

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего
образования «Крымский федеральный университет имени В.И. Вернадского»
Институт биохимических технологий, экологии и фармации

На правах рукописи



КУРАМОВА ВИКТОРИЯ ВИТАЛЬЕВНА

**АНТЭКОЛОГИЯ БЕЗНЕКТАРНЫХ И НЕКТАРНЫХ ВИДОВ ОРХИДЕЙ
(ORCHIDACEAE JUSS.) В ПРЕДГОРНОМ КРЫМУ**

1.5.15. Экология (биологические науки)

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук,
профессор Иванов Сергей Петрович

Симферополь – 2025

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
РАЗДЕЛ 1 ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ АНТЭКОЛОГИИ ОРХИДНЫХ (ORCHIDACEAE JUSS.).....	11
1.1 Общая и таксономическая характеристика семейства Орхидные (Orchidaceae Juss.)	11
1.1.1 Общая характеристика семейства Орхидные	11
1.1.2 Систематическое положение семейства Орхидные.....	12
1.1.3 Строение цветка.....	14
1.2 Адаптации орхидных, обеспечивающие произрастание в разнообразных условиях природной среды и успешное воспроизводство	16
1.3 Репродуктивные стратегии орхидей: сравнительный анализ безнектарных и нектарных видов.....	18
1.4 Ритмы сезонного развития, фенология цветения.....	21
1.5 Пространственное распределение орхидей	26
1.6 Взаимодействие орхидей с опылителями.....	28
1.7 Методы изучения антэкологии орхидей: современные подходы и методики..	32
1.8 Охранный статус и мероприятия по сохранению орхидных в Крыму	35
РАЗДЕЛ 2 ОБЪЕКТЫ, МЕТОДЫ И ХАРАКТЕРИСТИКА ИССЛЕДУЕМЫХ УЧАСТКОВ	39
РАЗДЕЛ 3 ОСОБЕННОСТИ АНТЭКОЛОГИИ 14 ВИДОВ ОРХИДЕЙ ПРЕДГОРНОГО КРЫМА	52
3.1 Особенности антэкологии <i>Anacamptis morio</i> subsp. <i>caucasica</i>	52
3.2 Особенности антэкологии <i>Anacamptis pyramidalis</i>	61
3.3 Особенности антэкологии <i>Himantoglossum caprinum</i>	68
3.4 Особенности антэкологии <i>Neotinea tridentata</i>	79
3.5 Особенности антэкологии <i>Ophrys apifera</i>	93
3.6 Особенности антэкологии <i>Ophrys sphegodes</i> subsp. <i>taurica</i>	95
3.7 Особенности антэкологии <i>Orchis purpurea</i>	103
3.8 Особенности антэкологии <i>Platanthera chlorantha</i>	113
3.9 Особенности антэкологии <i>Stenisiella satyrioides</i>	121
3.10 Особенности антэкологии <i>Cephalanthera damasonium</i>	131
3.11 Особенности антэкологии <i>Cephalanthera rubra</i>	137
3.12 Особенности антэкологии <i>Epipactis helleborine</i> subsp. <i>tremolsii</i>	143

3.13 Особенности антэкологии <i>Limodorum abortivum</i>	149
3.14 Особенности антэкологии <i>Neottia nidus-avis</i>	157
РАЗДЕЛ 4 СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ АНТЭКОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ОРХИДЕЙ ПРЕДГОРНОГО КРЫМА	163
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	192
РЕКОМЕНДАЦИИ.....	195
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ.....	197
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	198
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	223
ПРИЛОЖЕНИЕ А ОБЪЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ И УЧАСТКИ ПРОИЗРАСТАНИЯ .	224
ПРИЛОЖЕНИЕ Б ОПЫЛИТЕЛИ ИССЛЕДУЕМЫХ ВИДОВ ОРХИДЕЙ.....	231
ПРИЛОЖЕНИЕ В ПЕРЕЧЕНЬ ВСЕХ ВИДОВ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОРГАНИЗМОВ, ЦВЕТУЩИХ В ОДНО ВРЕМЯ С ИССЛЕДУЕМЫМИ ОБЪЕКТАМИ	234
ПРИЛОЖЕНИЕ Г ПЕРЕЧЕНЬ ВСЕХ ВИДОВ ПОТЕНЦИАЛЬНЫХ ОПЫЛИТЕЛЕЙ, ОТЛОВЛЕННЫХ НА ИССЛЕДУЕМОЙ ТЕРРИТОРИИ.....	237

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования. В настоящее время вопрос сохранения биологического разнообразия стоит очень остро в ряду основных задач экологии. Реализация этой актуальной задачи представляется наиболее трудной для малочисленных, редких, либо находящихся на грани исчезновения видов.

На фоне возрастающего интереса к проблеме сохранения видового разнообразия биосферы, орхидеи стали своеобразным символом природоохранного движения (Dixon, Phillips, 2007). Семейство Орхидные занимает особенное место среди растений. Это относительно молодое в эволюционном отношении семейство является одним из наиболее крупных семейств цветковых (покрытосеменных) растений, которое включает около 28000 видов (Fay, 2018). Благодаря невероятному разнообразию специфических адаптаций, включающих приемы привлечения опылителей, Орхидные смогли заселить все континенты планеты за исключением Антарктиды и вызвать интерес среди исследователей как феномен растительного мира. Исключительно высокое видовое богатство орхидей, безусловно, связано с их stenotопностью и, как следствие, с узостью их экологических ниш. В свою очередь эти особенности приводят к редкости большинства видов орхидей и высокой зависимости от стабильности окружающей среды.

Несмотря на большой интерес к изучению орхидей, некоторые аспекты их биологии остаются неизвестными. К наименее изученным вопросам относятся вопросы анэкологии орхидей, в том числе, вопросы взаимоотношений с опылителями, степени сопряженности фенологии цветения орхидей и сроков лета опылителей, морфологического соответствия цветков и опылителей, а также вопросы, возникающие при изучении способов привлечения опылителей. Без решения этих вопросов невозможно сформировать представление об угрозах существованию орхидей и разработать эффективные меры их охраны.

Степень разработанности темы. Изучение сложных механизмов взаимоотношений между опылителями и орхидеями, было начато еще Ч. Дарвином в

19 веке и продолжается до сих пор (Дарвин, 1928, 1950; Dafni, 1984; Dixon, 2007; Блинова, 2010; Vereecken et al., 2013; Вахрамеева, 2014; Kreutz, Fateryga, Ivanov, 2018). При этом выявляются системы привлечения опылителей (Jersáková, 2006; Ayasse et al., 2000; Steffelova, 2023), способы привлечения опылителей (Huber et al., 2005; Johnson, Nilsson, 1999; Jersáková et al., 2006; Harder, Johnson, 2009; Sonkoly et al., 2015), изменение фенологических показателей (Sugiura et al., 2001; Попкова, 2001 и др.; Parmesan et al., 2003; Shefferson et al., 2005; Delforge, 2006; Huda, Wilcock, 2012; Вахрамеева, 2014; Иванов, 2015; Сволынский, 2014; Алексеев, 1993). Исследования опылителей орхидей в Крыму было начато в начале 90-х годов с изучения участия пчел рода *Chelostoma* в опылении орхидеи *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. (Назаров, Иванов, 1990). Дальнейшие исследования опылителей орхидей в Крыму были продолжены усилиями целого ряда крымских ботаников и энтомологов и были посвящены опылителям *Ophrys oestrifera* (Алексеев и др., 1993), *Anacamptis pyramidalis* (Назаров, Ефетов, 1993); *Steveniella satyrioides* (Nazarov, 1995; Fateryga и др., 2013), *Orchis picta* (Волокитин и др., 1992; Иванов, Холодов, 1999, 2001), *Orchis purpurea* (Холодов и др., 2002), *Himantoglossum caprinum* (Иванов и др., 2011), видам рода *Cephalanthera* (Корженевский и др. 2011), *Orchis provincialis* (Иванов и др., 2014). По мере накопления данных выходили в свет обзорные работы (Холодов и др., 1998; Иванов и др. 2009; Kreutz et al., 2012) и работы, посвященные опылителям орхидей отдельных урочищ или других природных объектов (Иванов и др., 2008; Попкова, 2024 и др.).

Цель работы – выявить факторы, определяющие эффективность опыления нектарных и безнектарных видов орхидей в предгорном Крыму, на основе анализа особенностей их пространственного размещения, взаимоотношений с опылителями, фенологических и морфологических характеристик.

Для достижения цели поставлены следующие **задачи**:

- установить закономерности пространственного распределения орхидей в пределах местообитаний и цветущих особей в пределах отдельных локалитетов;
- выявить фенологические особенности цветения орхидей и установить основные факторы, определяющие сроки и темпы их сезонного цветения;

– оценить морфологические параметры соцветий и цветков орхидей, а также сопряженные с ними морфологические параметры насекомых-опылителей, имеющие значение для выноса поллиналиев из цветков и последующего их опыления;

– определить состав реальных и потенциальных опылителей орхидей, оценив степень их морфологического соответствия цветкам опыляемых видов и наличие поллиналиев на их теле;

– оценить и провести сравнительный анализ эффективности систем опыления нектарных и безнектарных видов орхидей, на основе анализа количественных показателей, характеризующих взаимоотношения орхидей и опылителей.

Научная новизна. Впервые:

– проведено комплексное исследование антропоэкологии ранневесенних видов орхидей, произрастающих в одной местности, в условиях предгорий Крыма;

– проведён всесторонний анализ фенологических и морфофизиологических показателей следующих безнектарных видов: *Anacamptis morio* subsp. *caucasica* (K. Koch.) H. Kretzschmar, Eccarius & H. Dietr., *Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich., *Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce, *Cephalanthera rubra* (L.) Rich., *Himantoglossum caprinum* (M. Bieb.) Spreng., *Neotinea tridentata* (Scop.) R.M.Bateman, Pridgeon & M.W.Chase, *Neottia nidus-avis* (L.) Rich., *Ophrys sphegodes* subsp. *taurica* (Aggeenko) Soó ex Niketic & Djordjevic, *Orchis purpurea* Huds., *Steveniella satyrioides* (Spreng.) Schltr.), *Ophrys apifera* Huds., также нескольких нектарных видов: *Epipactis helleborine* subsp. *tremolsii* (Pau) E.Klein, *Limodorum abortivum* (L.) Sw., *Platanthera chlorantha* (Custer) Rchb.;

– обнаружены новые местообитания ценопопуляций: *Anacamptis morio* subsp. *caucasica*, *Limodorum abortivum*, *Neottia nidus-avis*, *Ophrys apifera*, *O. sphegodes* subsp. *taurica*, *Platanthera chlorantha*;

– установлены основные факторы, детерминирующие наступление основных фенодат 14 видов орхидей, выявлена пороговая температура начала

развития орхидей, влияние погодных условий на общую продолжительность цветения, цветение одного цветка и интенсивность опыления;

- предложена оригинальная классификация динамик цветения орхидей, выявлен особый тип динамики цветения для *Ophrys sphegodes* subsp. *taurica*;
- выявлены отличия в пространственном распределении отдельных видов орхидей по территории местообитания с использованием двух стратегий – нормального распределения Гаусса и распределения разломанного стержня МакАртура;
- в составе опылителей орхидей выявлены 40 видов насекомых, одиннадцать из которых установлены как эффективные опылители (совершившие вынос поллиnaireв);
- разработана новая методика идентификации редких и исчезающих видов опылителей орхидей без изъятия их из природы и два новых способа поддержки их популяции за счет создания дополнительных мест гнездования в виде специальных ульев Фабра. Три устройства, разработанные для реализации новых методик и способов, защищены патентами Российской Федерации.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты исследований существенно дополняют ранее известные сведения по антэкологии орхидей, произрастающих в Крыму, формируют целостное представление об антэкологических особенностях взаимоотношений опылителей и орхидей, произрастающих в пределах одной природной зоны и на одной территории. Новые методики, подкрепленные патентами, позволяют существенно расширить методическую базу исследований антэкологии орхидей.

Результаты проведенных исследований являются необходимыми и достаточными для рассмотрения вопроса о придании природоохранного статуса территории урочища Мендер-Крутай, а также при разработке мер по поддержке и сохранению ценопопуляций орхидей в предгорной зоне Крыма. Выявленные антэкологические особенности изученных видов орхидей могут быть использованы при подготовке нового издания Красной книги Республики Крым. Полученные данные также могут использоваться в просветительских проектах

экологической направленности. Результаты исследований могут использоваться при разработке учебных дисциплин: «Экология и рациональное природопользование», «Антропоэкология», «Теория эволюции» и «Охрана окружающей среды» в Институте биохимических технологий, экологии и фармации ФГАОУ ВО «Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского».

Методология и методы исследований. В основу исследований была положена материалистическая методология научного познания, включающая диалектический способ мышления и системный подход.

Работа выполнена с применением общенаучных и специальных (биологических) методов. Все количественные показатели рассчитывали и обрабатывали в программе Microsoft Office Excel 2021. Анализ статических данных проводился согласно общепринятым методикам статистического анализа, представленным в «Практикуме по общей теории статистики» (Ефимова и др., 2014). Все показатели корреляционной связи рассчитывались по Н. И. Черновой (2007). Фенологические наблюдения, характер распределения особей и системы взаимодействия опылителя с растением осуществлялись согласно опубликованным и признанным методикам (Иванов, Холодов, 2004; Харитонов, 2005; Лосев, 2006).

Положения, выносимые на защиту.

1. Фенологические даты периода цветения отдельных видов орхидей, произрастающих на определенной территории, находятся в соответствии друг с другом, обеспечивая наиболее оптимальные сроки цветения с точки зрения привлечения достаточного числа опылителей.
2. Пространственное распределение цветущих особей безнектарных и нектарных видов орхидей в отдельных ценопопуляциях определяется стратегией и способом привлечения опылителей, а также отражает экологическое состояние ценопопуляций.
3. Общий уровень опыления в ценопопуляциях отдельных видов безнектарных видов орхидей определяется комплексом факторов, важнейшими из которых являются степень привлекательности цветков для опылителей,

сопряжённость фенологических и морфометрических показателей орхидей и насекомых-опылителей.

Степень достоверности. Достоверность полученных результатов и обоснованность сделанных выводов подтверждается большим объемом полученных данных, проанализированных согласно требованиям математических статистических методов, с применением современного программного обеспечения.

Апробация работы. Данные научной работы апробированы на международных, всероссийских и региональных конференциях: Всероссийская научно-практическая конференция «Актуальные вопросы изучения и сохранения биологического и ландшафтного разнообразия юга России» (Симферополь, 2024). XIII Международная Конференция «Охрана и культивирование орхидей» (Нижний Новгород, 2024); «Сохранение биологического разнообразия и рациональное природопользование через стратегии устойчивого развития» (Ялта, 2023); XVI съезд Русского энтомологического общества (Москва, 2022); Инновации. Наука. Образование. (Брянск, 2020), Актуальные вопросы современной науки и практики (Уфа, 2020).

Личный вклад соискателя. Автором диссертационной работы самостоятельно проведена работа по сбору материала в ходе полевых исследований в течение семи сезонов с 2017 по 2023 год с еженедельным посещением в весенне-летний период полевого стационара на территории урочища Мендер-Крутай в течение трех сезонов (2021–2023 гг.). Автором проведена статистическая обработка полученных данных, систематизация, анализ и обобщение полученных результатов. Доля автора в исследовании, представленном в диссертационной работе, составляет более 80 %.

Результаты исследований по теме диссертации. По материалам исследований опубликовано 17 работ, в том числе 8 научных статей в журналах рекомендованных ВАК, 2 статьи – в других рецензируемых журналах, 4 публикации представляют материалы или тезисы научных конференций, а также 2 Патента Российской Федерации на изобретения и 1 Патент на полезную модель.

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа состоит из введения, 4 разделов, заключения и списка литературы, включающего 228 наименований (из них 86 на иностранных языках), а также приложения.

Работа изложена на 238 страницах, содержит 139 рисунков и 19 таблиц.

РАЗДЕЛ 1

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ АНТЭКОЛОГИИ ОРХИДНЫХ (ORCHIDACEAE JUSS.)

1.1 Общая и таксономическая характеристика семейства Орхидные (Orchidaceae Juss.)

1.1.1 Общая характеристика семейства Орхидные

Семейство Орхидные, одно из самых разнообразных в отношении видового состава семейств, в его состав включены около 28 000 видов (Fay, 2018). Орхидные распространены по всему миру, за исключением антарктических и высокогорных регионов (Аверьянов, 1994). Они произрастают как в тропических джунглях, так и в субарктических регионах. Несмотря на то, что ареалы видов семейства включают все континенты, за исключением Антарктиды, распределение орхидей крайне неравномерно как по отдельным континентам, так и в пределах каждого (Вахрамеева, 1988).

В регионах с умеренным климатом орхидеи – это многолетние наземные травы с подземными корневищами или клубнями, обычно небольшими иногда неприметными цветками (Черепанов, 1995). При этом, стоит отметить, что орхидеи, цветущие в умеренных широтах, могут быть не только автотрофными фотосинтезирующими организмами, но и сапротрофами, а точнее говоря, микотрофными. Такие виды чаще встречаются в лесах, с большой теневой зоной, например, гнездовка обыкновенная (получившая такое название из-за сплетения корневищу в форме птичьего гнезда), вступающая в симбиотические отношения с грибом, который поставляет для нее углеводы и азот. В целом, важно отметить, что микосимбиотрофизм характерен всем орхидеям на их ранних стадиях развития, так как их семена неспособны прорасти без источника питания извне. Их зародыш чрезвычайно мелкий, недифференцированный и без запаса питательных веществ. Для развития такого зародыша необходимо, чтобы на этапе зародышевого клубня нити гриба проникли в зародыш и обеспечили его питательными веществами, что

может длиться до нескольких лет, пока растение не будет готово перейти на автотрофный тип питания (Vouyron et al., 2017). Следует отметить, что часть ученых предполагает, что возникновение такого узкоспециализированного симбиотического взаимодействия и привело к редукции семян зародышей, утрате зародышевого корешка, а в части случаев и утрате корневой системы в целом (Johnson et al, 2017; Barthlott, 1981).

Доля видового разнообразия орхидей в общем разнообразии в умеренных и тропических широтах примерно одинакова, однако между ними существуют хорошо выраженные отличия во внешнем строении и окраске. Связано это с тем, что тропическим видам в целом свойственна более яркая окраска и увеличение форм, и орхидеи в этом отношении не исключение (Benl, 1938). Своеобразие семейству Орхидных придает и то, что большинство орхидей тропических широт – эпифиты.

Еще одной характерной чертой Орхидных является то, что только относительно небольшая часть видов привлекает опылителей нектаром, вознаграждая их за работу опыления. Большая часть применяет различные способы обмана опылителей. Одним из первых ученых, который положил начало изучению экологии опыления орхидей, был автор известной эволюционной теории Чарльз Дарвин (Darwin, 1877; Дарвин, 1950). Все более и более углубленное изучение экологии опыления орхидей продолжилось в 80-е годы прошлого века и продолжается по настоящее время (Dressler, 1981; The Ecological Station..., 1984; Dafni, 1990; Claessens, Kleynen, 2011; Zhou, Jin, 2018 и др.).

1.1.2 Систематическое положение семейства Орхидные

Орхидные входят в состав системы цветковых растений:

Царство: *Plantae* Haeckel – Растения

Отдел: *Magnoliophyta* Cronq., Takht. & W. Zimm - Покрытосеменные

Класс: *Liliopsida* Batsch – Однодольные

Порядок: *Asparagales* Bromhead – Спаржецветные

Семейство: *Orchidaceae* Juss. – Орхидные

Ранее при изучении строения и систематизации орхидных опирались на такие признаки, как характер расположение пыльника, рыльца, а также на строение колонки (Павлинов, Любарский, 2011). Однако развитие биохимических методов исследования организмов позволило расширить набор идентификационных признаков орхидей. В современном систематическом описании семейства получил широкое распространение молекулярный ДНК анализ (Bateman, 2020; Bateman et al., 2009; Brandrud et al., 2020).

Основываясь на ранее описанном ДНК анализе американским учёным Р. Л. Дреслером (Dresler, 1981) была разработана современная система классификации Семейства, с разделением на 5 подсемейств:

1. Апостасиевые (*Apostasioideae*)
2. Циприпедиевые (*Cypripedioideae*)
3. Орхидные или Ятрышниковые (*Orchidoideae*)
4. Эпидендровые (*Epidendroideae*)
5. Ванильные (*Vanilloideae*)

Apostasioideae представлено 2 родами, 16 видами орхидей. Они представляют собой небольшие многолетние травянистые растения. Место произрастания: Япония, Новая Гвинея, Австралия и Индокитай.

Cypripedioideae – это подсемейство, состоящее из 5 родов, 130 видов, включающие наскальные, наземные, и эпифитные многолетние травы. Место произрастания: умеренный, тропический и субтропический пояса всех материков, за исключением Африки.

Orchidoideae подсемейство представленное – 208 родами, 4 тысячами видов, которые являются многолетними наземными растениями с прямостоячим стеблем. Этим орхидеям удалось заселить все континенты, кроме Антарктиды.

Epidendroideae представлено свыше 500 родами, более 20 тысячами видов. Представлены многолетними эпифитами, а также наземными травами и лианами. Произрастают в умеренных, тропических и субтропических широтах на всех континентах.

Vanilloideae подсемейство, состоящее из 15 родов и 180 видов. Представлены лианами и травянистыми формами. Особенностью данного подсемейства считается наличие в соцветии большого количества цветков. Места произрастания: Центральная и Южной Америка, тропические районы Африки и Азиатских стран (Chase, 2003).

1.1.3 Строение цветка

Независимо от того, к какому подсемейству относится конкретный вид орхидеи – он будет обладать легко узнаваемым, сложным и специализированным строением цветка. Как правило, такие цветки собраны в соцветие колос или кисть. Есть и исключения, к примеру, таким представителям как венерин башмачок свойственно расположение одиночных цветков. Типичный цветок орхидных имеет трёхчленные цветки с двойным околоцветником. Форма лепестков и других частей цветка может изменяться в зависимости от принадлежности к подсемейству, роду или даже вида (Рисунок 1.1).

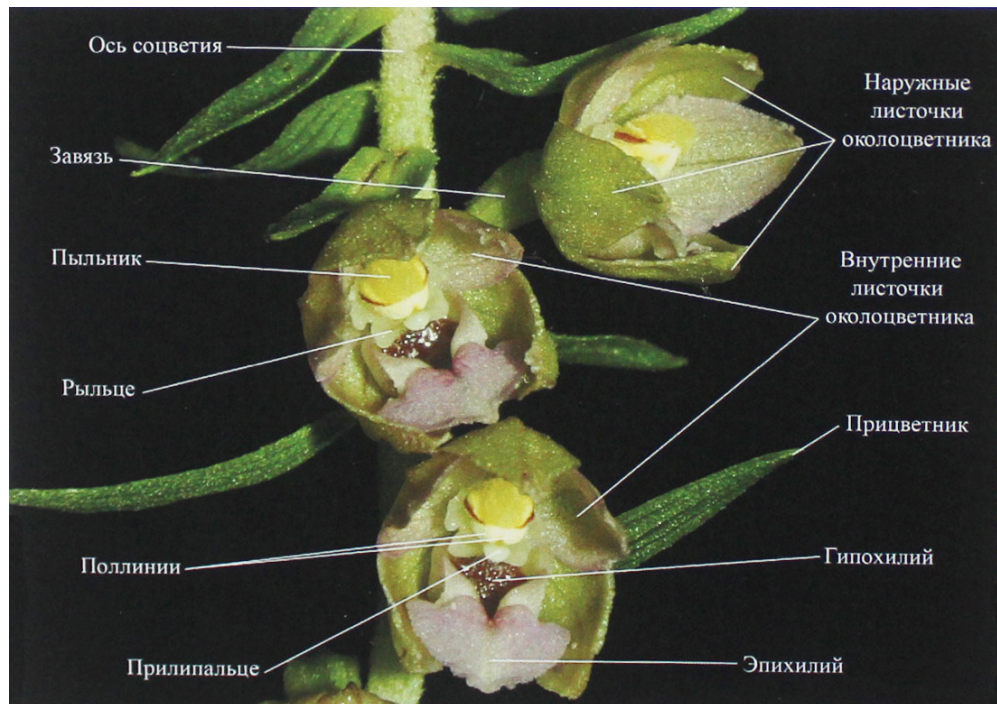
Три внешних лепестка являются чашечкой, а три внутренних – венчиком. Средний лепесток у венчика имеет особенное строение, отличное от цветков большинства других видов орхидей. Этот лепесток (под названием – губа) представляет систематически важную для семейства орхидных структуру. Нередко, данный лепесток имеет длинный вырост кзади, который заполняется нектаром. Данный вырост называется – шпорец. Также важно отметить, что так как для процесса опыления необходимо положение цветка «губой вниз», однако такое положение свойственно для эпифитных орхидей, в связи с этим наземным формам свойственно «перекручивание цветка» – ресупинация.

Самой главной особенностью орхидных считается строение их репродуктивных органов. Нити тычинок, которых может быть 1–2 (очень редко 3), у них срастаются со столбиком в образование под названием гиностемий или колонка. Эта особенность, кроме Орхидных, свойственна еще только одному семейству – Раффлезиевые (*Rafflesiaceae*).

Андроцей в цветках орхидных претерпевает редукцию. Наблюдается объединение пыльцевых зёрен, находящихся в гнёздах пыльника, в компактное образование – поллинии. Поллинии могут иметь очень сложное строение (Вахрамеева и др., 2014).



a



б

Рисунок 1.1 – Строение цветков орхидей

Platanthera bifolia и *Epipactis helleborine* subsp. *tremolsii* (по Фатерыга и др., 2019)

1.2 Адаптации орхидных, обеспечивающие произрастание в разнообразных условиях природной среды и успешное воспроизводство

Орхидные (Orchidaceae) представляют собой одно из наиболее адаптированных семейств цветковых растений, демонстрирующих уникальные стратегии выживания и размножения в различных экологических условиях (Андропова, 2018; Смирнова и др., 1976; Заугольнова и др., 1988). В частности, в условиях предгорий Крыма орхидеи сталкиваются с рядом вызовов, включая сезонные колебания температуры и других факторов среды, ограниченность ресурсов и специфику взаимодействия с опылителями. Этот район Крыма характеризуется умеренно-континентальным климатом с выраженной сезонностью, что требует от орхидей специфических адаптаций для выживания и успешного размножения. Одной из ключевых адаптаций является синхронизация жизненного цикла с благоприятными климатическими условиями (Вахрамеева и др., 2014).

Важную роль в адаптации орхидей к условиям среды играют подземные запасные органы, такие как клубни и корневища (Черевченко, 1986). Эти структуры позволяют растениям переживать неблагоприятные периоды засухи, характерные для летних месяцев (Татаренко, 1996). Например, *Orchis punctulata* и *Ophrys oestriifera* завершают свой жизненный цикл к началу лета, сохраняя питательные вещества в клубнях до следующего сезона.

Кроме того, орхидеи демонстрируют высокую чувствительность к почвенным условиям. Микоризные ассоциации, характерные для орхидей, также играют ключевую роль в их адаптации к почвенным условиям, обеспечивая растения необходимыми питательными веществами (Smith, Read, 2008; Балахонова, Карпухина, 2006; McCormick et al., 2004).

Орхидеи демонстрируют разнообразие стратегий привлечения опылителей, которые можно разделить на две основные группы: нектарные и безнектарные виды. Нектарные орхидеи, такие как *Anacamptis pyramidalis* и *Gymnadenia*

conopsea, привлекают опылителей с помощью ярких соцветий и сладкого нектара, который служит пищевым вознаграждением (Dafni, 1984).

Безнектарные орхидеи, такие как представители рода *Ophrys*, используют более сложные стратегии привлечения опылителей. Они не предлагают пищевого вознаграждения, но привлекают насекомых с помощью мимикрии и обмана. Например, *Ophrys oestrifera* имитирует внешний вид и запах самок пчёл, что привлекает самцов, пытающихся спариться с цветком (Vereecken et al., 2013). В процессе псевдокопуляции пчелы переносят пыльцу с одного цветка на другой, обеспечивая опыление (Фегри, Пэйл, 1982).

Мимикрия и обман являются ключевыми адаптациями безнектарных орхидей, позволяющими им привлекать опылителей без затрат на производство нектара. У видов рода *Ophrys* цветки имитируют не только внешний вид, но и запах самок насекомых. Химические сигналы, выделяемые цветками, играют ключевую роль в привлечении опылителей.

Кроме мимикрии, орхидеи используют другие химические сигналы для привлечения опылителей. Нектарные виды выделяют ароматические вещества, которые усиливают привлекательность цветков для насекомых. Например, виды рода *Platanthera* выделяют сильный аромат в ночное время, который привлекает ночных бабочек (Huber et al., 2005).

Что же касается адаптации соцветий к процессу опыления – это особое направление в изучении экологии орхидных. Опираясь на классические представления об опознании зрительных образов, можно уверенно заявить, что размер, форма, структура и количество цветков и соцветий имеет самое непосредственное отношение к опылению (Kühn, 1924; Démares, 2000).

Самое очевидное, но тем не менее ставшее предметом специального изучения, представление о том, что чем больше размер соцветия и цветка, тем заметней он для опылителя, и что большие цветки и соцветия опыляются чаще, чем малые, получило подтверждение (Bell, 1985). Кроме того, такие растения не только могут привлечь больше опылителей, но и производят гораздо больше плодов, что приводит такие растения к большему репродуктивному успеху. И в более поздних

исследованиях было показано, что не только размер цветка имеет важное значение для опыления орхидных, но и размер всего соцветия (Johnson, Nilsson, 1999; Harder, Johnson, 2009)

Кроме этого, предметом изучения также является порядок и плотность цветков на соцветии. В частности, многими исследователями установлен факт большего уровня опыления нижних цветков в соцветии по сравнению с верхними (Sonkoly et al., 2015).

Очевидно, что высокий уровень опыления орхидей обеспечивается совокупностью факторов в их взаимодействии в конкретных условиях местообитания (Серебрякова, 1985). Зависимость от многих факторов процесса опыления орхидей делает их весьма уязвимыми, особенно в условиях нестабильности среды, в том числе в связи с антропогенным влиянием.

Таким образом, адаптации орхидей к среде обитания и опылителям включают комплекс экологических, морфологических и биохимических механизмов. Изучение этих адаптаций имеет важное значение для понимания эволюции орхидных и разработки мер по их сохранению (The Ecological Station..., 1984).

1.3 Репродуктивные стратегии орхидей: сравнительный анализ безнектарных и нектарных видов

Репродуктивные стратегии растений включают комплекс адаптивных признаков, обеспечивающих выживание вида в тех или иных условиях обитания, и способные поддерживать долговременную стабильность в отношении численности популяций и благополучного состояния особей (Работнов, 1950, 1975; Чадаева, Шхагапсоев, 2016). В самом общем виде эколого-ценотические стратегии нашли отражение в системе стратегий жизни Раменского-Грайма, согласно которой виды дифференцируются на три первичные типы стратегий: виоленты (конкуренты),

пациенты (стресс-толеранты) и эксплеренты (рудералы) (Grime, 1977; Миркин и др., 1999, 2001).

