

Министерство образования и науки Российской Федерации
ФГАОУ ВО «Крымский федеральный университет имени В.И. Вернадского»
Таврическая академия

На правах рукописи

Сволынский Алексей Дмитриевич

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

03.02.08 – экология

Диссертация на соискание ученой степени кандидата
биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук,
профессор Иванов С.П.

Симферополь – 2016

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
РАЗДЕЛ 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРНЫХ ДАННЫХ.....	8
1.1. Классификация семейства Орхидные	8
1.2. Фенология цветения	9
1.3. Пространственная структура цветущих особей, филлотаксис соцветий ..	12
1.4. Опыление орхидей	16
1.5. Охрана орхидей Крыма, степень изученности их опылителей	25
РАЗДЕЛ 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ	27
РАЗДЕЛ 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	40
3.1. Особенности анэкологии <i>Orchis provincialis</i>	40
3.2. Особенности анэкологии <i>Orchis pallens</i>	62
3.3. Особенности анэкологии <i>Dactylorhiza romana</i>	74
3.4. Особенности анэкологии <i>Orchis mascula</i>	92
РАЗДЕЛ 4. ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ	113
ВЫВОДЫ	131
Список использованной литературы.....	133
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	158
ПРИЛОЖЕНИЕ А. РАННЕВЕСЕННИЕ ЭНТОМОФИЛЬНЫЕ ОРХИДЕИ КРЫМА	159
ПРИЛОЖЕНИЕ Б. ОПЫЛИТЕЛИ РАННЕВЕСЕННИХ ОРХИДЕЙ	165
ПРИЛОЖЕНИЕ В.	167
Приложение В.1. Список видов растений, цветущих одновременно с исследуемыми видами.....	167
Приложение В.2. Модельные и кормовые растения ранневесенних орхидей Крыма.....	168

ВВЕДЕНИЕ

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 антропоэкологии 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 антропоэкологических 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 florissomne* (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 перекрытием 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: Научной конференции «Ломоносовские чтения» и 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.

РАЗДЕЛ 1

ОБЗОР ЛИТЕРАТУРНЫХ ДАННЫХ

1.1. Классификация семейства Орхидные

Семейство Орхидные насчитывает от 25 000 (Dressler, 2005) до 30 000 видов (Вахрамеева, 1991). Расхождение мнений о количестве видов орхидных связано с тем, что после детальных исследований некоторые виды переводят в подвиды или гибриды.

В предыдущие десятилетия, морфология колонки, а также характер расположения пыльника и рыльце пестика лежали в основе описания новых родов и видов орхидей (Черевченко, Кушнир, 2000). На современном этапе развития науки, классификация включает молекулярный (ДНК) анализ (Chase et al., 2003; Wateman et al., 2009; Ефимов, 2011; и др.). В настоящее время описание новых таксонов орхидей должно включать как морфологические, так и генетические исследования.

Классификацию орхидей, которую используют на сегодняшний день, разработал американский ученый Дресслер в 1981 (Dressler, 1981) году и описал её в своей книге «The Orchids: Natural History and Classification». Он делит семейство *Orchidaceae* Juss. на 6 подсемейств: *Apostasioideae*, *Cypripedioideae*, *Orchidoideae*, *Spiranthoideae*, *Epidendroideae* и *Vandoideae*. Но ученые из Великобритании пересмотрели существующую классификацию в 2003 году (Chase et al., 2003), с частичным изменением Придженом (Pridgeon et al. 2005, 2009, 2014), а затем в 2015 году (Chase et al., 2015) уточнили список 736 родов признанных в настоящее время (The Plant List, 2015).

Подсемейство *Orchidoideae* включает 7 триб: *Orchideae*, *Codonorchideae*, *Diurideae*, *Cranichideae*, *Cypripedioideae*, *Vanilloideae*, *Apostasioideae*. В этом подсемействе, по данным сайта Germplasm Resources Information Network, насчитывается более 200 родов.

Систематическое положение

Царство: *Plantae* Haeckel (1866) – Растения

Отдел: *Magnoliophyta* Cronq., Takht. & W. Zimm.(1966) –
Покрытосеменные

Класс: *Liliopsida* Batsch (1802) – Однодольные

Порядок: *Asparagales* Bromhead (1838) – Спаржецветные

Семейство: *Orchidaceae* Juss. (1789) – Орхидные

1.2. Фенология цветения

Процесс цветения у орхидных характеризуется в основном теми же антропоэкологическими показателями, которые приняты для характеристики цветения большинства цветковых растений. К ним относятся средние даты начала и конца цветения, темп распускания и увядания цветков, продолжительность цветения одного цветка и др. В своем большинстве аналогичны и факторы, влияющие на эти показатели – условия климата, различные факторы погодных условий, из которых наибольшее влияние оказывает температура. В частности, в ходе исследований ряда авторов (Molnár et al., 2012; Zhang et al., 2014, и др.) было показано, что для ранневесенних видов орхидей в качестве ключевого фактора, запускающего процесс цветения, выступает среднемесячная температура в марте, апреле и мае. Температурный фактор является ключевым и для активации насекомых – опылителей орхидей (Robbirt, 2012). Это указывает на необходимость детального изучения последствий влияния климатических факторов на процесс цветения, с учетом их одновременного влияния на фенологию их опылителей. Изучение процесса цветения и опыления орхидей имеют особо важное значение для безнектарных орхидей, которые привлекают опылителей обманным путем.

Сильная зависимость уровня плодоношения безнектарных орхидей от наличия и плотности специфических опылителей (Иванов и др., 2008; Иванов и др., 2011) придает особое значение таким малозначимым для

нектарных видов показателям, как четкая сопряженность сроков цветения орхидей и сроков лета их опылителей, совпадение не только общих сроков, но и пиков цветения с пиком лета опылителей (Thomson, 1980; Askerman, 1983; Parra-Tabla, Vargas, 2004, и др.).

При этом существенное значение имеет способ привлечения опылителей. Как показали специальные исследования, для ряда видов обманывающих орхидей наиболее успешно процесс опыления идет в первой половине периода цветения, что говорит о том, что опылители через некоторый период времени обучаются избегать орхидею в пользу своих кормовых растений (Heinrich, 1975 а; Хомутовский, 2010; Иванов, Сволынский, 2015). Именно поэтому ранние сроки цветения – обязательное условие успешного опыления орхидей, использующих в качестве опылителей неопытных пчел. Как показали исследования Аккермана (Askerman, 1981), ранней весной каждая партия вновь появившихся пчел дает резкое увеличение числа опыленных цветков на популяции, произрастающей на этой территории орхидеи. Ранние сроки цветения являются условием хорошего опыления видов орхидей, опыляемых рано выходящими из зимовки матками общественных ос (Иванов и др., 2008; Fateryga et al., 2013).

Орхидеи, использующие подражание нектарным видам растений, должны синхронизировать свое цветение одновременно и с опылителями, и с модельными видами растений, несколько сдвигая сроки начала своего цветения на более поздние по отношению к срокам цветения модельных видов (Иванов и др., 2004). Этот интервал времени необходим для закрепления опыта посещения нектарных цветков модели.

Наибольшее значение сроки цветения имеют для орхидей, привлекающих в качестве опылителей половых партнеров видов насекомых, участвующих в опылении. В этом случае важно, что бы цветение орхидеи совпало с коротким периодом лета самцов до массового появления их самок (Coleman, 1927).

Для орхидей определенное значение имеет не только динамика цветения вида в целом, но и динамика цветения отдельных соцветий. Обычно не все

цветки одного растения распускаются одновременно. Продленный период цветения с несколькими открытыми цветками, так называемым дисплеем соцветия, в любой данный момент может способствовать перекрестному опылению (Heinrich, 1975 a, 1979;). Наличие нескольких долгоживущих, одновременно распускающихся цветков на одном соцветии способствует длительности периода цветения отдельной особи орхидеи (Jones, Gray, 1974), что способствует успеху опыления (Rodriguez-Robles et al., 1992; Шибанова, 2006). При этом исследования Тремблейя (Tremblay et al., 2006) показали, что возраст цветка играет важную роль для успеха оплодотворения – чем старше цветок, тем выше вероятность образования плодов. Длительное долгожительство отдельных цветов и формирование большого числа цветков на соцветии – функции, которые, возможно, возникли как ответ на свойственную орхидеям низкую вероятность посещения цветков опылителями (Zimmerman, 1988; Srimuang et al., 2010).

Продолжительность цветения отдельного цветка у орхидей может меняться от одного дня до нескольких десятков дней (Sugiura et al., 2001; Delforge, 2006; Huda, Wilcock, 2012; Вахрамеева, 2014). Среднее время цветения одного цветка без удаления поллиниев длится значительно дольше, по сравнению со средним значением продолжительности цветения цветков с поллиниями (Zhang et al., 2014). Таким образом, интенсивность опыления орхидей непосредственно влияет на динамику их цветения.

Ряд исследований показали, что сроки цветения могут выступать в качестве фактора видообразования. В частности, установлено, что для четырех популяций орхидеи *Myrmecophila christina*, расположенной вдоль северного побережья полуострова Юкатан и привлекающей опылителей обманом, сроки цветения отличались, в результате чего складывались разные условия опыления, способствующие естественному отбору в направлении закрепления отличий в сроках цветения (Parra-Tabla, Vargas, 2004; Rafferty, Ives, 2012). Орхидея ятрышник обожжённый (*Neotinea ustulata*) недавно был разделен на два подвида, отличающихся по времени цветения при небольших отличиях в

морфологических характеристиках. Решающим аргументом в пользу такого разделения послужили генетические исследования, показавшие, что ранние и поздние локалитеты этой орхидеи значительно отличаются друг от друга на генетическом уровне (Haraštová-Sobotková et al., 2005). Особый интерес представляют данные о влиянии сроков цветения на репродуктивную изоляцию некоторых близкородственных видов *Ophrys* (Vöth, 1984), поскольку привлечение опылителей у орхидей этого рода осуществляется путем имитации полового партнера. В этих случаях совпадение сроков должно быть наиболее строгим из-за крайней ограниченности (иногда до одного вида) числа видов опылителей и непродолжительности их брачного периода.

1.3. Пространственная структура цветущих особей, филлотаксис соцветий

Как отмечалось во введении, приспособительное значение пространственного размещения орхидей, не часто попадает в сферу внимания исследователей анэкологии этих растений. Специальные исследования по этой теме нам не известны, при этом почти в каждой работе по опылению орхидей можно встретить общие замечания о значении для опыления тех или иных факторов. Конкретные сведения встречаются лишь в отдельных работах. В частности установлено, что перезимовавшие самки шмелей (именно они часто исполняют роль опылителей ранневесенних орхидей) очень быстро, после начала лета выбирают для фуражировки определенную группу кормовых растений, которую они затем посещают в течение нескольких дней (Askerman, 1983). В тоже время высокая плотность цветущих растений, как правило, приводит к снижению уровня плодоношения (Manning, 1956). Кажется достаточно очевидным, что такие хорошо известные особенности энтомофильных растений, как периодическое аспектированное цветение, характер их пространственного размещения по территории обитания, распределение цветков в пределах одного растения имеют самое прямое отношение к эффективности их опыления (Vandewoestijne et al., 2009). Для безнектарных

видов орхидей к условиям успешного опыления добавляются оптимальная удаленность цветущих орхидей от места цветения модельного растения и обязательность определенного соотношения численности собственных цветков и цветков модели (Heinrich, 1977; Little, 1983; Kjellsson et al., 1985). Таким образом, для успешного плодообразования орхидей необходимо благоприятное сочетание многих условий. Возможно, поэтому в природных популяциях безнектарных орхидей периодически отмечается крайне низкий уровень опыления (Dafni, Ivri, 1981; Kjellsson et al., 1985).

Влияние пространственного размещения цветущих особей на процесс опыления орхидей изучался в Крыму (Иванов, Холодов, 2003). Было показано, что наиболее оптимальным способом пространственного размещения безнектарных видов орхидей, является одиночное расположение цветущих особей. Более высокий уровень опыления таких растений поддерживается сочетанием большего числа положительных однонаправленных факторов.

Предпочтительное одиночное размещение цветущих особей безнектарных орхидей, как и их обычная редкость в фитоценозах, возможно, оправдывается их, по сути, паразитическим образом жизни. Безнектарные виды орхидей, произрастая в одном местообитании с вознаграждающими видами энтомофильных растений, образуют между собой и с ними своеобразный паразитоценоз, специфичность которого состоит в том, что орхидеи входят в него как паразиты особого типа – паразиты на функции опыления. Это особый тип паразитизма был назван функциональным паразитизмом (Иванов, 2002). Безнектарные орхидеи опыляются, используя (без соответствующей компенсации в виде пыльцы и нектара) энергетические ресурсы опылителей, которые входят в симбиотический комплекс с вознаграждающими их видами модельных энтомофильных растений. Функциональный паразитизм орхидей заслуживает самого пристального изучения, как один из наиболее тонких и сложных механизмов поддержания экологического равновесия в природных сообществах.

Размеры соцветий и цветков имеют самое непосредственное отношение к процессу опыления. В этом плане, очевидно, что большие соцветия заметны с большего расстояния, чем малые, так же как и большие цветки, по сравнению с небольшими, если они не собраны в соцветия. Кроме того, многоцветковые растения не только привлекают больше опылителей, но и производят больше плодов и таким образом имеют более высокий женский репродуктивный успех (Willson, Price, 1977; Bell, 1985, и др.). Эти, на первый взгляд, очевидные положения были, тем не менее, подтверждены в ходе специальных исследований для орхидей (Montalvo, Ackerman, 1987).

Нельзя не отметить, что увеличение размеров соцветия имеет и свои ограничения, поскольку этот процесс вступает в противоречие с необходимостью избегания гейтоногамии у самосовместимых видов, поскольку небольшие соцветия служат препятствием для нее, а большие – способствуют (Wyatt, 1982; Sletvold et al., 2010). Предупреждением упрощенного подхода в оценке влияния размеров соцветий служат результаты исследований, в которых показано, что число цветков в соцветиях отражает чаще возраст особей, а не их генетические особенности (Hutchings, 1987).

Более детальные исследования связи размеров соцветия с эффективностью опыления, показали важность учета всех условий периода опыления. Так было показано, что в условиях низкой плотности опылителей и, соответственно, низкого уровня опыления, вероятность опыления хотя бы одного цветка на соцветии ятрышника пурпурного (*Orchis purpurea*) оказалась равной, как для больших, так и для небольших соцветий (Jacquemynl, Brys, 2010). Количество оплодотворенных цветков в больших соцветиях было больше чем в малых, но в процентном отношении уровень опыления оказался таким же. Более того, в этих условиях на уровень опыления не повлияла и плотность соцветий в пределах групп цветущих особей, а количество образовавшихся завязей не оказало влияние на состояние растений в следующем сезоне. В этих же исследованиях показаны существенные отличия антэкологических параметров популяции *Orchis purpurea* по сезонам, что

указывает на необходимость многолетних исследований факторов, влияющих на опыление.

Не вызывает удивления и выявленный факт существенного значения для успешного опыления размеров отдельных цветков. В частности, для видов орхидей, имитирующих полового партнера, хотя в данном случае оказался важен не столько размер, как таковой, как совпадение размера цветка с размерами самки модельного вида насекомого (Vöth, 1984).

Предметом изучения в области выявления роли различных факторов на опыление является не только размеры цветков, но и их взаимное расположение (Gann, Carlquist, 1985; Sletvold, Ågren, 2011). В частности многими исследователями установлен факт большего уровня опыления нижних цветков в соцветии, по сравнению с верхними (Sonkoly et al., 2015).

Важность исследований в области влияния линейных и объемных параметров цветков и их положения в пределах соцветия продиктовали необходимость тщательной разработки методики выявления этих параметров. Размеры цветков закономерно и с разной вариативностью изменяются в зависимости от положения на соцветии, его относительных размеров и сроков цветения (Bateman, Rudall, 2006). Эти исследования показали существенное влияние эпигенеза на морфологию цветка и важность строгого соблюдения методики сбора материала, а также учета всей совокупности экологических условий при интерпретации полученных морфометрических показателей.

Обобщение результатов исследований по выявлению размерных параметров соцветий и цветков, а также архитектуры цветущих растений, было проведено Д. Бартелемеем и Ю. Караглио (Barthelemy, Caraglio, 2007). В них продемонстрирована важность точных морфометрических оценок и применение адекватных, количественных методов анализа. Обращено внимание на то, что в последнее время количество исследований в этой области значительно увеличилось, как и понимание значения морфологии и онтогенеза растений в изучении вопросов анэкологии. Получены результаты свидетельствующие, что архитектура соцветий определяется эндогенными

процессами роста и комплексом экзогенных ограничений, оказываемого окружающей средой. Исходя из этого, целью архитектурного анализа цветущих растений в антэкологическом отношении, проводимого с помощью наблюдений, измерений, а иногда и экспериментов, является изучить и понять эти эндогенные процессы и отделить их от проявлений пластичности под воздействием внешних факторов. Архитектурный анализ по существу является подробным, многоуровневым, всеобъемлющим и динамичным исследованием. В самом общем виде архитектура цветущих соцветий, по мнению Л. Гардера и П. Прусинкевича (Harder, Prusinkiewicz, 2013), содержит три взаимосвязанных компонента: топологию (ветвление, число цветков); геометрию (стереометрия) – (филлотаксис, длина междоузлий и цветоножек, трехмерное расположение цветков) и фенологию (сроки и динамика цветения, включая дихогамия).

1.4. Опыление орхидей

Опыление орхидей является научной областью, изучению которой посвящено множество работ, и интерес к которой одним из первых проявил Чарльз Дарвин. Он описал механизм опыления многих европейских и тропических орхидей в 1862 году в работе «The various contrivances by which British and foreign orchids are fertilized by insects», где изложил направления эволюции в системе опыления орхидей (Дарвин, 1928). Это положило начало активному изучению механизмов опыления и систем привлечения опылителей среди ученых многих стран мира.

Основная часть работ в экологии опыления орхидей отведена роли, видовому составу опылителей и их морфологическому соответствию цветку (Pijl, Dodson, 1966; Judd, 1971; Nilsson, 1978, 1980, 1981, 1983, 1984; Dressler, 1981; Beardsell, Bernhardt, 1982; Назаров, Иванов, 1990; Назаров, 1991; Назаров, Ефетов, 1993; Лагутова, Назаров, 1993; Bernhardt, 1995; Лагутова и др., 1996; Nazarov, 1995; Иванов, Холодов, 1999, 2001, 2003; Иванов, 2002 а; Иванов, Сволынский, 2003; Иванов та ін., 2004; Barile et al., 2006; Jacquemyn et al., 2009;

Gaskett, 2011; Pansarin, Pansarin, 2014; Phillips et al., 2015 b; Иванов и др., 2015), эволюции и адаптивной радиации приспособлений орхидей к опылению насекомыми (Pijl, Dodson, 1966; Ackerman, Zimmerman, 1984; Bernhardt, Burns-Balogh, 1986; Burns-Balogh et al., 1987; Burns-Balogh, Bernhardt, 1988; Dafni, Bernhardt, 1990; Аверьянов, 1991; Bartareau, 1993; Neiland, Wilcock, 1995; Bateman et al., 2003; Tremblay et al., 2005; Jersáková et al., 2006; Devaux et al., 2014; Ayasse, Dötterl, 2014; Phillips et al., 2015 b), изучению аттрактантов химической природы (Ågren et al., 1984; Ågren, Borg-Karlson, 1984; Kullenberg et al., 1984 a, 1984 b; Tkalčů, 1984; Warncke, Kullenberg, 1984; Whitehead, Steiner, 1991; Мoya, Ackerman, 1993; Tan, Nishida, 2000; Gerlach, Schill, 2014; Bohman et al., 2014) и механизмов опыления орхидей с обманной аттракцией (Vogel, 1975; Gumbert, Kunze, 2001; Иванов та ін., 2004; Peakall, 2007; Juillet et al., 2011; Gaskett, 2011, 2012; Sletvold et al., 2013; Иванов и др., 2013; Сволынский и др., 2014 a, 2014 b; Scopece et al., 2015).

Изучение механизмов опыления орхидей крайне актуально с нескольких точек зрения. В первую очередь необходимо учесть, что изучение различных способов взаимодействия между растениями и опылителями приводит к коадаптации (Osche, 1983; Suchan, Alvarez, 2015) и представляет интерес для теории эволюции (Anderson, Johnson, 2008). Во-вторых, такая особенность растений как узкая специализация, направленная на небольшой круг опылителей, приводит к их уязвимости к антропогенным воздействиям (Kingston-Smith, 2003; Schweiger et al., 2010; Weiner et al., 2014), это относится и к орхидным (Phillips et al., 2015 a), изучение видового состава опылителей и их эффективности позволяет разработать и использовать новые, более эффективные, меры по охране орхидей.

Для привлечения опылителя орхидеи в первую очередь используют широкий спектр визуальных и обонятельных сигналов, а в последующем используют различные формы вознаграждения, с целью поощрения повторного посещения соцветия (Heinrich, 1975 b), хотя некоторые виды предпочитают достигать цели путем обмана (Cozzolino, Widmer, 2005).

Опыление вознаграждающих видов орхидей. В виде вознаграждения растения предлагают нектар и пыльцу, кроме этого существуют другие формы вознаграждения, такие как съедобные масла, пищевые тела и летучие вещества (Simpson, Neff, 1981).

Для орхидей характерно предлагать опылителям вознаграждение в форме нектара. Выделение нектара требует значительных затрат энергии (Southwick, 1984). Наличие нектара с одной стороны приводит к высокому уровню опыления (Tremblay et al., 2005), с другой повышает гейтоногамию (перенос пыльцы среди цветов одного соцветия), что снижает ауткроссинг (Johnson, Nilsson, 1999; Jersáková et al., 2006).

В зависимости от расположения нектароносных тканей, цветки орхидей могут иметь различное строение (Вахрамеева, 2014). Виды дремликов (*Epipactis*) выделяют нектар, который скапливается в углублении на задней доле губы – гипохилии. Их цветки эффективно опыляются осами, хотя и приманивают многих насекомых. Дремлик чемерицевидный (*E. helleborine*) не привлекает пчел, его основные опылители – общественные осы подсемейства *Vespinae* (Дарвин, 1928; Judd, 1971). Другой вид, дремлик болотный (*E. palustris*) опыляется представителями разных отрядов насекомых (Дарвин, 1928; Judd, 1971; Brantjes, 1981), но осы рода *Eumenes* производят наиболее эффективное опыление (Nilsson, 1981). Нектар последнего вида вызывает наркотический эффект, за счет содержания веществ, образующихся благодаря находящимся в них микроорганизмам (Jacquemyn et al., 2013). Отравленные осы не могут улететь с соцветия орхидеи и начинают переползать с одного цветка на другой.

У видов рода *Gymnadenia*, *Platanthera*, *Habenaria* нектар недоступен для большинства насекомых, в связи с тем, что он сосредоточен в узком шпорце. Основная часть видов этих родов опыляется исключительно насекомыми, как правило, длиннохоботными бабочками (Дарвин, 1928; Nilsson, 1978; Nilsson, 1983). У видов родов *Platanthera* и *Gymnadenia*, помимо нектара, большое значение в привлечении насекомых имеет запах (Nilsson, 1978; Huber et al., 2005).

У видов рода *Listera*, *Hammarbia* и *Malaxis* нектарники располагаются практически на поверхности цветка открытого типа. Доступность и большое количество нектара привлекает широкий спектр опылителей на цветки этих орхидей. Такое большое разнообразие опылителей, не только таксономическое, но и морфологическое, приводит к тому, что большая часть их становится случайными опылителями (Nilsson, 1981; Назаров, 1991). Точное морфологическое соответствие насекомого цветку является главным условием успешного опыления у орхидных (Дарвин, 1928).

Род *Orchis* включает в себя около 71 вида орхидных, характерных для Центральной и Южной Европы, а также Малой Азии. Этот род можно расценивать, как связующее звено между нектарными и безнектарными видами. Среди нектароносных представителей этого рода, *Orchis coriophora* наиболее изучен в рамках экологии опыления. Кроме нектара для этого вида характерен сильный запах, что привлекает многочисленных опылителей. В посещении этой орхидеи зарегистрированы многие виды общественных и одиночных пчел, несколько видов ос и бабочки. К концу цветения на этой орхидее завязывается не менее 90 % цветков (Холодов, 2001).

Пыльца орхидей чаще всего собрана в поллинии, сидящие на ножке и имеющие прилипальца, такая структура называется поллинарием. Поллинарии предназначены для прочного прикрепления к голове опылителя и переноса на большие расстояния. Как пищевой фактор, пыльца не имеет существенного значения в опылении орхидных, так как не доступна опылителям для потребления. Зафиксирован только один случай сбора пыльцы мелкими пчелами на орхидее *Limodorum abortivum* (Burns-Balogh et al., 1987).

Среди большого числа видов орхидей родов *Polystachia*, *Maxillaria*, *Eria* губа цветка выделяет псевдопыльцу – мучнистый пыльцеподобный пищевой субстрат (Dressler, 1981; Davies et al., 2003, 2013). Ее используют в пищу насекомые, в том числе и пчелы. У некоторых видов *Maxillaria* на цветке отмечено выделение воска и смолы (Davies et al., 2013), зафиксировано, что эти вещества собирают пчелы, и используют их для постройки гнезд (Burns-Balogh et al., 1987). Также нестандартным вознаграждением пользуются

орхидеи из рода *Bulbophyllum* произрастающие в дождливых лесах Малайзии, обладающие одиночными цветками, выделяющие секрет со специфическим ароматом, привлекают самцов некоторых видов мух *Bactrocera* (Diptera). Компонент секрета имеет структуру, напоминающую половой аттрактант двукрылых. Муха-опылитель на цветке получает возможность питаться аттрактивным секретом. В организме самца он преобразуется и хранится в ректальной железе, используя для привлечения самок (Tan, Nishida, 2000).

Опыление не вознаграждающих орхидей. Многие виды орхидей не выделяют нектар. Но свое происхождение они ведут от нектаросодержащих видов орхидей, о чем свидетельствует наличие шпорца, указателей нектара, наличие нектара у родственных видов (Dafni, 1984).

По мнению Р. Дреслера (Dressler, 1981) кроме экономии ресурсов, не вознаграждающие виды имеют несколько дополнительных преимуществ по сравнению с вознаграждающими. К ним он относит более эффективные механизмы репродуктивной изоляции, большая привязанность опылителей и увеличение расстояния переноса пыльцы.

Если опылитель не обнаружит нектар в цветке орхидеи, скорее всего он, после проверки нескольких цветков, покинет его и перелетит на большое расстояние, в отличие от поведения в случае посещения нектаросодержащих орхидей. Это обеспечивает более качественное перекрестное опыление (Johnson, Nilsson, 1999).

Как показывают исследования, обманывающие орхидеи имеют существенно меньшее количество плодов, чем нектаросодержащие, но обманывающие виды обладают большим количеством семян в плодах, но не большим числом цветов по сравнению с нектарными орхидеями (Sonkoly et al., 2015).

Механизмы обмана орхидей включают общий пищевой обман, пищевую обманную цветковую мимикрию, имитацию места выведения потомства, имитацию убежища, псевдоантагонизм и сексуальный обман. (Goss, 1977; Фегри, Пэйл, 1982; Dafni, 1984; Ackerman, 1985; Jersáková et al., 2006).

Большинство видов из рода Ятрышник (*Orchis*) являются безнектарными орхидеями и используют пищевую обманную цветковую мимикрию. Уровень опыления таких видов находится в прямой зависимости от наличия модельных, или кормовых, растений вблизи или в самой популяции (Vöth, 1982; Nillson, 1983; Иванов, Холодов, 1999, 2001, 2002; Иванов и др., 2000; Gumbert, Kunze, 2001; Johnson et al., 2003; Internicola et al., 2007; Peter, Johnson, 2008). Такой механизм рассчитан на опытных опылителей, приуроченных к определенным растениям (Ackerman, Montalvo, 1983). Орхидея *Orchis pallens* мимикрирует с вознаграждающим видом *Corydalis cava* (Иванов и др., 2000), а представитель другого рода *Cephalanthera* Пыльцеголовник красный (*C. rubra*) с *Campanula taurica* (Nillson, 1983; Назаров, Иванов, 1990).

Уникальные механизмы привлечения опылителей описаны для *Anacamptis pyramidalis* Назаровым В. В. и Ефетовым К. А. (Назаров, Ефетов, 1993) в Крыму. Опыление данного вида осуществляют главным образом бабочкой пестрянкой подсемейства *Zygaeninae* (Lepidoptera: *Zygaenidae*). Орхидея имитирует модельное растение, вознаграждающее опылителей нектаром. Кроме того, установлено, что поллинаруии переносят самцы *Zygaena*, что связано со сходством окраски цветков анакамптиса с красными пятнами на теле самок бабочек. Предполагается, что оба этих механизма дополняются привлекательным для самцов запахом соцветий, образовавшимся в результате отдыха на них самок пестрянок. Различные механизмы ложнопищевого поведения не взаимоисключают друг друга, а часто, даже трудноразличимы в полевых условиях (Ackerman, 1985).

Среди обманных механизмов привлечения опылителей довольно часто встречается общий пищевой обман, который привлекает молодых, неопытных, пчел, как правило, самцов, или полилектных пчел, сменяющих растения (Pasteur, 1982; Juillet et al., 2011). Уровень опыления таких орхидей зависит от того как быстро опылители научатся их избегать. Этот процесс обучения, который влияет на репродуктивный успех обманных орхидей, может дополнительно зависеть от относительной синхронизации цветения модельного

или кормового растения (Internicola et al., 2008). В основе этого механизма лежит привлекательность ярких соцветий. Виды с таким способом опыления (*O. purpurea*, *O. militaris*) имеют яркие плотные многоцветковые соцветия, которые высоко поднимаются над травостоем (Назаров, Ефетов, 1993; Холодов и др., 2002) или растут на открытых участках. Орхидея *D. romana* сочетает в себе оба этих способа привлечения (Лагутова, Назаров, 1993; Лагутова и др., 1996). Для некоторых орхидей зафиксировано, что такой способ обмана привлекает, лишь больных насекомых, например шмелей, зараженных нематодами (Nilsson, 1980).

За счет яркости губы опылителей завлекают представители родов *Cypripedium* и *Coryanthes*. Эти орхидеи имеют цветки-ловушки, лишённые какого-либо вознаграждения. *Cypripedium calceolus* опыляется мелкими пчелами из рода *Andrena*. Губа у этой орхидеи мешкообразная, с завернутыми вверх краями. Пчела проникает через отверстие в этом «мешке», но выбраться может только через специальный проход, где она сначала коснется спинкой рыльца, а затем пыльника с рассыпчатой пылью (Дарвин, 1928; Гладкова, 1982). Цветки *Coryanthes* представляют ловушку, из которой мелкие пчелы не могут выбраться в результате намокания крыльев из-за содержащейся влаги в губе, а крупные – из-за ограниченности пространства для взлета (Dressler, 1981).

Очень интересен механизм сексуального обмана. Он характерен для орхидей, которые привлекают самцов пчел, имитируя самок с помощью зрительной, обонятельной и тактильной мимикрии (Gaskett, 2012; Jager, Peakall, 2015). На первом этапе этого процесса они приманивают самцов запахом – выделением химических биологически активных веществ (semiochemicals), которые имитируют женский половой феромон (Schiestl et al., 1999, 2003; Schiestl, Cozzolino, 2008; Bohman et al., 2014). Механизм, связанный с выделением веществ, которые привлекают опылителей на растения подходит для разреженных популяций, так как в отличие от самок, самцы менее

привязаны к территориям с кормовыми растениями и готовы лететь на значительные расстояния в поисках полового партнера.

У представителей средиземноморского рода *Ophrys* в основе системы опыления лежит способность цветков вызывать сексуальное поведение у самцов (псевдокопуляция) определенных видов ос и пчел на инстинктивном уровне. Это было установлено на основе проведения многочисленных наблюдений и экспериментов (Ågren et al., 1984; Ågren, Borg-Karlson, 1984; Kullenberg et al., 1984 a, 1984 b; Warncke, Kullenberg, 1984).

Ведущую роль в привлечении самцов на цветки офрисов играет запах, испускаемый губой. Привлечение опылителей достигается путем формирования сложных смесей алканов и алкенов, видовые особенности достигаются с помощью уникальных смесей алкенов (Schiestl et al., 1999; Mant et al., 2005; Stökl et al., 2007; Ayasse, Dötterl, 2014). Качественный анализ летучих веществ, входящих в состав аромата цветков и запаха самок опылителей, во многих случаях выявил сходные группы химических соединений. На значительном расстоянии от растений офриса самцы перепончатокрылых привлекаются за счет высоколетучих компонентов запаха. По мере приближения насекомых к цветкам в действие вступают визуальные стимулы, которые создаются определенными частями цветка, которые имитируют по окраске и форме отдельные части тела насекомого и помогают самцам отыскать источник запаха. Общая форма цветка напоминает тело самки, а пятна на губе имитируют крылья, опушенность вызывает осязательные стимулы и так далее.

Псевдокопуляция впервые была описана у тропических орхидей рода *Trichoceros*, имитирующих мух-тахинид (Diptera: Tachinidae) Америке (Dressler, 1981). Как оказалось позже, механизм псевдокопуляции широко распространен среди систем опыления орхидных. У австралийских видов орхидей использующие обманные механизмы опыления, это явление признается доминирующим (Beardsell, Bernhardt, 1982).

Безнектарные цветки некоторых *Epidendrum* привлекают бражников. Состав запаха их цветков включает 27 компонентов, большинство из которых относятся к группам терпенов или ароматических соединений. Один из компонентов известный аттрактант для бражников – бензилбензоат. Интересно, что количественный и качественный компонентный состав запаха подвержен сильной изменчивости, что является оптимальной стратегией для неознаграждающих видов (Moaya, Askerman, 1993).

Многие орхидные являются сапромиофильными (Pijl, Dodson, 1966; Vogel, 1978). Они приманивают трупных и навозных мух запахом и цветом разлагающегося субстрата. Орхидеи родов *Acianthus*, *Corybas* и *Pterostylis* адаптированы к опылению комарами-мицетофилидами. Они цветут в зимний период, когда появляются спорокарпы грибов. Цветки имеют морфологические и биохимические приспособления для использования инстинктов питания, спаривания и яйцекладки комаров (Beardsell, Bernhardt, 1982).

Способы привлечения опылителей у неотропических орхидей рода *Oncidium* варьируют в рамках мимикрии Бейтса, но самый удивительный способ, направленный на достижение опыления, это имитация насекомых и пауков, вызывающая агрессию у опылителей. Такое явление получило название «псевдоантагонизм». Самки пчел рода *Centris* часто питаются и собирают пыльцу на различных цветочных кластерах, которые самцы используют как фокусную точку своих территорий. Они защищают территорию от вторжения всех летающих насекомых, кроме самок своего вида. Когда ветер колеблет цветки на длинном черешке на соцветии *Oncidium*, то цветки похожи на летающих насекомых в достаточной степени, чтобы вызвать агрессию у самцов *Centris*. Последние атакуют цветок, и на лицевую часть его головы прикрепляются поллинии (Pijl, Dodson, 1966; Pupulin, 2005).

Одной из форм обмана является предоставление защиты и места для выведения потомства (Vöth, 1980; Urru et al., 2011). Так *Corybas diemenicus* является примером «имитации» места для выведения потомства. Данный вид опыляется комарами семейства *Mycetophilidae*. Часть цветка этой орхидеи

образует темное убежище, заполненное губчатой массой и имеющее влажную и липкую поверхность, напоминая плодовое тело базидиомицетов. Поллинии помещаются на грудь самок комаров, пытающихся отложить яйца в этом убежище (Jones, 1970). Цветки средиземноморских видов рода *Serapias* функционируют в качестве временных убежищ в неблагоприятные погодные условия и место для ночлега самцов пчел, что дает возможность предположить, что цветки этой орхидеи имитируют обычные спальные укрытия пчел (Vöth, 1980). *Ophrys helenae* является единственным представителем из своего рода, который привлекает опылителей имитируя убежище, а не использует сексуальный обман (Paulus, Gack, 1993; Vereecken et al., 2012).

1.5. Охрана орхидей Крыма, степень изученности их опылителей

Все 45 видов орхидей, произрастающие в Крыму, занесены в Красную книгу Республики Крым (КК Республики Крым, 2015), а 24 – в Красную книгу Российской Федерации (КК Российской Федерации, 2008). Многие виды орхидей включены в международные охранные списки (Шведчикова, 1990; Кучер и др., 1998; Голубев и др., 1999; Попкова, 2001; КК Республики Крым, 2015). Биоразнообразие орхидей сохраняется преимущественно благодаря наличию заповедных территорий (Лукс, 1974, 1976, 1978; Русина, 1984; Вахромеева, Денисова, 1988; Шатко, Миронова, 1998; Крайнюк, 1998; Корженевский, 1999; Попкова, 2001; Сволынский, Кучер, 2013 а). За состоянием популяций орхидей постоянно ведутся мониторинговые наблюдения (Миронова, Шатко, 1978; Дидух, 1980; Косых, Голубев, 1983; Косых, 1987; Вахрушева, 1986; Голубев, Русина, 1987; Vakhrusheva, 1999; Сволынский, Кучер, 2013 б; Сволынский, Иванов, 2014 с; Вахрушева и др., 2015). В Крыму произрастают многие виды и подвиды орхидных, не встречающиеся или встречающиеся очень редко на соседних территориях, например, *Epipactis krymmontana* Kreutz, Fateryga et Efimov, *Stenisiella satyrioides* (Spreng.) Schltr., *Ophrys mammosa* Desf. subsp. *taurica* (Aggeenko) Soó и много видов с высокой декоративностью, таких как *Comperia comperiana*.

Очевидно, что актуальность изучения экологии опыления орхидей в Крыму не нуждается в доказательствах. Хотя орхидеи в Крыму изучаются сравнительно давно (Агеенко, 1887; Ваньков, 1914), экологии опыления уделяется внимание лишь в последних работах. Обзор исследований по опылению орхидей Крыма сделан в работе С. Иванова и В. Холодова (Иванов, Холодов, 2002). К настоящему времени в Крыму известен видовой состав опылителей и способы их привлечения у орхидей: *Anacamptis pyramidalis* (Назаров, Ефетов, 1993); *Cephalanthera rubra* (Назаров, Иванов, 1990; Иванов, 1991; Корженевский и др., 2011); *Dactylorhiza romana* (Лагутова, 1993); ряд видов рода *Epipactis* (Фатерыга, Иванов, 2012); *Himantoglossum caprinum* (Иванов и др., 2011); *Gymnadenia conopsea* (Кобечинская и др. 2012); *Listera ovata* (Назаров, 1991); *Ophrys oestriifera* (Холодов, 2003); *Ophrys taurica* (Свольнский, Кучер, 2003); *Orchis coriophora* (Холодов, 2001); *Orchis pallens* (Иванов, Холодов, 2000); *Orchis picta* (Иванов, Холодов, 2001, 1999, 2002; Тягнирядно, Фатерыга, 2005); *Orchis purpurea* (Холодов и др., 2002) и *Stenisiella satyrioides* (Nazarov, 1995; Fateryga et al., 2013). Все виды орхидей Крыма заслуживают всестороннего изучения и тщательной охраны (Лукс, Крюкова, 1980; Дидух, 1983; Тимченко, 1992).

РАЗДЕЛ 2

МАТЕРИАЛ 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.

П/семейство: *Orchidoideae* – Орхидные

Триба: *Orchideae* – Орхидные

П/триба: *Orchidinae* – Орхидные

Род: *Orchis* L. – Ятрышник

Род: *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski – Пальчатокоренник

O. provincialis изучали в одном из мест его произрастания в западной части Южного берега Крыма (ЮБК) на южном склоне горы Чакатыш (N 44°25'21.XX"; E 33°59'13.XX"; 470 м над ур. м., окрестности пгт Голубой залив). Данный пункт расположен в ландшафтной зоне Редколесья южнобережья (Выработка приоритетов ..., 1999).

O. pallens изучали в балке Волдарь (N 44°50'23.XX"; E 34°21'51.XX"; 825 м над ур. м., отроги Долгоруковской яйлы вблизи села Чайковское). Данный пункт расположен в Горном Крыму в ландшафтной зоне Леса северного макросклона (Выработка приоритетов ..., 1999).

O. mascula изучали в двух пунктах его произрастания: первый – на южном склоне горы Чакатыш (N 44°42'29.XX"; E 33°98'75.XX"; 460 м над ур. м., окрестности пгт Голубой залив, ЮБК), второй – в урочище Карабель-Даг на западном склоне северного Демерджи (N 44°78'78.XX"; E 34°36'71.XX"; 795 м над ур. м., окрестности села Привольное, Горный Крым).

Dactylorhiza romana исследовали в двух пунктах произрастания орхидеи: первый – на горе Кагель (N 44°38'34.XX"; E 34°22'37.XX"; 305 м над ур. м., окрестности села Виноградное, ЮБК), второй – в Осиновой балке на западном склоне северного Демерджи (N 44°47'36.XX"; E 34°21'38.XX"; 710 м над ур. м., окрестности села Привольное, Горный Крым).

Локалитеты изученных видов орхидей располагались в пунктах, отличающихся по физико-географическим условиям. В целом, Крымский полуостров подразделяется на три природно-климатические области: Равнинный Крым с засушливым климатом; Горный Крым – с умеренно-теплым и влажным климатом и Южный берег Крыма (ЮБК) с умеренно-теплым климатом с сухим летом (Агроклиматический справочник ..., 1959; Важов, 1977; Драган, 2004). В целом, для равнинной части Крыма характерен мягкий степной климат, а в горной – горно-широколиственно-лесной. Южному берегу Крыма свойственен субсредиземноморский климат сухих лесов и кустарниковых зарослей. Средняя температура воздуха в июле по природным районам колеблется в пределах 22,3–23,4 °С в Степной равнинной области; 20,0–22,1 °С в Предгорье; 15,4–20,3 °С на Главной гряде; 24,0–24,3 °С на Южном берегу Крыма. В январе средняя температура по тем же районам, колеблется соответственно от –2,3 до +0,3; от –0,5 до +1,6; от –3,7 до +0,8 и от +4,0 до +1,8 °С.

Количество осадков за год в предгорных районах и на Южном берегу Крыма (кроме восточной части) составляет до 550–580 мм, а на Главной гряде гор – до 610–960 мм. Количество осадков в горах быстро возрастает с увеличением абсолютной высоты. С увеличением высоты на каждые 100 метров сумма осадков по сравнению с нижележащими исходными пунктами на северных и южных склонах западной части Крымских гор увеличивается на 8–17%, а в восточной части – на 2–9% (Важов, 1977; Ведр, 1999). Предгорный Крым по своим характеристикам как по температуре, так и по осадкам занимает промежуточное положение.

В Горном Крыму и облесенных территориях Предгорной зоны распространены бурые горно-лесные почвы (буроземы), для которых почвообразующими породами послужили продукты выветривания в виде элювия и делювия известняков, глинистых сланцев, песчаников, мергелей, конгломератов и магматических пород. В Крыму среди буроземов распространены бурые горно-лесные слабонасыщенные и слабонасыщенные оподзоленные, а также ряд их разновидностей, возникших в результате воздействия различных условий почвообразования (Бабков, 1966; Половицкий,

1987; Багрова, 2001). На Предгорной гряде и частично южном склоне Главной гряды после уничтожения лесов и распашки, в условиях изменившегося гидротермического режима начали формироваться бурые горные остепненные почвы. На южном берегу Крыма преобладают коричневые почвы. Они распространены в приморской части южного склона Главной гряды до высоты 300–550 м и в западной части предгорной лесостепи, которые сформировались под открытыми травянистыми лесами в условиях увлажнения, близких к недостаточному. Почвообразующие породы представлены элювием и делювием известняков, глинистых сланцев, конгломератов, магматических пород. В целом в Крыму наиболее распространены коричневые карбонатные, выщелоченные и бескарбонатные почвы (Половицкий, 1987).

Морфометрию соцветий проводили в полевых условиях, без изъятия растений из природы. Высоту и диаметр окружности соцветий измеряли у особей с полностью распустившимися цветками.

Морфометрию цветков проводили в лабораторных условиях с использованием мерной линейки бинокля МБС-10. В качестве размерных характеристик цветка были выбраны 8 показателей (рис. 2.1). Каждый из этих показателей имеет непосредственное отношение к оценке степени морфологического соответствия цветка и опылителя в момент их контакта: высота (а) и ширина (b) зева венчика; расстояние от прилипаец до входа в канал шпорца (d); высота входа в шпорец (h); высота (h_1) и ширина канала шпорца в месте максимального изгиба; ширина канала шпорца у дна и длина канала шпорца. Еще три параметра (h_2 , c, c_1 и c_2) были определены и использованы для оценки формы шпорца.

Список видов растений цветущих одновременно с изучаемыми видами, был составлен на основании их сбора, в период пика цветения орхидей, и определения в лабораторных условиях с помощью «Определителя высших растений Крыма» Н. И. Рубцова (1972). Современное принятое ботаническое название устанавливали с помощью интернет-ресурса www.theplantlist.org. Полный список растений, с указанием авторов описания видов, приведен в приложении В.1.

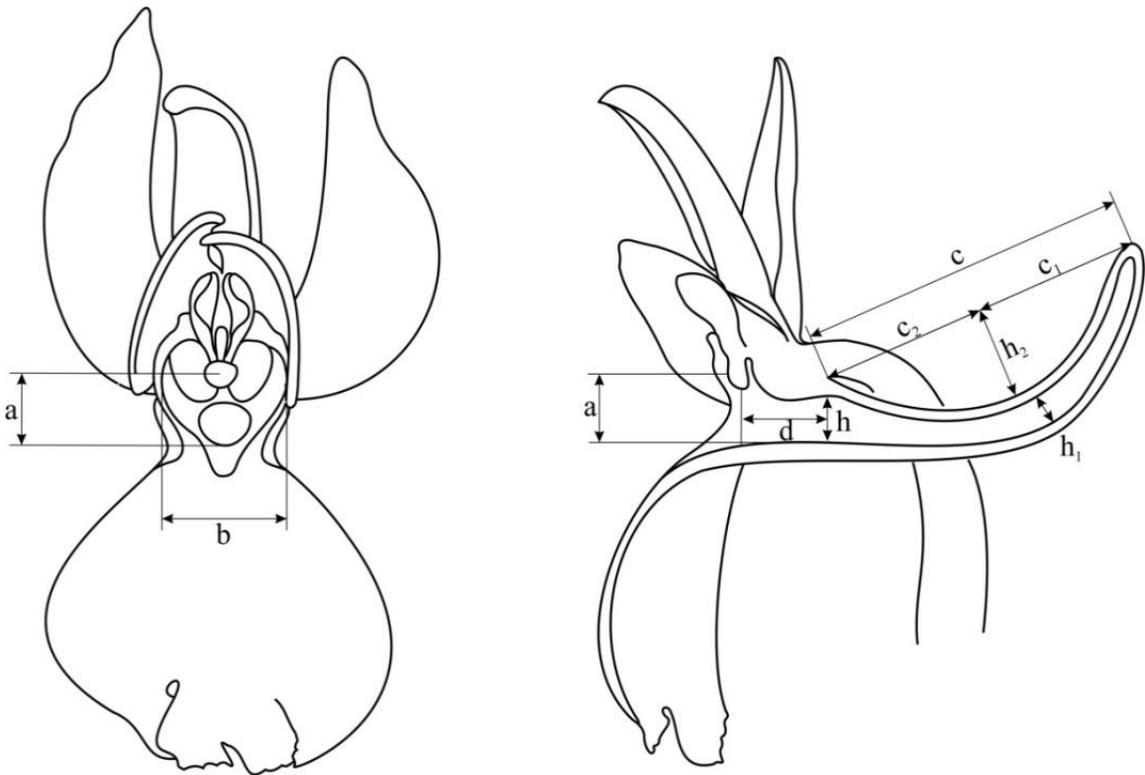


Рис. 2.1. Графическая модель цветка *Orchis provincialis* с указанием параметров, имеющих значение при контакте с опылителем

a – расстояние от центра прилипалец до губы (высота зева венчика); b – ширина зева венчика; d – расстояние от прилипалец до входа в шпорец; h – высота входа в шпорец; h_1 – высота канала шпорца в месте максимального изгиба; h_2 – высота дуги изгиба шпорца; c – расстояние от основания шпорца до его кончика (длина хорды); c_1 – расстояние от кончика шпорца до основания высоты дуги изгиба шпорца; c_2 – расстояние от основания высоты дуги изгиба шпорца до основания шпорца.

Видовой состав опылителей оценивали по результатам отлова насекомых на цветках. Отлов осуществляли при помощи стандартного энтомологического сачка. Насекомых усыпляли серным эфиром, и сразу же накалывали на энтомологические булавки, чтобы не отпали поллинии. Подписывая этикетки, указывали, на каком растении пойман опылитель. Проводили отлов насекомых, прежде всего пчел, на цветках всех растений, цветущих в период цветения орхидей. Особей, отловленных на цветках других растений, просматривали для выявления наличия на их теле гемиполлинариев орхидей.

Наличие гемиполлиналиев на теле пчелы свидетельствовало о посещении, незадолго до отлова, цветков орхидеи и, следовательно, участии в опылении.

Группу потенциальных опылителей выделяли из числа отловленных по результатам оценки некоторых параметров определенных частей головы пчел, вступающих в соприкосновение с цветком в момент его посещения (рис. 2.2).

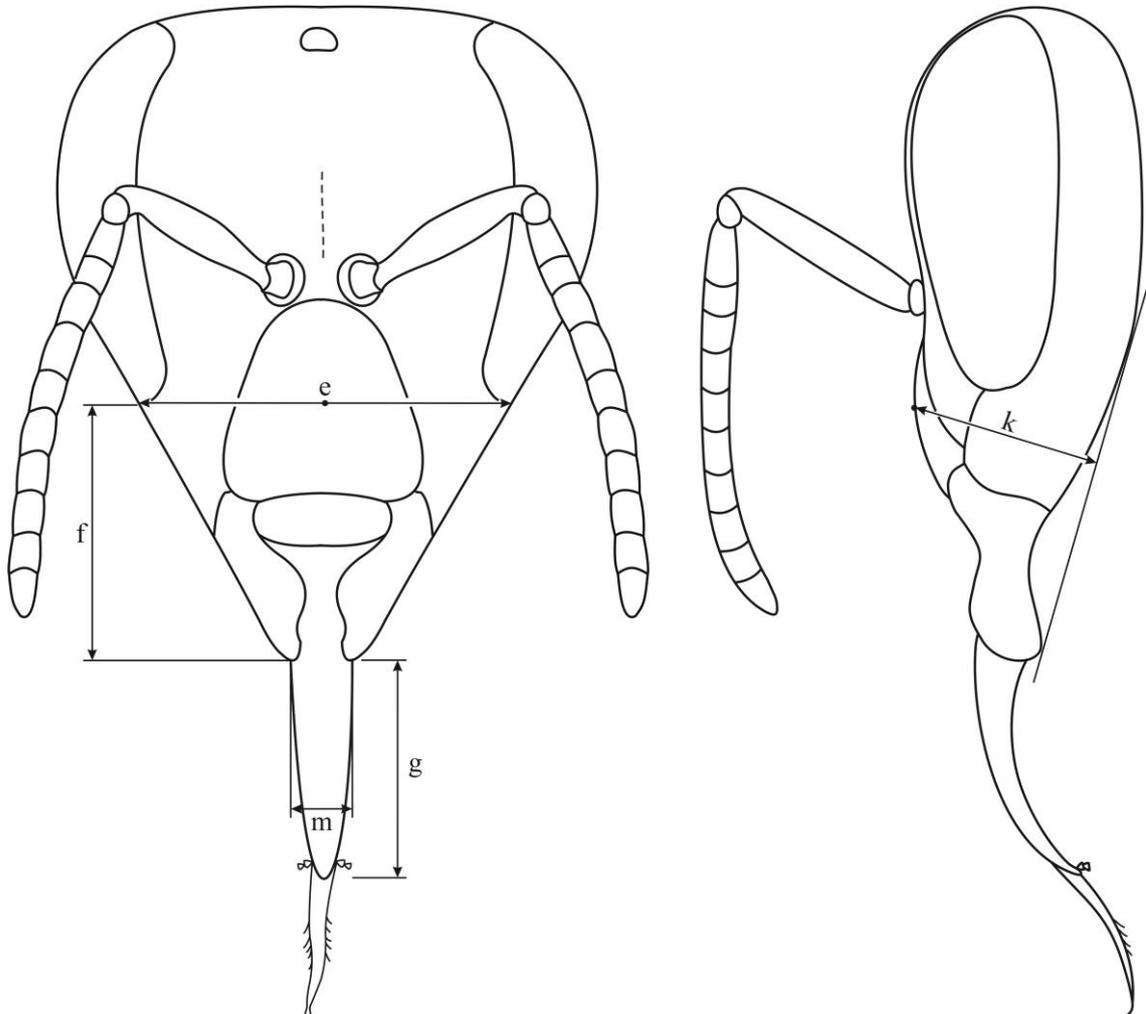


Рис. 2.2. Графическая модель головы пчелы *Apis mellifera* с указанием параметров, имеющих значение для получения ею гемиполлиналиев при посещении цветка орхидеи

e – ширина головы пчелы на уровне центра наличника; *f* – расстояние от центра наличника пчелы до конца жвал; *g* – длина галеа; *k* – высота головы пчелы на уровне центра наличника; *m* – ширина галеа.

