

СВОЛЫНСКИЙ
Алексей Дмитриевич

**АНТЭКОЛОГИЯ ЧЕТЫРЕХ ВИДОВ РАННЕВЕСЕННИХ
ЭНТОМОФИЛЬНЫХ ОРХИДЕЙ (ORCHIDACEAE JUSS) КРЫМА**

03.02.08 – экология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Ялта – 2016

Работа выполнена на кафедре экологии и зоологии Таврической академии (структурное подразделение) ФГАОУ ВО «Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского»

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Иванов Сергей Петрович

Официальные оппоненты: **Литвинская Светлана Анатольевна**
доктор биологических наук, профессор
Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего
профессионального образования «Кубанский
государственный университет»
Заведующая кафедрой геоэкологии и
природопользования

Хомутовский Максим Игоревич
кандидат биологических наук
Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего образования
«Московский государственный университет имени
М.В. Ломоносова»
Старший научный сотрудник Ботанического сада
биологического факультета

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное
учреждение науки Ботанический институт
им. В. Л. Комарова Российской академии наук
(БИН РАН)

Защита диссертации состоится «29» июня 2016 г. в 13 часов на заседании диссертационного совета Д 900.004.01 при ГБУ РК «НБС – ННЦ» по адресу: 298648, Российская Федерация, Республика Крым, г. Ялта, пгт. Никита, Никитский спуск, 52

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ГБУ РК «НБС – ННЦ» по адресу: 298648, Российская Федерация, Республика Крым, г. Ялта, пгт. Никита, Никитский спуск, 52 и на сайте <http://www.nbgns.com>

Автореферат разослан «_____» мая 2016 г.

Ученый секретарь
специализированного ученого совета

С. А. Садогурская

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Семейство Орхидные (Orchidaceae Juss.) занимает среди растений особое место. Исключительное видовое богатство, широкое распространение, поразительное разнообразие форм и окраски цветков, сложные и часто уникальные отношения с опылителями позволяют говорить об орхидеях как феномене растительного царства (Иванов и др., 2008).

К настоящему времени накоплен значительный материал по онтогенезу, структуре и динамике популяций орхидных. Одним из наиболее перспективных направлений исследований в России и на сопредельных территориях признано изучение антэкологических связей орхидных (Вахрамеева и др., 2004).

После уточнения списка крымской флоры сосудистых растений, в который входили 50 видов орхидей (Ена, 2012), список крымских орхидей по последним данным (Fatoryga, Kreutz, 2014; Фатерыга и др. 2015) включает 49 таксонов (включая 45 видов) и 16 гибридов, из которых только для 15 известны те или иные сведения об опылителях, способах их привлечения и эффективности опыления (Назаров, Иванов, 1990; Алексеев и др., 1993; Лагутова, Назаров, 1993; Назаров, Ефетов, 1993; Назаров, 1995; Nazarov, 1995; Холодов, 2001; Иванов и др., 2008; Иванов и др., 2009; Ivanov et al., 2011; Фатерыга, Иванов, 2012, и др.).

Антэкология ранневесенних безнектарных энтомофильных орхидей в Крыму изучена недостаточно. Лишь по одному из видов этой группы (*Dactylorhiza romana*) проведено детальное изучение антэкологических связей в одном из локалитетов Южного берега Крыма (Лагутова и др., 1996).

Цель и задачи исследования. Цель работы – выявить антэкологические особенности четырех видов ранневесенних безнектарных орхидей Крыма (*Orchis mascula* (L.) L., *Orchis pallens* L., *Orchis provincialis* Balb. ex Lam. & DC. и *Dactylorhiza romana* (Sebast.) Soó) для разработки мер стабилизации численности и оптимизации структуры их популяций в Крыму.

В ходе работы решались следующие задачи:

1. Установить пространственную структуру цветущих особей, изучаемых видов орхидей.
2. Получить данные об основных фенологических датах и интервалах цветения орхидей и выявить факторы, влияющие на даты и интервалы периода их цветения.
3. Дать сравнительную оценку морфологическим параметрам генеративных побегов, соцветий и цветков орхидей, а также структур головного отдела тела опылителей, контактирующих с цветком и построить статистические модели объектов изучения.
4. Установить видовой состав опылителей орхидей, выявить соответствие структур головного отдела тела опылителей и соответствующих структур цветка.
5. Дать оценку характера взаимоотношений опылителей и орхидей на индивидуальном и популяционном уровнях.

6. Выявить систему и способы привлечения опылителей на цветки для каждого из изучаемых видов орхидей и оценить их эффективность.

Научная новизна. Впервые в Крыму проведены комплексные исследования антэкологии четырех видов орхидных: *O. mascula*, *O. pallens*, *O. provincialis* и *D. romana*. Установлены и оценены количественно факторы (сумма активных температур, солнечная радиация, интенсивность опыления), определяющие основные фенологические даты и интервалы периода цветения, дана оценка антэкологических параметров ценопопуляций, пространственная структура цветущих особей и соцветий. Выявлены морфометрические показатели цветков орхидей изучаемых видов, построены статистические модели цветущих растений, соцветий и цветков. Установлен видовой состав опылителей в Крыму для трех видов орхидей (*O. pallens*, *O. provincialis*, *O. mascula*). Выявлены как опылители орхидей 4 вида пчел: *Andrena ranunculorum* Morawitz, 1877, *Chelostoma florisomme* (Linnaeus, 1758), *Bombus haematurus* Kriechbaumer, 1870, *Melecta luctuosa* (Scopoli, 1770). Установлены и количественно оценены отличия между горно-лесными и южнобережными субпопуляциями орхидей *D. romana* и *O. mascula*. Обнаружены новые местообитания *O. provincialis*, *O. mascula* и *O. pallens* в Крыму. Разработаны и применены новые методики изучения орхидных, а именно, методика выявления пространственной структуры соцветий, методика построения моделей совместимости цветков орхидей и агентов опыления, методика оценки характера взаимоотношений опылителей и орхидей на популяционном уровне. Два устройства, разработанные для инструментальной поддержки новых методик, защищены патентами Российской Федерации.

Теоретическое значение. Результаты исследований дополняют ранее известные обрывочные сведения об экологии опыления орхидных Крыма, дают целостное представление о системе антэкологических отношений комплекса раннецветущих энтомофильных орхидей Крыма, существенно расширяют представления о характере взаимоотношений орхидей и насекомых-опылителей. Запатентованные полезные модели и разработанные методики изучения и оценки характера взаимоотношений орхидей с опылителями на популяционном уровне позволяют поднять на новый методологический уровень процесс изучения орхидей, открывают новые возможности для получения оригинальных результатов.

Практическое значение. Результаты проведенных исследований могут быть использованы при разработке принципов рационального природопользования, мер охраны редких и исчезающих видов растений, организации мероприятий по поддержке и сохранению общего биологического разнообразия в Крыму. Полученные сведения использованы для составления очерков Красной книги Республики Крым (2015). Данные могут быть использованы при проведении учебных дисциплин «Теория эволюции», «Экология», «Антэкология», на факультете биологии и химии Таврической академии, ФГАОУ ВО «Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского».

На защиту выносятся следующие положения и результаты:

1. Фенодаты и интервалы цветения отдельных субпопуляций ранневесенних видов орхидей в Крыму совпадают с перекрыванием от 60 до 95 % в независимости от их локализации (в горно-лесной или южнобережной зоне) и определяются для каждого из изученных видов определенной суммой активных температур.

2. Успех в конкурентной борьбе за опылителей между орхидеями разных видов в условиях их одновременного цветения обеспечивается набором отличительных видовых признаков, включая: пространственную структуру цветущих растений; окраску, форму, размеры и филлотаксис соцветий; окраску, форму и размерные параметры определенных структур цветков, контактирующих с опылителями в момент посещения ими цветков.

3. Основную роль в формировании круга опылителей ранневесенних безнектарных орхидей и обеспечении необходимого уровня их опыления играет своеобразие способа привлечения опылителей, а также параметрическая совместимость комплементарных структур цветка и ротового аппарата опылителей.

Апробация работы. Основные положения диссертации апробированы на нескольких международных и региональных конференциях: Международной научной конференции студентов и аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2013» (Севастополь, 2013 г.), Международной научно-практической конференции «Перспективы развития науки и образования» (Тамбов, 2013 г.), на VIII съезде Украинского энтомологического общества (Киев, 2013 г.), Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов – 2014» (Севастополь, 2014 г.), XLIII Научной конференции профессорско-преподавательского состава, аспирантов и студентов КФУ (Симферополь, 2014 г.), IX Международной научно-практической конференции «Современные концепции научных исследований» (Москва, 2014 г.), Евроазиатском симпозиуме по перепончатокрылым насекомым (Нижний Новгород, 2015 г.).