Репродуктивные стратегии орхидей (Orchidaceae) представляют собой сложный комплекс адаптаций в случае, если речь идет о перекрестно опыляемых видах. Такой комплекс включает адаптации, направленные на оптимизацию сроков цветения и пространственного распределения особей, обеспечение привлекательности соцветий и цветков (размеры, форма и окраска цветков), обеспечивающие привлечение опылителей и их морфологическое соответствие цветкам орхидей, на что впервые было обращено внимание самых первых исследователей Орхидей (Дарвин, 1950; Vogel, 1976; Vogel et al., 1978).

Орхидные характеризуются уникальными особенностями репродуктивной биологии, которые отличают их от других семейств цветковых растений. Одной из ключевых особенностей является формирование поллиниев – компактных масс пыльцы, которые переносятся опылителями целыми блоками. Это повышает эффективность опыления, но требует высокой специализации взаимодействия с опылителями (Schiestl, Schlüter, 2009). Успешность опыления орхидей зависит не только от их способности привлекать опылителей, но и от надежности прикрепления к их телу поллиниев. Как было отмечено выше, большинство орхидей являются узкоспециализированными видами, за время существования данного семейства на планете они в ходе эволюции приобрели уникальные морфофизиологические свойства, которые обеспечивают процесс опыления даже в условиях отсутствия нектара и пыльцы, вознаграждающих опылителей (Jersáková et al., 2006).

В основном такая узкая специализация выражена в строении цветка. Многообразие форм и окрасок цветков орхидей напрямую влияет на возможность данного семейства существовать и размножаться (Mogford, 1978). Исходя из того, что наибольшее число вариаций окраски и форм можно встретить в строении губы, следует сделать вывод, что именно она будет основной структурой, привлекающей опылителя и реализующей процесс опыления (Kay, 1978).

Классическим примером является орхидея *Ophrys* (средиземноморский род), у представителей которого наблюдается явление брукса — морфологическое и химическое сходство цветов с самками различных насекомых (главным образом пчел и ос). Это позволяет цветкам привлекать опылителей, используя их половой инстинкт, что увеличивает вероятность перекрёстного опыления (Ayasse et al., 2000).

Нектарные стратегии у орхидей считаются более древними, чем безнектарные. Нектар как пищевое вознаграждение является универсальным механизмом привлечения опылителей, который широко распространён среди цветковых растений (Johnson et al., 2017). Нектарные орхидеи, как правило, имеют специфические морфологические и физиологические особенности, направленные на привлечение определённых групп опылителей. Нектар, как питательное вещество, является основным стимулом для многих насекомых-опылителей, таких как пчёлы, осы, бабочки и мухи. У орхидей нектарные виды, такие как *Anacamptis pyramidalis* и *Gymnadenia conopsea*, используют нектар для привлечения широкого круга опылителей, включая пчёл, бабочек и мух (Фатерыга и др., 2019).

Безнектарные виды, такие как *Ophrys oestrifera*, используют стратегии мимикрии и обмана. Их цветки имитируют внешний вид и запах самок насекомых, что привлекает самцов, пытающихся спариться с цветком. В процессе псевдокопуляции пыльца переносится на тело насекомого и затем на другой цветок (Jersáková, 2006).

Безнектарные стратегии, возникли как результат специализации и адаптации к ограниченным ресурсам. Отказ от производства нектара позволяет орхидеям экономить энергию, но требует развития сложных механизмов мимикрии и обмана для привлечения опылителей (Jersáková et al., 2006). Однако такая стратегия имеет свои ограничения: репродуктивный успех безнектарных видов часто зависит от наличия специфических опылителей, что делает их особо уязвимыми.

В условиях ограниченного количества опылителей или неблагоприятных климатических условий орхидеи могут переходить к автономному самоопылению. Например, *Epipactis helleborine* способна к автономному самоопылению, что

обеспечивает стабильный репродуктивный успех даже при отсутствии опылителей (Jersáková et al., 2006). В то же время автономное самоопыление может приводить к снижению генетического разнообразия и увеличению инбредной депрессии.

В условиях предгорий Крыма, где климат характеризуется сухостью и переменной влажностью, орхидеи развивают различные адаптации к данным условиям. Исследования показывают, что орхидеи, произрастающие в Крыму, включают как нектарные виды родов *Dactylorhiza*, *Epipactis* и *Orchis*, так и безнектарные виды родов *Ophrys* (Kreutz, Fateryga, 2012). Эти виды могут иметь эволюционные стратегии, направленные на минимизацию затрат на производство нектара или использование специфических опылителей, которые не требуют вознаграждения.

Исследования в других странах также подтверждают, что репродуктивные стратегии орхидей могут изменяться в зависимости от экологической ситуации. В районах с низким количеством опылителей безнектарные орхидеи могут развивать более сложные методы привлечения, такие как имитация запахов или внешних признаков насекомых (Steffelova, 2023).

Репродуктивные стратегии орхидей, включая особенности опыления и роль автономного самоопыления, демонстрируют высокую степень адаптации к условиям среды (Bohn, 1964; Neiland, Wilcock, 1998). Безнектарные и нектарные виды используют принципиально разные подходы к привлечению опылителей (Kugler, 1955). Изучение этих стратегий имеет важное значение для понимания эволюции орхидных и разработки мер по их сохранению.

1.4 Ритмы сезонного развития, фенология цветения

Соответствие сезонных ритмов развития орхидей климатическим и погодным (сезонным) условиям обитания выявляется в ходе фенологических наблюдений (Янцер, 2013). Фенологические наблюдения включают в себя сбор

данных по срокам наступления изменений в состоянии надземного побега, которые происходят в период роста и развития растений (Батманов и др., 1967; Батманов, 1952; Шульц, 1981).

Традиционно рассматриваются шесть основных периодов в развитии надземного побега:

1. Проросток;
2. Ювенильный период;
3. Имматурный период;
4. Виргинильный период;
5. Генеративный период;
6. Сенильный период;

Начало и конец каждого из вышеперечисленных периодов определяется для каждого вида орхидей и в каждой части ареала (при его значительной протяженности или дискретности) (Вахрамеева и др., 2014).

На большей части умеренных широт самой многочисленной фенологической группой являются летнезеленые орхидеи. Данная группа видов начинает вегетацию после схода снега (начало приходится на май – июнь, конец на август – сентябрь) (Kull, 2002).

Отдельную группу составляют зимнезеленые орхидеи. Им свойственно образование надземных побегов в начале осени или зимы. В зимний период они остаются зелеными и к началу лета, по окончании цветения и плодоношения, теряют побеги и листья.

Так же отдельную группу составляют виды орхидей, имеющих вечнозеленые побеги. Примером этой группы могут служить виды рода *Goodyera* и *Myrmechis japonica*, имеющие вечнозеленые побеги, которые моноподиально нарастают при постоянным процессе отмирания зеленых листьев в районе базальной части побега и образование новых листьев на апексе вплоть до момента, когда происходит закладка соцветия в верхушечной почке.

Процесс цветения орхидей имеет сходство с цветением большинства цветковых растений, и определяется сходными факторами, влияющими на этот

процесс. Орхидеи, как и растения других семейств, характеризуются средними показателями дат начала и окончания цветения, длительностью цветения, темпом цветения и увядания (Büdel, 1959). Также соблюдается и общая закономерность по срокам начала цветения – в северной зоне одного и того же ареала, либо в высокогорье цветение особей наступает с задержкой на срок от двух до четырех недель в сравнении с южными, либо равнинными зонами. Данная закономерность была изучена и на примере изучения сроков цветения орхидей одного вида, произрастающих на разных территориях, в частности, в Крыму и северных районах нашей страны (Голубев, 1984, 1985, 1996). Вопросы фенологии отдельных видов орхидей в Крыму успешно изучались в ходе ряда исследований (Иванов и др., 2004; Иванов и др., 2015; Иванов, Сволынский, 2014; Попкова, 2001 и др.).

Относительно факторов, которые приводят к отмеченной выше разнице в сроках цветения орхидей северных и южных районах, в первую очередь необходимо отметить температуру воздуха. Для орхидей ранневесенних сроков цветения начало цветения определяется накоплением определенной для каждого вида суммы эффективных температур (Molnár et al., 2012; Zhang et al., 2020; Zhang, Yang, 2004). Также было показано, что температура оказывает ключевое влияние на процесс активации деятельности опылителей орхидей, которыми, в своем большинстве, являются представители класса Insecta (Robbirt, 2012; Hocking, Sharplin, 1965).

Исключение составили результаты исследований, проведенные в Крыму по изучению факторов, определяющих сроки цветения ранневесенних видов орхидей ряда видов, произрастающих в горнолесном поясе и на Южном берегу Крыма. В результате этих исследований было установлено, что сроки начала цветения орхидей таких видов как *Orchis mascula* (L.) L. и *Dactylorhiza romana* (Sebast.) Soo., отдельные части субпопуляций которых располагаются в горах на высоте выше 750 н.у.м. и на южном берегу Крыма, совпадают по срокам, при существенной разнице суммы положительных температур на момент начала цветения (Иванов, Сволынский, 2014, 2023, 2024; Сволынский, 2016).

Значительную роль в ритме процесса цветения играют опылители и отличия механизмов привлечения опылителей, в особенности направленные на привлечение узкоспециализированных видов опылителей (Vöth, 1999; Кривошеев, 2009). Например, для видов орхидей, прибегающих к обманному типу опыления, важным является синхронизация сроков цветения со сроками лета потенциальных опылителей (Thomson, 1980; Ackerman, 1983; Parra-Tabla, Vargas, 2004, и др.).

Способы обманного привлечения опылителей для ряда видов орхидных, наиболее эффективны в первой половине периода их цветения, поскольку опылители после нескольких первых попыток получить вознаграждение в виде пыльцы или нектара начинают избегать цветки данного вида орхидей, отдавая предпочтение своим кормовым растениям (Heinrich, 1972). Таким образом, сроки цветения ранневесенних видов орхидей наиболее благоприятны для опыления, поскольку в это время наблюдается последовательное отрождение все новых и новых видов опылителей, контактирующих с цветками впервые.

Орхидеям, которые используют подражание нектарным видам растений, необходимо синхронизировать свое цветение с модельными видами растений. Сроки начала цветения таких видов не полностью совпадают со сроками цветения модельных растений, а сдвигаются на несколько дней. Это запаздывание обеспечивает закрепления опыта посещения модельных видов их опылителями.

Наибольшее значение сроки цветения имеют для орхидей, которые привлекают в качестве опылителей самцов пчел, имитируя их половых партнеров – самок данного вида. Для таких видов особенно важно совпадение сроков цветения с коротким периодом лета самцов пчел определенного вида до момента наступления массового лета самок.

Продолжительность цветения отдельного цветка у орхидей является видовой характеристикой и может меняться от одного дня до нескольких десятков дней (Sugiura et al., 2001; Delforge, 2006; Huda, Wilcock, 2012; Вахрамеева, 2014). Кроме того, на продолжительность цветения одного цветка влияет деятельность опылителей. При посещении цветка опылителем, сопровождающимся извлечением поллиниев и опылением, цветок почти сразу же начинает увядать, независимо от

того, сколько дней он цвел до этого (Zhang et al., 2014). Таким образом, интенсивность опыления орхидей непосредственно влияет на динамику их цветения. Доказано, что продолжительность цветения у орхидей разных видов, при высокой активности опылителей сокращается и может составлять всего две недели (Вахрамеева и др., 2014). При этом соцветия, имеющие неопыленные цветки, будут цвести дольше обычного, увеличивая общую продолжительность цветения (Блинова, 2008).

Многими учеными также доказано влияние влажности и температуры не только на продолжительность цветения, но и на время начала и окончания цветения, а также на развитие растительного организма в целом. Примером может служить комплексное исследование, посвященное изучению влияния глобального потепления на сроки цветения растений, в том числе орхидей, что связано с ускорением метаболических процессов и ускоренным накоплением сумм активных температур (Parmesan et al., 2003). Известно, что орхидеи реагируют на повышение температуры сдвигом сроков цветения на более ранние даты (Fitter, et al., 2002; Shefferson, et al., 2005). Установлено, что колебания температуры влияют на цветение древесных и некоторых травянистых растений в умеренном климате (Fitter and Fitter 2002; Menzel et al., 2006; Dose and Menzel, 2006), а повышение температуры зимой и весной может ускорять цветение орхидей (Barman, Devadas, 2013). Ученым удалось выявить закономерности между фенологическими изменениями и температурными параметрами. Большинство фаз развития растительного организма коррелируют с показателем среднемесячной температуры для месяца, в который наступила эта фаза и двух предшествующих месяцев. Также выявлена более сильная зависимость растений от температуры в регионах с теплым климатом, в сравнении с северными регионами (Menzel et al., 2006). Следует отметить, что слишком высокие температуры, выходящие за норму реакции для конкретного вида орхидей, могут негативно сказаться на растении, так как адаптируясь к температурному скачку оно будет тратить больше энергии на поддержании жизнедеятельности, снижая вероятность успешного цветения (Shefferson, et al., 2005). Если же температура будет умеренной, а

влажность высокой темп развития орхидеи может ускоряться (Zhang, Yang, 2004). В периоды низкой влажности орхидеи могут впадать в состояние покоя, таким образом сохраняя ресурсы и минимизируя стресс, связанный с дефицитом воды. Включение данного механизма может привести к задержке цветения, а в некоторых случаях и к пропуску цветения в текущем сезоне (Shefferson, et al., 2005).

Созревание плодов у орхидей для разных широт может варьировать от 3–4 до 8–12 недель, со средним значением – 6–7 недель. Рекордным показателем для орхидей умеренного климата является продолжительность в 20 недель. Такой показатель был зафиксирован в японских популяциях *Pogonia japonica* (Татаренко, 1996).

Первыми работой, посвященной фенологии цветения орхидей в Крыму, видимо, была статья Л. Л. Попковой (2001). В дальнейшем вопросам фенологии цветения орхидей в Крыму стало уделяться большее внимание (Иванов и др. 2004; Иванов и др., 2014; Иванов, Сволынский, 2023, 2016 и др.)

1.5 Пространственное распределение орхидей

Как отмечалось выше в жизнеобеспечении орхидных важный фактор – это своевременное и пространственно выверенное проявление приспособлений каждой особи к изменяющимся в пространстве и во времени условиям обитания.

Тем не менее, пространственное распределение орхидей очень редко является предметом специальных исследований при изучении антропоэкологии орхидных. Традиционно большее внимание уделяется распространению орхидей в пределах ареала или той или иной территории (Ишрбирдин и др., 2005; Жирнова, 1999; Жукова, 1986; Стецук, 2004; Aneva et al., 2020; Efimov, 2016, 2020, 2021; Fateryga et al., 2020a; Popovich et al., 2020), в том числе в Крыму (Шведчикова, 1990; Kreutz et al., 2018; Fateryga, Kreutz, 2014; Fateryga et al., 2022), в то время как изучение основных параметров распределения по территории обитания, численности особей и ее динамики в популяциях редких видов растений, к которым

относится большинство видов орхидей абсолютно необходимы для оценки «жизнеспособности» видов в меняющихся условиях среды (Ишмуратова и др., 2005).

При этом, совершенно необходимо отметить, что одним из характерных черт орхидей является пространственная неоднородность их популяций – изменение плотности на протяжении площади территории произрастания. В основе неоднородности плотности орхидей лежат факторы как абиотической, так биотической природы, в том числе внутривидовые процессы, обусловленные эколого-биологическими особенностями видов (Заугольнова, 1976, 1982, 1994; Pélissier et al, 2001). При этом и гетерогенность, и континуальность, и контагиозность среды (последнее в отношении симбиотических организмов) принимают самое непосредственное участие в варьировании характера распространения орхидей в пространстве (Василевич, 1969).

В наиболее сложном положении оказываются исследователи при попытке изучения пространственно-онтогенетической структуры популяций Орхидных, под которой понимается иерархическая система пространств распределения разных онтогенетических групп, специфика которых задается генеративными особями (Фардеева, 2018; Фардеева и др., 2020).

Нельзя не отметить и еще одно свойство Орхидных, усложняющих процесс изучения пространственной структуры популяций – существенные колебания численности отдельных ценопопуляций по годам, особенно генеративных особей, которые у отдельных видов иногда проявляются очень сильно (Wisniewski, 1976; Жирнова, 1999).

В одном из исследований показано, что относительная равномерность и дискретность распространения могут свидетельствовать о угнетенном или наоборот благополучном состоянии популяции орхидеи (Фардеева, 2018).

Характер пространственного размещения цветущих особей и его влияние на процесс опыления орхидей изучался в Крыму в ходе целого ряда специальных исследований (Иванов, Холодов, 2003; Иванов и др., 2009; Иванов и др., 2013; Сволынский и др., 2014; Кипкаева и др., 2016, 2018). В результате исследований

была показана связь между уровнем опыления и плотностью генеративных особей, неравномерно расположенных в пределах отдельных местообитаний. Было установлено, что растущие одиночно особи чаще посещаются опылителями, но повторность посещения ниже, чем у особей, цветущих в группе. В то же время последние посещаются опылителями реже (Сволынский и др., 2014; Кипкаева и др., 2016, 2018). Преимущество того или иного размещения генеративных особей определяется конкретными условиями цветения в конкретном местообитании вида и зависят от способа привлечения опылителей (Сволынский и др., 2014, 2024).

Такого рода сложные взаимоотношения между видами сродни с некоторыми мягкими проявлениями паразитизма, где особи могут выигрывать или проигрывать от одиночного или группового образа жизни. Орхидеи, не вознаграждающие опылителей, действительно, проявляют себя, как паразиты особого типа, паразитируя на функции опыления (Иванов, 2002).

1.6 Взаимодействие орхидей с опылителями

Изучение процесса опыления орхидей – научная область, пользующаяся большим интересом со стороны исследователей (Faegri, van der Pijl, 1979). Первым исследователем, проявившим интерес к ней, был Чарльз Дарвин. Им были описаны механизмы опыления большого числа европейских и тропических видов орхидей. Данным исследованиям он посвятил труд 1862 года «The various contrivances by which British and foreign orchids are fertilized by insects», в котором указал направления эволюции в системе опыления орхидных (Darwin, 1877).

Сам процесс опыления у орхидей обладает большим спектром вариаций, на которые влияет как разнообразие опылителей (так называемых агентов опыления), так и способы привлечения этих опылителей (аттракция) (Dodson, 1961). Для обеспечения большей эффективности процесса опыления орхидеи приобрели высокоспециализированную особенность пыльника, вся пыльца в нем агрегируется в компактную массу (поллинии). Так как такие массы обладают общим большим

объемом и весом, в сравнении со свободной пылью, она требует надежного механизма прикрепления поллиний к телу насекомого с целью успешного переноса на рыльце, орхидеи выработали разнообразные механизмы реализации такого прикрепления (Dressler, 1981).

Особым интересом при изучении опыления Орхидных пользуются способы аттракции у орхидных. Термин «аттракция» в данном контексте обозначает – привлекательность (привлекательность цветков для опылителей). О наличии и успешности действия аттрактанта у растения свидетельствует число посещений опылителями цветков данного вида. Посещение подразумевает под собой активные попытки опылителя по сбору пыльцы и нектара. Факт того, как долго опылитель пребывает в поиске аттрактанта также указывает на эффективность процесса опыления.

Аттрактанты принято разделять на первичные – удовлетворение потребностей посетителя цветка и вторичные – воздействующие на сенсорный аппарат (Faegri, van der Pijl, 1979; van der Pijl, 1972).

В отношении первичного и вторичного аттрактантов обязательным условием является наличие механизмов, обуславливающих их связь друг с другом. Первичные и вторичные аттрактанты могут быть как одинакового происхождения, так и различного. Как правило, в каждом цветке есть как минимум один аттрактант.

Для орхидных принято выделять несколько основных разновидностей обманной аттракции:

- Цветковая мимикрия;
- Сексуальное привлечение;
- Обман неопытных опылителей.

Однако, данное разделение на разновидности несет весьма абстрактный характер, так как у большинства орхидей нередко встречаются сразу несколько способов обмана (Jersáková, et al., 2006).

Цветковая мимикрия – это наиболее широко представленная форма привлечения опылителя среди безнектарных орхидных. Таким видам свойственна имитация по форме/окраске/текстуре цветками или их отдельными частями

поверхности цветков других видов растений, являющихся нектароносными, либо имитация других пищевых субстратов, которые используются опылителем (Dafni, 1984).

Что касается сексуального привлечения – оно представлено в большей степени имитацией формы\запаха полового партнера опылителя (Amoore, 1962). При изучении сексуального привлечения опылителя наиболее изученным и модельным объектом считается *Ophrys*, к примеру, Кёлленберг вместе со своими сотрудниками исследовали природу активных веществ данного вида (Kullenberg, 1973). Вероятно, одним из важнейших веществ оказывается γ -кадинин. Показания электроантеннограмм указывают, что реакции на данное вещество и на другие вещества, извлечённые из некоторых частей цветков *Ophrys*, чрезвычайно сильны. Полное совпадение данных веществ и истинных феромонов точно не установлено.

При обмане неопытных опылителей особи имеют яркий облик цветков/соцветий (такой облик называется поисковым), также на губе выделяются яркие, ложные указатели якобы имеющегося нектара и глубокий, хорошо развитый шпорец. Яркие ложные указатели нектара в свою очередь, чаще всего представлены в формате яркого, контрастного рисунка, в сочетании с окрашенными капиллярными выростами, также возможно наличие выростов без рисунка (Dafni, 1984).

Пыльца, которую опылитель «собрал» не предназначена для выкармливания потомства, более того, у большинства видов в шпорцах нектар и вовсе отсутствует. В этом случае, чтобы привлечь опылителя растение применяет способы обманной аттракции. Во многих источниках литературы можно встретить тезисы, что такой вид аттракции в любом биоценозе стоит считать паразитизмом (Dafni, 1984).

Для орхидных, в свою очередь, благоприятным оказывается тот факт, что даже единственное посещение цветка опылителем, приведшее к опылению, является достаточным для образования тысячи семян, которые распространяются с помощью ветра на обширные расстояния.

Нектарные и безнектарные орхидеи используют принципиально разные стратегии взаимодействия с опылителями. Нектарные виды, такие как *Anacamptis*

pyramidalis и *Gymnadenia conopsea*, привлекают опылителей с помощью ярких цветков и сладкого нектара, который служит пищевым вознаграждением (Jersáková et al., 2006). Эти виды часто опыляются бабочками, пчёлами и другими насекомыми, которые активно посещают цветки в поисках пищи. Например, *Platanthera bifolia*, произрастающая в предгорьях Крыма, привлекает ночных бабочек сильным ароматом и нектаром, что способствует эффективному перекрёстному опылению (Huber et al., 2005).

Безнектарные виды, такие как представители *Ophrys sphegodes*, *Ophrys apifera* используют стратегии мимикрии и обмана. Их цветки имитируют внешний вид и запах самок насекомых, что привлекает самцов, пытающихся спариться с цветком. В процессе псевдокопуляции пыльца переносится на тело насекомого и затем на другой цветок (Vereecken et al., 2013; Stoutamire, 1974). Однако такая стратегия имеет свои ограничения: репродуктивный успех безнектарных видов часто зависит от наличия специфических опылителей, что делает их уязвимыми к изменениям в структуре системе опылителей (Левина, 1981).

Кроме этого, в литературе встречается разделение орхидных на два типа по опылительному процессу:

1. Вознаграждающие;
2. Не вознаграждающие.

К первому типу относятся виды, у которых есть вознаграждение (в основном в виде нектар) для потенциального опылителя. Казалось бы, что таким особям проще, ведь им не надо настолько адаптироваться к среде, чтобы привлекать опылителя, как второму типу. Однако процесс вознаграждения – очень энергозатратный. Более того, хоть это с одной стороны и приводит к высокому уровню опыления (Tremblay et al., 2005), однако с другой – повышает уровень переноса пыльцы среди цветков одного соцветия (гейтоногамию), что снижает аутокроссинг (Johnson, Nilsson, 1999; Jersáková et al., 2006).

Второй тип представляют более многочисленно представленные виды, цветки которых не выделяют нектар – награду. На фоне первого типа такие орхидеи экономят свои ресурсы, избегая энергозатратного процесса, однако наличие

шпорца свидетельствует, что так было не всегда, следовательно данный тип произошел из первого. У таких видов есть еще несколько преимуществ:

- Увеличение расстояния переноса пыльцы;
- Более эффективные механизмы репродуктивной изоляции;
- Большая привязанность опылителей.

Взаимодействие орхидей с опылителями представляет собой сложный процесс, который включает использование визуальных, химических и тактильных сигналов. Нектарные и безнектарные виды используют принципиально разные стратегии привлечения опылителей, что отражается на их репродуктивном успехе и устойчивости к изменениям среды.

Исследования опылителей орхидей в Крыму было начато в начале 90-х годов с изучения участие пчел рода *Chelostoma* Latr. (Hymenoptera, Megachilidae) в опылении мимикрирующих видов орхидеи *Cephalanthera rubra* (Z.) Rich. и колокольчика *Campanula taurica* Juz. (Назаров, Иванов, 1990). Дальнейшие исследования опылителей орхидей в Крыму были продолжены усилиями целого ряда крымских ботаников и энтомологов и были посвящены опылителям *Ophrys oestrifera* (Алексеев и др., 1993), *Anacamptis pyramidalis* (Назаров, Ефетов, 1993); *Steveniella satyrioides* (Nazarov, 1995; Fateryga et al., 2013, 2014), *Orchis picta* (Волокитин и др., 1992; Иванов, Холодов, 1999, 2001), *Orchis purpurea* (Холодов и др., 2002), *Himantoglossum caprinum* (Иванов и др., 2011), видам *Cephalanthera* (Корженевский и др., 2011), *Orchis provincialis* (Иванов и др., 2014).). Далее последовали обзорные работы (Холодов и др., 1998; Иванов и др. 2009; Kreutz et al., 2012) и работы, посвященные опылителям орхидей отдельных урочищ или других природных объектов (Иванов и др., 2008, 2022; Попкова, 2024 и др.)

1.7 Методы изучения антэкологии орхидей: современные подходы и методики

Изучение антэкологии орхидей (Orchidaceae) требует применения современных методов и подходов, которые позволяют исследовать их

взаимодействие с окружающей средой и опылителями. Антэкология как наука о взаимоотношениях растений с опылителями включает в себя изучение репродуктивных стратегий, механизмов привлечения опылителей и адаптаций к условиям среды.

Изучение репродуктивной биологии орхидей включает анализ их цветения, опыления и формирования семян. Одним из ключевых методов является наблюдение за фенологическими фазами развития орхидей. В России и Крыму такие исследования проводятся с использованием долгосрочных мониторинговых программ. Полевые методы остаются основой для изучения антэкологии орхидей, поскольку они позволяют изучать взаимодействия растений и опылителей в естественных условиях. Эти методы включают следующие.

Методы прямого наблюдения за поведением опылителей (Ушатинская, 1973). При этом в последнее время стали широко применяться видеозаписи и фотоловушки, которые позволяют фиксировать взаимодействия между орхидеями и опылителями без вмешательства исследователя (Johnson et al., 2017, 2003, 2000).

Механизмы привлечения опылителей у орхидей включают визуальные, химические и тактильные сигналы (Harrison et al., 1976). Для изучения визуальных сигналов используются спектрофотометрические методы, которые позволяют анализировать цветовые характеристики цветков. Например, в работе Н. Дж. Верискена с соавторами (Vereecken et al., 2013) показано, как цветки *Ophrys* имитируют окраску самок насекомых.

Химические сигналы изучаются с помощью газовой хроматографии и масс-спектрометрии (GC-MS). Эти методы позволяют идентифицировать летучие органические соединения, выделяемые цветками орхидей. В мировой практике GC-MS широко используется для анализа феромонной мимикрии у безнектарных орхидей (Schiestl et al., 2014) и др. В Республике Крым такие исследования не проводились, хотя объекты таких исследований имеются – цветки орхидей рода *Ophrys*.

Тактильные сигналы изучаются с помощью морфологического анализа цветков и экспериментов с искусственными моделями (Ніерко, 1966). В частности,

с помощью таких методов показано как определенные структуры цветков *Platanthera bifolia* направляют насекомых-опылителей к поллиниям (Huber et al., 2005).

Адаптации орхидей к условиям среды изучаются с использованием экологических и генетических методов (Маракаев, 2014). Экологические методы включают анализ почвенных условий, климатических факторов и биотических взаимоотношений. В России такие исследования проводились и проводятся в рамках мониторинга редких видов орхидей, занесённых в Красные книги, в том числе с целью комплексного изучения редких, исчезающих видов орхидных (Маракаев, 2015).

Генетические методы, такие как анализ ДНК и микросателлитных маркеров, позволяют изучать генетическое разнообразие популяций орхидей и их адаптационный потенциал. В мировой практике такие методы широко используются для изучения эволюции орхидей и их взаимодействия с опылителями (Jersáková et al., 2006).

Компьютерное моделирование используется для анализа взаимодействий между орхидеями и опылителями. Например, в работе С. Д. Джонсона с соавторами (Johnson et al., 2017) показано, как моделирование поведения опылителей помогает понять механизмы привлечения насекомых у нектарных и безнектарных орхидей.

Методы изучения антэкологии орхидей включают широкий спектр подходов, от традиционных наблюдений до современных молекулярных и компьютерных технологий. В России и Крыму такие исследования проводятся в рамках мониторинга редких видов и изучения их адаптаций к условиям среды (Татаренко, 1996; Вахрамеева и др., 2014; Вахрамеева и др., 2004; Ена, 2012; Хомутовский, 2014; Набиюлаев и др., 2024). В мировой практике акцент делается на изучении механизмов привлечения опылителей и эволюции репродуктивных стратегий. Современные методы позволяют глубже понять сложные взаимодействия орхидей с окружающей средой и опылителями, что имеет важное значение для их сохранения (Schiestl, Schlüter, 2009; 2014; Schiestl et al., 1999).

1.8 Охранный статус и мероприятия по сохранению орхидных в Крыму

После введения новых категорий и критериев IUCN Red List большая часть редких и исчезающих российских видов не включена в международный список МСОП из-за отсутствия данных о числе местонахождений, численности, состоянии и площади их популяций (Варлыгина, 2011). Это обстоятельство говорит об абсолютно недопустимом состоянии исследований по экологии орхидей в нашей стране.

В то же время, важнейшей задачей современной экологии является сохранение биоразнообразия и пути по его восстановлению, поддержанию естественных сред обитания. В отношении семейства Орхидные данная задача поставлена давно и связано это в первую очередь с особенностями жизненного цикла и крайней чувствительности семейства к изменениям в окружающей среде. Многие из представителей орхидных находятся под угрозой исчезновения и требуют охраны на разных уровнях, в связи с чем все представители семейства включены в Приложение №2 Конвенции о международной торговле CITES (1973). Именно поэтому появилось выражение, что орхидеи – это символ дела сохранения растительного мира (Dixon, Phillips, 2007).

Орхидные находятся под угрозой исчезновения во многих регионах мира из-за разрушения их естественных местообитаний, изменения климата и антропогенного воздействия (Ефимов, 2010, 2011, 2018, 2022). Многие виды орхидей включены в международные Красные списки, такие как Красный список Международного союза охраны природы (IUCN). Например, *Cypripedium calceolus* (венерин башмачок) имеет статус «уязвимый» (Vulnerable) в глобальном масштабе (IUCN, 2023).