Сравнение параметров пчел с соответствующими параметрами цветков орхидных позволяло сделать заключение о степени их соответствия, а значит и о возможности пчел принимать участие в опылении орхидеи.

Пространственное распределение цветущих орхидей интересовало с позиций взаимоотношений с опылителями, был выбран следующий способ сбора данных. На участке произрастания проводили измерение расстояний между цветущими особями. Расстояния измеряли последовательно от одной цветущей особи до другой, при этом в качестве следующей особи каждый раз выбирали ближайшую цветущую особь, исключая те, ближайшее соседство которых уже было установлено. Результаты промеров представляли в виде гистограммы распределения расстояний между цветущими растениями.

Пространственную структуру цветков в соцветии выявляли по результатам измерения высоты и диаметра соцветий, подсчета количества цветков и их плотности в соцветии. Полученные данные использовали для получения развертки модельного соцветия, параметры которого соответствовали средним значениям.

Исследования фенологии цветения орхидей изучали в сезоны 2013–2015 гг. по данным периодических (с интервалом от 5 до 9 дней) просмотров соцветий и подсчета распустившихся и отцветших цветков, а также бутонов (Иванов и др., 2004).

Характер взаимоотношений опылителей с цветками оценивали по результатам просмотра цветков на предмет наличия или отсутствия гемиполлиналиев в пыльцевых мешках и массул на рыльце пестика. Просмотр цветков проводили в полевых условиях с использованием лупы. Оценка состояния цветков проводилась от начала цветения, в период максимального количества распустившихся цветков, а также в конце периода цветения. На основании данных просмотра строили диаграмму соотношения цветков разного состояния и рассчитывали специальные показатели, характеризующие взаимоотношения с опылителями.

Методика оценки характера взаимоотношений опылителей с цветками на основании оценки соотношения долей цветков различного состояния была

впервые опубликована в малоизвестном издании (Иванов, Холодов, 2003), поэтому мы более подробно изложим особенности как ее применения, так и интерпретации полученных данных.

Свежераспустившийся цветок орхидеи имеет оба гемиполлинария и рыльце чистое от массул. После посещения опылителем цветок орхидеи типа *Orchis* может приобрести 8 различных состояний, отображенных на рисунке 2.3, где каждый большой квадрат соответствует одному цветку, верхняя пара значков в каждом квадрате означает наличие (+) или отсутствие (-) одного из гемиполлинариев в пыльцевом мешке, нижняя пара значков в каждом квадрате обозначает наличие (+) или отсутствие (-) массул на соответствующей стороне рыльца, стрелки означают падение (при наклоне вниз) или повышение (при наклоне вверх) интереса к цветку со стороны опылителя в ходе последовательного посещения цветков.

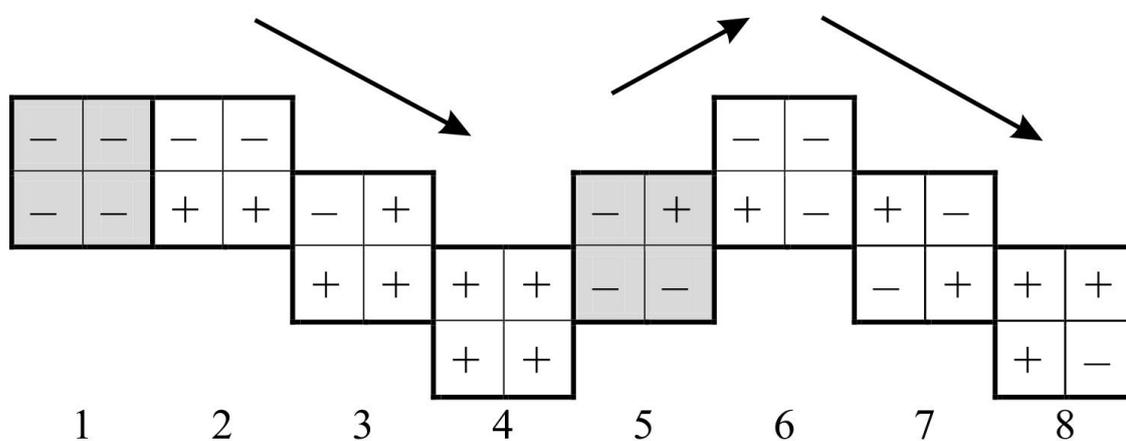


Рис. 2.3. Условные обозначения восьми возможных состояний цветка орхидеи после посещения его опылителем

1 – оба гемиполлинария вынесены, на рыльце нет массул; 2 – оба гемиполлинария вынесены, на рыльце с обеих сторон имеются массулы; 3 – один гемиполлинарий вынесен, на рыльце с обеих сторон имеются массулы; 4 – оба гемиполлинария не вынесены, на рыльце с обеих сторон имеются массулы; 5 – один гемиполлинарий вынесен, на рыльце нет массул; 6 – оба гемиполлинария вынесены, на рыльце с одной стороны имеются массулы; 7 – один гемиполлинарий вынесен, на рыльце с одной стороны имеются массулы; 8 – оба гемиполлинария не вынесены, на рыльце с одной стороны имеются массулы.

Цветки 1-го и 5-го состояний отличает отсутствие гемиполлинариев и отсутствие массул на рыльце пестика. Эти цветки были посещены опылителем, который впервые встретился с цветком орхидеи и посетил его. Такие цветки можно назвать «цветками первого свидания» (на рисунке 2.2 они затенены серым цветом). Доля цветков первого свидания – первый из расчетных показателей, показывающий характер взаимоотношений опылителей и орхидей в местах их произрастания. Он характеризует плотность опылителей орхидей в местах их произрастания.

Цветки 1-го и 5-го состояний относятся к одному типу, но отличаются количеством извлеченных гемиполлинариев. Отсутствие двух гемиполлинариев в цветках 1-го состояния означает, что эти цветки посетили опылители, морфологически соответствующие цветку, активные, достаточно глубоко проникающие в околоцветник цветка. Цветки 5-го типа (с одним извлеченным гемиполлинарием) посетили опылители, морфологически соответствующие цветку, но менее активные, не глубоко проникающие в цветок.

Соотношение цветков 1-го и 5-го типов может быть использовано в качестве отдельного показателя, количественно характеризующего привлекательность цветков орхидей при первом посещении их опылителем.

Цветки остальных шести состояний посетили опылители, которые несли на себе один, два или более гемиполлинариев, полученных при предыдущих посещениях цветков. Такие цветки характеризуются наличием массул на рыльце пестика. Среди цветков этих состояний также можно выделить цветки, посещенные активными опылителями (цветки 2-го и 6-го состояний с двумя извлеченными гемиполлинариями); цветки, посещенные менее активными опылителями (цветки 3-го и 7-го состояний с одним извлеченным гемиполлинарием); цветки, посещенные наименее активными опылителями (цветки 4-го и 8-го состояний с неизвлеченными гемиполлинариями).

Анализируя соотношения числа цветков 2, 3, 4, 6, 7 и 8-го состояний, можно сделать заключение о характере поведения опылителей на цветках орхидей и степени их привлекательности для опылителей. Преобладание цветков 2-го и 6-го состояний свидетельствует, что среди опылителей

преобладают насекомые, активно разыскивающие нектар в шпорцах. Напротив, преобладание цветков 3-го, 7-го и, особенно, 4-го и 8-го состояний свидетельствует о неуверенном поведении опылителей и, следовательно, малой привлекательности для них цветков исследуемого вида орхидей.

Цветки 2, 3 и 4-го состояний являются цветками, которые посетил активный опылитель, посетивший до этого, как минимум, один цветок. Если при втором посещении его активность не снизится, он оставит цветок во 2-м состоянии. Если его активность несколько снизится, то он оставит цветок в 3-м состоянии, а если его активность упадет до минимальной, то цветок, покинутый им, останется в 4-м состоянии (рис. 2.3). Исходя из этого, и сравнив доли цветков 2, 3-го состояний с долей цветков 1-го состояния, можно сделать заключение о характере изменения отношения к цветкам тех опылителей, которые во время первого свидания с цветком проявили максимальную активность. Кроме того, оценив соотношение доли цветков 1-го состояния с суммарной долей цветков 2, 3 и 4-го состояний, можно сделать заключение о том, сколько цветков в среднем посетил активный опылитель после первого свидания с цветком.

Не все опылители при первом посещении цветка проявляют максимальную активность. Некоторые опылители проявляют меньшую активность и, в результате, извлекают лишь один гемиполлинарй, оставляя цветок в 5-м состоянии. При посещении следующего цветка такой опылитель может проявить больший интерес к цветку, и в результате такого посещения он оставит цветок в 6-м состоянии, если же он проявит прежнюю активность или снизит ее, он оставит цветок в 7-м или 8-м состоянии, соответственно (см. рис. 2.3). Исходя из этого, и сравнив доли цветков 6-го, 7-го и 8-го состояний с долей цветков 5-го состояния, можно сделать заключение о характере изменения отношения к цветкам и тех опылителей, которые во время первого свидания с цветком проявили относительно небольшую активность. Кроме того, оценив соотношение доли цветков 5-го состояния с суммарной долей цветков 6, 7 и 8-го, состояний, можно сделать заключение о том, сколько

цветков в среднем посетил не очень активный опылитель после первого свидания с цветком.

Таким образом, по результатам подсчета цветков, находящихся в определенном состоянии после посещения их опылителем, расчета их долей от общего числа распустившихся цветков в популяции и анализа их соотношения можно вычислить следующие показатели и сделать следующие заключения.

Доля (процент) цветков первого свидания – сумма долей цветков 1-го и 5-го состояния. Данный показатель отражает численность (плотность) опылителей орхидей. Чем выше доля цветков первого свидания, тем больше плотность опылителей в местах произрастания орхидей.

Коэффициент повторности посещения цветков – отношение доли всех цветков, посещенных опылителями, к доле цветков первого свидания. Величина коэффициента указывает на то, сколько цветков орхидей в среднем посетил каждый опылитель, насколько привлекательны цветки орхидей данного вида для опылителей.

Доля (процент) опыленных цветков (процент опыления) – сумма долей опыленных цветков (2, 3, 4, 6, 7 и 8-го состояний). Доля опыленных цветков свидетельствует об эффективности деятельности опылителей. Этот показатель интегрирует предыдущие два – плотность опылителей и настойчивость, с которой они посещают цветки.

Соотношение числа цветков 1-го и 5-го состояний. Показатель дает представление о численном соотношении активных и менее активных опылителей при первом контакте с цветком орхидеи.

Соотношение суммарного числа цветков 2, 3 и 4-го состояний и 6, 7 и 8-го состояний в сравнении с числом цветков 1-го и 5-го состояний, соответственно. Величина этих соотношений дает представление о том, как изменяется активность опылителей после первого контакта с цветком орхидеи.

Таким образом, применение изложенной методики дает возможность оценить (количественно и качественно) характер взаимоотношений опылителей с цветками орхидеи в изучаемой популяции: плотность опылителей, активность

и эффективность их деятельности, привлекательность цветков для опылителей и динамику изменения их взаимоотношений с цветками в течение периода времени их контактов.

Разработана новая методика изготовления ботанического препарата для изучения морфологической структуры элементов строения растений и использованию этих данных для получения морфометрических показателей соцветий и других частей растений и оценки на этой основе видовых и популяционных отличий растений, а также сравнительного изучения экологического состояния растений, в том числе относящихся к редким и исчезающим видам (Пат. на полезную модель 157573, 2015).

В основу изобретения поставлена задача – создание ботанического препарата, обеспечивающего более надежную защиту образца от механических повреждений и вредителей и приемлемого для исследования редких и охраняемых видов растений без изъятия их из природы. Берутся только небольшие части растений необходимые для исследования, не причиняя растению вреда. В нашем случае мы брали 1–2 цветка из соцветия.

Ботанический препарат состоит из образца растения, заключенного между слоем скотча и слоем бумаги или между двух слоев скотча и рамки для крепления образца, снабженной этикеткой

Ботанический препарат изготавливается следующим образом. Образец части растения (лепесток цветка, лист или его часть, часть стебля, пыльцевые зерна и т. п.), который содержит необходимые для исследования структуры, расправляется на липкой стороне ленты скотча и покрывается листом бумаги или вторым слоем скотча. Образец, заключенный между слоем скотча и слоем бумаги или между слоями скотча, закрепляется в специальную рамку и снабжается необходимой этикеткой. Набор препаратов разных частей растения, дает возможность выявления его видовой принадлежности и проведения полноценных, в том числе сравнительных исследований морфологии различных видов растений.

Для выявления пространственной структуры соцветий цветковых растений использовано новое устройство (Пат. на полезную модель 154167, 2015). Изобретение относится к методическому обеспечению исследований в области ботаники и антропоэкологии, в частности к выявлению пространственной структуры соцветий и использованию этих данных для получения необходимого набора морфометрических показателей соцветий и оценки на их основе экологического состояния популяций редких и исчезающих видов цветковых растений.

Конструкция состоит из гибкой прозрачной пластины с нанесенной на нее угломерной шкалой по верхнему краю и линейной шкалой по боковому краю двух скрепок для фиксации смыкающихся краев пластины крепление, обеспечивающее фиксацию устройства на соцветии и внешней опоры с креплениями, обеспечивающими фиксацию пластины

Пластина оборачивается вокруг соцветия, ее сомкнувшиеся края скрепляются между собой снизу и сверху, а сама пластина фиксируется на соцветии. При недостаточной прочности и устойчивости соцветия устройство вместе с соцветием прикрепляется к внешней опоре. На пластине делаются отметки верхнего и нижнего краев соцветия, а так же отмечается степень перекрытия верхнего и нижнего краев пластины. На наружную поверхность пластины маркером наносятся проекции опорных точек соцветия. Развернув пластину после нанесения на нее всех необходимых отметок, мы получаем развертку соцветия в натуральную величину, которая содержит все необходимые данные для дальнейшего построения математической модели пространственной структуры соцветия данного вида растений.

Сумму активных температур рассчитывали как сумму среднесуточных температур за те дни, когда эта температура превышает установленный порог в $+5\text{ }^{\circ}\text{C}$ – 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 четырём метеостанциям Крыма (Ангарский

перевал (Синоптический индекс (СИ) – 33958), Алушта (СИ – 33959), Ялта (СИ – 33990), Симферополь (СИ – 33946)).

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

РАЗДЕЛ 3

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

3.1. Особенности антэкологии *Orchis provincialis*

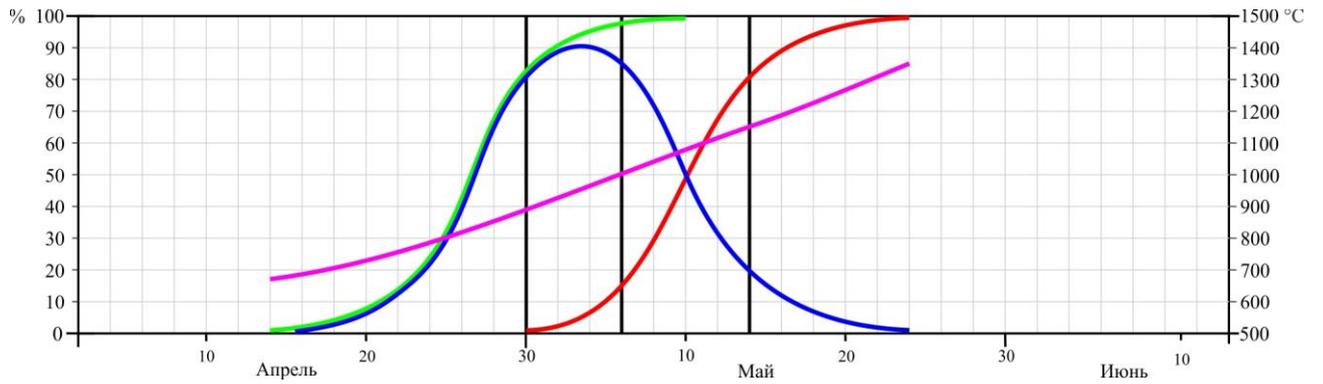
Биологические и антэкологические особенности *O. provincialis* изучали в одном из мест его произрастания на южном склоне горы Чакатыш, которая располагается у подножья южных склонов Айпетринской яйлы. Все особи *O. provincialis* произрастали под сводом дубово-грабинникового леса, порослевого происхождения (рис. А.1). Исследования проводили в сезоны 2013–2015 гг.

Фенология цветения. Результаты оценки динамики цветения *O. provincialis* в изученном локалитете представлены на рисунке 3.1. Из данных рисунка следует, что даты начала цветения *O. provincialis* варьируют по годам. Так в 2013 году начало цветения выпало на 6 апреля, в 2014 – на 14 апреля, а в 2015 году – на 21 апреля, это характерно и для дат начала отцветания. В 2013, 2014 и 2015 годах они выпали на 24 апреля, 30 апреля и 6 мая соответственно. Последние бутоны раскрылись 2, 10 и 14 мая в 2013, 2014 и 2015 гг. соответственно. Окончание цветения *O. provincialis* в 2013 году было отмечено 20 мая, в 2014 году – 24 мая, а в 2015 оно выпало на 1 июня.

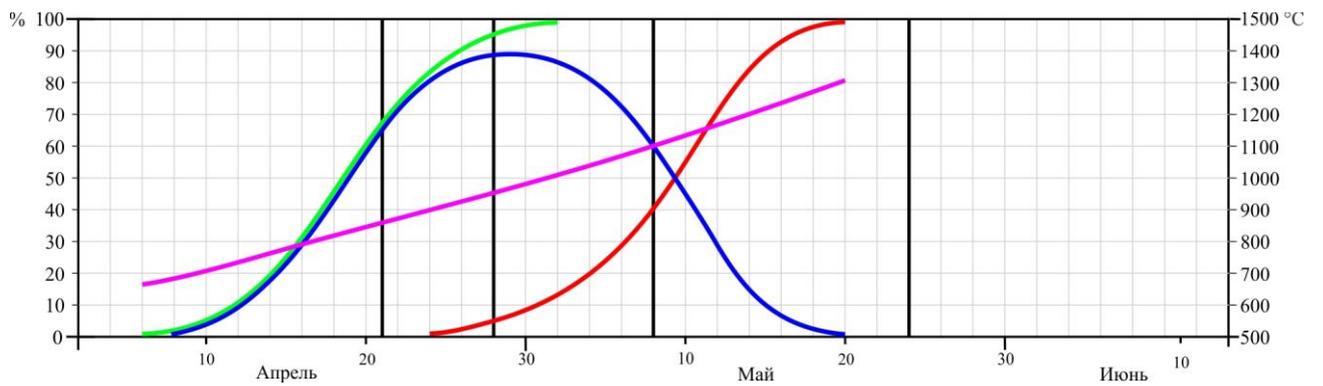
Общее число дней цветения в 2013 году – 44 дня, пик цветения отмечен с 24 апреля по 4 мая, в 2014 году период цветения длился 40 дней, а протяженность пика цветения – с 30 апреля по 6 мая. 2015 год ознаменовался 40-дневной длительностью цветения, а период максимального цветения выпал на 9–17 мая.

По результатам наблюдений за три года, сумма активных температур начала цветения *O. provincialis* в изученном локалитете составила: в 2013 году – 666 °С, в 2014 году – 667 °С и в 2015 году – 625 °С. Сумма активных температур окончания цветения – 1324 °С, 1303 °С и 1175 °С соответственно по годам –2013, 2014, 2015.

2013 г.



2014 г.



2015 г.

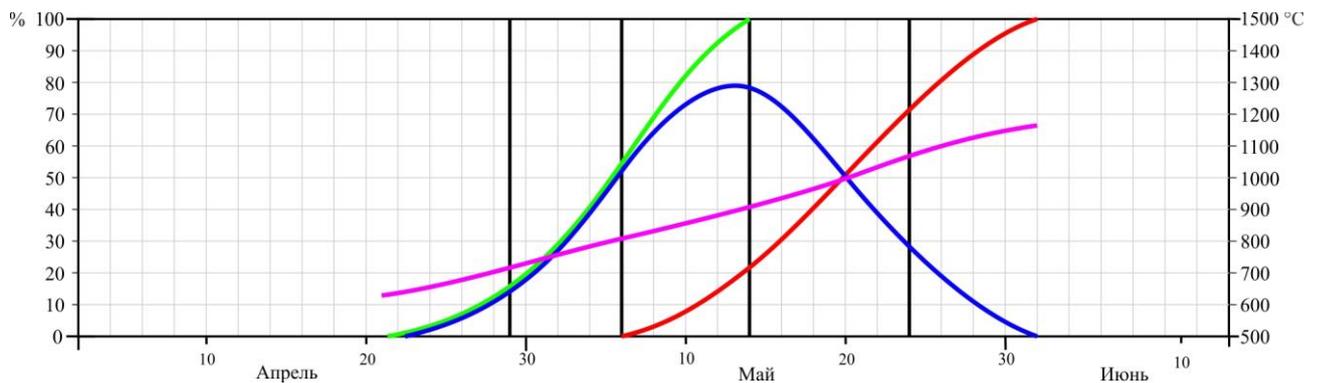


Рис. 3.1. Динамика цветения *Orchis provincialis* на горе Чакатыш в разные годы — — доля цветущих цветков от их общего количества; — — кумулята накопления распустившихся цветков; — — кумулята накопления отцветших цветков, — — кумулята накопления активных температур. Даты учета соотношения бутонов, цветущих и отцветших цветков отмечены вертикальными линиями.

Пространственное распределение и морфометрические показатели генеративных особей. Генеративные особи в изученном локалитете цвели в количестве 44 экземпляра в 2013 году, 96 – в 2014 году и 124 – в 2015. Они располагались на площади равной 0,6 га. В пределах этой территории встречались, как отдельно цветущие особи, так и их группы. В отдельных местах отмечены очень плотные скопления генеративных особей. Количественная характеристика пространственного распределения цветущих особей *O. provincialis* в 2013 году дана на рисунке 3.2. Более половины цветущих растений (59 %) располагались друг от друга на расстоянии, не превышающем 50 см, и только 11 % – на расстоянии, превышающем 3 м.

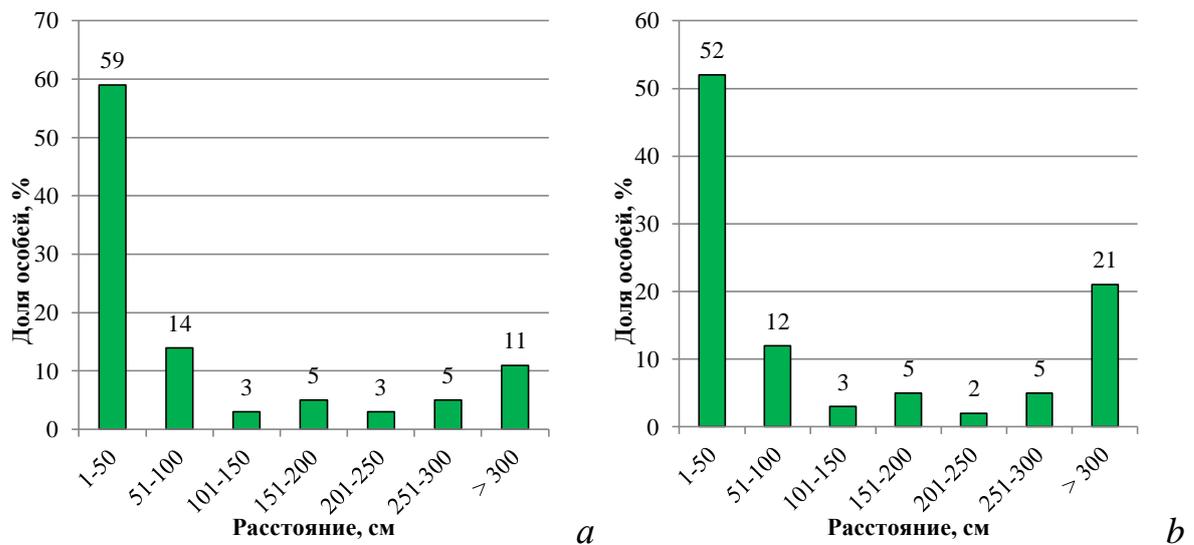


Рис. 3.2. Гистограмма распределения цветущих растений *Orchis provincialis* по расстоянию до ближайшего соседа

a – без учета расстояния между группами; *b* – с учетом расстояния между группами.

Гистограммы распределения цветущих особей *O. provincialis* по общей высоте (рис. 3.3 *a*) и высоте соцветий (рис. 3.3 *b*) соответствуют гипотезе о нормальном и равномерном распределении совокупности данных при небольшой положительной асимметрии распределения равной, соответственно +0,23 и +0,17. Оба распределения обладают ярко выраженной плосковершинностью. Показатели эксцесса значительны как для распределения по общей высоте (–1,15), так и для высоты соцветий (–0,93).

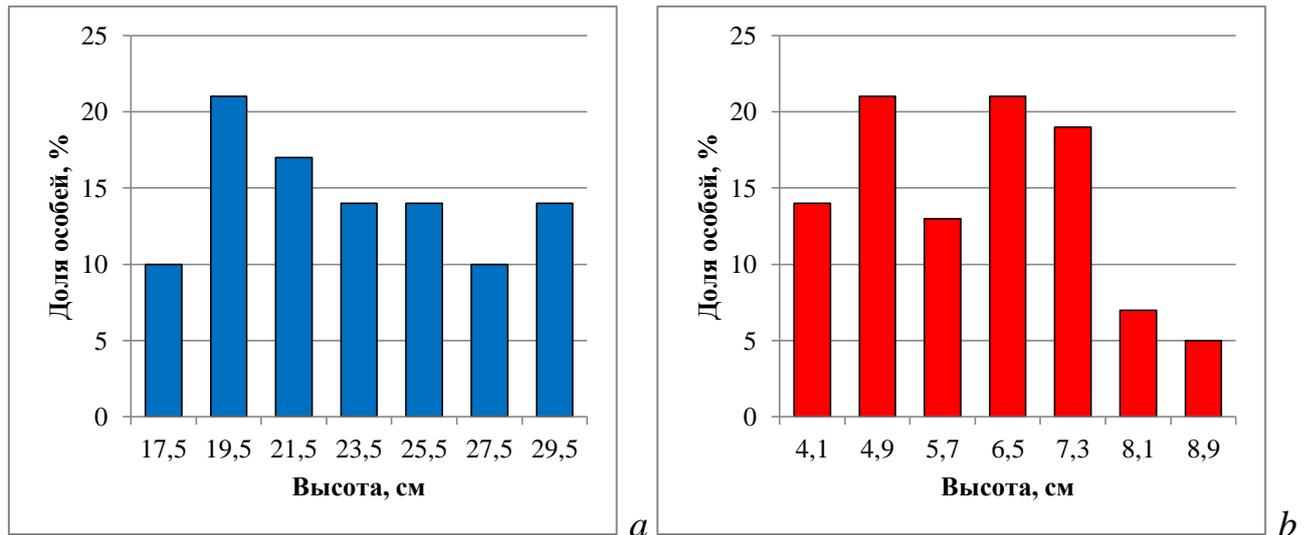


Рис. 3.3. Гистограммы распределения генеративных особей *Orchis provincialis* по общей высоте (a) и высоте соцветия (b)

Основные морфометрические показатели цветущих растений *O. provincialis* представлены в таблице 3.1. Обращает на себя внимание отличие в значении коэффициента вариации отдельных параметров. Такие параметры как «высота соцветия» и «количество цветков в соцветии» характеризуются значительной интенсивностью вариации признака, а периметр окружности соцветия – наименьшей.

Таблица 3.1

Морфометрические показатели цветущих растений *Orchis provincialis*

Параметр	Показатели выборки				
	N	min–max	$\bar{x} \pm \sigma$	σ^2	$C_v, \%$
Общая высота растения, см	44	14,3–31,2	22,4±4,3	19,1	19
Высота цветоноса, см	44	9,8–24,8	16,7±3,7	13,8	22
Высота соцветия, см	44	2,9–10,4	5,7±1,5	2,5	28
Периметр окружности соцветия, см	44	8,5–16,0	10,9±1,4	2,0	13
Количество цветков в соцветии, шт.	44	3–15	7,7±2,8	7,9	37

На рисунке 3.4 представлены ряды цветущих особей *O. provincialis*, ранжированных по общей высоте, высоте цветоноса (без учета соцветия) и высоте соцветия. Из данных рисунков видно, что растения с большим цветоносом могут иметь, как небольшое, так и большое соцветие.

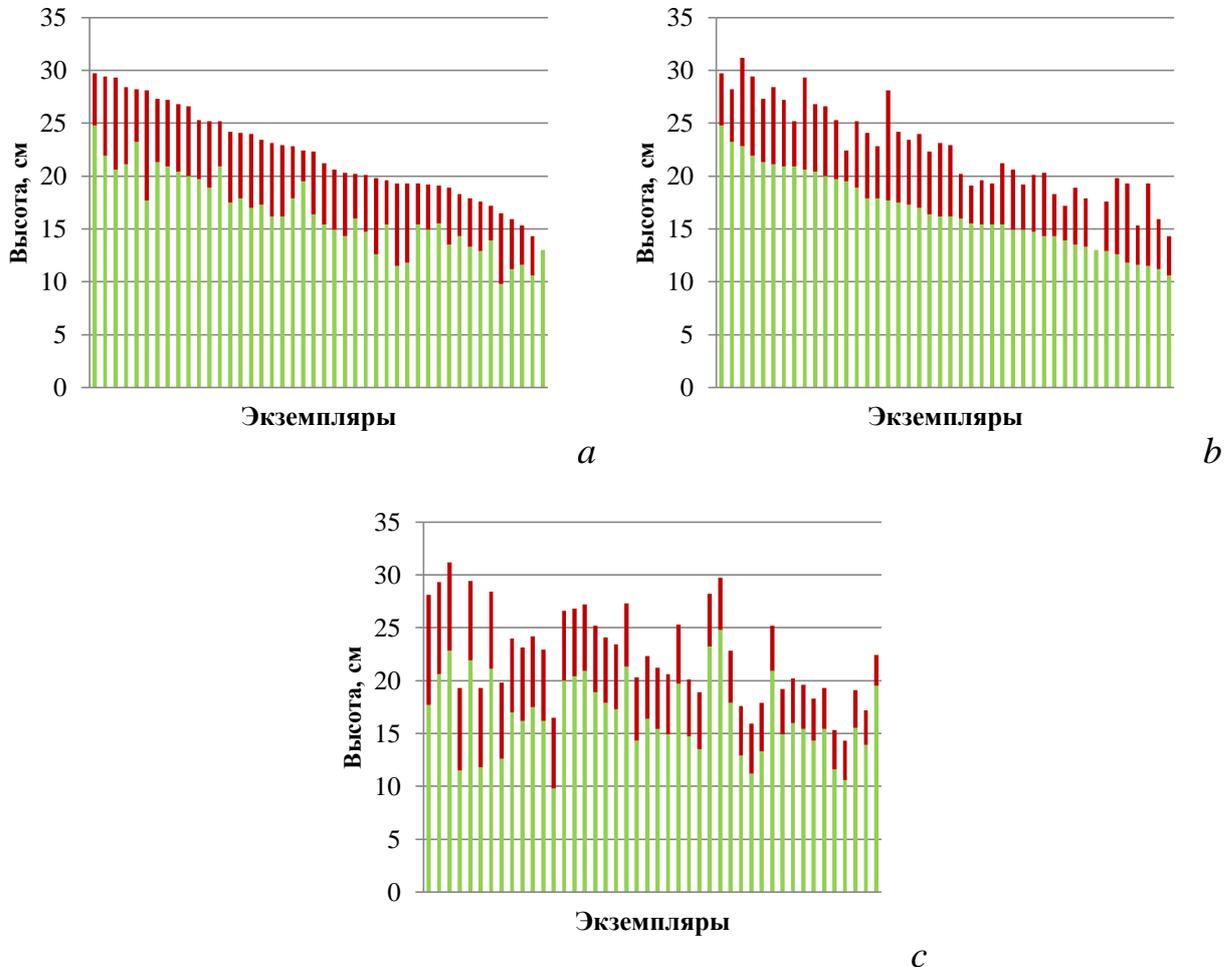


Рис. 3.4. Ряды особей *Orchis provincialis* ранжированные по общей высоте (a), высоте цветоноса (b) и высоте соцветия (c)

Зеленая часть столбцов – цветонос, красная – соцветие.

Связь между высотой цветоноса и высотой соцветия слабая (табл. 3.2). Средняя взаимосвязь отмечена между общей высотой цветущих растений и высотой их соцветий и полная – между общей высотой и высотой цветоноса. Эти данные свидетельствуют о том, что общая высота цветущего растения определяется, в основном, высотой цветоноса, при этом высота цветоноса

Связь между некоторыми параметрами генеративных растений

Orchis provincialis

	Общая высота	Высота соцветия	Высота цветоноса
Общая высота	1		
Высота соцветия	0,56	1	
Высота цветоноса	0,93	0,23	1

практически не оказывает влияния на высоту соцветия. Возможно, именно это объясняет отмеченную выше плосковершинность распределения особей по общей высоте. Такое отклонение от нормального распределения может возникать тогда, когда параметр является суммой двух параметров, варьирующих независимо.

Морфометрические показатели и филлотаксис соцветий, морфометрические показатели цветка. На рисунке 3.5 представлена гистограмма распределения соцветий *O. provincialis* по числу цветков. Использование критерия согласия Пирсона показало, что данные выборки распределены с отклонением от нормального закона. Анализ данных выборки показал наличие существенной правосторонней асимметрии (значение коэффициента асимметрии – +0,74, средней квадратической ошибки коэффициента асимметрии – 0,61). При размахе вариаций параметра от 3 до 15, преобладают растения, у которых значения данного показателя сдвигаются в сторону меньших значений от центра распределения.

Наглядное представление о филлотаксисе (пространственном распределении цветков в пределах соцветия) *O. provincialis* дают рисунки 3.6 и 3.7. На рисунке 3.6 *a* изображена развертка соцветия, соответствующая средним значениям основных параметров: высота соцветия, периметр окружности, количество цветков и их размер. То есть, данный рисунок представляет развертку модельного (среднестатистического) соцветия *O. provincialis*. Средняя плотность цветков в таком соцветии – 1 цветок на 8 см².

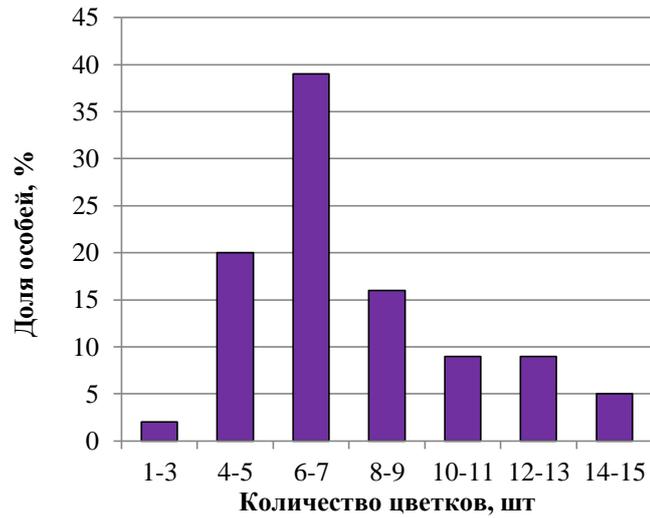


Рис. 3.5. Гистограммы распределения цветущих растений *Orchis provincialis* по количеству цветков в соцветии

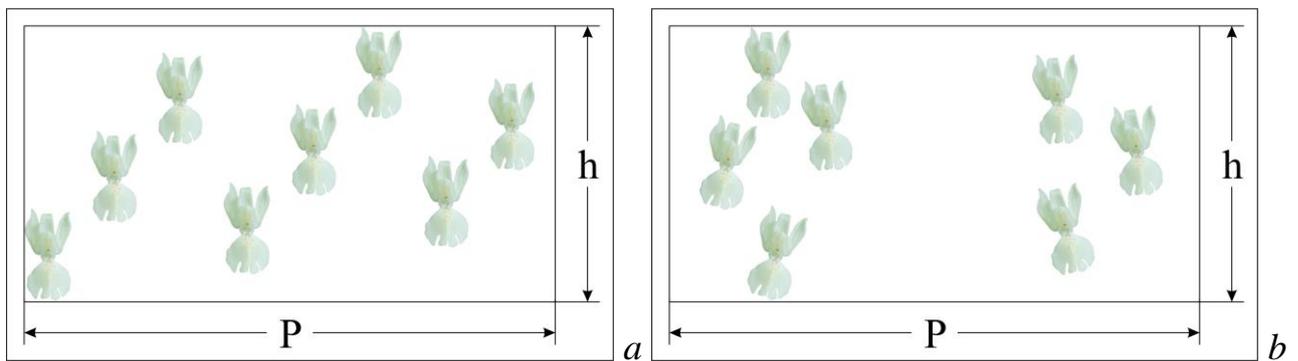


Рис. 3.6. Цилиндрический филлотаксис модельного (a) и одного из реальных (b) соцветий *Orchis provincialis*

P – периметр окружности соцветия; h – высота соцветия.

На рисунке 3.6 *b* представлена развертка одного из реальных соцветий, которая свидетельствует, что цветки у некоторых соцветий могут существенно отклоняться от равномерного распределения в пределах плоскости развертки и строго вертикального расположения. Соцветий с такими отклонениями было немного. Как правило, растения с такими соцветиями располагались в местах с неравномерным освещением, например, у стволов деревьев. Смещение цветков в этих соцветиях, видимо, осуществляется в период роста бутонов и распускания цветков путем их поворота в сторону большей освещенности.

Как показали исследования *O. provincialis* в локалитете на горе Чакатыш, 87 % генеративных растений являются правозакрученными (при взгляде сверху), а средний угол между двумя соседними цветками на соцветии составляет 135° (рис. 3.7 *b*).

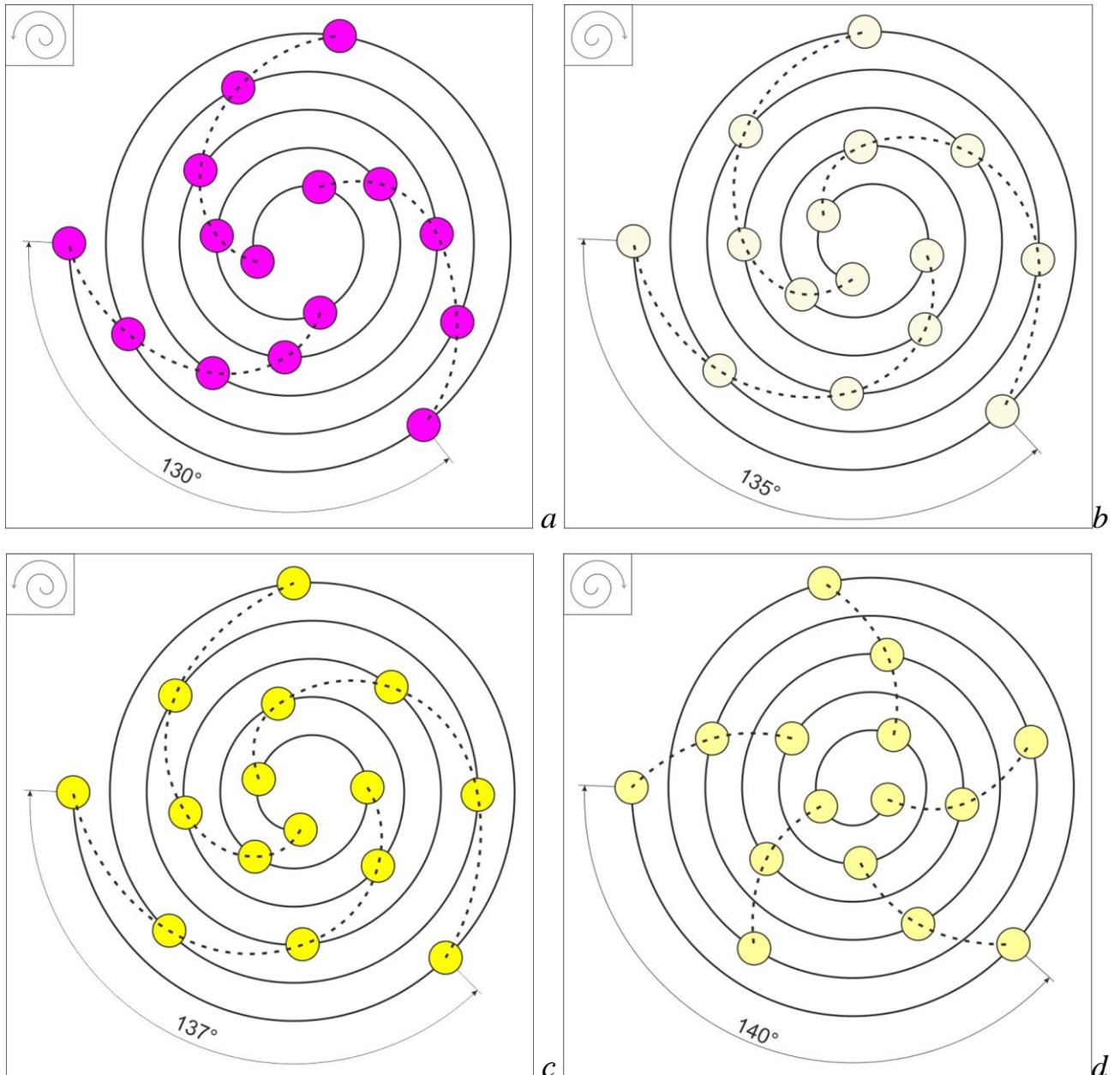


Рис. 3.7. Плоскостной филлотаксис соцветий орхидей *Orchis mascula* (*a*), *Orchis provincialis* (*b*), *Orchis pallens* (*c*) и *Dactylorhiza romana* (*d*)

Схемы расположены в последовательности увеличения угла поворота. Для изображения выбраны левозакрученные соцветия. Пунктирными линиями соединены ближайшие по расположению в соцветии цветки.

В таблице 3.3 представлены данные морфометрии цветка *O. provincialis*. Обращает на себя внимание относительно высокие значения коэффициента вариации величин высоты зева венчика и расстояния от прилипалец до входа в шпорец.

Таблица 3.3

Основные морфометрические показатели цветка *Orchis provincialis*

Параметр	Показатели выборки				
	N	min–max	$\bar{x} \pm \sigma$	σ^2	$C_v, \%$
Высота зева венчика (a), мм	60	1,1–2,2	1,6±0,24	0,06	16
Ширина зева венчика (b), мм	60	1,7–2,6	2,2±0,19	0,03	09
Длина канала шпорца, мм	60	14–22	18,2±1,6	2,6	08
Расстояние от прилипалец до входа в шпорец (d), мм	60	1,3–2,6	1,8±0,3	0,09	15

Шпорец цветка *O. provincialis* имеет форму, представление о которой дают рисунок 2.2. В таблице 3.4 представлены данные морфометрии шпорца цветка *O. provincialis*.

Таблица 3.4

Морфометрические показатели шпорца цветка *Orchis provincialis*

Параметр	Показатели выборки			
	N	min–max	$\bar{x} \pm \sigma$	σ^2
Длина хорды дуги (с), мм	16	5,2–8	6,8±0,8	0,7
Расстояние от кончика шпорца до основания высоты дуги (с ₁), мм	16	1,5–4,4	3,0±0,8	0,7
Высота дуги изгиба шпорца (h ₂), мм	16	2,4–3,9	3,2±0,4	0,2
Высота отверстия шпорца на входе (h), мм	16	1,0–1,8	1,4±0,2	0,05
Высота канала шпорца в месте максимального изгиба (h ₁), мм	16	0,8–1,6	1,1±0,2	0,04
Ширина канала шпорца в месте максимального изгиба, мм	16	0,6–1,8	1,2±0,3	0,1
Ширина канала шпорца у его дна, мм	16	0,8–2,5	1,9±0,4	0,2

Первые три из семи представленных показателей количественно характеризуют форму изгиба шпорца, остальные – размеры его внутренней полости. Между отдельными параметрами шпорца выявлены корреляционные связи. Величина коэффициента корреляции между длиной хорды дуги изгиба шпорца (с) и расстоянием от кончика шпорца до основания высоты дуги (с₁)

достаточно высокая ($r=0,68$). В тоже время, величина коэффициента корреляции между длиной хорды и расстоянием от основания высоты дуги до основания шпорца умеренная ($r=0,38$). Коэффициент корреляции между длиной хорды (c) и высотой изгиба дуги (h_1) оказался слабым ($r=0,24$). Эти данные свидетельствуют, что при увеличении размеров шпорца происходит уменьшение кривизны его конечной части, а при уменьшении – увеличение.

Видовой состав опылителей и их морфологическое соответствие цветкам орхидеи. Видовой состав пчел, отловленных в ходе исследований на цветках орхидеи и цветках других растений, цветущих в окружении места произрастания *O. provincialis* представлен в таблицах 3.5. и 3.6.

Таблица 3.5

Пчелы, отловленные на цветках орхидеи *Orchis provincialis* и цветках других растений, цветущих в ее окружении

Вид пчелы	Количество экземпляров и число гемиполлиналиев (пл)
<i>Andrena combinata</i> Christ, 1791	1♀
<i>Andrena flavipes</i> Panzer, 1799	1♀, 3♂
<i>Andrena lathyri</i> Alfken, 1899	1♀ (1 пл), 6♂ (1 пл).
* <i>Andrena minutula</i> (Kirby, 1802)	1♀
** <i>Andrena nitida</i> Kirby, 1802	1♀
* <i>Halictus maculatus</i> Smith, 1848	1♀
* <i>Halictus marginatus</i> Brulle, 1832	2♀
** <i>Chalicodoma parietina</i> (Geoffroy, 1785)	1♂
* <i>Chelostoma florissomne</i> (Linnaeus, 1758)	1♀, 3♂
** <i>Osmia bicornis</i> (Linnaeus, 1758)	1♀
** <i>Anthophora plumipes</i> (Pallas, 1772)	2♀, 2♂
** <i>Eucera nigra</i> Lepeletier, 1841	1♂
<i>Eucera nigrescens</i> Pérez, 1879	3♂
<i>Melecta luctuosa</i> Scopoli, 1770	1♀
* <i>Nomada</i> sp.	1♀
<i>Bombus hortorum</i> Linnaeus, 1761	1♀
<i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758	9♀

Примечание к таблице. Звездочкой отмечены виды, не соответствующие цветку по параметрам головы: * – слишком малы, ** – слишком велики.

Таблица 3.6

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 пл.)	1♀		1♀		4♀ (1 пл.)
2	Panzer, 1799	2♂	2♂	2♂			1♂	7♂
3	<i>Andrena lathyri</i>		2♀ (1 пл.)		1♀			3♀ (1 пл.)
4	Alfken, 1899		15♂ (5 пл.)		4♂	4♂ (2 пл.)	3♂ (1 пл.)	26♂ (8 пл.)
5	<i>Andrena nitida</i> (Müller, 1776)		2♀		5♀ (2 пл.)		1♀	8♀ (2 пл.)
6	<i>Andrena ranunculorum</i> Morawitz, 1877	1♀ (1 пл.)						1♀ (1 пл.)
7	<i>Andrena sp.6</i>						2♀ (1 пл.)	2♀ (1 пл.)
Megachilidae								
8	<i>Osmia bicornis</i>		3♀ (1 пл.)	8♀	2♀ (1 пл.)	2♀	4♀ (2 пл.)	19♀ (4 пл.)
9	(Linnaeus, 1758)	1♂ (1 пл.)			3♂ (1 пл.)	1♂	1♂	6♂ (2 пл.)
10	<i>Chelostoma florissomne</i>		1♀					1♀
11	(Linnaeus, 1758)		3♂ (1 пл.)					3♂ (1 пл.)
Apidae								
12	<i>Anthophora plumipes</i>		5♀	6♀ (1 пл.)		3♀	1♀	15♀ (1 пл.)
13	(Pallas, 1772)		3♂	5♂ (1 пл.)		6♂ (2 пл.)	1♂	15♂ (3 пл.)
14	<i>Eucera nigra</i> Lepeterier, 1841		3♂	2♂		6♂ (4 пл.)	5♂ (4 пл.)	16♂ (8 пл.)

Продолжение таблицы 3.6

1	2	3	4	5	6	7	8	9
15	<i>Eucera nigrescens</i>		1♀			2♀ (1 пл.)		3♀ (1 пл.)
16	Pérez, 1879		4♂	3♂		4♂ (3 пл.)	5♂ (4 пл.)	16♂ (7 пл.)
17	<i>Bombus bohemicus</i> (Seidl, 1837)	2♀ (2 пл.)						2♀ (2 пл.)
18	<i>Bombus argillaceus</i> Smith, 1854					1♀ (1 пл.)		1♀ (1 пл.)
19	<i>Bombus haematurus</i> Kriechbaumer, 1870				1♀ (1 пл.)			1♀ (1 пл.)
20	<i>Bombus hortorum</i>				5♀ (5 пл.)	1♀ (1 пл.)	2♀ (2 пл.)	8♀ (8 пл.)
21	(Linnaeus, 1761)		1♀					1♀
22	<i>Bombus pascuorum</i> (Scopoli, 1763)		1♀	1♀	2♀ (1 пл.)		1♀ (1 пл.)	5♀ (2 пл.)
23	<i>Bombus terrestris</i>						1♀ (1 пл.)	1♀ (1 пл.)
24	(Linnaeus, 1758)				1♀ (1 пл.)			1♀ (1 пл.)
25	* <i>Melecta luctuosa</i> (Scopoli, 1770)		1♀			1♀	1♀	3♀
26	<i>Xylocopa valga</i> Gerstäcker, 1872				1♀ (1 пл.)			1♀ (1 пл.)
27	* <i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758		10♀	3♀	1♀		1♀	15♀
Всего, зкз.		7 (4 пл.)	59 (9 пл.)	31 (2 пл.)	26 (13 пл.)	32 (14 пл.)	30 (16 пл.)	184 (58 пл.)
Всего видов		4	11	6	9	9	13	

Примечание к таблице. В скобках указано число особей с поллинариями. Пояснения по видам, отмеченных звездочкой, даны в тексте.

Таблица 3.5 составлена на основе данных отлова пчел в сезоны 2013 и 2014 гг. Как видно из данных этой таблицы, пчелы только одного из видов были отловлены с поллинариями *O. provincialis* на теле, что является прямым свидетельством участия в опылении орхидеи. Для определения возможности участия в опылении *O. provincialis* других видов пчел было проведено изучение морфологической совместимости отловленных пчел и цветков *O. provincialis* на основе выявления параметрического соответствия определенных структур цветка и частей головы опылителя, вступающих в контакт при посещении цветка пчелой. Результаты сравнения этих параметров представлены на рисунках 3.8–3.10. Возможность прикрепления поллинариев к голове пчелы определяется следующими условиями. Ширина и толщина головы пчелы на уровне центра наличника должны быть равны ширине и высоте венчика цветка (рис. 3.8). Расстояние от центра наличника пчелы до конца жвал должно быть равно расстоянию от прилипалец до входа в шпорец цветка (рис. 3.9). И последнее, длина и ширина галеа пчелы должны быть равны длине шпорца цветка и ширины его входного отверстия (рис. 3.10). Только при соблюдении всех этих условий может произойти контакт прилипалец с головой пчелы в точке центра наличника – наиболее оптимальном месте прикрепления поллинариев.

По данным, представленным на рисунках 3.8 и 3.9 видно, что по таким сопряженным параметрам как ширина зева венчика и ширина головы на уровне наличника, а также высота головы на уровне центра наличника и высота зева венчика к потенциальным опылителям можно с уверенностью отнести четыре вида пчел: *Bombus hortorum* (рис. Б.2 f), *Melecta luctuosa*, *Andrena flavipes* и *A. combinata*. Близки к полному соответствию пчелы *Eucera nigrescens* и *Apis mellifera* (рис. Б.1 e и f). Другие виды пчел, приведенные в списке, по данным параметрам не соответствуют цветку *O. provincialis* и не могут считаться потенциальными опылителями этого вида орхидей.