Публикации. По материалам исследования опубликовано 11 работ, в том числе 4 научных статьи, из них 2 в журнале рекомендованного ВАК, 7 тезисов и получено 2 патента на полезную модель Российской Федерации.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, четырех разделов, выводов, списка использованной литературы, включающего 231 наименование (из них 142 на иностранном языке) и приложения. Диссертация изложена на 169 страницах, содержит 73 рисунка и 17 таблиц.

Благодарности. Автор выражает огромную благодарность научному руководителю, д. б. н., профессору Сергею Петровичу Иванову за неоценимую помощь на всех этапах выполнения диссертации, за советы и рекомендации, а также за моральную поддержку. Искренне благодарю за помощь в сборе материала, советы и всестороннюю помощь при обсуждении и написании диссертации к. б. н. Евгению Николаевну Кучер. Особая благодарность к. б. н. А. В. Фатерыге, д. б. н. А. В. Ивашову, к. б. н. Л. П. Вахрушевой, к. б. н. Н. О. Симагиной, к. б. н.

В. Г. Кобечинской, к. б. н. И. П. Отуриной, а также всем сотрудникам и студентам факультета биологии и химии, оказавшим мне помощь в работе и моральную поддержку в трудные минуты. Отдельная благодарность друзьям и родственникам, среди которых особое место занимает Любовь Александровна Сволынская – моя дорогая мама.

ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Одним из первых исследователей в области изучения антэкологии орхидей был Ч. Дарвин, который в своем монографическом исследовании «Различные приспособления, при помощи которых орхидеи опыляются насекомыми» (1862) раскрыл исключительную роль насекомых в опылении орхидей, выявил многие оригинальные механизмы их опыления и способы привлечения опылителей.

Приводится анализ научных публикаций последователей Ч. Дарвина по всем вопросам изучения антэкологии орхидей, затронутых в диссертации: Г. Пауюса (1970–2012), А. Дафни (1971–2014), Дж. Аккермана (1975–2015), Л. Нильсона (1985–2004) и многих других исследователей, которым удалось выявить несколько новых систем и оригинальных способов опыления орхидей. В то же время отмечается, что вопросы фенологии и динамики цветения орхидей, пространственной структуры ценопопуляций, архитектуры соцветий, строения цветков и степени их сходства с нектароносными модельными растениями все еще остаются недостаточно изученными. Хотя именно эти свойства и признаки в первую очередь обеспечивают репродуктивный успех орхидей, успех в конкурентной борьбе за опылителей, без которых у большинства из них невозможно образование семян.

В последние десятилетия изучение антэкологии орхидей вышло на новый уровень, благодаря общему прогрессу биологической науки, применению современных методов исследований, привлечению достижений смежных наук: газовой хроматографии (Kullenberg et al, 1984 и др.), молекулярной филогении (Bateman et al, 2009 и др.), электронной микроскопии и макросъемки (Claessens, Kleynen, 2011 и др.).

Многие исследователи уделяют большое внимание природоохранным аспектам антэкологии орхидей, которые имеет исключительно важное значение для разработки мер сохранения этих во многом уникальных растений.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследований послужили 4 вида орхидей (Orchidaceae): *Orchis mascula* (L.) L., *Orchis pallens* L., *Orchis provincialis* Balb. ex Lam. & DC., *Dactylorhiza romana* (Sebast.) Soó и насекомые – опылители этих видов.

Материал собран в Крыму, в сезоны 2013–2015 гг.: *O. provincialis* изучали в одном из мест его произрастания в западной части Южного берега Крыма, на южном склоне горы Чакатыш (470 м н.у.м., над п.г.т. Голубой залив); *O. pallens* – в балке Волдарь (825 м н.у.м., западный склон Долгоруковской яйлы, около села

Чайковское); *O. mascula* изучали в двух пунктах его произрастания: первый – на южном склоне горы Чакатыш (Южный берег Крыма в районе пгт. Голубой залив), второй – в урочище Карабель-Даг на западном склоне северного Демерджи (795 м н.у.м., Горный Крым, район села Привольное); *D. romana* исследовали в двух пунктах произрастания орхидеи: первый – на горе Кастель (305 м н.у.м., Южный берег Крыма вблизи села Виноградное), второй – в Осиновой балке на западном склоне северного Демерджи (710 м н.у.м., на Главной гряде Крымских гор, около села Привольное).

Фенологию цветения изучали по данным периодических просмотров (с интервалом 5–9 дней) соцветий и подсчета бутонов, распустившихся и отцветших цветков. Пространственное распределение цветущих особей орхидей оценивали по данным измерения расстояния между цветущими особями. Морфометрию цветущих растений и их соцветий проводили в полевых условиях, без изъятия растений из природы. Пространственную структуру соцветий орхидей выявляли по результатам построения статистических моделей соцветий на основе авторской методики получения необходимого набора морфометрических показателей соцветий, используя оригинальное устройство (Иванов, Сволынский, 2015. Патент на полезную модель 154167 Российской Федерации).

Морфометрию цветков и контактирующих с ним структур головного отдела опылителей проводили в лабораторных условиях с использованием мерной линейки бинокля МБС-10. В качестве размерных характеристик были выбраны 9 показателей цветка и 5 показателей пчел (рис. 1).

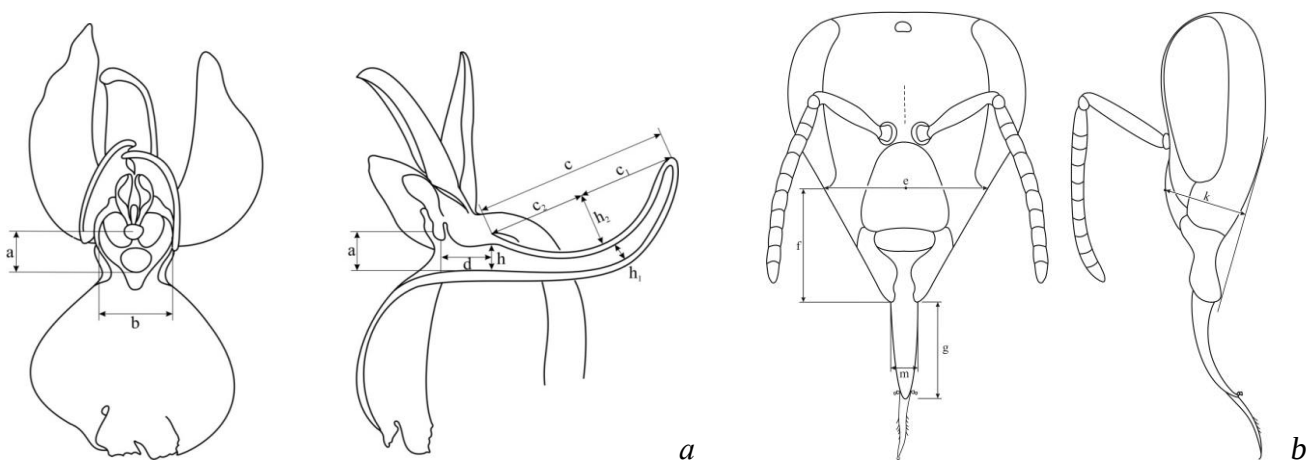


Рис. 1. Графические модели цветка *Orchis provincialis* (a) и головы пчелы *Apis mellifera* (b) с указанием параметров, имеющих значение при контакте опылителя с цветком

Видовой состав опылителей оценивали по результатам отлова насекомых на цветках орхидей и на цветках всех растений, цветущих в период цветения орхидей. Характер взаимоотношений опылителей с цветками орхидей на популяционном уровне оценивали по результатам просмотра цветков на предмет наличия или отсутствия гемиполлиналиев в пылевых мешках и массул на рыльце пестика (Лагутова, 1993; Назаров, 2008). В каждой субпопуляции устанавливалось

соотношение цветков, имеющих разное состояние вследствие посещения их опылителями, и на основании анализа этого соотношения производилась оценка плотности опылителей, повторности посещения цветков и расчет некоторых других антропоэкологических показателей (Иванов, Холодов, 2003).