В Европе охрана орхидей осуществляется в рамках Бернской конвенции и Директивы ЕС о местообитаниях (Habitats Directive), которые предусматривают создание особо охраняемых природных территорий (ООПТ) и мониторинг популяций редких видов (European Commission, 2020). Например, в

Великобритании и Германии успешно реализуются программы по восстановлению популяций орхидей, таких как *Ophrys apifera* и *Orchis militaris*.

В России орхидные охраняются на федеральном и региональном уровнях. В Красную книгу Российской Федерации включены 63 видов орхидей, представленные в том числе эндемичными видами (Красная книга..., 2024). Охрана орхидей в России осуществляется через создание заповедников, заказников и национальных парков, где запрещена хозяйственная деятельность, угрожающая их местообитаниям. Однако, как отражает в своем труде Вахрамеева: «В отсутствии закона об охране растительного мира для того, чтобы осуществлялась охрана видов, занесенных в Красную книгу, необходима реализация конкретных мероприятий, способствующих этому. Это разработка нормативных правовых актов, устанавливающих ответственность за действия, приводящие к гибели видов, занесенных в Красную книгу, к сокращению их численности или нарушению среды обитания, в том числе разработка и утверждение такс для исчисления нанесенного ущерба. В настоящее время произошла лишь небольшая корректировка старых такс. В России существует развитая сеть особо охраняемых природных территорий (ООПТ), действующая как на государственном, так и на региональном уровнях. Она включает самые различные формы ООПТ: заповедники, национальные и природные парки, памятники природы, заказники и др. На многих из них произрастают редкие и исчезающие виды растений, встречаются редкие растительные сообщества или природные комплексы. Как показывает опыт, лучше всего на государственном уровне обеспечивается охрана видов в заповедниках, однако орхидные представлены на их территории недостаточно.» (Вахрамеева, 2014).

Важную роль в сохранении орхидей играют ботанические сады, где проводятся работы по интродукции и реинтродукции редких видов. Например, в Главном ботаническом саду РАН (Москва) успешно выращиваются и изучаются многие виды орхидей (Демидов, Потапова, 2005; Gorbunov, Kuzevanov, 2023).

В Республике Крым можно встретить многие виды, подвиды орхидей, не встречающиеся или встречающиеся редко на других территориях (Фатерыга, 2018).

На данный момент в Крыму произрастает 45 видов орхидей, и все они внесены в Красную книгу Республики Крым (Красная книга..., 2016). Из этих 45 видов 26 включены в Красную книгу Российской Федерации (Красная книга..., 2024). Многие виды данного семейства, произрастающие в Крыму, включены в международные списки.

Основные угрозы для орхидей в Крыму включают разрушение местообитаний из-за застройки, выпаса скота, сбора растений и рекреационной нагрузки. Для их охраны в Крыму принят ряд мер:

- Включение в Красную книгу Республики Крым. Все виды крымских орхидей включены в Красную книгу Республики Крым (2016). Это обеспечивает их правовую защиту и запрещает сбор и уничтожение.
- Создание особо охраняемых природных территорий (ООПТ). В Крыму созданы заповедники, заказники и памятники природы, где охраняются местообитания орхидей. Например, в Ялтинском горнолесном заповеднике и Карадагском природном заповеднике проводятся мониторинговые исследования флоры, включающей в себя представителей семейства Орхидные.
- Мониторинг и научные исследования. Учёные Крыма проводят исследования по мониторингу популяций орхидей (Попкова Л. Л. 2001а, 2001 б; Попкова, Теплицкая 2001; Корженевский и др., 2004; Попкова, 2013; Вахрушева и др., 2002; Голубева, Голубев, 1975; Ена, 2012; Протопопова и др., 2017). Это позволяет оценивать их состояние и разрабатывать меры по сохранению, а также формировать печатные издания с описанием видов орхидей Республики Крым.
- Экологическое просвещение. В Крыму активно проводятся образовательные программы и экскурсии, направленные на повышение осведомлённости населения о важности сохранения орхидей. Например, в Никитском ботаническом саду организуются выставки и лекции, посвящённые редким видам растений. А в рамках курса «Экология и рациональное природопользование» обучающиеся

знакомятся с краснокнижными видами орхидей Крыма, а также разрабатывают проекты инициатив по сохранению данных видов.

И несмотря на то, что особенности развития и среду обитания орхидей Крыма, на фоне имеющегося обилия особей и показателя уменьшения числа особей, изучают сравнительно долго, однако процессы экологии опыления рассматриваются относительно недавно. Отсюда вытекает важность и актуальность изучения аспектов экологии опыления орхидных в Республике Крым.

Охрана орхидных в Крыму, как и в России, требует комплексного подхода, включающего правовые, научные и образовательные меры. В Крыму существуют программы по мониторингу и сохранению редких видов растений, в том числе и орхидей, но для их долгосрочной защиты необходимо усиление мер по охране местообитаний, что требует углубления и расширения исследований, и повышения экологической культуры населения.

РАЗДЕЛ 2

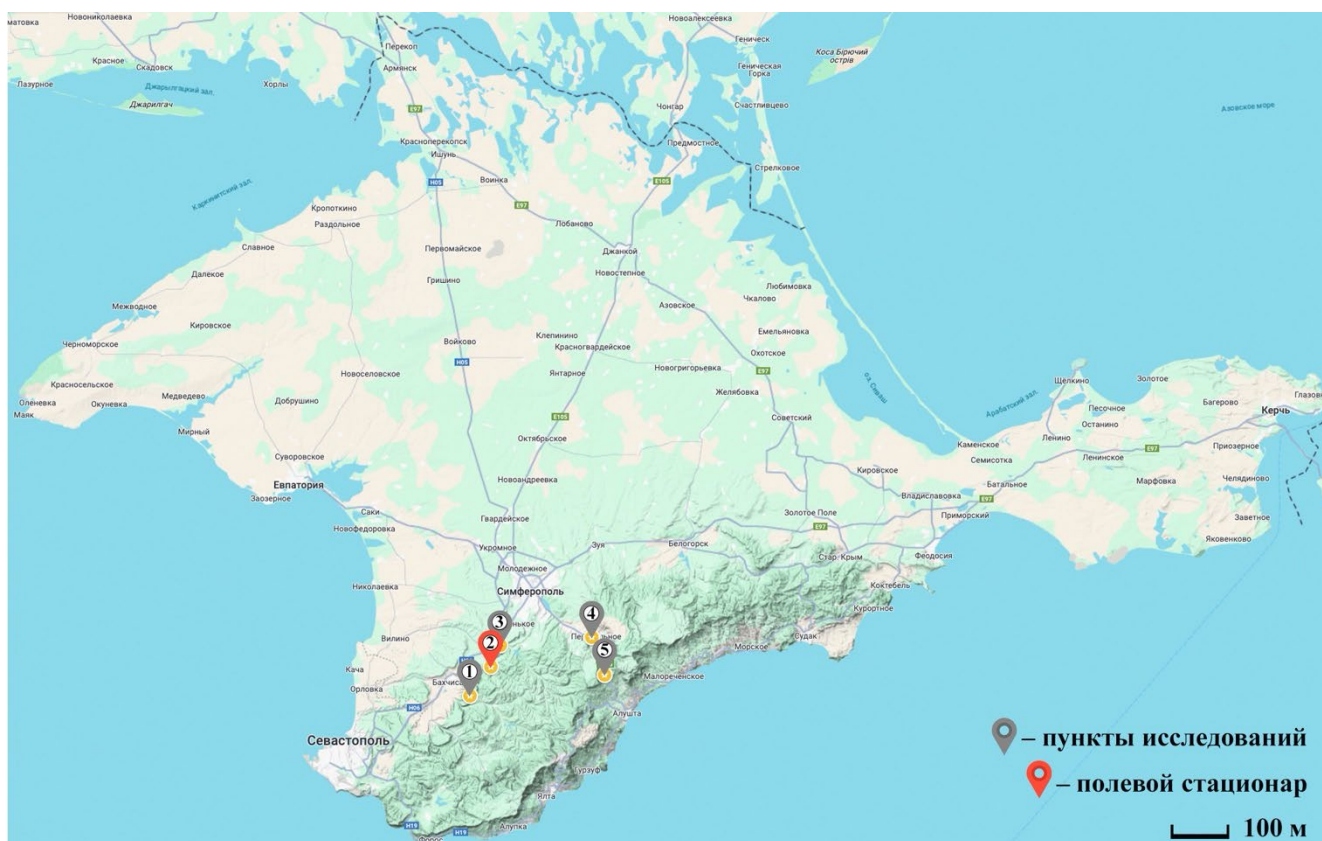
ОБЪЕКТЫ, МЕТОДЫ И ХАРАКТЕРИСТИКА ИССЛЕДУЕМЫХ УЧАСТКОВ

Объектами исследований послужили ценопопуляции и генеративные особи 15 видов: *Anacamptis morio* subsp. *caucasica* (K. Koch.) H. Kretzschmar, Eccarius & H. Dietr.¹, *Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich.¹, *Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce¹, *Cephalanthera rubra* (L.) Rich.¹, *Epipactis helleborine* subsp. *tremolsii* (Pau) E.Klein², *Himantoglossum caprinum* (M. Bieb.) Spreng.¹, *Limodorum abortivum* (L.) Sw.², *Neotinea tridentata* (Scop.) R.M.Bateman, Pridgeon & M.W.Chase¹, *Neottia nidus-avis* (L.) Rich.¹, *Ophrys sphegodes* subsp. *taurica* (Aggeenko) Soó ex Niketic & Djordjevic¹, *Orchis purpurea* Huds.¹, *Orchis simia* Lam.¹, *Platanthera chlorantha* (Custer) Rchb.², *Steveniella satyrioides* (Spreng.) Schltr.)¹, *Ophrys apifera* Huds¹, а также насекомые – опылители данных видов. Все объекты исследования внесены в Красную книгу Республики Крым (2016), 9 видов, отмечены звездочкой, внесены в Красную книгу Российской Федерации (2024). Исследуемые виды представлены тринадцатью видами безнектарных (¹) и двумя видами нектарных (²) орхидей. Один вид (*O. simia*) был отмечен только в один из сезонов исследований в единичном экземпляре, в связи с чем он охарактеризован как вид, входящий в список видов орхидей, произрастающих в урочище Мендер-Крутай, но сведений, характеризующих этот вид с антропоэкологической точки зрения, не представлено.

Исследования проводили в весенне-летние периоды 2019, 2021–2023 гг., в Предгорной зоне Крыма в урочищах Аян (N 44°50'02.XX", E 34°17'40.XX", окрестности с. Перевальное), Бакла (44°81'37.96"N, 34°00'96.17"E, окрестности с. Скалистое), Качинский каньон (N 44°41'48.XX", E 33°54'41.XX", окрестности с. Машино) и Чатыр-Даг (N 44°44'59.XX", E 34°20'14.XX", окрестности с. Лаванда), в формате нескольких выездов. Регулярные исследования в формате полевого стационара проводились в урочище Мендер-Крутай (N 44°45'59.XX", E 33°58'46.XX", окрестности с. Прохладное) в 2021–2013 годах в ходе еженедельных

выездов в течение каждого весенне-летнего периода в указанные сезоны (Рисунок 2.1).

Точки месторасположений исследуемых объектов определялись с помощью наложения GPS-точек на онлайн-карту, с максимальной погрешностью не более 2 м. В пределах отдельного урочища Мендер-Крутай отдельной локацией для того или иного вида орхидей считалась группа особей, расположенная на расстоянии более 50 м от ближайшей. В пределах отдельных локаций характер распределения цветущих особей орхидей оценивался с применением метода «ближайшего соседа» (Харитонов, 2005) (Рисунок 2.2).



1 – Качинский каньон; 2 – Мендер-Крутай; 3 – Бакла; 4 – Аян; 5 – нижнее плато Чатыр-Дага

Рисунок 2.1 – Месторасположение пунктов исследования и полевого стационара

Участок урочища Аян, более открытый солнцу, располагался на высоте 404 м над уровнем моря, недалеко от Аянского водохранилища. На данной территории преобладала травянистая растительность с участием единичных особей древесных растений и кустарниковых форм. На участке отчетливо выражены

признаки антропогенного воздействия в виде выпаса скота, недалеко от изучаемой территории находится поселение, где активно ведется сельскохозяйственная деятельность.

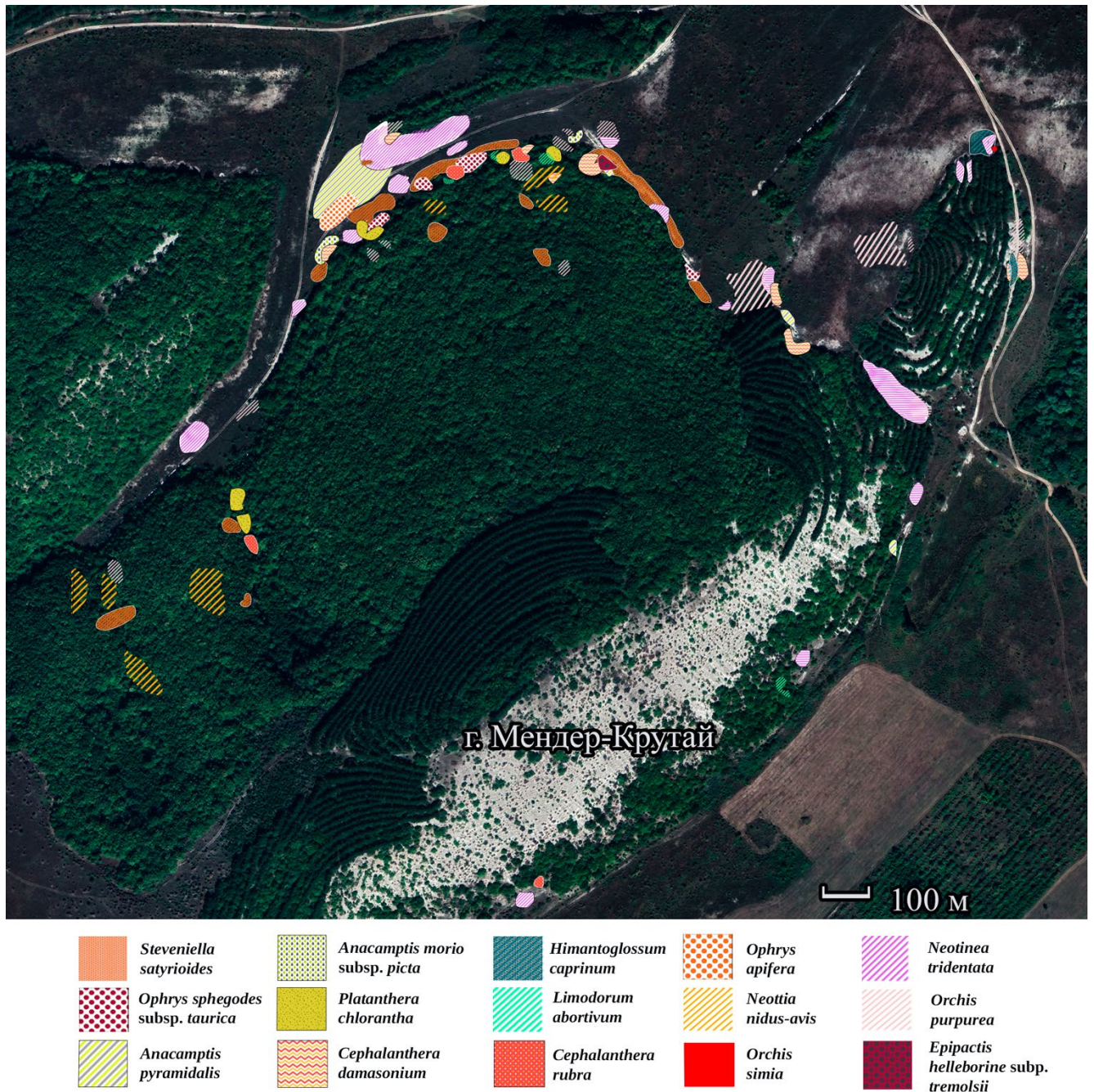


Рисунок 2.2 – Карта урочища Менđer-Крутай с указанием отдельных локаций произрастания ценопопуляций 15 видов орхидей

Участок, расположен на территории г. Бакла, в лесной зоне, а также за пределами полога леса (плато), на высоте до 472 м над уровнем моря. В первой зоне

представлена древесная растительность. Яркое выражено антропогенное воздействие, так как гора Бакла является местом туристических стоянок, и популяция располагается близ туристической тропы.

Качинский каньон – долина реки Кача восточнее г. Бахчисарай, в юго-западной части Крыма, в пределах Внутренней гряды Крымских гор. Каньон представляет собой глубокую речную долину с крутыми скалистыми склонами, высота которых местами достигает 100–140 метров, максимальная высота исследуемой зоны не превышает 400 м над уровнем моря. Рельеф каньона сформирован в результате длительной эрозии, вызванной действием реки Кача, а также выветриванием известняковых пород, которые преобладают в этом районе.

Участок, расположенный в пределах предгорья Главной гряды Крымских гор (в районе нижнего плато Чатыр-Дага), расположен на склоне с южной экспозицией, близ села Лаванда. Максимальная высота участка не превышала 500 м. Для исследуемого участка характерно преобладание лесокустарниковых сообществ.

Урочище Мендер-Крутай представляет собой изолированный массив, состоящий из известняковой породы, относящийся к северному макросклону крымских гор. Данный локалитет находится на границе с зоной предгорной лесостепи (Подгородецкий, 1988). Для предгорий Республики Крым характерно большое число часов солнечного дня и наличие постоянных водотоков (Патийчук, 2011). Мендер-Крутай представляет собой куэсту — асимметричный горный хребет с пологим северным склоном и крутым южным. Это типичная форма рельефа для Крымских гор, сформированная в результате эрозии и выветривания. Максимальная высота исследуемого участка не превышала 400 м. над уровнем моря. Рельеф холмистый, с перепадами высот. Почвообразующие породы — продукты выветривания известняков и глинистых сланцев. Растительность представлена лесостепными и кустарниковыми сообществами, в травяном ярусе преобладают засухоустойчивые виды. Преобладающая часть исследуемых ценопопуляций произрастают на юго-восточной экспозиции, где крутизна склона не превышает 20°. Исследуемый участок представляет собой уникальный экотон с

преобладанием дубово-грабовых сообществ и ксерофитного разнотравья. Антропогенная нагрузка (выпас, сельское хозяйство) требует мониторинга и охраны редких видов.

Согласно данным ФГБУ «Крымское управление по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды» – «в Крыму выделяют три основных климатических района: 1 степной, 2 горный, 3 южнобережный. Климат степного, равнинного Крыма континентальный, умеренно теплый. Предгорье и горы –это район лесостепи. Здесь континентальность резко снижается, особенно с высотой». Для исследуемого локалитета не свойственно проявление резко континентального климата.

Почвенный состав определяется зональностью природной зоны, на это влияет климатический фактор, особенности рельефа и водный режим (Драган, 2004). И. О. Патийчук (2011) приводит следующие зональные характеристики почв: «С севера полуострова к Крымским горам происходит смена темно-каштановых почв черноземами южными и предгорными. В низменных участках Присивашья развиты малопродуктивные солонцеватые почвы, у Сиваша и Каркинитского залива – солонцы, солончаки и лугово-болотные почвы. Для ЮБК характерны горные коричневые почвы. Большая часть плато покрыта горно-луговыми черноземами, которые образовались на известняках».

Исследование включало: определение фенологических показателей орхидей, выявление и анализ морфометрических показателей цветка, соцветия и насекомого-опылителя, пространственное распределение орхидей, состояние цветка орхидеи после посещения опылителя и видовое разнообразие близцветущих растительных организмов.

Исследование фенологии проводилось в ходе наблюдений за цветением каждого из исследуемых видов в урочище Мендер-Крутай в период с апреля по июль в сезоны 2021–2023 годов. Выезды на территорию полевого стационара осуществлялись каждые 7 дней, при этом осуществлялся подсчет бутонов, распустившихся и отцветших цветков на дату наблюдения (Рисунок 2.3). При сборе данных фиксировалось состояние 50 случайно отобранных особей, а в случае, если

популяция состояла из меньшего числа особей, к учету принимались показатели по генеральной совокупности. Полученные данные по соотношению числа бутонов, цветущих и увядших цветков, зафиксированные на протяжении всего периода цветения каждого из видов орхидей с периодичностью 7 дней, использовались для построения динамик цветения изучаемых видов (Иванов и др., 2004).



а – все цветки в бутонах; *б* – часть цветков в бутонах, часть цветков распустились; *в* – все цветки распустились

Рисунок 2.3 – Соцветия *Anacamptis morio* subsp. *caucasica* в различные периоды цветения

Фенологические наблюдения сопоставлялись с данными по сумме активных температур за период, приходящихся на даты начала и окончания цветения. Сумма активных температур рассчитывалась как сумма среднесуточных температур в те дни, когда она превышала +5 °С. Данная температура является биологическим минимумом, обязательным для формирования и развития ранневесенней растительности (Лосев, 1994).

К учету принимались данные, полученные в течении суток, взятые по ближайшей метеостанции к месту локализации популяции – Почтовое (СИ 33945), хранящиеся на сайтах <https://rp5.ru> и <http://www.pogodaiklimat.ru>.

Для отдельных видов в стадии увядания цветков выделялось несколько последовательных состояний, отличающихся окраской (Рисунок 2.4). Оценка цвета окраски цветков растений при формировании перечня видов, произрастающих на одной территории с исследуемым видом орхидеи, оценивали по Таблице HTML-цветов (<https://vmirekraski.ru/prochee/tsveta-html>) (Курамова и др., 2022). Все фото использованные для оценки окраски цветков были сделаны на одном устройстве в одно время суток.

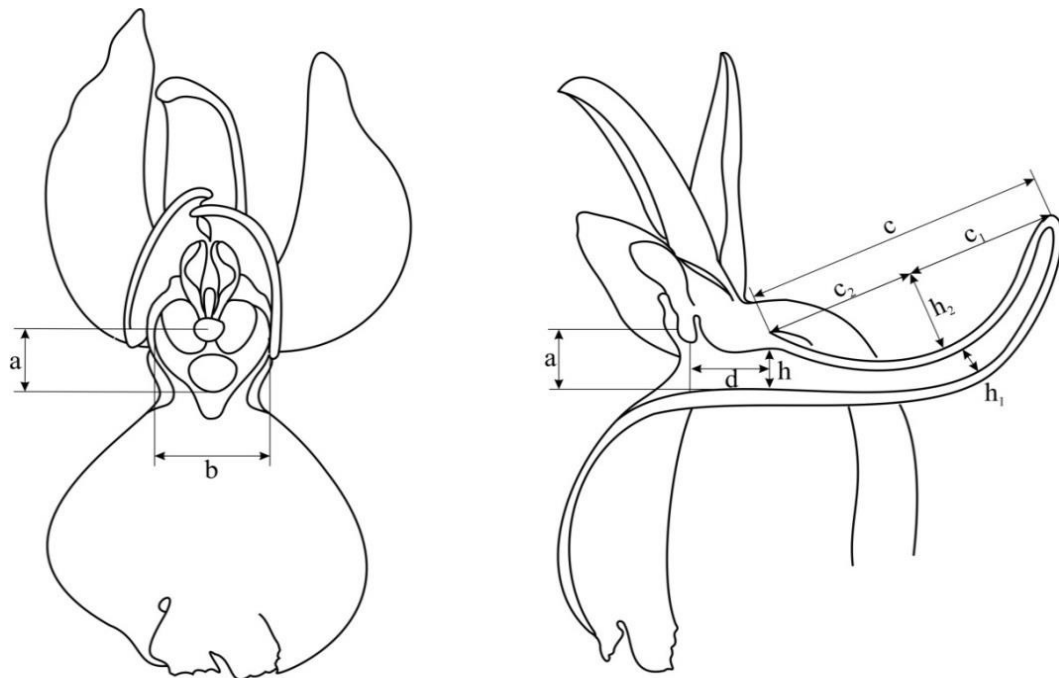


Видны бутоны, цветущий цветок и отцветающие цветки. Различные состояния цветков: *а* – стадия цветения; *б* – стадия отцветания.

Рисунок 2.4 – Соцветие *Ophrys sphegodes* subsp. *taurica* в середине периода цветения

Замер морфометрических показателей исследуемых соцветий проводился в полевых условиях, при этом сами растения из природы не изымались. Замер высоты и окружности осуществлялся по крайним точкам соцветия у особей с полностью распусившимися цветками (Иванов и др., 2023).

В свою очередь, морфометрию цветков проводили в лабораторных условиях с помощью мерной линейки на бинокляре МБС-9. Измерение проводилось по 6 показателям: расстояние от центра прилипалец до губы (высота зева венчика); ширина зева венчика, расстояние от прилипалец до входа в шпорец; высота входа в шпорец; расстояние от основания шпорца до его кончика (длина хорды) (Рисунок 2.5).



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; c – расстояние от основания шпорца до его кончика (длина хорды).

Рисунок 2.5 – Цветок с указанием параметров, имеющих значение для опылителя
(по Сволынский и др., 2023)

Выявление видового состава насекомых – опылителей орхидей проводилось по общепринятым методикам, модифицированным с учетом специфики объектов изучения.

Основным методом был метод отлова насекомых, замеченных на цветках орхидей. Во избежание коллектирования охраняемых видов, отловленные насекомые помещались в специальную камеру для предварительной идентификации. Эта камера представляла собой часть запатентованного нами устройства для приёма, кратковременной фиксации и идентификации насекомых редких и исчезающих видов (Патент на изобретение..., 2023). Помещение насекомого в камеру дает возможность его идентификации и возвращения невредимым в среду обитания.

Отловленные особи, усыплялись диэтиловым эфиром, накалывались на энтомологические булавки, снабжались этикеткой и помещались в коллекцию. Этикетка содержала данные о месте и дате отлова, а в лабораторных условиях она дополнялась данными о видовой принадлежности, после процедуры определения.

Определение видовой принадлежности пчел и других насекомых проводилось по Определителю насекомых Европейской части СССР, изданному в нескольких томах, посвященных отдельным отрядам и таксономическим группам насекомых (Определитель насекомых..., 1978 и др.). При определении видовой принадлежности особей использовались морфологические методы идентификации насекомых. Для актуализации видовых названий использовался Глобальный информационный фонд по биоразнообразию (<https://www.gbif.org>).

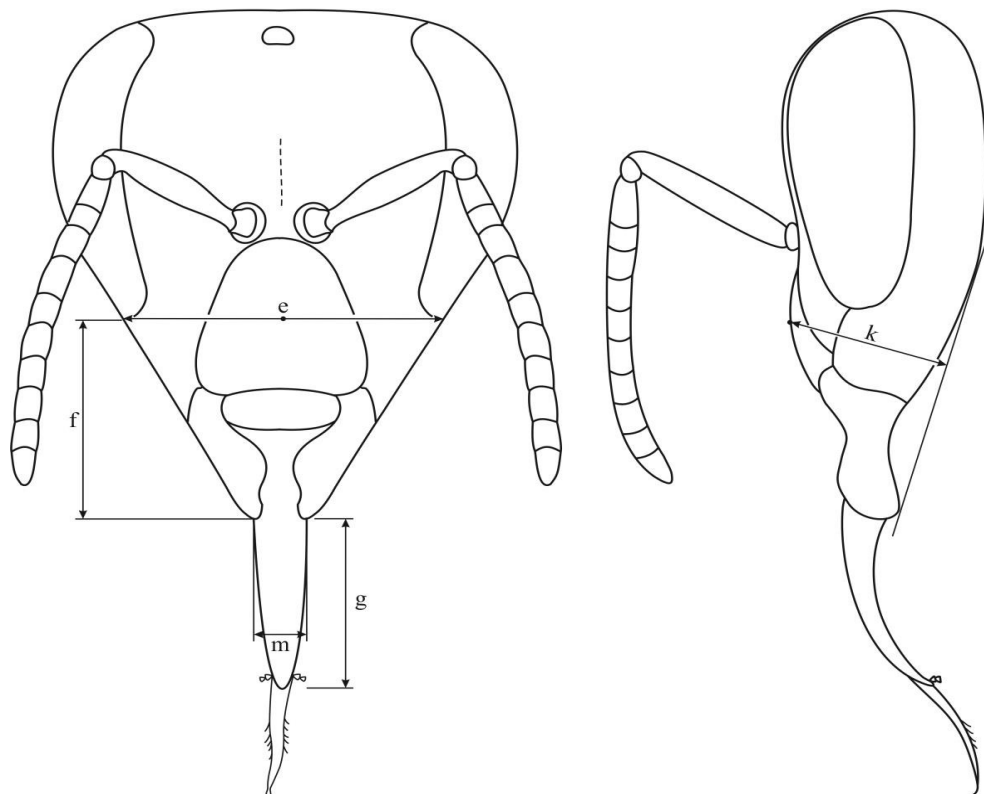
Для оценки общей численности насекомых-опылителей проводились учеты относительной численности пчел методом кошения стандартным энтомологическим сачком с установленным числом взмахов (Песенко, 1982). Кошение проводилось на участках цветения меллитофильных растений, прилегающих к локациям цветущих видов орхидей (Дунаев, 1997).

У пчел, отловленных таким способом, после их идентификации проводилась оценка морфологических параметров частей головы, участвующих в процессе опыления, соприкасаясь с цветком в момент посещения. Оценивались: ширина головы пчелы на уровне центра наличника; расстояние от центра наличника пчелы до конца жвал; длина галеа; высота головы пчелы на уровне центра наличника;

ширина галеа (Рисунок 2.6). По каждому параметру рассчитывались средние величины, диапазон изменчивости и стандартное отклонение.

Выявленные значения параметров пчел сопоставлялись со значениями соответствующих параметров цветков орхидей с целью определения степени соответствия опылителя и цветка

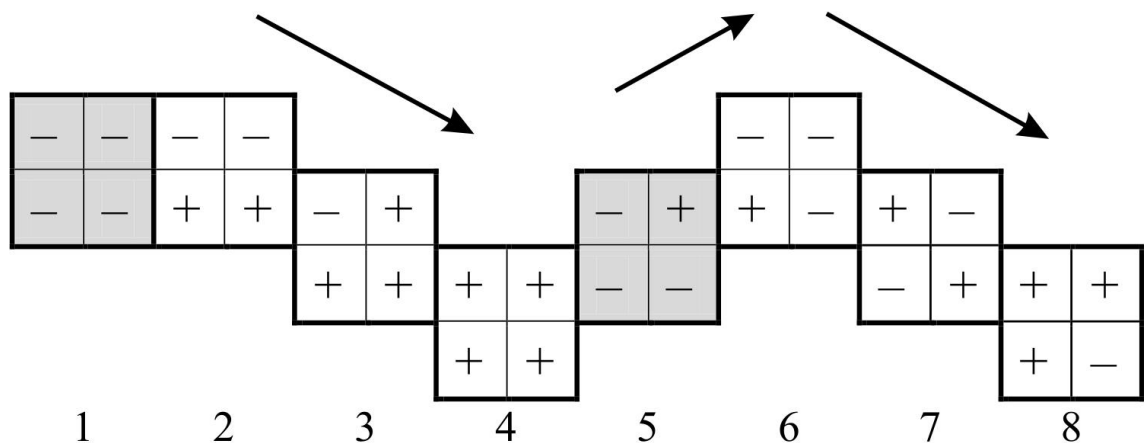
Наличие поллиналиев на теле опылителя принималось как прямое указание на то, что данное насекомое является опылителем орхидеи того вида, чьи поллинарии прикреплены к его голове. Соответствие сопряженных параметров головы и цветка служило основанием для зачисления данного вида насекомого в список потенциальных опылителей данного вида орхидей.