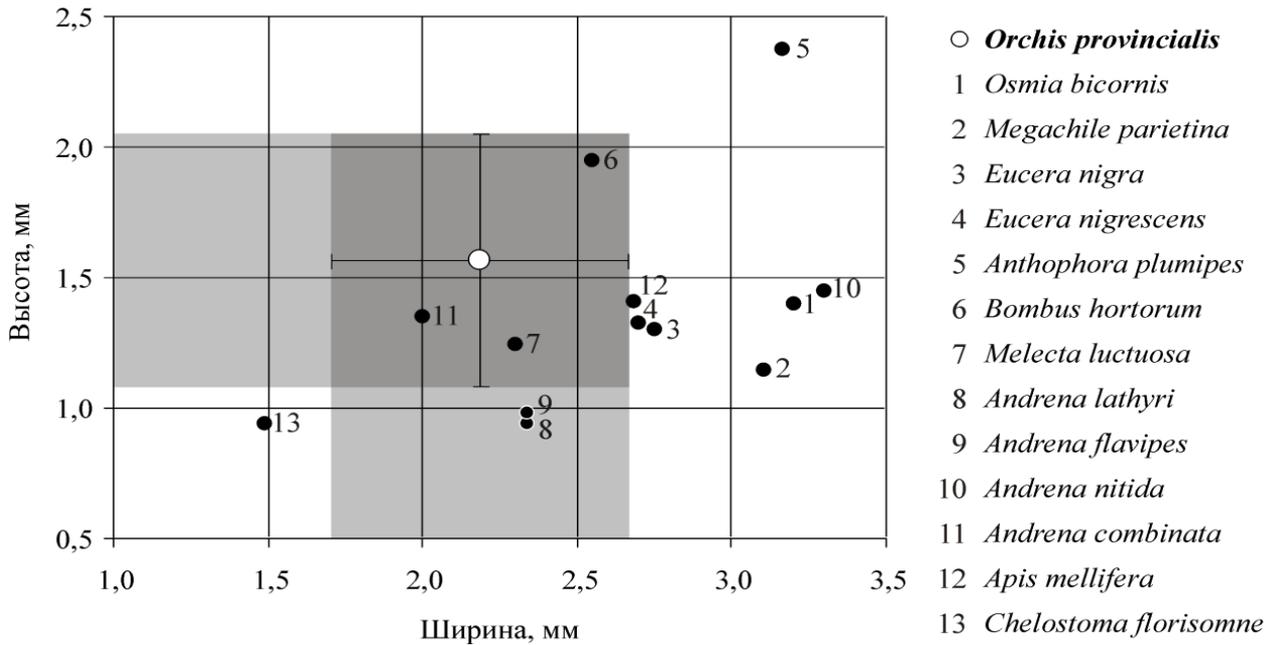


Рис. 3.8. Соответствие параметров цветка *Orchis provincialis* и головы пчелы

По горизонтали: ширина зева венчика цветка и ширина головы пчелы на уровне центра наличника. По вертикали: высота зева венчика цветка и высота головы пчелы на уровне центра наличника. Серым цветом выделены области значений, лежащих в пределах максимальных и минимальных значений параметров цветка.

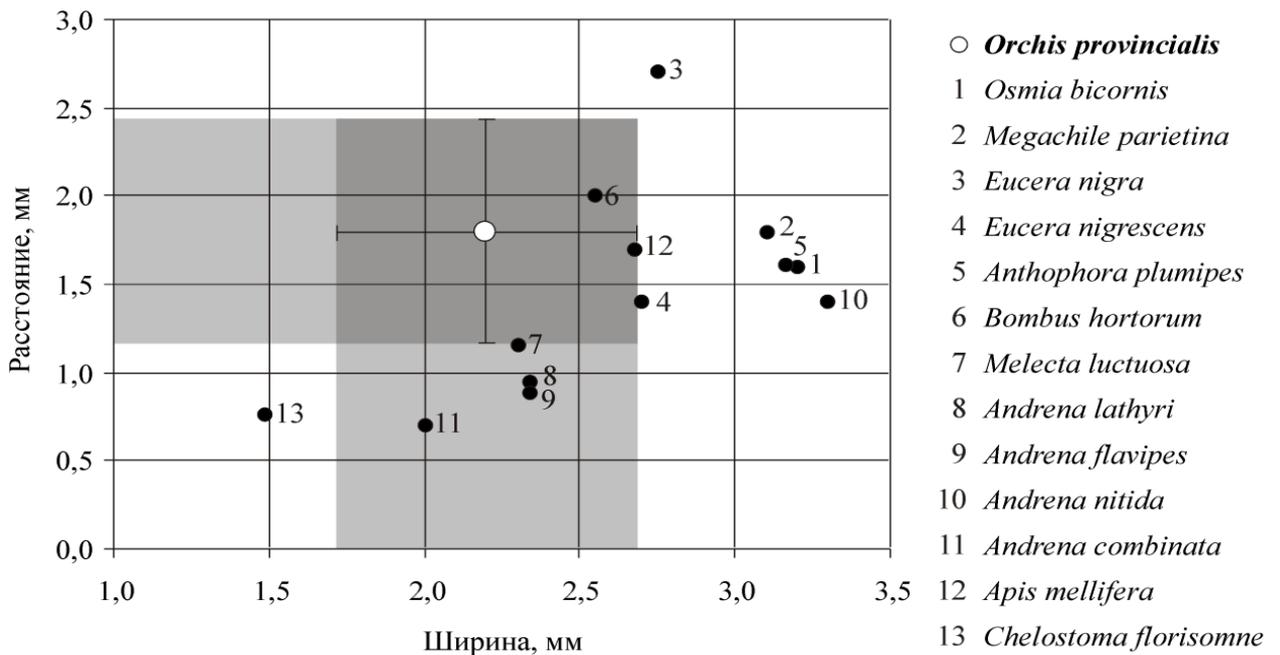


Рис. 3.9. Соответствие параметров цветка *Orchis provincialis* и головы пчелы

По горизонтали: ширина зева венчика цветка и ширина головы пчелы на уровне центра наличника. По вертикали: расстояние от прилипалец до входа в шпорец цветка и расстояние от центра наличника пчелы до конца жвал. Серым цветом выделены области значений, лежащих в пределах максимальных и минимальных значений параметров цветка.

По результатам сравнения длины канала шпорца с длиной галеа и ширины входа в шпорец с шириной галеа все виды продемонстрировали соответствие цветку (рис. 3.10), поскольку не попадание в область оптимальных величин по причине меньшей величины данных параметров не может служить препятствием к контакту прилипалец и наличника головы пчелы.

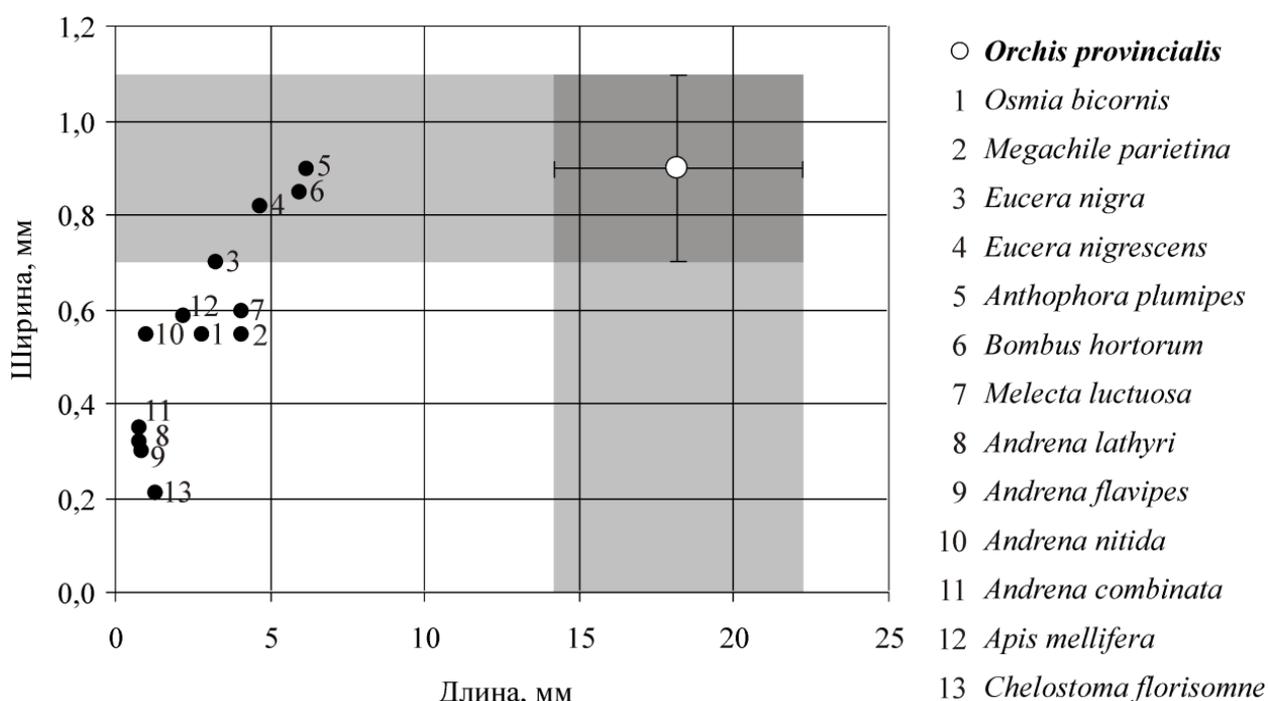


Рис. 3.10. Соответствие параметров цветка *Orchis provincialis* и головы пчелы

По горизонтали: длина канала шпорца цветка и длина галеа. По вертикали: ширина входа в шпорец цветка и ширина галеа. Серым цветом выделены области значений, лежащих в пределах максимальных и минимальных значений параметров цветка.

Следует отметить, что данные промеров четырех видов пчел – *Andrena minutula*, *Halictus maculatus*, *Evylaeus marginatus* и *Nomada* sp. – не представлены на рисунках в виду их явного несоответствия цветку из-за слишком малых размеров.

Исследования 2015 года значительно расширили список пчел-опылителей *O. provincialis* (см. табл. 3.6). В таблицу 3.6 включены все виды пчел, отловленные за все три сезона исследований, кроме самых мелких видов, явно

несоразмерных цветку *O. provincialis*. На рисунках 3.11 и 3.12 представлены данные, дающие возможность сопоставить параметры пчел большинства из этих видов с соответствующими параметрами цветков *O. provincialis* и сделать заключение о возможности участия этих пчел в опылении орхидеи. По данным этих рисунков и самцы и самки *Anthophora plumipes* (рис. Б.2 с) не могут принимать участие в опылении *O. provincialis*, как и наиболее крупные из шмелей – *Bombus argillaceus* и *B. terrestris* из-за большой ширины головы (имеются в виду матки шмелей этих видов, рабочие особи имеют значительно меньшие размеры, но появляются значительно позже). В группу возможных опылителей не попал и вид *Osmia bicornis* (рис. Б.2 а) по причине превышения максимальной длины расстояния от центра наличника до конца жвал (рис. 3.11 b), хотя на одной из особей, все же, был зарегистрирован поллиарий. Не попадает в группу возможных опылителей медоносная пчела (*Apis mellifera*) из-за превышения величины двух параметров (рис. 3.11). Важность совпадения именно по всем выделенным параметрам демонстрирует рисунок 3.12 b. На этом рисунке показано соответствие обобщенных параметров цветка и пчел: сравниваются ширина зева венчика цветка и ширина головы пчелы на уровне центра наличника, а также расстояние от прилипалец до конца шпорца цветка и расстояние от центра наличника до конца галеа пчелы. В этом случае невозможность участия в опылении показана только для медоносной пчелы и самого крупного шмеля *B. argillaceus* и допускается участие обоснованно отвергнутых ранее двух видов – *A. plumipes* и *B. terrestris*. Поэтому, применение обобщающих параметров не приемлемо. Для выявления потенциальных опылителей орхидеи *O. provincialis* необходим анализ по каждой паре параметров отдельно.

Таким образом, по данным наших исследований опылителями орхидеи *O. provincialis* в изученном локалитете зарегистрированы 4 вида пчел: *Andrena flavipes*, *A. lathyri* (рис. Б.1 а и b), *Osmia bicornis* и *Chelostoma florissomne*. На основании морфометрических данных еще 8 видов пчел (*Andrena nitida* (рис. Б.2 d), *A. ranunculorum*, *Andrena* sp.1, *Eucera longicorni*, *E. nigrescens* (рис. Б.1 с и d), *Bombus pascuorum* (рис. Б.2 e) и *Melecta luctuosa*) могут быть причислены к группе потенциальных опылителей этого вида.

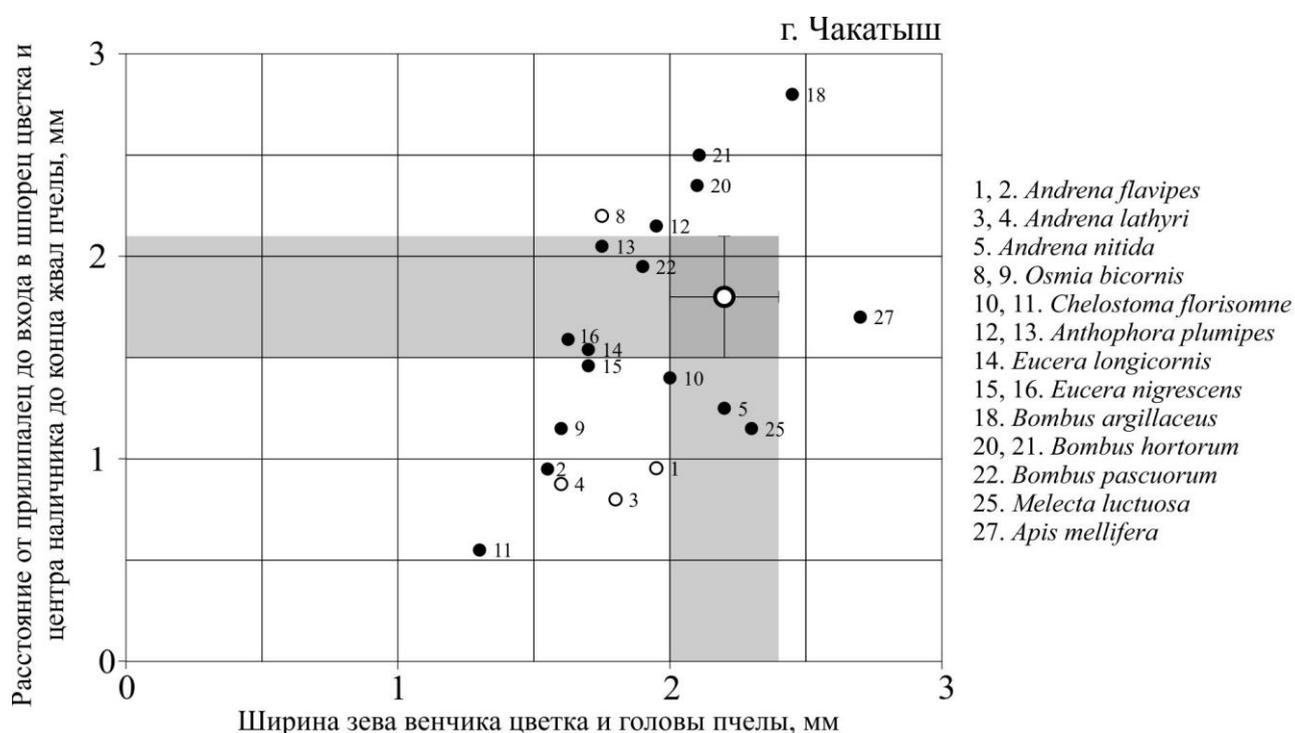
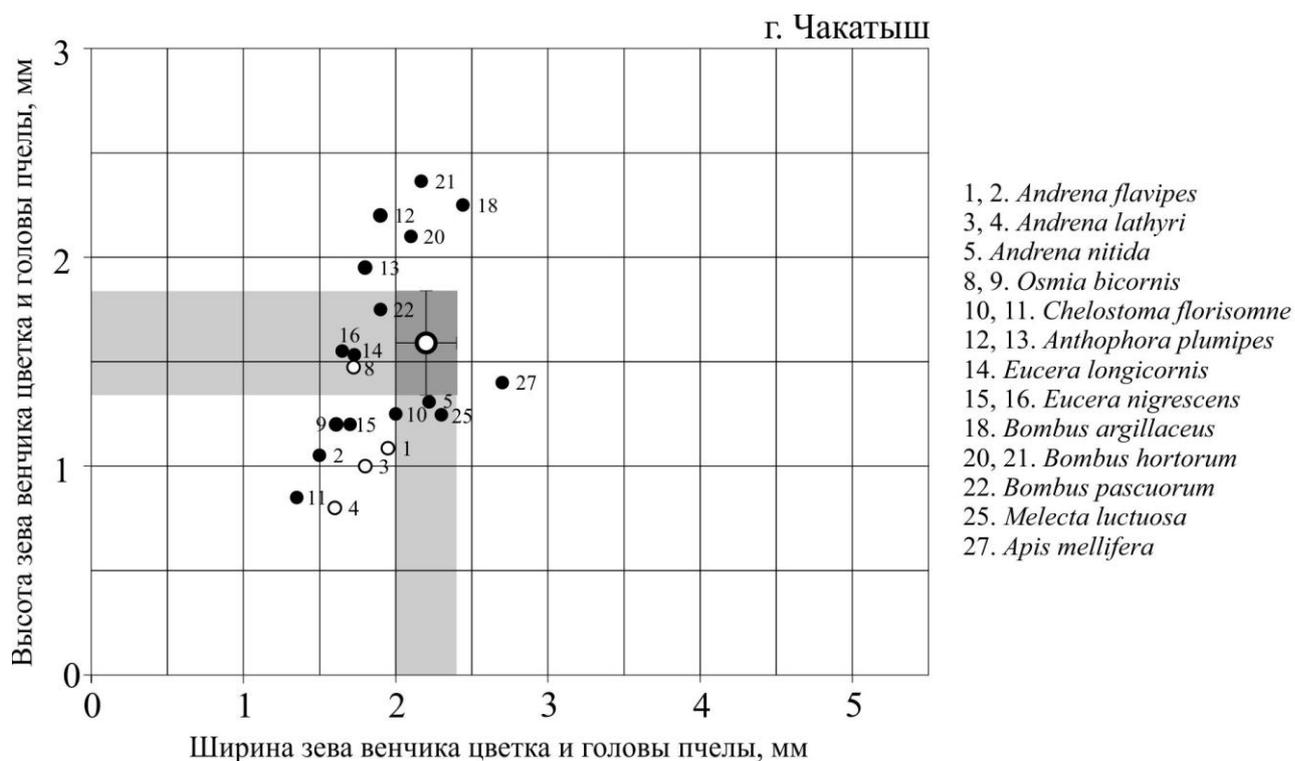


Рис. 3.11. Соответствие параметров цветка *Orchis provincialis* и головы пчел
 ○ – параметры цветка, серым цветом выделена область значений, лежащих в пределах стандартного отклонения; ○ – виды, особи которых отловлены с поллинариями; ● – виды, особи которых отловлены без поллинариев. Нумерация видов пчел соответствует таблице 3.6.

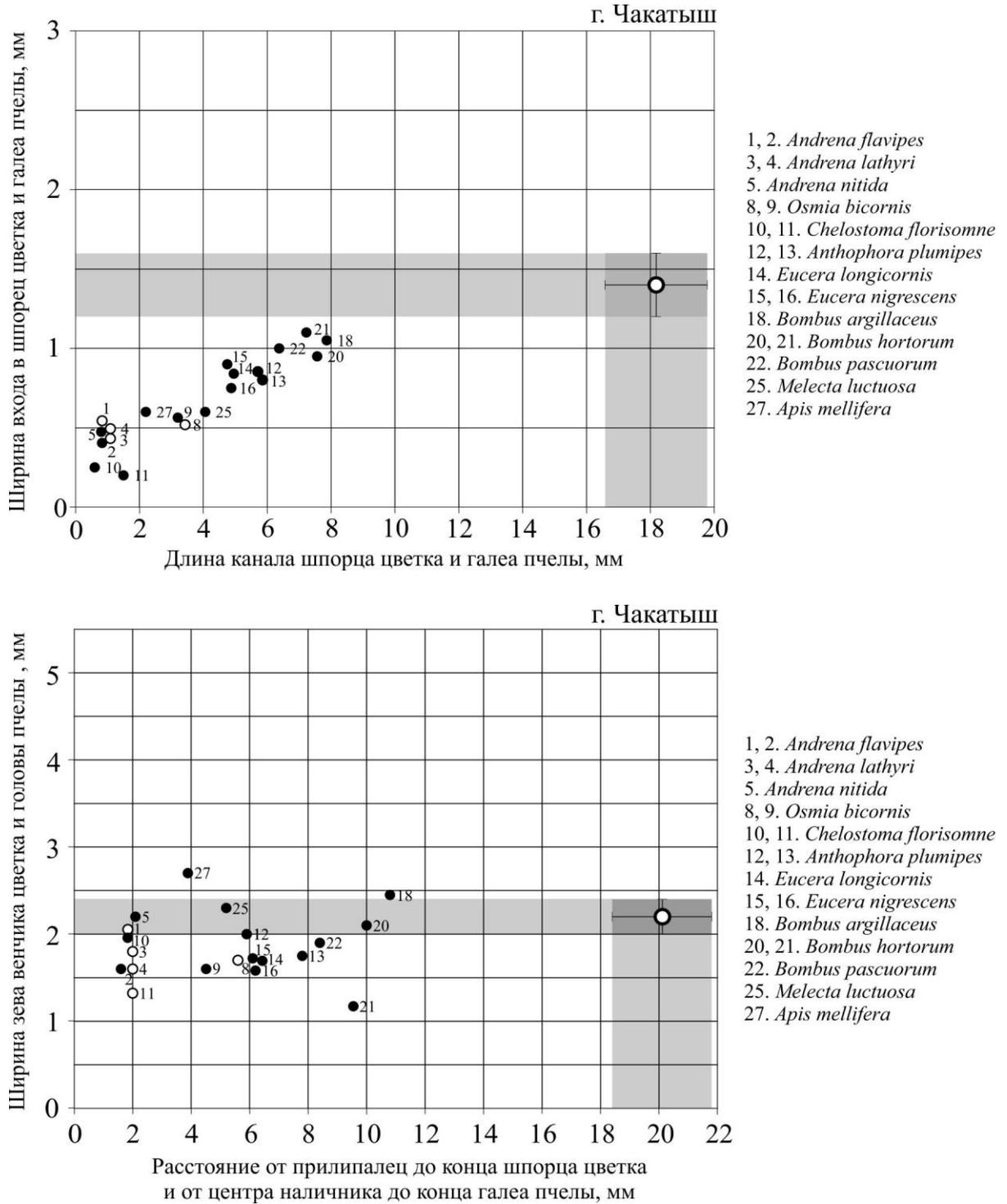


Рис. 3.12. Соответствие параметров цветка *Orchis provincialis* и головы пчел

○ – параметры цветка, серым цветом выделена область значений, лежащих в пределах стандартного отклонения; ○ – виды пчел, особи которых отловлены с поллинариями; ● – виды, особи которых отловлены без поллинаривев. Нумерация видов пчел соответствует таблице 3.6.

Эффективность опыления и характер взаимоотношений с опылителями. На протяжении трех сезонов цветения *O. provincialis* нами отмечен относительно высокий, для безнектарного вида орхидей, уровень опыления цветков: 25 % в 2013 г., 41 % в 2014 г. и 32 % в 2015 г. (рис. 3.13).

Характер взаимоотношений пчел-опылителей с орхидеями мы выявляли в ходе анализа изменений, которые происходили в состоянии цветков, после посещения их пчелами. Цветок орхидеи после посещения его опылителем может принять одно из восьми состояний (ссылка на рис. в методике). Соотношение цветков, находящихся в разных состояниях, отражает важные характеристики опылителей как их численность (плотность), привлекательность для них цветков орхидеи, повторность посещения цветков, усиление или ослабление активности пчел в ходе повторных попыток обнаружить пищевой ресурс в цветках.

Соотношение цветков разного состояния, вызванного деятельностью опылителей *O. provincialis*, представлено на рисунке 3.13. Из данных рисунка видно, что в каждый из сезонов наблюдений каждая вторая пчела, из числа впервые посетивших цветок *O. provincialis*, проявляя к нему при этом максимальный интерес (первое состояние цветка), в дальнейшем посетила еще один цветок. Об этом свидетельствует сумма долей второго, третьего и четвертого состояния при сравнении ее с долей цветков первого состояния. При этом, в год максимального опыления (2014 г.) половина пчел этой группы в дальнейшем посетила второй цветок с прежним интересом, также извлекая из цветка по два гемиполлинария (второе состояние). В другие два сезона таких пчел была меньше, при этом, чем меньше их было, тем ниже был общий уровень опыления.

Величина доли пчел, которые осуществили первое посещение цветка, проявляя к нему относительно небольшой интерес (пятое состояние), оказалась близка по годам и колебалась от 5 до 8 %. При этом каждая из этих пчел в дальнейшем в среднем посетила 2 цветка в 2013, 3 – в 2015 и 5 – в 2014 годах. Что нашло пропорциональное отражение в общем уровне опыления цветков: 24, 33 и 38 % соответственно.



Рис. 3.13. Соотношение цветков разного состояния и основные показатели деятельности опылителей орхидеи *Orchis provincialis* в разные сезоны

▨ – цветки первого свидания; ■ – опыленные цветки; подписи по горизонтальной оси соответствуют рисунку 2.3.

В целом, каждая из привлеченных на цветки орхидеи пчела во все сезоны наблюдения в среднем, посетила еще один цветок, о чем свидетельствует близкие по значению величины коэффициента повторности: 2,0, 2,1 и 1,9 по сезонам 2013, 2014 и 2015 годов соответственно. Таким образом, наибольший процент опыления цветков *O. provincialis* в 2014 г. (41,4 %) был обеспечен большей численностью (плотностью) пчел, о чем говорит наибольшая в этот сезон доля цветков первого свидания (37,3 %) при примерном равенстве коэффициента повторности посещения цветков.

Система привлечения опылителей. Цветки *O. provincialis* безнектарны и ничем не вознаграждают опылителей. Такие орхидеи привлекают опылителей обманным путем. Наиболее распространенные способы привлечения пчел основаны на обмане неопытных опылителей (за счет яркой окраски соцветий) или подражанию соцветиям растения (за счет сходства окраски, формы и размеров), щедро вознаграждающего пчел нектаром и/или пыльцой. Цветки *O. provincialis* не обладают особой яркостью, хотя и выделяются из общего спектра цветущих по соседству растений (рис. 3.14). Учитывая относительно высокий процент опыления *O. provincialis*, можно предположить, что способ, основанный на привлечении неопытных опылителей, если и используется этой орхидеей, то не является основным. То есть, интерес пчел к цветкам *O. provincialis* связан с наличием какого-то модельного растения, вознаграждающего пчел пыльцой и нектаром. К таким растениям можно отнести два вида: *Lathyrus aureus* (рис. В.1 а) и *Corydalis cava* subsp. *marschalliana* (рис. В.1 е). Первый вид имеет соцветия сходные с соцветиями *O. provincialis* по цвету и размерам, цветет в период цветения *O. provincialis* и встречается достаточно часто на территории, прилегающей к месту произрастания орхидеи. Об использовании этого вида в качестве модели говорит и тот факт, что установленный нами в качестве опылителя вид пчел – *Andrena lathyri* – трофически связан с растениями рода *Lathyrus*, что подтверждается данными сбора пчел на цветущей растительности по всему его ареалу (Осычнюк, 1980) и отражено в названии вида.

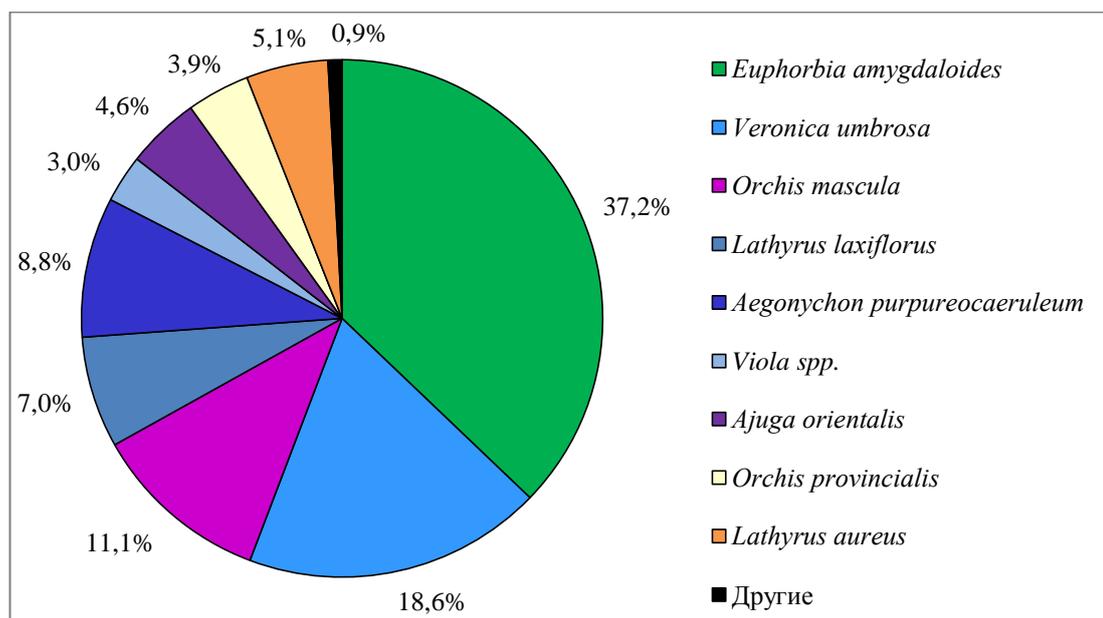


Рис. 3.14. Соотношение числа цветков разных видов растений, цветущих в окружении *Orchis provincialis* в период массового цветения, и их цветовая гамма (гора Чакатыш, 14.05.2015)

Кроме того, наши наблюдения показали, что данный вид пчел имеет с *O. provincialis* еще одну связь, но особого рода. Самцы *A. lathyri* используют соцветия орхидеи при патрулировании территории в качестве ориентиров, а, возможно, и маркеров своих брачных участков. О. Лагутова и А. Чеботарь предположили, что *O. provincialis* привлекает опылителей обманным путем, имитируя соцветия вознаграждающего вида *Lathyrus aureus* (Lagutova, Chebotar, 1990). В качестве опылителя *O. provincialis* эти авторы, предположительно, указали шмеля *Bombus hortorum*. Размерные показатели рабочих особей данного вида допускают участие этого вида в опылении *O. provincialis* (см. рис. 3.8–3.9).

Второй вид, предполагаемый в качестве модели для подражания – *C. cava* subsp. *marschalliana* – также заслуживает внимания. Соцветия этого вида имеют хорошее сходство с соцветиями *O. provincialis* по форме, размерам и цвету. Зацветает *C. cava* subsp. *marschalliana* несколько раньше, чем *O. provincialis*, но значительная часть периода его цветения совпадает с периодом цветения орхидеи этого вида. В Горном Крыму *C. cava* subsp. *marschalliana* встречается относительно не часто, но в поясе буковых лесов в

некоторых местах из года в год дает аспективное цветение. В период цветения этот вид является одним из основных кормовых растений для целого ряда видов шмелей, в том числе и для *B. hortorum* – одного из потенциальных опылителей *O. provincialis*.

3.2. Особенности антэкологии *Orchis pallens*

Антэкологические и биологические особенности *O. pallens* изучали в одном из мест его произрастания в Крыму – в балке Волдарь. Данный локалитет *O. pallens* располагался на склоне западной экспозиции, в широколиственном лесу из бука и дуба скального (рис. А.2). Исследования проводились в 2014 и 2015 гг.

Фенология цветения. Динамика цветения *O. pallens* в сезоны 2014 и 2015 гг. представлена на рисунке 3.15.

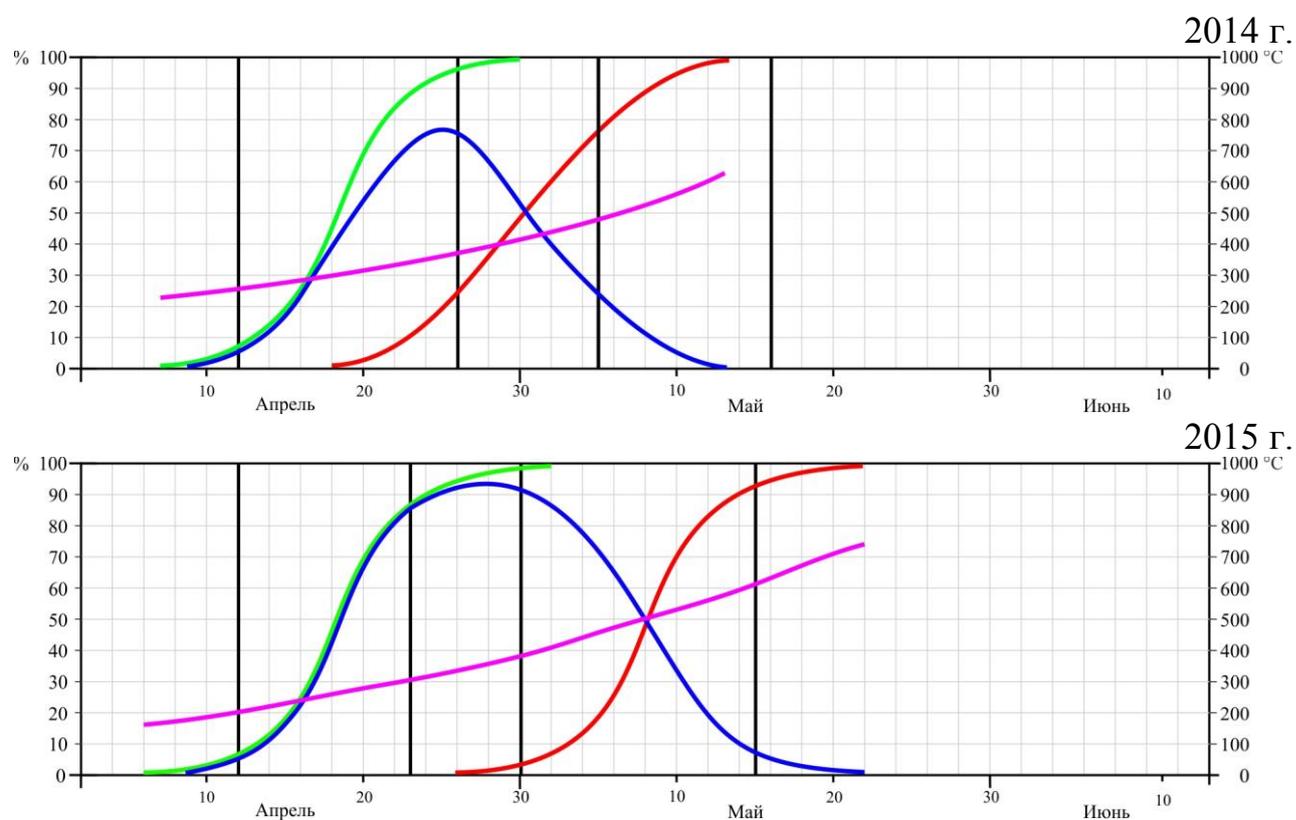


Рис. 3.15. Динамика цветения *Orchis pallens* в разные годы

— доля цветущих цветков от их общего количества; — кумулята накопления распутившихся цветков; — кумулята накопления отцветших цветков, — кумулята накопления активных температур. Даты учета соотношения бутонов, цветущих и отцветших цветков отмечены вертикальными линиями.

Сравнивая рисунки между собой можно отметить, что даты начала цветения в разные годы практически совпадают. В 2014 году начало цветения выпало на 7 апреля и в 2015 году – на 6 апреля. Последние бутоны также раскрылись почти одновременно. В 2014 году это произошло 30 апреля, а в 2015 – 2 мая.

Не смотря на то, что даты начала цветения и окончания распускания цветков совпали, даты начала отцветания первых цветков *O. pallens* в исследованном локалитете сильно разнятся – 18 и 26 апреля в 2014 и 2015 гг. соответственно, как и разница в датах полного отцветания – 13 мая и 22 мая в 2014 и 2015 гг. соответственно. Общая продолжительность цветения *O. pallens* в балке Волдарь в 2014 году составила 36 дней с пиком цветения с 22 по 28 апреля, в 2015 году – 46 дней, с максимумом цветения с 24 апреля по 1 мая.

По результатам наблюдений сумма активных температур начала цветения составила в 2014 году – 233 °С, в 2015 – 160 °С, а окончания цветения: 630 °С и 740 °С соответственно.

Пространственное распределение и морфометрические показатели генеративных особей. В указанном выше пункте произрастания *O. pallens* в 2014 и 2015 годах было обнаружено и исследовано 30 и 31 цветущих растений соответственно. Исходя из общей площади участка, на котором располагались генеративные особи *O. pallens* (0,3 га), плотность цветущих растений составила 105 м квадратных на одно растение.

Характер пространственного распределения генеративных особей в исследованном пункте представляет рисунок 3.16. Цветущие растения располагались в основном на расстоянии 2–3 м друг от друга, за исключением одной группы (5 экземпляров), которые располагались на расстоянии 11–56 см. Два экземпляра росли на удалении от остальных на 6 и 7 метров.

Основные морфометрические показатели генеративных особей *O. pallens* представлены в таблице 3.7. Данные таблицы свидетельствуют о том, что параметры цветущих растений обладают разной степенью вариации: общая высота и высота цветоноса характеризуются слабым варьированием, высота и периметр окружности соцветия – средним, значительной степенью вариации характеризуется показатель количество цветков в соцветии.

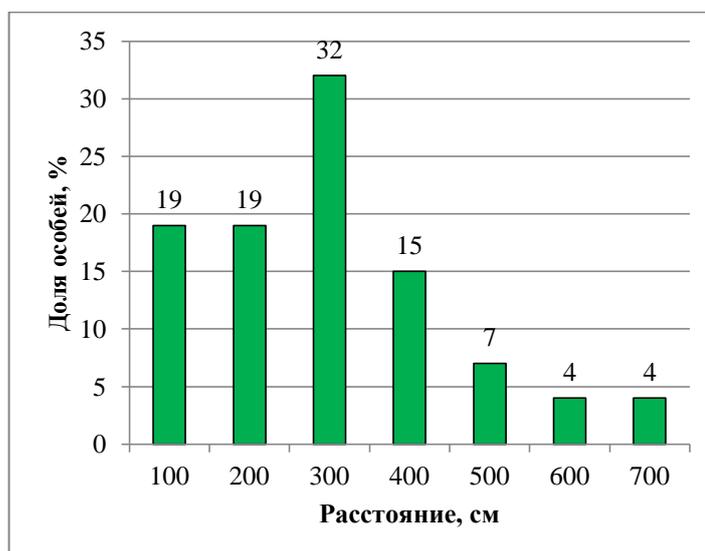


Рис. 3.16. Гистограмма распределения генеративных растений *Orchis pallens* по расстоянию до ближайшего соседа

Таблица 3.7

Морфометрические показатели цветущих растений *Orchis pallens*

Параметр	Показатели выборки				
	N	min–max, см	$\bar{x} \pm \sigma$	σ^2	$C_v, \%$
Общая высота растения	30	26,3–36,1	30,6±2,4	5,7	8
Высота цветоноса	30	19,6–26,7	22,5±1,76	3,1	8
Высота соцветия	30	5,0–12,7	8,1±1,75	3,1	22
Периметр окружности соцветия	30	6,3–13,2	10,3±1,55	2,4	15
Количество цветков в соцветии	30	4–24	14,2±3,9	15,36	28

На рисунке 3.17 изображены гистограммы распределения генеративных особей *Orchis pallens* по общей высоте растения и высоте соцветия. Гистограмма на рисунке 3.20 а соответствует гипотезе о нормальном распределении. Наблюдается правосторонняя асимметрия ($A_s=+0,37$, $s_{A_s}=0,61$), что свидетельствует о некотором смещении симметрии от центра распределения в сторону меньших значений. В целом преобладают растения общей высотой в диапазоне 29,2–30,5 см. Рисунок 3.17 б свидетельствует, что данные выборки имеют нормальное распределение, с существенной правосторонней асимметрией ($A_s=+0,63$, $s_{A_s}=0,61$).

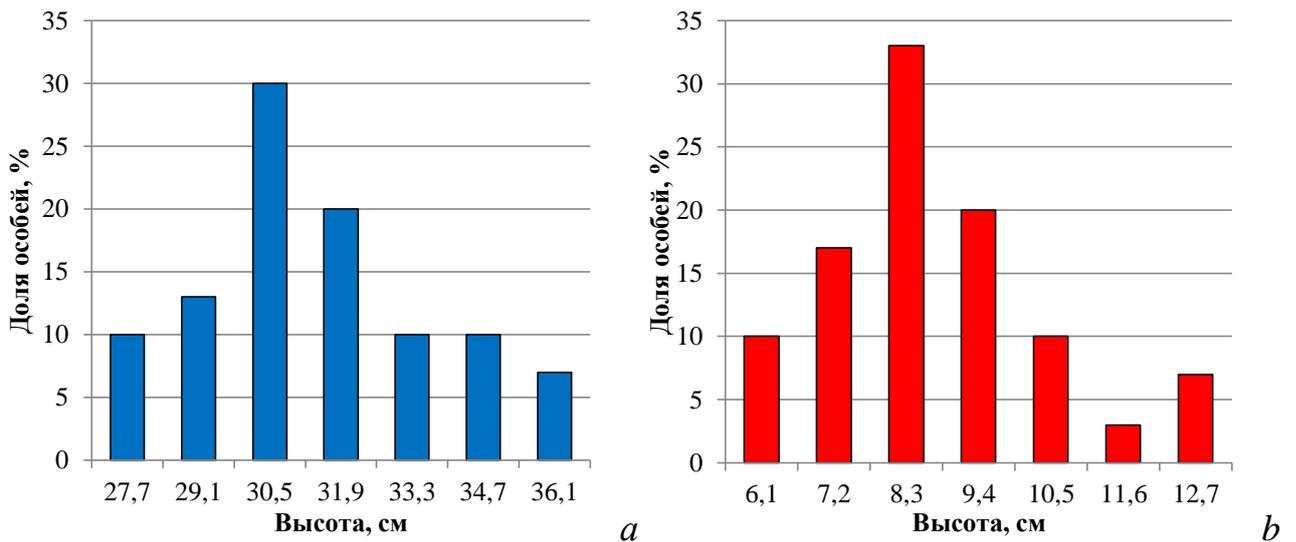


Рис. 3.17. Гистограммы распределения генеративных растений *Orchis pallens* по общей высоте (a) и высоте соцветия (b)

На рисунке 3.18 представлены ранжированные ряды цветущих растений по общей высоте, высоте цветоноса и соцветия. Эти рисунки наглядно демонстрируют наличие высокой корреляционной зависимости между общей высотой генеративных особей и высотой цветоноса, а также высотой соцветия, и полное отсутствие связи между параметрами «высота цветоноса» и «высота соцветия» (табл. 3.8).

Таблица 3.8

Связь между некоторыми параметрами генеративных растений *Orchis pallens*

Параметры	Общая высота	Высота соцветия	Высота цветоноса
Общая высота	1		
Высота соцветия	0,68	1	
Высота цветоноса	0,69	-0,07	1

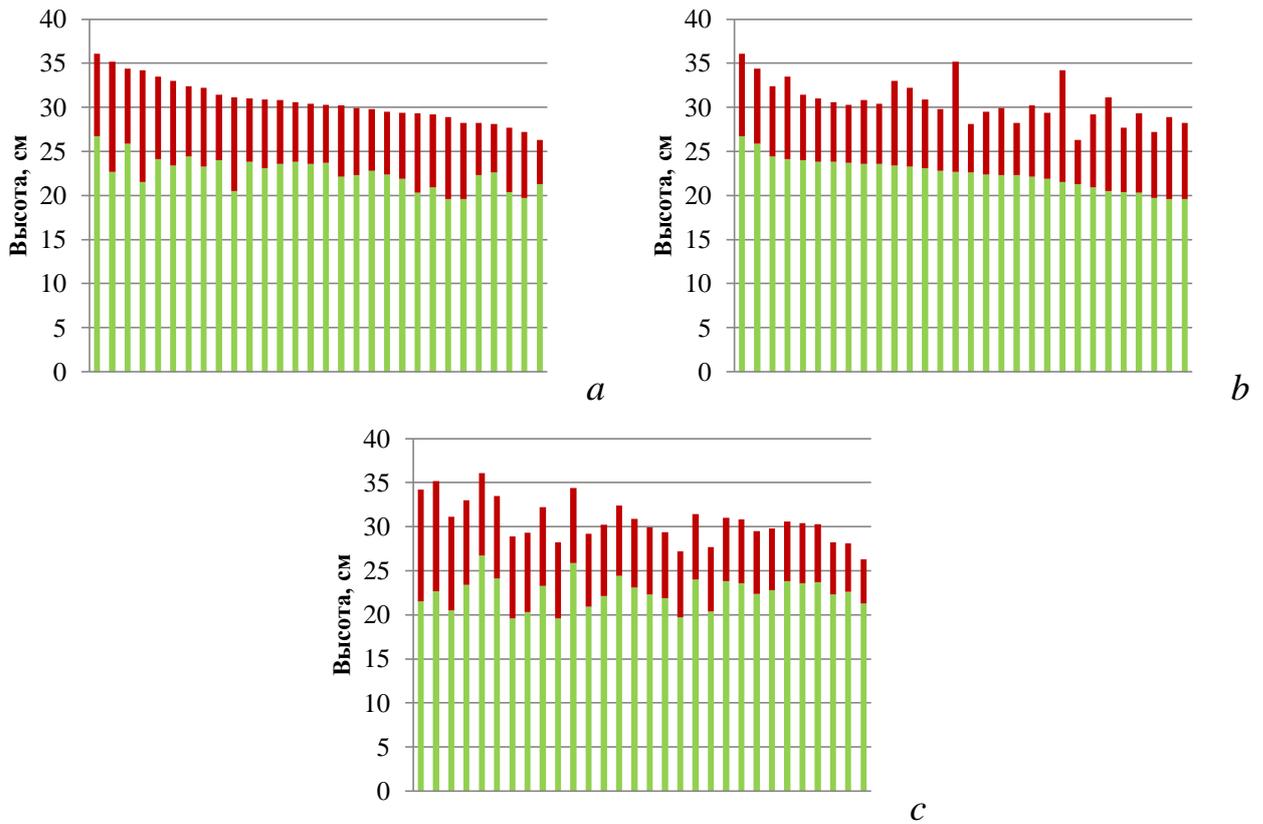


Рис. 3.18. Ранжированные ряды особей *Orchis pallens* по общей высоте (a), высоте цветоноса (b) и высоте соцветия (c)

Зеленая часть столбцов – цветонос, красная – соцветие.

Морфометрические показатели и филлотаксис соцветий, морфометрические показатели цветка. На рисунке 3.19 изображена гистограмма распределения растений по количеству цветков в соцветии. Данная гистограмма соответствует гипотезе о нормальном распределении, но имеет место сдвиг значений влево от центра распределения (коэффициент асимметрии +0,41, средняя квадратическая ошибка коэффициента асимметрии 0,61), что позволяет заключить о наличии существенной правосторонней асимметрии. Модальный класс включает растения с 11–13 цветками в соцветии. Представление о филлотаксисе соцветия *O. pallens*, дают рисунки 3.20 и 3.7 с, на которых представлены цилиндрический и плоскостной филлотаксисы модельного растения. Обе модели построены по средним значениям отдельных параметров соцветия (см. табл. 3.7). Для *O. pallens* характерно равномерное распределение цветков в соцветии. В соответствии с данными цилиндрического филлотаксиса средняя плотность соцветия составила 1 цветок на $5,9 \text{ см}^2$.

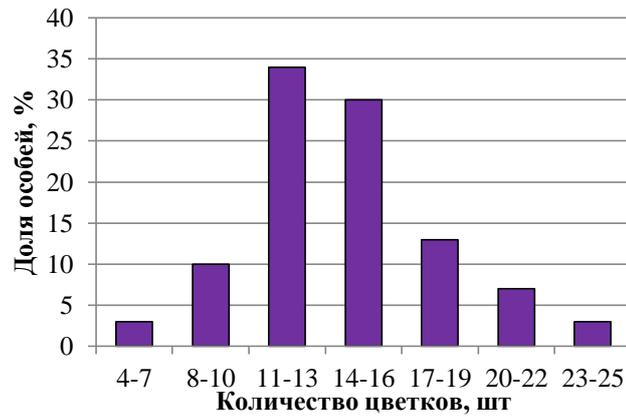


Рис. 3.19. Гистограмма распределения генеративных растений *Orchis pallens* по количеству цветков в соцветии

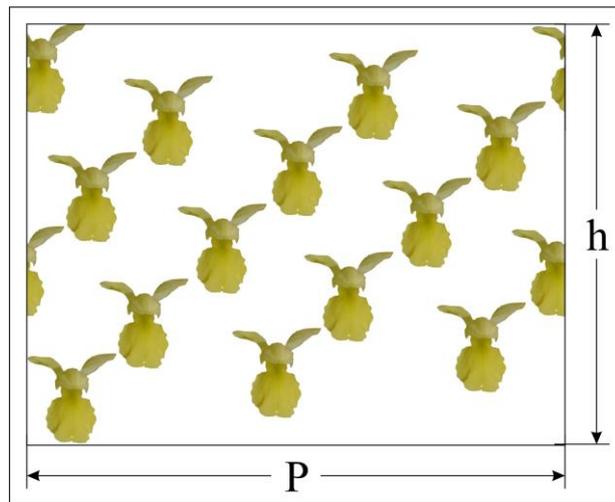


Рис. 3.20. Цилиндрический филлотаксис соцветия *Orchis pallens*

P – периметр окружности соцветия; h – высота соцветия.

Таблица 3.9

Основные морфометрические показатели цветка *Orchis pallens*

Параметр	Показатели выборки, мм				
	N	min–max	$\bar{x} \pm S_x$	σ	$C_v, \%$
Высота зева венчика (a)	30	0,4–2,2	1,6±0,4	0,2	25
Ширина зева венчика (b)	30	2,1–3,2	2,7±0,3	0,1	11
Длина канала шпорца (c)	30	6,7–11,7	9,9±1,4	2,1	14
Расстояние от прилипалец до входа в шпорец (d)	30	3,6–7,3	6,0±1,1	1	17
Высота отверстия шпорца на входе (h)	30	0,8–2,1	1,6±0,4	0,1	25

Примечание к таблице: буквенные обозначения параметров даны в соответствии с рисунком 2.1

Видовой состав опылителей и их морфологическое соответствие цветкам орхидеи. В ходе исследований, был установлен видовой состав пчел, принимающих участие в опылении *O. pallens* (см. табл. 3.6). В балке Волдарь в период цветения *O. pallens* на его соцветиях зарегистрировано три вида пчел-опылителей. На четырех экземплярах обнаружены гемиполлинии – на двух *Bombus bohemicus* и по одному на *Andrena ranunculorum* и самце *Osmia bicornis*. Следовательно, эти виды можно считать фактическими опылителями данного вида орхидеи. Что касается остальных трех экземпляров, то они относятся к одному виду пчел – *Andrena flavipes* (одна самка и два самца).

Нами проведен анализ соответствия морфометрических показателей цветка *O. pallens* и головной части пчел, отловленных в районе произрастания орхидеи на ее цветках и на цветках соцветий других видов растений, цветущих одновременно с ней. Результаты сравнения параметров цветка орхидеи и пчел-опылителей представлены на рисунках 3.21–3.22.

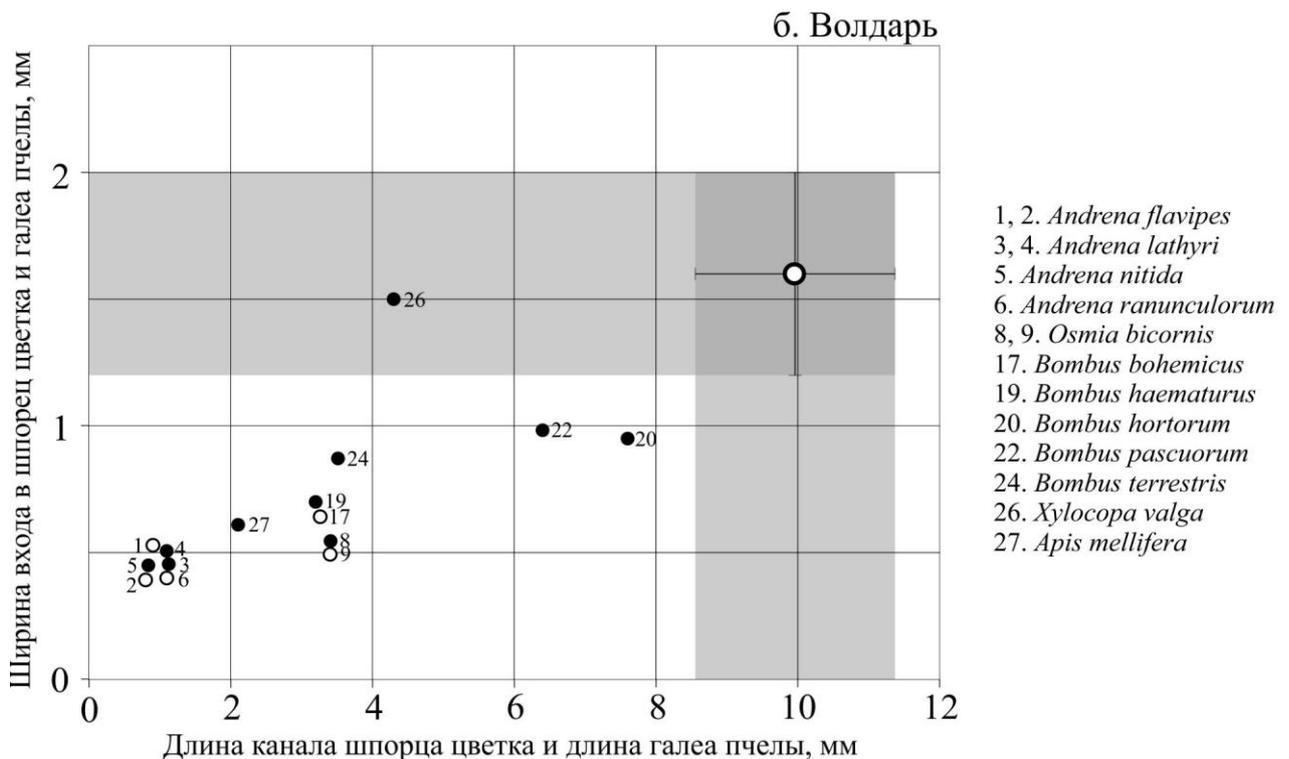


Рис. 3.21. Соответствие параметров цветка *Orchis pallens* и частей головы пчел-опылителей (Горный Крым, балка Волдарь)

○ – параметры цветка, серым цветом выделена область значений, лежащих в пределах стандартного отклонения; ○ – виды пчел, особи которых отловлены с поллиниями; ● – виды пчел, особи которых отловлены без поллинириев.