Сумму активных температур рассчитывали как сумму среднесуточных температур за те дни, когда эта температура превышает установленный порог в +5 °С – это биологический минимум температуры, необходимой для развития ранневесенней растительности, в том числе и изучаемых видов (Лосев, 1994). В исследовании учитывались климатические данные с интернет-ресурса <http://www.pogodaiklimat.ru> по четырем метеостанциям Крыма (Ангарский перевал, Алушта, Ялта, Симферополь).

Все количественные данные обрабатывались в программе Microsoft Office Excel 2010. Величину и характер корреляционной связи оценивали по Н. И. Черновой (1999).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Фенология цветения. Наблюдения за ходом цветения четырех видов ранневесенних энтомофильных орхидей в Крыму показали, что большую часть периода их цветения, как на Южном берегу, так и в Горном Крыму они цветут одновременно (рис. 2).

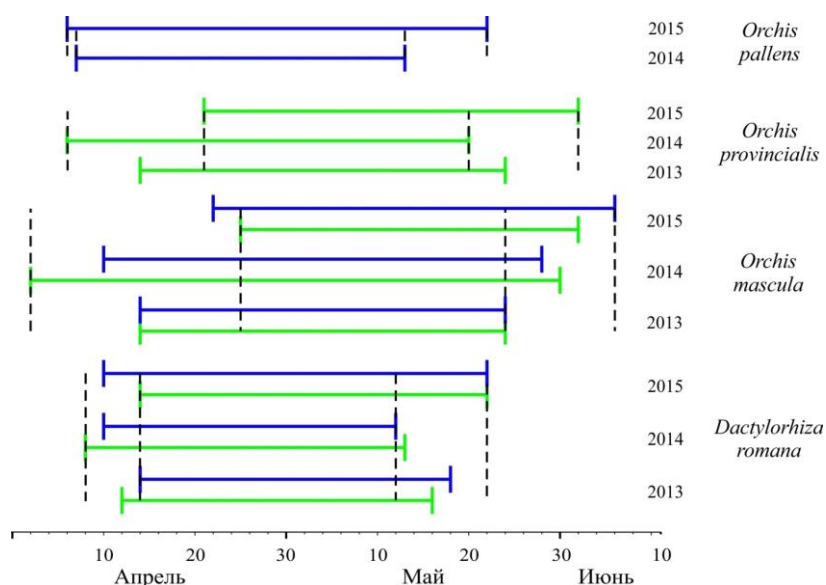


Рис. 2. Фенология цветения четырех видов орхидей в пяти пунктах Крыма в сезоны 2013–2015 гг.

— Горный Крым; — Южный берег Крыма.

Совпадение сроков цветения *D. romana* и *O. mascula* на Южном берегу Крыма и в Горном Крыму (максимальная разница – 3 дня) зафиксированы при наличии существенных отличий по сумме активных температур сроков начала цветения южнобережных и горнолесных популяций как одного, так и другого вида (табл. 1).

Таблица 1

Популяционные и индивидуальные антропологические показатели четырех видов крымских орхидей

Параметры	<i>Orchis provincialis</i>	<i>Orchis pallens</i>	<i>Orchis mascula</i>		<i>Dactylorhiza romana</i>	
			Горный Крым	ЮБК	Горный Крым	ЮБК
Крайние даты начала и конца цветения	06.04–22.04 20.05–01.06	06.04–05.04 13.05–22.05	10.04–25.04 24.05–01.06	02.04–25.04 24.05–01.06	08.04–14.04 12.05–21.05	6.04–15.04 12.05–21.05
Продолжительность цветения (min–max), дней	40–44 $\Delta=4$	36–46 $\Delta=10$	37–49 $\Delta=12$	40–58 $\Delta=18$	34–42 $\Delta=8$	34–37 $\Delta=3$
Сумма активных температур фенодат начала и конца цветения ($\rightarrow$) и сумма температур (Δ) периода цветения, °C	625 $\rightarrow$ 1175 $\Delta=550$	160 $\rightarrow$ 740 $\Delta=580$	240 $\rightarrow$ 1005 $\Delta=765$	640 $\rightarrow$ 1510 $\Delta=870$	195 $\rightarrow$ 730 $\Delta=535$	620 $\rightarrow$ 1185 $\Delta=565$
Расстояние до ближайшего соседа ($\bar{x} \pm \sigma$), см	362,0 $\pm$ 135	242,0 $\pm$ 152	87,7 $\pm$ 142,3	43,4 $\pm$ 81,3	48,0 $\pm$ 63,6	47,5 $\pm$ 67,6
Высота цветущей особи ($\bar{x} \pm \sigma$), см	22,4 $\pm$ 4,3	30,6 $\pm$ 2,4	24,7 $\pm$ 4,5	28,4 $\pm$ 4,9	16,2 $\pm$ 3,3	19,3 $\pm$ 4,7
Количество цветков в соцветии ($\bar{x} \pm \sigma$), см	7,7 $\pm$ 2,8	14,2 $\pm$ 3,9	16,3 $\pm$ 4,6	18,4 $\pm$ 7,1	9,9 $\pm$ 2,6	12,7 $\pm$ 5,3
Плотность цветков в соцветии, цв./дм ²	12	17	12	9	25	23
Площадь, занимаемая цветками на развертке соцветия, %	15	21	28	22	20	19
Угол смещения цветков и направление смещения	135°, вправо	137°, влево	130°, влево	140°, вправо		
Ширина зева венчика ($\bar{x} \pm \sigma$), мм	2,2 $\pm$ 0,19	2,7 $\pm$ 0,3	4,9 $\pm$ 0,5	4,6 $\pm$ 0,6	3,0 $\pm$ 0,5	3,4 $\pm$ 0,8
Расстояние от прилипаец до конца шпорца ($\bar{x} \pm \sigma$), мм	1,8 $\pm$ 0,3	6,0 $\pm$ 1,1	5,4 $\pm$ 0,8	4,4 $\pm$ 0,8	2,8 $\pm$ 0,4	2,5 $\pm$ 0,5
Длина шпорца ($\bar{x} \pm \sigma$), мм	18,2 $\pm$ 1,6	9,9 $\pm$ 1,4	13,8 $\pm$ 0,8	16,7 $\pm$ 3,3	10,3 $\pm$ 1,2	11,9 $\pm$ 1,6
Доля опыленных цветков (min–max), %	25–41	42–53	26–39	32–45	21–37	29–37

Примечание. Полу жирным выделены значения показателей различия между которыми достоверны при $p < 0,05$.

Суммы активных температур фенодаты начала цветения *O. mascula* южнобережной популяции (667 °С) и горнолесной (245 °С) отличаются на существенную величину в 422 °С (63 %). Отличия в сумме активных температур *D. romana* южнобережной и горнолесной популяций (641 °С и 241 °С соответственно) также велики (62 %). Такие существенные отличия можно объяснить изменениями физиологии процессов роста и развития, вследствие изменения положения оптимума на градиенте фактора так называемой температурной акклимации.

Общая продолжительность цветения каждого из четырех видов орхидей отличалась по сезонам. Минимальная разница между крайними значениями этого показателя отмечена у *D. romana* (ЮБК) – 3 дня, максимальная у *O. mascula* (Горный Крым) – 18 дней (см. табл. 1). Сроки окончания цветения орхидей, также в основном определяются суммой активных температур.

D. romana по сравнению с *O. pallens*, *O. provincialis* и *O. mascula* менее подвержена влиянию внешних факторов и демонстрирует большую стабильность фенологических параметров, меньшие отклонения от средних сроков начала, конца и продолжительности цветения (см. рис. 1, см. табл. 1).

Таким образом, погодные условия периода цветения (прежде всего температура воздуха) являются основным фактором, определяющим фенодаты основных этапов фазы цветения орхидей изученных видов. Сокращение сроков цветения под воздействием опыления проявляется только в сезоны с высоким уровнем опыления.

Пространственное распределение и морфометрические показатели генеративных особей. Только для одного из исследованных видов – *O. pallens* – отмечено относительно равномерное распределение цветущих особей по площади ценопопуляции, которое описывается нормальным распределением Гаусса (рис. 3 а). Распределение в пространстве цветущих особей остальных трех видов крайне неравномерно и описывается распределением Макарута (рис. 3 б).