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.

Рисунок 2.6 – Голова пчелы, с указанием параметров, имеющих значение для процесса опыления (по Сволынский и др., 2023)

Характер взаимоотношений опылителей и орхидеи каждого вида выявляли, используя данные осмотра соцветий на момент появления первых отцветших цветков (Иванов, Холодов, 2003). При этом проводили подсчет цветков, которые не были посещены опылителем и цветков, которые посетили опылители. Среди цветков, посещенных опылителем, отдельно подсчитывались цветки, находящиеся в одном из 8 состояний (Рисунок 2.7). Отнесение цветка к тому или иному состоянию определялось по наличию или отсутствию поллинаруев в пыльцевых мешках, а также наличие или отсутствие на рыльце пестика массул. При сборе данных фиксировалось состояние 30 случайно отобранных особей, а в случае, если популяция состояла из меньшего числа особей, к учету принимались показатели по генеральной совокупности. Просмотр осуществлялся без изъятия растений из природы, в полевых условиях с помощью лупы.



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

Рисунок 2.7 – Условные обозначения восьми возможных состояний цветка орхидеи после посещения его опылителем (по Сволынский и др., 2023)

На основании полученных таким путем данных выявлялись три основных антропоэкологических показателя, характеризующих характер взаимоотношений орхидеи и опылителей и эффективность их опылительной деятельности. Относительная численность опылителей оценивалась по показателю «доля цветков первого свидания», который рассчитывался как сумма долей цветков 1-го и 5-го состояний. Привлекательность цветков орхидеи для опылителей оценивалась по показателю «повторность посещения цветков», который рассчитывался делением суммы долей всех посещенных цветков на долю цветков первого свидания. Другими словами, этот показатель отвечал на вопрос – сколько цветков в среднем посетил каждый опылитель этой орхидеи. Третий показатель – доля опыленных цветков – рассчитывался как суммарная доля цветков 1–4 и 5–8 состояний.

Для выявления биоценотических взаимосвязей орхидей, привлекающих опылителей обманом за счет сходства с нектарными видами растений, проводилось выявление видового состава растений, цветущих одновременно с тем или иным видом орхидей на участках, прилегающих к их произрастанию. Видовой состав растений определялся с помощью «Определителя высших растений Крыма» Н. И. Рубцова (1972). При уточнении видовых названий растений использовалась база данных «Флора мира онлайн» (<https://www.worldfloraonline.org>). Дополнительный анализ изучаемых видов проводился с помощью Цифрового гербария (<https://cifra-herbarium.ru>).

Для оценки показателя асимметрии и эксцесса гистограмм нормального распределения использовалась методика Линдберга, описанная в «Практикуме по общей теории статистики» М. Р. Ефимовой, О. Н. Ганченко, Е. В. Петровой (2014). Согласно данной методики, для расчетов использовались показатели центрального момента 3-го и 4-го порядка. Для оценки степени существенности асимметрии и эксцесса определялась средняя квадратичная ошибка. Приведенные в работе значения асимметрии и эксцесса представлены конечным значением, необходимым для интерпретации результата. Согласно указанной методике, значение конечного числа асимметрии свыше 3 характеризует распределение, как совокупность с существенной асимметрией. Значение конечного числа асимметрии

менее 3 – говорит о несущественной асимметрии. При этом интерпретация знака «+» или «-» в данном случае отражает классическое понимание правосторонней, либо левосторонней асимметрии. Наличие знака при определении эксцесса, согласно использованной методики, учитывается при интерпретации существенности. Предельным значением отрицательного эксцесса является значение -2 . Величина положительного эксцесса является бесконечной, а при нормальном распределении она равна 0.

Все количественные показатели рассчитывали и обрабатывали в программе Microsoft Office Excel 2021. Оценка крутизны склона и экспозиции определялась с помощью данных топографической карты Крыма и данных цифровой модели рельефа (<https://caltopo.com>).

Все показатели корреляционной связи были произведены согласно методики Н. И. Черновой (2007).

РАЗДЕЛ 3

ОСОБЕННОСТИ АНТЭКОЛОГИИ 14 ВИДОВ ОРХИДЕЙ ПРЕДГОРНОГО КРЫМА

3.1 Особенности антэкологии *Anacamptis morio* subsp. *caucasica*

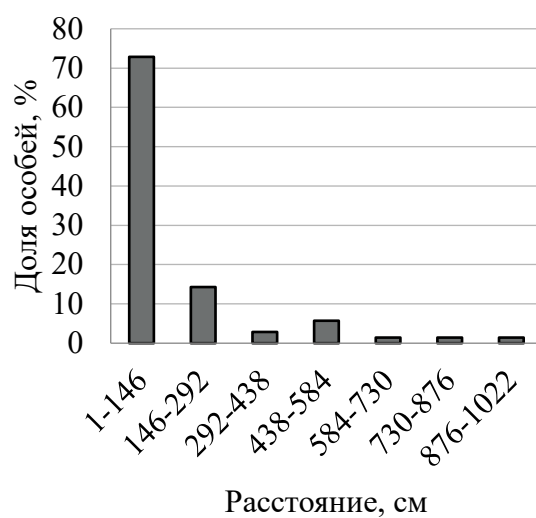
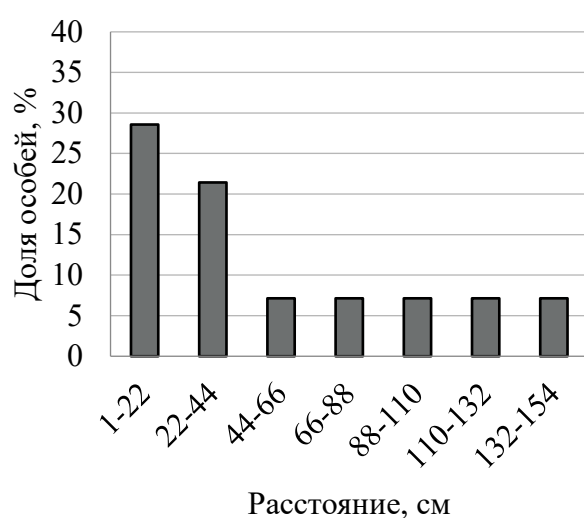
Изучение особенностей антэкологии анакамптиса кавказского (*Anacamptis morio* subsp. *caucasica*) проводилось на территории полевого стационара в урочище Мендер-Крутай в весенне-летние периоды 2020–2023 годов, а также в некоторых других пунктах предгорной зоны Крыма в эти и в предшествующие годы.

Пространственное распределение. *A. morio* subsp. *caucasica* широко распространен в предгорной зоне Крыма, в пределах которой встречается локально. В отдельных местообитаниях вид также представлен в виде одной, реже нескольких групп, некоторые из которых могут в отдельные годы не иметь генеративных особей. Так, на территории урочища Мендер-Крутай в 2022 году цветущие особи *A. morio* subsp. *caucasica* были отмечены в одной локации, а в 2023 году – в двух. В 2021 году цветения *A. morio caucasica* не наблюдалось. Общая численность особей в 2021 году составила 11 экземпляров, в 2022 – 7, а в 2023 году – 14 экземпляров.

A. morio subsp. *caucasica* можно охарактеризовать как вид с относительно разреженным расположением особей в пределах локации. На Рисунке 3.1. представлена гистограмма распределения цветущих особей *A. morio* subsp. *caucasica* по расстоянию до ближайшего соседа в урочище Мендер-Крутай и еще в двух местообитаниях предгорной зоны Крыма. Во всех изученных местообитаниях для данного вида свойственно четко выраженное распределение, получившее название «распределение разломанного стержня» или распределение МакАртура.

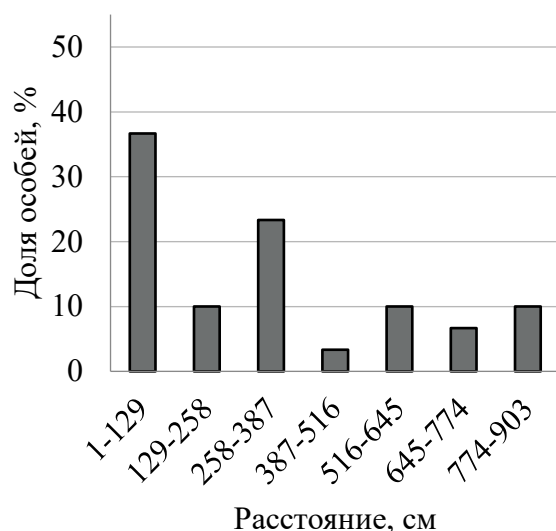
Фенология цветения. Результаты изучения фенологии цветения *A. morio* subsp. *caucasica* и влияния на них температурного режима представлены на Рисунке 3.2.

Распределение доли цветущих цветков в 2022 и 2023 году полностью соответствует распределению Гаусса, что отражает преобладание в полученных данных значений равных среднему, либо близких к среднему. Отклонения в отношении асимметрии и эксцесса незначительны. Обсуждение отклонений по срокам и продолжительности цветения всей ценопопуляции и средней продолжительности цветения одного цветка проведено в Разделе 4.



а

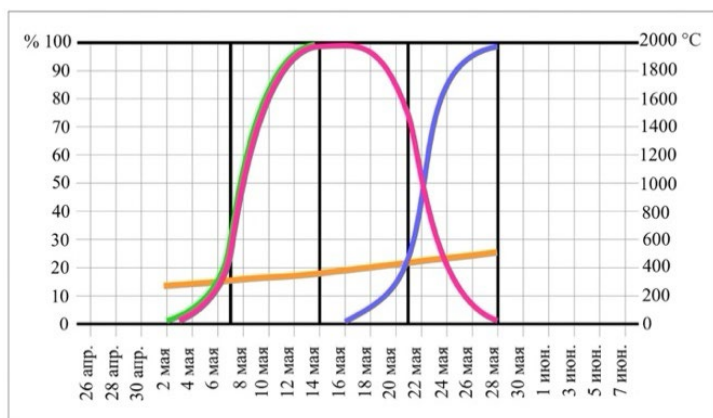
б



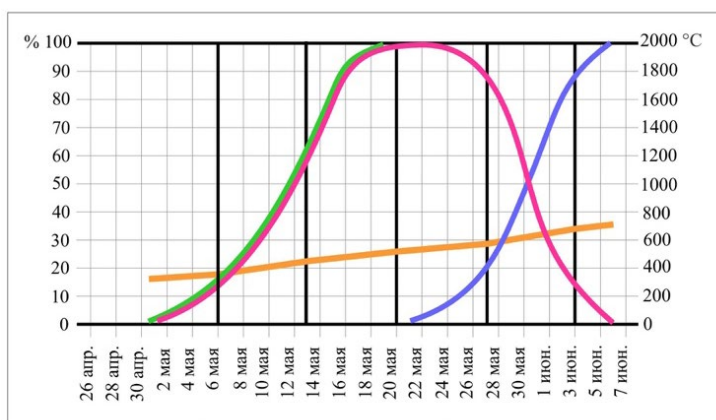
в

а – Мендер-Крутай, 2023 г., 12 экз., $\bar{x}=54$ см; б – г. Бакла, 2019 г., 70 экз., $\bar{x}=144$ см.; в – Аян, 2019 г., 30 экз., $\bar{x}=320$ см.

Рисунок 3.1 – Гистограммы распределения цветущих особей *Anacamptis morio* subsp. *caucasica* по расстоянию до ближайшего соседа

2022 г. $As < 0$ $Ex < 0$ 

Начало цветения 02.05
 Окончание цветения 28.05
 Продолжительность
 - общего цветения 26
 - одного цветка 14
 Сумма температур (°C)
 - начало цветения 269
 - окончание 490

2023 г. $As < 0$ $Ex < 0$ 

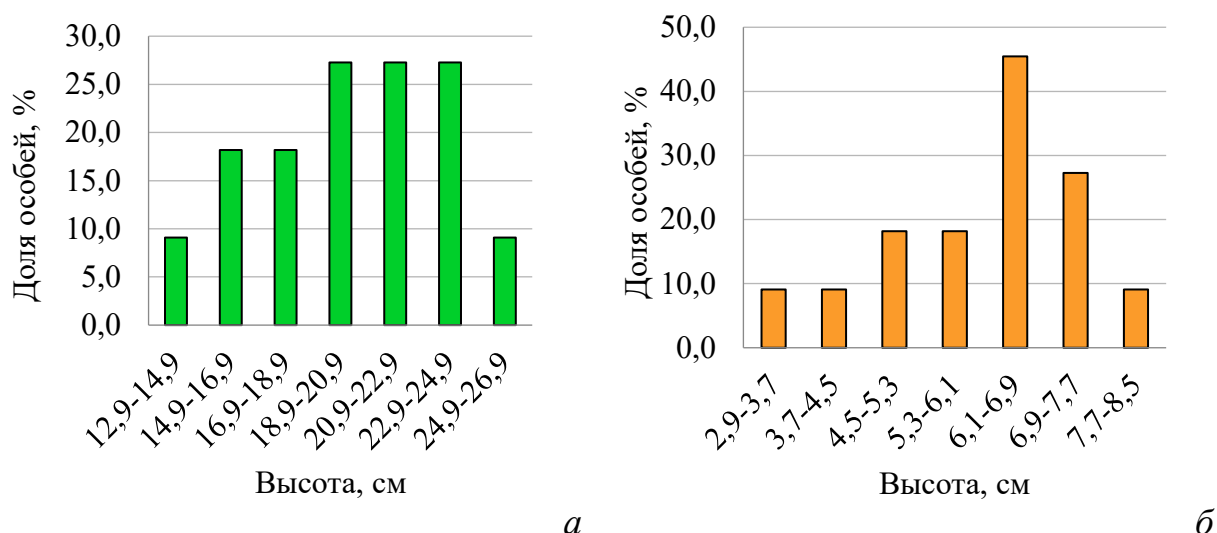
Начало цветения 01.05
 Окончание цветения .. 05.06
 Продолжительность
 - общего цветения 35
 - одного цветка 19
 Сумма температур (°C)
 - начало цветения 315
 - окончание 548

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

Рисунок 3.2 – Динамика цветения *Anacamptis morio* subsp. *caucasica*

Кривые динамики цветения полностью соответствует распределению Гаусса. Отклонения в отношении асимметрии и эксцесса незначительны.

Строение и структура соцветий, морфометрические показатели соцветия и цветка, цветовая гамма цветков, оценка сходства с модельными растениями. *A. morio* subsp. *caucasica* имеет соцветие средних размеров, если сравнивать с орхидеями, цветущими одновременно с этим видом орхидей. На Рисунке 3.3 представлены гистограммы распределения особей анакамптиса кавказского по общей высоте и высоте соцветий.



a – Мендер-Крутай, 2022 г., 15 экз., $\bar{x}=19,9$ см;

б – Мендер-Крутай, 2022 г., 15 экз., $\bar{x}=6$ см.

Рисунок 3.3 – Гистограммы распределения генеративных особей *Anacamptis morio* subsp. *caucasica* по общей высоте (а) и высоте соцветия (б)

Представленные распределения соответствует нормальному распределению с отклонениями. Выделяются отклонения по асимметрии, с ярко выраженной плосковершинностью ($-0,62$) и асимметрии ($-0,44$) в распределении по общей высоте. В распределении по высоте соцветия наблюдается небольшой эксцесс ($+0,21$) и асимметрия ($-0,43$). По густоте соцветия отмечен заметный разброс от 65 до 96 %, что наглядно демонстрирует Рисунок 3.4.

Соцветие *A. morio* subsp. *caucasica* имеет цветки достаточно яркой окраски. Окраска цветков варьирует от темно-фиолетового до розовато-светло-фиолетового, также широко варьируют количество и плотность цветков в соцветии (Рисунок 3.5) (Курамова, Сволынский, 2020; Курамова, Иванов, 2022).



По порядку слева направо, начиная с верхнего ряда: д – *Lamium purpureum* L.; е – *Allium rotundum* L.; ж – *Teucrium chamaedrys* L.; з – *Corydalis paczoskii* N. Busch; и – *Cardamine quinquefolia* (M. Bieb.) Schmalh; к – *Glechoma hederacea* L.; л – *Vinca minor* L.; м – *Aegonychon purpureocaeruleum* (L.) Holub.

Рисунок 3.4 – Цветовая гамма цветков *Anacamptis morio* subsp. *caucasica* и соцветия некоторых видов модельных растений

Благодаря этой вариабельности спектр видов растений, способных выполнять роль моделей для анакамптиса кавказского, достаточно широк (Рисунок 3.5). В качестве моделей в разных местообитаниях может быть разное число растений. Так, в урочище Аян выявлено 6 видов модельных растений, в урочище

Бакла – 8 видов и в урочище Мендер-Крутай – всего 3 вида (Рисунок 3.5), при общем числе видов-моделей – 13.

Вид	Цвет лепестков
<i>Adonis vernalis</i> L.	Желтый
<i>Primula vulgaris</i> Huds.	Желтый
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i> (Fisch. ex Woloszcz.) Klásk.	Желтый
<i>Bellevia sarmatica</i> (Pall. ex Misch.) Woronow	Желтый
** <i>Iberis simplex</i> DC.	Фиолетовый
** <i>Vicia sativa</i> L.	Фиолетовый
* <i>Paeonia daurica</i> Andrews	Фиолетовый
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.	Белый
<i>Filipendula vulgaris</i> Moench	Белый
<i>Fragaria vesca</i> L.	Белый



* – растения со сходным цветом лепестков; ** – растения со сходным цветом лепестков и формой соцветия

Рисунок 3.5 – Растения, цветущие в местах произрастания *Anacamptis morio* subsp. *caucasica* в период его цветения

Кроме окраски цветков, не меньшее значение имеют размеры и форма соцветия и цветка модельных растений. Если оценивать в баллах степень сходства выявленных моделей по совокупности факторов (цвет венчика цветка, его размеры и форма, размеры и форма соцветия), то наибольшее количество баллов получила яснотка *Lamium purpureum* L.

Кроме совпадения по внешнему виду соцветий, определенное значение для эффективности модельных растений имеет и степень совпадения их сроков цветения со сроками цветения *Anacamptis morio* subsp. *caucasica*. И в этом отношении также лидирует *L. purpureum*, цветение которого начинается до начала цветения *A. morio* subsp. *caucasica* и продолжается весь период цветения орхидеи.

Доля соцветий этого вида растений среди соцветий синего оттенка цвета всех видов растений составила в урочище Аян 8 %, а в урочище Бакла – 26 %.

Возможно, что именно большая доля *L. purpureum* в сочетании с большим числом модельных видов в целом, а также большой диапазон их цветовой гаммы

на горе Бакла обеспечили более высокий уровень опыления анакамптиса кавказского в данном пункте (Курамова, Сволынский и др., 2023).

Таблица 3.1 отображает значения основных показателей цветка *Anacamptis morio* subsp. *caucasica*, имеющие значение для обеспечения контакта пчелы и поллиналиев цветка. Величины показателей варьируют в относительно небольшом диапазоне, наибольшую величину коэффициента вариации имеет ширина зева венчика.

Таблица 3.1 – Метрические показатели цветка *Anacamptis morio* subsp. *caucasica*

Параметр	Показатели выборки				
	N	min–max	$\bar{x} \pm \sigma$	σ^2	Cv, %
Высота зева венчика, мм	30	0,4–0,9	0,6±0,03	0,0613	17
Ширина зева венчика, мм	30	0,9–1,6	1,2±0,08	0,0016	32
Расстояние от прилипалец до входа в шпорец, мм	30	0,3–0,6	0,5±0,01	0,0004	10

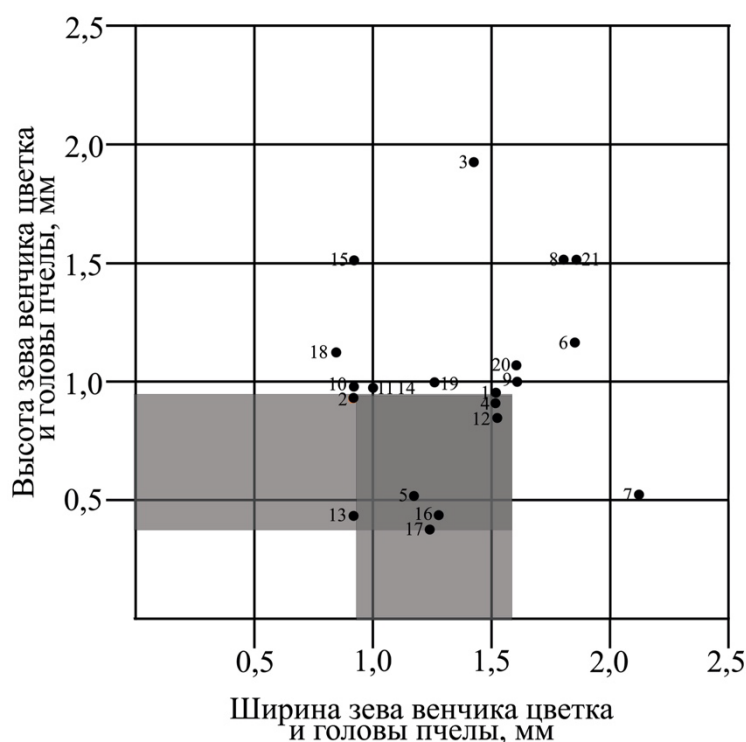
Опыление и характер взаимоотношений с опылителями. В период цветения *A. morio* subsp. *caucasica* на территории локации анакамптиса кавказского нами отмечен 21 вид пчел. Степень их соответствия цветку анакамптиса кавказского показана на Рисунке 3.6.

Отловленные и определенные виды пчел проанализированы на соответствие параметрам цветка *A. morio* subsp. *caucasica*, с целью определения возможности опыления орхидеи конкретным видом насекомого. Результаты данного анализа представлены на Рисунке 3.6.

Согласно этим данным к потенциальными опылителям исследуемой орхидеи можно отнести 7 видов пчел. Как реальный опылитель зарегистрирован один вид – *Halictus eurygnathus*.

Характер взаимоотношений *A. morio* subsp. *caucasica* с опылителями и результаты этих отношений отражены на Рисунке 3.7. Из данных рисунка следует, что в оба сезона опыление этого вида орхидей было относительно высоким. Высокие значения отмечены и для двух других показателей – доля цветков первого свидания, который отражает относительную численность пчел-опылителей, и

повторность посещения цветков, который отражает интерес пчел к цветкам орхидеи.



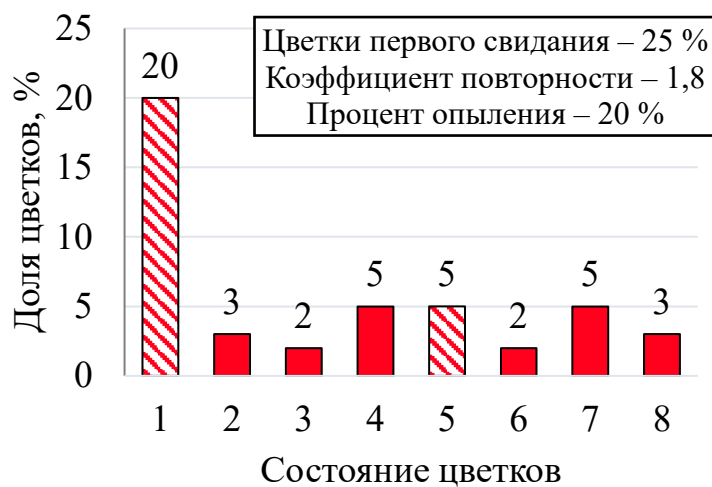
1, 2 – *Andrena carantonica* Perez.; 3 – *A. forsterella* Warnke; 4 – *Apis mellifera* L.; 5 – *Ceratina nigrolabiata* Friese; 6 – *Chelostoma maxillosus* L.; 7 – *Eucera curvitaris* Mocsary; 8 – *E. longicornis* L.; 9 – *Halictus quadricinctus* (Fabricius, 1776); 10 – *Lasioglossum malachurum* (Kirby); 11 – *H. pauxillus* Schenck; 12 – *L. xanthopus* Kirby; 13 – *H. varipes* Morawitz; 14 – *Hoplitis andrenoides* Spinola; 15 – *Melecta luctuosa* (Scopoli); 16, 17 *Nomada goodeniana* (Kirby); 18 – *N. sexfasciata* (Panzer) ♀; 19 – *N. sexfasciata* (Panzer) ♂; 20 – *Osmia aurulenta* Norway; 21 – *O. bicornis* L.

** – реальные опылители орхидеи, несущие поллинии; * – потенциальные опылители. Серым цветом выделен диапазон изменчивости признака.

Рисунок 3.6 – Соответствие параметров цветка *Anacamptis morio* subsp. *caucasica* и частей головы пчелы

Anacamptis morio subsp. *caucasica* – безнектарный перекрестно опыляющийся вид, привлекающий своих опылителей за счет сходства с нектарными видами. Выявление возможных модельных объектов среди видов растений, цветущих одновременно с *A. morio* subsp. *caucasica* показало, что в окружении цветущих особей *A. morio* subsp. *caucasica* в различных местообитаниях предгорной зоны

цветет достаточное число видов растений, сходных по окраске цветков и форме соцветия с соцветиями и цветками ятрышника кавказского, которые и обеспечивают привлекательность данного вида орхидей для опылителей.



2022 г.



2023 г.

 – цветки первого свидания;  – опыленные цветки.

Рисунок 3.7 – Соотношение цветков разного состояния и основные показатели деятельности опылителей орхидеи *Anacamptis morio* subsp. *caucasica* в разные сезоны

Подтверждением этого является то, что в урочище Мендер-Крутай и число, и доля соцветий модельных растений *Anacamptis morio* subsp. *caucasica* оказалась наименьшая в сравнении с урочищами Аян и Бакла (35 по сравнению с 60 и 62 %, соответственно). В соответствие с этим оказались и значения уровня опыления анакамптиса кавказского в этих трех местообитаний – 23, 58 и 64, соответственно.

3.2 Особенности антэкологии *Anacamptis pyramidalis*

Изучение антэкологии анакамптиса пирамидального (*Anacamptis pyramidalis*) проводилось на территории полевого стационара в урочище Мендер-Крутай, а также в некоторых других пунктах предгорной зоны Крыма в эти и предшествующие годы.

Пространственное распределение. Анакамптис пирамидальный широко распространен по Крыму. Наибольшее число выявленных локаций расположены в горнолесной зоне и предгорьях.

На территории урочища Мендер-Крутай отмечен в разные годы в 2–4 локациях, максимальная численность локаций и цветущих особей зарегистрирована в 2023 году – 4 локации и 96 особей.

На Рисунке 3.8 представлена гистограмма распределения цветущих особей по расстоянию до ближайшего соседа. Полученное распределение представляет типичное распределение Гаусса с отклонением в виде умеренной правосторонней асимметрии и отрицательного эксцесса (+0,6; – 0,7).

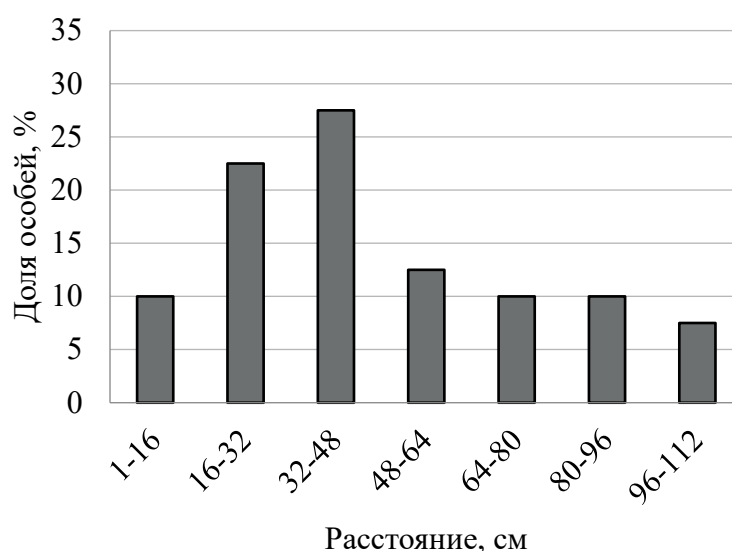
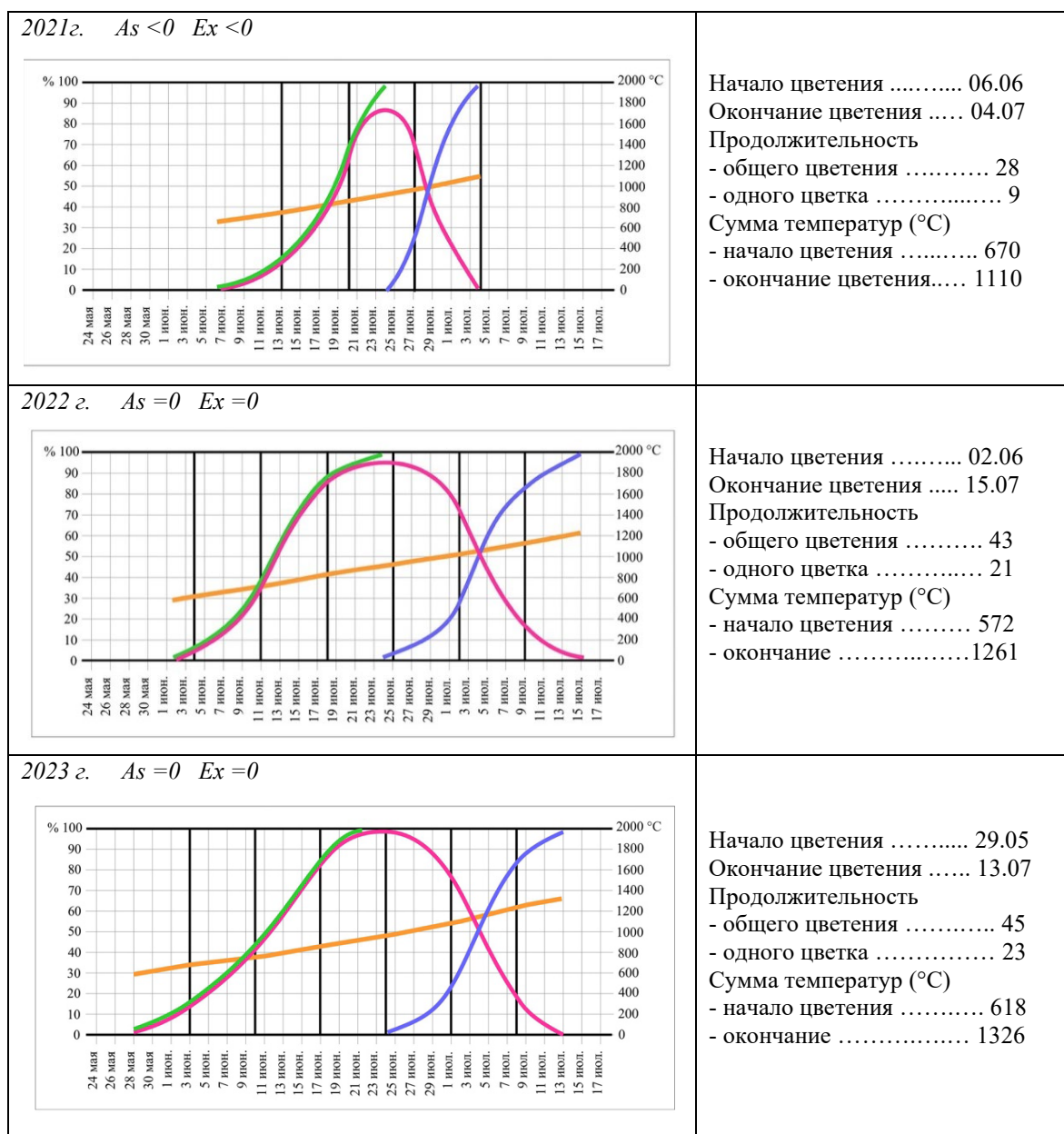


Рисунок 3.8 – Гистограмма распределения цветущих особей *Anacamptis pyramidalis* по расстоянию до ближайшего соседа (50 экз., $\bar{x} = 57$ см, Локация

Фенология цветения. Результаты фенологических наблюдений за ходом цветения орхидеи *Anacamptis pyramidalis* в течение 2021–2023 годов, представлены на Рисунке 3.9.