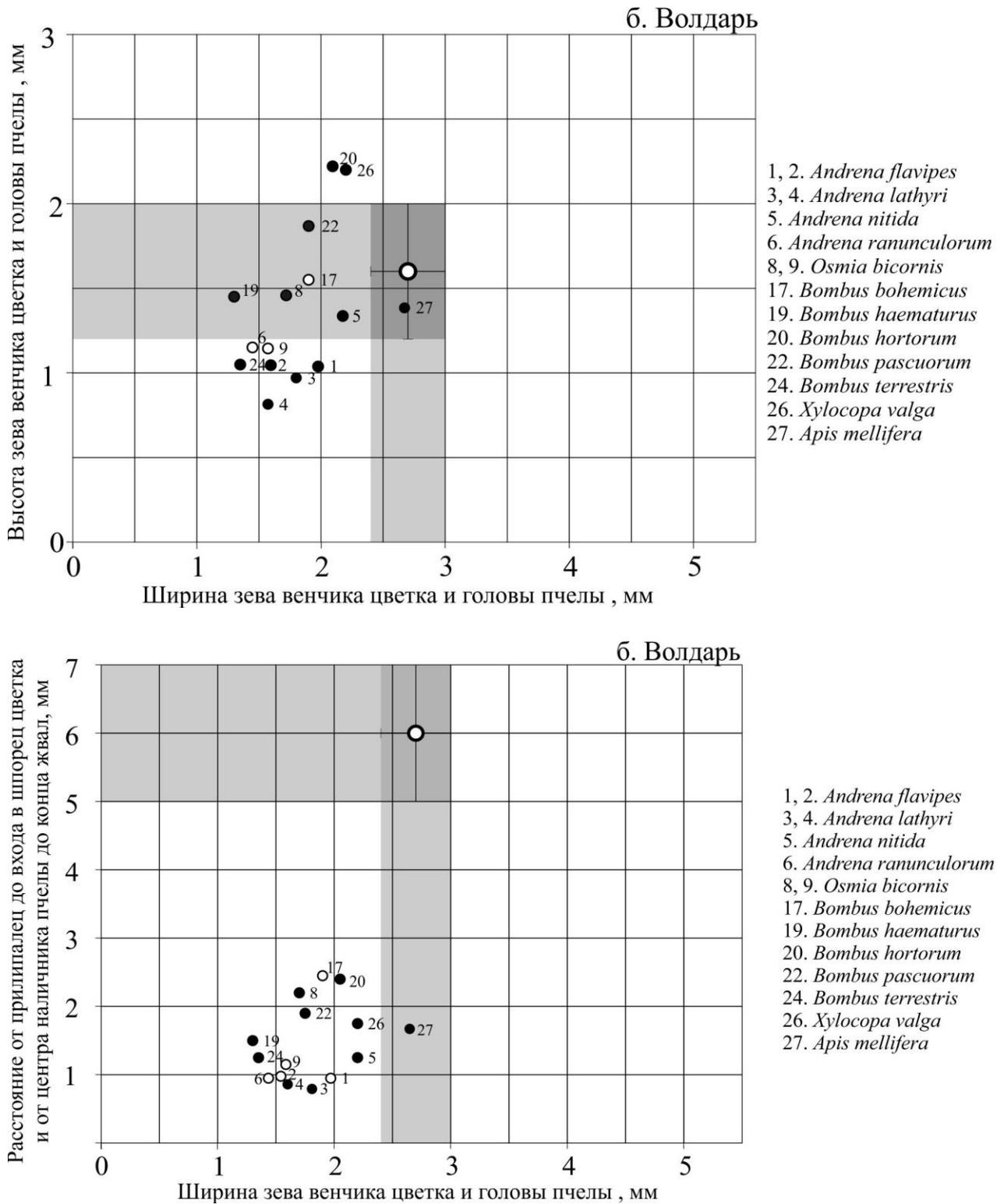


Рис. 3.22. Соответствие параметров цветка *Orchis pallens* и головы пчел-опылителей (Горный Крым, балка Волдарь)

○ – параметры цветка, серым цветом выделена область значений, лежащих в пределах стандартного отклонения; ○ – виды пчел, особи которых отловлены с поллинариями; ● – виды, особи которых отловлены без поллинариев.

Сравнение соответствующих пар параметров «ширина зева венчика цветка» – «ширина головы на уровне центра наличника» и «высота зева венчика» – «высота головы на уровне центра наличника» показало, что два вида пчел – *B. hortorum* и *X. valga* – не соответствуют цветку. У обоих видов высота головы больше высоты зева венчика, что может служить препятствием для контакта с прилипальцами и прикрепления поллиналиев на наличнике пчел этих видов. Тем не менее, *B. hortorum*, был замечен при извлечении поллиналиев из цветков *O. pallens* (личное сообщение С. П. Иванова), это можно объяснить тем, что этот вид имеет особенно длинный хоботок (рис. 3. 21) и удлинённый наличник, сужающийся к жвалам. За счет этого голова пчелы вступает в контакт с прилипальцами ниже центра наличника, но все же в его пределах и поллиналии прикрепляются достаточно надежно.

Остальные виды пчел из списка, в случае контакта с цветком, могут стать опылителями данной орхидеи (8 видов), так как размеры их головы морфологически соответствуют размерам цветка и, следовательно, их можно включить в группу потенциальных опылителей *O. pallens*.

Характер взаимоотношений с опылителями и эффективность опыления. В течение двух лет наблюдений *O. pallens* показал высокий процент опыления цветков: 42 % в 2014 году и 53 % в 2015 году (рис. 3.23).

Соотношение долей цветков разного состояния представлено на рисунке 3.23, из которого следует, что к данному виду проявляется высокий интерес со стороны опылителей, так в 2014 году 74 % цветков были посещены опылителями, а в 2015 – 95 %.

Судить о привлекательности цветков для пчел-опылителей можно по сравнению долей цветков первого и сумме цветков 2-го, 3-го и 4-го состояний. Так, в первый сезон цветки первого состояния составили 29 %, а второго 14, а во втором – 39 % и 18 % соответственно. Это свидетельствует, что половина пчел (из числа пчел, извлечших по 2 поллиналия) в 2014 г. и почти половина пчел в 2015 г., повторили попытку поиска нектара в цветках *O. pallens* и опылили их.

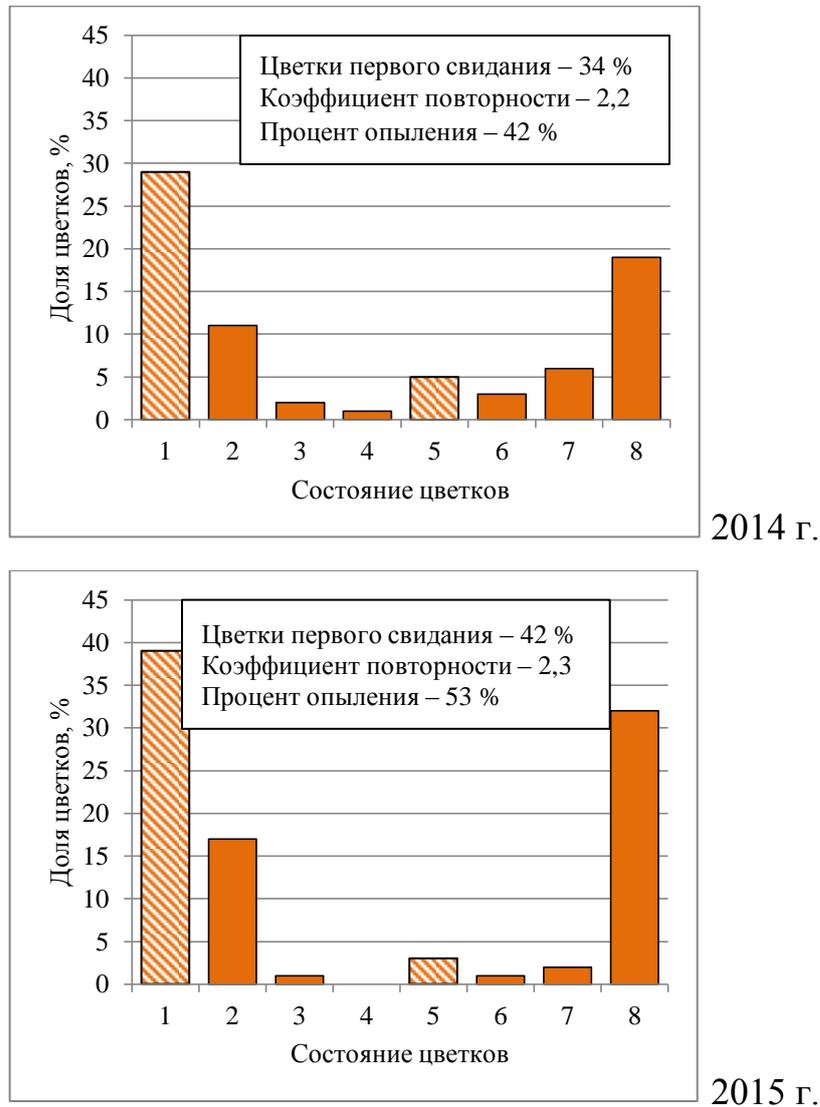


Рис.3.23. Соотношение цветков разного состояния и основные показатели деятельности опылителей орхидеи *Orchis pallens* в разные сезоны (балка Волдарь)

▨ – цветки первого свидания; ■ – опыленные цветки; подписи по горизонтальной оси соответствуют рисунку 2.3.

Пчел, впервые посетивших цветок, но проявивших при этом небольшой интерес к нему (пятое состояние), было в 6 раз в 2014 г. и в 13 раз в 2015 г. меньше чем пчел, проявивших большой интерес при первом посещении (первое состояние), при этом у некоторой части (3 % в 2014 г. и 1 % в 2015 г.) интерес возрос, и при последующем посещении цветка они извлекли по два поллиария (6 состояние). Тем не менее, каждая из пчел, из группы проявивших большую

осторожность при первом посещении цветка, посетила в дальнейшем по нескольку цветков, о чем свидетельствует сравнение доли цветков 5-го состояния и суммы долей цветков 6-го, 7-го и 8-го состояний.

Если говорить в целом о повторности посещения цветков *O. pallens* опылителями, то средняя величина повторности была достаточно высокой и в 2014, и в 2015 году – 2,2 и 2,3 соответственно. Это свидетельствует, что каждая пчела, проявившая интерес к соцветиям *O. pallens*, в среднем посетила более двух цветков, извлекая поллинии у первого и опыляя второй.

Относительно высокой в месте произрастания *O. pallens* оказалась и плотность пчел-опылителей, косвенным свидетельством чему является большая доля цветков первого состояния. Сочетание высокой численности пчел и относительно высокой повторности посещения цветков обеспечили высокий уровень опыления *O. pallens* в каждый из сезонов наблюдений – 42 % в 2014 и 53 % в 2015 году.

Система привлечения опылителей. *O. pallens* относится к видам орхидей не вознаграждающих своих опылителей. Это означает, что *O. pallens* привлекает пчел обманом. Обычно обман и привлечение на цветки опылителей обеспечивается яркой окраской соцветий орхидеи или подражанию какому-то модельному растению, сходному по форме, размерам и цвету соцветия с соцветием орхидеи данного вида. Определенное значение может иметь дефицит кормовых растений – небольшое число и малочисленность цветущих вместе с орхидеей других растений.

Соцветия *O. pallens*, не обладают особо ярким соцветием, о чем свидетельствует и его название. Компенсировать этот недостаток и обеспечить высокую степень привлекательности цветков *O. pallens*, отмеченную выше, может наличие модельного растения. В качестве кандидата на роль модельного растения *O. pallens* можно отнести широко распространенной в данной местности *Primula veris* subsp. *macrocalyx* (рис. В.1 d), которая произрастает в данном локалитете и цветет в сроки цветения орхидеи. Соцветия этого вида внешне сходны с соцветиями *O. pallens* по высоте и по окраске околоцветника.

Модельным растением может служить также *Caridalis cava* subsp. *marchalliana*, произрастающий под пологом леса вблизи исследуемого вида, соцветия которого имеют еще большее сходство с соцветием *O. pallens*.

Цветки *O. pallens* обладают ярко выраженным запахом, напоминающим запах бузины черной (*Sambucus nigra*). Если рассматривать запах цветков *O. pallens* с точки зрения привлечения опылителей, то первое, что стоит отметить, это специфичность этого запаха. Вообще, для безнектарных орхидей, привлекающих на цветки пчел, запах не характерен, но если бы он все-таки был, то логично было бы ожидать, что этот запах имел бы цветочные тона. Специфичность запаха цветков бузины связана с тем, что ее опылителями являются в основном мухи. Мухи не замечены нами на цветках *O. pallens*, но при просмотре цветков на предмет выноса поллиналиев, мы неоднократно замечали застрявших в шпорцах цветков мелких мух, чего никогда не наблюдалось при просмотре цветков орхидей других видов.

Таким образом, специфический запах цветков *O. pallens*, вероятнее всего, является не дополнительным фактором привлечения пчел, а отдельным самостоятельным фактором привлечения насекомых-опылителей из совершенно другой систематической группы – опылителей из числа мух.

Орхидея *O. pallens* цветет в относительно ранние сроки. В период ее цветения в месте произрастания орхидеи нами зарегистрировано всего 5 видов, цветущих в это же время видов растений (рис. 3.24). Это не может не оказывать влияние на опылителей, увеличивая их интерес к цветкам орхидеи.

Таким образом, система привлечения опылителей *O. pallens*, предположительно включает три способа: наличие модельного растения (*Caridalis cava*), привлечение неопытных опылителей, а также привлечение в качестве опылителей мух с помощью специфического запаха, исходящего цветками.

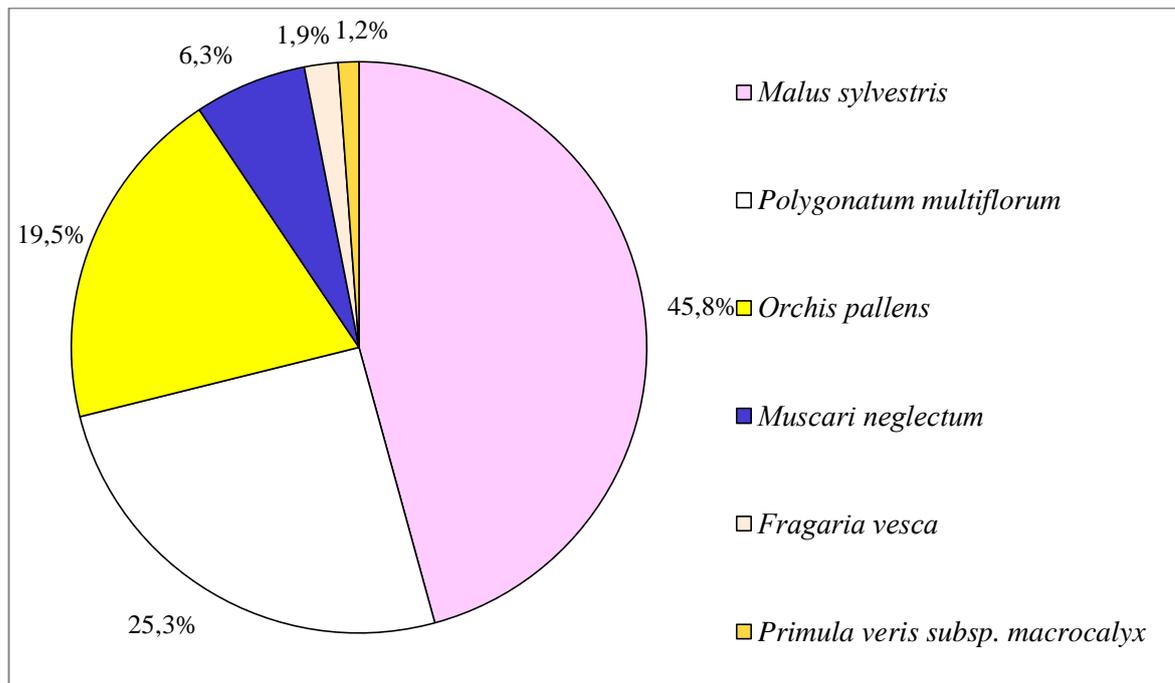


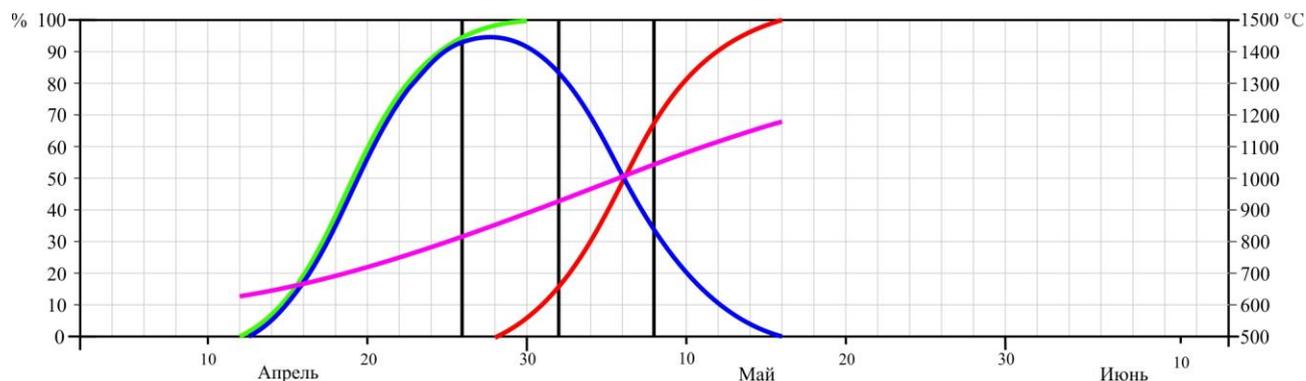
Рис. 3.25. Соотношение числа цветков видов растений, цветущих непосредственно в месте произрастания *Orchis pallens* в период его массового цветения, и их цветовая гамма (балка Волдарь, 30.04.2015)

3.3. Особенности антэкологии *Dactylorhiza romana*

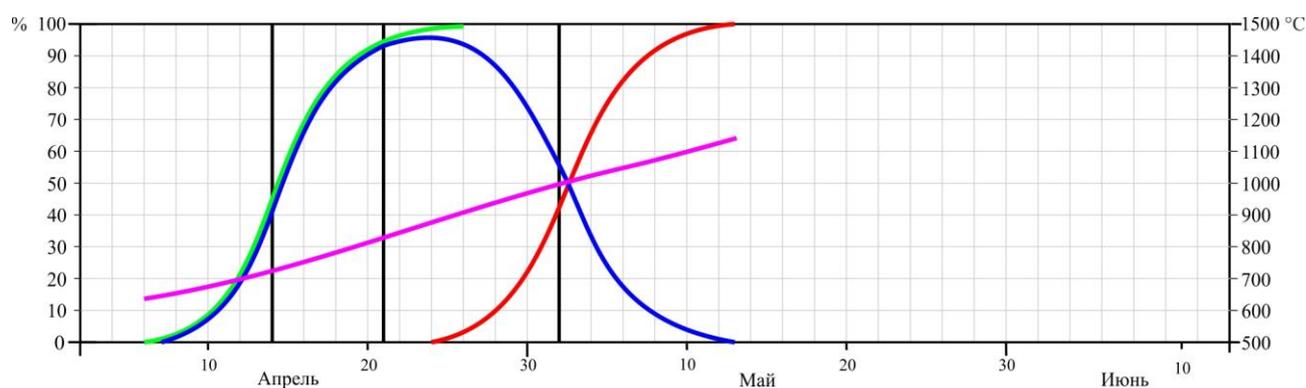
Антэкологию и биологию *D. romana* исследовали в двух пунктах произрастания орхидеи: первый – на горе Кагель, второй – в Осиновой балке на западном склоне северного Демерджи. На горе Кагель растения росли в шибляке на склоне северо-западной экспозиции (рис. А.3), в Осиновой балке – на участке склона южной экспозиции под сводом дубового леса (рис. А.4). Исследования проводились в сезоны 2013–2015 гг.

Фенология цветения. Динамика цветения *D. romana* в двух местах произрастания в сезоны 2013–2015 гг. представлена на рисунках 3.26–3.27. Из рисунков следует, что начало цветения *D. romana* существенно не отличаются между двумя пунктами, если сравнивать их по отдельным годам. Так в 2013 году на горе Кагель начало цветения выпало на 12 апреля, в 2014 – 6 апреля, и в 2015 году на 14 апреля, а в Осиновой балке на 14, 8, 10 апреля соответственно. Это относится и к датам начала отцветания: 28, 24, 30 апреля на горе Кагель и 30, 20, 22 апреля в Осиновой балке по годам соответственно.

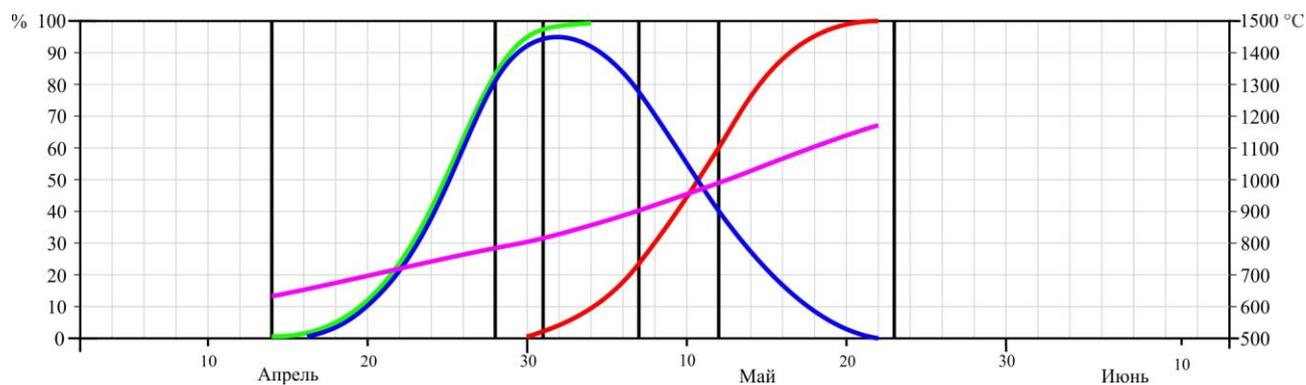
2013 г.



2014 г.



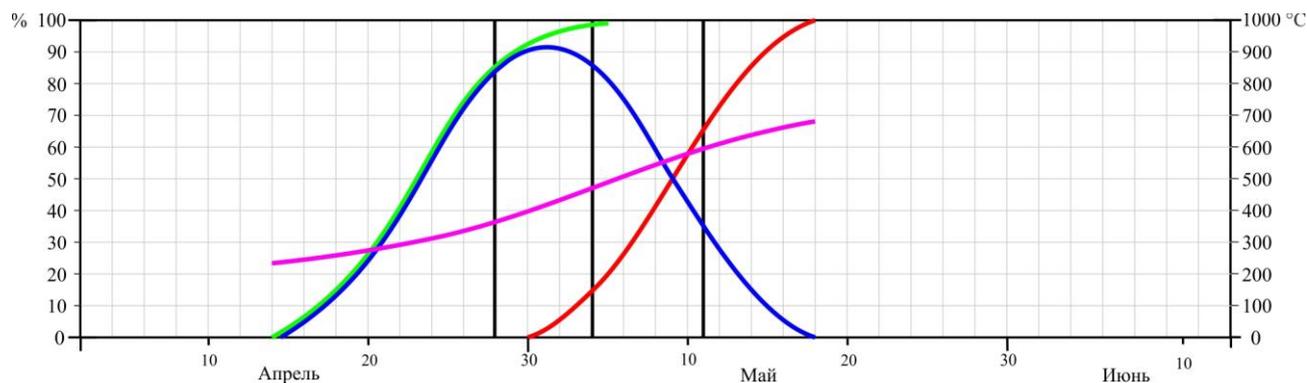
2015 г.

Рис. 3.26. Динамика цветения *Dactylorhiza romana* на горе Кагель

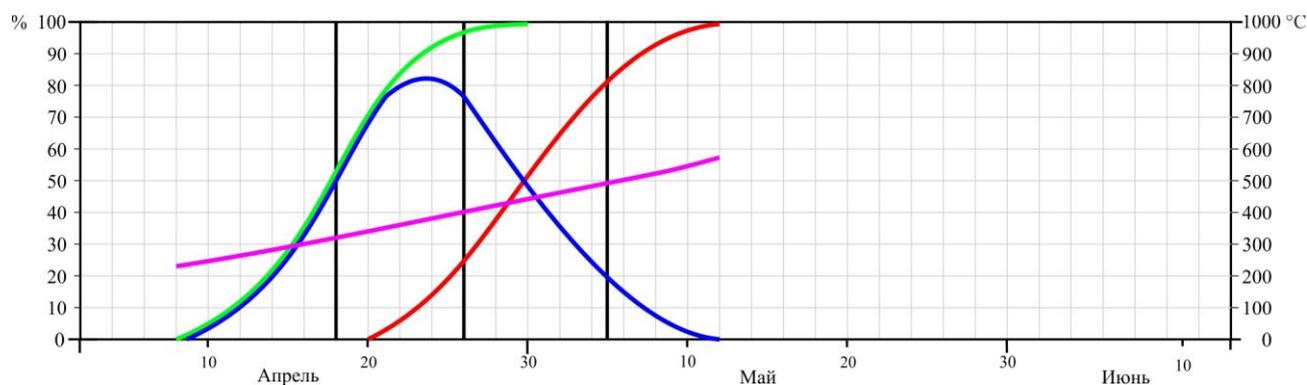
в разные годы

— доля цветущих цветков от их общего количества; — кумулята накопления распустившихся цветков; — кумулята накопления отцветших цветков, — кумулята накопления активных температур. Даты учета соотношения бутонов, цветущих и отцветших цветков отмечены вертикальными линиями.

2013 г.



2014 г.



2015 г.

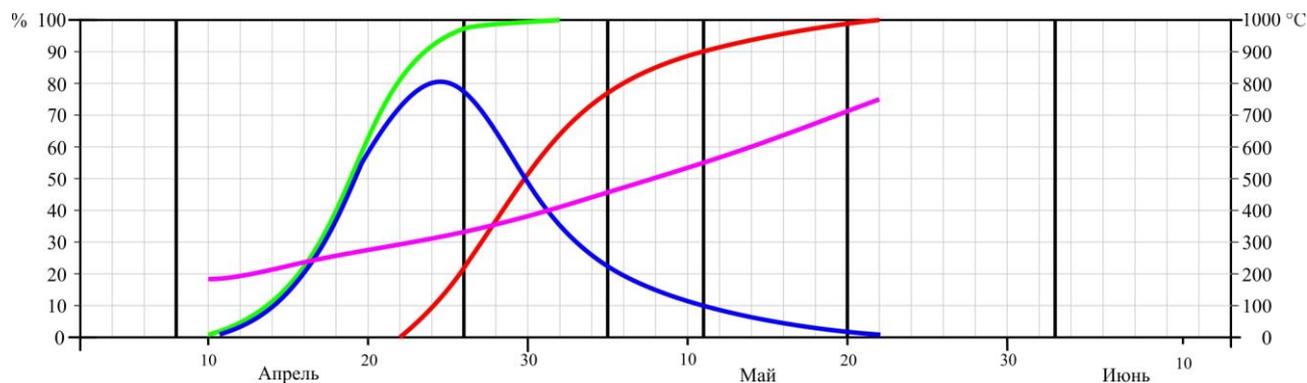


Рис. 3.27. Динамика цветения *Dactylorhiza romana* в Осиновой балке
в разные годы

— — доля цветущих цветков от их общего количества; — — кумулята накопления распутившихся цветков; — — кумулята накопления отцветших цветков, — — кумулята накопления активных температур. Даты учета соотношения бутонов, цветущих и отцветших цветков отмечены вертикальными линиями.

Такая же схожесть характерна и для дат окончания цветения. В южнобережном локалитете эти даты пришлись на 16, 12, 21 мая, а в Горном Крыму на 18, 12, 22 мая в 2013, 2014, 2015 гг. соответственно. Такое совпадения дат требует пояснений (см. пункт 3.5.1).

Общая сумма дней цветения на горе Кастель в 2013 году составила 34 дня и пик цветения наблюдался 24–30 апреля, в 2014 – 36 дней с пиком цветения в период с 20 по 27 апреля, и в 2015 году – 37 дней, максимум цветения был с 29 апреля по 5 мая. В Осиновой балке продолжительность цветения в 2013 году – 34 дня, пик цветения – 28 апреля по 4 мая, в 2014 – 34 дня, с максимумом цветения в период с 21 по 26 апреля, и в 2015 году – 42 дня, пик цветения наблюдался в срок с 22 по 27 апреля.

В ходе трехлетних исследований было установлено, что сумма активных температур начала цветения на горе Кастель в 2013 году составила 623 °С, в 2014 – 641 °С и 634 °С в 2015 году, а окончания цветения 1179 °С, 1187 °С, 1152 °С соответственно годам. В Осиновой балке сумма активных температур начала цветения – 241 °С, 233 °С и 187 °С, а окончания – 679 °С, 571 °С и 714 °С соответственно в 2013, 2014 и 2015 годах.

Пространственное распределение и морфометрические показатели генеративных особей. Судить о пространственной структуре генеративных особей *D. rotana* в двух пунктах наблюдений можно по рисунку 3.28. Из гистограмм следует, что оба локалитета существенно не отличаются друг от друга. Как на горе Кастель, так и в Осиновой балке, преобладающее число особей располагалось на расстоянии от 1 до 50 см, с последующим убыванием числа особей в следующих в диапазонах классовых интервалов гистограмм. В тоже время нельзя не отметить, что распределение особей на горе Кастель физиономически отличалось от распределения особей в Осиновой балке. Это связано с тем, что в диапазоне от 0 до 50 см на горе Кастель основная масса особей располагалась на расстоянии до 25 см, а в Осиновой балке более 25 см.

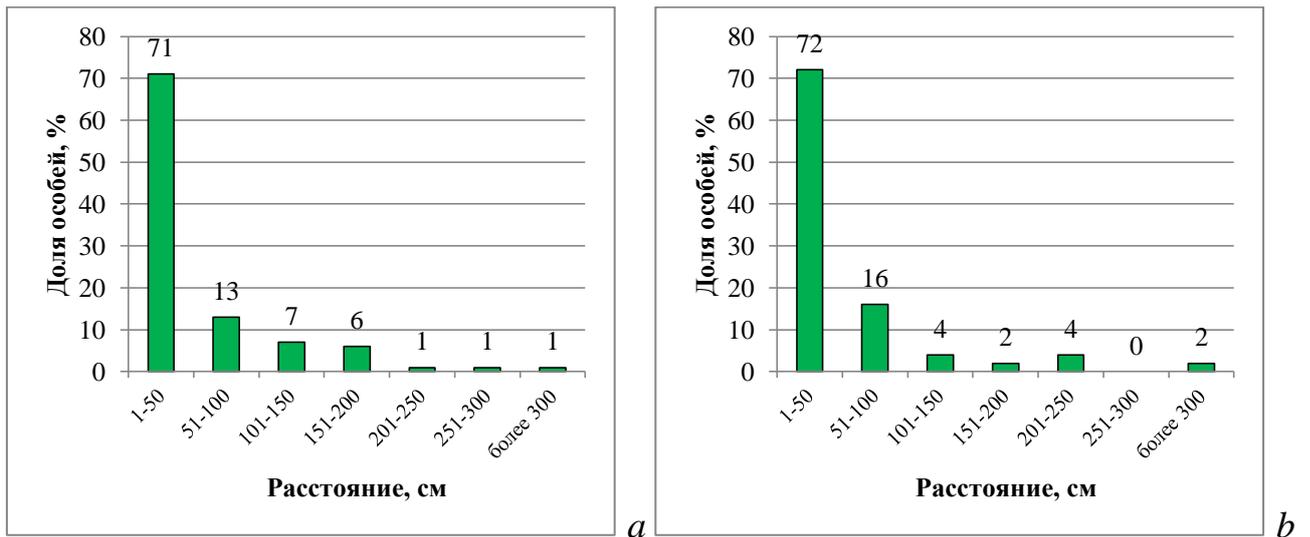


Рис. 3.28. Гистограммы распределения цветущих растений *Dactylorhiza romana* по расстоянию до ближайшего соседа (а – гора Кастель, b – Осиновая балка)

Основные морфометрические параметры цветущих растений *D. romana* представлены в таблице 3.10. Как показывают данные, отображенные в таблице, генеративные особи на горе Кастель по всем параметрам превосходят экземпляры из Осиновой балки. Также растения, из южнобережного локалитета, характеризуются большими величинами коэффициента вариации, чем растения горного локалитета. Наименьшие значения вариации, в обоих пунктах произрастания, характерны для «периметра окружности соцветия», а наибольшие для «количества цветков в соцветии».

На рисунке 3.29 а представлены гистограммы распределений цветущих растений по общей высоте из разных локалитетов. Гистограмма, характеризующая растения на горе Кастель показывает выраженное нормальное распределение, для данного локалитета наиболее типичны растения высотой 18–21 см.

Данные собранные в Осиновой балке свидетельствуют о нормальном распределении с небольшим сдвигом значений влево, для этого места произрастания характерны растения высотой 16–18 см.

Морфометрические показатели цветущих растений *Dactylorhiza romana*

Пункт	Параметр	Показатели выборки				
		N	min–max	$\bar{x} \pm \sigma$	σ^2	$C_v, \%$
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
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

Сравнивая гистограммы распределения по высоте соцветия (рис. 3.29 *b*), следует отметить, что большая часть генеративных растений в Осиновой балке приходится на модальный класс 3–4,25 см, на горе Кастель – 4,25–5,5 см. На южном берегу отмечены растения высотой соцветия до 10,5 см (исключительный экземпляр с высотой соцветия 12,4 см), в то время как максимальная высота соцветия в Осиновой балке достигает всего 6,75 см.

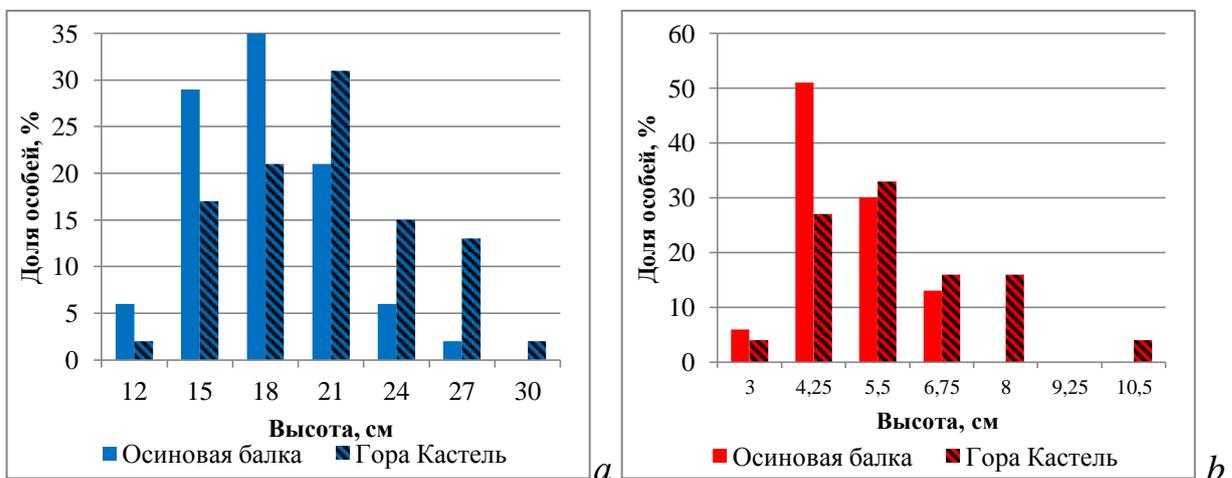


Рис. 3.29. Гистограммы распределения растений по общей высоте (*a*) и высоте соцветий (*b*) в двух локалитетах *Dactylorhiza romana*

На рисунке 3.30 отображены ранжированные ряды растений по общей высоте, высоте цветоноса и соцветия. По этим рядам можно наглядно проследить как отличия по размерным показателям, так и корреляционные связи между некоторыми параметрами генеративными растений, которые представлены в таблице 3.11.

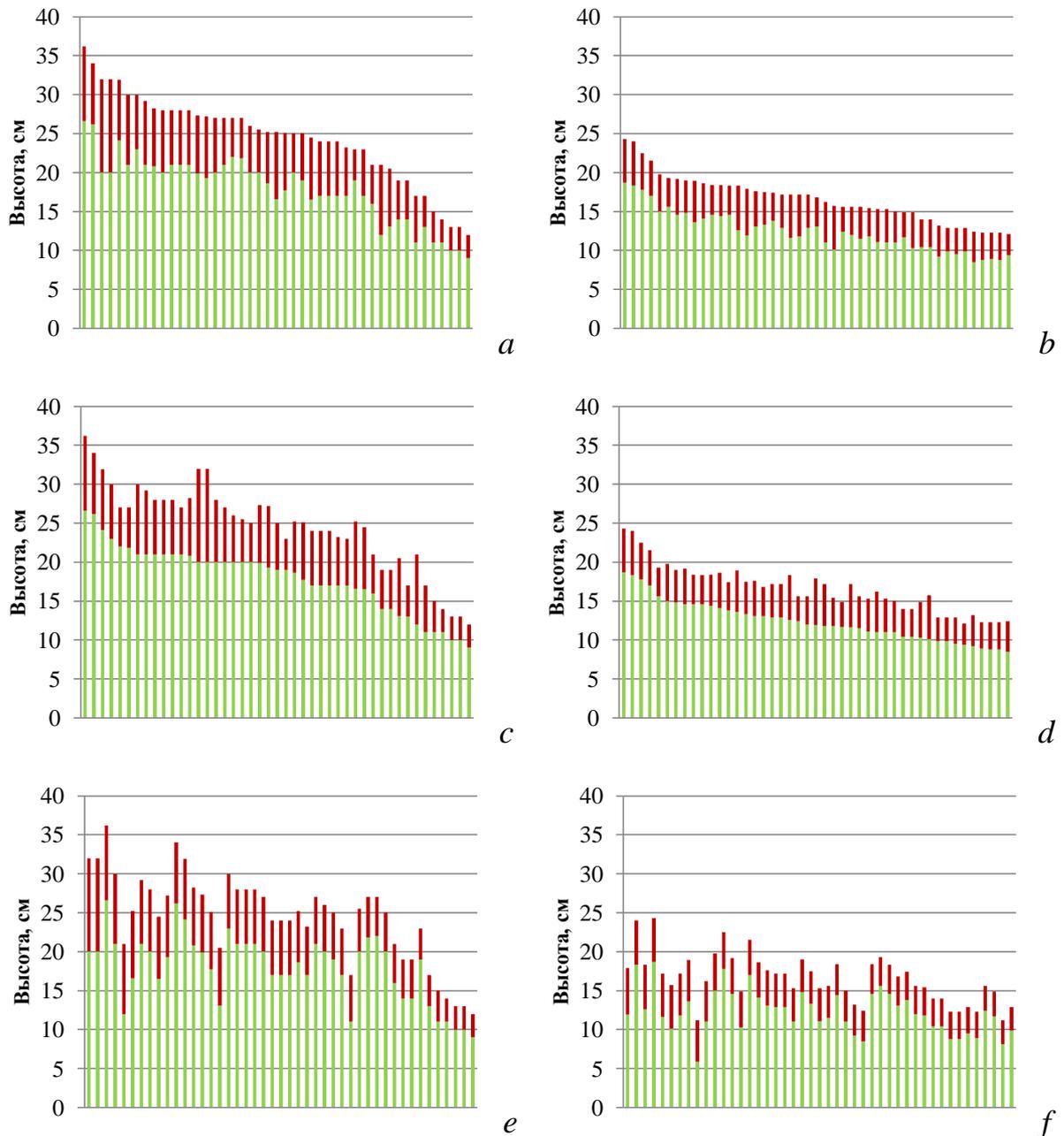


Рис. 3.30. Ряды растений *Dactylorhiza romana* ранжированные по общей высоте (a и b), по высоте цветоноса (c и d) и высоте соцветия (e и f)

Зеленая часть столбцов – цветонос, красная – соцветие. a, c, e – гора Кабель; b, d, f – Осиновая балка.

Четко прослеживается связь между параметрами «высота цветоноса» и «общая высота растения» в обоих локалитетах, а также очень высокая связь на горе Кагель и высокая связь в Осиновой балке между «высотой соцветия» и «общей высотой растения».

Морфометрические показатели и филлотаксис соцветий, морфометрические показатели цветка. На рисунке 3.31 изображены гистограммы распределения растений по количеству цветков в соцветии. Гистограмма, построенная по данным на горе Кагель (рис. 3.31 *a*), соответствует нормальному распределению. В данном локалитете наиболее типичны растения с 15–18 цветками на соцветии, но при этом наиболее часто встречаются растения с 14 цветками ($M_o=14$). На рисунке 3.31 *b* представлена гистограмма распределения цветущих особей *D. romana* в Осиновой балке по количеству цветков в соцветии. Отмечена положительная асимметрия (+0,9), то есть наблюдается сдвиг показателей в сторону меньших значений, в выборке преобладают растения с 7–10 цветками в соцветии. На горе Кагель растение с максимальным количеством цветков имело 30 цветков в соцветии, а в Осиновой балке – 19 (см. табл. 3.10).

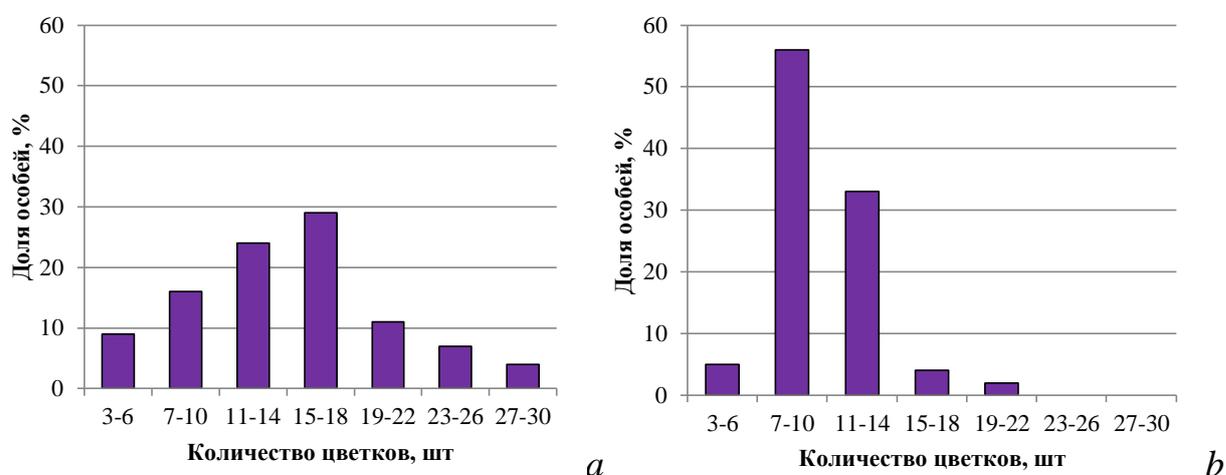


Рис. 3.31. Гистограмма распределения цветущих особей *Dactylorhiza romana* по количеству цветков в соцветии (*a* – гора Кагель, *b* – Осиновая балка)

Сравнивая рисунки 3.32 *a* и *b*, где отображены развертки соцветий, уже визуально видны отличия, как по линейным показателям, так и по плотности цветков в соцветии. Количественная оценка этих отличий представлена в таблице 3.10.

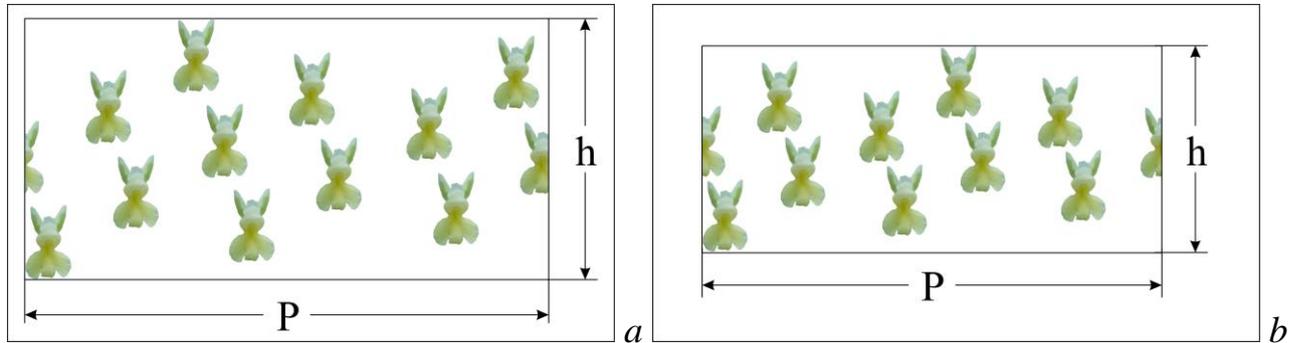


Рис. 3.32. Цилиндрический филлотаксис соцветия *Dactylorhiza romana* на горе Кастель (*a*) и в Осиновой балке (*b*)

P – периметр окружности соцветия; h – высота соцветия.

Оценивая филлотаксис соцветий *D. romana* из разных локалитетов отмечено, что 75 % на горе Кастель и 80 % в Осиновой балке, являются правозакрученными растениями, и средний угол между близ расположенными цветками одинаков и составляет 140° (см. рис. 3.7).

Основные морфометрические показатели цветка *D. romana*, отображающие связь цветок – опылитель, представлены в таблице 3.12. Исходя из этих данных, можно сделать вывод, что размеры зева венчика и некоторые параметры шпорца в двух изученных локалитетах произрастания близки по значениям. По совокупности полученных данных, можно заключить, что цветки на горе Кастель имеют зев венчика овальной формы более вытянутый по горизонтали, с меньшим расстоянием от прилипаец до входа в шпорец, с меньшим диаметром входа в шпорец, а сам шпорец более узкий и длинный чем у цветков из Осиновой балки.

Основные морфометрические показатели цветка *Dactylorhiza romana*

Пункт	Параметр	Показатели выборки				
		N	min–max	$\bar{x} \pm \sigma$	σ^2	$C_v, \%$
Гора Кастель	Высота зева венчика (a), мм	30	1,9–2,8	2,4±0,2	0,04	9
	Ширина зева венчика (b), мм	30	2,3–5,3	3,4±0,8	0,6	24
	Длина канала шпорца (c), мм	30	7,9–14,2	11,9±1,6	2,4	13
	Расстояние от прилипалец до входа в шпорец (d), мм	30	1,6–3,3	2,5±0,5	0,2	19
	Высота отверстия шпорца на входе (h), мм	30	1,0–2,3	1,6±0,3	0,1	20
Осиновая балка	Высота зева венчика (a), мм	30	1,8–3,3	2,7±0,3	0,1	12
	Ширина зева венчика (b), мм	30	2,3–4,1	3,0±0,5	0,2	15
	Длина канала шпорца (c), мм	30	7,8–13,0	10,3±1,2	1,5	12
	Расстояние от прилипалец до входа в шпорец (d), мм	30	1,8–3,8	2,8±0,4	0,2	16
	Высота отверстия шпорца на входе (h), мм	30	1,0–2,6	2,0±0,3	0,1	16

Видовой состав опылителей и их морфологическое соответствие цветкам орхидеи. В ходе исследований, был установлен видовой состав пчел, принимающих участие в опылении *D. romana* в двух локалитетах (см. табл. 3.6). В урочище Кастель в период цветения *D. romana* зарегистрировано 9 видов пчел-опылителей. На 14-ти экземплярах 7-ми видов обнаружены поллинии. Следовательно, эти 7 видов можно считать фактическими опылителями данного вида орхидеи в этом локалитете. В локалитете Осиновая балка отловлено 13 видов пчел, 16 экземпляров 8-ми видов были отловлены с поллиниями. Всего в двух локалитетах произрастания на цветках *D. romana* зарегистрировано 14 видов пчел, 7 видов из них отмечены в обоих пунктах.

Нами проведен анализ соответствия морфометрических показателей цветка *D. romana* и головы пчел, отловленных в районе произрастания орхидеи на ее цветках и на цветках соцветий других видов растений, цветущих одновременно с ней. Результаты сравнения параметров цветка орхидеи и пчел-опылителей представлены на рисунках 3.33–3.35.

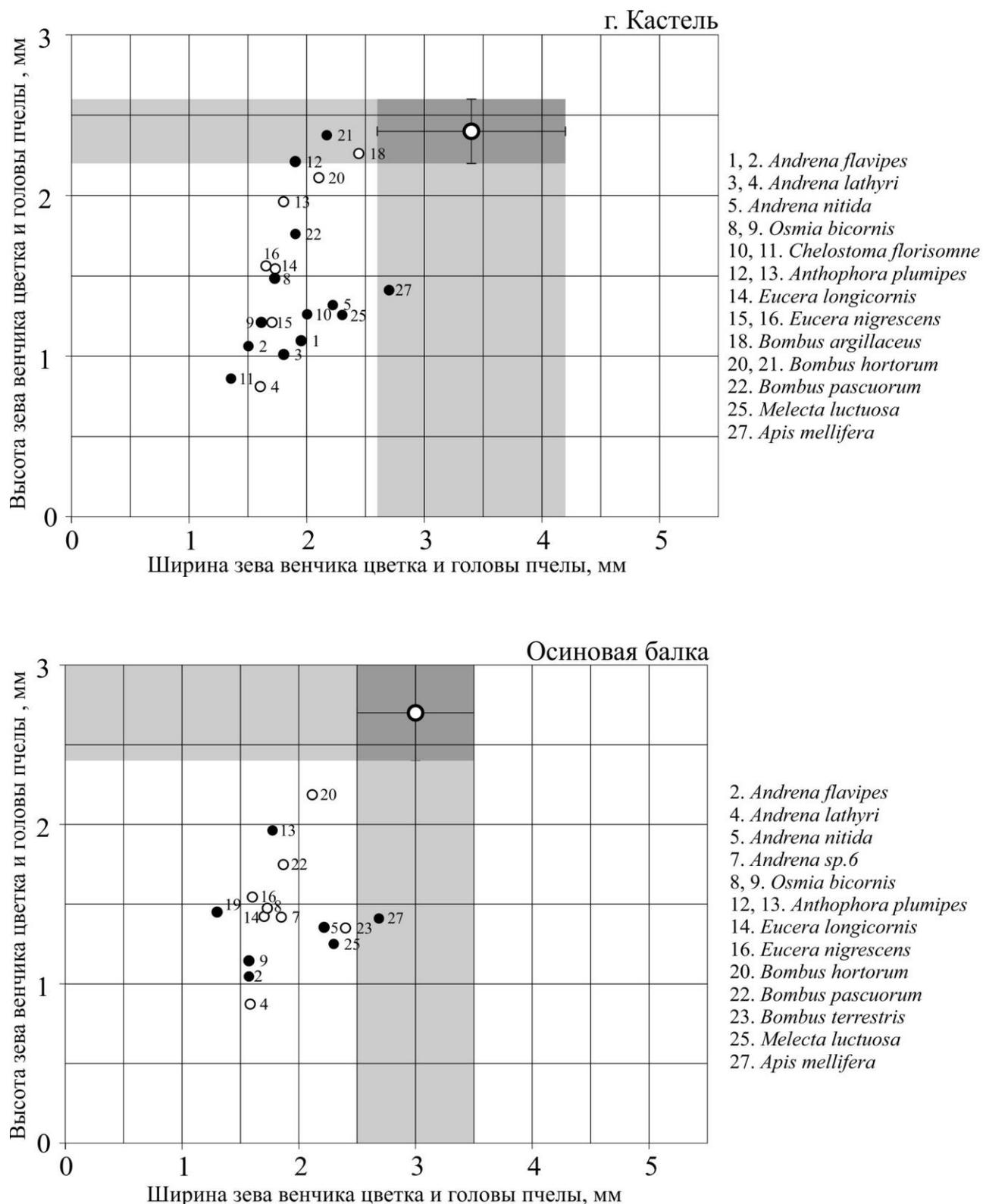


Рис. 3.33. Соответствие параметров цветка *Dactylorhiza romana* и головы пчел

○ – параметры цветка, серым цветом выделена область значений, лежащих в пределах стандартного отклонения; ○ – виды, особи которых отловлены с поллинариями; ● – виды, особи которых отловлены без поллинариев.

