11. Характер связи между средней продолжительностью цветения одного цветка в данном сезоне и суммой температур на момент окончания цветения ценопопуляции *Orchis simian* в этом же сезоне  
Рядом с каждой точкой проставлен год сбора данных.

На рисунке 11 одна из точек, характеризующих связь между продолжительностью цветения одного цветка и суммой температур окончания цветения, выпадает из общей картины прямой пропорциональной зависимости между данными параметрами. Она относится к 2013 году, в который была зафиксирована самая малая продолжительность цветения цветка и самая большая сумма температур на момент отцветания соцветий. Такое отклонение вызвано необычно высокими температурами воздуха в период цветения орхидей. В этот период (особенно во второй его половине) зафиксированы самые высокие температуры воздуха за период наблюдений, которые, видимо, и вызвали преждевременное увядание цветков.

**Последовательность распускания цветков в соцветиях** ятрышника обезьяньего отличается от других видов орхидей этого рода, цветение которых начинается с распускания нижних цветков соцветия. Большинство соцветий *O. simia* начинают цветение с распускания верхних цветков (рис. 12 а). Однако встречаются и такие соцветия, распускание цветков у которых начинается снизу (рис. 12 б) или даже в середине соцветия (рис. 12 в). Форма соцветий также варьирует от цилиндрической до почти шарообразной (рис. 12 г–е). В определенной мере эти отклонения определяются количеством цветков в соцветии и их плотностью.

Отмеченные особенности соцветий *O. simia* в большей мере проявляются в урочище Аян. На наш взгляд, наличие отмеченных вариаций по форме и плотности цветков в соцветиях, а также вариации в порядке распускания цветков можно объяснить влиянием гибридизации *O. simia* с другим видом орхидеи – ятрышник Стевена (*Orchis militaris* L. subsp. *stevenii* (Rchb. F.) V. Vumann et al.), который произрастает в урочище Аян. Этот вид орхидей цветет позже *O. simia*, но частично сроки его цветения совпадают со сроками цветения *O. simia*. Для ятрышника Стевена характерны цилиндрические соцветия с большим количеством цветков, которые зацветают, начиная с нижних цветков. Цветки этой орхидеи отличается также короткими, лопатовидными отростками губы. Укороченные отростки губы цветка хорошо заметны на снимке соцветий *O. simia*, представленных на рисунках 12 а и 12 г.



Рис. 12. Последовательность распускания цветков соцветий *Orchis simia* и их форма (урочище Аян, май 2017 г.)

Соцветия, в которых первыми распускаются верхние цветки (а), нижние цветки (б) и цветки в середине соцветия (е). Соцветия цилиндрической формы с редким (г) и более густым (д) расположением цветков и соцветие почти шаровидной формы (е).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Орхидея ятрышник обезьяний в Предгорной зоне Крыма встречается локально. Отдельные его ценопопуляции немногочисленны и, как правило, приурочены к опушкам леса, полянам, примыкающим или находящимся в окружении лесных массивов. Группы особей, встречающиеся под пологом леса, возможно, представляют бывшие вырубki или заросшие лесом поляны.

В пределах отдельных ценопопуляций распределение отдельных особей мозаично и неравномерно. В трех локалитетах одной из изученных ценопопуляций зарегистрированы



значительные отклонения от нормального распределения в сторону меньших значений с коэффициентами асимметрии гистограмм +0,9, +1,1 и +1,5.

Отдельные локалитеты ценопопуляции, расположенные на участках с разными экологическими условиями, достоверно отличаются по количеству цветков в соцветии, высоте соцветия и общей высоте растения. В частности под пологом леса растения выше, а высота соцветий и количество цветков меньше.

Количество цветков в соцветиях колеблется от 7 до 70, при среднем значении 24,3. Высота соцветий колеблется от 2,4 до 14,2, в среднем – 5,6 см. Общая высота цветущих растений – от 11,2 до 40,7 при среднем значении 24,0 см.

Филлотаксис соцветий характеризуется спиральным расположением цветков вдоль главного стержня с углом отклонения цветков 147°, большая часть соцветий (66,7 %) является правозакрученными.

Фенологические даты начала цветения ятрышника обезьяньего в Предгорной зоне Крыма варьируют по годам в зависимости от температуры воздуха. Сумма активных температур начала цветения составляет 372 °С (при пороговом значении +5 °С). Длительность периода цветения популяции (от 29 до 43 дня) определяется температурой воздуха и активностью опылителей.