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

Рисунок 3.9 – Динамика цветения *Anacamptis pyramidalis*

Динамики цветения *Anacamptis pyramidalis* представляют собой типичные кривые нормального распределения с небольшими отклонениями по асимметрии и эксцессу в 2021 году. В тоже время следует отметить существенные отклонения по всем остальным фенологическим показателям по датам начала и конца отмечаются. При этом имеет место несогласованность этих отклонений. Так, раннее начало цветения 2023 году сопровождается не уменьшением суммы температур, а увеличением.

Строение и структура соцветий, морфометрические показатели цветка и соцветия, цветовая гамма цветков. Анакамптис пирамидальный имеет яркое, приметное по форме и окраске соцветие (Рисунок 3.10).

Цветки не выделяют нектар. Цветок *A. pyramidalis* имеет ряд специфических особенностей, которые существенно сужают круг опылителей до бабочек, имеющих узкий и длинный хоботок.

На Рисунке 3.11 представлены гистограммы распределения генеративных особей по параметрам общей высоты и высоты соцветия. Распределение особей по общей высоте представляет бимодальное распределение без ярко выраженной плосковершинности, в данном случае эксцесс и асимметрия отрицательны и равны $-1,24$ и $-0,07$, соответственно. Распределение по высоте соцветия соответствует нормальному распределению с незначительной положительной асимметрией равно $+0,03$ и показателем эксцесса равным $-0,64$.

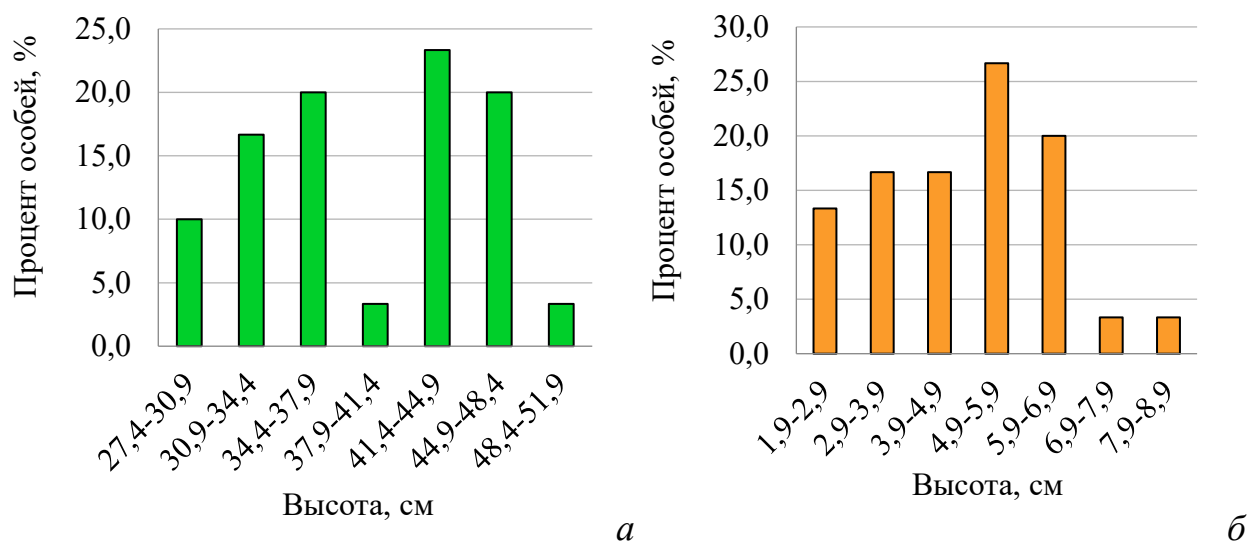
В Таблице 3.2 отображены морфометрические показатели цветка *A. pyramidalis*. Следует отметить, что все параметры цветка исследуемого вида показали относительно низкие значения коэффициента вариации. При этом ожидаемо наибольшее значение имел показатель ширины зева венчика, как, видимо, наиболее вариабельный у данного вида.



а – соцветие в середине периода цветения; *б* – соцветие с бледно-розовыми цветками; *в* – соцветие во второй половине периода цветения; *г* – бабочка пестрянки (*Zygaena carniolica* (Scopoli)) с поллиниями орхидеи на хоботке.

Рисунок 3.10 – Цветение *Anacamptis pyramidalis*

Опыление и характер взаимоотношений с опылителями. Орхидея *Anacamptis pyramidalis* – перекрестноопыляющийся вид орхидей, для которых важно наличие опылителей и возможность переноса поллинириев с одного растения на другое.



а – Мендер-Крутай, 2022 г., 30 экз., $\bar{x}=39$ см;

б – Мендер-Крутай, 2022 г., 30 экз., $\bar{x}=4,9$ см.

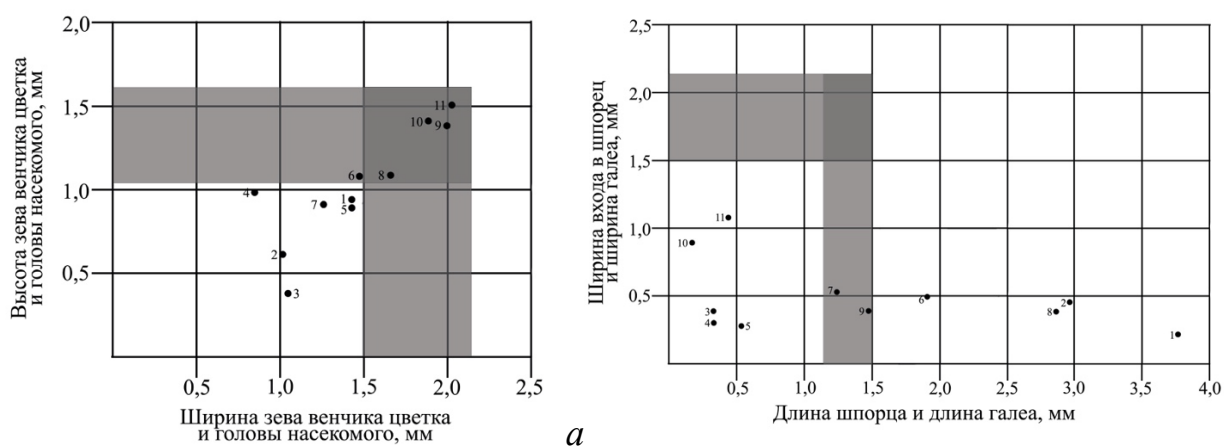
Рисунок 3.11 – Гистограммы распределения генеративных особей *Anacamptis pyramidalis* по общей высоте (а) и высоте соцветия (б)

Таблица 3.2 – Морфометрические показатели цветка *Anacamptis pyramidalis*

Параметр	Показатели выборки				
	N	min–max	$\bar{x} \pm \sigma$	σ^2	Cv, %
Высота зева венчика, мм	30	1,1–1,6	$1,4 \pm 0,01$	0,0152	12
Ширина зева венчика, мм	30	1,5–2,2	$1,8 \pm 0,04$	0,0569	24
Расстояние от прилипаец до входа в шпорец, мм	30	1,2–1,5	$1,4 \pm 0,01$	0,0051	7
Длина шпорца, мм	30	1,2–1,5	$1,4 \pm 0,01$	0,0051	7
Высота отверстия шпорца на входе, мм	30	0,6–0,9	$0,7 \pm 0,01$	0,0106	10
Высота канала шпорца в месте максимального изгиба, мм	30	0,2–0,9	$0,5 \pm 0,04$	0,0338	18

Согласно сводке (Claessens, Kleynen, 2011) в качестве опылителей *A. pyramidalis* выявлены 78 видов бабочек, один вид жука (*Trichius fasciatus* L.) и медоносная пчела (*Apis mellifera* L.). Жук указан в работе М. Демареса (Demares, 2000), а медоносная пчела в работе В. Воча (Voth, 1999). В связи с этим нами проведен отлов всех видов антофильных насекомых в кружении цветущих

растений *Anacamptis pyramidalis*, просмотр их на предмет наличия поллинариев и сопоставление морфометрических параметров с соответствующими параметрами цветка анакамптиса пирамидального (Рисунок 3.12).



1 – *Bombylius major* (Diptera); 2 – *Eucera interrupta* Baer; 3 – **Halictus marginatus* Brullé; 4, 5 – **Lasioglossum malachurum* (Kirby); 6 – *Megachile ericetorum* Lepeletier; 7 – **M. pilidens* Alfken; 8 – *Osmia aurulenta* Norway; 9 – **Tropinota hirta* (Poda) (Coleoptera); 10 – ***Zygaena carniolica* (Scopoli) (Lepidoptera); *Aporia crataegi* Linnaeus (Lepidoptera); 11 – ***Z. viciae* (Denis & Schiffermüller) (Lepidoptera).

** – реальные опылители орхидей, несущие поллинарии; * – потенциальные опылители. Серым цветом выделен диапазон изменчивости признака.

Рисунок 3.12 – Соответствие параметров цветка *Anacamptis pyramidalis* и частей головы насекомого

Три вида пчел и один вид жука морфологически соответствуют цветку анакамптиса пирамидального и могут принимать участие в опылении этого вида орхидей, но только два вида бабочек являются реальными опылителями этого вида орхидей.

Об успешности процесса опыления *A. pyramidalis* свидетельствует относительно высокий уровень опыления цветков (Рисунок 3.13). Этот результат достигнут за счет стабильно высоких значений двух основных антэкологических показателей, свидетельствующих, первый – об относительно большой численности насекомых (доля цветков первого свидания) и второй (повторность посещения цветков), отражающий привлекательность цветков орхидеи для насекомых.



2021 г.



2022 г.



2023 г.

▨ – цветки первого свидания; ■ – опыленные цветки.

Рисунок 3.13 – Соотношение цветков разного состояния и основные показатели опылительной активности опылителей орхидеи *Anacamptis pyramidalis* в разные сезоны

Способ привлечения опылителей. *Anacamptis pyramidalis* – безнектарная орхидея, использующая обман для привлечения опылителя. Согласно литературным данным для *A. pyramidalis* характерно привлечение опылителей за счет яркой окраски цветков и сходства с модельными растениями (Dafni, 1984).

Для определения модельных растений *A. pyramidalis* нами проведено выявление таких модельных растений в урочище Мендер-Крутай (Рисунок 3.14).

Согласно данным рисунка 4 вида из 8, имеющих окрашенный венчик цветка сходны с *A. pyramidalis* и по цвету венчика цветка и по форме соцветия. Кроме того, для гипохромных форм анакамптиса (которые известны из предгорий Крыма) модельными растениями может быть еще 3 вида растений.

Вид	Цвет лепестков
**Onobrychis jailae Czernova	
**Onobrychis arenaria (Kit.) DC.	
<i>Helianthemum ovatum</i> (Viv.) Dunal	
<i>Coronilla coronata</i> L.	
<i>Euphorbia agraria</i> M. Bieb.	
<i>Linum nervosum</i> Waldst. & Kit.	
**Polygala major Jacq.	
**Melampyrum arvense L.	
**Allium quercetorum (Seregin) Seregin	
<i>*Lomelosia argentea</i> (L.) Greuter & Burdet	
<i>*Filipendula vulgaris</i> Moench	



* – растения со сходным цветом лепестков; ** – растения со сходным цветом лепестков и формой соцветия

Рисунок 3.14 – Растения, цветущие в местах произрастания *Anacamptis pyramidalis* в период его цветения

3.3 Особенности антэкологии *Himantoglossum caprinum*

Изучение антэкологических особенностей ремнелепестника козьего (*Himantoglossum caprinum*) проводилось на территории полевого стационара в

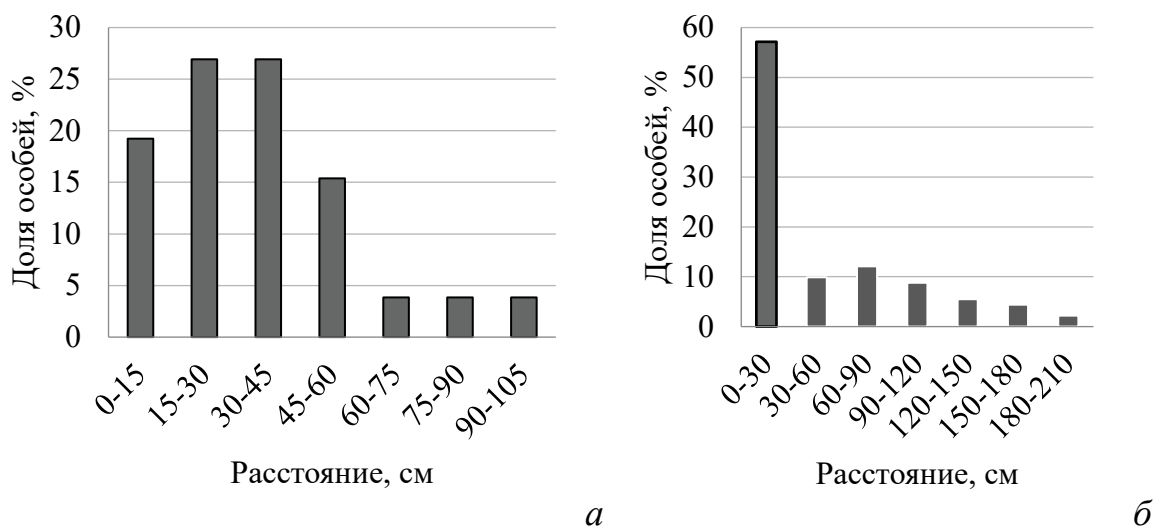
урочище Мендер-Крутай в весенне-летние периоды 2021–2023 годов, а также в некоторых других пунктах Предгорной зоны Крыма.

Пространственное распределение. *Himantoglossum caprinum* встречается во всех природных зонах Крыма за исключением степей (Kreutz et al. 2018).

H. caprinum произрастает группами, реже встречаются одиночные особи. В урочище Аян *H. caprinum* регулярно отмечался в двух локациях от 12 до 28 цветущих особей в каждой. Генеративные особи располагались по краю лесного массива, заходя под полог леса или на поляны.

В урочище Мендер-Крутай биотопические условия произрастания *H. caprinum* аналогичны урочищу Аян. В данном местообитании ремнелепестник козий произрастал в составе одной локации ежегодно. Минимальное число особей отмечено в 2023 году – 34 экземпляра, в предшествующие годы совокупная численность особей достигала 50 экземпляров.

На Рисунке 3.15 представлены гистограммы распределения цветущих особей *H. caprinum* по расстоянию до ближайшего соседа.



а – урочище Аян, 2018, 29 экз., $\bar{x}=38,0\pm22,4$ см;

б – Качинский Навес, 2023 г. 92 экз., $\bar{x}=41,8$ см.

Рисунок 3.15 – Гистограмма распределения цветущих особей *Himantoglossum caprinum* по расстоянию до ближайшего соседа

В урочище Аян пространственное размещение особей соответствует нормальному распределению с небольшой правосторонней асимметрией (Рисунок 3.14 а). Такой же тип распределения отмечен и для урочища Мендер-Крутай. Однако в урочище Качинский Навес распределение цветущих растений представляет собой типичное распределение разломанного стержня (Рисунок 3.15 б). Эти данные свидетельствуют, что характер распределения особей не является видовой характеристикой, а отражает состояние ценопопуляции данного вида в конкретных экологических условиях произрастания.

Фенология цветения. Особенности фенологии цветения *Himantoglossum caprinum* представлены на Рисунке 3.16.

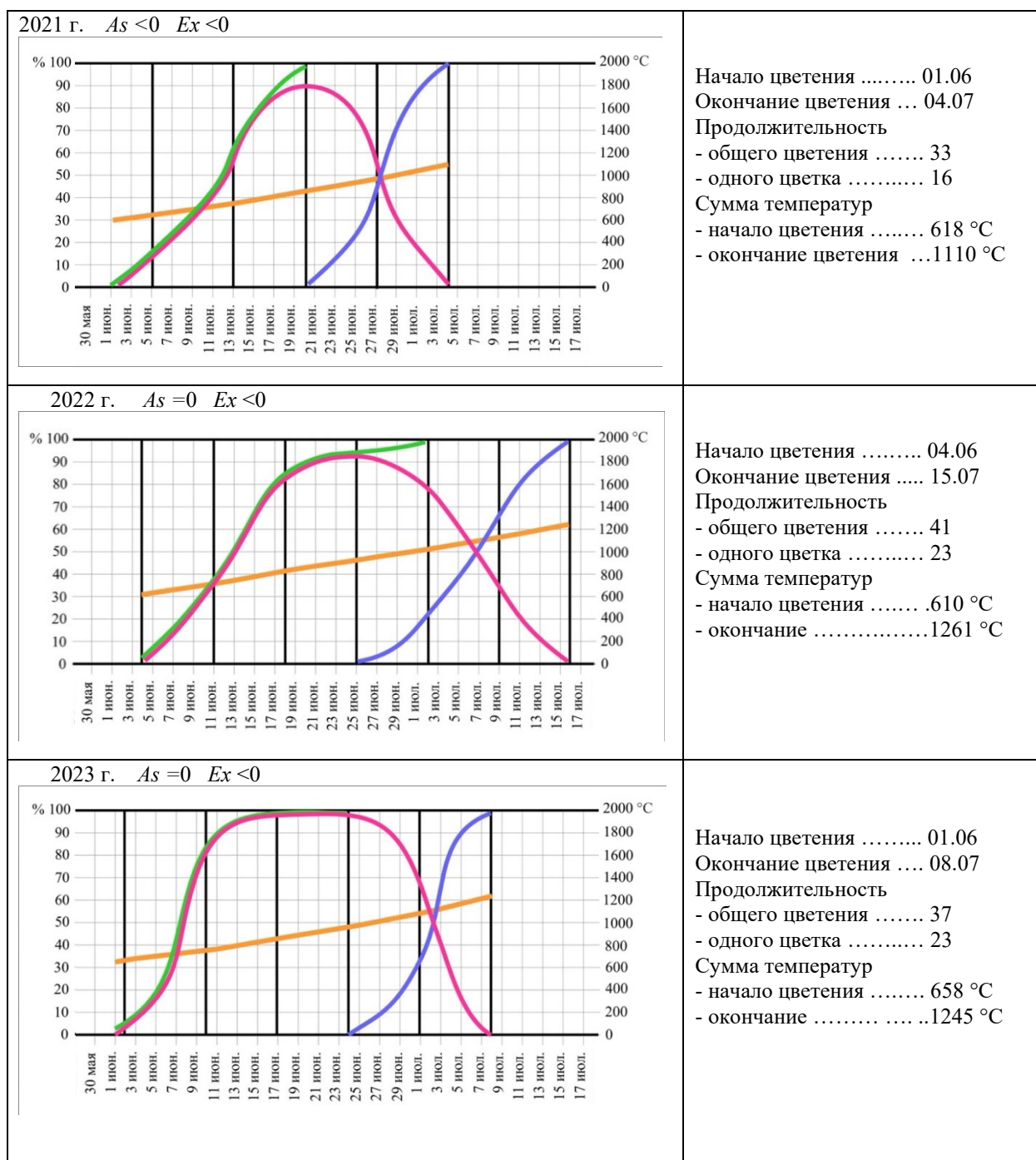
Сравнение дат начала цветения ремнелепестника по трем сезонам наблюдений выявляет их сходство (отличия не более 3 дней). И это, несмотря на довольно поздние сроки цветения этого вида.

Суммы активных температур фазы начала цветения так же близки по значениям и практически совпали для 2021 и 2022 года (разница 8 °С) с небольшим превышением в 40 °С в 2023 году. А вот суммы активных температур конца цветения показали существенную разницу (151 °С) между 2021 и 2022 годом и совпадение для 2022 и 2023 годов. В 2022 году *H. caprinum* отцвел раньше на 12 дней при меньшей сумме температур, и на 7 дней позже, чем 2023 так же при более низкой сумме температур.

Однако, если посчитать не суммы средних температур, а максимальных, то становится незначительной (Таблица 3.3). Таким образом, можно заключить, что такая методика более точно отражает наступление фаз начала и окончания цветения для данного вида орхидей.

Наиболее вариативным показателем оказался общее число дней цветения – 33, 43 и 38 дней (2021, 2022 и 2023 гг., соответственно) и продолжительность цветения одного цветка. При этом наблюдалось одновременное и пропорциональное увеличение значения и первого, и второго показателя в 2022 и 2023 годах. Продолжительность цветения одного цветка в 22 году по сравнению с

21 увеличилась на 7 дней, и общий рок цветения увеличился практически на такую же величину – 8 дней.



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

Рисунок 3.16 – Динамика цветения *Himantoglossum caprinum*

Это свидетельствует о том, что температура определяет продолжительность цветения цветка и тем самым определяет продолжительность общего цветения. Температура не оказывает влияние на темпы распускания цветов.

Таблица 3.3 – Сравнительное значение сумм средних и максимальных температур для прогноза наступления фаз начала и окончания цветения для орхидеи *Himantoglossum caprinum*

Сезон наблюдений	Дата начала цветения	Сумма средних температур $\geq 5^{\circ}\text{C}$ отклонение от максимальной величины, %	Сумма максимальных температур $\geq 5^{\circ}\text{C}$ отклонение от максимальной величины, %	Дата окончания цветения	Сумма средних температур $\geq 5^{\circ}\text{C}$ отклонение от максимальной величины, %	Сумма максимальных температур $\geq 5^{\circ}\text{C}$ отклонение от максимальной величины, %
2021	01.04	$\frac{618}{6,1\%}$	$\frac{1201}{4,6\%}$	04.07	$\frac{1110}{12,0\%}$	$\frac{1898}{1,5\%}$
2022	04.04	$\frac{610}{7,3\%}$	$\frac{1169}{2,0\%}$	15.07	1261	2028
2023	01.04	658	1225	08.07	$\frac{1245}{1,3\%}$	$\frac{2021}{0,4\%}$
Среднее отклонение от максимальной величины		6,7%	3,3%		6,5%	1,0%

Строение и структура соцветий, морфометрические показатели цветка и соцветия, цветовая гамма цветков. Ремнелепестник козий выделяется среди крымских орхидей величиной соцветия, высотой цветущих особей и оригинальностью строения цветка (Рисунок 3.17).

Этот вид орхидей безнектарный, поэтому большие размеры соцветий нужно рассматривать как фактор привлечения опылителей. Кроме того, и ремневидные выросты губы на наш взгляд, служат тем же целям. Они существенно увеличивают объем соцветия и его заметность. Интересно отметить, что сразу после распускания этот вырост движется горизонтально или даже вверх, а по мере цветения опускается все ниже, так что к концу цветения принимает почти вертикальное положение (Рисунок 3.18). У одного из соцветий нами обнаружен полный разнотой в наклоне отростка губы (Рисунок 3.18). Это свидетельствует о том, что наклон губы у большинства особей контролируется и имеет значение.

На Рисунке 3.19 представлены гистограммы распределения особей *H. caprinum* по общей высоте и высоте соцветий. Данные распределения являются

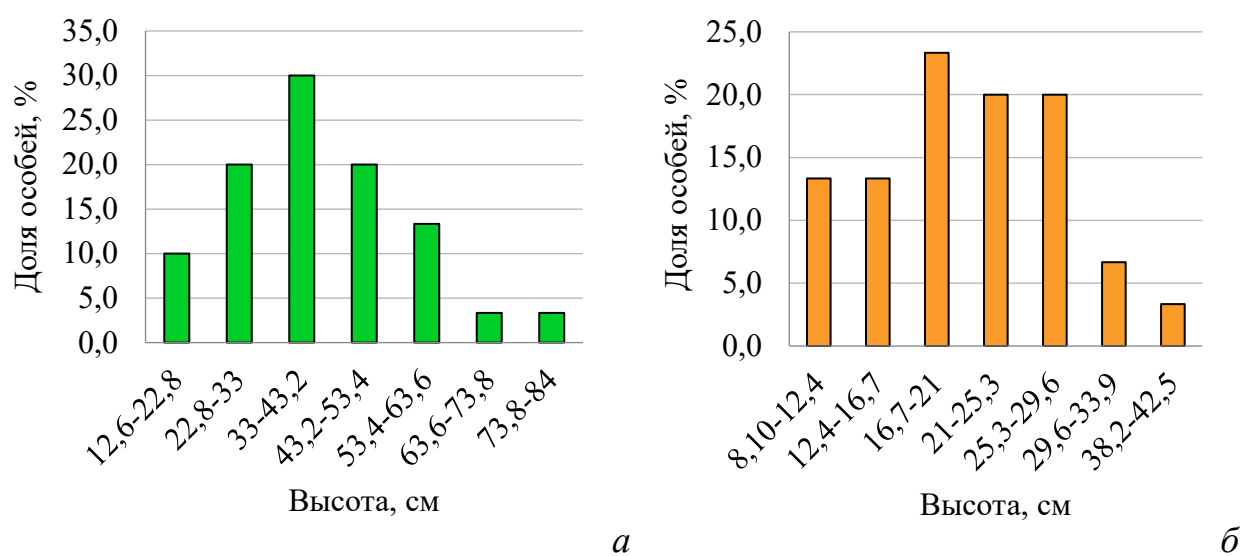
нормальными с небольшими отклонениями по асимметрии и эксцессу. При этом показательно сходство по значениям асимметрии – $+0,24$ и $+0,33$ (для гистограмм по общей высоте и высоте соцветия, соответственно), и противоположное по знаку проявление эксцесса ($-0,18$ и $+0,15$, соответственно).



a – соцветие из 23 цветков; *б* – наиболее плотное расположение цветков в верхней части соцветия; *в* – соцветие, в котором цветки ориентированы преимущественно в одну сторону.

Рисунок 3.17 – Соцветие *Himantoglossum caprinum*

а – соцветие с крайне неупорядоченной ориентацией цветков; *б* – вид свежераспустившихся цветков на вершине соцветия; *в* – два бутона и цветок в момент распускания.

Рисунок 3.18 – Динамика цветения *Himantoglossum caprinum*

а – Мендер-Крутай, 2022 г., 30 экз., $\bar{x}=41,4$ см;

б – Мендер-Крутай, 2022 г., 30 экз., $\bar{x}=21,3$ см.

Рисунок 3.19 – Гистограммы распределения генеративных особей *Himantoglossum caprinum* по общей высоте (а) и высоте соцветия (б)

В Таблице 3.4 представлены данные по морфометрии цветка *Himantoglossum caprinum*. Обращает на себя внимание, что наибольшие величины коэффициента вариации отмечены для высоты зева венчика, ширины зева венчика и высоте канала шпорца на входе и в середине. При этом коэффициент вариации по величине расстояния от прилипалец до входа в шпорец и длине шпорца имеют значительно меньшие значения.

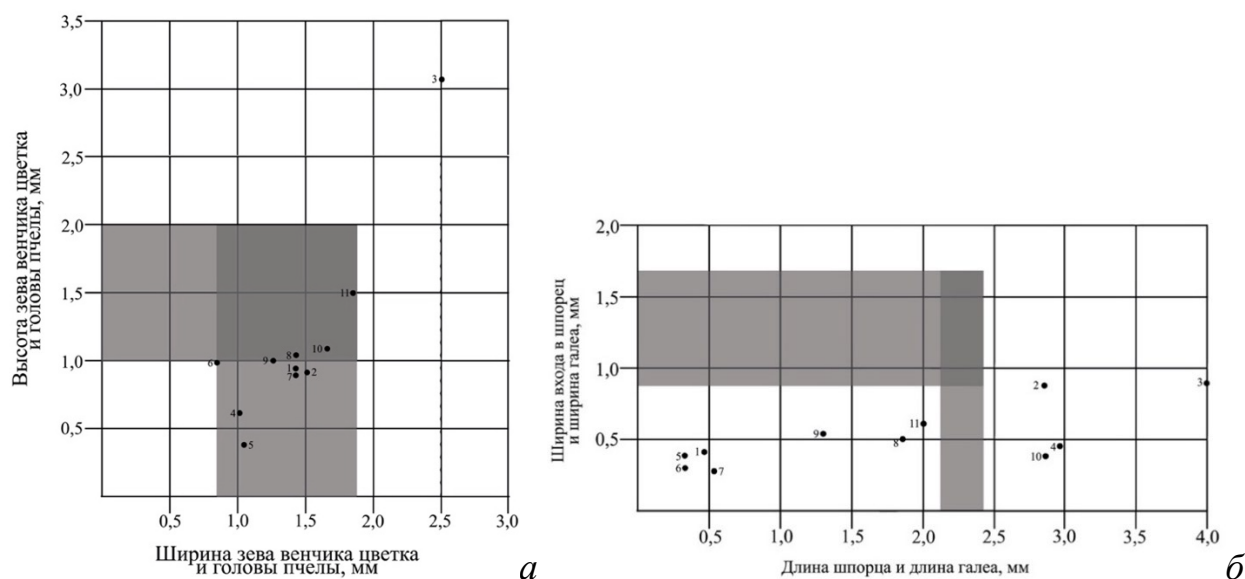
Минимальные значения коэффициента вариации для расстояния от прилипалец до входа в шпорец и длины хорды шпорца, указывают на то, что эти два параметра находятся под более строгим контролем отбора. Первый обеспечивает более строгое место расположения прилипалец на голове опылителя, что важно для их надежного прикрепления. Вторым показателем, видимо, достигнув определенной величины, обеспечивающей возможное участие в опылении всех возможных опылителей, оказался в ситуации, когда и увеличение канала, связанное с дополнительной тратой ресурсов, и уменьшение, приводящее к исключению из числа опылителей самых длиннохоботных, не выгодно.