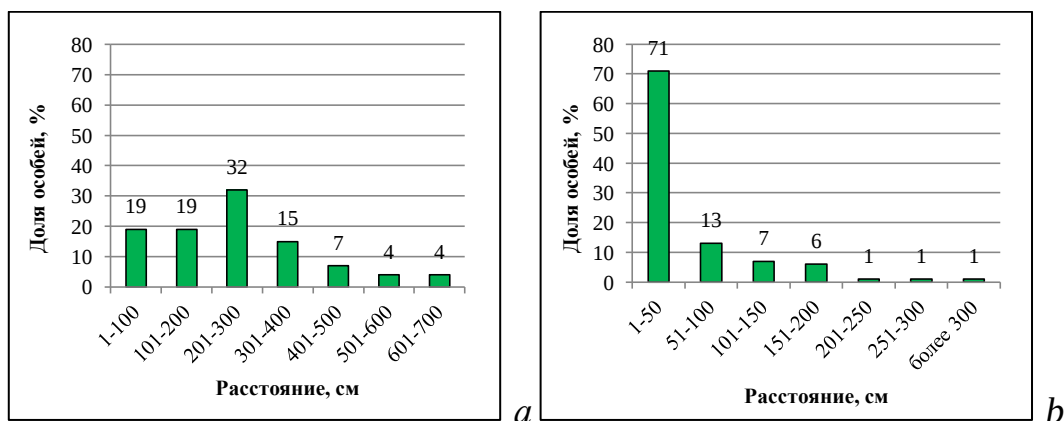


Рис. 3. Гистограммы распределения цветущих растений орхидей двух видов по расстоянию до ближайшего соседа (а – *Orchis pallens*; б – *Dactylorhiza romana*)

Исходя из того, что распределение Гаусса, как принято считать, соответствует максимально сбалансированному сообществу, можно предположить, что условия произрастания ценопопуляции *O. pallens* близки к оптимальным, а уклоняющиеся от нормы распределения остальных трех видов орхидей вызваны действием особых факторов.

Морфометрические показатели и филлотаксис соцветий, морфометрические показатели цветка. Сравнение ряда морфометрических показателей цветущих особей орхидей позволили установить наличие достоверных различий между средними значениями большинства морфометрических показателей особей из южнобережных и горно-лесных субпопуляций орхидей изученных видов (см. табл. 1 и табл. 2). Графические модели цветущих растений и цветков дают наглядное представление о выявленных отличиях (рис. 4).

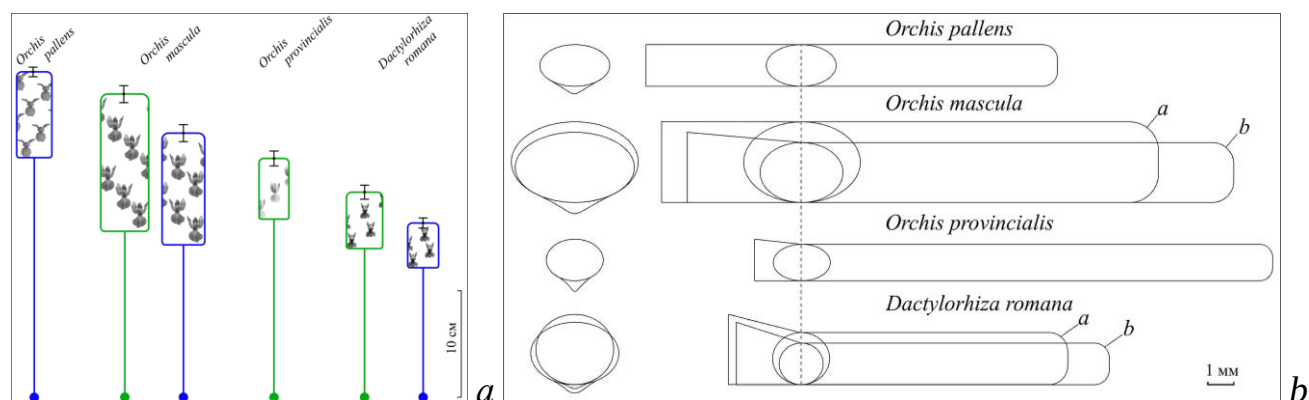


Рис. 4. Графические модели цветущих растений (a) и цветков (b) орхидей четырех видов из шести ценопопуляций
a – популяции Горного Крыма, b – популяции на Южном берегу Крыма.

Таблица 2

Морфометрические показатели генеративных особей и цветков *Dactylorhiza romana*

	Параметр	Показатели выборки				
		N	min–max	$\bar{x} \pm \sigma$	σ^2	$C_v, \%$
1	2	3	4	5	6	7
Гора Кастель	Общая высота растения	50	9,1–32,4	19,3±4,7	22,1	24
	Высота цветоноса	50	6,4–20,3	13,9±3,2	10,4	23
	Высота соцветия	50	2,4–12,1	5,3±1,8	3,5	35
	Периметр окружности соцветия	50	5,9–14,1	10,6±1,6	2,6	15
	Количество цветков в соцветии	50	4–30	12,7±5,3	28,7	42
	Высота зева венчика, мм	30	1,9–2,8	2,4±0,2	0,04	9
	Ширина зева венчика, мм	30	2,3–5,3	3,4±0,8	0,6	24
	Длина канала шпорца, мм	30	7,9–14,2	11,9±1,6	2,4	13
	Расстояние от прилипаец до входа в шпорец, мм	30	1,6–3,3	2,5±0,5	0,2	19
	Высота отверстия шпорца на входе, мм	30	1,0–2,3	1,6±0,3	0,1	20

1	2	3	4	5	6	7
Осиновая балка	Общая высота растения	48	9,1–24,3	16,2±3,3	10,9	20
	Высота цветоноса	48	5,9–18,7	12,1±2,8	8,1	24
	Высота соцветия	48	2,3–6,0	4,2±0,9	0,8	21
	Периметр окружности соцветия	48	5,6–12,5	9,3±1,7	2,8	18
	Количество цветков в соцветии	48	5–19	9,9±2,6	6,9	27
	Высота зева венчика, мм	30	1,8–3,3	2,7±0,3	0,1	12
	Ширина зева венчика, мм	30	2,3–4,1	3,0±0,5	0,2	15
	Длина канала шпорца, мм	30	7,8–13,0	10,3±1,2	1,5	12
	Расстояние от прилипаец до входа в шпорец, мм	30	1,8–3,8	2,8±0,4	0,2	16
	Высота отверстия шпорца на входе, мм	30	1,0–2,6	2,0±0,3	0,1	16

Примечание к таблице. Различия между средними значениями всех показателей южнобережной и горно-лесной субпопуляциями достоверны при $p < 0,05$, кроме показателя «ширина зева венчика».

Выявлены существенные отличия видов в архитектуре (филлотаксисе) соцветий (рис. 5 и 6). Различия в расположении цветков в соцветии относительно друг друга, угле смещения цветков на стебле соцветия, их количестве и плотности размещения (см. табл. 1) имеют прямое отношение к своеобразию зрительного образа соцветий, усиливающих или ослабляющих его привлекательность для опылителей.

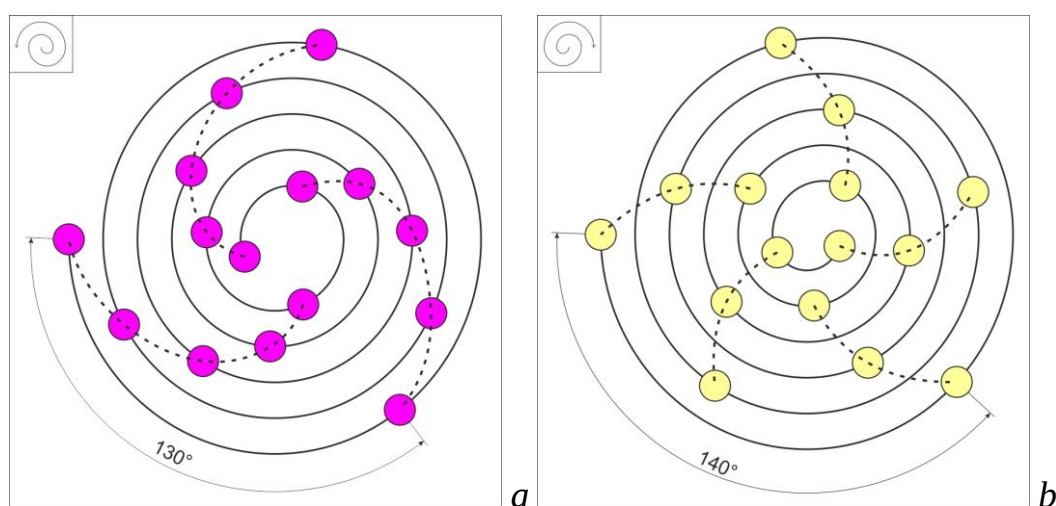


Рис. 5. Плоскостной (вид сверху) филлотаксис соцветий орхидей *Orchis mascula* (a), и *Dactylorhiza romana* (b)

Кружками показано положение отдельных цветков на соцветии, начиная с верхнего (начало спирали в центре рисунка), и далее по спирали вниз по соцветию. В левом верхнем углу показано направление смещения цветков у большинства цветущих особей в популяции.