В одной из ценопопуляций ятрышника обезьяньего обнаружены особи, несущие признаки гибридизации с ятрышником Стевена в виде нарушения порядка зацветания цветков в пределах соцветия, укорочения и уплощения отростков губы.

### Список литературы

- Алексеев А. А., Иванов С. П., Холодов В. В. Участие пчел в опылении орхидеи *Ophris oestrifera* в Крыму // Актуальные вопросы экологии и охраны природных экосистем. Сборник материалов межреспубликанской научно-практической конференции. Часть 1. – Краснодар, 1993. – С. 89–91.
- Вахрамеева М. Г., Татаренко И. В., Варлыгина Т. И. Основные направления изучения дикорастущих орхидных (Orchidaceae Juss.) на территории России и сопредельных государств // Бюллетень МОИП. – 2004. – Т. 109, № 2. – С. 37–56.
- Вахрушева Л. П., Кучер Е. Н. Особенности репродуктивного усилия некоторых видов орхидей Крыма // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана (тематич. сб. науч. тр.). – К., 1997. – С. 65–67.
- Голубев В. Н. Биологическая флора Крыма. – Ялта: Государственный Никитский ботанический сад, 1995. – 85 с.
- Ена А. В. Природная флора Крымского полуострова. – Симферополь: Н. Орианда, 2012. – 232 с.
- Ефимов П. Г. Сохранение орхидных (Orchidaceae Juss.) как одна из задач охраны биоразнообразия // Биосфера. – 2010. – Т. 2. – № 1. – С. 50–58.
- Иванов С. П., Холодов В. В. Анализ характера опыления безнектарных орхидей (Orchidaceae) в зависимости от их пространственного размещения // Вопросы развития Крыма (Научн.-практич. дискус.-аналит. сб.). – Симферополь: Таврия-Плюс, 2004. – Вып. 15: Проблемы инвентаризации Крымской биоты. – С. 57–65.
- Иванов С. П., Свольнский А. Д. Особенности фенологии цветения ранневесенних меллитофильных орхидей (Orchidaceae) в Крыму // Экосистемы. – 2015. – № 1 (31). – С. 85–96.
- Иванов С. П., Фатерыга А. В., Тягнирядно В. В. Сравнительная эффективность опыления орхидей в урочище Аян // Бюллетень Никитского ботанического сада. – 2008. – Вып. 97. – С. 10–14.
- Иванов С. П., Фатерыга А. В., Тягнирядно В. В. Эффективность опыления орхидей (Orchidaceae), цветущих одиночно и группами // Бюллетень Никитского ботанического сада. – 2009. – Вып. 98. – С. 22–26.
- Иванов С. П., Холодов В. В. Экология опыления орхидеи *Orchis picta* Loisel. (Orchidaceae) в Крыму // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. – 1999. – № 2. – С. 7–9.
- Иванов С. П., Холодов В. В., Руденко М. И. Насекомые – опылители орхидеи *Orchis pallens* L. в Крыму // Республиканская энтомологическая конференция, посвященная 50-й годовщине основания Украинского энтомологического общества (Тезисы докладов). – Нежин: ТОВ Наука-сервис, 2000. – С. 49.
- Иванов С. П., Холодов В. В., Фатерыга А. В. Орхидеи Крыма: состав опылителей, разнообразие систем и способов опыления и их эффективность // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология, химия». – Симферополь: ТНУ. – 2009. – Т. 22 (61). – № 1. – С. 24–34.
- Иванов, С. П., Свольнский А. Д. Особенности фенологии цветения ранневесенних меллитофильных орхидей (Orchidaceae) в Крыму // Экосистемы. – 2015. – Вып. 1 (31). – С. 85–96.
- Иванов С. П., Свольнский А. Д. Патент на полезную модель Российской Федерации 154167. Устройство для выявления пространственной структуры соцветий цветковых растений; МПК А01G 7/00. / С. П. Иванов, А. Д. Свольнский. – № 015113582; заявл. 13.04.15; опубл. 20.08.15, Бюлл. № 23. – 3 с.
- 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.

- Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы. Издание второе, исправленное / [отв. ред. Ена А. В. и Фатерыга А. В.] – Симферополь: ИТ «АРИАЛ». – 2016. – 480 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / [гл. редколл.: Ю. П. Трутнев]. – М.: Товарищество научных изданий КМК. – 2008. – 885 с.
- Лагутова О. Н., Назаров В. В. Экология опыления *Dactylorhiza romana* Soó (Orchidaceae). – Украинский ботанический журнал. – 1993. – Т. 50, № 1. – С. 107–110.
- Лагутова О. Н., Назаров В. В., Шевченко С. В. Семенное воспроизведение *Dactylorhiza romana* (Orchidaceae) в Крыму // Ботанический журнал. – 1996. – Т. 81, № 5. – С. 59–69.
- Летухова В. Ю., Потапенко И. Л. Новая популяция *Ophrys oestrifera* M. Bieb. (Orchidaceae) в Юго-восточном Крыму // Экосистемы. – 2015. – Вып. 1 (31). – С. 61–65.
- Назаров В. В. Участие комаров из рода *Dactylolabis* Sav. в опылении тайника овального // Экологические аспекты охраны природы Крыма (Сборник научных статей). – Киев: УМК ВО, 1991. – С. 87–91.
- Назаров В. В. Репродуктивная биология орхидных Крыма: автореф. дис. ... на соиск. учен. степени канд. биол. наук. Ботанический институт имени В. Л. Комарова РАН. – СПб., 1995. – 26 с.
- Назаров В. В., Ефетов К. К. Участие пестрянок (Lepidoptera, Zygaenidae) Крыма в опылении орхидеи *Anacamptis pyramidalis* (Orchidaceae) // Зоологический журнал. – 1993. – Т. 72, № 10. – С. 54–67.
- Назаров В. В., Иванов С. П. Участие пчел рода *Chelostoma* Latr. (Hymenoptera, Megachilidae) в опылении мимикрирующих видов *Cephalantera rubra* (Z.) Rich. и *Campanula taurica* Juz. в Крыму // Энтомологическое обозрение. – 1990. – Т. 69, № 3. – С. 534–537.
- Попкова Л. Л. Состояние и сохранение популяций влаголюбивых видов орхидных Крыма // Заповедники Крыма. Теория, практика и перспективы заповедного дела в Черноморском регионе: V Междунар. науч.-практич. конф., 22–23 октября 2009 г.: матер. – Симферополь, 2009. – С. 208–213.
- Розин Б. Анализ модели филлотаксиса // Академия Тринитаризма, М., Эл № 77-6567, публ. 17144, 25.12.2011.
- Свольинский А. Д. Антэкология четырех видов ранневесенних энтомофильных орхидей (Orchidaceae Juss.) Крыма: дис. ... на соиск. учен. степени канд. биол. наук. – Ялта: Ордена Трудового Красного Знамени Никитский ботанический сад – Национальный научный центр, 2016. – 169 с.
- Свольинский А. Д., Иванов С. П., Фатерыга А. В. Биологические и антэкологические особенности орхидеи ятрышника прованского (*Orchis provincialis* Dfhd.), произрастающего в Крыму: фенология, пространственное распределение, морфометрия цветков и соцветий // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014а. – Вып. 10 (29). – С. 68–76.
- Свольинский А. Д., Иванов С. П., Фатерыга А. В. Биологические и антэкологические особенности орхидеи ятрышника прованского (*Orchis provincialis* Dfhd.), произрастающего в Крыму: опылители, система их привлечения, уровень опыления // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014б. – Вып. 11. – С. 144–157.
- Фатерыга А. В., Иванов С. П. Экология опыления видов рода *Epipactis* (Orchidaceae) в Крыму // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2012. – Вып. 6 (25). – С. 136–150.
- Фатерыга А. В., Фатерыга А. В., Свиринов С. А. *Epipactis leptochila* (Godfery) Godfery (Orchidaceae) – новый вид для флоры России // Turczaninowia. – 2015. – Т. 18, № 4. – С. 36–40.
- Холодов В. В., Назаров В. В., Иванов С. П. Видовой состав пчел (Hymenoptera, Apoidea) – опылителей некоторых видов орхидей в Крыму // Экосистемы Крыма их оптимизация и охрана. – 1998. – Вып. 10. – С. 81–86.
- Холодов В. В., Назаров В. В., Иванов С. П. Насекомые – посетители и опылители орхидеи *Orchis purpurea* Huds. в Крыму // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. – 2002. – Вып. 12. – С. 77–80.
- Холодов В. В. Видовой состав и классификация посетителей цветков орхидеи *Orchis coriophora* (Orchidaceae) в Крыму // Природничий альманах. Біологічні науки. – 2001. – Вып. 1. – С. 112–116.
- Dressler R. Phylogeny and Classification of the Orchid Family. – Cambridge University Press, 1994. – 314 p.
- Fateryga A. V., Kreutz C. A. J. A new *Epipactis* species from the Crimea, South Ukraine (Orchidaceae) // Journal Europäischer Orchideen. – 2012. – Bd. 44, Heft 1. – S. 199–206.
- Fateryga A. V., Kreutz C. A. J. Checklist of the orchids of the Crimea (Orchidaceae) // Journal Europäischer Orchideen. – 2014. – Bd. 46, Heft 2. – S. 407–436.
- Fateryga A. V., Kreutz C. A. J., Fateryga V. V., Efimov P. G. *Epipactis krymmontana* (Orchidaceae), a new species endemic to the Crimean Mountains and notes on the related taxa in the Crimea and bordering Russian Caucasus // Phytotaxa. – 2014. – Vol. 172, N 1. – P. 22–30.
- Fateryga V. V., Kreutz C. A. J., Fateryga A. V., Reinhardt J. *Epipactis muelleri* Godfery (Orchidaceae), a new species for the flora of Ukraine // Украинский ботанический журнал. – 2013а. – Т. 70, № 5. – С. 652–654.
- Fateryga A. V., Ivanov S. P., Fateryga V. V. Pollination ecology of *Steveniella satirioides* (Spreng.) Schltr. (Orchidaceae) in Ayan natural landmark (the Crimea) // Украинский ботанический журнал. – 2013б. – Т. 70, № 2. – С. 195–201.
- Kreutz C. A. J., Fateryga A. V. Two taxa of the genus *Epipactis* Zinn (Orchidaceae) new for the flora of Ukraine // Украинский ботанический журнал. – 2012. – Т. 69, N 5. – С. 713–716.
- Nazarov V. V. Pollination of *Steveniella satirioides* (Orchidaceae) by wasps (Hymenoptera, Vespoidea) in the Crimea // Lindleyana. – 1995. – Vol. 10, N 2. – P. 109–114.