Таблица 3.4 – Основные морфометрические показатели цветка
Himantoglossum caprinum

Параметр	Показатели выборки				
	N	min–max	$\bar{x} \pm \sigma$	σ^2	Cv, %
Высота зева венчика, мм	30	1,0–2,0	1,5 $\pm$ 0,09	0,1035	32
Ширина зева венчика, мм	30	0,7–1,8	1,2 $\pm$ 0,09	0,0808	28
Высота отверстия шпорца на входе, мм	30	0,7–1,8	1,0 $\pm$ 0,16	0,1381	37
Высота канала шпорца в месте максимального изгиба, мм	30	0,6–1,4	1,0 $\pm$ 0,04	0,0618	25
Расстояние от прилипалец до входа в шпорец, мм	30	0,2–0,4	0,3 $\pm$ 0,002	0,0019	4

Длина шпорца, мм	30	2,2–2,4	$2,3 \pm 0,002$	0,0019	4
------------------	----	---------	-----------------	--------	---

Опыление и характер взаимоотношений с опылителями. Рисунок 3.20 отражает видовой состав насекомых, осуществляющих лет в пределах территории произрастания *Himantoglossum caprinum* в период его цветения, а также степень соответствия морфологии цветка ремнелепестника козьего и пчел.



1 – **Andrena carantonica* Perez; 2 – *Apis mellifera* L.; 3 – *Bombus terrestris* L.; 4 – ***Eucera interrupta* Bär; 5 – **Halictus marginatus* Brullé; 6–7 – **Lasioglossum malachurum* (Kirby); 8 – **Megachile ericetorum* Lepeletier; 9 – **M. pilidens* Alfken; 10 – *Osmia aurulenta* Norway; 11 – ***O. bicornis* Morawitz.

****** – реальные опылители орхидеи, несущие поллинарии; ***** – потенциальные опылители. Серым цветом выделен диапазон изменчивости признака.

Рисунок 3.20 – Соответствие параметров цветка *Himantoglossum caprinum* и частей головы пчелы

Шесть видов пчел являются потенциальными опылителями *H. caprinum* и два вида реальным: *Eucera interrupta* и *Osmia bicornis*, они отловлены с поллинариями орхидеи.

Рисунок 3.21 отражает соотношение цветков разного состояния в соцветиях *Himantoglossum caprinum*, которое они приобрели после посещения реальными опылителями, производя вынос одного или двух поллинариев и оставив на рыльце

пестика цветка массулы от тех поллиналиев, которые были уже прикреплены к его голове после предыдущего посещения других соцветий орхидеи этого вида.

2021 г.



2022 г.



2023 г.



– цветки первого свидания;



– опыленные цветки.

Рисунок 3.21 – Соотношение цветков разного состояния и основные показатели деятельности опылителей орхидеи *Himantoglossum caprinum* в разные сезоны

Как следует из данных рисунка, в каждые из трех лет наблюдений нами отмечался относительно высокий и стабильный уровень опыления *Himantoglossum caprinum* – от 15 до 29 %. Этот высокий уровень опыления в отдельные сезоны обеспечивался по-разному. В 2021 году – за счет высокой относительной численности пчел (судя по показателю: доля цветков первого свидания), а в 2022 и 2023 годах – за счет большей повторности посещения цветков.

Вид	Цвет лепестков
**Onobrychis jailae Czernova	
*Rosa canina L.	
**Securigera varia (L.) Lassen	
<i>Melilotus officinalis</i> (L.) Lam.	
<i>Potentilla taurica</i> Willd. ex Schtdl.	
<i>Ranunculus crimaesus</i> Juz.	
<i>Anthyllis taurica</i> Juz.	
<i>Scutellaria orientalis</i> L.	
**Salvia nemorosa L.	
**Polygala major Jacq.	
**Vicia elegans Guss.	
*Geranium sanguineum L.	
<i>Geranium rotundifolium</i> L.	
<i>Allium marschallianum</i> Vved.	
<i>Filipendula vulgaris</i> Moench	
<i>Trifolium repens</i> L.	



* – растения со сходным цветом лепестков; ** – растения со сходным цветом лепестков и формой соцветия

Рисунок 3.22 – Растения, цветущие в местах произрастания *Himantoglossum caprinum* в период его цветения

Стоит напомнить, что сезон 2021 года, характеризовался более высокой температурой и, как можно с уверенностью предположить, большей активностью пчел. Относительно короткое время цветения цветка, которое снижает вероятность прилета опылителей было компенсировано их повышенной активностью,

увеличением интереса к цветкам и повторности их посещения и, соответственно, повышению уровня опыления.

Способ привлечения опылителей. На Рисунке 3.22 представлены виды растений, цветущие в месте произрастания *H. caprinum* в период его цветения.

Так как цветки данной орхидеи нектар не выделяют, важным условием их опыления является наличие в их окружении, модельных растений, сходство с которыми может обеспечить достаточный уровень опыления орхидеи. Важными в данном случае является сходство в окраске цветков и сходство с внешним видом соцветия. Данные рисунка указывают, что как минимум 6 видов растений имеют сходную окраску цветков, а 5 видов из них и сходную форму соцветий.

3.4 Особенности антэкологии *Neotinea tridentata*

Изучение особенностей антэкологии неотинеи трехзубчатой (*Neotinea tridentata*) проводилось на территории урочища Мендер-Крутай в весенне-летний периоды 2021–2023 гг., а также в некоторых других пунктах Предгорной зоны Крыма в эти и предыдущие годы.

Пространственное распределение. Неотинея трехзубчатая относится к одной из распространенных орхидей Крыма. В предгорьях Крыма *N. tridentata* встречается повсеместно, но локально, произрастая на открытых пространствах полей и остепненных склонах (Рисунок 3.23).

В известных местообитаниях *N. tridentata* встречается, как правило, в виде отдельных группировок, число особей в которых может насчитывать от нескольких единиц до нескольких десятков и даже сотен цветущих особей.

Наши многолетние наблюдения в отдельных местообитаниях *N. tridentata* в Крыму показали, что численность цветущих особей может существенно отличаться по годам, увеличиваясь в разы или снижаясь до единичных особей.



Остепенённые склоны массива Бакла (а) и склоны нижнего плато Чатыр-Дага в урочище Аян (б) – типичные варианты лугово-степной растительности в Крымских предгорьях.

Рисунок 3.23 – Местообитания *Neotinea tridentata* в Предгорьях Крыма



Две группы цветущих растений (а, б) и растение, цветущее одиночно (в); а – 14.05.21, б – 21.05.22, в – 23.05.21.

Рисунок 3.24 – Цветение *Neotinea tridentata* в урочище Мендер-Крутай

В отдельные особенно засушливые сезоны, как например сезоны 2019 и 2020 годов в урочище Аян, нами было отмечены либо единичные, либо полное отсутствие цветущих особей *Neotinea tridentata*.

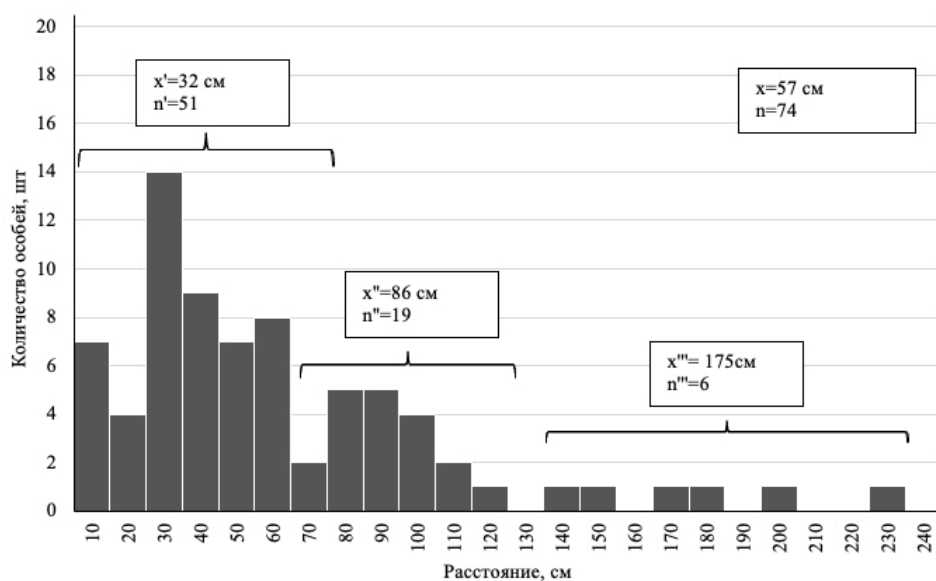
Пространственное распределение цветущих особей *N. tridentata* наиболее полно исследовано нами в урочище Мендер-Крутай. Здесь на северо-западном склоне горы, давшей название урочищу, нами обнаружена ценопопуляция *N. tridentata*, включающая более сотни цветущих особей.

Наибольшее скопление особей было обнаружено на участке, протянувшимся полосой длиной около 100 и шириной 15–25 м, расположенного между полем (многолетняя залежь) и кустарниковыми зарослями.

В юго-западном направлении этот участок лугово-степной растительности продолжался на расстояние еще 150 м, расширяясь местами до ширины 45 м. В этой части участка цветущие особи орхидеи встречались либо отдельными группами по 2–7 особей, либо одиночно (Рисунок 3.25).

В целом на территории, занятой данной ценопопуляцией *N. tridentata*, нами выделено три типа размещения цветущих особей: единичные особи на расстоянии 1–5 м друг от друга, единичные тесные группы по 2–7 особей на расстоянии 5–10 м друг от друга (и 1–7 см между особями в группе), а также большое скопление единичных особей в количестве более 400, расстояние между которыми варьировало от 5 до 230 см (Рисунок 3.24 и 3.25).

Гистограмма распределения цветущих особей *N. tridentata* по расстоянию до ближайшего соседа на участке наибольшего скопления показывает, что более половины особей (51) находятся в среднем на расстоянии 32 см друг от друга. Одна четверть особей (19) – в среднем на расстоянии 86 см и только 1/10 особей – на расстоянии от 140 до 240 см. Среднее расстояние в скоплении – 57 см. Характер распределения особей по классам свидетельствует о том, что данное распределение не соответствует параметрам нормального. Уменьшение числа классов до 6 и сужение классового интервала до 40 см приводит это распределение к виду типичного распределения «разломанного стержня» МакАртура (Рисунок 3.26 а).



Классовый интервал 10 см. Средние величины расстояния подсчитаны отдельно для трех групп особей, находящихся друг от друга на расстоянии до 70 см, от 60 до 130 см и от 130 до 230 см.

Рисунок 3.25 – Гистограмма распределения цветущих особей *Neotinea tridentata* по расстоянию до ближайшего соседа на участке наибольшего их скопления (Мендер-Крутай, 2021 г.)

Неравномерность пространственного размещения цветущих особей *N. tridentata* ярко демонстрирует и Рисунок 3.26 б.

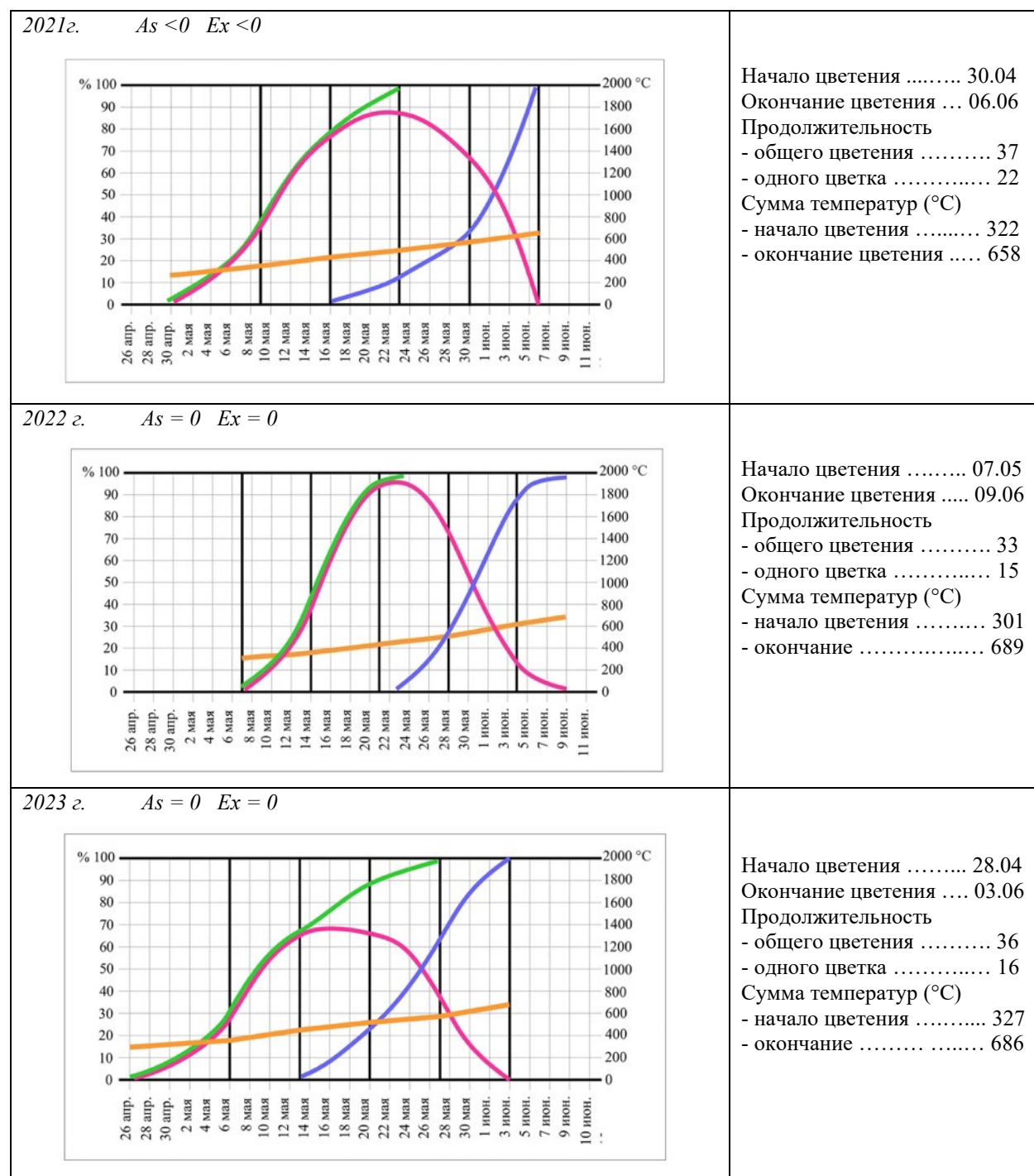
а

б

а – гистограмма распределения цветущих особей по расстоянию до ближайшего соседа (классовый интервал 40 см); б – распределение особей вдоль линейной трансекты длиной 110 м.

Рисунок 3.26 – Характер размещения цветущих особей *Neotinea tridentata* в скоплении (Мендер-Крутай, 2021 г.)

Фенология цветения. Особенности фенологии периода цветения *N. tridentata* представлены на Рисунке 3.27.



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

Рисунок 3.27 – Динамика цветения *Neotinea tridentata*

Для данного вида характерным является почти полное соответствие сумм активных температур фенофаз начала и конца цветения по наблюдениям в течение 3 сезонов, при существенных отличиях календарных дат фенофаз 2021 года и последующих двух лет.

Практическое совпадение основных дат фенофаз и параметров цветения отмечено для 2022 и 2023 годов. В эти два года отмечено совпадение кроме дат фенофаз значений общей продолжительности цветения и средней продолжительность цветения одного цветка. В 2021 году цветение продолжалось на 4 дня больше при заметном увеличении средней продолжительности цветения одного цветка – 22 по сравнению с 15 и 16.

Строение и структура соцветий, морфометрические показатели цветка и соцветия, цветовая гамма цветков. Основные морфометрические показатели соцветий в двух ценопопуляциях Крыма (урочищ Аян и Мендер-Крутай) в разные годы представлены в Таблице 3.5.

Из данных Таблицы следует, что в одной и той же ценопопуляции показатели разных лет могут существенно отличаться.

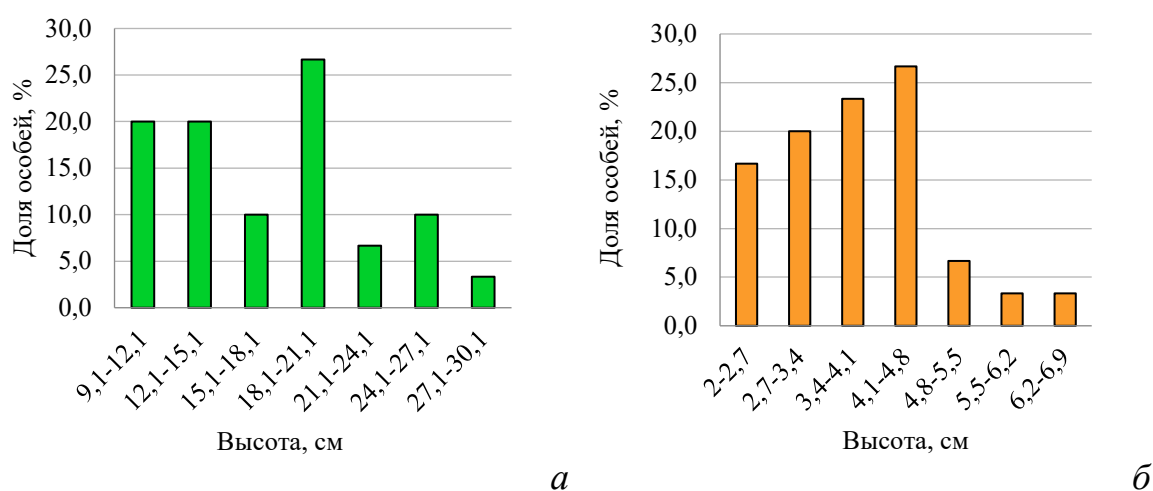
Таблица 3.5 – Параметры генеративных побегов *Neotinea tridentata* в двух субпопуляциях Предгорного Крыма

Пункт, год	N	Параметры цветочного побега и соцветия, $\bar{x} \pm \sigma$				
		Высота цветущего растения, мм	Число цветков в соцветии	Высота соцветия, мм	Диаметр соцветия, мм	Соотношение высота/диаметр
Аян, 2010	25	135,3±20,9	19,0±6,3	23,9±4,7	23,8±4,5	0,9
Аян, 2014	25	-	28,0±7,4	31,4±7,5	26,8±4,2	1,2
Мендер-Крутай, 2021	30	155,7±37,6	21±6,4	38,2±10,5	24,8±5,1	1,54
Мендер-Крутай, 2022	27	160,1±30,3	27,3±7,4	30,7±9,2	26,7±2,8	1,15

Примечание к Таблице. N – число исследованных соцветий; $\bar{x} \pm \sigma$ – среднее значение и стандартное отклонение.

В 2014 году по сравнению с 2010 в ценопопуляции в урочище Аян все показатели численно превосходили показатели 2010 года и были сравнимы с показателями 2022 года, за исключением высоты цветоноса.

Данные Таблицы 3.5 наглядно представляет Рисунок 3.28, при этом он дает представление о характере распределения цветущих особей по общей высоте (*а*) и высоте соцветия (*б*). Обе гистограммы имеют отклонения, хотя в целом обе соответствуют критериям нормального распределения.



а – Мендер-Крутай, 2022 г., 30 экз., $\bar{x}=17,7$ см;

б – Мендер-Крутай, 2022 г., 30 экз., $\bar{x}=3,8$ см.

Рисунок 3.28 – Гистограммы распределения генеративных особей *Neotinea tridentata* по общей высоте (*а*) и высоте соцветия (*б*)

Небольшие отклонения отмечены в виде правосторонней асимметрии характерной для обеих гистограмм (+0,30 и +0,36 соответственно). Показатель эксцесса для общей высоты равен $-0,83$, а для высоты соцветия $+0,20$, что возможно объясняется относительно большим разбросом по величине общей высоты и меньшим по высоте соцветия.

Форма соцветия *Neotinea tridentata* зависит от стадии цветения и количества цветков. В самом начале цветения соцветие имеет пирамидальную форму (Рисунок 3.29 *а, б*) независимо от общего количества цветков в соцветии.

В дальнейшем соцветие с небольшим числом цветков (не более 15–17) последовательно приобретает куполообразную форму (Рисунок 2.29 *е*) и форму нечетко выраженного невысокого цилиндра, у которого высота может быть равна или даже быть меньше диаметра (Рисунок 3.29 *и*).

Нами отмечены различия соцветий по плотности размещения цветков в соцветии. В наиболее плотных соцветиях цветки максимально прижаты друг к другу, при этом, между цветками иногда нет даже небольшого свободного пространства (Рисунок 3.29 *б, г*). Из-за этого некоторые цветки вынуждено меняют положение на наклонное.

Иногда максимальная плотность цветков может достигаться и за счет нарушения радиальной симметрии цветков – смещением цветков в одну сторону (Рисунок 3.29 *ж*). Каждый цветок в соцветии цветет в течение от 12 до 25 дней, после чего начинается процесс его увядания, а затем и высыхания.

Процесс увядания цветка начинается раньше указанного выше срока, если произойдет его опыление. Уже через 1–2 дня после опыления начинается увядание цветка, и на 4–5 день цветок засыхает. В этом случае первые отцветшие цветки могут появиться в середине полностью цветущего соцветия.

Цветовая гамма окраски цветков *Neotinea tridentata* в изученных локалитетах изменялась в широком диапазоне. Большинство соцветий имели цветки светло-фиолетовых оттенков.

Более темные фиолетово-розоватые соцветия встречались редко. Также редки отклонения в светлую сторону, а очень светлые или почти белые формы встречались единично и не во всех местообитаниях. Наиболее редки кремовые или светло-желтые формы. В некоторых случаях отмечено изменение тона окраски цветков в процессе цветения соцветия.

На Рисунке 2.29 представлены фото соцветий, сделанные в разное время суток. Фото *а, б, в, г, е* сделаны в интервале 11–13 часов дня, фото *ж, з* – в интервале 15–16 часов. Во второй половине дня в связи с уменьшением высоты стояния солнца над горизонтом происходит сдвиг спектра солнечного света к более низким частотам (усиление желтоватых, а затем и красноватых оттенков).



Цветки разной окраски в пределах одного соцветия *а* и нижние цветки потеряли насыщенность окраски за время цветения (оттенок цвета цветков, сохранивших насыщенность – #cf74d6 по Таблице HTML-цветов). Цветовые формы соцветий: *б* – светло-розовато-фиолетовая (#c23bca); *в* – бело-фиолетовая (#f7e3ff); *г* – светло-фиолетовая (#e4a5f0); *д* – розовато-фиолетовая (#c380c4); *е* – светло-желтая ((#fcf6dd); *ё* – кремовая (#f4dbd6); *ж* – розовато-кремовая ((#e98bc0).

Рисунок 3.29 – Цветовая гамма окраски цветков *Neotinea tridentata*, привлекающих неопытных опылителей яркостью соцветий

Фотографии, представленные на Рисунке 3.29, не подвергались корректировке цветового баланса и, таким образом, представляют соцветия такими, какими их могут видеть пчелы в соответствующее время суток.

В Таблице 3.6 отображены морфометрические показатели цветка *Neotinea tridentata*. Как и для орхидей, описанных выше наименьшая вариабельность отмечается для показателя «расстояние от прилипалец до входа в шпорец», который имеет наиболее важное значение для надежного прикрепления поллиналиев к голове опылителя.

Таблица 3.6 – Морфометрические показатели цветка *Neotinea tridentata*

Параметр	Показатели выборки				
	N	min–max	$\bar{x} \pm \sigma$	σ^2	Cv, %
Высота зева венчика, мм	30	0,4–1,0	0,7 $\pm$ 0,09	0,0078	9
Ширина зева венчика, мм	30	0,6–1,3	0,9 $\pm$ 0,10	0,0092	10
Расстояние от прилипалец до входа в шпорец, мм	30	0,3–0,5	0,4 $\pm$ 0,04	0,0016	4
Длина шпорца, мм	30	1,2–2,0	1,60 $\pm$ 0,25	0,0613	25
Высота отверстия шпорца на входе, мм	30	0,14–0,22	0,1 $\pm$ 0,02	0,0004	2

Обращает на себя внимание также высокая величина коэффициента вариации для показателя «длина шпорца». Возможно, большой разброс по длине шпорца связан с относительно большой его длиной и имеющийся определенный запас длины несколько ослабил давление естественного отбора по этому признаку.

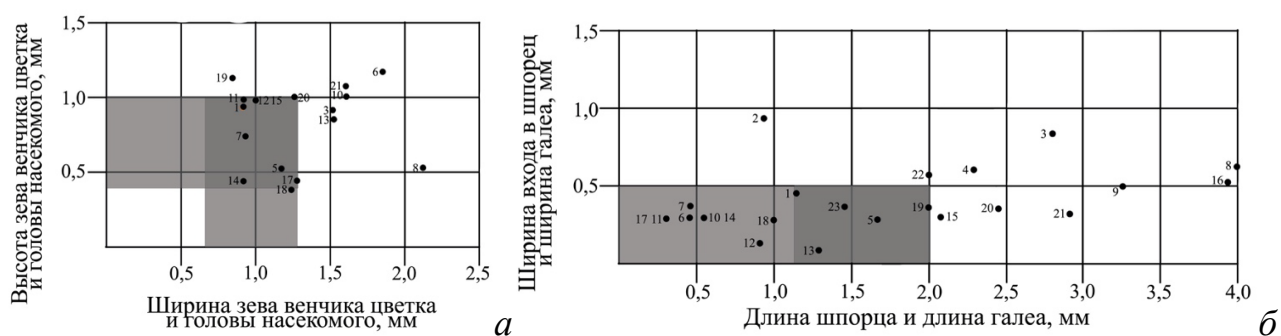
Опыление и характер взаимоотношений с опылителями. Видовой состав пчел, отловленных в непосредственной близости от мест произрастания *N. tridentata* в период его цветения и морфологическое соответствие пчел и цветков орхидеи представлены на Рисунке 3.29.

По результатам анализа данных, представленных на Рисунке 3.30, потенциальными опылителями являются 6 видов пчел, и 3 вида являются реальными опылителями *N. tridentata*.

Характер взаимоотношений *Neotinea tridentata* с опылителями отражен на Рисунке 3.31. Данные рисунка демонстрируют исключительную стабильность показателей процесса опыления цветков орхидеи неотиней трехзубчатой в течение трех последовательных сезона 2021–2023 годов.

По результатам анализа данных, представленных на Рисунке 3.30, потенциальными опылителями являются 6 видов пчел, и 3 вида являются реальными опылителями *N. tridentata*.

Характер взаимоотношений *N. tridentata* с опылителями отражен на Рисунке 3.31. Данные рисунка демонстрируют исключительную стабильность показателей процесса опыления цветков орхидеи неотиней трехзубчатой в течение трех последовательных сезона 2021–2023 годов.



1 – *Andrena carantonica*; 2 – *Andrena forsterella* Warnke; 3 – *Apis mellifera* L.; 4 – *Bombus sylvarum* L.; 5 – *Ceratina nigrolabiata* Friese; 6 – *Chelostoma maxillosus* L.; 7 – *Colletes* sp. 2; 8 – *Eucera curvitaris* Mocsarv; 9 – *Eucera longicornis* L.; 10 – *Halictus quadricinctus* (Fabricius); 11 – *Lasioglossum malachurum* (Kirby); 12 – *Halictus pauxillus* Schenck; 13 – *L. xanthopus* Kirby; 14 – *H. varipes* Morawitz; 15 – *Hoplitis andrenoides* Spinola; 16 – *Melecta luctuosa* (Scopoli); 17 – *Nomada goodeniana* (Kirby); 18 – *Nomada* sp. 1; 19 – *Nomada sexfasciata* (Panzer) ♀; 20 – *Nomada sexfasciata* (Panzer) ♂; 21 – *Osmia aurulenta* Norway; 22 – *O. bicornis* L.; 23 – *Tropinota hirta* (Poda).

** – реальные опылители орхидеи, несущие поллинии; * – потенциальные опылители. Серым цветом выделен диапазон изменчивости признака.

Рисунок 3.30 – Соответствие параметров цветка *Neotinea tridentata* и частей

ГОЛОВЫ НАСЕКОМОГО

Небольшое отклонение в численности опылителей (показатель – цветки первого свидания) в сторону уменьшения в 2021 году было компенсировано увеличением повторности посещения цветков до 2,5, что позволило в этом году даже превзойти показатели уровня опыления 2022 и 2023 годов.

Способ привлечения опылителей. *Neotinea tridentata* – орхидея, для которой характерно перекрестное опыление. При этом цветки орхидеи не выделяют нектар и привлекать опылителя орхидея может лишь яркостью цветков и соцветия, или сходством с соцветиями и цветками нектарных вдов.

Как следствие этого, для нее выгодным будет в ее окружении иметь модельные виды растений, при достижении сходства, с которыми можно ожидать увеличение привлекательности ее цветков для опылителей.

В связи с этим в дополнение к анализу видового состава опылителей на предмет их морфологического соответствия цветкам нами проанализирован видовой состав растений, цветущих в одной местности и в одно время с *N. tridentata*. Результат данного анализа представлен на Рисунке 3.32.

Пять видов совпадают с *N. tridentata* по цветовой гамме цветков и два вида еще и по форме соцветия. То есть одна четверть видов (если исключить белоцветковые) цветущих в окружении *N. tridentata* растений могут выполнять роль модельных растений, а два из них *Vicia sativa* и *Iberis simplex* – являются таковыми с наибольшей степенью вероятности.

На наш взгляд, обманной стратегии *N. tridentata* соответствует и отмеченное нами разнообразие формы и плотности соцветия, а также разнообразие рисунка и цвета цветков. Этому же способствует и большая продолжительность цветения ценопопуляции.

За 33–37 дней происходит полная смена видового состава диких пчел, то есть за время цветения *N. tridentata* происходит неоднократное появление молодых, неопытных пчел, привлекаемых на цветки орхидеи яркостью соцветий.



2021 г.



2022 г.

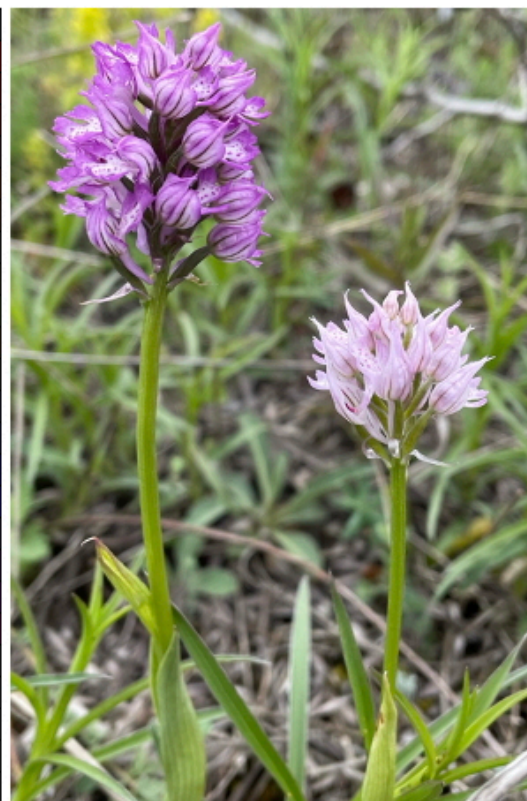


2023 г.

▨ – цветки первого свидания; ■ – опыленные цветки.