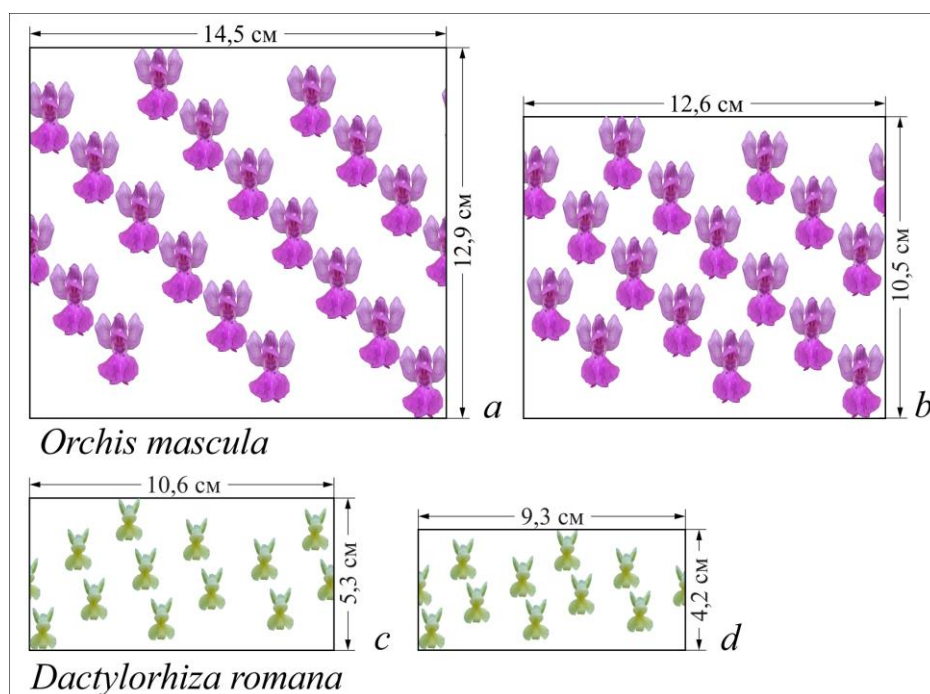


Рис. 6. Вертикальный (развертка вида сбоку) филлотаксис соцветий орхидей *Orchis mascula* (a и b), и *Dactylorhiza romana* (c и d)

a – урочище Чакатыш (ЮБК), b – урочище Карабель-Даг (Горный Крым); c – гора Кастель (ЮБК); d – Осиновая балка (Горный Крым); размер по горизонтали – периметр соцветия, размер по вертикали – высота соцветия.

Отмеченные выше отличия горных и южнобережных субпопуляций носят один и тот же характер у двух видов, что позволяет объяснить их различием физических условий среды в горах и на южнобережье Крыма. В тоже время цветки *O. mascula* и *D. romana* южнобережной субпопуляции, уступают в размерах горнолесной по всем линейным параметрам, но имеют более длинный и узкий шпорец. В данном случае эти отличия, на наш взгляд, сформировались не под влиянием среды, а в связи с отличиями в составе опылителей. В Горном Крыму в опылении орхидей принимают участие в основном относительно крупные шмели, а на Южном берегу – более мелкие, но обладающие более длинными хоботками пчелы-антофоры и пчелы-эуцеры (табл. 3).

Видовой состав опылителей и их морфологическое соответствие цветкам орхидей. В ходе исследований выявлено 58 особей пчел, переносящих поллинии орхидей (см. табл. 3). Тем самым, было установлено 19 видов пчел, фактических опылителей изученных видов орхидей. Для каждого вида орхидей установлено от 3 до 8 видов пчел-опылителей. Общий список видов пчел-опылителей, установленных в качестве таковых, включает 5 видов пчел из семейства андренид (Andrenidae), 2 вида из семейства мегахилид (Megachilidae) и 12 видов из семейства апид (Apidae).

Таблица 3

Видовой состав пчел, опылителей четырех видов орхидей, и их распределение по пяти пунктам произрастания орхидей этих видов в Крыму

№	Виды пчел	<i>Orchis pallens</i> балка Волдарь	<i>Orchis provincialis</i> гора Чакатыш	<i>Orchis mascula</i>		<i>Dactylorhiza romana</i>		Всего, экз.
				гора Чакатыш	урочище Карабель-Даг	гора Кастель	Осиновая балка	
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Andrenidae								
1	<i>Andrena flavipes</i>	1 ♀	1 ♀ (1)	1 ♀		1 ♀		4 ♀ (1)
2	Panzer, 1799	2 ♂	2 ♂	2 ♂			1 ♂	7 ♂
3	<i>Andrena lathyri</i>		2 ♀ (1)		1 ♀			3 ♀ (1)
4	Alfken, 1899		15 ♂ (5)		4 ♂	4 ♂ (2)	3 ♂ (1)	26 ♂ (8)
5	<i>Andrena nitida</i> (Müller, 1776)		2 ♀		5 ♀ (2)		1 ♀	8 ♀ (2)
6	<i>Andrena ranunculorum</i> Morawitz, 1877	1 ♀ (1)						1 ♀ (1)
7	<i>Andrena sp.</i>						2 ♀ (1)	2 ♀ (1)
Megachilidae								
8	<i>Osmia bicornis</i>		3 ♀ (1)	8 ♀	2 ♀ (1)	2 ♀	4 ♀ (2)	19 ♀ (4)
9	(Linnaeus, 1758)	1 ♂ (1)			3 ♂ (1)	1 ♂	1 ♂	6 ♂ (2)
10	<i>Chelostoma florissomne</i>		1 ♀					1 ♀
11	(Linnaeus, 1758)		3 ♂ (1)					3 ♂ (1)
Apidae								
12	<i>Anthophora plumipes</i>		5 ♀	6 ♀ (1)		3 ♀	1 ♀	15 ♀ (1)
13	(Pallas, 1772)		3 ♂	5 ♂ (1)		6 ♂ (2)	1 ♂	15 ♂ (3)
14	<i>Eucera nigra</i> Lepetier, 1841		3 ♂	2 ♂		6 ♂ (4)	5 ♂ (4)	16 ♂ (8)
15	<i>Eucera nigrescens</i>		1 ♀			2 ♀ (1)		3 ♀ (1)
16	Pérez, 1879		4 ♂	3 ♂		4 ♂ (3)	5 ♂ (4)	16 ♂ (7)
17	<i>Bombus bohemicus</i> (Seidl, 1837)	2 ♀ (2)						2 ♀ (2)
18	<i>Bombus argillaceus</i> Smith, 1854					1 ♀ (1)		1 ♀ (1)
19	<i>Bombus haematurus</i> Kriechbaumer, 1870				1 ♀ (1)			1 ♀ (1)
20	<i>Bombus hortorum</i>				5 ♀ (5)	1 ♀ (1)	2 ♀ (2)	8 ♀ (8)
21	(Linnaeus, 1761)		1 ♀					1 ♀
22	<i>Bombus pascuorum</i> (Scopoli, 1763)		1 ♀	1 ♀	2 ♀ (1)		1 ♀ (1)	5 ♀ (2)
23	<i>Bombus terrestris</i>						1 ♀ (1)	1 ♀ (1)
24	(Linnaeus, 1758)				1 ♀ (1)			1 ♀ (1)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
25	* <i>Melecta luctuosa</i> (Scopoli, 1770)		1 ♀			1 ♀	1 ♀	3 ♀
26	<i>Xylocopa valga</i> Gerstäcker, 1872				1 ♀ (1)			1 ♀ (1)
27	* <i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758		10 ♀	3 ♀	1 ♀		1 ♀	15 ♀
Всего, зкз.		7 (4)	59 (9)	31 (2)	26 (13)	32 (14)	30 (16)	184 (58)
Всего видов		4	11	6	9	9	13	

Примечание к таблице. В скобках указано число особей с поллинариями. Виды, отмеченные звездочкой, были отловлены с поллинариями орхидей вне времени и пунктов исследований автора.

По результатам совмещения моделей цветков с моделями пчел, для каждого из видов орхидей выявлено дополнительно от 2 до 8 видов потенциальных опылителей.