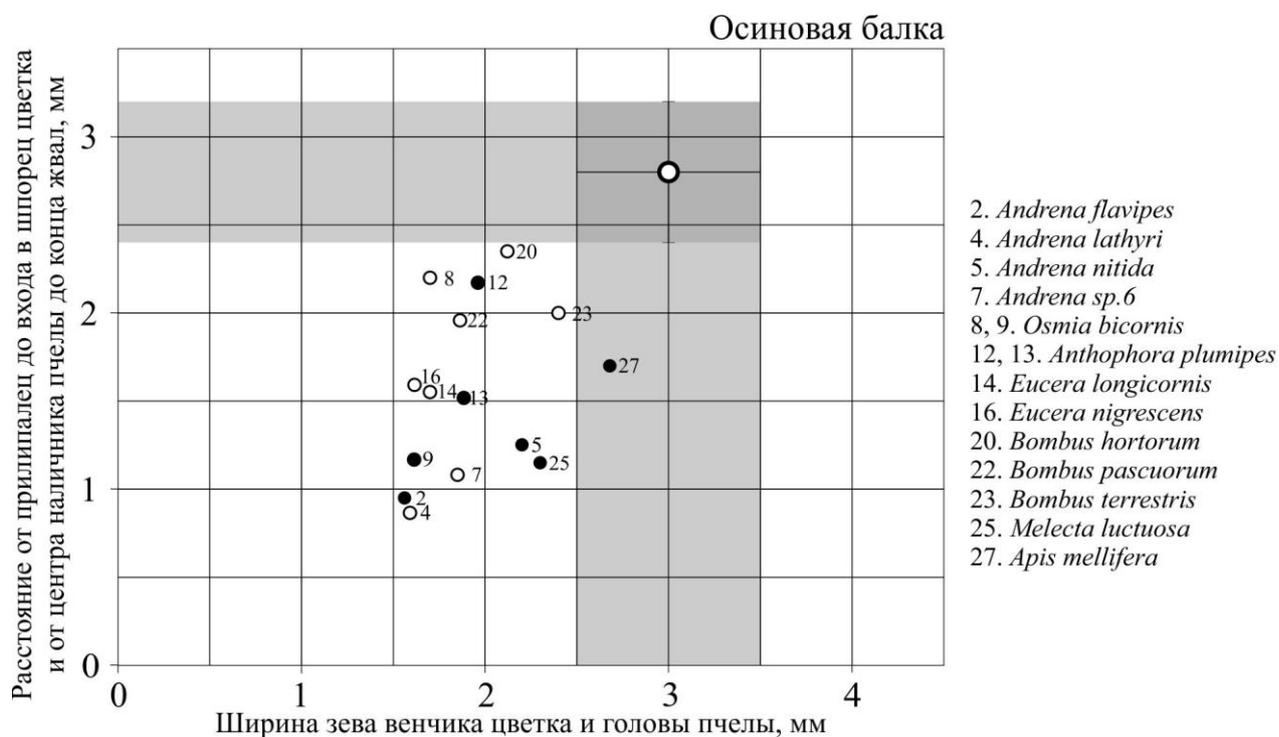
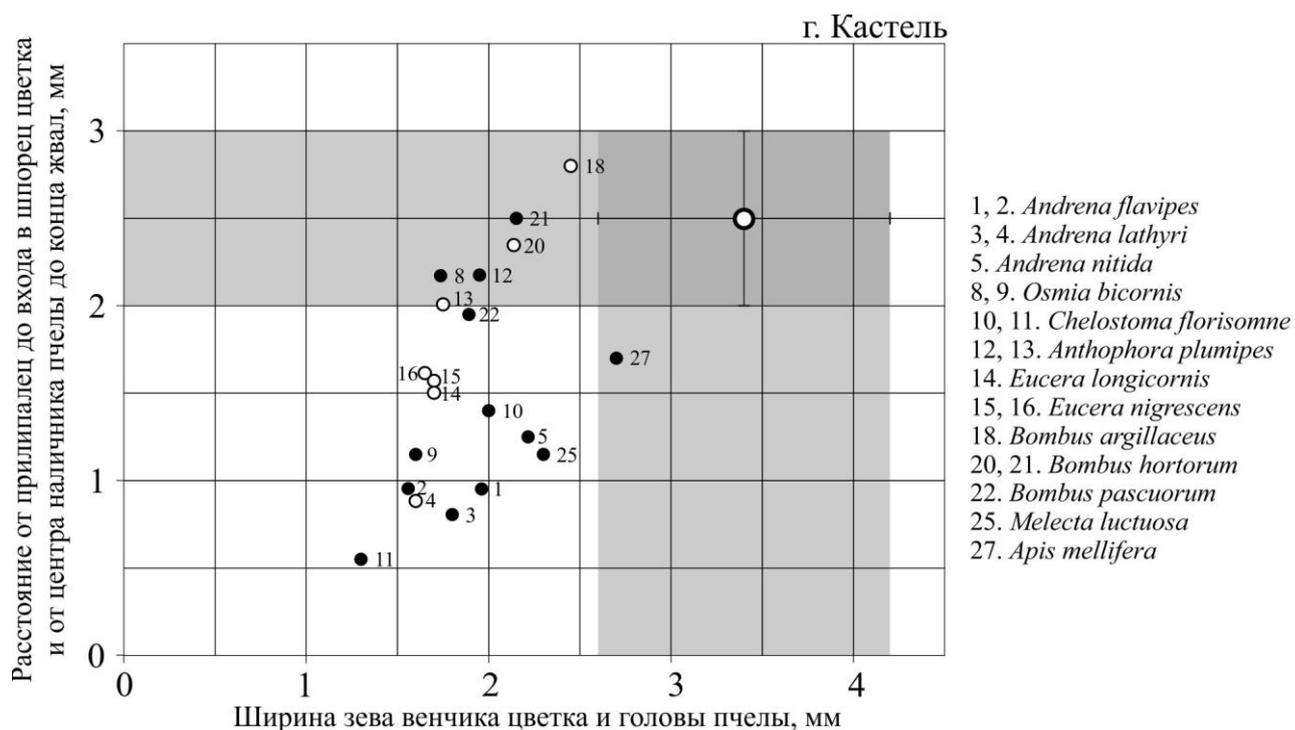


Рис. 3.34. Соответствие параметров цветка *Dactylorhiza romana* и головы пчел

○ – параметры цветка, серым цветом выделена область значений, лежащих в пределах стандартного отклонения; ○ – виды, особи которых отловлены с поллинариями; ● – виды, особи которых отловлены без поллинариев.

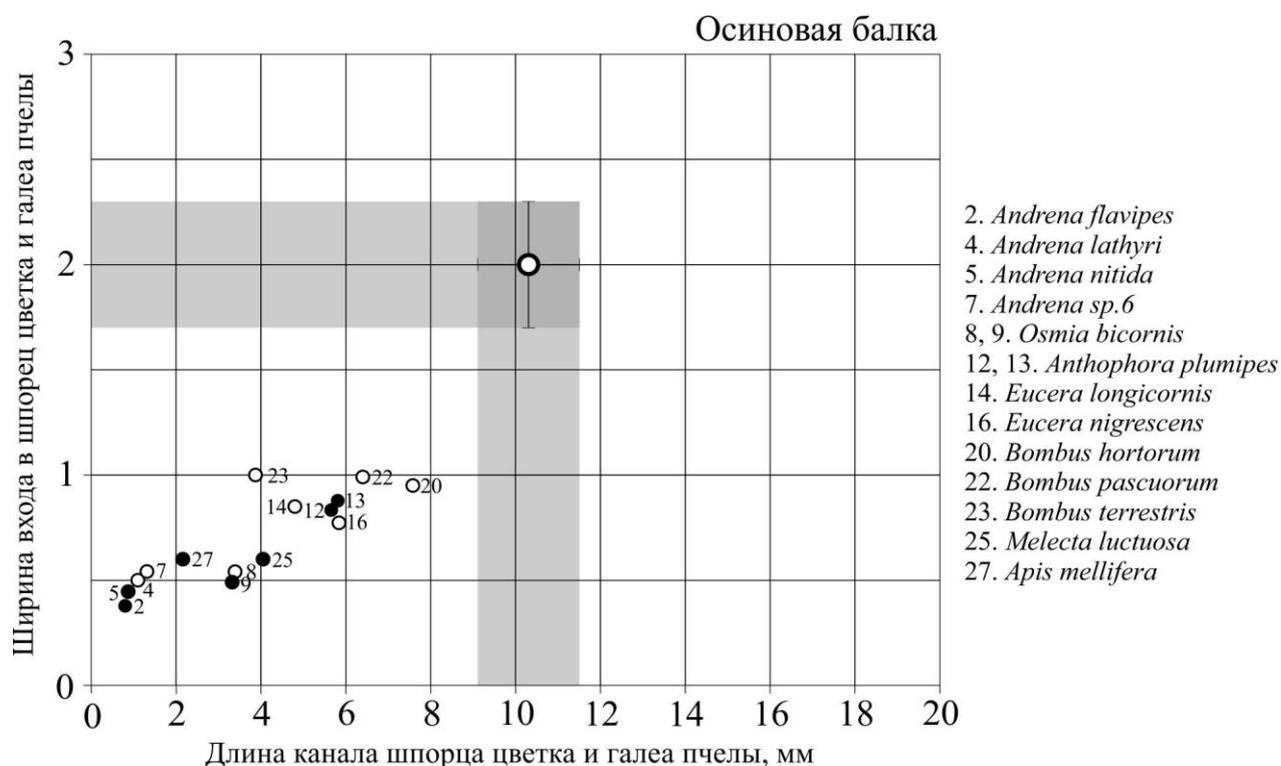
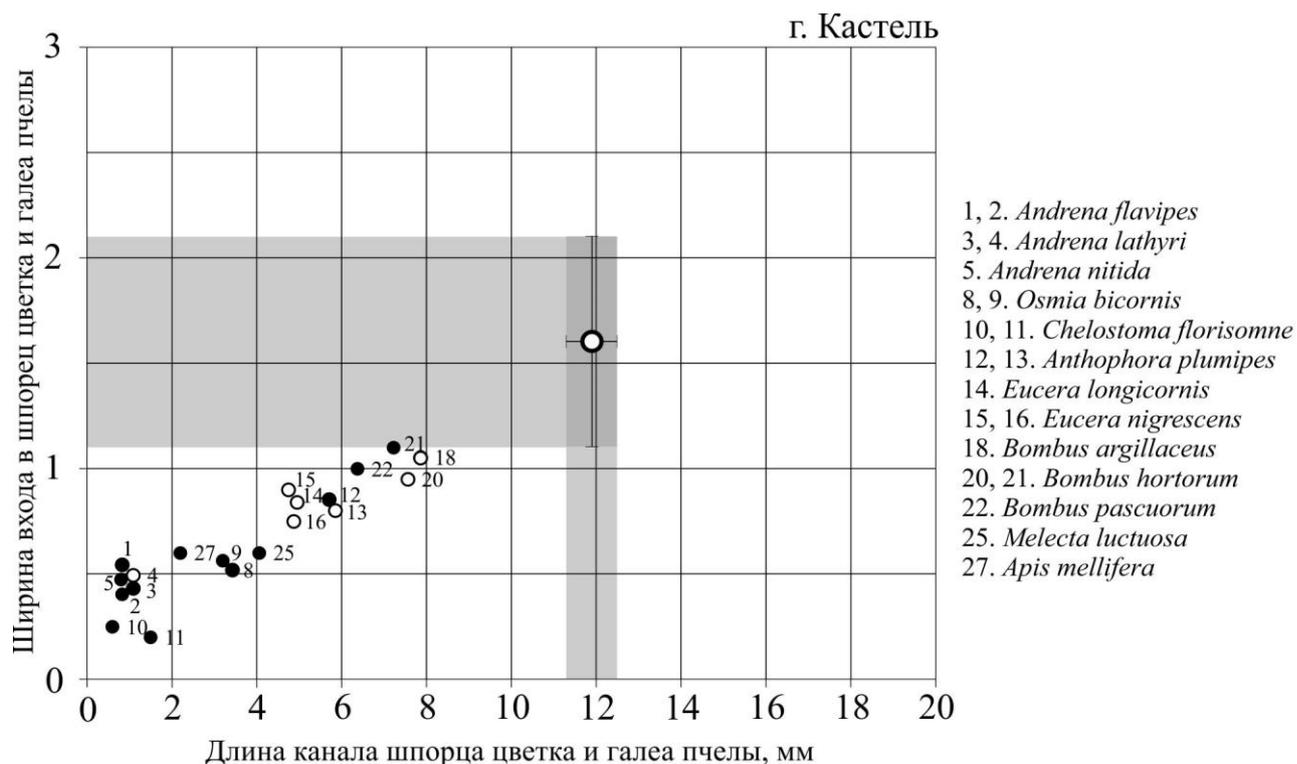


Рис. 3.35. Соответствие параметров цветка *Dactylorhiza romana* и головы пчел

○ – параметры цветка, серым цветом выделена область значений, лежащих в пределах стандартного отклонения; ○ – виды, особи которых отловлены с поллинариями; ● – виды, особи которых отловлены без поллинариев.

Данные рисунков свидетельствуют, что пчелы изученных видов соответствуют всем параметрам цветка *D. romana*. Это свидетельствует об универсальности цветков этой орхидеи.

Таким образом, установлено, что фактическим опылителями *D. romana* в двух изученных локалитетах ее произрастания в Крыму являются: *Andrena lathyri*, *Andrena* sp. 6, *Osmia bicornis*, *Anthophora plumipes*, *Eucera nigra*, *Eucera nigrescens*, *Bombus argillaceus*, *Bombus hortorum*, *Bombus pascuorum*, *Bombus terrestris*.

Характер взаимоотношений с опылителями и эффективность опыления. На протяжении трех сезонов цветения *D. romana* нами отмечен относительно высокий для безнектарного вида орхидей уровень опыления цветков – от 21 % до 37 % (рис. 3.36).

Соотношение цветков разного состояния, вызванного деятельностью пчел-опылителей, представлено на рисунке 3.36. Из данных рисунка видно, что характер взаимоотношений опылителей и орхидеи *D. romana* в изученных локалитетах в каждый из сезонов носит удивительно сходный характер. Более того, соотношение цветков в 2013 году имеет такой же вид, как соотношение цветков, выявленное нами в этот же год для орхидеи *O. mascula* (рис. 3.36), определенное сходство можно отметить, сравнивая соотношение цветков разного состояния этих орхидей и в другие сезоны. Это подтверждает, высказанное нами предположение, что своеобразие характера взаимоотношений пчел и цветков в 2013 году было вызвано особенностями погодных условий. Кроме сходной картины соотношения цветков разного состояния в этот год для *D. romana*, как и для *O. mascula* зарегистрировано максимальные значения плотности опылителей.

Соотношение цветков разного состояния имело большое сходство между пунктами по отдельным сезонам, но в некоторых случаях сильно отличалась по основным показателям. Самые большие отличия отмечены по плотности пчел-опылителей (от 25 до 48%), меньшие по проценту опыления (от 21 до 37 %), и самые малые – по повторности посещения цветков (от 1,4 до 2,5).

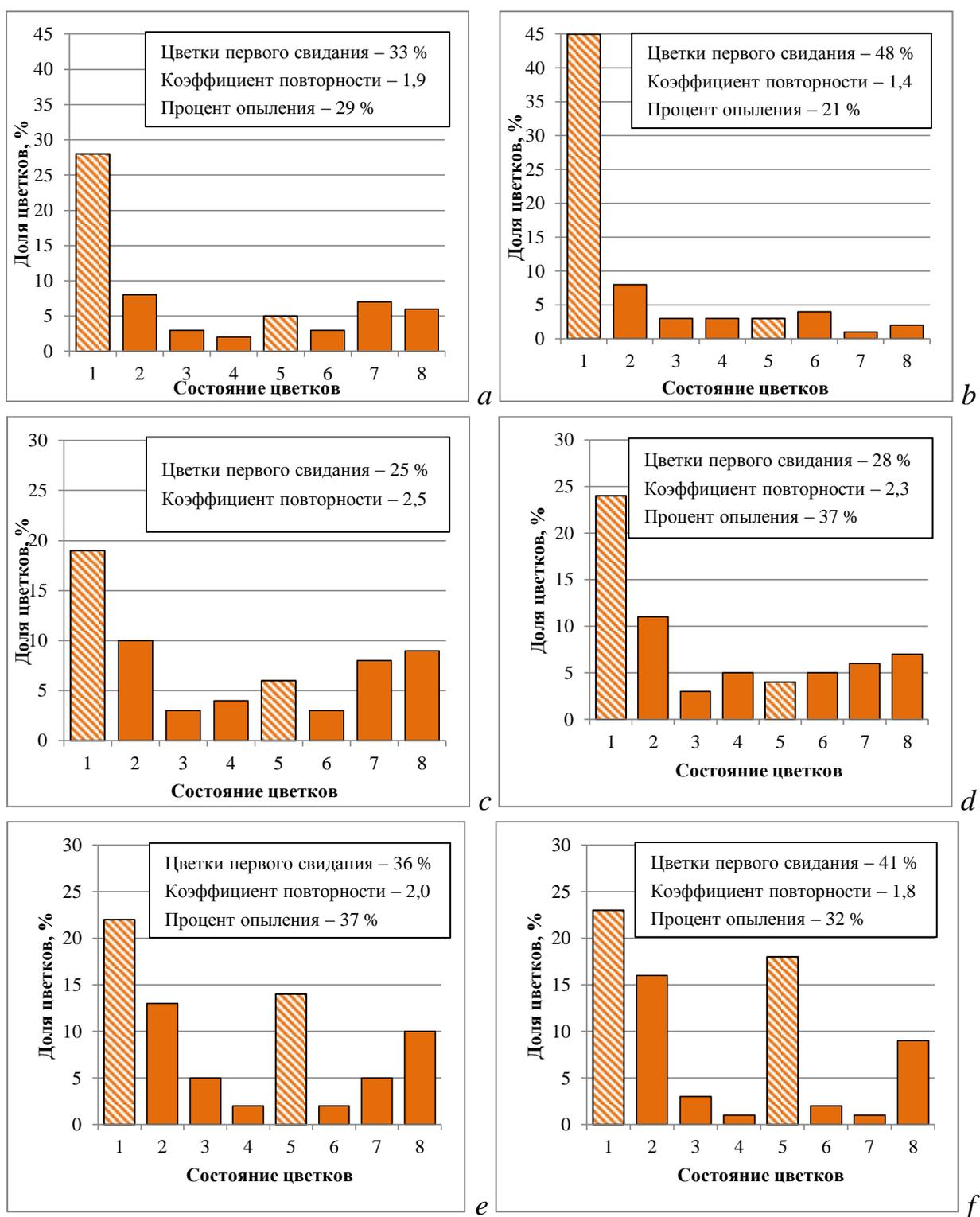


Рис. 3.36. Соотношение цветков разного состояния и основные показатели деятельности опылителей орхидеи *Dactylorhiza romana* в разные сезоны

Примечание: *a, c, e* – г. Кастель; *b, d, f* – Осиновая балка. *a* и *b* – 2013 год; *c* и *d* – 2014 год; *e* и *f* – 2015 год;  – цветки первого свидания;  – опыленные цветки; подписи по горизонтальной оси соответствуют рисунку 2.3.

Своеобразие картинки 2013 года по сравнению с 2014 и 2015 годами отмечено и прокомментировано выше. Сравнение общей картины соотношения цветков разного состояния в сезон 2014 года и сезон 2015 года, указывает на то, что при возросшей плотности пчел в обоих пунктах в 2015 году существенно возросла доля пчел, проявивших особую осторожность (нерешительность) при первом посещении цветка (пятое состояние). Несколько меньше в 2015 году оказалась и повторность посещения цветков.

Система привлечения опылителей. *Dactylorhiza romana* относится к орхидеям, не предоставляющих опылителям вознаграждение за работу. Из этого следует, что *D. romana* привлекает опылителей обманным способом. Для этой орхидеи характерно соцветие, высотой до 10 см, с хорошо развитыми брактееми, делающими соцветие более густым. Цветки *D. romana* среднего размера до 30 штук в соцветии, бледно-желтого, редко белого цвета. На горе Кастель часть растений имеют соцветия с цветками окрашенными в пурпурно-фиолетовые цвета.

Можно предположить, что *D. romana* привлекает опылителей двумя способами. Первый способ – привлечение опылителей яркостью соцветий, пользуясь их неопытностью или попытками найти новые кормовые растения. К таким опылителям в первом случае относятся молодые пчелы, впервые вылетевшие из гнезд или из укрытий, в которых они зимовали (например, шмели), и совершающие свои первые вылеты в поисках нектароносных видов растений. Вторым способом обмана пчел-опылителей – подражание соцветиям нектароносных растений, так называемым модельным видам.

На горе Кастель на некоторых пчелах-опылителях нами были обнаружены поллинии *D. romana* окрашенные в красный цвет. Это дает основания предположить, что для этих пчел основным кормовым растением является *Lamium purpureum* (рис. В.2 f). Посещение этими пчелами соцветий *D. romana* свидетельствует, что их привлекательность (яркость) велика и достаточна для привлечения опылителей. Роль модельных видов в этом местообитании могут играть следующие нектарные виды растений: *Primula vulgaris*, *Onosma montana* (рис. 3.37 a), а также *Lathyrus rotundifolius*

(рис. В.1 *f* и В.2 *b* и *c*). Прежде всего, сходство соцветий этих растений с соцветиями *D. romana* проявляется в окраске околоцветника. Именно использование этого способа обмана можно объяснить наличие в субпопуляции *D. romana* на горе Кагель растений с пурпурными цветками, поскольку среди растений одного из видов модельного растения (*P. acaulis*) также часть растений имеют пурпурные цветки.

Кроме того, *O. rigida* и *L. rotundifolius* имеют соцветия и по внешнему виду близкие к соцветию *D. romana*. В ходе отлова пчел-опылителей на цветущей растительности на цветках *L. rotundifolius* были пойманы пчелы, несущие на себе поллинии *D. romana*, что можно считать прямым доказательством использования данного нектароносного вида в качестве модельного растения.

Соцветия растений *D. romana*, произрастающих в Осиновой балке, все без исключения имеют желтую окраску. Такой цвет лепестков в этом фитоценозе имеет небольшое число других растений (рис. 3.37 *b*). Сходство по форме соцветий и цвету можно отметить для *Lathyrus aureus*. Нами отмечен факт перелета пчел-опылителей с растений рода *Lathyrus* на цветки *D. romana*. Не оказавшийся в пределах учетных площадок вид – хохлатка Маршала (*Corydalis cava* subsp. *marschalliana*), также заслуживает внимание, как потенциально пригодный для зачисления его в список модельных видов *D. romana*. Тем более что этот вид относится к одному из основных комоновых растений пчел, в окружении Осиновой балки под пологом букового леса в период цветения *D. romana*.

Наибольшее визуальное сходство с соцветиями *D. romana* имеет *Convallaria majalis* (рис. В.2 *a*), но белый цвет цветков ландыша снижает значение этого вида как модельного растения.

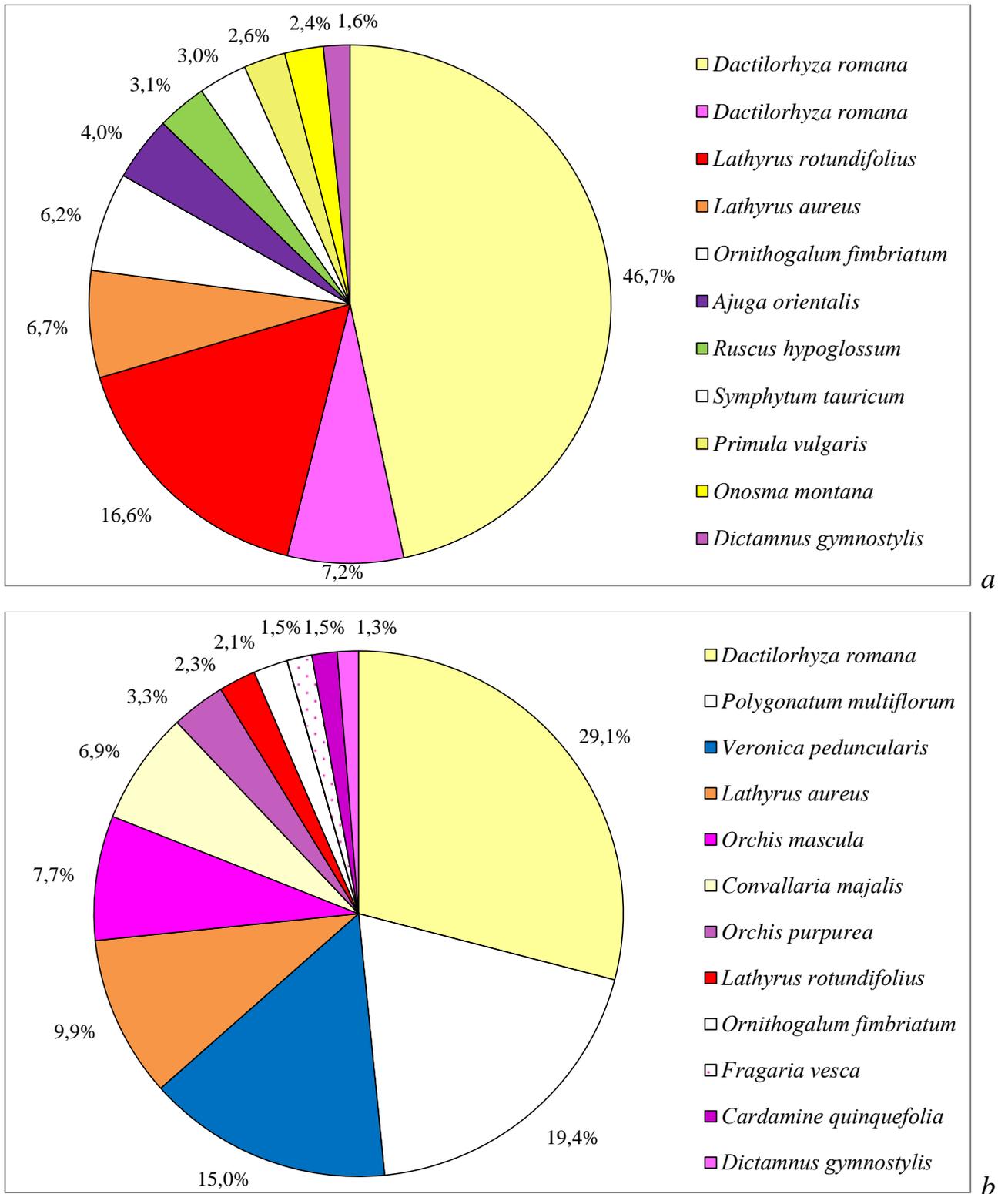


Рис. 3.37. Соотношение числа цветков разных видов, цветущих в окружении *Dactylorhiza romana* в период массового цветения, и их цветовая гамма (a – гора Каcтeль, 01.05.2015; b – Осиновая балка, 26.04.2015)

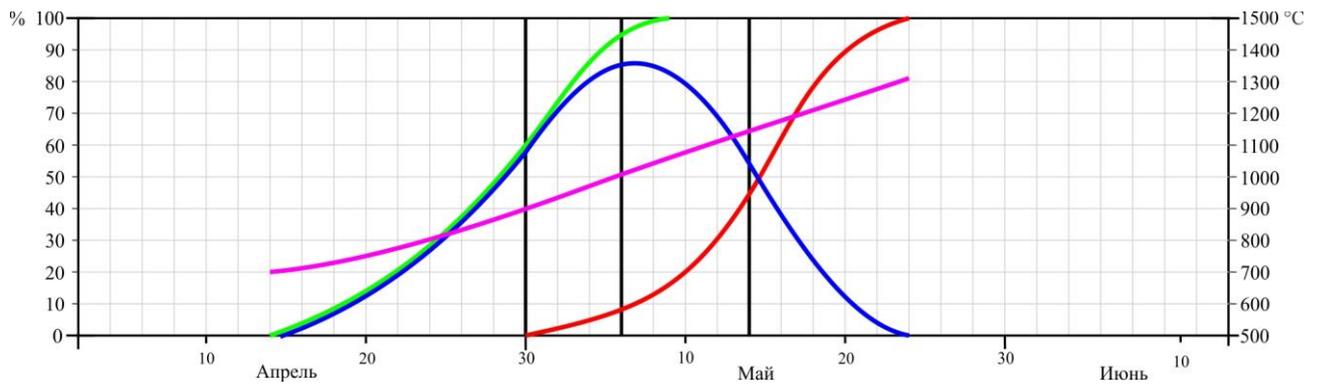
3.4. Особенности антэкологии *Orchis mascula*

Особенности биологии и экологии опыления *O. mascula* изучали в двух пунктах его произрастания в Крыму: первый – на южном склоне горы Чакатыш, второй – в урочище Карабель-Даг на западном склоне северного Демерджи. В локалитете Чакатыш растения росли на склоне южной экспозиции, под сводом дубово-грабинникового леса (рис. А.5), в урочище Карабель-Даг на участке склона западной экспозиции под покровом букового леса (рис. А.6). Исследования проводились в сезоны 2013–2015 гг.

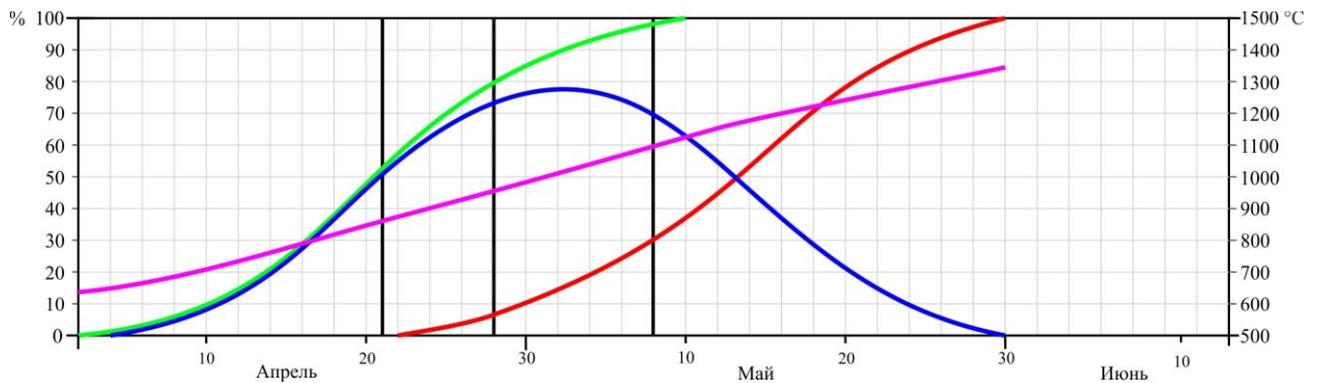
Фенология цветения. Динамика цветения *O. mascula* в двух пунктах наблюдений в сезоны 2013–2015 гг. представлена на рисунках 3.38 и 3.39. Из данных рисунков следует, что начало цветения *O. mascula* в каждом из пунктов существенно отличалось по годам, но если сравнивать пункты между собой в отдельные годы, то можно заметить почти полное совпадение дат. Так, в 2013, 2014 и 2015 гг. в локалитете Чакатыш начало цветения *O. mascula* пришлось на 14, 2 и 25 апреля соответственно, а в урочище Карабель-Даг – на 14, 5 и 22 апреля. Такое же совпадение отмечено для дат начала отцветания цветков. В южнобережной популяции в 2013 году эта дата пришлась на 30 апреля, 2014 – на 22 апреля и в 2015 – на 10 мая, в популяции в урочище Карабель-Даг первые отцветшие цветки появились 1 мая, 24 апреля и 10 мая соответственно. Почти абсолютное совпадение отмечено и для дат окончания цветения. В локалитете Чакатыш эти даты пришлись в 2013, 2014 и 2015 гг. на 24 мая, 28 мая и 1 июня соответственно, а в урочище Карабель-Даг – на 24 мая, 28 мая и 3 июня. Такое совпадение дат требует объяснения, поскольку изученные локалитеты существенно отличаются по большинству параметров среды, включая температурный режим (раздел 4).

Общая продолжительность цветения в локалитете Чакатыш в 2013 году составила 40 дней с пиком цветения в период с 4 по 10 мая, в 2014 – 58 дней, пик цветения наблюдался с 26 апреля по 8 мая, и в 2015 году – 42 дня с 25 апреля по 1 июня с пиком цветения с 10 по 17 мая. В урочище Карабель-Даг

2013 г.



2014 г.



2015 г.

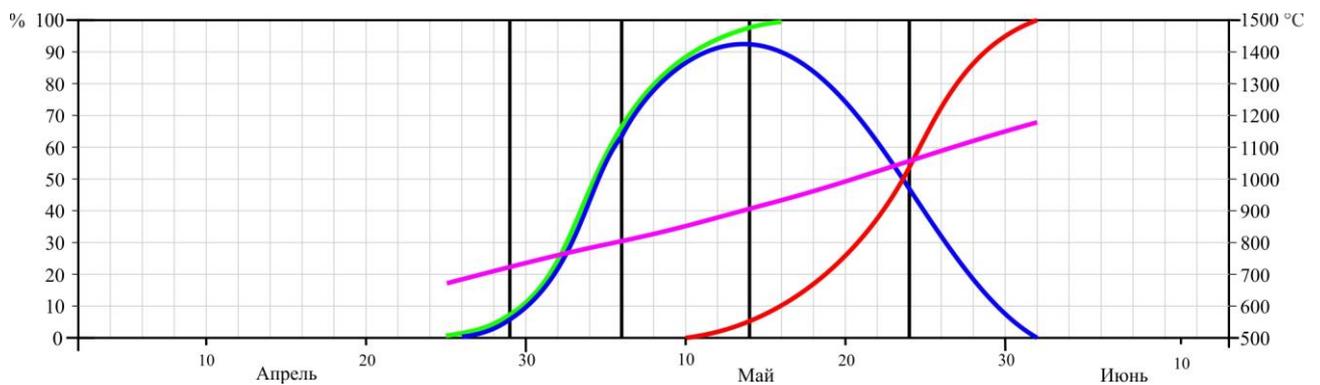
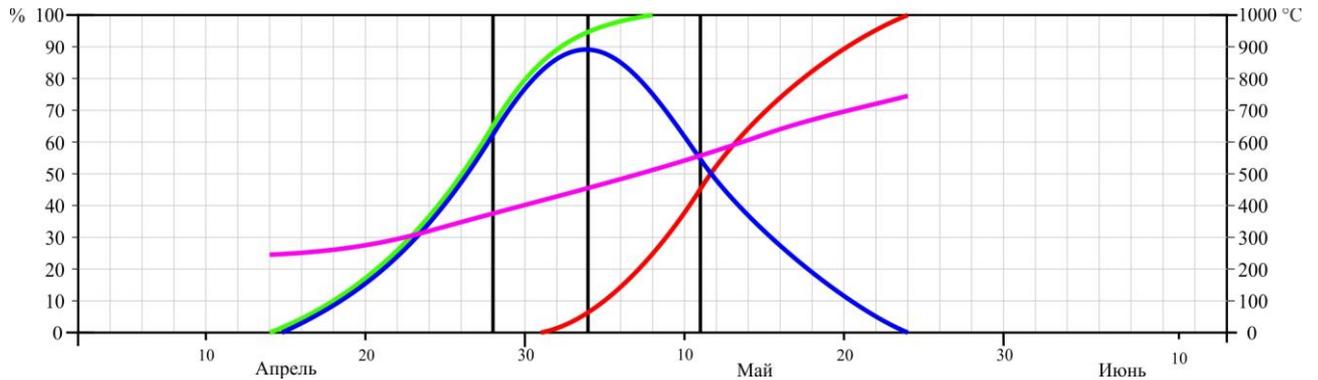


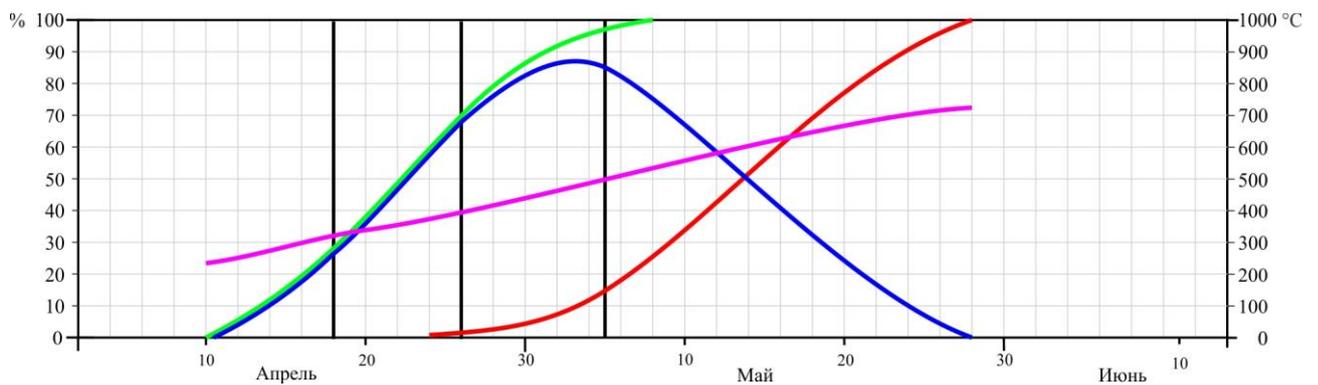
Рис. 3.38. Динамика цветения *Orchis mascula* в локалитете Чакатыш

— доля цветущих цветков от их общего количества; — кумулята накопления распустившихся цветков; — кумулята накопления отцветших цветков, — кумулята накопления активных температур. Даты учета соотношения бутонов, цветущих и отцветших цветков отмечены вертикальными линиями.

2013 г.



2014 г.



2015 г.

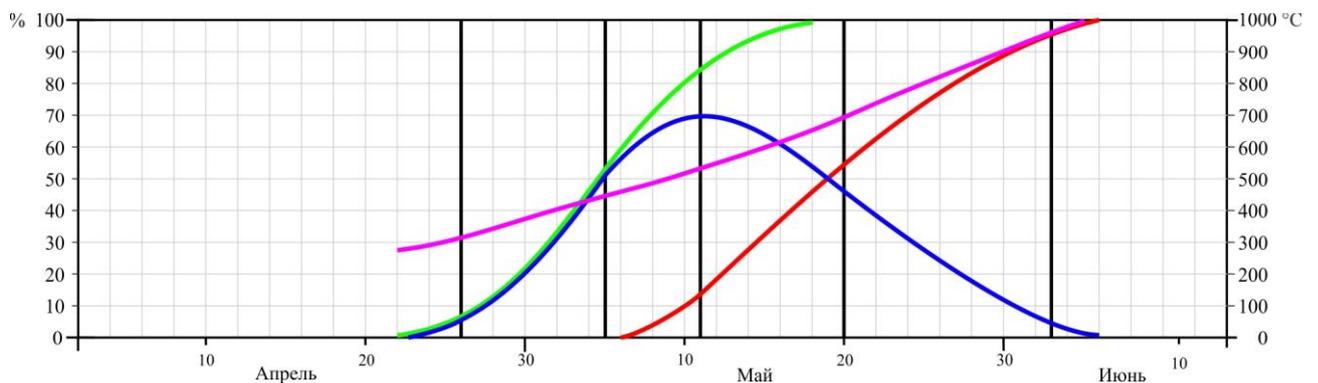


Рис. 3.39. Динамика цветения *Orchis mascula* в урочище Карабель-Даг

— — доля цветущих цветков от их общего количества; — — кумулята накопления распустившихся цветков; — — кумулята накопления отцветших цветков, — — кумулята накопления активных температур. Даты учета соотношения бутонов, цветущих и отцветших цветков отмечены вертикальными линиями.

общее число дней цветения в 2013 году – 37 дней, максимум цветения в период с 30 апреля по 7 мая, в 2014 году – 49 дня, пик цветения с 29 апреля по 7 мая, и в 2015 году – 44 дня с пиком цветения с 7 по 16 мая.

По результатам наблюдений за три года сумма активных температур начала цветения *O. mascula* в локалитете Чакатыш составила 705 °С в 2013 г., 690 °С в 2014, и 675 °С в 2015, а окончания – 1300 °С, 1345 °С и 1190 °С по этим же годам соответственно. В урочище Карабель-Даг к началу цветения сумма активных температур была равна 257 °С в 2013 году, 249 °С в 2014 году и 287 °С в 2015 году, а по окончанию цветения – 729 °С, 710 °С и 990 °С соответственно.

Пространственное распределение и морфометрические показатели генеративных особей. Количество цветущих растений в двух изученных локалитетах существенно отличалось, но колебалось синхронно по годам наблюдений. Наибольшее количество генеративных растений было отмечено в 2015 году как в урочище Карабель-Даг, так и в локалитете Чакатыш, а наименьшее – в 2013 году (рис. 3.40) так же для обоих пунктов.

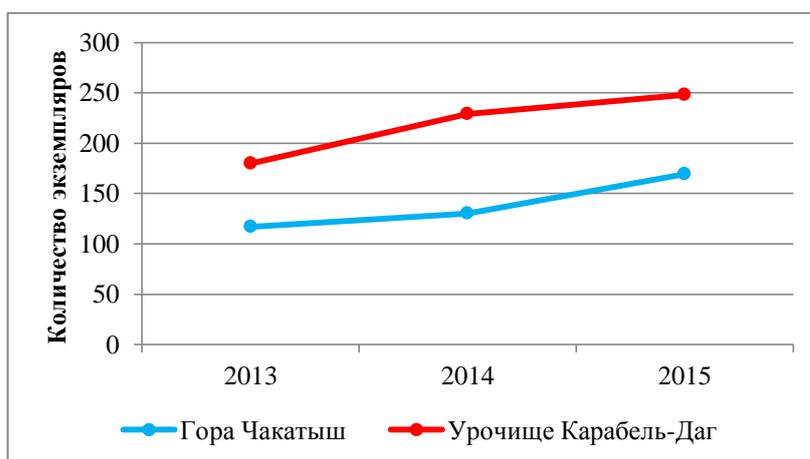


Рис. 3.40. Количество цветущих растений *Orchis mascula* в двух пунктах по трем сезонам наблюдений

В урочище Карабель-Даг (общая площадь локалитета – 0,3 га), растения в основном (92 % особей) произрастали в 5 группах отдаленных друг от друга на расстояние 30–50 метров, отдельно цветущие растения встречались в

единичных экземплярах (8 % особей). Расстояние между растениями в группах не превышало 0,5 м, расстояние, расстояния между группами было не менее трех метров. Среднее расстояние между особями – 1,2 м. В популяции на южном берегу (общая площадь – 1,7 га) меньшая часть растений – всего 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 1 м (17 %), от 1 до 1,5 м (13 %) и от 2 до 2,5 м (13 %), что позволяет говорить о более равномерном распределении растений в южнобережном локалитете.

Отмеченные отличия пространственной структуры изученных локалитетов отмечались нами из года в год на протяжении трех сезонов наблюдений. Количественная характеристика отличий пространственной структуры генеративных растений *O. mascula* в двух пунктах исследований представлена на рисунках 3.41 *a* и *b*.

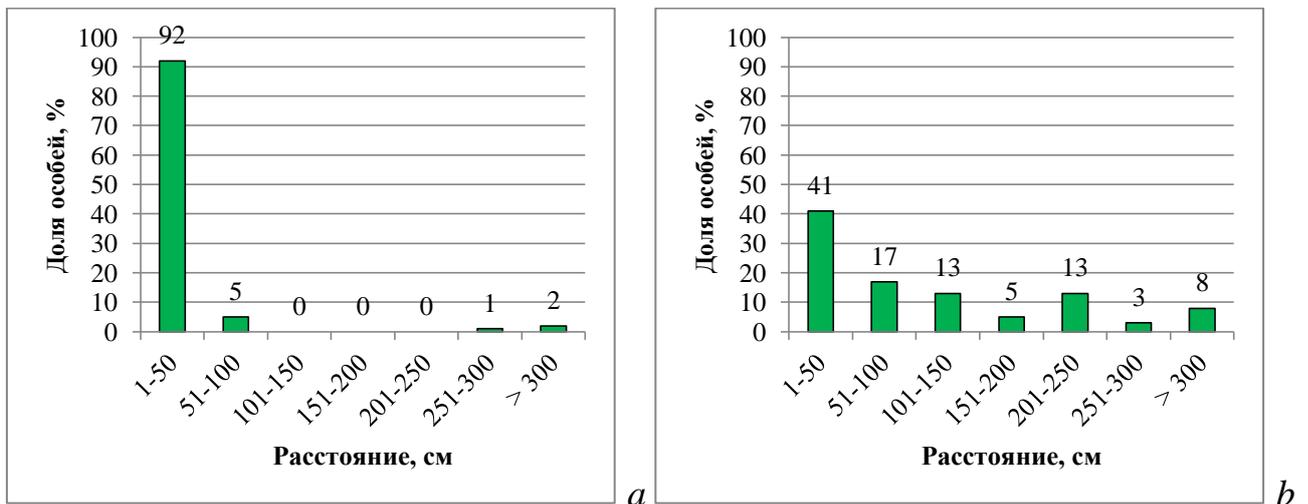


Рис. 3.41. Гистограммы распределения цветущих растений *Orchis mascula* в урочище Карабель-Даг (*a*) и в локалитете в локалитете на горе Чакатыш (*b*) по расстоянию до ближайшего соседа

На рисунке 3.42 *a* представлены гистограммы распределения генеративных растений *O. mascula* по общей высоте. Наличие на гистограммах отрицательной асимметрии (Чакатыш $-0,27$ и Карабель-Даг $-0,19$) свидетельствуют о небольшом сдвиге распределения в сторону больших

значений, при этом в обоих локалитетах встречаются растения разной высоты (от 18 до 39 см), но в локалитете Чакатыш модальный класс представляют растения высотой в диапазоне 29–32,5 см, а в урочище Карабель-Даг – 25,5–29 при более низком показателе отрицательной асимметрии. В тоже время, сравнивая гистограммы распределения цветущих растений по высоте соцветия (рис. 3.42 *b*), наблюдаем ярко выраженную положительную асимметрию в урочище Карабель-Даг (+0,63) и отрицательную в локалитете Чакатыш (–0,58).

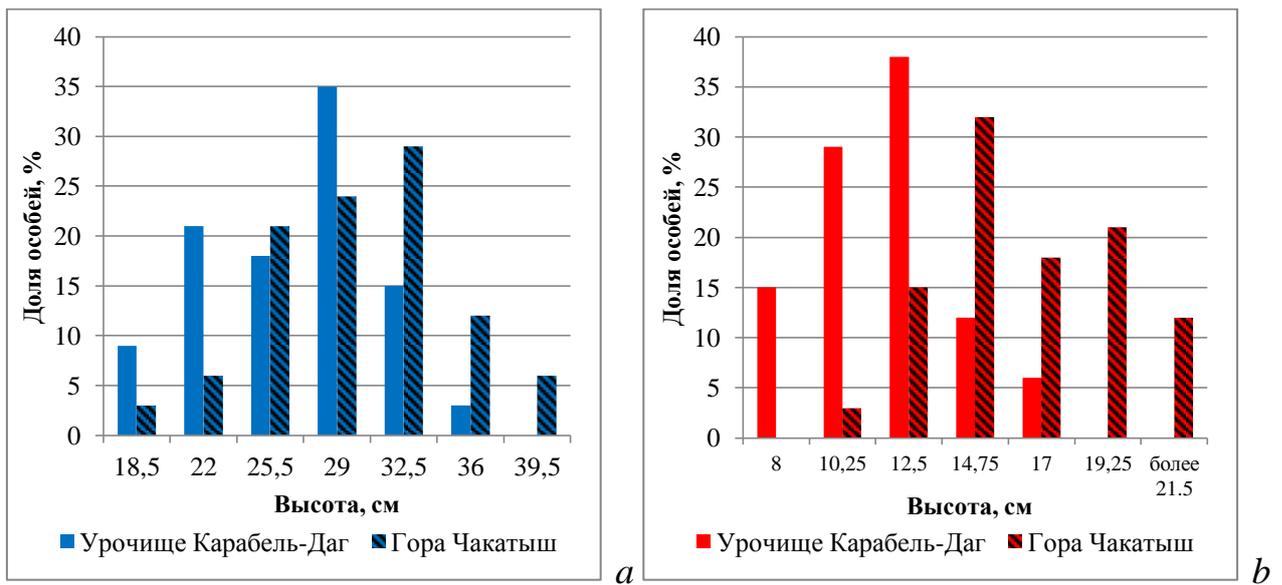


Рис. 3.42. Гистограммы распределения растений по общей высоте (*a*) и высоте соцветий (*b*) в двух локалитетах *Orchis mascula*

В целом все размерные показатели растений в локалитете Чакатыш оказались большими по значению, чем у растений из урочища Карабель-Даг (табл. 3.13).

Наибольшая величина вариабельности как для растений в локалитете Чакатыш, так и для растений из урочища Карабель-Даг присуща количеству цветков в соцветии.

Между высотой цветоноса и соцветия растений из локалитета Чакатыш связи не выявлено (табл. 3.14), в то время как в урочище Карабель-Даг между этими параметрами присутствует умеренная связь.

Морфометрические показатели цветущих растений *Orchis mascula*

из двух крымских локалитетов

Пункт	Параметр	Показатели выборки				
		N	min–max	$\bar{x} \pm \sigma$	σ^2	$C_v, \%$
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

Таблица 3.14

Связь между некоторыми параметрами генеративных растений *O. mascula* в урочище Карабель-Даг и в локалитете на горе Чакатыш

Пункт	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

Наибольшие показатели корреляционной зависимости выявлены для связи «общая высота растения – высота цветоноса». Так, на южном берегу между этими параметрами отмечена высокая связь, а на популяции в Горном Крыму – очень высокая. Следовательно, как и у предыдущих видов орхидей, общая высота растения зависит в большей степени от высоты цветоноса, и в меньшей от высоты соцветия.

На рисунках 3.43 отображены ряды генеративных растений, ранжированные по общей высоте, высоте цветоноса и высоте соцветий. Эти рисунки наглядно демонстрируют морфологические отличия между цветущими растениями в двух изученных локалитетах, а также характер связи между отдельными параметрами и различия в степени и варьирования.

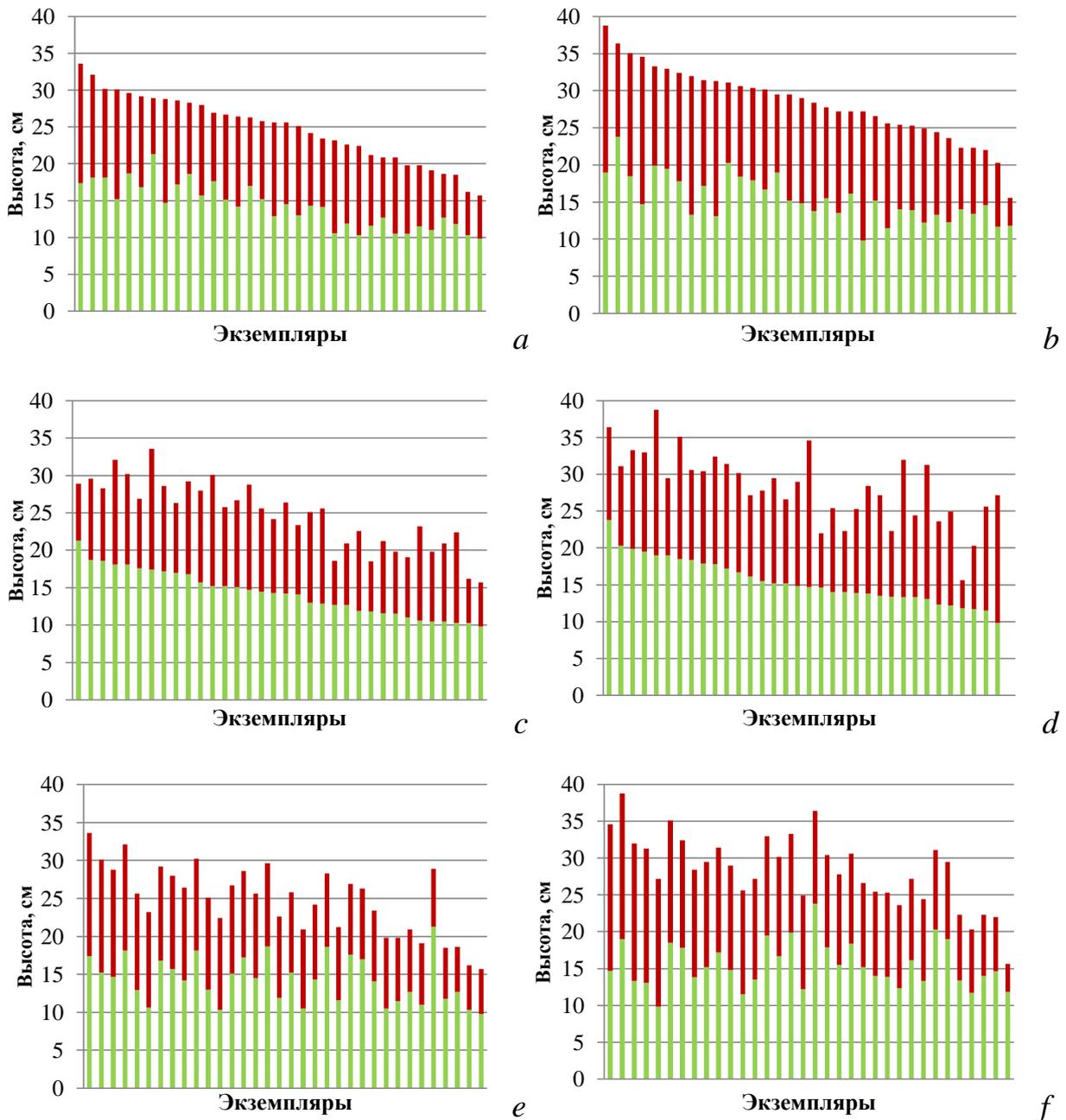


Рис. 3.43. Ряды растений *Orchis mascula* ранжированные по общей высоте (a и b), по высоте цветоноса (c и d) и высоте соцветия (e и f)

Зеленая часть столбцов – цветонос, красная – соцветие. a, c, e – урочище Карабель-Даг; b, d, f – гора Чакатыш.