**Kipkayeva A. V., Ivanov S. P., Svolynskiy A. D. Anthecology features of the Monkey orchid (*Orchis simia* Lam.) (Orchidaceae) in the piedmont zone of the crimea. Report I. Spatial distribution, phyllotaxy of inflorescence, phenology of flowering // Ekosistemy. 2018. Iss. 14 (44). P. 51–65.**

On the basis of a five-year study of two cenopopulations of the monkey orchid (*Orchis simia* Lam.) in the piedmont zone of the Crimea, the character of spatial distribution of flowering individuals in separate localities was revealed, and the differences of main antecological parameters of plants were assessed and analyzed: height of peduncle and inflorescence, number of flowers. The number of flowers in the inflorescences ranges from 7 to 70, with an average value of 24.3. The height of the inflorescence varies from 2.4 to 14.2, on average – 5.6 cm. The total height of flowering plants is from 11.2 to 40.7, with an average value of 24.0 cm. The phyllotaxy of the inflorescence is characterized by spiral arrangement of flowers along the main stem with a flowers' deflection angle of 147°. Most of the inflorescences (66.7%) are dextiotropic. Phenological dates of flowering beginning vary by year depending on the air temperature. The sum of active temperatures (threshold value +5° C) of the flowering beginning is 372° C. Duration of the population flowering period (from 29 to 43 days) is determined by the air temperature and activity of pollinators. In one of the cenopopulations of the monkey orchid, individuals with signs of hybridization with *Orchis stevenii* were found in the form of disturbance of the order of flowering within the inflorescence, shortening and flattening of labellum shoots.

*Key words:* Orchidaceae, *Orchis simia*, spatial distribution, anthecological parameters, phyllotaxy of inflorescence, flowering phenology, sum of active temperatures, Crimea.

*Поступила в редакцию 20.02.18*