Каждый из изученных видов орхидей использует несколько видов опылителей, при этом почти каждый из видов опылителей отмечен на нескольких видах орхидей (рис. 7). Эти данные свидетельствуют о высокой степени напряженности конкурентных отношений между орхидеями в межвидовой борьбе за опылителей.

Среди пчел-опылителей преобладают неспециализированные в отношении трофических связей полилекты (12 видов), а также слабо специализированные олиголекты (6 видов), и только один вид (*Andrena lathyri*) является узко специализированным опылителем растений из рода *Lathyrus*. Данный вид пчел впервые регистрируется нами как опылитель орхидей.

Большинство выявленных в Крыму опылителей орхидей были известны как опылители орхидных в других регионах. Например, *Andrena flavipes* (один из самых распространенных видов андрен, широкий политроф) отмечена в Европе как опылитель 11 видов орхидей из рода *Ophrys* и одного вида из рода *Cypripedium* и только одного вида орхидей – в Крыму (*Orchis purpurea* Huds.). Пчела медоносная (*Apis mellifera*) зарегистрирована как опылитель более 20 видов орхидей из разных родов в Европе, и только 4-х видов – в Крыму. Шмель *Bombus hortorum* отмечен как опылитель десяти видов орхидей в Европе, и пяти видов – в Крыму.

Пчела *Eucera nigrescens* также известна как опылитель европейских орхидей из рода *Ophrys* (восемь видов) и четырех видов из других родов, (в том числе *O. provincialis*). Кроме *O. provincialis* пчелы *E. nigrescens* в Крыму опыляют еще три вида орхидей. В целом, в литературе ранее приводилось лишь три вида пчел семейства Apidae, известных как опылители *O. provincialis*: *Eucera hungarica* Friese 1896, *Eucera nigrescens* и *Bombus humilis* Illiger, 1806. Пчелы-андрены приводятся нами как опылители этого вида впервые.

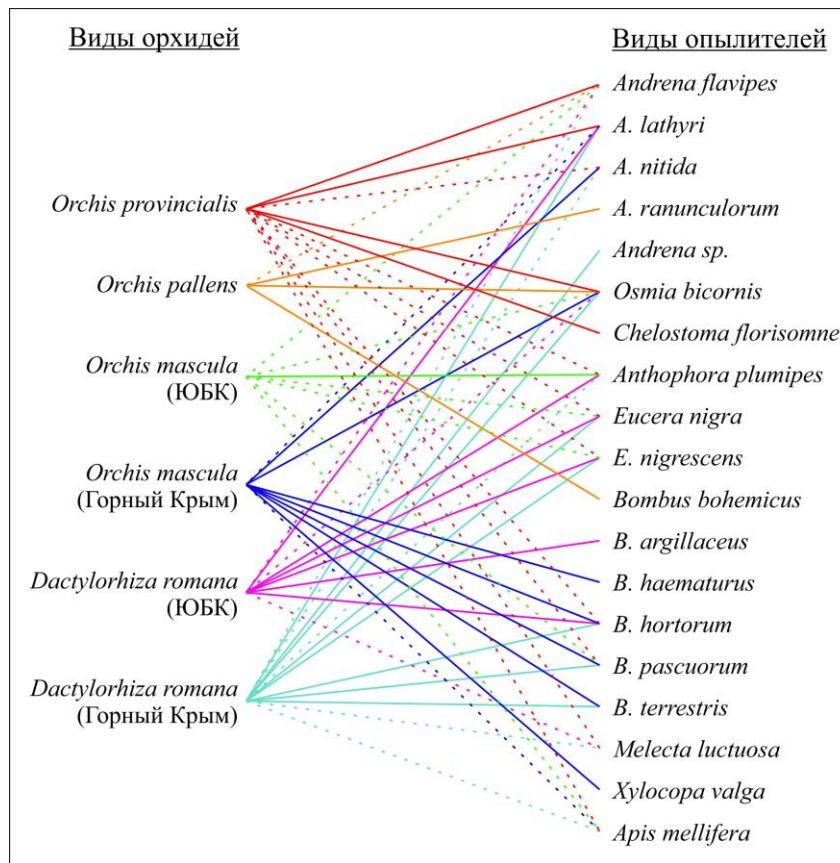


Рис. 7. Характер взаимных связей ранневесенних видов меллитофильных орхидей с пчелами-опылителями в Крыму

Сплошная линия указывает на принадлежность опылителя к группе фактических опылителей, пунктирная – к группе потенциальных.

Для орхидеи *O. pallens* ранее в качестве опылителей фиксировались лишь шмели семи видов. Выявленные нами в качестве опылителей *Andrena ranunculorum*, *Bombus bohemicus* и *Osmia bicornis* впервые отмечаются как опылители этого вида орхидей.

Опылители орхидеи *O. mascula* в Крыму до наших исследований не изучались, хотя в Европе эта орхидея – один из наиболее изученных в отношении опылителей вид. На ее цветках в Европе отловлено 30 видов пчел. Тем не менее, нами впервые для данного вида выявлены 4 вида пчел-опылителей: *Andrena nitida*, *Anthophora plumipes*, *Bombus haematurus* и *Xylocopa valga*.

Для орхидеи *D. romana*, произрастающей в Крыму приводится 6 видов опылителей. В Европе эту орхидею опыляют 5 видов опылителей. Нами впервые выявлены следующие четыре вида опылителей этого вида орхидей: *Andrena lathyri*, *Osmia bicornis*, *Eucera nigra* и *E. nigrescens*.

В целом, по результатам наших исследований каждый из 19 видов пчел-опылителей отмечен нами впервые как минимум для одного из видов орхидей Крыма, 4 из этих видов пчел-опылителей отмечены впервые для изученных видов орхидей для всей территории ареалов их обитания.

Сравнение комплементарных параметров ротового аппарата пчел и цветков орхидей позволили выявить ряд видов пчел – потенциальных опылителей орхидей соответствующих видов и исключить виды не способные извлекать поллинии из цветков. По данным рисунка 8 и самцы, и самки *Anthophora plumipes* не могут принимать участие в опылении *O. provincialis*, как и наиболее крупные из шмелей – *Bombus argillaceus* и *B. terrestris* из-за большой ширины головы. Не попадает в группу возможных опылителей медоносная пчела (*Apis mellifera*) из-за превышения величины сразу двух параметров.

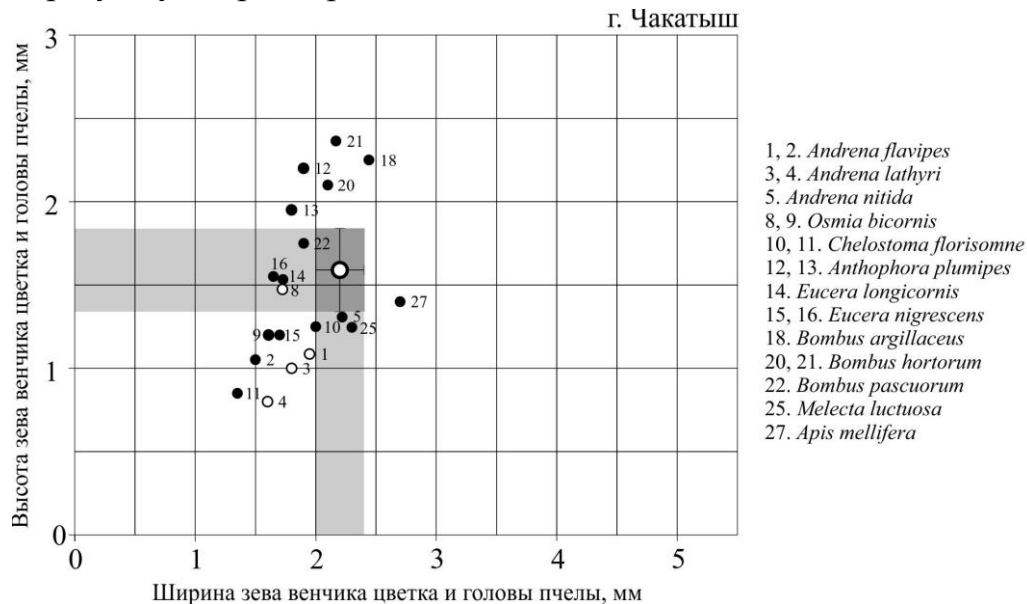


Рис. 8. Соответствие параметров цветка *Orchis provincialis* и головы пчел

○ – параметры цветка, серым цветом выделена область значений, лежащих в пределах стандартного отклонения; ○ – виды, особи которых отловлены с поллиниями; ● – виды, особи которых отловлены без поллиналиев. Нумерация видов пчел соответствует таблице 3.