В целом здесь можно отметить наличие тех же закономерностей, что были отмечены для предыдущих видов, однако выраженные в большей степени. Кроме того наглядно видны большие размеры растений из локалитета Чакатыш и большая вариабельность этих растений по общей высоте и высоте соцветия.

Морфометрические показатели и филлотаксис соцветий, морфометрические показатели цветка. На рисунке 3.44 представлена гистограмма распределения растений *O. mascula* по числу цветков в соцветии в двух локалитетах. Гистограмма, построенная по данным из урочища Карабель-Даг, соответствует нормальному распределению. В данном локалитете наиболее часто встречаются экземпляры с 17–19 цветками в соцветии. Распределение растений из локалитета Чакатыш носит бимодальный характер. Два класса распределения включают наибольшее число растений. При этом среднее число цветков в локалитете Чакатыш оказалась выше (см. табл. 3.13). Следует также отметить, что здесь были найдены экземпляры с количеством до 44 цветков в соцветии, в то время как в урочище Карабель-Даг максимальное количество цветков составило 27.

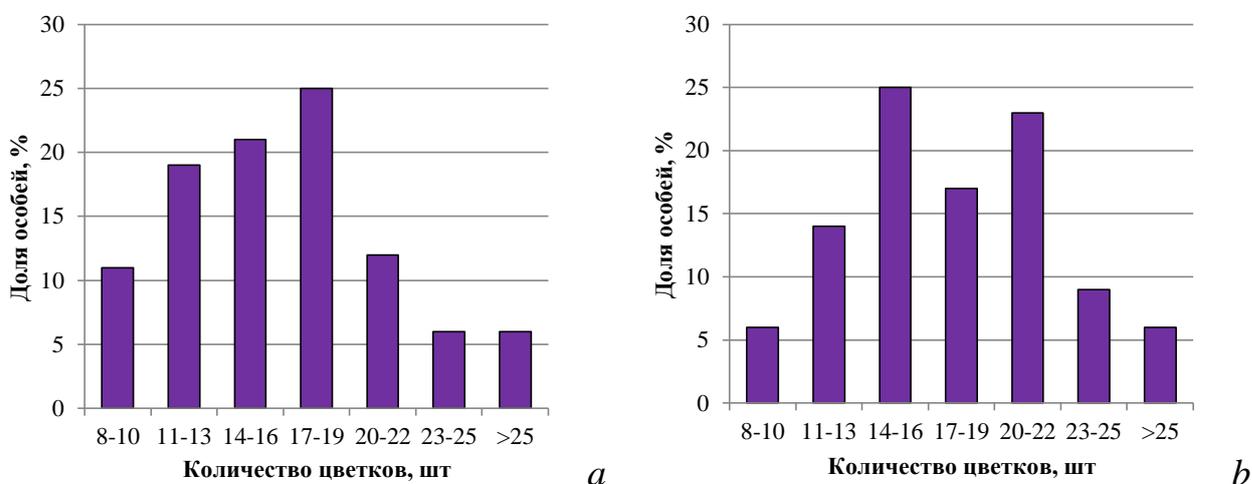


Рис. 3.44. Гистограммы распределения генеративных растений *Orchis mascula* в урочище Карабель-Даг (a) и в локалитете га горе Чакатыш (b) по количеству цветков в соцветии

Изученные локалитеты *O. mascula* отличались и по показателям филлотаксиса цветков на соцветии. На рисунке 3.45 представлены развертки соцветия при идеальном пространственном распределении цветков. При большем количестве цветков в соцветии растения, произрастающие в локалитете Чакатыш, отличаются менее плотным расположением цветков в соцветии.

Промеры соцветий *O. mascula* из разных локалитетов показали, что в обоих случаях 85 % растений являются левозакрученными растениями (при взгляде сверху). Средний угол между двумя следующими друг за другом цветками составляет 130° (см. рис. 3.7).

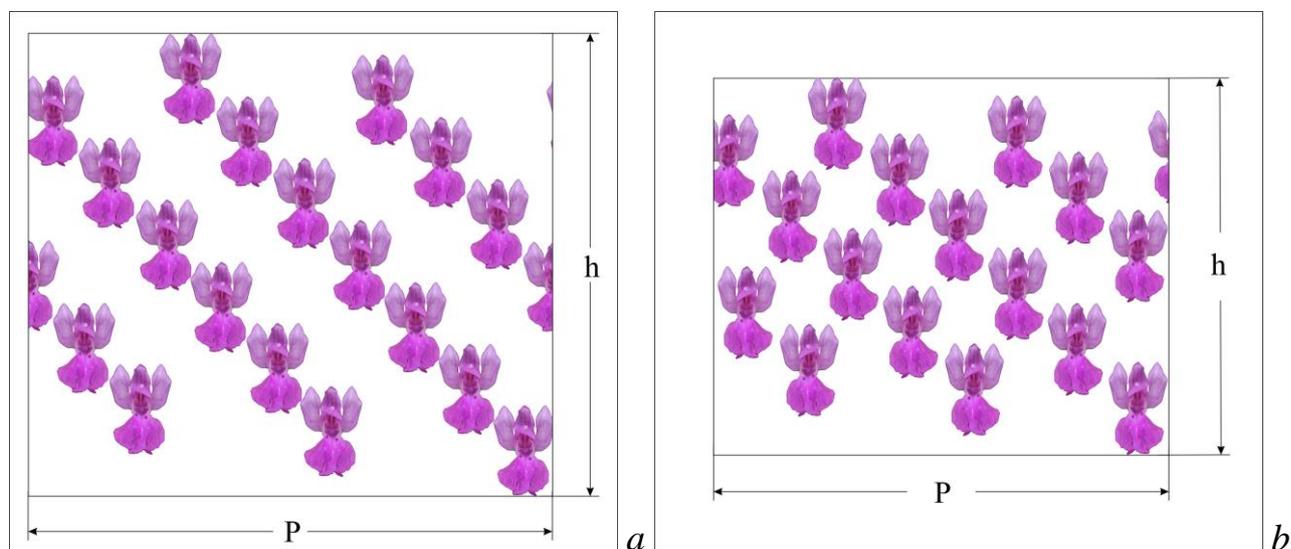


Рис. 3.45. Цилиндрический филлотаксис соцветия *Orchis mascula* в локалитете на горе Чакатыш (a) и в урочище Карабель-Даг (b)

P – периметр окружности соцветия; h – высота соцветия.

В таблице 3.15 представлены сравнительные данные морфометрии цветков *O. mascula*, из двух крымских локалитетов. Из данных таблицы следует, что параметры зева венчика в двух локалитетах произрастания *O. mascula* не имеют существенных отличий. В тоже время показатели шпорца имеют достоверные отличия. Цветки из локалитета Чакатыш имеют более

Основные морфометрические показатели цветка *Orchis mascula*

Пункт	Параметр	Показатели выборки				
		N	min–max	$\bar{x} \pm \sigma$	σ^2	$C_v, \%$
Чакатыш	Высота зева венчика (a), мм	30	2,2–3,3	2,7±0,3	0,09	11
	Ширина зева венчика (b), мм	30	3,8–5,8	4,6±0,6	0,38	13
	Длина канала шпорца (c), мм	30	10,2–22,3	16,7±3,3	10,9	20
	Расстояние от прилипалец до входа в шпорец (d), мм	30	3,0–5,5	4,4±0,8	0,69	19
	Высота отверстия шпорца на входе (h), мм	30	1,5–3,3	2,3±0,4	0,16	17
Карабель-Даг	Высота зева венчика (a), мм	30	2,2–3,3	2,6±0,3	0,07	10
	Ширина зева венчика (b), мм	30	4,1–6,0	4,9±0,5	0,28	11
	Длина канала шпорца (c), мм	30	12,5–15,3	13,8±0,8	0,7	6
	Расстояние от прилипалец до входа в шпорец (d), мм	30	3,2–6,3	5,4±0,8	0,67	15
	Высота отверстия шпорца на входе (h), мм	30	2,1–3,7	3,1±0,4	0,16	13

длинные и узкие шпорцы с коротким расстоянием от прилипалец до входа в шпорец, чем цветки из локалитета Карабель-Даг. Нельзя не отметить, что у всех показателей цветка из локалитета Карабель-Даг коэффициент вариабельности меньше, чем у цветков из локалитета Чакатыш, при этом самая меньшая величина этого показателя отмечена для длины канала шпорца с большим от величины аналогичного показателя цветков из локалитета Чакатыш.

Поскольку параметры, по которым выявлены отличия, имеют непосредственное отношение к совместимости цветка и насекомого-опылителя, можно предположить, что эти достаточно удаленные друг от друга популяции *O. mascula* используют разных опылителей.

Видовой состав опылителей и их морфологическое соответствие цветкам орхидей. В ходе исследований, был установлен видовой состав пчел, принимающих участие в опылении *O. mascula* (см. табл. 3.6) в двух локалитетах. В урочище Карабель-Даг в период цветения *O. mascula* на его соцветиях зарегистрировано 9 видов пчел-опылителей. На 13-ти экземплярах 7 видов обнаружены поллинии. Следовательно, эти 7 видов можно считать

фактическими опылителями данного вида орхидеи. В локалитете Чакатыш отловлено 7 видов пчел, но только один вид был отловлен с поллинариями. Всего в двух локалитетах произрастания на цветках *O. mascula* зарегистрировано 13 видов пчел-опылителей, но только 3 вида из них отмечены в обоих пунктах.

Нами проведен анализ соответствия морфометрических показателей цветка *O. mascula* и головы пчел, отловленных в районе произрастания орхидеи на ее цветках и на цветках соцветий других видов растений, цветущих одновременно с ней. Результаты сравнения параметров цветка орхидеи и пчел-опылителей представлены на рисунках 3.46–3.48.

Сравнение соответствующих пар параметров «ширина зева венчика цветка» – «ширина головы на уровне центра наличника» и «высота зева венчика» – «высота головы на уровне центра наличника» показало, что не все из видов списка, из числа отловленных, без поллинариев *O. mascula*, могут считаться потенциальными опылителями этой орхидеи. Определяющим параметром в данном случае является высота головы пчелы. Ее минимальное значение не может быть меньше той величины, которая определяет неизбежность контакта прилипалец цветка и наличника пчелы. Этот минимум определяется величиной этого параметра у пчелы с самой невысокой головой на уровне наличника, но способной извлечь поллинарий при посещении цветка. В нашем случае такой пчелой оказалась *Andrena nitida* (рис. 3.46). Она имеет самую малую высоту головы на уровне наличника среди пчел-опылителей *O. mascula*.

Определение минимального значения параметра «высота головы пчелы» позволяет исключить из списка потенциальных опылителей *O. mascula* пять видов пчел. Все точки на рисунке 3.46, принадлежащие этим видам, расположены ниже пунктирной линии. Исключение составляет самец *Osmia bicornis*. Во-первых, самки этого вида входят в состав группы опылителей, а во-вторых, внимательный просмотр экземпляра этого вида с поллинарием показал, что поллинарий прикреплен не на наличнике, а на вершине головы, то есть не в самом оптимальном проблемном для выполнения функции опыления месте.

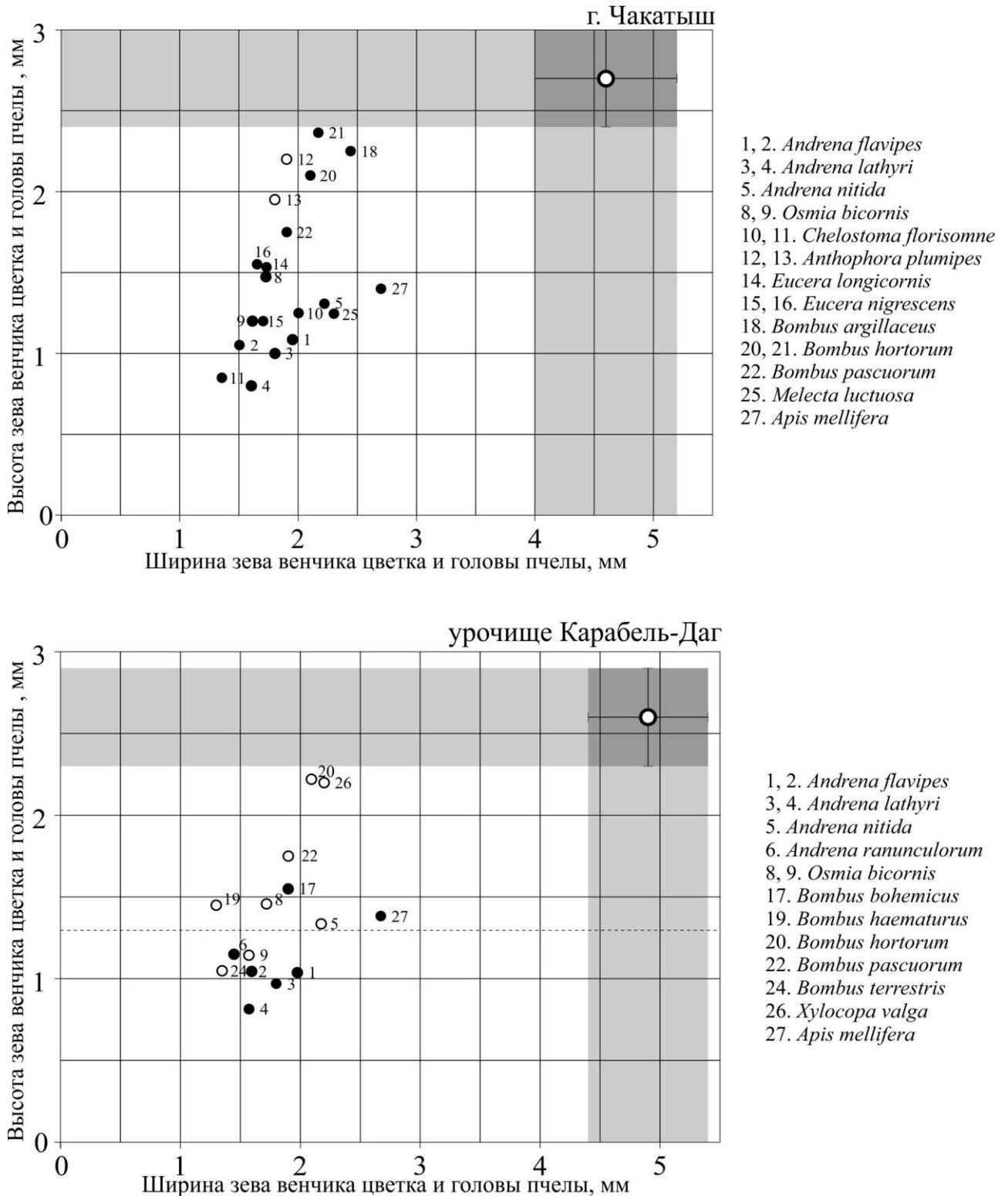


Рис. 3.46. Соответствие размерных показателей цветка *Orchis mascula* и головы пчел-опылителей

Пунктирная линия определяет минимальную величину высоты головы для пчелы-опылителя. ○ – параметры цветка, серым цветом выделена область значений, лежащих в пределах стандартного отклонения; ○ – виды, особи которых отловлены с поллинариями; ● – виды, особи которых отловлены без поллинариев.

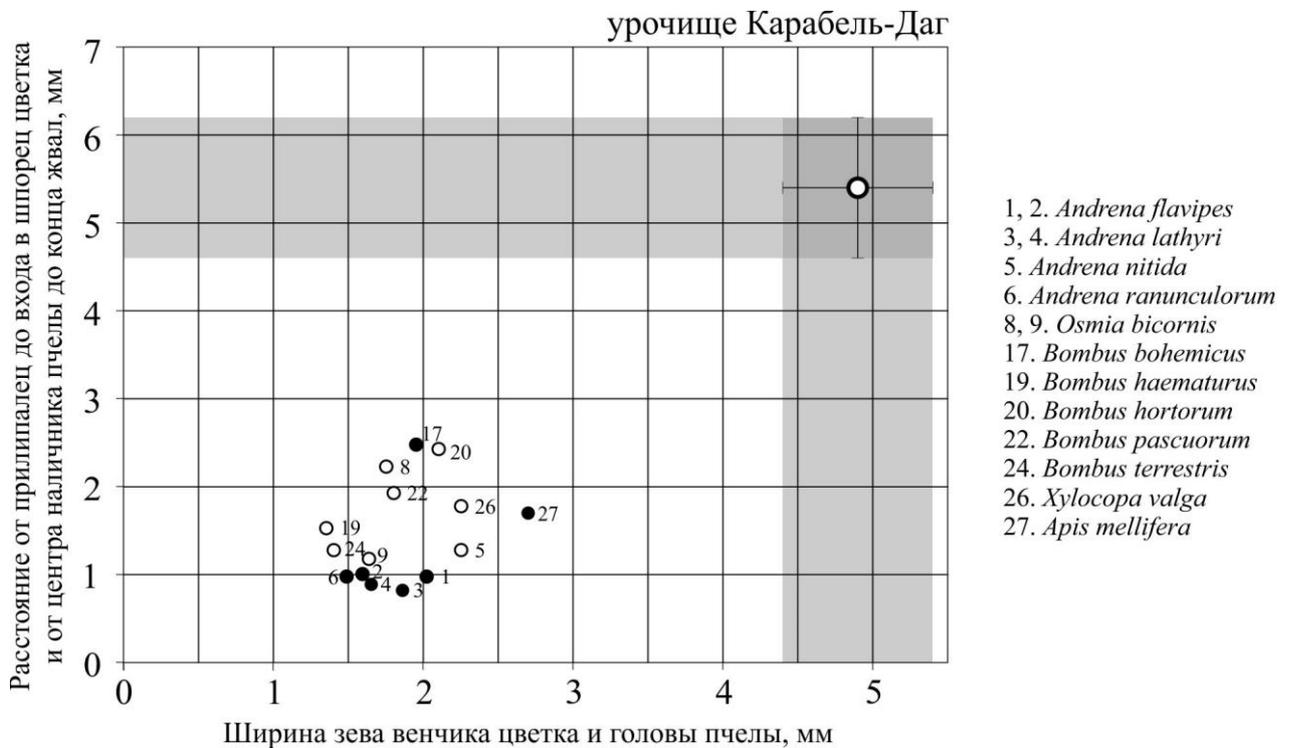
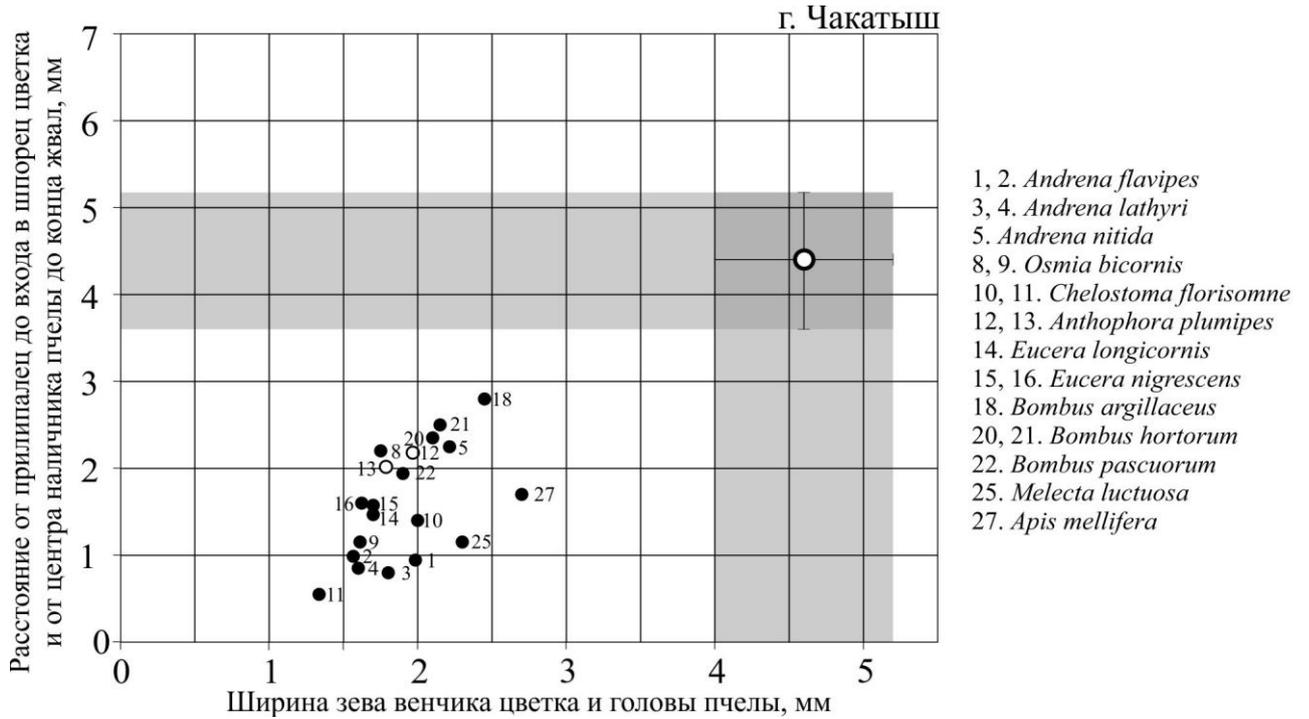


Рис. 3.47. Соответствие размерных показателей цветка *Orchis mascula* и головы пчел-опылителей

○ – параметры цветка, серым цветом выделена область значений, лежащих в пределах стандартного отклонения; ○ – виды пчел, особи которых отловлены с поллинариями; ● – виды, особи которых отловлены без поллинариев.

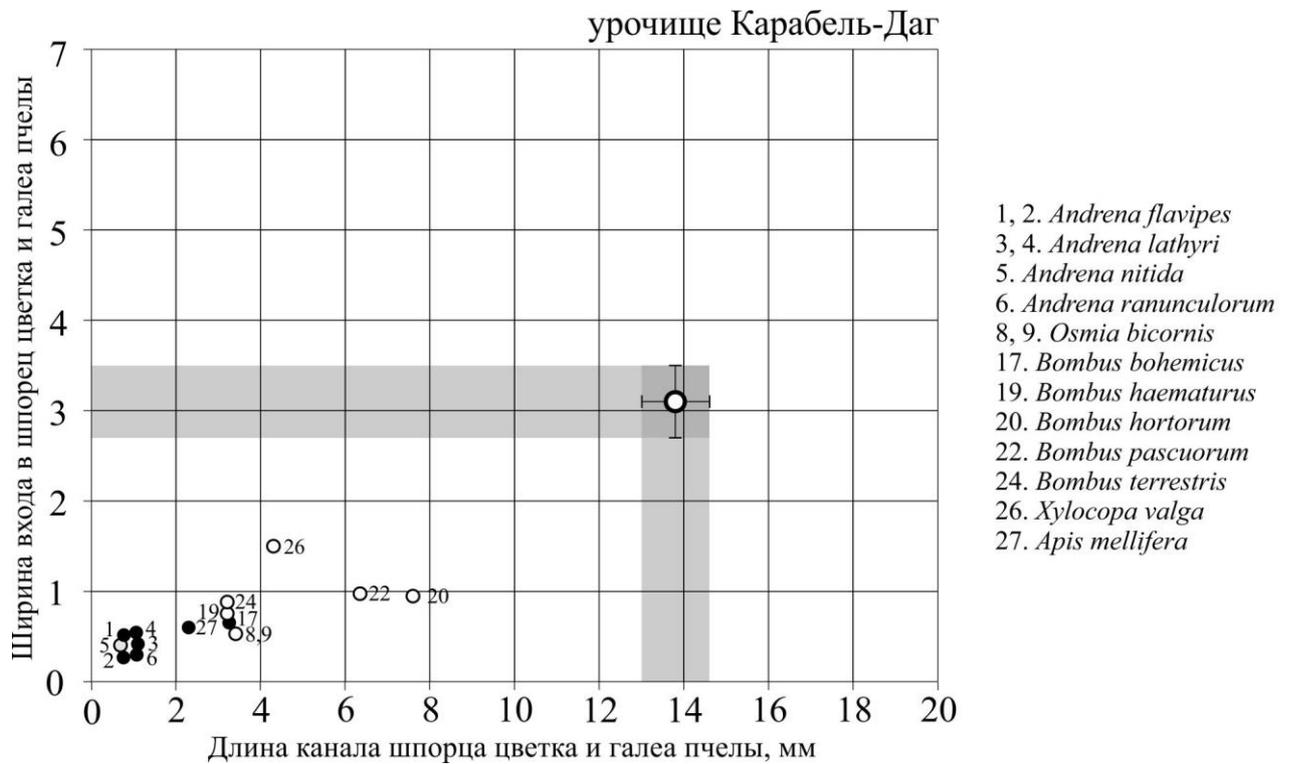
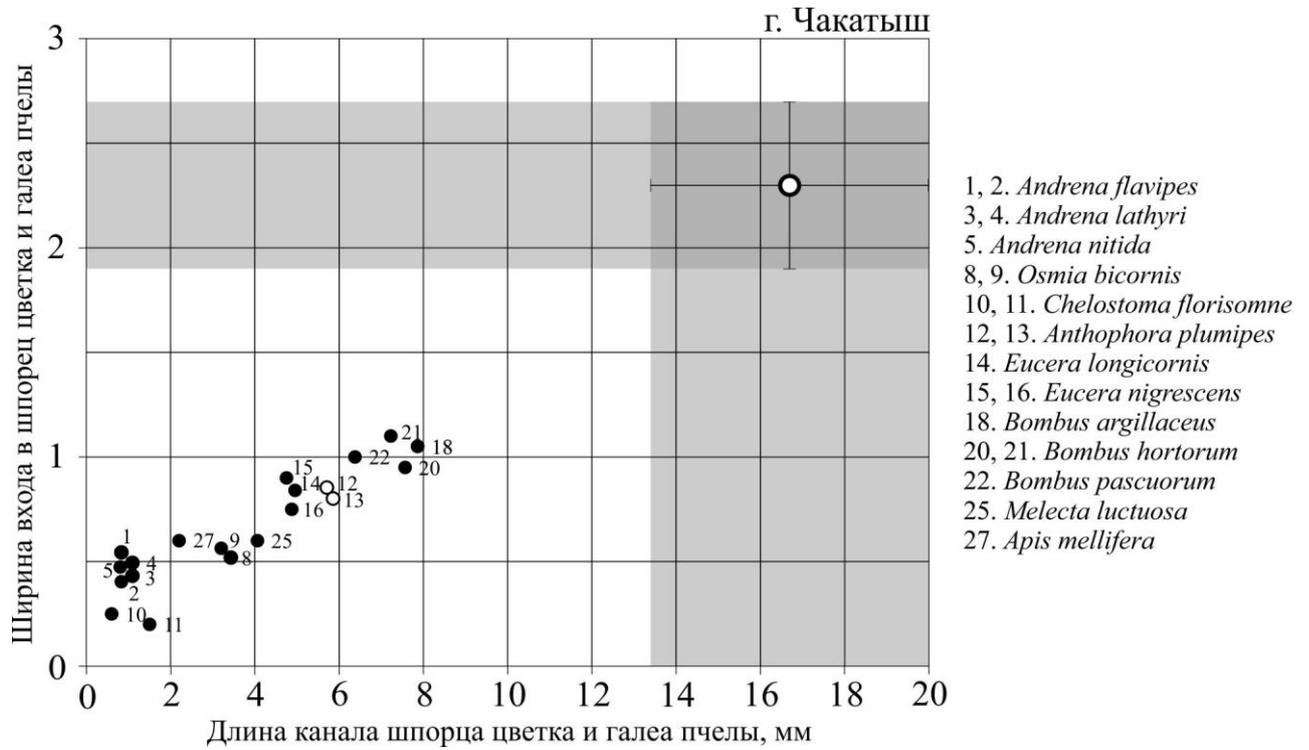


Рис. 3.48. Соответствие размерных показателей цветка *Orchis mascula* и головы пчел-опылителей

○ – параметры цветка, серым цветом выделена область значений, лежащих в пределах стандартного отклонения; ○ – виды, особи которых отловлены с поллинариями; ● – виды, особи которых отловлены без поллинариев.

Анализ соответствия параметров цветка и пчел-опылителей по следующим двум парам показателей показал их соответствие и отсутствие препятствий для контакта прилипалец цветка и наличника головы пчел. Расстояние от центра наличника до конца жвал и длина галеа пчел – всех видов списка не превышают значение соответствующих параметров цветка (расстояние от прилипалец до входа в шпорец и длина канала шпорца). Ограничений по минимальному значению этих параметров нет.

В целом, на основании проведенного анализа к восьми фактическим опылителям *O. mascula*, указанным в таблице 3.6 можно добавить еще три вида пчел в качестве потенциальных опылителей: *Eucera nigra*, *Eucera nigrescens* и *Apis mellifera*.

Таким образом, по данным наших исследований опылителями орхидеи *O. mascula* в изученных локалитетах зарегистрированы 8 видов пчел: *Andrena nitida*, *Osmia bicornis*, *Anthophora plumipes*, *Bombus haematurus*, *Bombus hortorum*, *Bombus pascuorum*, *Bombus terrestris* (рабочие особи) и *Xylocopa valga* (рис. Б.2 b). Еще три вида на основании морфометрических данных могут быть зачислены в группу потенциальных опылителей *O. mascula*.

Характер взаимоотношений с опылителями и эффективность опыления. На протяжении трех сезонов цветения *O. mascula* нами отмечен относительно высокий для безнектарного вида орхидей уровень опыления цветков – от 25 % (Чакатыш, 2013 г.) до 45 % (Карабель-Даг, 2013 г.) (рис. 3.49).

Соотношение цветков разного состояния, вызванного деятельностью опылителей *O. mascula*, представлено на рисунке 3.49. Из данных рисунка видно, что характер взаимоотношений опылителей и орхидей в 2013 г. имел сходный характер в обоих локалитетах. Соотношение цветков имело большое сходство, а отличие по параметрам отмечено только для процента общего опыления – 45 % в локалитете Чакатыш и 26 % в урочище Карабель-Даг, при несколько более низких показателях процента цветков первого свидания и коэффициента повторности в Карабель-Даг. В последующие два сезона в обоих

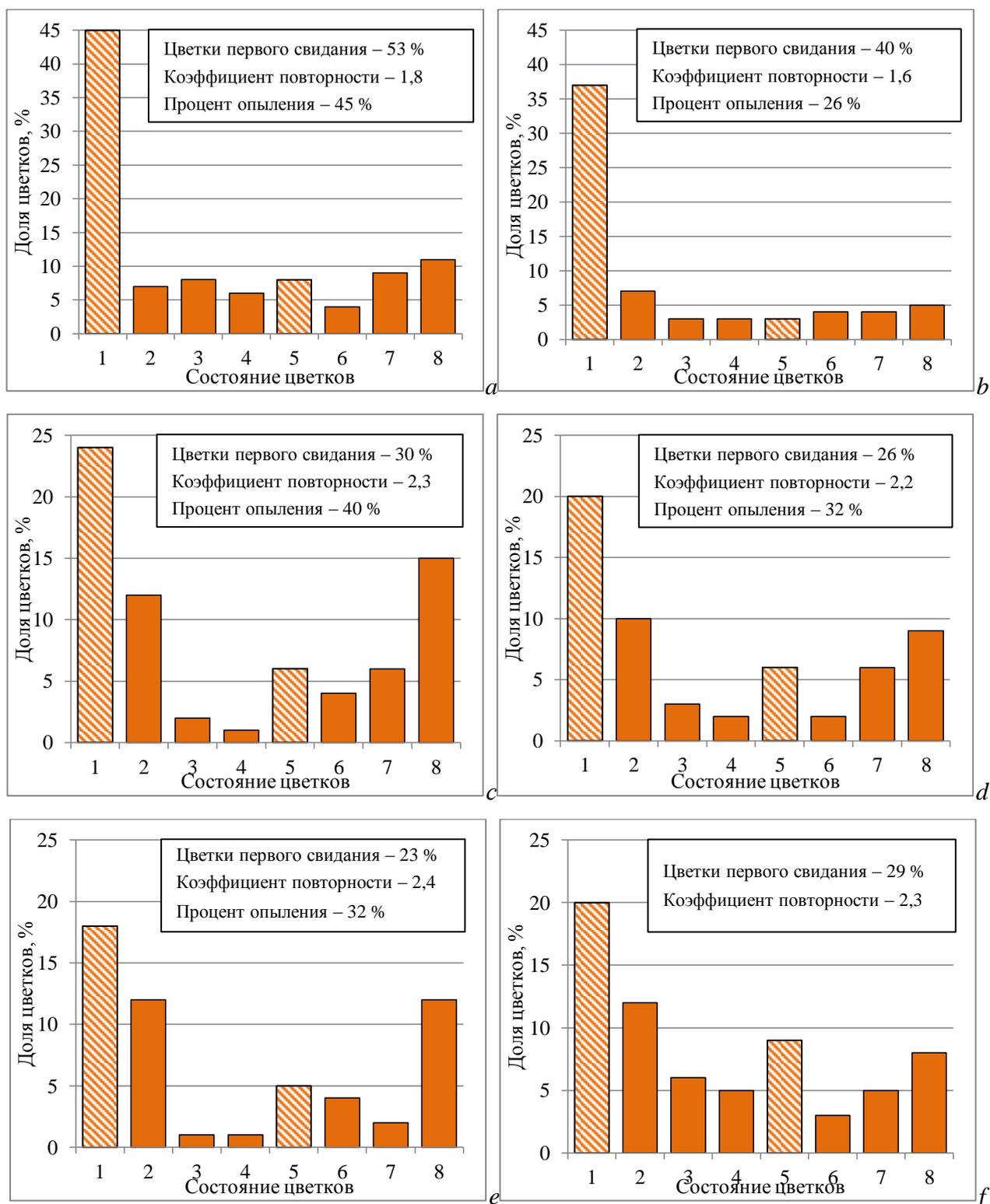


Рис. 3.49. Соотношение цветков разного состояния и основные показатели деятельности опылителей орхидеи *Orchis mascula* в разные сезоны 2013 год (a и b); 2014 год (c и d); 2015 год (e и f); a, c, e – гора Чакатыш; b, d, f – урочище Карабель-Даг;  – цветки первого свидания;  – опыленные цветки; подписи по горизонтальной оси соответствуют рисунку 2.3.

пунктах исследования соотношение цветков, посещенных пчелами-опылителями, приняло иной вид, также при схожести основных параметров. Доля цветков первого свидания колебалась по годам и пунктам колебалась от 26 до 30 %, коэффициент повторности – от 2,2 до 2,4, а процент опыления – от 32 до 40 %.

Следует отметить, что фауна опылителей в этих двух пунктах в ранневесеннее время не могла иметь существенных отличий. Самки шмелей, отмеченные в локалитете Чакатыш, имеют широкое распространение в Горном Крыму, как и антофориды *Anthophora plumipes*. На наш взгляд отличия в характере взаимоотношений пчел и орхидеи в 2013 году и 2014–2015 гг. можно объяснить отличиями погодных условий в эти годы. Период цветения *O. mascula* в 2013 году отличался исключительно теплой погодой. В этот период в жизненном цикле шмелей происходят важные события – выход самок из зимней диапаузы и закладка гнезд. После этого самки не появляются на цветках растений и проводят все время в гнездах «насиживая» яйца. Высокая температура способствует дружному выходу самок из состояния диапаузы и быстрому окончанию лета. Именно это произошло в 2013 году. Высокие температуры воздуха в период массового цветения *O. mascula* способствовали ускоренному выходу шмелей из диапаузы и увеличению их плотности до максимальных значений. Деятельность шмелей в этот период в точности соответствует стратегии неопытных опылителей – все состояния повторного посещения цветков находятся примерно в равном соотношении. Эти предположения подтверждаются данными рисунка 3.49.

Система привлечения опылителей. Цветки *O. mascula* безнектарны, пыльца, заключенная в поллинии недоступна для пчел, поэтому пчелы, посещающие цветки этой орхидеи не получают никакого вознаграждения. Такие орхидеи привлекают опылителей обманным путем. Орхидея *O. mascula* начинает цветение ранней весной в период первых вылетов пчел после зимней диапаузы, в течение которых они осуществляют поиск кормовых растений. Цветки *O. mascula* обладают яркой окраской, их соцветия заметны издали и этим привлекают неопытных опылителей.

Учитывая относительно высокий процент опыления *O. mascula*, можно предположить, что кроме яркости соцветий, которые привлекают опылителей, находящихся в поиске кормовых растений, этот вид орхидей использует сходство с некоторыми конкретными видами меллитофильных растений, цветущих одновременно с ним.

То есть, интерес пчел к цветкам *O. mascula* связан с наличием какого-то модельного растения, вознаграждающего пчел пыльцой и нектаром. К таким растениям можно отнести виды сходные, прежде всего по окраске. В локалитете Чакатыш таких видов – пять, а в урочище Карабель-Даг – три (рис. 3.50).

В локалитете Чакатыш среди растений с соцветиями, выдержанными в сине пурпурной гамме, *Lathyrus laxiflorus* (рис. В.1 b) наиболее близок по окраске цветков к *O. mascula*. Этот вид и наиболее многочисленен. Кроме того, что немаловажно, он является одним из основных кормовых растений для пчел-опылителей этой орхидеи – *Anthophora plumipes* и таких потенциальных опылителей как *Eucera nigrescens* и *Eucera nigra*. Соцветия других видов растений этой группы (*Ajuga orientalis*, *Aegonychon purpureocaeruleum* (рис. В.1 c и В.2 d)) менее сходны с *O. mascula* по оттенкам окраски, хотя по форме соцветия похожи на соцветия *O. mascula*. Растение *Viola sieheana* имеет цветки специфической формы и опылителей из числа мелких пчел андрен. Этот вид не подходит для модели *O. mascula*.

Исходя из опыта наблюдений в лесном массиве Карабель-Даг, наибольшее сходство с *O. mascula* имеет *Cardamine quinquefolia* (рис. В.2 e). Этот вид в месте произрастания *O. mascula* отмечен как немногочисленный (2,3 %), но под пологом леса он встречается значительно чаще и местами дает аспекттивное цветение и является обычным кормовым растением маток шмелей. Второй реальный кандидат на модельное растение – *Lamium purpureum*. Данный вид также часто посещается шмелями и другими видами пчел реальными и потенциальными опылителями *O. mascula*. Вид *Veronica peduncularis* не может выполнять роль модельного растения, поскольку имеет специализированных опылителей из числа мелких видов пчел из рода *Andrena*.

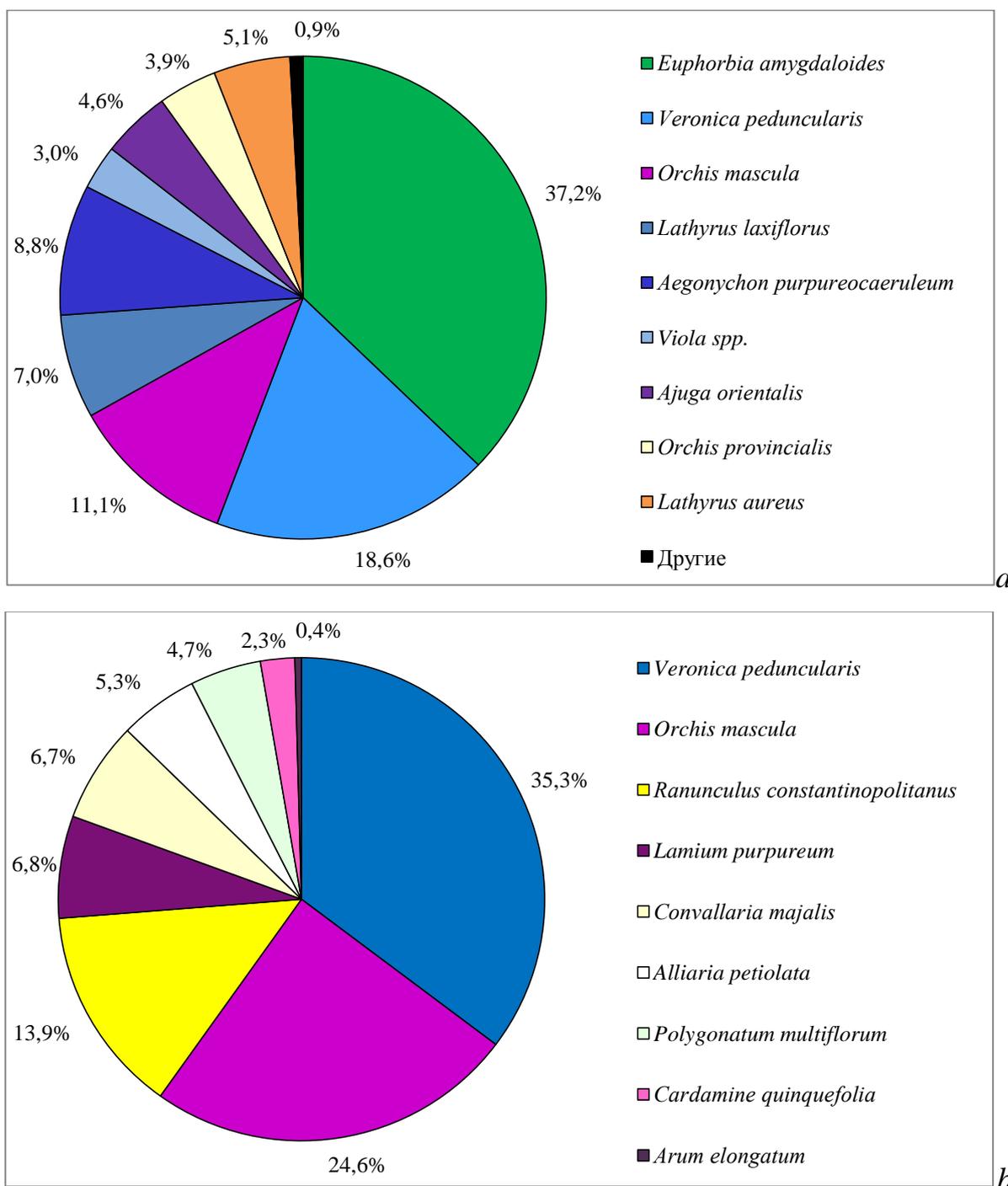


Рис. 3.50. Соотношение числа цветков разных видов, цветущих в окружении *Orchis mascula* в период массового цветения, и их цветовая гамма (*a* – гора Чакатыш, 14.05.2015; *b* – урочище Карабель-Даг, 26.04.2015)

Таким образом, можно заключить, что орхидея *O. mascula* привлекает опылителей двумя способами. Яркостью соцветий, привлекая неопытных опылителей в период их первых поисковых полетов. Второй способ – привлечение опылителей за счет сходства с некоторыми кормовыми растениями

пчел. При этом имитация не совершенна. Сходство наблюдается только по окраске цветков, приблизительным размерам и форме соцветия. К таким растениям в локалитете Чакатыш можно отнести: *Lathyrus laxiflorus*, *Aegonychon purpureocaeruleum* и *Ajuga orientalis*. В урочище Карабель-Даг роль модельных растений могут выполнять *Cardamine quinquefolia* и *Lamium purpureum*.

РАЗДЕЛ 4

ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ

Изучение антэкологических особенностей орхидей имеет исключительно важное значение для познания их биоценотических связей и разработки мер их сохранения в местах естественного произрастания. Учитывая сложный характер взаимоотношений безнектарных орхидей с опылителями, можно с уверенностью заключить, что антэкологические особенности таких орхидей стоят в первом ряду свойств, обеспечивающих их репродуктивный успех. Совпадение сроков цветения изученных нами видов орхидей, наряду с безнектарностью их цветков, придает особую остроту их межвидовой конкуренции за опылителей. Решающую роль, в этом отношении, должны иметь отличия отдельных видов в сроках цветения, пространственной структуре ценопопуляций, архитектуре соцветий и строении цветков, степень сходства с нектароносными модельными растениями. Именно эти признаки, обеспечивают успех в конкурентной борьбе за опылителей, без участия которых невозможно образование качественных семян в достаточном количестве.

Наблюдения за ходом цветения четырех видов ранневесенних меллитофильных орхидей в Крыму показали, что большую часть периода их цветения, как на Южном берегу, так и в Горном Крыму они цветут одновременно (рис. 4.1 и табл. 4.1).

Особый интерес вызывает совпадение сроков цветения *D. romana* и *O. mascula* на Южном берегу Крыма и в Горном Крыму. Эти локалитеты достаточно удалены друг от друга, располагаются в разных природных зонах на разной высоте над уровнем моря, но растения в этих локалитетах цветут практически одновременно. При этом зафиксированы существенные отличия по сумме активных температур сроков начала цветения южнобережных и горно-лесных популяций как одного, так и другого вида (табл. 4.1).

Таблица 4.1

Популяционные и индивидуальные антропологические показатели четырех видов крымских орхидей

Параметры	<i>Orchis provincialis</i>		<i>Orchis pallens</i>		<i>Orchis mascula</i>		<i>Dactylorhiza rotunda</i>	
	Горный Крым	ЮБК	Горный Крым	ЮБК	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	10.04–25.04 24.05–01.06	08.04–14.04 12.05–21.05	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 $\Delta=18$	37–49 $\Delta=12$	34–42 $\Delta=8$	34–42 $\Delta=8$	34–37 $\Delta=3$
Сумма активных температур фенодат начала и конца цветения (\rightarrow) и сумма температур (Δ) периода цветения, °С	625 \rightarrow 1175 $\Delta=550$	160 \rightarrow 740 $\Delta=580$	240 \rightarrow 1005 $\Delta=765$	640 \rightarrow 1510 $\Delta=870$	240 \rightarrow 1005 $\Delta=765$	195 \rightarrow 730 $\Delta=535$	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	87,7 \pm 142,3	48,0 \pm 63,6	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	24,7 \pm 4,5	16,2 \pm 3,3	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	16,3 \pm 4,6	9,9 \pm 2,6	9,9 \pm 2,6	12,7 \pm 5,3
Плотность цветков в соцветии, цв./дм ²	12	17	12	9	12	25	25	23
Площадь, занимаемая цветками на развертке соцветия, %	15	21	28	22	28	20	20	19
Угол смещения цветков и направление смещения	135°, вправо	137°, влево	130°, влево	140°, вправо	130°, влево	140°, вправо	140°, вправо	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	4,9 \pm 0,5	3,0 \pm 0,5	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	5,4 \pm 0,8	2,8 \pm 0,4	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	13,8 \pm 0,8	10,3 \pm 1,2	10,3 \pm 1,2	11,9 \pm 1,6
Доля опыленных цветков (min–max), %	25–41	42–53	26–39	32–45	26–39	21–37	21–37	29–37

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

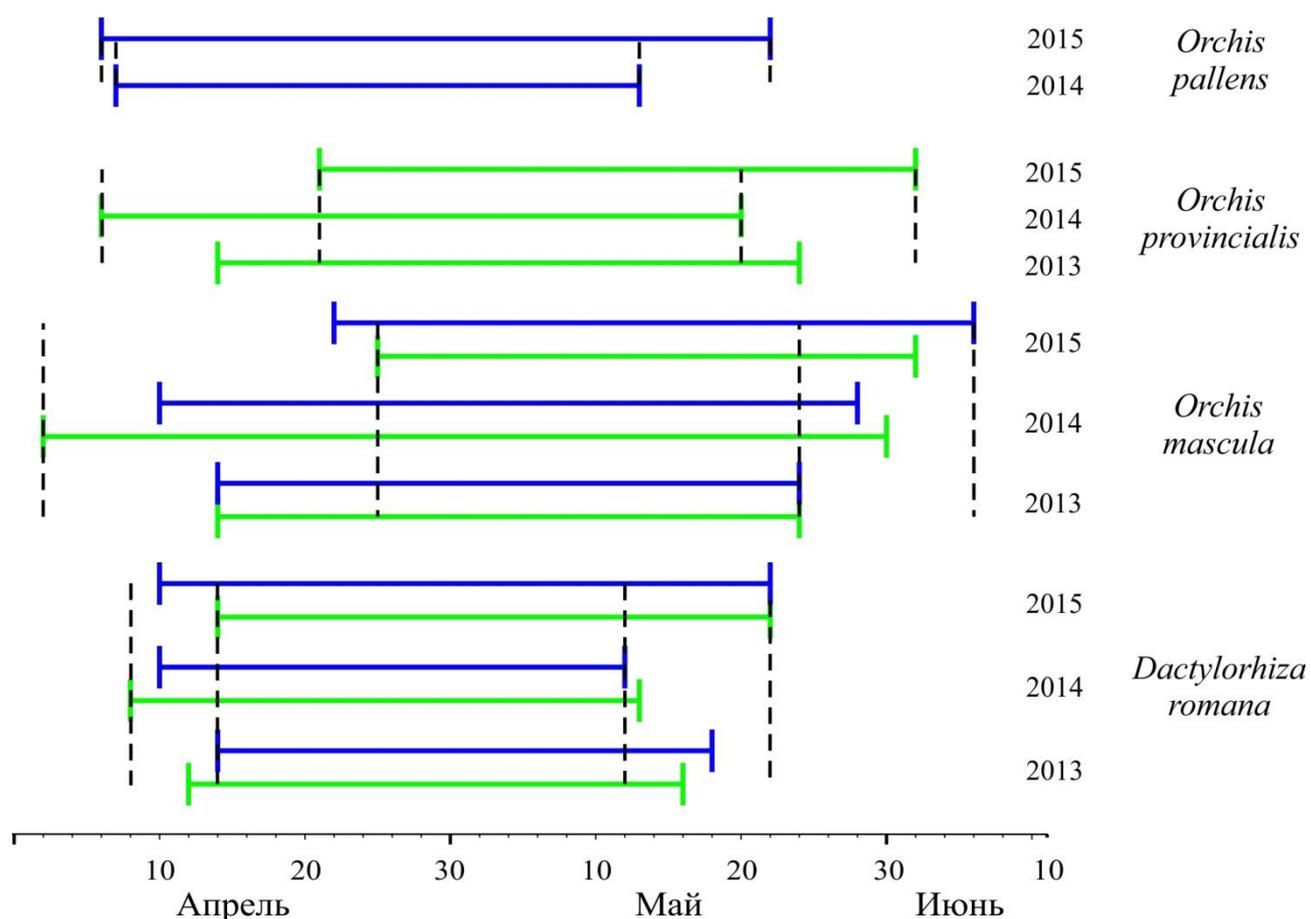


Рис. 4.1. Фенология цветения четырех видов орхидей в пяти пунктах Крыма в сезоны 2013–2015 гг.

— Горный Крым; — Южный берег Крыма.

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

Учитывая средиземноморское происхождение *O. mascula* и *D. romana* можно предположить, что изначально их популяции в Крыму располагались в пределах южнобережья, а появление их в горно-лесной зоне – явление

вторичное. При этом в ходе постепенного перемещения части особей в горно-лесную зону, происходил сдвиг необходимой для зацветания суммы активных температур в сторону меньших значений. На наш взгляд, отбором были подхвачены изменения физиологии, обеспечившие сохранение ранних сроков цветения этих популяций в новых условиях горно-лесной зоны, что связано с обманной стратегией опыления этих орхидей. Ранние сроки цветения дают значительное преимущество видам, использующим наиболее эффективную (при минимуме энергетических затрат) тактику обмана – обман неопытных опылителей, единственным атрибутом которой являются ранние сроки цветения. Высокая эффективность тактики обмана неопытных опылителей подтверждена рядом исследователей (Askerman, 1981).

Из других особенностей фенологии цветения изученных видов орхидей следует отметить, что на сроки начала цветения кроме суммы температур определенное влияние оказывает количество дней солнечного сияния. С этим связаны более низкие значения суммы активных температур фенодаты начала цветения *O. provincialis* в 2015 г.

Общая продолжительность цветения трех видов орхидей изученных видов существенно отличалась по сезонам (табл. 3.16). Минимальная разница между крайними значениями этого показателя отмечена у *D. romana* (ЮБК) – 8 дней и максимальная у *O. mascula* (Горный Крым) – 18 дней.

Как показал анализ наших данных, сроки окончания цветения орхидей, которые собственно и определяют продолжительность цветения, также в основном определяются суммой активных температур (см. рис. 3.1, 3.15, 3.26–3.27, 3.38–3.39).