Рисунок 3.31 – Соотношение цветков разного состояния и основные показатели деятельности опылителей орхидеи *Neotinea tridentata* в разные сезоны

Вид	Цвет лепестков
<i>Adonis flammea</i> Jacq.	
<i>Adonis aestivalis</i> L.	
<i>Anagallis arvensis</i> L.	
** <i>Dictamnus gymnostylis</i> Steven	
<i>Spartium junceum</i> L.	
<i>Adonis vernalis</i> L.	
<i>Primula vulgaris</i> Huds.	
<i>Erysimum cuspidatum</i> (M. Bieb.) DC.	
<i>Hieracium gentile</i> Jord. ex Boreau	
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i> (Fisch. ex Woloszcz.) Klásk.	
<i>Bellevalia sarmatica</i> (Pall. ex Misch.) Woronow	
<i>Linum usitatissimum</i> L.	
<i>Linum nervosum</i> Waldst. & Kit.	
<i>Veronica capsellcarpa</i> Dubovik.	
<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.	
** <i>Iberis simplex</i> DC.	
** <i>Vicia sativa</i> L.	
<i>*Geranium sanguineum</i> L.	
<i>*Paeonia daurica</i> Andrews	
<i>Achillea millefolium</i> L.	
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.	
<i>Fragaria vesca</i> L.	
<i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce	
<i>Oberna commutata</i> (Guss.) Ikonn.	



* – растения со сходным цветом лепестков; ** – растения со сходным цветом лепестков и формой соцветия

Рисунок 3.32 – Растения, цветущие в местах произрастания *Neotinea tridentata* в период его цветения

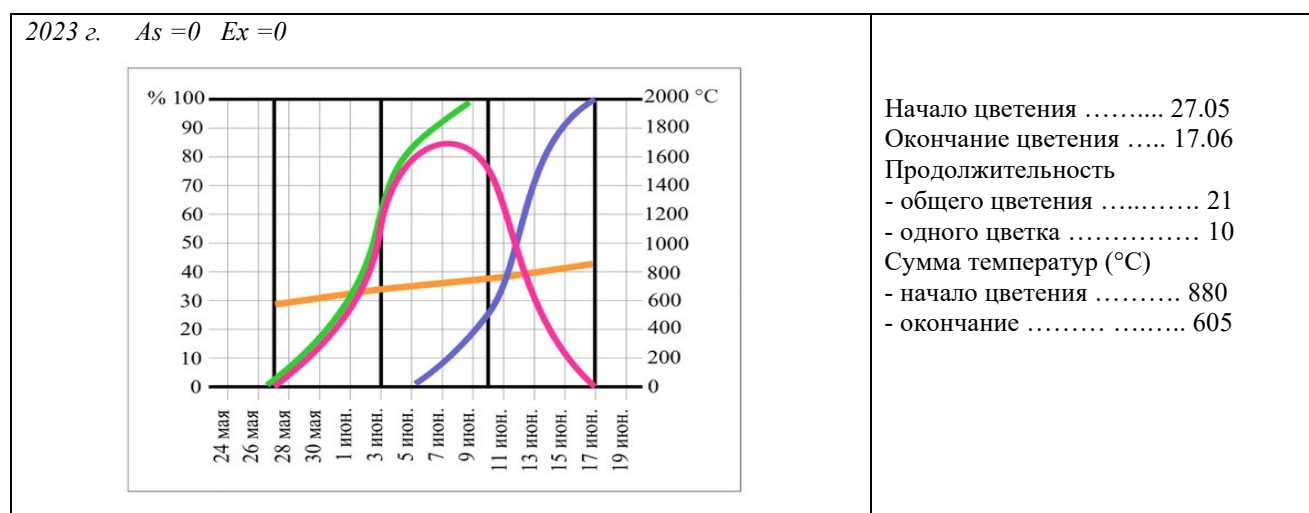
На основании этих данных можно предположить, что, относительно высокий уровень опыления *Neotinea tridentata* обеспечивается обманной стратегией, основанной на сходстве с нектарными модельными растениями и обмане неопытных опылителей.

3.5 Особенности антэкологии *Ophrys apifera*

Изучение антэкологии офриса пчелоносной (*Ophrys apifera*) проводилось на территории полевого стационара в урочище Мендер-Крутай, весенне-летний период 2023 г.

Пространственное распределение цветущих особей. *Ophrys apifera* – была отмечена в одной локации и только в 2023 году. Численность изучаемой ценопопуляции составила 8 особей. Среднее расстояние между особями в популяции составило 160 см, однако большая часть экземпляров располагается на расстоянии 1–125 см, о чем свидетельствует показатель стандартного отклонения равный 275.

Фенология цветения. Фенология цветения *O. apifera* изучалась в 2023 году (Рисунок 3.33). Полученные данные свидетельствуют об относительно непродолжительном общем времени цветения и среднем времени цветения одного цветка этой орхидеи в сезоне наблюдений 2023 года. Динамика цветения полностью укладывается в норму нормального распределения без отклонений.



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

Рисунок 3.33 – Динамика цветения *Ophrys apifera* в 2023 году

Строение и структура соцветий. В Таблице 3.7 представлены сведения о параметрах соцветий *Ophrys apifera*, а также высоте цветоноса. Характерным для этого вида, как и для всего рода в целом, является небольшая плотность соцветия и близкое расположение цветков к оси побега.

Таблица 3.7 – Морфометрические показатели генеративных особей *Ophrys apifera*

Параметр	Показатели выборки				
	N	min–max	$\bar{x} \pm \sigma$	σ^2	Cv, %
Общая высота растения, см	8	18,4–44	32,4±9,4	88,7	29
Высота соцветия, см	8	13,7–23	18,1±13,7	13,8	21
Число цветков, мм	8	2–8	5±2,2	4,7	43

Опыление и характер взаимоотношений с опылителями. По литературным данным *Ophrys apifera* является самоопыляющимся видом. В ходе наших наблюдений мы не обнаружили опылителей офриса пчелоносной, в то же время зарегистрирован высокий уровень опыления – 85 %.

3.6 Особенности антэкологии *Ophrys sphegodes* subsp. *taurica*

Изучение антэкологии офриса сосочкового (*Ophrys sphegodes* subsp. *taurica*) проводилось на территории урочища Мендер-Крутай в весенне-летние периоды 2021–2023 гг.

Распространение и пространственное распределение. На крымском полуострове *O. sphegodes* subsp. *taurica* имеет своеобразное распространение. Наибольшее число пунктов произрастания сосредоточены в западной части предгорий Крыма, единичные пункты известны в горном Крыму, на ЮБК и один на Керченском полуострове.

На территории урочища Мендер-Крутай отмечен в 4 локациях (Рисунок 3.34). Максимальное число цветущих особей выявлено в 2022 году – 135 особей. Численность по отдельным локациям: 67, 57, 14, 18. Численность особей в отдельных локациях изменялось по сезонам, но их соотношение оставалось неизменным. Биотопически *Ophrys sphegodes* subsp. *taurica* приурочен к опушкам и небольшим полянам, на Керченском полуострове отмечен в составе лугово-степной растительности и в очень разреженной посадке лоха серебристого (*Elaeagnus angustifolia* L.).

Распределение цветущих особей в пределах одной локации соответствует нормальному распределению (Рисунок 3.35).



Рисунок 3.34 – Местообитание *Ophrys sphegodes* subsp. *taurica* в урочище Мендер-Крутай (локация № 2, 2023 г.)

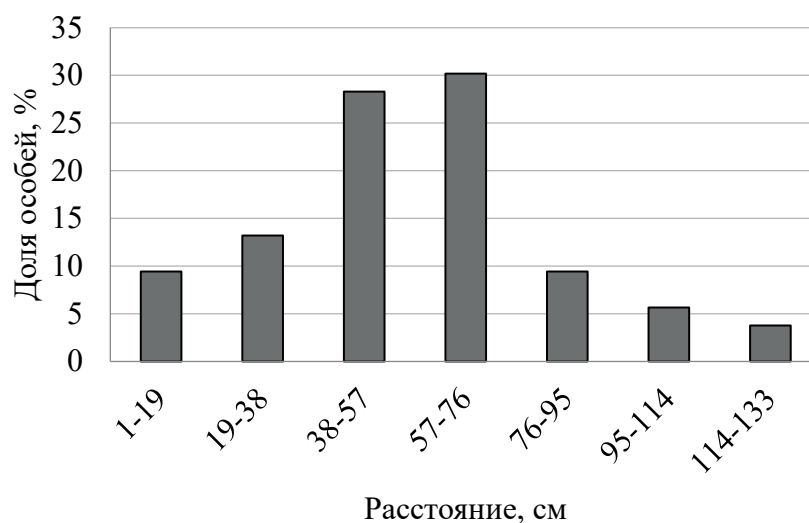
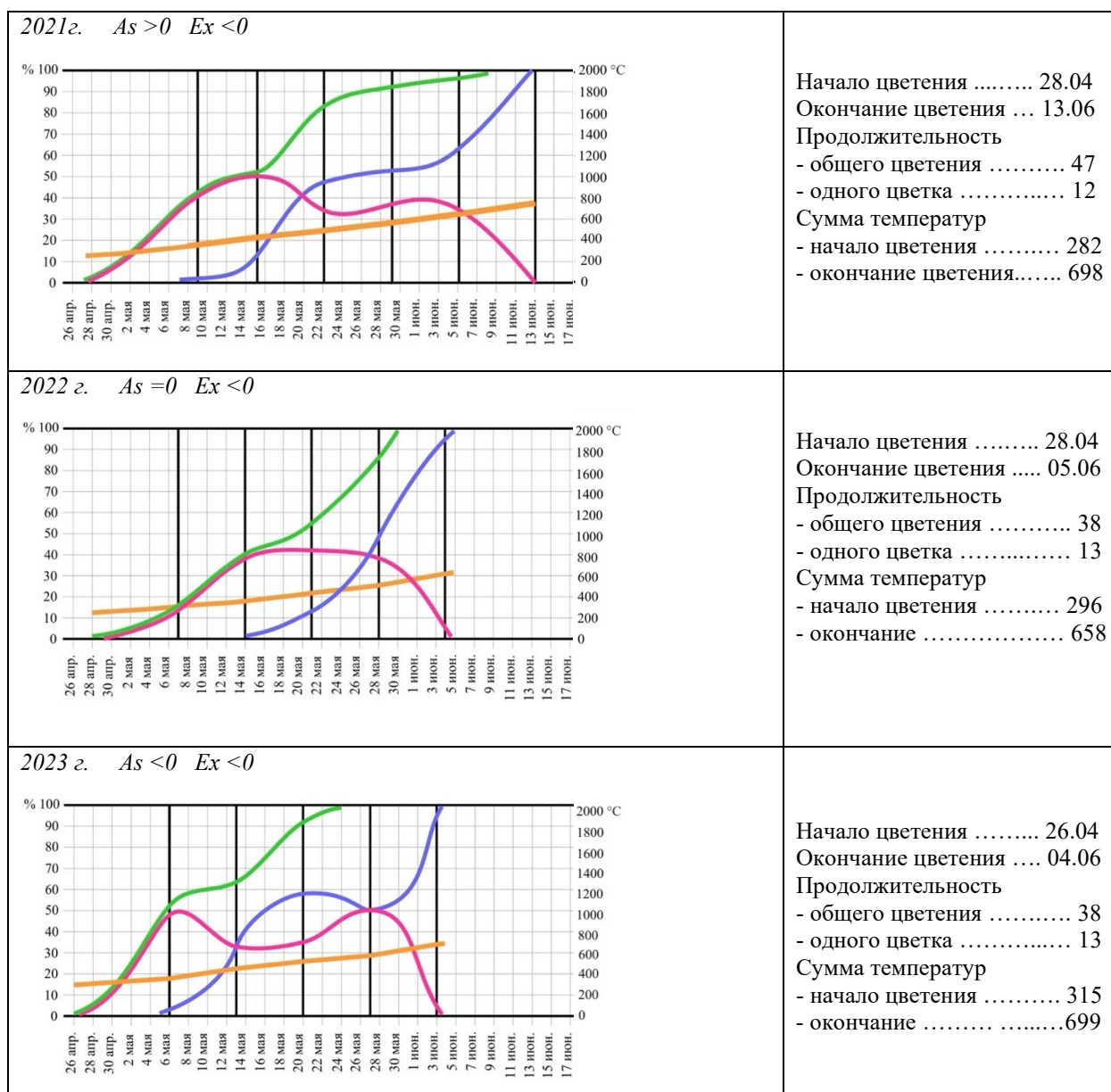


Рисунок 3.35 – Гистограмма распределения цветущих особей *Ophrys sphegodes* subsp. *taurica* по расстоянию до ближайшего соседа (57 экз.; $\bar{x}=56,7\pm 31,6$ см; Локация №1, 2023 год)

Фенология цветения. Особенности фенологии периода цветения *Ophrys sphegodes* subsp. *taurica* представлены на Рисунке 3.36. Для данного вида нами установлено почти полное соответствие календарных дат начала периода цветения

за три года наблюдений. Совпадение дат окончания цветения отмечено для 2022 и 2023 годов.



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

Рисунок 3.36 – Динамика цветения *Ophrys sphegodes* subsp. *taurica*

Соответственно в эти два года совпали и значения общей продолжительности цветения – 38 дней. В 2021 году цветение продолжалось на 9 дней больше, но средняя продолжительность цветения одного цветка была одинаковой.

Существенным отклонением динамик цветения периода цветения *Ophrys sphegodes* subsp. *taurica* является относительно большая продолжительность общего цветения ценопопуляции и двухвершинность кривых в 2021 и 2023 годах и сильная плосковершинность в 2022 году. Это уникальное явление зарегистрировано впервые. Причины этих отклонений – замедление темпа распускания цветков в середине периода цветения вплоть до полной остановки процесса распускания на несколько дней в сезоны 2021 и 2023 годов. Более подробный анализ этого явления представлен в разделе 4.

Строение и структура соцветий, морфометрические показатели цветка и соцветия, цветовая гамма цветков. Соцветия и цветки *O. sphegodes* subsp. *taurica* отличаются от других видов орхидей по внешнему виду соцветий (Рисунок 3.37).

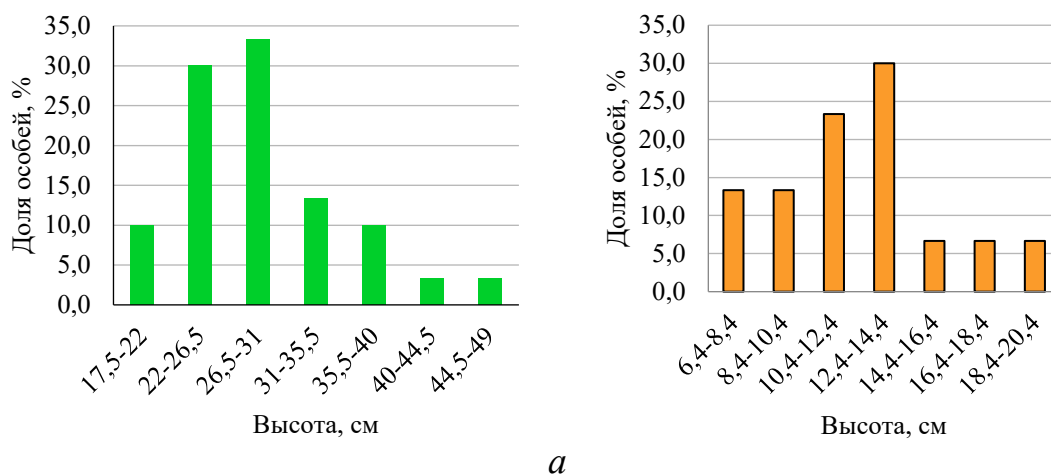


а – общий вид соцветия; *б, в* – общий вид цветков.

Рисунок 3.37 – Цветение *Ophrys sphegodes* subsp. *taurica*

На Рисунке 3.38 представлены гистограммы распределения генеративных особей *O. sphegodes* subsp. *taurica* по общей высоте и высоте соцветий.

Оба распределения соответствуют параметрам нормального распределения с небольшими отклонениями: правосторонние асимметрии распределений по общей высоте (+0,8) и по высоте соцветия (+0,3), а также отсутствие эксцесса – в первом случае (+0,4) и небольшой эксцесс во втором (−0,67).



а – Мендер-Крутай, 2022 г., 30 экз., $\bar{x}=28,8$ см; *б* – Мендер-Крутай, 2022 г., 30 экз., $\bar{x}=12,6$ см.

Рисунок 3.38 – Гистограммы распределения генеративных особей *Ophrys sphegodes subsp. taurica* по общей высоте (*а*) и высоте соцветия (*б*)

В Таблице 3.8 представлены морфометрические показатели соцветия и цветка *Ophrys sphegodes subsp. taurica*.

Таблица 3.8 – Морфометрические показатели соцветия и цветка *Ophrys sphegodes taurica*

Параметр	Значения показателей				
	N	min–max	$\bar{x} \pm \sigma$	σ^2	Cv, %
Высота растения	30	17,5–47	$28,8 \pm 6,9$	47,2	24
Высота соцветия	30	6,4–19,5	$12,6 \pm 3,6$	13,1	29
Количество цветков	30	4–10	$5 \pm 1,4$	2,1	32
Высота зева условного венчика, мм	30	0,4–0,7	$0,6 \pm 0,01$	0,005	7
Ширина зева условного венчика, мм	30	0,9–1,4	$1,2 \pm 0,04$	0,025	16
Расстояние от прилипаец до входа в условный шпорец, мм	30	0,3–0,5	$0,4 \pm 0,01$	0,004	6

Значения коэффициента вариации по всем параметрам не превышают значимой величины. За которую принято значение 30 %. При этом вновь стоит отметить, что наименьшая вариабельность свойственна тем параметрам, которые обеспечивают надёжное прикрепление поллиналиев к голове опылителя.

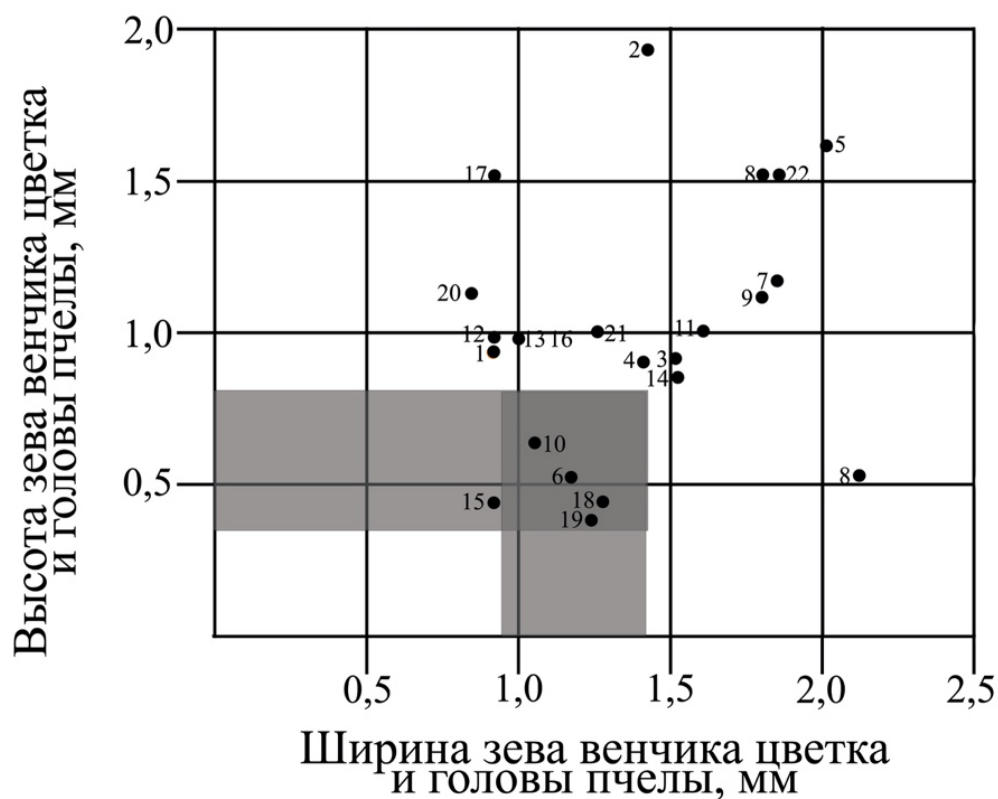
Опыление и характер взаимоотношений с опылителями. *Ophrys sphegodes* subsp. *taurica* – орхидея, цветки которой не выделяют нектар. Опыление у *O. sphegodes* subsp. *taurica* реализуется с помощью обмана опылителей, основанного на имитации самок пчел определенного вида. Обман обеспечивается визуальным сходством цветка с пчелой и феромонами, сходными с феромонами неоплодотворенной самки, которые выделяет цветок.

Видовой состав пчел, отловленных в окружении цветущих особей *O. sphegodes* subsp. *taurica* и морфологическое соответствие цветков орхидеи и пчел представлены на Рисунке 3.39.

Интересно отметить, что вид пчел, известный как опылитель этой орхидеи (*Andrena carantonica*), согласно данным рисунка не попадает по морфологическим показателям в число опылителей *O. sphegodes* subsp. *taurica*. Это объясняется тем, что пчела-опылитель ведет себя на цветке орхидеи данного вида не так, как обычно ведут себя пчелы – собиратели пыльцы и нектара. В данном случае важны не столько размеры пчелы, сколько ее особые движения сексуального поведения, которые и обеспечивают контакт пчелы с прилипальцами поллиналиев, прикрепление их к голове пчелы и вынос из цветка.

Характер взаимоотношений *O. sphegodes* subsp. *taurica* с ее реальными опылителями отражен на Рисунке 3.40.

Прежде всего обращает на себя внимание высокая доля опыленных цветков в каждый из сезонов наблюдения. Однако этот высокий результат достигался по-разному – в 2021 году за счет большей относительной плотности пчел (доля цветков первого свидания), в 2022 и в 2023 году за счет большей повторности посещения цветков (интереса пчел к цветкам). Особенно высока оказалась повторность в 2023 году, достигнув максимальной величины среди все орхидей за все сезоны наблюдений.



1 – ***Andrena carantonica* Perez; 2 – *A. forsterella* Warnke; 3 – *Apis mellifera* L.; 4 – *Bombus humilis* L.; 5 – *B. sylvarum* L.; 6 – **Ceratina nigrolabiata* Friese; 7 – *Chelostoma maxillosum* L.; 8 – *Eucera curvitaris* Mocsarv; 9 – *E. nigriventris* (Alfken); 10 – *Halictus eurygmathus* Blüthgen; 11 – *H. quadricinctus* (Fabricius); 12 – *Lasioglossum malachurum* (Kirby); 13 – *Halictus pauxillus* Schenck; 14, 15 – **Halictus varipes* Morawitz ; 16 – *Hoplitis andrenoides* Spinola; 17 – *Melecta luctuosa* (Scopoli); 18 – **Nomada goodemiana* (Kirby); 19 – **N. sp. 1*; 20 – *N. sexfasciata* Panzer ♀; 21 – *N. sexfasciata* Panzer ♂; 22 – *Osmia aurulenta* Norway.

** – реальные опылители орхидеи, несущие поллинии; * – потенциальные опылители.
Серым цветом выделен диапазон изменчивости признака.

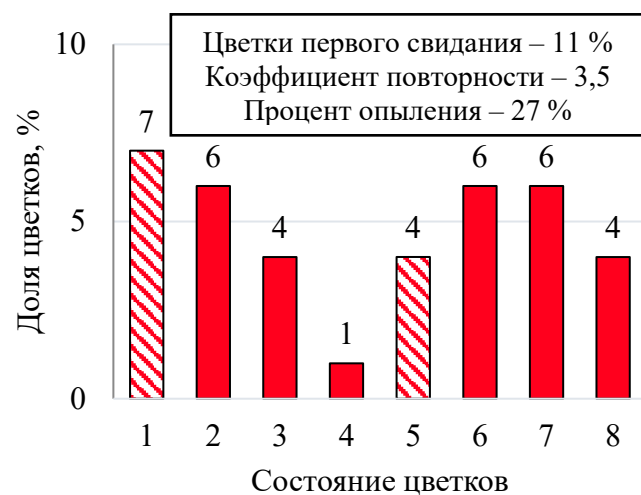
Рисунок 3.39 – Соответствие параметров цветка *O. sphegodes* subsp. *taurica* и частей головы пчел



2021 г.



2022 г.



2023 г.

– цветки первого свидания;
 – опыленные цветки.

Рисунок 3.40 – Соотношение цветков разного состояния и основные показатели деятельности опылителей орхидеи *Ophrys sphegodes* subsp. *taurica* в разные сезоны

В связи с особым механизмом привлечения опылителей на цветки *Ophrys sphegodes* subsp. *taurica* (за счет имитации самок пчел) интерес вызывает проведение анализа состава меллитофильных растений в отношении визуального сходства с их соцветиями и цветками цветков орхидеи в аспекте сравнения с нектарными и безнектарными видами с другими механизмами привлечения опылителей. На Рисунке 3.41 представлен видовой состав растений, цветущих одновременно с *O. sphegodes* subsp. *taurica* в месте произрастания орхидеи, для оценки наличия модельных или кормовых растений.

Вид	Цвет лепестков
<i>Dictamnus gymnostylis</i> Steven	
<i>Onosma taurica</i> Pall. ex Willd.	
<i>Adonis vernalis</i> L.	
<i>Primula vulgaris</i> Huds.	
<i>Spartium junceum</i> L.	
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i> (Fisch. ex Woloszcz.) Klásk.	
<i>Bellevalia sarmatica</i> (Pall. ex Misch.) Woronow	
<i>Iberis simplex</i> DC.	
<i>Jurinea roegneri</i> K. Koch	
<i>Paeonia daurica</i> Andrews	
<i>Convallaria majalis</i> L.	
<i>Fragaria vesca</i> L.	
<i>Lomelosia argentea</i> (L.) Greuter & Burdet	
<i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce	

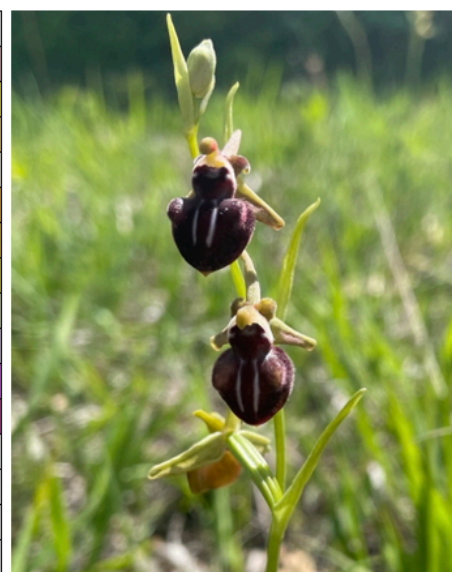


Рисунок 3.41 – Растения, цветущие в месте произрастания *Ophrys sphegodes* subsp. *taurica* в период его цветения

3.7 Особенности антэкологии *Orchis purpurea*

Изучение антэкологических особенностей ятрышника пурпурного (*O. purpurea*) проводилось нами на территории полевого стационара (урочище Мендер-Крутай) в весенне-летние периоды 2021–2023 годов, а также в некоторых других предгорных пунктах Крыма в предыдущие годы.

Пространственное распределение. *Orchis purpurea* – одна из наиболее распространённых орхидей в Крыму. Наиболее часто ятрышник пурпурный встречается в Горном Крыму и предгорьях. Существенно менее распространен на Южном берегу Крыма, где отмечен на отдельных территориях его восточного и западного участков.

В урочище Аян на протяжении нескольких лет наблюдалось цветение от 85 до 125 особей неизменно в пределах одной локации, площадью около 200 м². Цветущие особи в этой локации располагались в виде 2-х групп, на небольшом расстоянии друг от друга и 1–3 одиночных особей на расстоянии 4–5 метров от групп (Рисунок 3.42).



а – группа особей на опушке; *б* – группа особей на опушке под пологом светлого леса; *в* – одиночная особь в кустарнике; *г* – группа особей на открытой поляне.

Рисунок 3.42 – Ценопопуляция *Orchis purpurea* в урочище Аян

Группы цветущих особей в этом урочище располагались частично на открытой поляне, частично вдоль опушки, заходя под полог светлого леса (видимо, недавно вышедшего на поляну) и частично среди зарослей кустарников.

Пространственное распределения цветущих особей *Orchis purpurea* в пределах одной локации в урочище Аян соответствует типичному распределению «разломанного стержня» МакАртура при среднем расстоянии между особями 103 см (Рисунок 3.43).