По совокупности полученных таким путем данных в качестве фактических опылителей орхидеи *O. provincialis* (на основании фактов выноса поллиналиев из цветков) в изученном локалитете зарегистрированы 4 вида пчел: *Andrena flavipes*, *Andrena lathyri*, *Osmia bicornis* и *Chelostoma florissomne* и потенциальными опылителями (на основании морфометрических данных) – еще 8 видов пчел: *Andrena nitida*, *Andrena ranunculorum*, *Andrena sp.*, *Apis mellifera*, *Eucera nigra*, *Eucera nigrescens*, *Bombus pascuorum* и *Melecta luctuosa*.

Аналогичным образом были установлены фактические и потенциальные опылители остальных трех изученных видов орхидей.

Характер взаимоотношений с опылителями и эффективность опыления. На протяжении трех сезонов цветения орхидеи *D. romana* нами отмечен относительно высокий для безнектарного вида орхидей уровень опыления цветков – от 21 % до 37 %. На рисунке 9 представлены данные по соотношению цветков

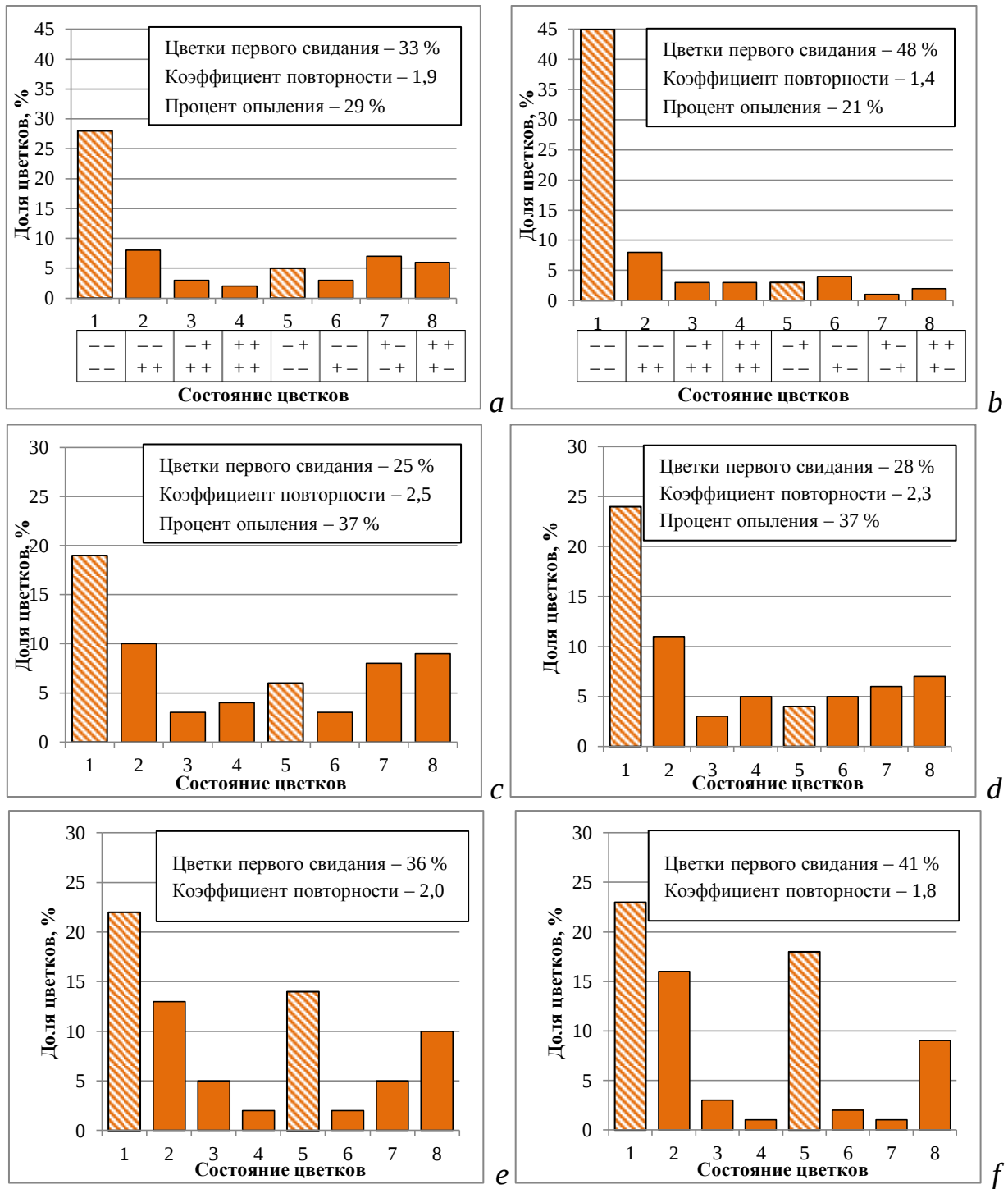


Рис. 9. Соотношение цветков разного состояния и основные показатели деятельности опылителей орхидеи *Dactylorhiza romana* в разные сезоны

Примечание: а, с, е – г. Кастель; б, д, ф – Осиновая балка. а и б – 2013 год; с и д – 2014 год; е и ф – 2015 год; – цветки первого свидания; – опыленные цветки; Значки (+ или -) означают наличие (+) или отсутствие (-) в цветке одного или двух поллинариев, а также наличие или присутствие массул с пылью на долях пестика.

разного состояния, отражающие характер взаимоотношений опылителей и орхидей в период массового цветения *D. romana*, и представлены основные показатели деятельности опылителей. Из данных рисунка видно, что характер

взаимоотношений опылителей и орхидеи *D. romana* существенно отличался по сезонам, но носит сходный характер при сравнении по пунктам. Более того, соотношение цветков разного состояния в 2013 году имеет такой же вид, как соотношение цветков, выявленное нами в этот же год для орхидеи *O. mascula*. Определенное сходство отмечается при сравнении соотношения цветков разного состояния этих орхидей и в другие сезоны.

Сходство между пунктами по отдельным сезонам не носит абсолютного характера. Самые большие отличия отмечены по плотности пчел-опылителей (от 25 до 48% цветков первого свидания), меньшие – по проценту опыления (от 21 до 37 %), и самые малые – по повторности посещения цветков (от 1,4 до 2,5).

Таким же образом были проанализированы характер взаимоотношений с опылителями и эффективность опыления для других изученных видов орхидей.

Система привлечения опылителей. Установлено, что каждый из изученных видов орхидей использует особый способ обмана опылителей. Орхидея *O. provincialis* использует сходство своих соцветий с соцветиями *Lathyrus aureus* – кормовым растением пчел-опылителей, а также привлекает самцов пчел *Andrena lathyri*, взяв на себя функцию маркера брачной территории. Орхидея *O. pallens* привлекает пчел, так же используя мимикрию – сходство с соцветиями *Corydalis cava* subsp. *marchalliana*. Орхидеи *O. mascula* и *D. romana* – имеют сходный (но не тождественный) механизм привлечения опылителей. Эти орхидеи используют несовершенную мимикрию, подражая одновременно нескольким видам модельных растений, но каждый из этих видов имеет свой набор модельных растений. Все изученные виды используют в качестве дополнительного способа привлечения опылителей – обман неопытных опылителей.

Разнообразие систем и способов привлечения опылителей, а также хорошее морфологическое соответствие контактирующих структур цветков орхидей и пчел-опылителей обеспечивает в целом относительно высокий для безнектарных видов орхидей уровень опыления. Самый низкий процент опыления (21 %) отмечен для *D. romana* в один из сезонов в Горном Крыму, а самый высокий (53 %) – для *O. pallens* так же в Горном Крыму. Установлена полная связь между уровнем опыления и уровнем плодообразования ($r=0,98$) для всех изученных видов орхидей.

Анализ зависимости уровня опыления от ряда антропоэкологических факторов показал, что наибольшее влияние на уровень опыления изученных видов орхидей на протяжении трех сезонов наблюдений оказывала повторность посещения цветков ($r=0,54$), меньшее влияние – общая продолжительность цветения ($r=0,28$) и слабая связь с уровнем опыления отмечена для численности (плотности) опылителей ($r=0,17$). Исходя из этого, можно заключить, что для поддержки популяций ранневесенних орхидных очень важно не просто обеспечить достаточную численность специализированных видов пчел-опылителей, охотно осуществляющих повторные посещения цветков орхидей.