Как было указано выше, сроки наступления основных фенодат периода цветения орхидей определяются суммой активных температур. Зависимость этих показателей значительна, но полного совпадения этих показателей не наблюдается. Является ли это несовпадение следствием недостаточной полноты или репрезентативности выборки или связано с действием каких-то неучтенных нами факторов? В частности, можно предположить, что определенное влияние на сроки цветения может оказывать солнечная радиация, оказывающая влияние на температуру воздуха в приземном слое, где

собственно и происходит развитие травянистых растений. Учет количества солнечных дней и сравнение полученных данных со сроками начала цветения показал, что данный фактор не оказывает заметного влияния на сроки зацветания орхидей как южнобережных, так и горно-лесных субпопуляций (рис. 4.2 *a*). Более того, для южнобережных субпопуляций отмечена слабая положительная связь между этими показателями, что можно было бы рассматривать как свидетельство того, что увеличение числа солнечных дней не ускоряет, а наоборот замедляет процесс развития орхидей. Аналогичные данные получены и для фенодаты окончания цветения, при заметно большем разбросе данных (рис. 4.2 *b*). Большой разброс данных, на наш взгляд, можно объяснить также различиями в плотности и активности опылителей, численность которых определяется целым рядом трудно оцениваемых факторов и не зависит от температуры воздуха в широком диапазоне от +10 до +30 °С.

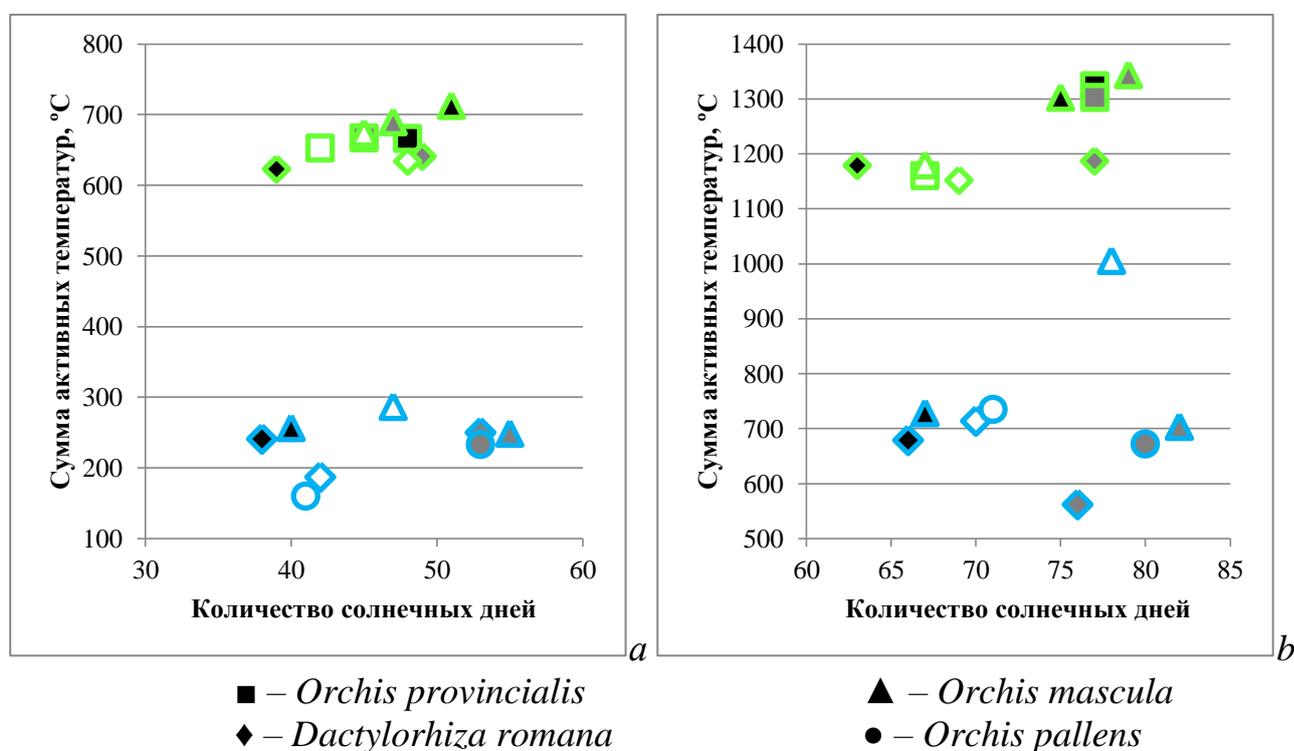


Рис. 4.2. Связь между суммой активных температур фенодат начала (*a*) и окончания (*b*) цветения орхидей и количества солнечных дней в период предшествующий их цветению

Черным цветом обозначены данные, зарегистрированные в сезон 2013 года, серым – 2014 года, белым – 2015 года; значки с зеленой окантовкой – южнобережные популяции, с синей – горно-лесные популяции.

Как отмечалось выше (стр. 117), разные сезоны цветения отличались (иногда существенно) по средней продолжительности цветения одного цветка. В связи с тем, что опыленный цветок сразу же прекращает цветение, можно было бы ожидать, что на общую продолжительность цветения может оказывать влияние интенсивность опыления. Такая зависимость не обнаружена ни для одного из видов, кроме *O. pallens* в сезон наибольшего уровня опыления в 2015 году, при этом была зафиксирована положительная связь и со всеми другими показателями процесса опыления (рис. 4.3 а).

Исходя из полученных данных (см. рис. 4.3 и 4.4; см. табл. 3.16), можно заключить, что орхидея *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.

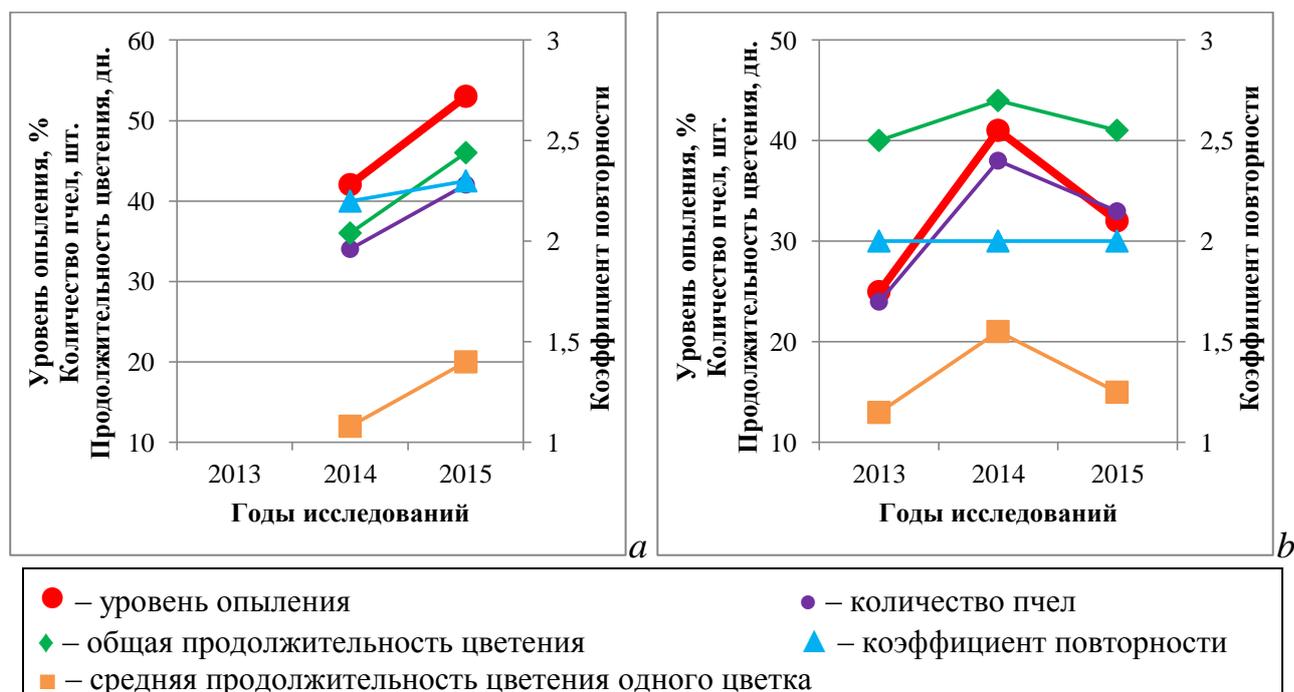


Рис. 4.3. Связь между отдельными показателями процесса цветения *Orchis pallens* (а) и *Orchis provincialis* (б) на протяжении трех сезонов цветения в

Крыму

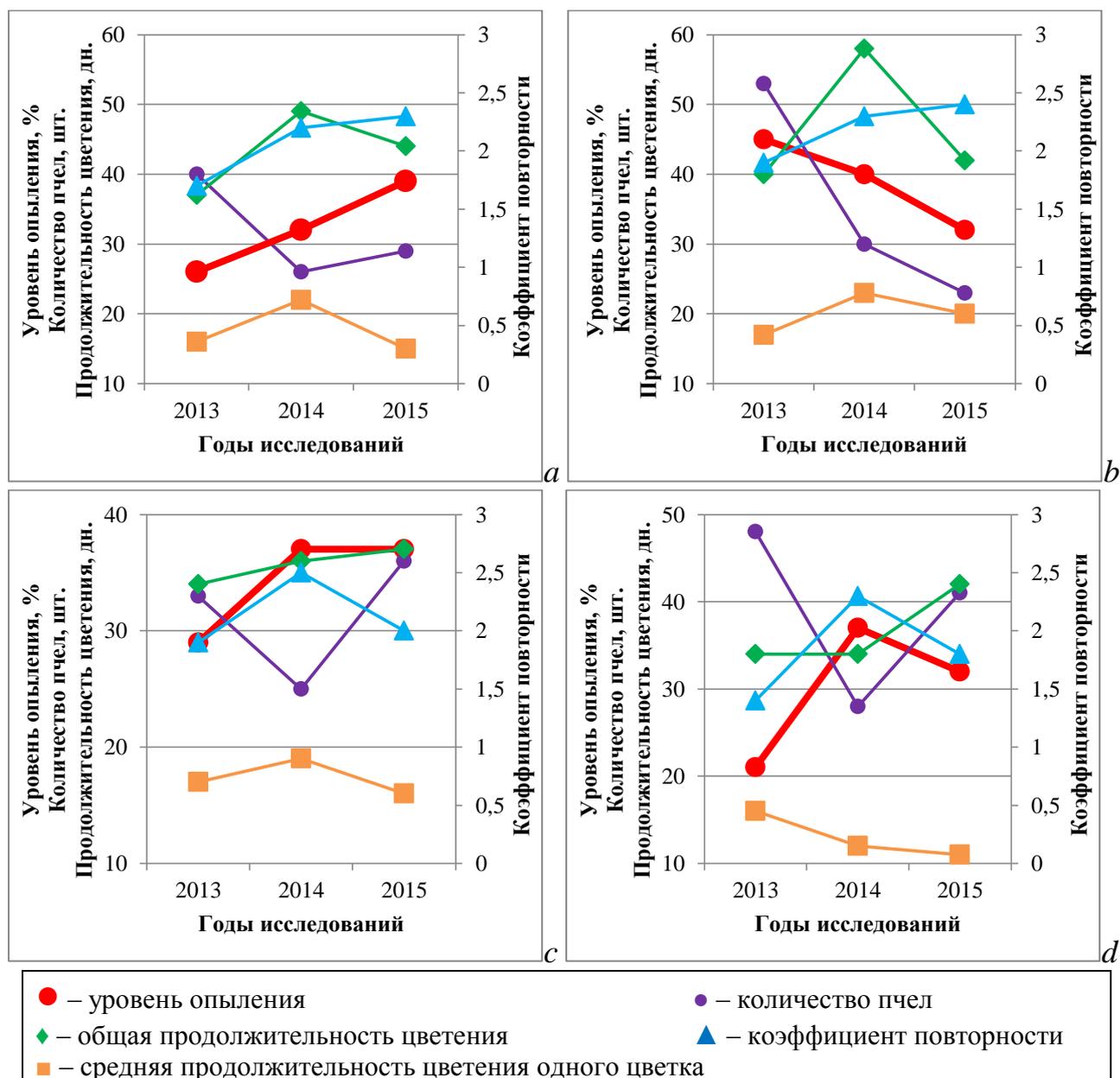


Рис. 4.4. Связь между отдельными показателями процесса цветения двух видов

орхидей на протяжении трех сезонов цветения в Крыму

a – *Orchis mascula* (урочище Карабель-Даг); *b* – *Orchis mascula* (гора Чакатыш);
c – *Dactylorhiza romana* (Сосновая балка); *d* – *Dactylorhiza romana* (гора Кастель).

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

Только для одного из исследованных видов – *O. pallens*, отмечено относительно равномерное распределение цветущих особей по площади ценопопуляции, которое описывается нормальным распределением Гаусса (рис. 4.5 *c*). Распределение в пространстве цветущих особей остальных трех видов крайне неравномерно и описывается распределением Макартура (рис. 4.5 *a, b, d*).

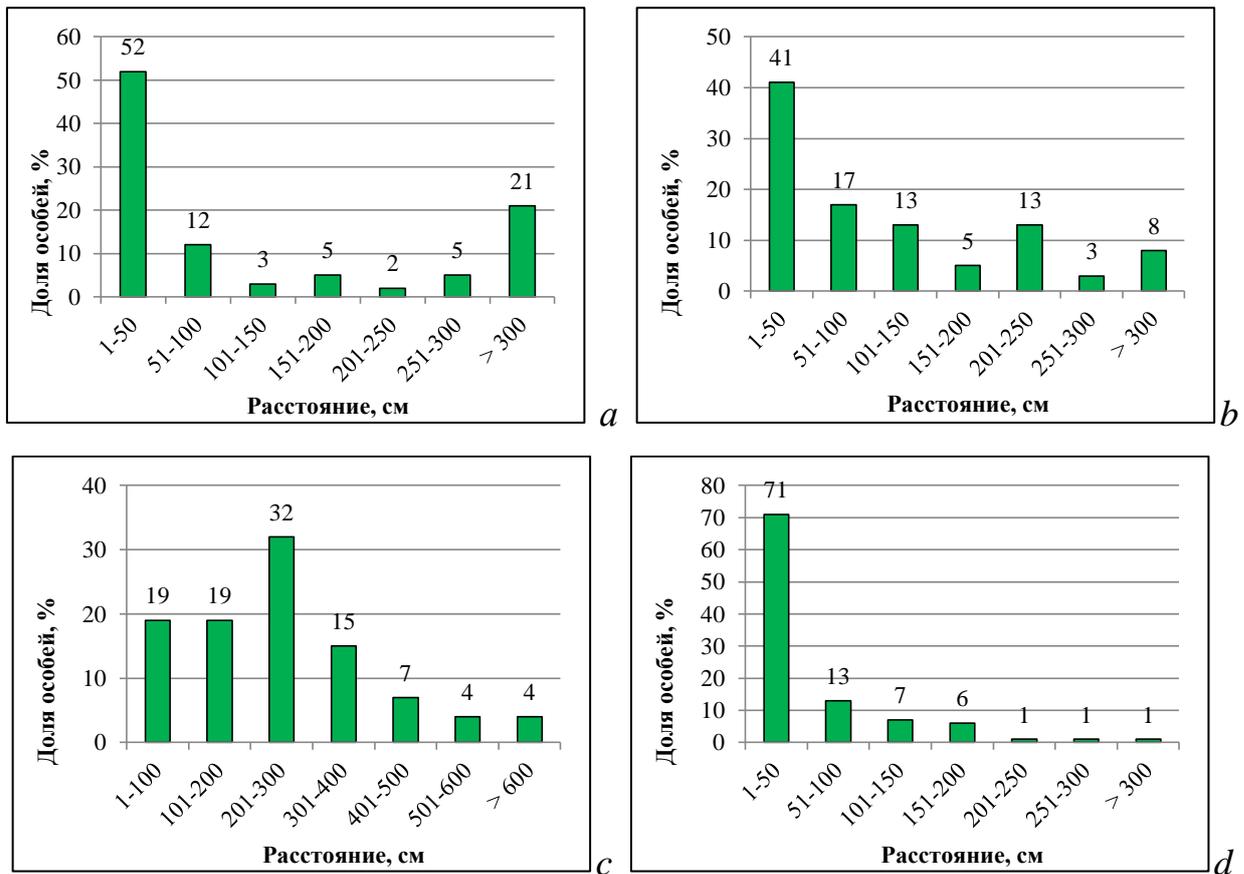


Рис. 4.5. Гистограммы распределения цветущих растений орхидей четырех видов по расстоянию до ближайшего соседа

a – *Orchis provincialis* (Чакатыш); *b* – *Orchis mascula* (Чакатыш); *c* – *Orchis pallens* (Волдарь); *d* – *Dactylorhiza romana* (Кастель).

Распределение «разломанного стержня» Макартура (MacArthur, 1957) в большинстве случаев отражает ситуацию, когда особи со средним значением показателя не составляют большинство и не представляют модальный класс, как это имеет место при распределении Гауса. Важно отметить, что

относительно редко встречающееся распределение Макарура можно получить через ряд переходных кривых из распределения Гаусса, путем постепенного сдвига модельного класса в ту или иную сторону по шкале значений и увеличении степени проявления эксцесса. Исходя из того, что распределение Гаусса, как принято считать, соответствует максимально сбалансированному сообществу, можно предположить, что распределение в пространстве цветущих особей *O. pallens* наиболее естественно, а уклоняющиеся от этой нормы случаи распределения остальных трех видов орхидей вызваны особыми причинами и требуют объяснения.

На наш взгляд, причин крайней неравномерности распределения цветущих особей орхидей *D. romana*, *O. provincialis* и *O. mascula* может быть несколько. Для выяснения конкретных причин выявленных нами отклонений в распределении этих орхидей необходимы дополнительные исследования.

Сравнение статистических моделей цветущих особей орхидей в их графическом варианте (рис. 4.6), наглядно показывает насколько велика степень отличия цветущих растений изученных видов орхидей по основным морфометрическим показателям. Эти отличия обеспечивают своеобразие этих орхидей и привлекательность их для опылителей в условиях одновременного цветения на прилегающих территориях: три вида орхидей цветут одновременно на Южном берегу Крыма и три вида – в Горном Крыму.

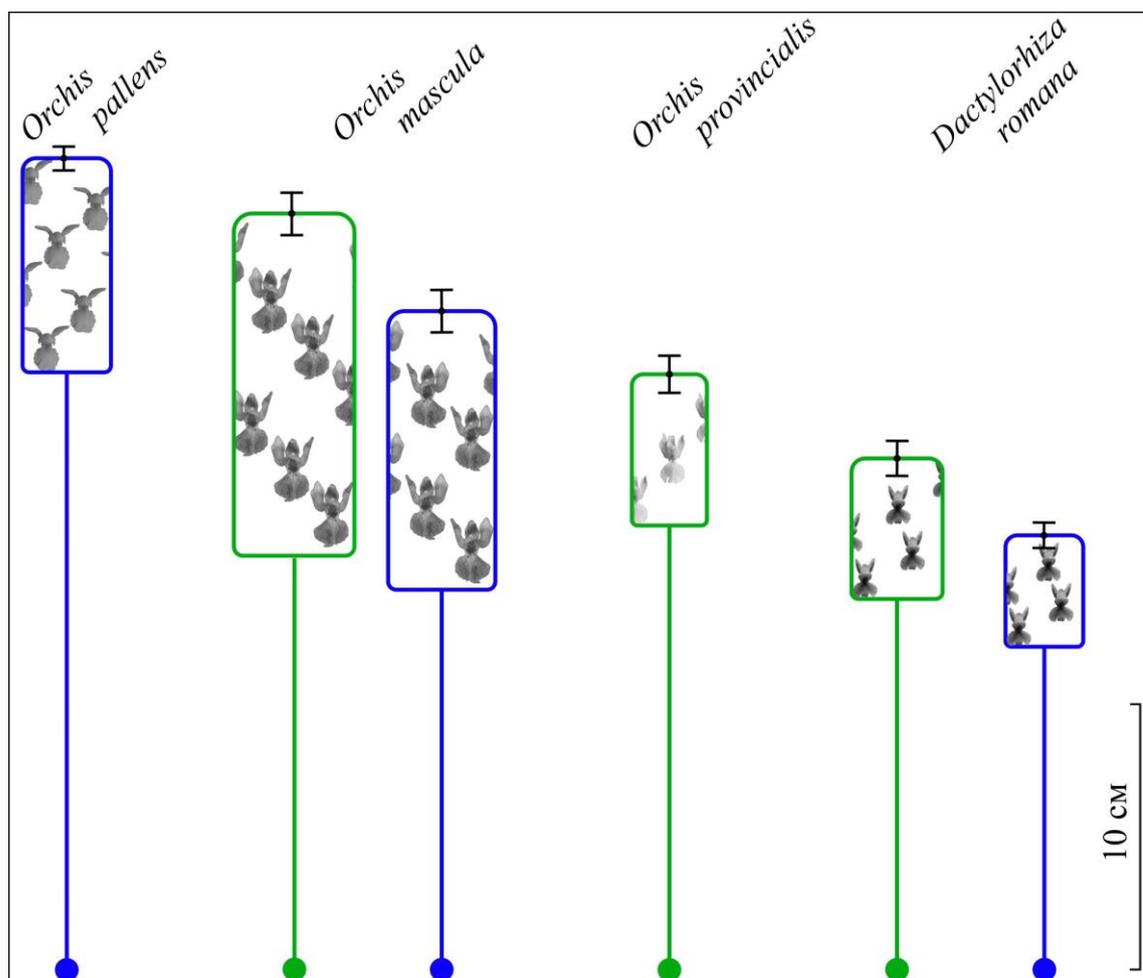


Рис. 4.6. Графические модели цветущих растений мелитофильных орхидей четырех видов

— — популяции Горного Крыма, — — популяции на Южном берегу Крыма.

Особый интерес вызывают хорошо выраженные отличия орхидей *O. mascula* и *D. romana* из горно-лесных и южнобережных локалитетов. Цветущие генеративные растения *O. mascula* и *D. 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. Отличия по последнему показателю демонстрирует рисунок 4.7.

В данном случае выявленные отличия, скорее всего, связаны не столько с особенностями отношений с опылителями, сколько резкими отличиями физических условий среды этих локалитетов. Чего нельзя сказать о выявленных отличиях в строении цветков этих видов орхидей из разных локалитетов (рис. 4.8).

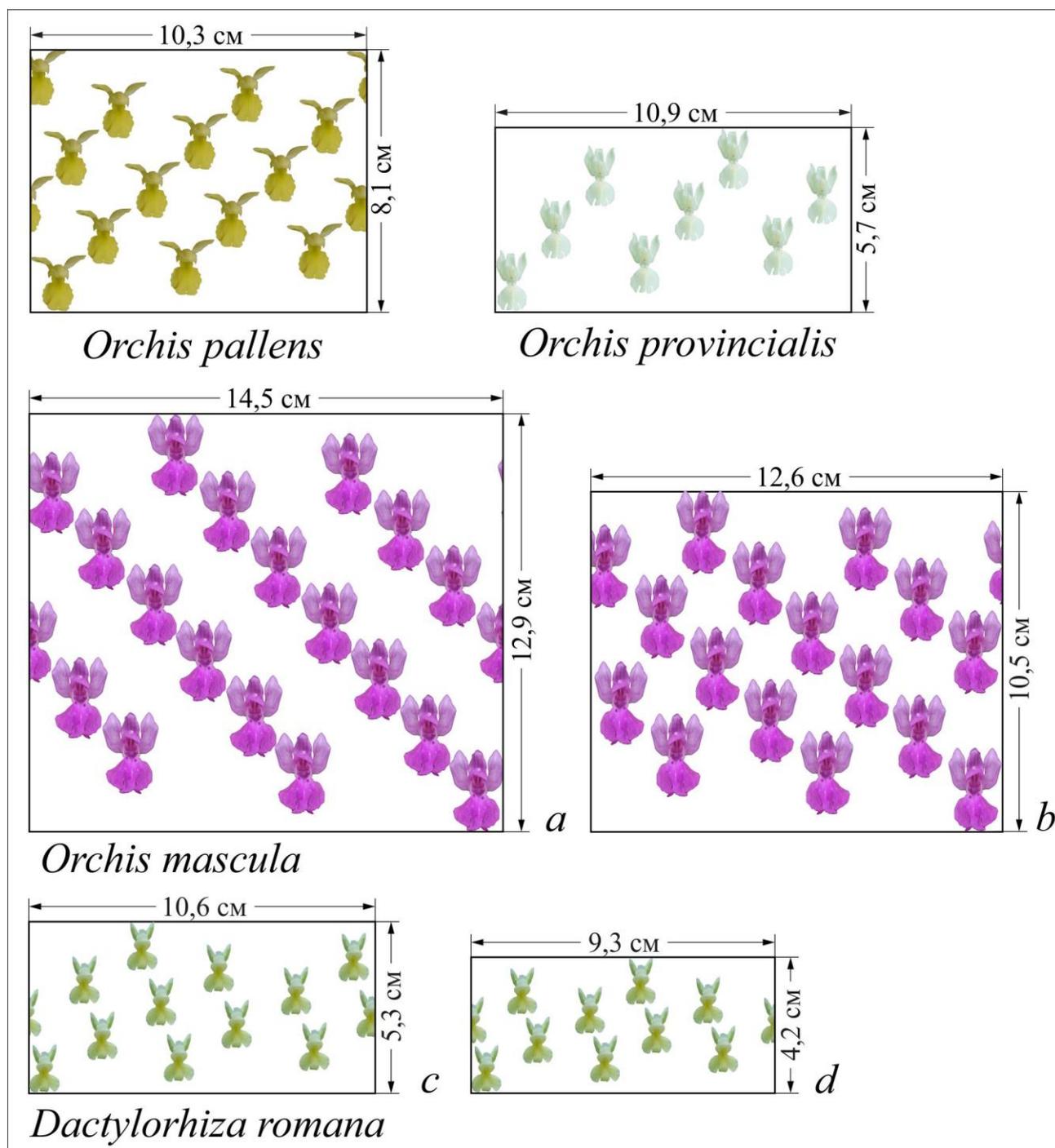


Рис. 4.7. Графические модели соцветий четырех видов орхидей из пяти локалитетов произрастания в Крыму

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

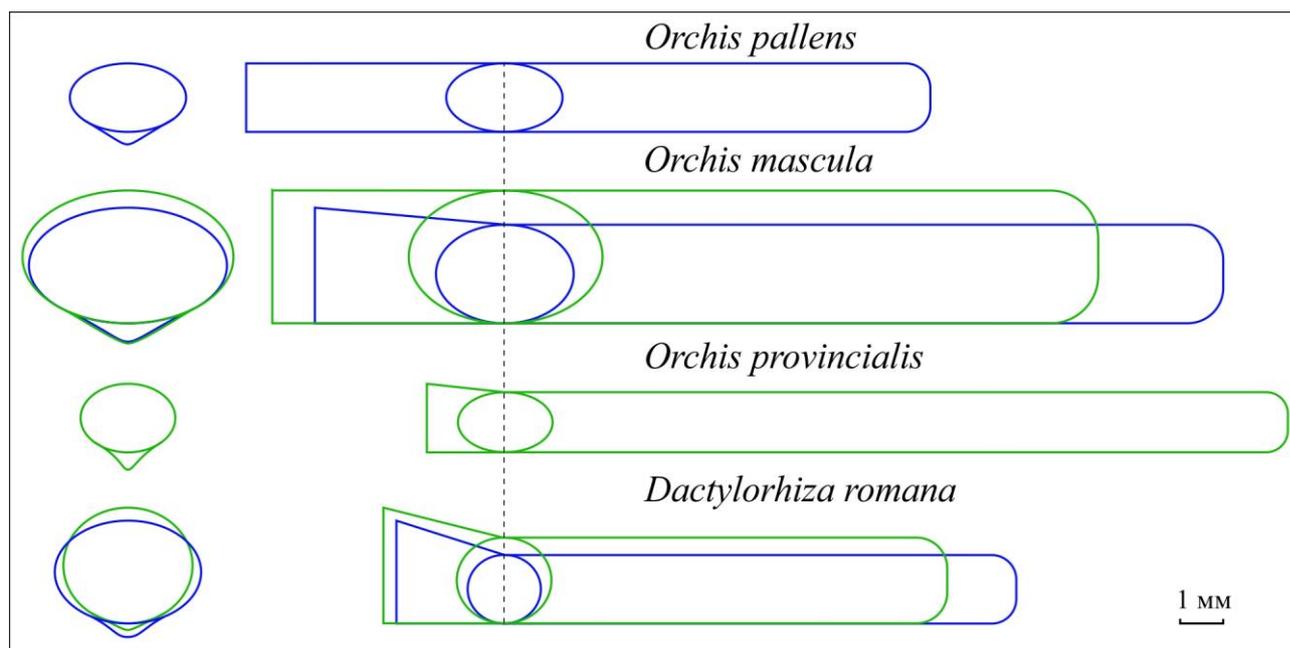


Рис. 4.8. Профили цветков четырех видов орхидей

Профили цветков соединены пунктиром на уровне входа в шпорец цветка. Овалы слева представляют абрис зева венчика цветка, овалы, справа – абрис входного отверстия в шпорец; — — популяции Горного Крыма, — — популяции на Южном берегу Крыма.

Цветки *O. mascula* и *D. romana* южнобережной популяции, уступают в размерах горно-лесной по всем линейным параметрам, но имеют более длинный и узкий шпорец. Это, безусловно связано с разным составом опылителей. В Горном Крыму в опылении орхидей принимают участие в основном относительно крупные шмели, а на Южном берегу – более мелкие, но обладающие более длинным хоботком пчелы-антофоры и эуцеры (см. табл. 3.6).

Выявленные отличия южнобережных и горно-лесных популяций *O. mascula* и *D. romana* по сумме активных температур фенодаты «начало цветения», а также по основным параметрам морфологических признаков генеративных структур свидетельствуют о высокой полиморфности этих видов (Куропаткин, Ефимов, 2014; Fateryga, Kreutz, 2014).

В качестве дополнительной аргументации в этом вопросе может быть использованы выявленные нами отличия локальных южнобережных и горных субпопуляций *D. romana* по морфометрическим показателям вегетативных органов (табл. 4.2), которые для данного рода орхидей часто используются как основные.

Таблица 4.2

Морфометрические показатели растений *Dactylorhiza romana*

Параметр	Показатели выборки				
	N	min–max	$\bar{x} \pm S$	σ^2	$C_v, \%$
Гора Капель					
Ширина листьев, см	10	0,62–1,7	1,17±0,3	0,1	27
Длина листьев, см	10	12–17,7	13,8±1,6	2,7	12
Количество жилок	10	5–15	7,6±2,8	8	37
Количество розеточных листьев	10	3–5	3,4±0,7	0,5	21
Количество стеблевых листьев	10	2–9	4,9±2,4	5,8	49
Длина побега	10	19,2–33,9	27,5±4,9	23,8	18
Ширина 2 листа, см	10	0,65–1,7	1,15±0,3	0,09	27
Длина 2 листа, см	10	12,1–18,7	14,5±1,8	3,2	12
Ширина брактя, см	10	0,41–0,63	0,49±0,07	0,01	15
Длина брактя, см	10	1,67–2,19	1,98±0,19	0,04	10
Количество брактей	10	9–29	16±7,26	52,7	45
Длина соцветия	10	4,5–11,1	7,16±2,44	5,9	34
Урочище Карабель-Даг					
Параметр	Показатели выборки				
	N	min–max	$\bar{x} \pm S$	σ^2	$C_v, \%$
Ширина листьев, см	10	0,78–0,98	0,84±0,08	0,007	11
Длина листьев, см	10	7,7–12,4	10,07±1,6	2,6	16
Количество жилок	10	5–7	6,6±0,84	0,7	13
Количество розеточных листьев	10	3	3±0	0	0
Количество стеблевых листьев	10	4–7	5,4±1,2	1,6	23
Длина побега	10	21,1–29,1	24,4±2,4	5,8	10
Ширина 2 листа, см	10	0,7–1	0,86±0,11	0,01	13
Длина 2 листа, см	10	7,7–13,2	10,32±1,8	3,4	18
Ширина брактя, см	10	0,35–0,46	0,41±0,04	0	9
Длина брактя, см	10	1,5–2	1,78±0,18	0,03	10
Количество брактей	10	8–19	12,8±3,46	12	27
Длина соцветия	10	4,4–8,9	6,0±1,42	2,01	24

Отлов насекомых на цветках орхидей и других видов растений, цветущих одновременно с ними, позволил выявить 58 особей пчел, переносящих поллинии орхидей (см. табл. 3.6). Тем самым, было установлено 19 видов пчел, фактических опылителей орхидей изученных четырех видов. 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*) (см. табл. 3.6).

По результатам совмещения моделей цветков с моделями пчел, для каждого из видов орхидей выявлено дополнительно от 2 до 8 видов потенциальных опылителей. Нельзя не отметить, что отличия видов орхидей по числу потенциальных опылителей в большей мере определяются степенью изученности видового состава опылителей. Тем не менее, эти данные представляют интерес для разработки мер охраны орхидей в местах произрастания.

Анализ связей орхидей отдельных видов с опылителями показывает, что, несмотря на очевидные морфологические отличия соцветий и цветков, каждая из орхидей использует несколько видов опылителей, при этом почти каждый из видов опылителей отмечен на нескольких видах орхидей, что видно из данных рисунка 4.9.

Эти данные позволяют заключить, что среди ранневесенних видов орхидей в Крыму существует довольно высокая напряженность конкурентных отношений в борьбе за опылителей.

Среди пчел-опылителей преобладают неспециализированные в отношении трофических связей полилекты (12 видов) и только один вид (*Andrena lathyri*) является узко специализированным опылителем растений из рода *Lathyrus*. *A. lathyri* впервые регистрируется нами как опылитель орхидей. *Andrena combinata* отмечена как опылитель 2-х видов европейских орхидей из рода *Ophrys* (Schiestl, Cozzolino, 2008; Paulus, 2007). *Andrena flavipes* (один из

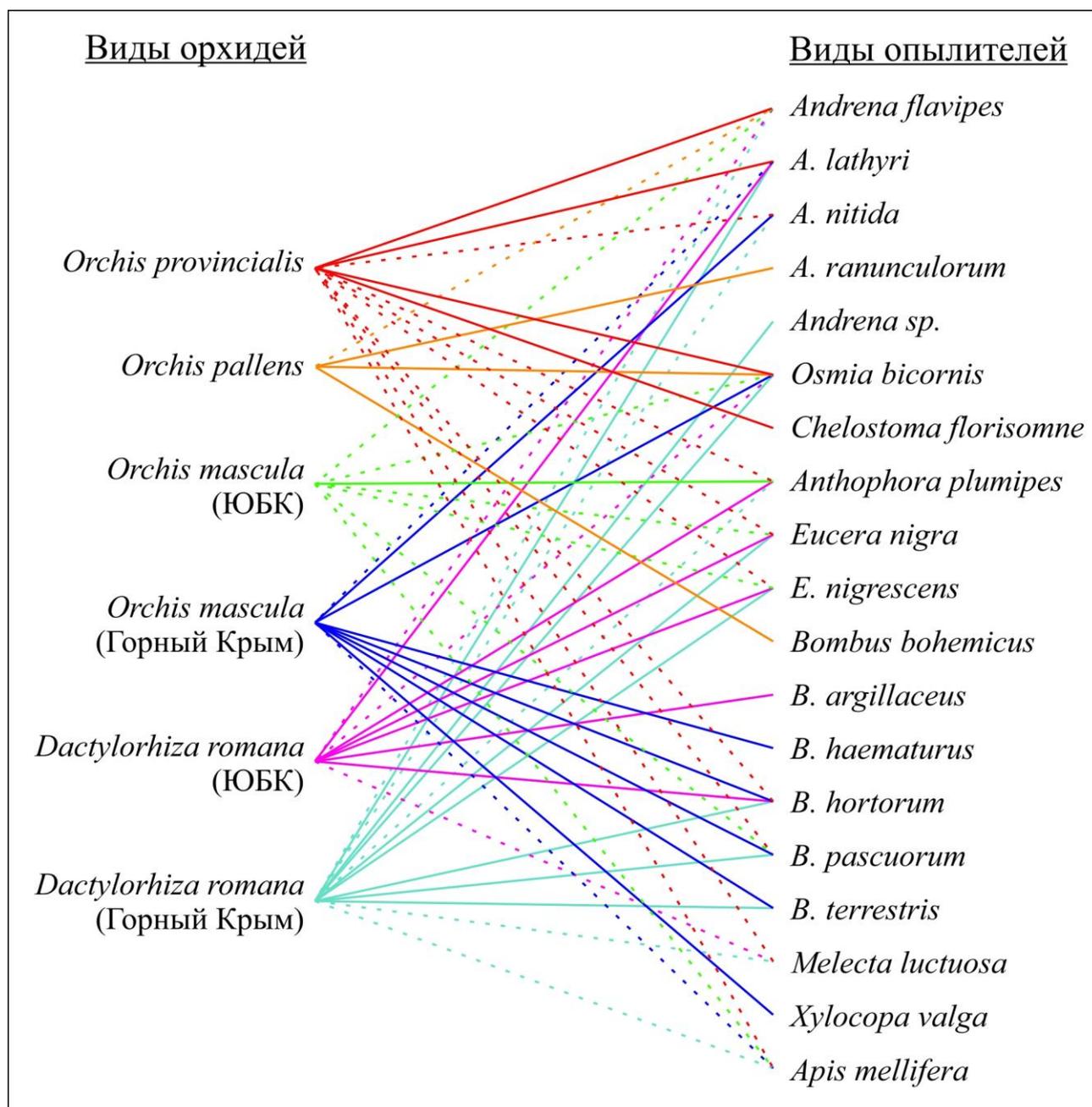


Рис. 4.9. Характер взаимных связей ранневесенних видов меллитофильных орхидей с пчелами-опылителями в Крыму

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

самых распространенных видов андрен, широкий политроф) отмечена как опылитель 11 видов орхидей из рода *Ophrys* и одного вида из рода *Cypripedium* (*C. calceolus*) в Европе и одного вида в Крыму. Пчела медоносная (*Apis mellifera*) зарегистрирована как опылитель более 20 видов европейских орхидей из разных родов (в Крыму опыляет четыре вида), но в наших условиях она не

отмечена как фактический опылитель ни для одного вида изученных орхидей. Шмель *Bombus hortorum* отмечен как опылитель десяти видов орхидей в Европе, в том числе пяти крымских видов.

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*). Пчелы *E. nigrescens* в Крыму опыляют четыре вида орхидей. В целом, в литературе ранее приводилось лишь три вида пчел семейства Apidae, известных как опылители *O. provincialis*: *Eucera hungarica* (Friese, 1895), *E. nigrescens* и *Bombus humilis* (Illiger, 1806). Пчелы-андрены приводятся нами как опылители этого вида впервые.

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. В то же время в Европе эта орхидея – один из наиболее изученных в отношении опылителей вид. На его цветках в Европе отловлено 30 видов пчел (Claessens, Kleynen, 2011). Тем не менее, нами впервые для данного вида выявлены как опылители 4 вида пчел: *Andrena nitida*, *Anthophora plumipes*, *Bombus haematurus* и *Xylocopa valga*.

Для орхидеи *D. romana* в Крыму приводится 6 видов опылителей. В Европе эту орхидею опыляют 5 видов опылителей (Cozzolino, Widmer, 2005; Claessens, Kleynen, 2011). Как опылители этого вида орхидей нами впервые выявлены следующие четыре вида опылителей: *Andrena lathyri*, *Osmia bicornis*, *Eucera nigra* и *Eucera nigrescens*.

Каждый из изученных видов орхидей использует свой способ обмана опылителей. Орхидея *O. provincialis* использует сходство соцветий с *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, используя мимикрию

(сходство с соцветиями *Caridalis cava*). Нами выявлен слабый, но очень специфический запах цветков этого вида, который напоминает запах цветков бузины. Поскольку бузина опыляется мухами мы вправе предположить, что дополнительно к пчелам эта орхидея привлекает и мух.

Орхидеи *O. mascula* и *D. romana* – единственные два вида, имеющие сходный механизм привлечения опылителей. Они используют несовершенную мимикрию, подражая одновременно нескольким видам модельных растений. Интересно отметить, что именно эти два вида встречаются в Крыму в двух природных зонах – на Южном берегу Крыма и в Горном Крыму, образуя две локальные популяции.

И наконец, все изученные виды объединяет еще один общий способ привлечения опылителей, непосредственно связанный с ранними сроками цветения этих видов – обман неопытных опылителей.

Видимо, разнообразие способов привлечения опылителей и хорошее морфологическое соответствие контактирующих структур цветков орхидей изученных видов и пчел обеспечивает относительно высокий для безнектарных видов орхидей уровень опыления в Крыму. Самый небольшой процент опыления (21 %) отмечен для *D. romana* в один из сезонов в Горном Крыму, а самый большой (53 %) – для *O. pallens* так же в Горном Крыму.

В качестве предварительного заключения (учитывая небольшое число сезонов наблюдения) можно указать, что среднем уровень опыления *O. mascula* и *D. romana* в южнобережных локалитетах выше, по сравнению с горно-лесными.

Отмеченная выше связь между численностью (плотностью) опылителей и уровнем опыления орхидей и не вызывает сомнений в достоверности, тем более, что в соответствии с применяемой методикой, сама плотность опылителей оценивалась нами по показателям опыления (наличию следов пребывания пчел на цветках). Более существенным и важным является вопрос: насколько уровень опыления изучаемых видов орхидей связан с уровнем их плодообразования.

На рисунке 4.10 представлены результаты оценки характера связи между уровнем опыления цветков и уровнем их плодоношения у четырех видов орхидей Крыма, по данным наблюдений в течение трех сезонов. Из данных рисунка видно, что связь между этими показателями носит в большинстве случаев абсолютный характер. То есть в подавляющем случае цветок орхидеи, зарегистрированный нами как опыленный, образовывал завязь.

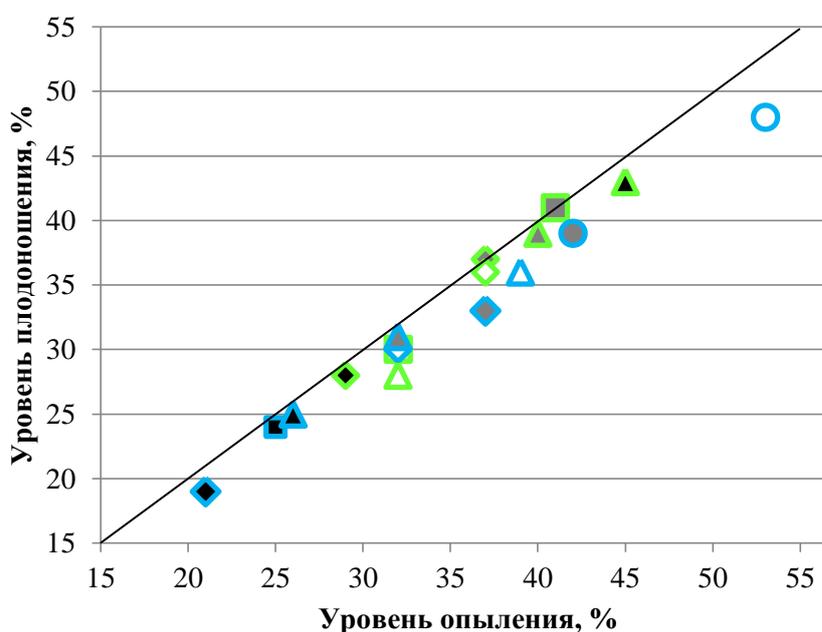


Рис. 4.10. Связь между уровнем опыления цветков и уровнем их плодоношения у четырех видов ранневесенних орхидей в Крыму

■ – *Orchis provincialis*, ◆ – *Dactylorhiza romana*, ▲ – *Orchis mascula*, ● – *Orchis pallens*; черным цветом обозначены данные 2013 года, серым – 2014 года, белым – 2015 года; значки с зеленой окантовкой – южнобережные популяции, с синей – горно-лесные популяции.

Анализ зависимости уровня опыления от ряда факторов (см. рис. 4.3 и 4.4) показал, что наибольшее влияние на уровень опыления изученных видов орхидей на протяжении трех сезонов наблюдений оказывало колебание численности (плотности) опылителей. Исходя из этого, охрану пчел-опылителей и поддержку их популяций следует отнести к первоочередным мерам сохранения ранневесенних безнектарных меллитофильных видов орхидей в Крыму.

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 Макауртура.

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 мимикрию, 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 использованной литературы

1. Аверьянов, Л. В. Происхождение и некоторые особенности эволюции, биологии и экологии орхидных (*Orchidaceae*) / Л. В. Аверьянов // Бот. журн. – 1991. – Т. 76, № 10. – С. 1345–1359.
2. Агеенко, В. Заметки о некоторых крымских орхидеях / В. Агеенко // Тр. С.-Петербургского об-ва естествоиспыт. – 1887. – Т. 18, вып. 1. – С. 56–57.
3. Агроклиматический справочник по Крымской области. – Л.: Гидрометеиздат, 1959. – 135 с.
4. Алексеев, А. А. Участие самцов пчел *Eucera* Latr. в опылении орхидеи *Ophris oestriifera* Vieb. в Крыму / А. А. Алексеев, С. П. Иванов, В. В. Холодов // Актуальн. вопр. экологии и охраны природн. экосистем. Сб. мат. межреспубл. науч.-практ. конф. – Ч. 1. – Краснодар, 1993. – С. 89–91.
5. Бабков, И.И. Климат Крыма. 2-е изд. – Симферополь: Таврия, 1966. – 69 с.
6. Багрова, Л. А. География Крыма / Л. А. Багрова, В. А. Боков, Н. В. Багров – Киев: Лыбидь, 2001. – 302 с.
7. Важов, В. И. Агроклиматическое районирование Крыма / В. И. Важов // Труды Никитского ботанического сада. – 1977. – Т. 71. – С. 92–120.
8. Ваньков, И. В. Заметки об *Orchis satyrioides* Stev. / И. В. Ваньков // Тр. Бот. сада Юрьевского ун-та. – 1914. – Т. 15. – С. 242–254.
9. Вахрамеева, М. Г. Орхидные России (биология, экология и охрана) / М. Г. Вахрамеева, Т. И. Варлыгина, И. В. Татаренко. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. – 437 с.
10. Вахрамеева, М. Г. Основные направления изучения дикорастущих орхидных (*Orchidaceae* Juss.) на территории России и сопредельных государств / М. Г. Вахрамеева, И. В. Татаренко, Т. И. Варлыгина // Бюлл. МОИП. – 2004. – Т. 109, № 2. – С. 37–56.

11. Вахромеева, М. Г. Орхидеи и их охрана / М. Г. Вахромеева, А. В. Денисова // Природа. – 1988. – № 6. – С. 44–55.
12. Вахрушева, Л. П. Возрастная структура популяций *Ophrys oestrifera* M. Vieb. в фитоценозах с разной антропогенной нагрузкой / Л. П. Вахрушева, Е. Н. Кучер, Т. З. Левина // X Междунар. научно-практ. конф. «Охрана и культивирование орхидей». – Минск, 2015. – С. 54–57.
13. Вахрушева, Л. П. Редкие растения Керченского полуострова, нуждающиеся в охране / Л. П. Вахрушева // Проблемы и пути рационального использования природных ресурсов и охрана природы. Научно-практическая конференция. – Вильнюс, 1986. – С. 36–37.
14. Ведь, И. П. Мезо- и микроклиматическое разнообразие Крыма / И. П. Ведь // Вопросы развития Крыма. – 1999. – Вып. 11. – С. 10–12.
15. Виды рода *Cephalanthera* во флоре Крыма и их антропоэкологические особенности / В. В. Корженевский [и др.] // Охрана и культивирование орхидей: Материалы IX Международной научной конференции. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – С. 204–210.
16. Выработка приоритетов: новый подход к сохранению биоразнообразия в Крыму. – Вашингтон: BSP, 1999. – 257 с.
17. Выработка приоритетов: новый подход к сохранению биоразнообразия в Крыму / Вашингтон: BSP, 1999. – 257 с.
18. Гладкова, В. Н. Порядок Орхидные (Orchidales) // Жизнь растений. Под ред. А. Л. Тахтаджяна. – Т. 6. Цветковые растения. – М.: Просвещение, 1982. – С. 248–275.
19. Голубев, В. Н. Высшие сосудистые растения / В. Н. Голубев, Ан. В. Ена, А. В. Сазонов // Вопросы развития Крыма (Науч.-практ. дискус.-аналитич. сб.). – 1999. – Вып. 13: Материалы к Красной книге Крыма. – С. 81–115.

20. Голубев, В. Н. Современное состояние популяций орхидных на северном макросклоне Крымских гор / В. Н. Голубев, Г. В. Русина // Охрана и культивирование орхидей. – М., 1987. – С. 35–37.
21. Дарвин, Ч. Приспособления орхидных к оплодотворению насекомыми // Полное собрание сочинений Чарльза Дарвина. Под ред. проф. М. А. Мензбира. – Т. 4, книга 1. – М. – Л.: Государственное издательство, 1928. – С. 1–182.
22. Дидух, Я. П. Вопросы фитоценотической активности видов орхидных горного Крыма в связи с проблемой их охраны / Я. П. Дидух // Охрана и культивирование орхидей. – Таллин, 1980. – С. 49–53.
23. Дидух, Я. П. Некоторые аспекты изучения популяций орхидных в связи с вопросами их охраны / Я. П. Дидух // Охрана и культивирование орхидей. – Киев: Наукова думка, 1983. – С. 31–33.
24. Динаміка цвітіння та ефективність запилення безнектарних та нектарних видів орхідей в Криму / С. П. Іванов [и др.] // Питання біоіндикації та екології. – Днепропетровськ: ДГУ, 2004. – С. 43–51.
25. Драган, Н. А. Почвенные ресурсы Крыма. Научная монография. 2-е изд., доп / Н. А. Драган. – Симферополь: ДОЛЯ, 2004. – 208 с.
26. Ена, А. В. Природная флора Крымского полуострова / А. В. Ена. – Симферополь: Н. Оріанда, 2012. – 232 с.
27. Ефимов, П. Г. Таксономия и систематика орхидных России / П. Г. Ефимов // Охрана и культивирование орхидей: Материалы IX Международной научной конференции. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – С. 158–165.
28. Иванов, С. П. Анализ характера опыления безнектарных орхидей (Orchidaceae) в зависимости от их пространственного размещения / С. П. Иванов, В. В. Холодов // Вопросы развития Крыма (Научн.-практич. дискус.-аналит. сб.). – Симферополь: Таврия-Плюс, 2003. – Вып. 15: Проблемы инвентаризации Крымской биоты. – С. 57–65.

29. Иванов, С. П. Антэкология опыления орхидеи *Orchis picta* (Orchidaceae) в Крыму / С. П. Иванов, В. В. Холодов // Тр. II Межнунар. конф. по анатомии и морфологии растений. – С.-Петербург, 2002. – С. 147–148.
30. Иванов, С. П. Насекомые – опылители орхидеи *Orchis pallens* L. в Крыму / С. П. Иванов, В. В. Холодов, М. И. Руденко // Республіканська конференція, присвячена 50-й річниці заснування Українського ентомологічного товариства. – Ніжин, 2000. – С. 49.
31. Иванов, С. П. Некоторые малоизвестные антэкологические особенности безнектарных видов орхидей (*Orchidaceae* Juss.), имеющие значение для привлечения агентов опыления / С. П. Иванов, А. Д. Свольинский, 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.
32. Иванов, С. П. Орхидеи Крыма: состав опылителей, разнообразие систем и способов опыления и их эффективность / С. П. Иванов, В. В. Холодов, А. В. Фатерыга // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология, химия». – Симферополь: ТНУ, 2009. – Т. 22 (61), № 1. – С. 24–34.
33. Иванов, С. П. Особенности фенологии цветения ранневесенних меллитофильных орхидей (*Orchidacea*) в Крыму / С. П. Иванов, А. Д. Свольинский // Экосистемы. – 2015. – Вып. 1 (31). – С. 85–96.
34. Иванов, С. П. Оценка характера поведения насекомых-опылителей на цветках орхидей по результатам анализа соотношения цветков различного состояния / С. П. Иванов, М. Д. Свольинский // VI з`їзд Українського ентомологічного товариства. – Ніжин, 2003. – С. 46.
35. Иванов, С. П. Сравнительная эффективность опыления орхидей в урочище Аян / С. П. Иванов, А. В. Фатерыга, В. В. Тягнирядно // Бюллетень Никитского ботанического сада. – 2008. – Вып. 97. – С. 10–14.

36. Иванов, С. П. Сравнительный анализ видового состава и эффективности работы пчел-опылителей орхидеи *Orchis picta* Loisel. на охраняемых и неохраняемых территориях в Крыму / С. П. Иванов, В. В. Холодов // Заповедники Крыма на рубеже тысячелетий (Матер. республ. конф., Симферополь, апрель 2001). – Симферополь, 2001. – С. 45–48.
37. Иванов, С. П. Феномен паразитизма / С. П. Иванов // Естественный альманах (Сб. научн. работ). Серия «Биологические науки». – Херсон: Персей, 2002. – Вып. 2. – С. 67–72.
38. Иванов, С. П. Экология опыления орхидеи *Orchis picta* Loisel. (Orchidaceae) в Крыму / С. П. Иванов, В. В. Холодов // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского: Серия «Биология». – 1999. – № 12 (51), Вып. 2. – С. 7–9.
39. Иванов, С. П. Экология опыления шести видов охраняемых энтомофильных растений Черноморского побережья Крыма / С. П. Иванов // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистемы Черноморского побережья. Часть 1. – Краснодар, 1991. – С. 50–52.
40. Иванов, С. П. Роль перепончатокрылых в опылении орхидных Крыма / С. П. Иванов, А. В. Фатерыга, А. Д. Свольнский // 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.
41. Иванов, С. П. Экология опыления ремнелепестника козьего (*Himantoglossum caprinum*) в Крыму [Ivanov S. P., Fateryga A. V., Kholodov V. V. Pollination ecology of lizard orchid (*Himantoglossum caprinum*) in Crimea] / С. П. Иванов, А. В. Фатерыга, В. В. Холодов // Охрана и культивирование орхидей. Материалы IX Международной конференции. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – С. 187–194.

42. Кобечинская, В. Г. Динамика развития и цветения орхидеи кокушника комариного (*Gymnadenia conopsea*) в Крыму / В. Г. Кобечинская, И. П. Отурина, Н. В. Сверкунова // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2012. – Вып. 6. – С. 151–161.
43. Корженевский, В. В. Надбородник безлистный / В. В. Корженевский // Вопросы развития Крыма (Науч.-практ. дискус.-аналитич. сб.). – 1999. – Вып. 13: Материалы к Красной книге Крыма. – С. 50–51.
44. Косых, В. М. Семейство Orchidaceae Juss. / В. М. Косых, В. Н. Голубев // Современное состояние популяций редких, исчезающих и эндемичных растений горного Крыма. – Ялта, 1983. – С. 54–73.
45. Косых, В. М. Современное состояние популяций орхидных на южном Макросклоне Крымских гор и их охрана / В. М. Косых // Охрана и культивирование орхидей. – М., 1987. – С. 34–35.
46. Крайнюк, Е. С. Орхидные заповедника Мыс Мартьян (Крым) / Е. С. Крайнюк // Бюл. Бот. сада им. И. С. Косенко (Краснодар). – 1998. – № 7. – С. 82–85.
47. Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы / Отв. ред. д. б. н., проф. А. В. Ена, к. б. н. А. В. Фатерыга. – Симферополь: ООО «ИТ «АРИАЛ», 2015. – 480 с.
48. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / Министерство природных ресурсов и экологии РФ; Федеральная служба по надзору в сфере природопользования; РАН; Российское ботаническое общество; МГУ им. М. В. Ломоносова; Гл. редколл.: Ю. П. Трутнев и др.; Сост. Р. В. Камелин и др. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 885 с.
49. Куропаткин, В. В. Конспект родов *Anacamptis*, *Neotenia* и *Orchis* s. str. (Orchidaceae) флоры России и сопредельных стран с обзором проблем подразделения *Orchis* s. l. на отдельные роды / В. В. Куропаткин, П. Г. Ефимов // Бот. журн. – 2014. – Т. 99, № 5. – С. 555–593.

50. Кучер, Е. Н. Об охране орхидей флоры Крыма / Е. Н. Кучер, Л. А. Свольнская, Л. П. Вахрушева // Тр. Международ. научн. конф. "Проблемы формирования экологич. мировоззрения". – Симферополь, 1998. – С. 160–161.
51. Лагутова, О. Н. Экология опыления *Dactylorhiza romana* Soó (Orchidaceae) / О. Н. Лагутова, В. В. Назаров // Укр. ботан. журн. – 1993. – Т. 50, № 1. – С. 107–110.
52. Лагутова, О. Н. Семенное воспроизведение *Dactylorhiza romana* (Orchidaceae) в Крыму / О. Н. Лагутова, В. В. Назаров, С. В. Шевченко // Бот. журн. – 1996. – Т. 81, № 5. – С. 59–69.
53. Лосев, А. П. Практикум по агрометеорологическому обеспечению растениеводства / А. П. Лосев – СПб: Гидрометеиздат, 1994. – 244 с.
54. Лукс, Ю. А. Классификация орхидей флоры Крыма по категориям редкости / Ю. А. Лукс // Бюл. Никитского бот. сада. – 1978. – Вып. 3 (37). – С. 15–18.
55. Лукс, Ю. А. О создании единой действенной системы заповедности редких и исчезающих растений / Ю. А. Лукс, И. Н. Крюкова // Бот. журн. – 1980. – Т. 65, № 5. – С. 40–42.
56. Лукс, Ю. А. Орхидеи государственного заповедника Мыс Мартьян / Ю. А. Лукс // Бюл. Никитского бот. сада. – 1974. – Вып. 3. – С. 9–12.
57. Лукс, Ю. А. Флора орхидных заповедника Мыс Мартьян / Ю. А. Лукс // Тр. Никитского бот. сада. – 1976. – Т. 70. – С. 95–104.
58. Миронова, Л. П. Популяционное изучение редких растений в Карадагском заповеднике / Л. П. Миронова, В. Г. Шатко // Редкие виды растений в заповедниках. – М., 1978. – С. 95–108.
59. Назаров, В. В. Репродуктивная биология орхидных Крыма: Автореферат дис. ... канд. биол. наук. – С.-Петербург, 1995. – 26 с.
60. Назаров, В. В. Участие комаров из рода *Dactylolabis* Sav. в опылении тайника овального / В. В. Назаров // Экологические аспекты охраны природы Крыма (Сб. науч. статей). – К.: УМК ВО, 1991. – С. 87–91.

61. Назаров, В. В. Участие пестрянок (*Lepidoptera*, *Zygaenidae*) Крыма в опылении орхидеи *Anacamptis pyramidalis* (*Orchidaceae*) / В. В. Назаров, К. А. Ефетов // Зоол. журн. – 1993. – Т. 72, № 10. – С. 54–67.
62. Назаров, В. В. Участие пчел рода *Chelostoma* Latr. (*Hymenoptera*, *Megachilidae*) в опылении мимикрирующих видов *Cephalantera rubra* (Z.) Rich. и *Campanula taurica* Juz. в Крыму / В. В. Назаров, С. П. Иванов // Энтомол. обозр. – 1990. – Т. 69, № 3. – С. 534–537.
63. О распространении орхидных в Крыму / Н. К. Шведчикова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1990. – Т. 95, вып. 6. – С. 76–86.
64. Орхидеи нашей страны / М. Г. Вахрамеева [и др.]. – М.: Наука, 1991. – 224 с.
65. Пат. на полезную модель 154167 Российской Федерации МПК А01G 7/00 (2006.01). 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.
66. Пат. на полезную модель 157573 Российской Федерации МПК: А01N 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.
67. Половицкий, И. Я. Почвы Крыма и пути повышения их плодородия / И. Я. Половицкий, П. Г. Гусев – Симферополь: Таврия, 1987. – 152 с.
68. Попкова, Л. Л. Орхидные Крыма: биология, экология, охрана / Л. Л. Попкова // Создание Крымской экосети для сохранения биоразнообразия (Сб. тр. Никитского бот. сада). – Ялта, 2001. – Т. 120. – С. 41–53.

69. Рубцов, Н. И. Определитель высших растений Крыма / Н. И. Рубцов – Л.: Наука, 1972. – 550 с.
70. Русина, Г. В. О любке двулистной (*Platanthera bifolia* (L.) Rich.) в Крыму / Г. В. Русина // Бюл. Никитского бот. сада. – 1984. – С. 8–11.
71. Свольнский, А. Д. Особенности экологии опыления ятрышника прованского (*Orchis provincialis*, Orchidaceae) в Крыму / А. Д. Свольнский, С. П. Иванов // Евразийский Союз Ученых (ЕСУ). Ежемесячный научный журнал. – 2014 с. – № 9, часть 3. – С. 100–103.
72. Свольнский, А. Д. Рекомендации о создании ботанического заказника «Мендер-Крутой» в рамках реализации концепции устойчивого развития / А. Д. Свольнский, Е. Н. Кучер // В. И. Вернадский и глобальные проблемы современной цивилизации: матер. междунар. конф. – Симферополь, 2013 а. – С. 132.
73. Свольнский, А. Д. *Ophrys taurica* (Agg) Nevski antecology studing in Crimea / А. Д. Свольнский, Е. Н. Кучер // Актуальные проблемы ботаники и экологии: междунар. конф. мол. уч. – Щелкино, 2013 в. – С. 198–199.
74. Свольнский, А. Д. Особенности антэкологии ятрышника прованского (*Orchis provincialis*, Orchidaceae) в Крыму: фенология, пространственное распределение, морфометрия цветков и соцветий / А. Д. Свольнский, С. П. Иванов, А. В. Фатерыга // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014 а. – Вып. 10. – С. 68–76.
75. Свольнский, А. Д. Особенности антэкологии ятрышника прованского (*Orchis provincialis*, Orchidaceae) в Крыму: опылители, система их привлечения, уровень опыления / А. Д. Свольнский, С. П. Иванов, А. В. Фатерыга // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014 в. – Вып. 11. – С. 260–273.
76. Свольнский, М. Д. Опыление *Ophrys taurica* (Fgg) Nevski в Крыму / М. Д. Свольнский, Е. Н. Кучер // Материалы научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых посвященной 180-летию со дня рождения Л. С. Ценковского. – Одесса, 2003. – С. 146.

77. Тимченко, І. А. Стан вивченості популяції видів родини Orchidaceae Juss / І. А. Тимченко // Укр. ботан. журн. – 1992. – Т. 49, № 3. – С. 64–69.
78. Тягнирядно, В. В. Особенности опыления орхидеи *Orchis picta* (Orchidaceae) в урочище Аян / В. В. Тягнирядно, А. В. Фатерыга // Заповедники Крыма: Заповедное дело. Биоразнообразие. Экообразование (Матер. III науч. конф., Симферополь, 22 апреля 2005 г.). – Часть I. География. Заповедное дело. Ботаника. Лесоведение. – Симферополь, 2005. – С. 277–279.
79. Фатерыга А. В. Экология опыления видов рода *Epipactis* (Orchidaceae) в Крыму / А. В. Фатерыга, С. П. Иванов // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2012. – Вып. 6 (25). – С. 136–150.
80. Фатерыга, В. В. *Epipactis leptochila* (Godfery) Godfery (Orchidaceae) – новый вид для флоры России / А. В. Фатерыга, С. А. Свирич // Turczaninowia. – 2015. – 18 (4). – С. 36–40.
81. Фегри, К. Основы экологии опыления / К. Фегри, Л. Пэйл – М.: Мир, 1982. – 381 с.
82. Холодов, В. В. Видовой состав и классификация посетителей цветков орхидеи *Orchis coriophora* (Orchidaceae) в Крыму / В. В. Холодов // Природничий альманах: Біологічні науки (Зб. наук. праць). – 2001. – Вып. 1. – С. 112–116.
83. Холодов, В. В. Насекомые посетители и опылители орхидеи *Orchis purpurea* Huds. (Orchidaceae) в Крыму / В. В. Холодов, В. В. Назаров, С. П. Иванов // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана (Тематич. сб. науч. трудов). – 2002. – Вып. 12. – С. 77–80.
84. Холодов, В. В. Оценка эффективности самцов пчел *Eucera* (Apoidea: Anthophoridae) как опылителей орхидеи *Ophrys oestriifera* / В. В. Холодов // VI з'їзд Українського ентомологічного товариства (Тези доп., Біла Церква, 8–11 вересня 2003 р.). – Ніжин, 2003. – С. 135–136.
85. Хомутовский, М. И. К вопросу об эффективности опыления видов рода *Epipactis* Sw. (Orchidaceae Juss.) на северо-востоке г. Андреаполь

- Тверской области / М. И. Хомутовский // Апомиксис и репродуктивная биология: матер. науч. конф., посвященной 100-летию со дня рождения С. С. Хохлова, Саратов, 29 сент. – 1 окт. 2010, Саратов: изд-во Сарат. ун-та, 2010. – С. 218–222.
86. Черевченко, Т. М. Орхидеи в культуре / Т. М. Черевченко, Г. П. Кушнир. – К.: Наукова думка, 1986. – 200 с.
87. Чернова, Н. И. Математическая статистика: Учеб. Пособие / Н. И. Чернова. – Новосибирск: Новосиб. гос. ун-т, 2007. – 148 с.
88. Шатко, В. Г. Орхидные Карадагского заповедника: распространение, численность и структура популяций / В. Г. Шатко, Л. П. Миронова // Бюл. ГНБС. – 1998. – Вып. 148. – С. 67–71.
89. Шибанова, Н. Л. Некоторые особенности репродуктивной биологии орхидей Среднего Урала / Н. Л. Шибанова // Бот. журн. – 2006. – Т. 91, № 9. – С. 1354–1368.
90. Ackerman, J. D. Bottlenecks in the life histories of orchids: resources, pollination, population structure; and seedling establishment / J. D. Ackerman, J. K. Zimmerman // Proc. 14th World Orchid Conf. – London. – 1984. – P. 125–129.
91. Ackerman, J. D. Limitations to fruit production in *Epidenerum ciliare*, a tropical orchid / J. D. Ackerman, A. M. Montalvo // Bull. Ecol. Soc. Amer. – 1983. – Vol. 64. – P. 116.
92. Ackerman, J. D. Pollination mechanisms of temperate and tropical orchids / J. D. Ackerman // Proc. 11th World Prchid Conf. – Miami (Florida). – 1985. – P. 98–101.
93. Ackerman, J. D. Specificity and mutual dependency in the orchid-euglossine bee interaction / J. D. Ackerman // Biol. J. Linn. Soc. – 1983. – Vol. 20. – P. 301–314.
94. Ackerman, J. D. Pollination biology of *Calypso bulbosa* var. *occidentalis* (Orchidaceae): a food-deception system / J. D. Ackerman // Madrono. – 1981. – Vol. 28. – P. 101–110.

95. Ågren, L. Congruences in pilosity between three species of *Ophrys* (Orchidaceae) and their Hymenopteran pollinators / L. Ågren, B. Kullenberg, T. Sensenbaught // The Ecological station of Uppsala University on Öland 1963–1983. – Uppsala. – 1984. – P. 15–25.
96. Ågren, L. Responses of *Agrogorytes* (Hymenoptera: Sphecidae) males to odor signals from *Ophrys insectifera* (Orchidaceae). Preliminary EAG and chemical investigation / L. Ågren, A. Borg-Karlson // The Ecological station of Uppsala University on Öland 1963–1983. – Uppsala, 1984. – P. 111–117.
97. An updated classification of Orchidaceae / M. W. Chase [et al.] // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2015. – Vol. 177. – P. 151–174.
98. Anderson, B. The geographical mosaic of coevolution in a plant-pollinator mutualism / B. Anderson, S. D. Johnson // Evolution. – 2008. – Vol. 62 (1). – P. 220–225.
99. Ayasse, M. The role of preadaptations or evolutionary novelties for the evolution of sexually deceptive orchids / M. Ayasse, S. Dötterl // New phytologist. – 2014. – Vol. 203 (3). – P. 710–712.
100. Bartareau, T. Some observations on the pollination of *Dendrobium monophyllum* F. Muell. in north-east Queensland / T. Bartareau // The Orchadion. – 1993. – Vol. 10 (12). – P. 445–450.
101. Barthelemy, D. Plant Architecture: A Dynamic, Multilevel and Comprehensive Approach to Plant Form, Structure and Ontogeny / D. Barthelemy, Y. Caraglio // Annals of Botany. – 2007. – Vol. 99. – P. 375–407.
102. Bateman, R. M. Evolutionary and morphometric implications of morphological variation among flowers within an inflorescence: a case-study using European orchids / R. M. Bateman, P. J. Rudall // Annals of Botany. – 2006. – Vol. 98. – P. 975–993.
103. Beardsell, D. Pollination biology of Australian terrestrial orchids / D. Beardsell, P. Bernhardt // Pollination'82. – Parkville: Univ. Melbourne Press. – 1982. – P. 166–183.

104. Bell, G. On the function of flowers / G. Bell // Proc. R. Soc.Lond. – 1985. – Vol. 224. – P. 223–265.
105. Bernhardt, P. Floral mimesis in *Thelymita nuda* / P. Bernhardt, P. Burns-Balogh // Plant Syst. Evol. – 1986. – Vol. 151. – P. 187–202.
106. Bernhardt, P. Notes on the anthecology of *Pterostylis curta* (Orchidaceae) / P. Bernhardt // Cunninghamia. – 1995. – Vol. 4, N 1. – P. 1–8.
107. Biological Flora of the British Isles: *Orchis mascula* (L.) L. / H. Jacquemyn [et al.] // Journal of Ecology. – 2009. – Vol. 97. – P. 360–377.
108. Brantjes, N. B. Ant, bee and fly pollination in *Epipactis palustris* (L.) Crantz / N. B. Brantjes // Acta Bot. Neerl. – 1981. – Vol. 30. – P. 53–68.
109. Burns-Balogh, P. Evolution, pollination, and systematics of the tribe Neottieae (Orchidaceae) / P. Burns-Balogh, D. L. Szlachetko, A. Dafni // Plant Syst. Evol. – 1987. – Vol. 159. – P. 91–115.
110. Burns-Balogh, P. Floral evolution and phylogeny in the tribe Thelymitreae (Orchidaceae: Neottioideae) / P. Burns-Balogh, P. Bernhardt // Plant Syst. Evol. – 1988. – Vol. 159. – P. 19–47.
111. Claessens, J. The flower of the European orchid. Form and function / J. Claessens, J. Kleynen. – Netherland: Schrijen-Lippertz Press, 2011. – 440 p.
112. Coleman, E. Pollination of an Australian orchid *Cryptostylis leptochila* F. V. Muell. / E. Coleman // Vict. Nat. – 1927. – Vol. 44. – P. 333–340.
113. Competition for pollinator visitation between deceptive and rewarding artificial inflorescences: an experimental test of the effects of floral colour similarity and spatial mingling / A. I. Internicola [et al.] // Functional ecology. – 2007. – Vol. 21 (5). – P. 864–872.
114. Cozzolino, S. Orchid diversity: an evolutionary consequence of deception? / S. Cozzolino, A. Widmer // Trends in Ecology and Evolution. – 2005. – Vol. 20. – P. 487–494.

115. Dafni, A. Pollination of terrestrial orchids of southern Australia and the Mediterranean region. Systematic, ecological, and evolutionary implications / A. Dafni, P. Bernhardt // *Evol. Biol.* – 1990. – Vol. 24. – P. 193–252.
116. Dafni, A. Floral mimicry between *Orchis israelitica* Baumann and Dafni (Orchidaceae) and *Bellevalia flexuosa* Boiss. (Liliaceae) / A. Dafni, Y. Ivri // *Oecologia.* – 1981. – Vol. 49. – P. 229–232.
117. Dafni, A. Mimicry and deception in pollination / A. Dafni // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* – 1984. – Vol. 15 – P. 259–278.
118. Davies, K. L. Atypical pseudopollen-forming hairs in *Maxillaria* (Orchidaceae) / K. L. Davies, M. P. Turner, A. Gregg // *Botanical Journal of the Linnean Society.* – 2003. – Vol. 143 (2). – P. 151–158.
119. Davies, K. L. Dual deceit in pseudopollen-producing *Maxillaria* s.s. (Orchidaceae: Maxillariinae) / K. L. Davies, M. Stpiczyńska, M. Kamińska // *Botanical Journal of the Linnean Society.* – 2013. – Vol. 173 (4). – P. 744–763.
120. Delforge, P. Orchids of Europe, North Africa and the Middle East / P. Delforge. – London: A&C Black Publishers Ltd., 2006. – 640 p.
121. Devaux, C. Constraints imposed by pollinator behaviour on the ecology and evolution of plant mating systems / C. Devaux, C. Lepers, E. Porcher // *Journal of Evolutionary Biology.* – 2014. – Vol. 27 (7). – P. 1413–1430.
122. Discovery of pyrazines as pollinator sex pheromones and orchid semiochemicals: implications for the evolution of sexual deception / B. Bohman [et al.] // *New phytologist.* – 2014. – Vol. 203 (3). – P. 939–952.
123. DNA data and Orchidaceae systematics: a new phylogenetic classification / Chase M. W. [et al.] // [In: *Orchid conservation* / Dixon K. M. [et al.]. Kota Kinabalu: Natural History Publications, 2003. – P. 69–89].
124. Dressler, R. L. How many orchid species? / R. L. Dressler // *Selbyana.* – 2005. – Vol. 26 (1, 2). – P. 155–158.
125. Dressler, R. L. The orchids: natural history and classification. – Cambridge (Massachusetts): Harvard Univ. Press, 1981. – 332 p.

126. Effects of individual and population parameters on reproductive success in three sexually deceptive orchid species / S. Vandewoestijne [et al.] // *Plant Biology*. – 2009. – Vol. 11 (3). – P. 454–463.
127. Fateryga, A. V. Pollination ecology of *Steveniella satirioides* (Spreng.) Schltr. (Orchidaceae) in Ayan natural landmark (the Crimea) / A. V. Fateryga, S. P. Ivanov, V. V. Fateryga // *Ukr. Botan. Journ.* – 2013. – Vol. 70. № 2. – P. 195–201.
128. Fateryga, A. V. Checklist of the orchids of the Crimea (Orchidaceae) / A. V. Fateryga, Karel C. A. J. Kreutz // *J. Eur. Orch.* – 2014. – 46 (2). – P. 407–436.
129. Floral scent emission and pollinator attraction in two species of *Gymnadenia* (Orchidaceae) / F. K. Huber [et al.] // *Oecologia*. – 2005. – Vol. 142 (4). – P. 564–575.
130. Flowering phenology and reproductive characteristics of *Cypripedium macranthos* (Orchidaceae) in China and their implication in conservation / Y. Zhang [et al.] // *Pak. J. Bot.* – 2014. – Vol. 46 (4). – P. 1303–1308.
131. Flowering phenology, floral display and reproductive success in the genus *Sirindhornia* (Orchidaceae): a comparative study of three pollinator-rewarding species / K. Srimuang [et al.] // *Annales Botanici Fennici*. – 2010. – Vol. 47. – № 6. – P. 439–448.
132. Flowering phenology, pollination, and fruit set of *Cypripedium macranthos* var. *rebunense*, a threatened Lady's slipper (Orchidaceae) / N. Sugiura [et al.] // *Journal of Plant Research*. – 2001. – Vol. 114. – № 2. – P. 171–178.
133. Gann, W. Orchid flower position and its significance / W. Gann, S. Carlquist // *Orchid digest*. – 1985. – V. 49. – P. 99–101.
134. Gaskett, A. C. Floral shape mimicry and variation in sexually deceptive orchids with a shared pollinator / A. C. Gaskett // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 2012. – Vol. 106 (3). – P. 469–481.
135. Gaskett, A. C. Orchid pollination by sexual deception: pollinator perspectives / A. C. Gaskett // *Biol Rev Camb Philos Soc.* – 2011. – V. 86 (1). – P. 33–75.

136. Genera Orchidacearum, Vol. 4: monograph / A. M. Pridgeon [et al.]. – Oxford: Oxford University Press, 2005. – 696 p.
137. Genera Orchidacearum, Vol. 5: monograph / A. M. Pridgeon [et al.]. – Oxford: Oxford University Press, 2009. – 608 p.
138. Genera Orchidacearum, Vol. 6: monograph / A. M. Pridgeon [et al.]. – Oxford: Oxford University Press, 2014. – 576 p.
139. Gerlach, G. Composition of Orchid Scents Attracting Euglossine Bees / G. Gerlach, R. Schill // *Botanica Acta*. – 2014. – Vol. 104 (5). – P. 379–384.
140. Goss, G. J. The reproductive biology of the epiphytic orchids of Florida. 6. *Polystachya flavescens* (Lindley) J. J. Smith / G. J. Goss // *Amer. Orchid Soc. Bull.* – 1977. – Vol. 46. – P. 990–994.
141. Gumbert, A. Colour similarity to rewarding model plants affects pollination in a food deceptive orchid, *Orchis boryi* / A. Gumbert, J. Kunze // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 2001. – Vol. 72 (3). – P. 419–433.
142. Harder, L. D. The interplay between inflorescence development and function as the crucible of architectural diversity / L. D. Harder, P. Prusinkiewicz // *Annals of Botany*. – 2013. – Vol. 112. – P. 1477–1493.
143. Heinrich, B. Bee flowers: a hypothesis on flower variety and blooming time / B. Heinrich // *Evolution*. – 1975 a. – Vol. 29. – P. 325–334.
144. Heinrich, B. Bumblebee economics / B. Heinrich. – Cambridge (Massachusetts): Harvard University Press. – 1979. – 245 p.
145. Heinrich, B. Energetics of pollination / B. Heinrich // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* – 1975 b. – Vol. 6. – P. 139–170.
146. Heinrich, B. Pollination energetics: an ecosystem approach. The role of arthropods in forest ecosystems / B. Heinrich // Springer. – 1977. – P. 41–46.
147. Higher seed number compensates for lower fruit set in deceptive orchids / J. Sonkoly [et al.]. – Электрон. текстовые дан. – *Journal of Ecology*, 2015. – Режим доступа: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-2745.12511/abstract>. – Online Version of Record published before inclusion in an issue.

148. Huda, M. K. Rapid floral senescence following male function and breeding systems of some tropical orchids / M. K. Huda, C. C. Wilcock // *Plant Biology*. – 2012. – Vol. 14 (2). – P. 278–284.
149. Hutchings, M. J. The population biology of the early spider orchid, *Ophrys sphegodes* Mill. II. Temporal patterns in behavior / M. J. Hutchings // *J. Ecol.* – 1987. – Vol. 75. – P. 729–742.
150. Internicola, A. I. Should food-deceptive species flower before or after rewarding species? An experimental test of pollinator visitation behaviour under contrasting phenologies / A. I. Internicola, G. Bernasconi, L. D. B. Gigord // *Journal of Evolutionary Biology*. – 2008. – Vol. 21 (5). – P. 1358–1365.
151. Jacquemyn, H. Temporal and spatial variation in flower and fruit production in a food-deceptive orchid: a five-year study / H. Jacquemyn, R. Brys // *Plant Biology*. – 2010. – Vol. 12 (1). – P. 145–153.
152. Jager, M. L. Does morphology matter? An explicit assessment of floral morphology in sexual deception / M. L. de Jager, R. Peakall. – Электрон. текстовые дан. – *Functional ecology*, 2015. – Режим доступа: onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-2435.12517/full. – Online Version of Record published before inclusion in an issue.
153. Jersáková, J. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids / J. Jersáková, S. D. Johnson, P. Kindlmann // *Biological Reviews*. – 2006. – Vol. 81(2). – P. 219–235.
154. Johnson, S. D. Pollen carryover, geitonogamy, and the evolution of deceptive pollination systems in orchids / S. D. Johnson, L. A. Nilsson // *Ecology*. – 1999. – Vol. 80 (8). – P. 2607–2619.
155. Johnson, S. D. Pollination success in a deceptive orchid is enhanced by co-occurring rewarding magnet plants / S. D. Johnson [et al.] // *Ecology*. – 2003. – Vol. 84 (11). – P. 2919–2927.
156. Jones, D. The pollination of *Calochilus holtzei* F. Muell. / D. L. Jones, B. Gray // *Am. Orchid. Soc. Bull.* – 1974. – Vol. 43. – P. 604–606.

157. Jones, D. The pollination of *Corybas diemenicus* H. M. R. Rupp, W. H. Nichols / D. Jones // *Vict. Nat.* – 1970. – Vol. 87. – P. 372–374.
158. Judd, W. Wasps (Vespidae) pollinating helleborine, *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, at Owen Sound, Ontario / W. Judd // *Proc. entomol. Soc. Ont.* – 1971. – Vol. 102. – P. 115–118.
159. Juillet, N. Does facilitating pollinator learning impede deceptive orchid attractiveness? A multi-approach test of avoidance learning / N. Juillet, C. C. Salzman, G. Scopece // *Plant Biology.* – 2011. – Vol. 13 (4). – P. 570–575.
160. Kingston-Smith, A. H. Attraction, predation and marriages of convenience / A. H. Kingston-Smith // *New phytologist.* – 2003. – Vol. 160 (1). – P. 17–19.
161. Kjellsson, G. Pollination of *Dendrohium infundibulum*, *Cymbidium insigne* (Orchidaceae), and *Rhododendron lyi* (Ericaceae) by, *Bombus eximius* (Apidae) in Thailand: a possible case of floral mimicry / G. Kjellsson, F. N. Rasmussen, D. Dupuy // *J. Trop. Ecol.* – 1985. – Vol. 1 – P. 289–302.
162. Kullenberg, B. Field studies on the behavior of the *Eucera nigrilabris* male in the odour flow from flower labellum extract of *Ophrys tenthredinifera* / B. Kullenberg, A. Borg-Karlson, A. Kullenberg // *The Ecological station of Uppsala University on Öland 1963–1983.* – Uppsala, 1984 b. – P. 79–110.
163. Kullenberg, B. Übersicht von Beobachtungen über Besuche von *Eucera*- und *Tetralonia*-Männchen auf *Ophrys*-Blüten (Orchidaceae) / B. Kullenberg, H. Büel, B. Tkalců // *The Ecological station of Uppsala University on Öland 1963–1983.* – Uppsala, 1984 a. – S. 27–40.
164. Lagutova, O. I. Pollination ecology of *Orchis provincialis* Bald. / O. I. Lagutova, A. A. Chebotar // *Embryology and Seed Reproduction: XI International Symposium, July 3–7 1990 y.: Abstracts of the reports.* – St. Petersburg, 1990. – P. 306–307.

165. Land-use impacts on plant-pollinator networks: interaction strength and specialization predict pollinator declines / C. N. Weiner [et al.] // *Ecology*. – 2014. – Vol. 95 (2). – P. 466–474.
166. Little, R. J. A review of floral food deception mimics with comments on floral mutualism / R. J. Little // *Handbook of experimental pollination biology*. – New York: Scientific and Academic Editions, 1983 – P. 294–309.
167. MacArthur, R. H. On the relative abundance of bird species / R. H. MacArthur // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. – 1957. – Vol. 45, № 3. – P. 293–295.
168. Manning, A. Some aspects of the foraging behavior of bumble-bees / A. Manning // *Behaviour*. – 1956. – Vol. 9. – P. 164–201.
169. Mant, J. Does selection on floral odor promote differentiation among populations and species of the sexually deceptive orchid genus *Ophrys*? / J. Mant, G. R. Brown, P. H. Weston // *Evolution*. – 2005. – Vol. 59. – P. 1449–1463.
170. Microbial diversity in the floral nectar of seven *Epipactis* (Orchidaceae) species / H. Jacquemyn [et al.] // *Microbiology Open*. – 2013. – Vol. 2 (4). – P. 644–658.
171. Mismatch in the distribution of floral ecotypes and pollinators: insights into the evolution of sexually deceptive orchids / R. D. Phillips [et al.] // *Journal of Evolutionary Biology*. – 2015 a. – Vol. 28 (3). – P. 601–612.
172. Molecular phylogenetics and evolution of Orchidinae and selected Habenariinae (Orchidaceae) / R. M. Bateman [et al.] // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2003. – Vol. 142 (1). – P. 1–40.
173. Molecular phylogenetics and morphological reappraisal of the *Platanthera* clade (Orchidaceae: Orchidinae) prompts expansion of the generic limits of *Galearis* and *Platanthera* / R. M. Bateman [et al.] // *Annals of Botany*. – 2009. – Vol. 104. – P. 431–445.

174. Montalvo, A. M. Limitations to fruit production in *Lonopsis utricurioides* (Orchidaceae) / A. Montalvo, J. D. Ackerman // *Biotropica*. – 1987. – V. 19. – P. 24–31.
175. Morphometric and genetic divergence among populations of *Neotinea ustulata* (Orchidaceae) with different flowering phenologies / M. Haraštová-Sobotková [et al.] // *Folia Geobotanica*. – 2005. – № 40. – P. 385–405.
176. Moya, S. Variation in floral fragrance of *Epidendrum ciliare* (Orchidaceae) / S. Moya, J. D. Ackerman // *Nord. J. Bot.* – 1993. – Vol. 13, N 1. – P. 41–47.
177. Multiple stressors on biotic interactions: how climate change and alien species interact to affect pollination / O. Schweiger [et al.] // *Biological Reviews*. – 2010. – Vol. 85 (4). – P. 777–795.
178. Nazarov, V. V. Pollination of *Steveniella satyrioides* (Orchidaceae) by wasps (Hymenoptera, Vespoidea) in the Crimea / V. V. Nazarov // *Lindleyana*. – 1995. – Vol. 95, № 2. – P. 109–144.
179. Neiland, M. R. M. Maximization of reproductive success by European Orchidaceae under conditions of infrequent pollination / M. R. M. Neiland, C. C. Wilcock // *Protoplastas*. – 1995. – Vol. 187. – P. 39–48.
180. New insights into pollination of Mediterranean terrestrial orchids by butterflies and moths / M. C. Barile [et al.] // *Journal Europäischer Orchideen*. – 2006. – Vol. 38. – P. 449–460.
181. Nilsson, L. A. Anthecology of *Orchis morio* (Orchidaceae) at its Outpost in the North / L. A. Nilsson // *Nova acta regiae societatis scientiarum Upsaliensis*. – Stockholm: Uppsala, 1984. – Vol. 3. – P. 167–179.
182. Nilsson, L. A. Pollination ecology and adaptation in *Platanthera chlorantha* (Orchidaceae) / L. A. Nilsson // *Bot. Notiser*. – 1978. – Vol. 131. – P. 35–51.
183. Nilsson, L. A. Pollination ecology and evolutionary processes in six species of *Orchis* / L. A. Nilsson // *Abstr. Upps. Diss. Fac. Sci.* – 1981. – Vol. 593. – P. 1–40.
184. Nilsson, L. A. Pollination ecology of *Dactylorhiza sambucina* (Orchidaceae) /

- L. A. Nilsson // Bot. Notiser. – 1980. – Vol. 133. – P. 367–385.
185. Nilsson, L. A. Process of isolation and introgressive interplay between *Platanthera bifolia* (L.) Rich. and *Platanthera chlorantha* (Custer) Riechb. (Orchidaceae) / L. A. Nilsson // Botanical Journal of the Linnean Society. – 1983. – Vol. 87. – P. 325–350.
186. Nilsson, L. A. Mimesis of bellflower (*Campanula*) by the red helleborine orchid *Cephalanthera rubra* / L. A. Nilsson // Nature. – 1983. – Vol. 305, № 5937. – P. 799–800.
187. Orchid pollination by sexual swindle / F. P. Schiestl [et al.] // Nature. – 1999. – Vol. 399. – P. 421–422.
188. Osche, Dr. G. Optische Signale in der Coevolution von Pflanze und Tier / Dr. G. Osche // Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft. – 1983. – Vol. 96 (1). – P. 1–27.
189. Pansarin, E. R. Floral biology of two Vanilloideae (Orchidaceae) primarily adapted to pollination by euglossine bees / E. R. Pansarin, L. M. Pansarin // Plant Biology. – 2014. – Vol. 16 (6). – P. 1104–1113.
190. Parra-Tabla, V. Phenology and phenotypic natural selection on the flowering time of a deceit-pollinated tropical orchid, *Myrmecophila christinae* / V. Parra-Tabla, C. F. Vargas // Annals of Botany. – 2004. – Vol. 94. – P. 243–250.
191. Pasteur, G. Aclassificatory review of mimicry systems / G. Pasteur // Annu.Rev. Ecol. Syst. – 1982. – Vol. 13. – P. 169–199.
192. Paulus, H. F. Schlafplatzmimikry bei der mediterranen Orchidee *Ophrys helenae* / H. F. Paulus, C. Gack // Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft. – 1993. – Vol. 86. – S. 267.
193. Paulus, H. F. Wie Insecten-Mannchen von Orchideenbluten getauscht werden Bestäubungstricks und Evolution in der Mediterranen Ragwurzgattung *Ophrys* / H. F. Paulus // Denisia. – 2007. – Bd. 20, № 66. – S. 255–294.
194. Peakall, R. Speciation in the Orchidaceae: confronting the challenges / R. Peakall // Molecular ecology. – 2007. – Vol. 16 (4). – P. 2834–2837.

195. Peter, C. I. Mimics and magnets: the importance of color and ecological facilitation in floral deception / C. I. Peter, S. D. Johnson // *Ecology*. – 2008. – Vol. 89 (6). – P. 1583–1595.
196. Pijl, L. Orchid flowers: their pollination and evolution / L. Pijl, C. H. Dodson – Coral Gables (Florida): Univ. Miami Press, 1966. – 214 p.
197. Pollination mode predicts phenological response to climate change in terrestrial orchids: a case study from central Europe / A. Molnár [et al.] // *Journal of Ecology*. – 2012. – № 100. – P. 1141–1152.
198. Pollinator rarity as a threat to a plant with a specialized pollination system / R. D. Phillips [et al.] // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2015 b. – Vol. 179 (3). – P. 511–525.
199. Pre-adaptations and the evolution of pollination by sexual deception: Cope's rule of specialisation revisited / N. J. Vereecken [et al.] // *Royal Society of London*. – 2012. – Vol. 279. – P. 4786–4794.
200. Pupulin, F. 521. *Trichocentrum Dianthum* (Orchidaceae) / F. Pupulin // *Curtis's Botanical Magazine*. – 2005. – Vol. 22 (1). – P. 56–62.
201. Rafferty, N. E. Pollinator effectiveness varies with experimental shifts in flowering time / N. E. Rafferty, A. R. Ives // *Ecology*. – 2012. – Vol. 93 (4). – P. 803–814.
202. Robbirt, K. M. Phenological responses of British orchids and their pollinators to climate change: an assessment using herbarium and museum collections / K. M. Robbirt. – Centre for Ecology, Evolution and Conservation: University of East Anglia, 2012. – 241 p.
203. Rodriguez-Robles, J. A. Effects of display size, flowering phenology, and nectar availability on effective visitation frequency in *Comparettia falcate* (Orchidaceae) / J. A. Rodriguez-Robles, E. J. Melendez, J. D. Ackerman // *American Journal of Botany*. – 1992. – Vol. 79. – № 9 – P. 1009–1017.
204. Scent variation and hybridization cause the displacement of a sexually deceptive orchid species / J. Stökl [et al.] // *American Journal of Botany*. – 2008. – Vol. 95. – P. 472–481.

205. Schiestl, F. P. Evolution of sexual mimicry in the orchid subtribe Orchidinae: the role of preadaptations in the attraction of male bees as pollinators / F. P. Schiestl, S. Cozzolino // *BMC Evolutionary Biology*. – 2008. – Vol. 8. – P. 27.
206. Scopece, G. Pollen transfer efficiency and its effect on inflorescence size in deceptive pollination strategies / G. Scopece, F. P. Schiestl, S. Cozzolino // *Plant Biology*. – 2015. – Vol. 17 (2). – P. 545–550.
207. Simpson, B. B. Floral rewards: alternatives to pollen and nectar / B. B. Simpson, J. L. Neff // *Ann. Mo. Bot. Gard.* – 1981. – V. 68. – P. 301–322.
208. Sletvold, N. Nonadditive effects of floral display and spur length on reproductive success in a deceptive orchid / N. Sletvold, J. Ågren // *Ecology*. – 2011. – Vol. 92 (12). – P. 2167–2174.
209. Sletvold, N. Pollinator-mediated selection on floral display, spur length and flowering phenology in the deceptive orchid *Dactylorhiza japonica* / N. Sletvold, J. M. Grindeland, J. Ågren // *New phytologist*. – 2010. – Vol. 188 (2). – P. 385–392.
210. Sletvold, N. Vegetation context influences the strength and targets of pollinator-mediated selection in a deceptive orchid / N. Sletvold, J. M. Grindeland, J. Ågren // *Ecology*. – 2013. – Vol. 94 (6). – P. 1236–1242.
211. Southwick, E. E. Photosynthate allocation to floral nectar: a neglected energy investment / E. E. Southwick // *Ecology*. – 1984. – Vol. 65. – P. 1775–1779.
212. Suchan, T. Fifty years after Ehrlich and Raven, is there support for plant–insect coevolution as a major driver of species diversification? / T. Suchan, N. Alvarez // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. – 2015. – Vol. 157 (1). – P. 98–112.
213. Tan, K. Mutual reproductive benefits between a wild orchid, *Bulbophyllum patens*, and *Bactrocera* fruit flies via a floral synomone / K. Tan, R. Nishida // *J. Chem. Ecol.* – 2000. – Vol. 26, № 2. – P. 533–546.

214. The chemistry of sexual deception in an orchid–wasp pollination system / F. P. Schiestl [et al.] // *Science*. – 2003. – Vol. 302. – P. 437–438.
215. The Plant List. 2014. Available at: www.theplantlist.org. [accessed on 15 September 2014]
216. Thomson, J. D. Skewed flowering distributions and pollinator attraction / J. D. Thomson // *Ecology*. – 1980. – Vol. 61. – P. 572–579.
217. Tkalčú, B. Systematisches Verzeichnis der westpaläarktischen *Tetralonia*- und *Eucera*-Arten, deren Männchen als Blütenbesucher verschiedener *Ophrys*-Arten festgestellt wurden. Mit Beschreibung neuer Taxa (Hymenoptera: Apoidea) / B. Tkalčú // The Ecological station of Uppsala University on Öland 1963–1983. – Uppsala, 1984. – S. 57–77.
218. Tremblay, R. L. Flower phenology and sexual maturation: partial protandrous behavior in three species of orchids / R. L. Tremblay, G. Pomales-Hernández, M. Méndez-Cintrón // *Caribbean Journal of Science*. – 2006. – Vol. 42. – № 1. – P. 75–80.
219. Urru, I. Pollination by brood-site deception / I. Urru, M. C. Stensmyr, B. S. Hansson // *Phytochemistry*. – 2011. – Vol. 72 (13). – P. 1655–1666.
220. Vakhrusheva, L. P. Population structure of *Orchis purpurea* Huds. in different conditions of antropogenous impact / L. P. Vakhrusheva // XVI Intern. Botanical Congress. – St. Louis (USA), 1999. – P. 492.
221. Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification / R. L. Tremblay [et al.] // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 2005. – Vol. 84. – Is. 1. – P. 1–54.
222. Vogel, S. Mutualismus una Parasitismus in der *Nutzung von Pollentragern* / S. Vogel // *Verh. Dtsech. Zool. Ges.* – 1975. – Bd 75. – S. 105–110.
223. Vogel, S. Pizmuckenblumen als Pilzmimeter / S. Vogel // *Flora*. – 1978. – Bd. 167. – P. 329–398.

224. Vöth, W. Bestäubungsbiologische Beobachtungen an griechischen *Ophrys* – Arten / W. Vöth // Mitt. Bl. Arb. Kr. Heim. Orch. Baden-Wuertt. – 1984. – Bd 16. – S. 1–20.
225. Vöth, W. Die “ausgeborgten” Bestäuber von *Orchis pallens* L. / W. Vöth // Die Orchidee. – 1982. – Bd. 33. – S. 196–203.
226. Vöth, W. Können *Serapias* Blüten Nesstaeumlumen sein / W. Vöth // Orchidee. – 1980. – Bd. 30. – P. 159–162.
227. Warncke, K. Übersicht von Beobachtungen über Besuche von *Andrena*- und *Colletes cunicularius*-Männchen auf *Ophrys*-Blüten (Orchidaceae) / K. Warncke, B. Kullenberg // The Ecological station of Uppsala University on Öland 1963–1983. – Uppsala, 1984. – S. 41–55.
228. Whitehead, V. B. Males of *Podalonia canescens* (Sphecidae) pollinating the orchid *Disa atricapilla* / V. B. Whitehead, K. E. Steiner // Proc. 8th Entomol. Congr. (Bloemfontein, 1–4 July 1991). – Pretoria, 1991. – P. 120.
229. Willson, M. F. The evolution of inflorescence size in *Asclepias* (Asclepiadaceae) / M. F. Willson, P. W. Price // Evolution. – 1977. – Vol. 31. – P. 495–511.
230. Wyatt, R. Inflorescence architecture: how flower number, arrangement, and phenology affect pollination and fruit set / R. Wyatt // Amer. J. Bot. – 1982. – Vol. 69. – P. 585–594.
231. Zimmerman, M. Nectar production, flowering phenology, and strategies for pollination / M. Zimmerman // Plant reproductive ecology: coll. scien. pap. – New York: Oxford University Press, 1988. – P. 157–178.

ПРИЛОЖЕНИЯ

ПРИЛОЖЕНИЕ А
РАННЕВЕСЕННИЕ ЭНТОМОФИЛЬНЫЕ ОРХИДЕИ КРЫМА



Рис. А.1. Орхидея *Orchis provincialis*

a – участок леса на склоне горы Чакатыш – местообитание орхидеи; *b* – плотная группа прегенеративных особей; *c* – одиночно цветущее растение; *d* – группа цветущих растений; *e* – соцветие на стадии цветения всех цветков; *f* – цветок (вид сбоку); *g* – цветок (вид спереди); *b, c, e, f, g* – фото А. Фатерыги.



Рис. А.2. Орхидея *Orchis pallens*

a – одиночно цветущее растение; *b* – группа цветущих растений; *c* – соцветие на стадии цветения большей части цветков; *d* – цветок (вид сбоку); *e* – цветок (вид спереди).



Рис. А.3. Орхидея *Dactylorhiza romana* (субпопуляция на горе Кастель)

a – участок леса на склоне горы Кастель; *b* – группа цветущих растений; *c* – цветущее растение (форма с желтыми цветками); *d* – цветущее растение (форма с белыми цветками); *e* – цветущее растение (форма с пурпурными цветками); *f* – соцветие на стадии цветения всех цветков; *g* – соцветие на стадии цветения всех цветков (двухцветная форма).



Рис. А.4. Орхидея *Dactylorhiza romana* (субпопуляция
в урочище Осиновая балка)

a – участок леса в урочище Осиновая балка; *b* – группа цветущих растений; *c* – одиночно цветущее растение; *d* – соцветие на стадии цветения всех цветков; *e* – часть соцветия с распустившимся цветком.



Рис. А.5. Орхидея *Orchis mascula* (субпопуляция
в урочище Карабель-Даг)

a – участок леса в урочище Карабель-Даг – местообитание орхидеи; *b* – плотная группа особей; *c* – одиночно цветущее растение; *d* – соцветие на стадии цветения всех цветков; *e* – цветок (вид сбоку); *f* – цветок (вид спереди).

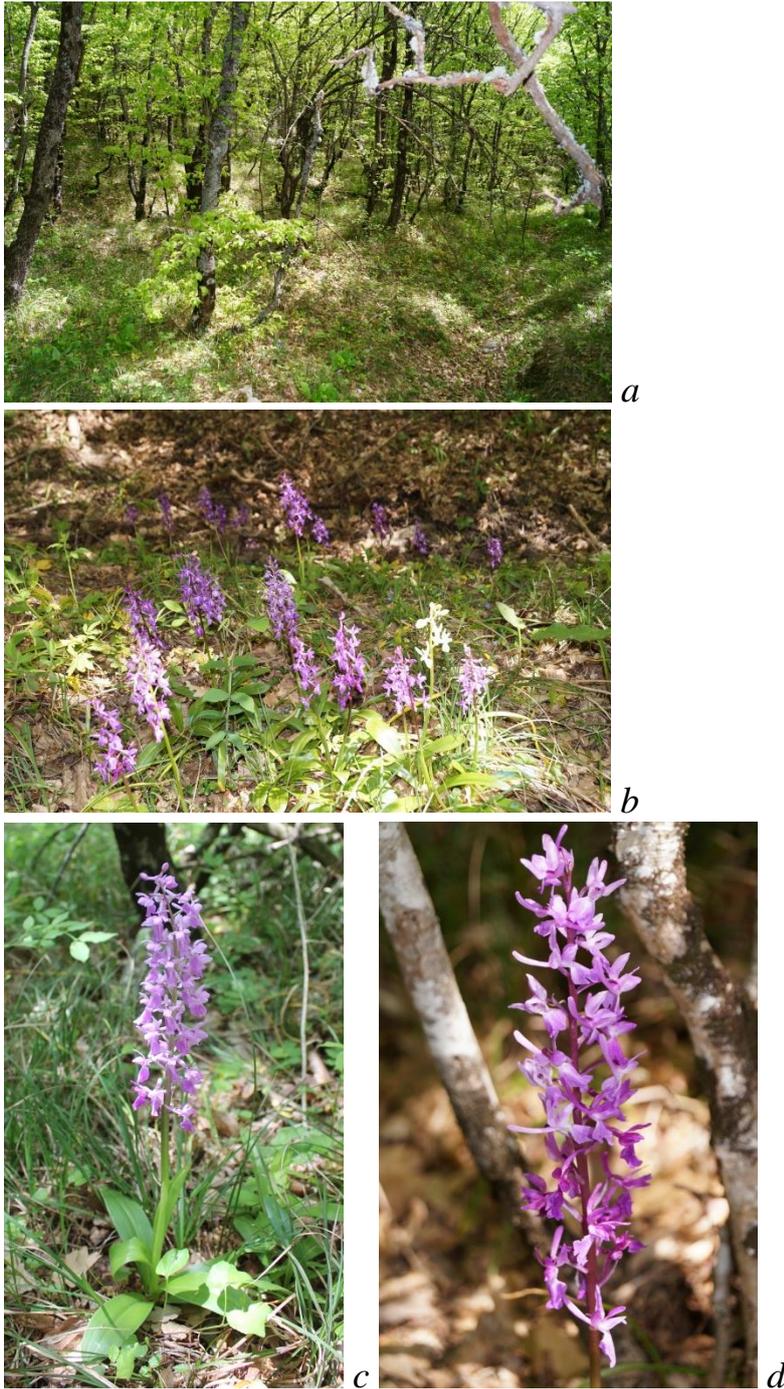


Рис. А.6. Орхидея *Orchis mascula* (субпопуляция на горе Чакатыш)

a – участок леса на горе Чакатыш – местообитание орхидеи; *b* – группа цветущих особей; *c* – одиночно цветущее растение; *d* – соцветие на стадии цветения всех цветков.

ПРИЛОЖЕНИЕ Б
ОПЫЛИТЕЛИ РАННЕВЕСЕННИХ ОРХИДЕЙ



Рис. Б.1. Пчелы – опылители ранневесенних орхидей Крыма
с поллинариями орхидей

a, b – *Andrena lathyri* (самец); *c* – *Eucera nigrescens* (самец); *d* – *Eucera nigrescens* (самка); *e, f* – *Apis mellifera* (рабочая особь).



Рис. Б.2. Пчелы – опылители ранневесенних орхидей Крыма
с поллиниями орхидей (фото Иванова)

a – *Osmia bicornis* (самка); *b* – *Xylocopa valga* (самка); *c* – *Anthophora plumipes* (самец); *d* – *Andrena nitida* (самка); *e* – *Bombus pascuorum* (самка); *f* – *Bombus hortorum* (самка).

ПРИЛОЖЕНИЕ В

Приложение В.1

Список видов растений, цветущих одновременно с исследуемыми видами

1. *Aegonychon purpureocaeruleum* (L.) Holub
2. *Ajuga orientalis* L.
3. *Alliaria petiolata* (M.Bieb.) Cavara & Grande
4. *Arum elongatum* Steven
5. *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik.
6. *Convallaria majalis* L.
7. *Cardamine quinquefolia* (M.Bieb.) Schmalh.
8. *Dictamnus albus* L.
9. *Euphorbia amygdaloides* (L.)
10. *Fragaria vesca* L.
11. *Lamium purpureum* L.
12. *Lathyrus aureus* (Steven) D. Brandza
13. *Lathyrus laxiflorus* (Desf.) Kuntze
14. *Lathyrus rotundifolius* Willd.
15. *Malus sylvestris* (L.) Mill.
16. *Muscari neglectum* Guss. ex Ten.
17. *Onosma montana* Sm.
18. *Orchis purpurea* Huds.
19. *Ornithogalum fimbriatum* Willd.
20. *Paeonia daurica* Andrews
21. *Polygonatum multiflorum* (L.) All.
22. *Primula veris* subsp. *macrocalyx* (Bunge) Lüdi
23. *Primula vulgaris* Huds.
24. *Ranunculus constantinopolitanus* (DC.) d'Urv.
25. *Ruscus hypoglossum* L.
26. *Symphytum tauricum* Willd.
27. *Veronica peduncularis* M. Bieb.
28. *Viola* spp.

Модельные и кормовые растения ранневесенних орхидей Крыма



Рис. В.1. Модельные растения ранневесенних орхидей Крыма

a – *Lathyrus aureus*; *b* – *Lathyrus laxiflorus*; *c* – *Ajuga orientalis*; *d* – *Primula veris* subsp. *macrocalyx*; *e* – *Corydalis cava* subsp. *marschalliana*; *f* – *Primula vulgaris* (фото С. Иванова).



Рис. В.2. Модельные растения ранневесенних орхидей Крыма

a – *Convallaria majalis*; *b* – *Onosma montana* (фото А. Фатерыги); *c* – *Lathyrus rotundifolius*; *d* – *Aegonychon purpureocaeruleum*; *e* – *Cardamine quinquefolia* (фото А. Фатерыги); *f* – *Lamium purpureum* (фото С. Майорова); *g* – *Ornithogalum fimbriatum* (фото А. Фатерыги).