Выводы

Выявлены антропоэкологические особенности четырех видов ранневесенних энтомофильных орхидей Крыма: *Orchis provincialis*, *Orchis pallens*, *Dactylorhiza romana* и *Orchis mascula*. Изучены их фенология и динамика цветения, пространственная структура цветущих особей, архитектура соцветий, комплементарность контактирующих между собой морфологических структур цветков и пчел-опылителей а также уровень опыления и плодообразования. Выявлены видовой состав опылителей и способы их привлечения на цветки орхидей, а также характер взаимоотношений орхидей изученных видов с опылителями на популяционном уровне.

1. Фенологические даты начала цветения ранневесенних энтомофильных орхидей Крыма совпадают или отличаются не более чем на 2–4 дня, при этом горно-лесные субпопуляции изученных видов начинают цветение при значительно меньших суммах активных температур, чем южнобережные: 245 °С в горах и 667 °С на южном берегу для *Orchis mascula*, 241 °С и 641 °С соответственно для *Dactylorhiza romana*, 230 °С для *Orchis pallens* в горах и 670 °С для *Orchis provincialis* на Южном берегу Крыма.

2. Пространственная структура цветущих особей *Orchis pallens* характеризуется относительно равномерным распределением особей в пределах ценопопуляции, полностью соответствующим нормальному распределению Гаусса. Распределение в пространстве цветущих особей остальных трех видов орхидей крайне неравномерно и соответствует распределению Макарура.

3. Выявлены, с помощью статистических моделей, существенные отличия изученных видов орхидей по ключевым морфометрическим параметрам соцветий и цветков на родовом, видовом и популяционном уровнях. Цветущие растения *Orchis mascula* и *Dactylorhiza romana* из южнобережных локалитетов превышают растения из горно-лесных по общей высоте, высоте соцветия и количеству цветков, но уступают им по плотности цветков в соцветии. Цветки растений из южнобережных локалитетов имеют более длинный и узкий шпорец.

4. В опылении ранневесенних видов орхидей принимают участие 19 видов пчел: 5 видов андренид (Andrenidae), 2 вида мегахилид (Megachilidae) и 12 видов апид (Apidae). Для каждого вида орхидей установлено от 3 до 8 неизвестных ранее видов пчел-опылителей, 4 вида пчел впервые отмечены как опылители орхидей. Среди пчел-опылителей преобладают неспециализированные в трофическом отношении полилекты (12 видов) и только один вид (*Andrena lathyri*) является узко специализированным опылителем растений из рода *Lathyrus*.

5. Все изученные виды орхидей безнектарны и привлекают опылителей обманным путем: *Orchis provincialis* использует сходство с нектарным видом *Lathyrus aureus*, а также привлекает самцов пчел *Andrena lathyri*, взяв на себя функцию маркера брачной территории; *Orchis pallens* мимикрирует с *Corydalis*

cava; *Orchis mascula* и *Dactylorhiza romana* используют менее совершенную мимирию, подражая одновременно нескольким видам модельных растений. Все изученные виды орхидей в качестве дополнительного способа используют обман неопытных опылителей, чему способствуют ранневесенние сроки их цветения.

6. Разнообразие способов привлечения опылителей и морфологическое соответствие контактирующих структур цветков и пчел-опылителей обеспечивают относительно высокий для безнектарных видов орхидей уровень опыления (от 21 до 53 %). В целом уровень опыления южнобережных субпопуляций *Orchis mascula* и *Dactylorhiza romana* оказался выше, чем горно-лесных.

7. Наибольшее влияние на уровень опыления орхидей изученных видов оказывает плотность и активность опылителей, а также степень их морфологического соответствия цветкам. Охрану специализированных видов пчел – опылителей ранневесенних энтомофильных видов орхидей следует отнести к наиболее актуальным мерам поддержки и сохранения их популяций в Крыму.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Иванов, С. П. Некоторые малоизвестные антэкологические особенности безнектарных видов орхидей (Orchidaceae Juss.), имеющие значение для привлечения агентов опыления / С. П. Иванов, А. Д. Сволынский, Э. А. Мензатова // Перспективы развития науки и образования: сб. научн. трудов по мат. международной научно-практической конференцию. 2013 г.: в 8 частях. Часть 1; М-во обр. и науки РФ. Тамбов: Изд-во ТРОО «Бизнес-Наука-Общество», – 2013. – С. 69–70.
2. Сволынский, А. Д. Рекомендации о создании ботанического заказника «Мендер-Крутой» в рамках реализации концепции устойчивого развития / А. Д. Сволынский, Е. Н. Кучер // В. И. Вернадский и глобальные проблемы современной цивилизации: матер. междунар. конф. – Симферополь, 2013. – С. 132.
3. Иванов, С. П. Насекомые – опылители орхидей (Orchidaceae) в Крыму и оценка их эффективности как опылителей / С. П. Иванов, А. В. Фатерыга, А. Д. Сволынский // VIII з'їзд ГО «Українське ентомологічне товариство»: 26–30 серпня 2013 р.: тез. доп. – Київ, 2013. – С. 58–59.
4. Сволынский, А. Д. Эколого-биологические особенности развития *Gymnadenia conopsea* и *Steveniella satyrioides* (Orchidaceae) в Крыму / А. Д. Сволынский, В. Г. Кобечинская, С. П. Иванов // XII Международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов – 2013»: матер. науч. конф. – Севастополь, 2013. – С. 248.
5. Сволынский, А. Д. *Ophrys taurica* (Agg) Nevski antecology studing in Crimea / А. Д. Сволынский, Е. Н. Кучер // Актуальные проблемы ботаники и экологии: междунар. конф. мол. уч. – Щелкино, 2013. – С. 198–199.

6. Сволынский, А. Д. Особенности антэкологии ятрышника прованского (*Orchis provincialis*, Orchidaceae) в Крыму: фенология, пространственное распределение, морфометрия цветков и соцветий / А. Д. Сволынский, С. П. Иванов, А. В. Фатерыга // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014. – Вып. 10. – С. 68–76.
7. Сволынский, А. Д. Особенности антэкологии ятрышника прованского (*Orchis provincialis*, Orchidaceae) в Крыму: опылители, система их привлечения, уровень опыления / А. Д. Сволынский, С. П. Иванов, А. В. Фатерыга // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014. – Вып. 11. – С. 260–273.
8. Сволынский, А. Д. Особенности экологии опыления ятрышника прованского (*Orchis provincialis*, Orchidaceae) в Крыму / А. Д. Сволынский, С. П. Иванов // Евразийский Союз Ученых (ЕСУ). Ежемесячный научный журнал. – 2014. – № 9, часть 3. – С. 100–103.
9. Сволынский, А. Д. Антэкологические особенности орхидеи ятрышника прованского (*Orchis provincialis* Bald.), произрастающего вблизи поселка Голубой залив / А. Д. Сволынский, С. П. Иванов // Международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов – 2014»: матер. науч. конф. – Севастополь, 2014. – С. 259–260.
10. Иванов, С. П. Роль перепончатокрылых в опылении орхидных Крыма / С. П. Иванов, А. В. Фатерыга, А. Д. Сволынский // Евразийский симпозиум по перепончатокрылым насекомым (III симпозиум стран СНГ). Нижний Новгород, 6–12 сентября 2015 г.: тез. докл. – Изд-во Нижегородского госуниверситета, 2015. – С. 69–70.
11. Иванов, С. П. Особенности фенологии цветения ранневесенних меллитофильных орхидей (Orchidaceae) в Крыму / С. П. Иванов, А. Д. Сволынский // Экосистемы. – 2015. – Вып. 1 (31). – С. 85–96.
12. Пат. на полезную модель 154167 Российской Федерации МПК A01G 7/00. Устройство для выявления пространственной структуры соцветий цветковых растений / Иванов С. П., Сволынский А. Д.; патентообладатель ФГАОУ ВО «Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского». – № 015113582; заявл. 13.04.15; опубл. 20.08.15, Бюл. № 23.
13. Пат. на полезную модель 157573 Российской Федерации МПК A01N 3/00, G09B 23/38. Устройство для хранения ботанического материала / Иванов С. П., Сволынский А. Д., Сволынская Л. А.; патентообладатель ФГАОУ ВО «Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского». – № 2015114245/10; заявл. 16.04.2015; опубл. 10.12.15, Бюл. № 34.