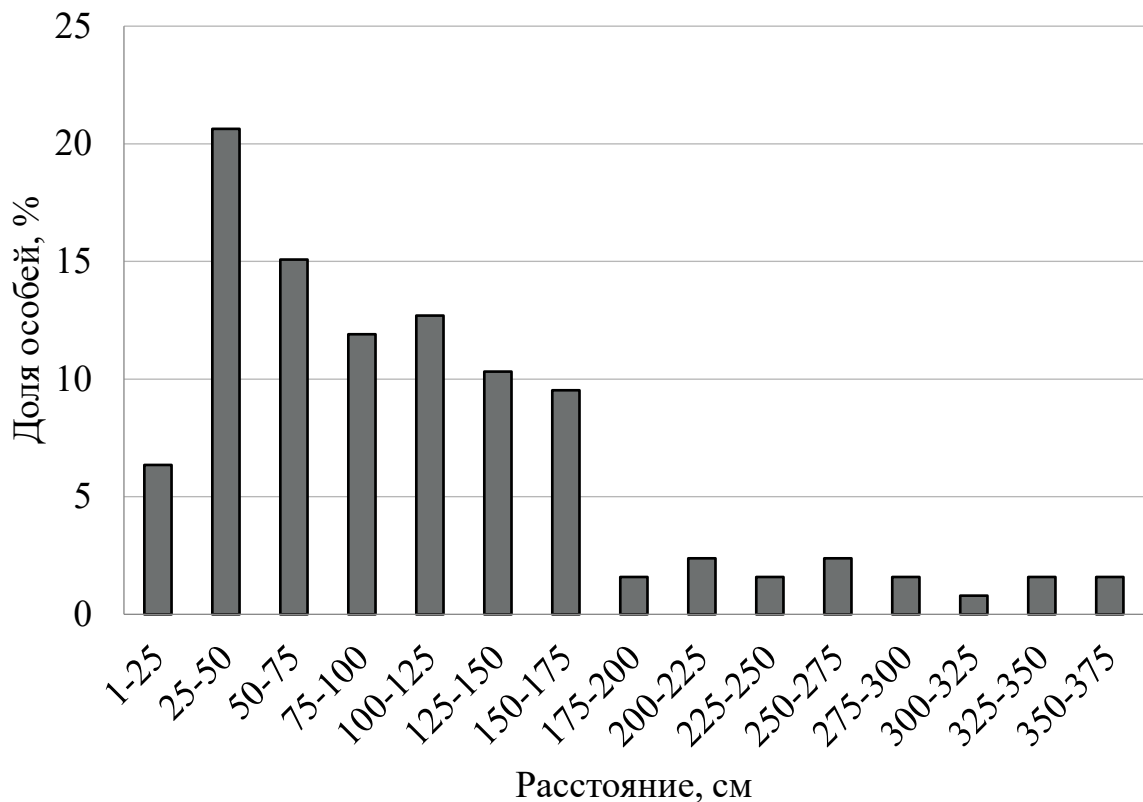
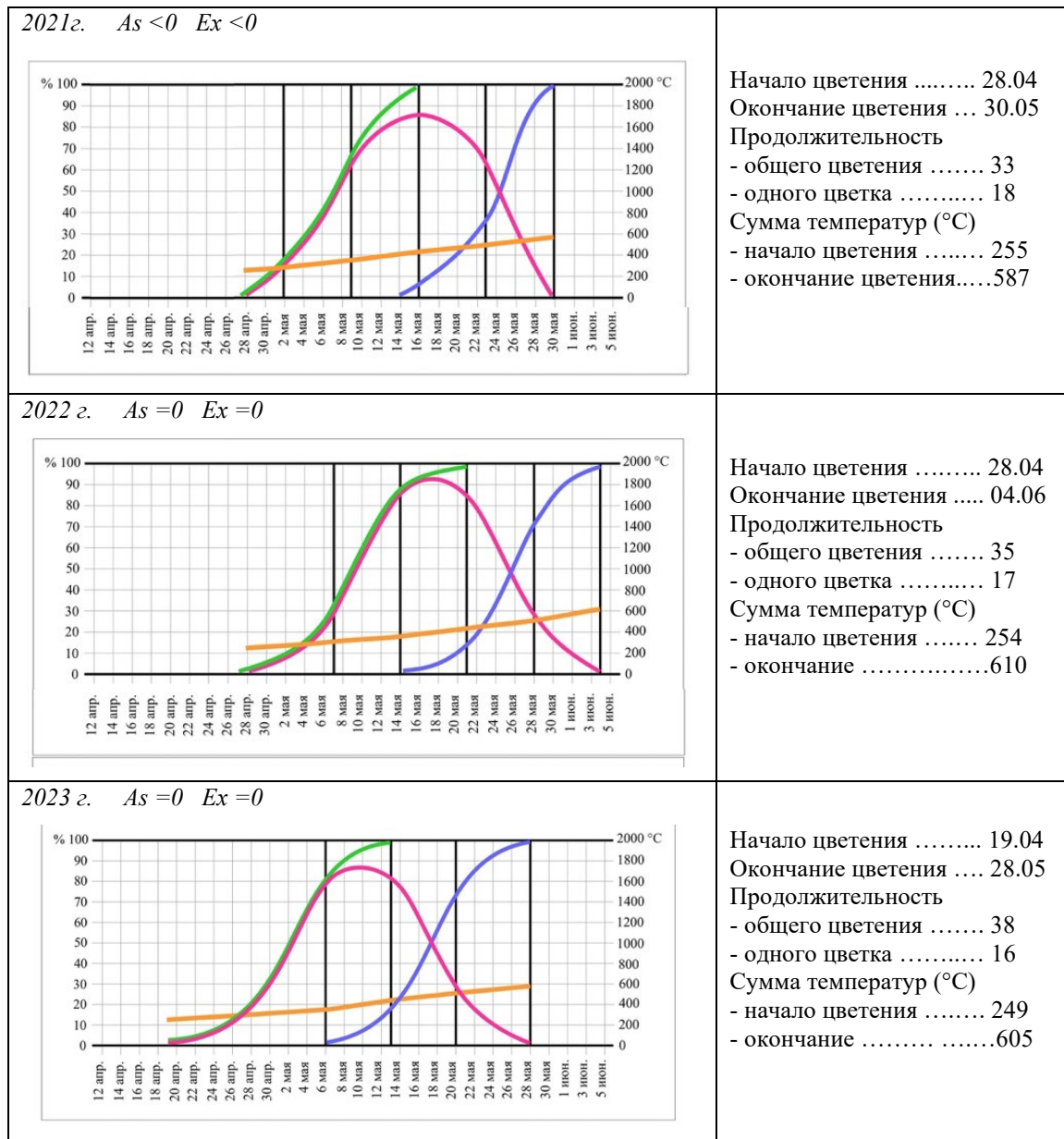


Рисунок 3.43 – Гистограмма распределения цветущих особей *Orchis purpurea* по расстоянию до ближайшего соседа в одной из локаций предгорного Крыма (126 экз., $\bar{x}$ = 103 см, урочище Аян, 2014 г.)

В урочище Мендер-Крутай цветение *Orchis purpurea* в 2021–2023 годах наблюдалось в нескольких локациях. Минимальное количество локаций произрастания зафиксировано в 2021 году – 7, а максимальное в 2022 – 12. Количество особей менялось в каждый год наблюдений, общая численность ежегодно была свыше 100 экземпляров.

Фенология цветения. Результаты оценки фенологических параметров *Orchis purpurea* представлены на Рисунке 3.44.



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

Рисунок 3.44 – Динамика цветения *Orchis purpurea*

Данный вид можно отнести к наиболее стабильным по основным антропоэкологическим показателям, полученным за три сезона наблюдений. Такие

показатели как общая продолжительность цветения ценопопуляции и средняя продолжительность цветения одного цветка отличались не более чем на 5–8 %. Не отмечено существенных отклонений и в отношении характера динамики цветения – отклонений по показателям асимметрии и эксцесса в кривых распределения числа цветущих цветков по шкале времени.

Не отмечено существенных отклонений по сумме температур начала и окончания цветения. Максимальное отклонение в первом случае составило меньше 2 %, а во втором – меньше 4 %.

Строение и структура соцветий, морфометрические показатели цветка и соцветия, цветовая гамма цветков. Ятрышник пурпурный по размеру и внешнему виду соцветий является самым ярким из изученных видов. Этому способствует большие размеры соцветия и яркая окраска цветков. Кроме того, цветки *O. purpurea* проявляют исключительное разнообразие в отношении формы лепестков и их окраски (Рисунок 3.45).

В отдельных случаях наблюдается отличия в форме, окраске и рисунке у цветков даже в пределах одного соцветия (Рисунок 3.45 б). На наш взгляд это имеет прямое отношение к механизму привлечения опылителей обманным путем.

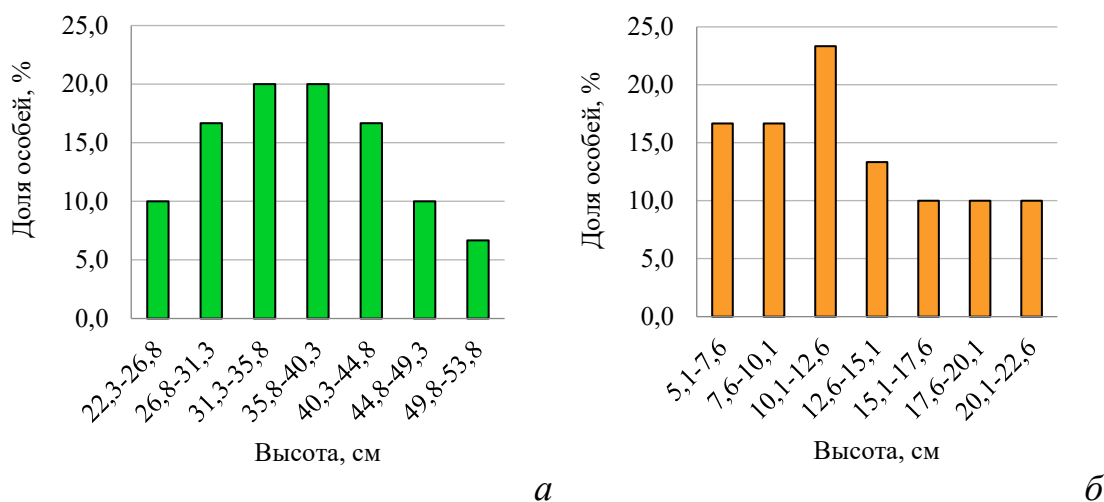
На Рисунке 3.46 представлены гистограммы распределения особей *Orchis purpurea* по общей высоте (Рисунок 3.46 а) и высоте соцветий (Рисунок 3.46 б). Обе гистограммы соответствуют нормальному распределению с небольшими отклонениями по показателю эксцесса.

В Таблице 3.9 представлены данные морфометрических показателей генеративных растений *Orchis purpurea*.

Наиболее высокие значения коэффициента вариации для данного вида отмечены для высоты соцветия, числа цветков, высоты зева венчика от 39 до 51 %, а наименьшее значение присуще параметру расстояние от прилипалец до входа в шпорец. Этот параметр наиболее важен для обеспечения правильного (надежного) прикрепления поллиналиев к голове опылителя. Такие же относительно небольшие значения коэффициента вариации имели и параметры структур шпорца цветка, которые непосредственно контактируют со хоботком пчелы.



Рисунок 3.45 – Разнообразие соцветий *Orchis purpurea* по числу цветков, плотности, форме и окраске цветков



a – Мендер-Крутай, 2022 г., 30 экз., $\bar{x} = 36$ см;

б – Мендер-Крутай, 2022 г., 30 экз., $\bar{x} = 12,6$ см.

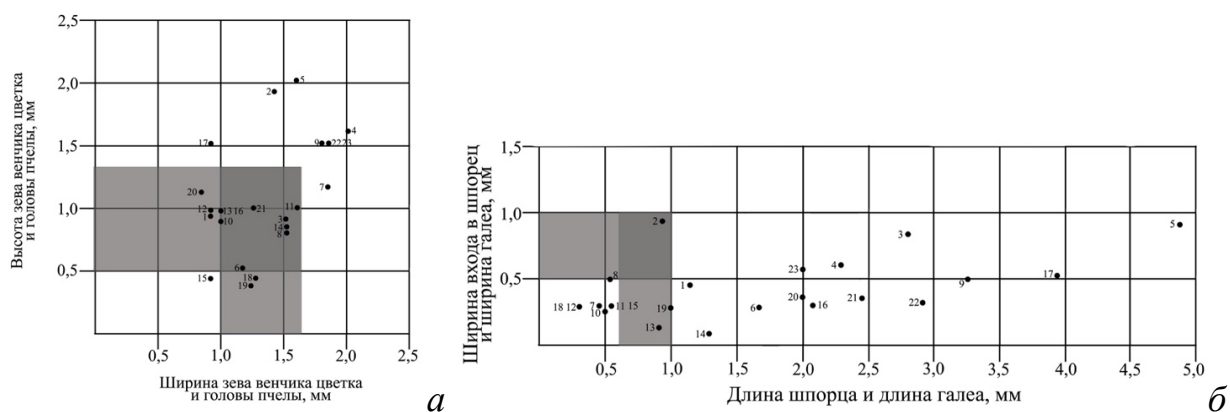
Рисунок 3.46 – Гистограммы распределения генеративных особей *Orchis purpurea* по общей высоте (*a*) и высоте соцветия (*б*)

Таблица 3.9 – Морфометрические показатели генеративных растений *Orchis purpurea* (Мендер-Крутай, 2023 г.)

Параметр	Показатели выборки				
	N	min–max	$\bar{x} \pm \sigma$	σ^2	Cv, %
Общая высота растения, см	30	22,3–52,4	$37 \pm 8,4$	70	23
Высота соцветия, см	30	5,1–21,2	$13 \pm 4,9$	24	39
Число цветков, шт	30	12–77	$30 \pm 14,4$	208	51
Высота зева венчика, мм	30	0,5–1,4	$0,9 \pm 0,1$	0,016	40
Ширина зева венчика, мм	30	1,0–1,6	$1,2 \pm 0,1$	0,017	34
Расстояние от прилипаец до входа в шпорец, мм	30	0,6–1,0	$0,8 \pm 0,1$	0,015	16
Длина шпорца, мм	30	0,6–1,0	$0,8 \pm 0,126$	0,0150	16
Высота отверстия шпорца на входе, мм	30	1,8–2,4	$2,1 \pm 0,205$	0,0410	10
Высота канала шпорца в месте максимального изгиба, мм	30	0,7–1,1	$0,8 \pm 0,103$	0,0100	12

Характер взаимоотношений с опылителями. Видовой состав пчел, обнаруженных в местах произрастания *Orchis purpurea* в период его цветения и морфологическое соответствие цветков орхидеи и пчел представлены на Рисунке 3.47.

Самки пчел четырех видов *O. aurulenta*, *H. calceatus*, *A. mellifera*, *O. bicornis* отловлены с прикрепленными к голове опылителя поллиниями. Они являются реальными опылителями *O. purpurea*.



1 – *Andrena carantonica* Perez; 2 – *A. forsterella* Warnke; 3 – ***Apis mellifera* L.; 4 – **Bombus sylvarum* L.; 5 – *B. zonatus* L.; 6 – **Ceratina nigrolabiata* Friese; 7 – *Chelostoma maxillosus* L.; 8 – **Colletes* sp. 1; 9 – *Eucera longicornis* L.; 10 – ***Halictus calceatus* (Scopoli); 11 – **H. quadricinctus* (Fabricius); 12 – *Lasioglossum malachurum* (Kirby); 13 – *Halictus pauxillus* Schenck; 14, 15 – *H. varipes* Morawitz; 16 – **Hoplitis andrenoides* Spinola; 17 – *Melecta luctuosa* (Scopoli); 18 – *Nomada goodeniana*; 19 – *N.* sp. 1; 20 – *N. sexfasciata* Panzer ♂; 21 – *L. malachurum* (Kirby); 22 – ***Osmia aurulenta* Norway; 23 – ***O. bicornis* L.

** – реальные опылители орхидеи, несущие поллинии; * – потенциальные опылители. Серым цветом выделен диапазон изменчивости признака.

Рисунок 3.47 – Соответствие параметров цветка *Orchis purpurea* и частей головы пчелы

Потенциальными опылителями *Orchis purpurea* являются – *A. mellifera*, *B. sylvarum*, *C. nigrolabiata*, *C. sp.1*, *H. calceatus*, *H. quadricinctus*, *H. andrenoides*, *L. malachurum*.

Характер взаимоотношений и эффективность пчел-опылителей по наиболее важным параметрам отражены на Рисунке 3.48. Для *O. purpurea* характерен одинаковый, одинаковый и высокий процент опыления особей за все три года исследований.



2021 г.



2022 г.



2023 г.

 – цветки первого свидания;  – опыленные цветки.

Рисунок 3.48 – Соотношение цветков разного состояния и основные показатели деятельности опылителей орхидеи *Orchis purpurea* в разные сезоны

Отдельного внимания заслуживают выявленные нами отличия уровня опыления одиночно цветущих особей (41 %) и особей, цветущих в группах (32). При этом более высокий процент опыления достигался за счет большей относительной численности при меньшей повторности посещения цветков.

Способ привлечения опылителей. Так как цветки *O. purpurea* не выделяет нектар, но при этом опыляется перекрестно, можно предположить, что вероятным механизмом привлечения опылителей является их обман, который осуществляется за счет сходства цветков с цветками нектароносных видов растений (Рисунок 3.49).

Вид	Цвет лепестков
<i>Adonis flammea</i> Jacq.	Красный
<i>Adonis aestivalis</i> L.	Красно-оранжевый
<i>Anagallis arvensis</i> L.	Оранжево-красный
** <i>Dictamnus gymnostylis</i> Steven	Розово-красный
<i>Adonis vernalis</i> L.	Оранжевый
<i>Orobanche lutea</i> Baumg.	Оранжево-желтый
<i>Cerinthe minor</i> L.	Желто-оранжевый
<i>Primula vulgaris</i> Huds.	Желтый
<i>Helianthemum stevenii</i> Rupr. ex Juz. & Pozdeeva	Желто-зеленый
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i> (Fisch. ex Woloszcz.) Klásk.	Желтый
<i>Erysimum cuspidatum</i> (M. Bieb.) DC.	Желтый
<i>Bellevia sarmatica</i> (Pall. ex Misch.) Woronow	Зелено-желтый
<i>Linum usitatissimum</i> L.	Синий
<i>Veronica capsellcarpa</i> Dubovik.	Синий
<i>Aegonychon purpureocaeruleum</i> (L.) Holub	Синий
<i>Ajuga orientalis</i> L.	Синий
<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.	Синий
** <i>Iberis simplex</i> DC.	Светло-розовый
** <i>Vicia sativa</i> L.	Фиолетово-розовый
<i>*Geranium sanguineum</i> L.	Фиолетовый
<i>*Paeonia daurica</i> Andrews	Фиолетовый
<i>Achillea millefolium</i> L.	Белый
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.	Белый
<i>Convallaria majalis</i> L.	Белый
<i>Fragaria vesca</i> L.	Белый
<i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce	Белый



* — растения со схожим цветом лепестков; ** — растения со схожим цветом лепестков и формой цветка

Рисунок 3.49 – Растения, цветущие в местах произрастания *Orchis purpurea* в период его цветения

Таким образом, важным условием успешного опыления ятрышника пурпурного является наличие в окружении цветущих особей, модельных растений, сходство с которыми может обеспечить достаточный уровень опыления орхидеи.

Важными в данном случае является сходство в окраске цветков и сходство с внешним видом соцветия. На Рисунке 3.49 представлены виды растений, цветущие в месте произрастания *Orchis purpurea* в период его цветения. Данные рисунка указывают, что как минимум 5 видов растений имеют сходный цвет соцветий и цветков, а 5 видов из них и сходную форму соцветий.

Таким образом, большое, яркое соцветие, разнообразная окраска цветков и наличие модельных растений – это те условия, которые способствуют обману опылителей и обеспечивают высокий уровень опыления.

3.8 Особенности антэкологии *Platanthera chlorantha*

Изучение антэкологии любки зеленоцветковой (*Platanthera chlorantha*) проводилось на территории урочища Мендер-Крутай в весенне-летние периоды 2021–2023 годов, а также в некоторых других пунктах Предгорной зоны Крыма в эти и предыдущие годы.

Пространственное распределение. *Platanthera chlorantha* – одна из наиболее распространенных орхидей Крыма. Любка зеленоцветковая отмечена во всех природных зонах Крыма, кроме степной. Встречается в лесах и редколесьях, как правило, на опушках, в негустых кустарниковых зарослях. Произрастает в составе, как правило, небольших групп, или одиночно.

В урочище Мендер-Крутай максимальное количество локаций отмечено в 2023 году – 5, а максимальное общее число особей отмечено в 2022 году – 18. Изучение особенностей пространственного распределения особей было затруднено, в связи с повреждением особей домашними животными. В первый год исследования к моменту начала цветения сохранился лишь один экземпляр.

Характер пространственного распределения особей отражен на Рисунке 3.50. Гистограмма распределения цветущих особей представляет собой типичное распределение МакАртура, при среднем расстоянии между особями 53 см.

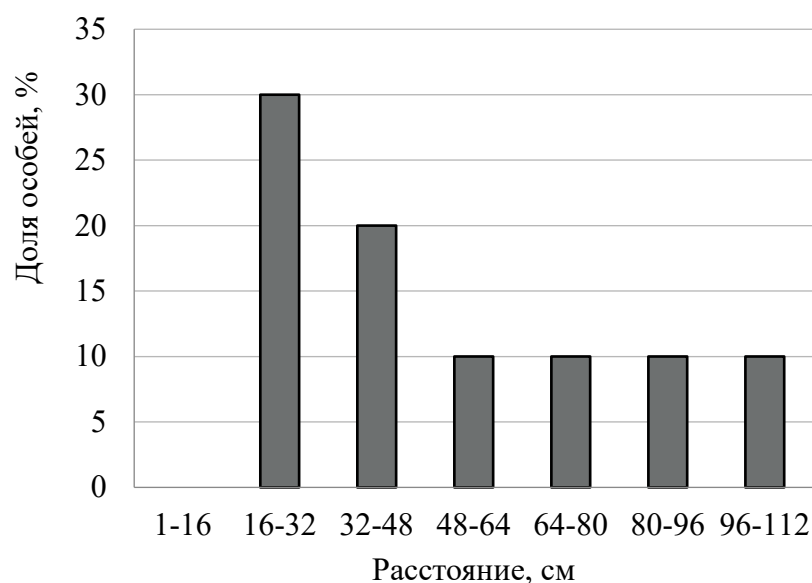


Рисунок 3.50 – Гистограмма распределения цветущих особей *Platanthera chlorantha* по расстоянию до ближайшего соседа (9 экз., $\bar{x}=55$ см, Локация №4, 2023 год)

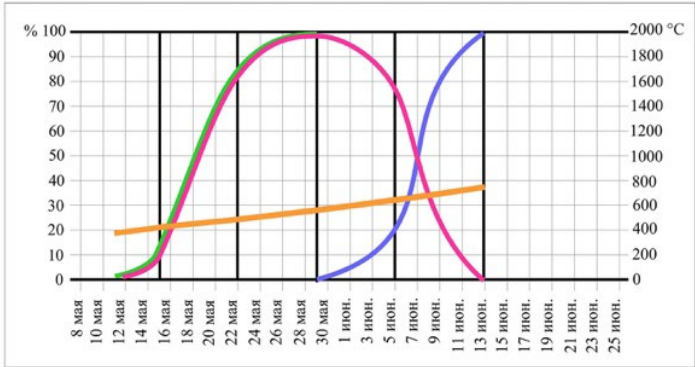
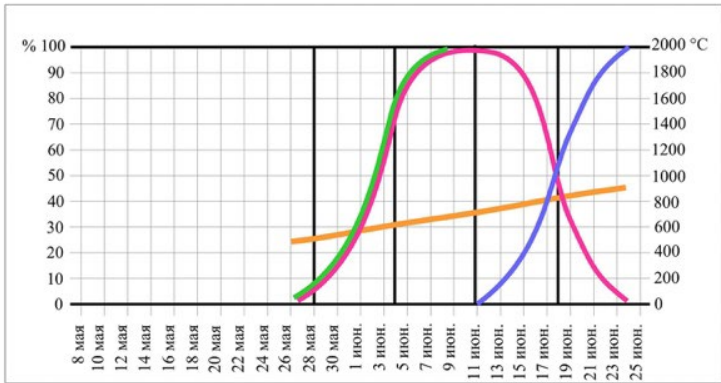
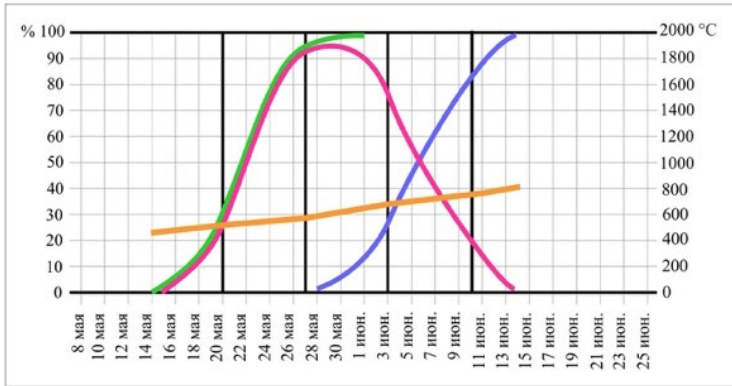
Фенология цветения. Особенности фенологии цветения *Platanthera chlorantha* отражены на Рисунке 3.51.

Основные показатели фенограмм по отдельным сезонам в целом сходны, как и характер динамик цветения. Исключение составляет динамика цветения 2021 года, которая отличается большей продолжительностью цветения одного цветка, при сходном темпе зацветания, более низким значением суммы температур начала цветения и ранними сроками зацветания. Более полное рассмотрение отмеченных отклонений проведено в разделе 4.

Строение и структура соцветий, морфометрические показатели цветка и соцветия, цветовая гамма цветков. Цветки орхидеи *P. chlorantha* выделяют нектар, который из-за очень узкого и длинного шпорца доступен только длиннохоботным бабочкам (Рисунок 3.52).

В Крыму таковыми являются ночные бабочки – бражники. Привлечение ночных бабочек обеспечивается белым цветом лепестков цветка *P. chlorantha*, большими размерами заметных издалика соцветий (Рисунок 3.52), которые достигаются не столько за счет размеров собственно цветков, сколько за счет

большого расстояния между ними, а также тонким цветочным ароматом, который в сумерках начинают испускать цветки любки зеленоцветковой.

2021 г. $As = 0$ $Ex < 0$ 	Начало цветения 11.05 Окончание цветения 13.06 Продолжительность - общего цветения 33 - одного цветка 21 Сумма температур (°C) - начало цветения 405 - окончание цветени..я..... 756
2022 г. $As = 0$ $Ex < 0$ 	Начало цветения 26.05 Окончание цветения 24.06 Продолжительность - общего цветения 29 - одного цветка 16 Сумма температур (°C) - начало цветения 465 - окончание 873
2023 г. $As > 0$ $Ex =$ 	Начало цветения 14.05 Окончание цветения 14.06 Продолжительность - общего цветения 30 - одного цветка 14 Сумма температур (°C) - начало цветения 431 - окончание цветения 831

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

Рисунок 3.51 – Динамика цветения *Platanthera chlorantha*



а – соцветие на стадии распускания последних цветков; *б* – цветок, не посещенный опылителем, с двумя не извлеченными поллиниями; *в* – цветок, посещенный опылителем, один поллиний извлечен; *г* – цветок, посещенный опылителем, оба поллиния извлечены.

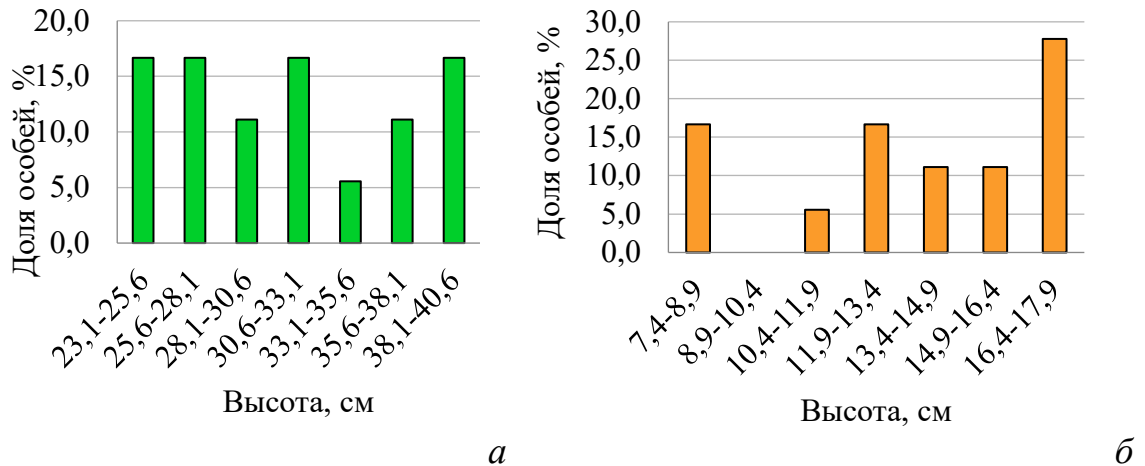
Рисунок 3.52 – Цветение орхидеи *Platanthera chlorantha*

Рисунок 3.53 отображает характер распределения генеративных особей *Platanthera chlorantha* по общей высоте (*а*) и высоте соцветия (*б*). Данный вид является единственным, для которого полученные распределения не укладываются

в параметры нормального распределения. Возможно, что эти отклонения связаны с выборочной элиминацией цветущих особей козами или коровами.

Основные морфометрические показатели цветка и шпорца цветка *Platanthera chlorantha* представлены в Таблице 3.10.

Значимая величина коэффициента вариации отмечена только для ширины зева венчика, все остальные параметры имеют невысокий коэффициент вариации.



а – Мендер-Крутай, 2022 г., 30 экз., $\bar{x} = 31,2$ см;

б – Мендер-Крутай, 2022 г., 30 экз., $\bar{x} = 13,5$ см.

Рисунок 3.53 – Гистограммы распределения генеративных особей *Platanthera chlorantha* по общей высоте (а) и высоте соцветия (б)

Таблица 3.10 – Морфометрические показатели цветка *Platanthera chlorantha*

Параметр	Показатели выборки				
	N	min-max	$\bar{x} \pm \sigma$	σ^2	Cv, %
Высота зева венчика, мм	30	0,6–0,9	$0,7 \pm 0,01$	0,0107	10
Ширина зева венчика, мм	30	1,2–2,3	$1,7 \pm 0,16$	0,1585	40
Расстояние от прилипаец до входа в шпорец, мм	30	1,2–1,4	$1,3 \pm 0,01$	0,0081	9
Длина хорды дуги, мм	30	1,2–1,4	$1,3 \pm 0,01$	0,0081	9
Высота отверстия шпорца на входе, мм	30	0,9–1,2	$1,1 \pm 0,01$	0,0095	10
Высота канала шпорца в месте максимального изгиба, мм	30	0,5–0,8	$0,6 \pm 0,01$	0,0097	10

Повышенная вариабельность ширины зева венчика можно объяснить спецификой места прикрепления поллинариев на голове опылителей. Поллинарии *Platanthera chlorantha* прикрепляются к глазам бражника. Прикрепление в таком месте требует большей ширины зева венчика, желательно без ограничения.

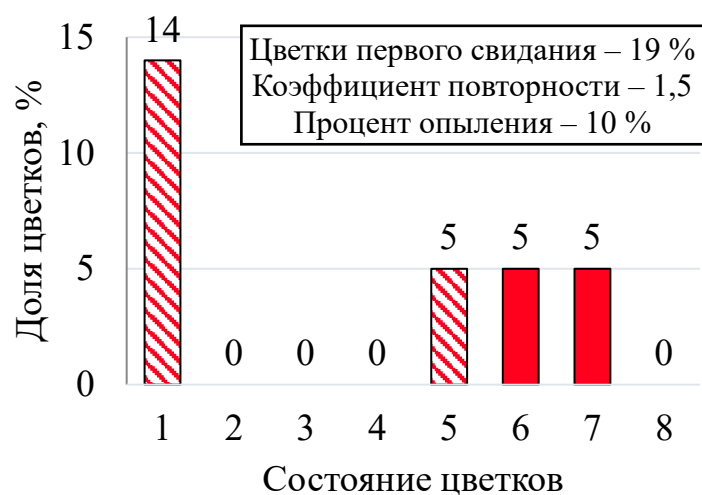
Для морфометрических параметров шпорца цветка характерны небольшие значения коэффициента корреляции (Таблица 3.10). Данные параметры являются наиболее важными для реализации стратегии сужения круга опылителей – основной для нектарных видов, и поэтому они находятся под более строгим контролем со стороны естественного отбора.

Опыление и характер взаимоотношений с опылителями. *P. chlorantha*, один из немногих видов орхидей, произрастающих в Крыму, выделяющих нектар, привлекающий опылителей. В ходе наших исследований были совершены 4 вечерних выезда на полевой стационар (Мендер-Крутай) с целью отлова ранее указанных в литературе ночных бабочек – опылителей *P. chlorantha*. Однако ни один из выездов не привел к успеху.

Однако проведенные нами просмотры состояния цветков *P. chlorantha*, позволяет сделать некоторые заключения о характере и результатах взаимоотношений любки зеленоцветковой с опылителями. На Рисунке 3.54 представлены результаты такого просмотра.

В 2021 году, как было отмечено выше, для наблюдений удалось использовать только одну особь *P. chlorantha*. По этой причине полученные результаты нельзя считать достаточно репрезентативными.

По просмотру цветков, цветение которых проходило в 2022 и 2023 голах, можно заключить, что опыление *P. chlorantha* в урочище Мендер-Крутай в эти два сезона было достаточно успешным – 23 и 27 % опыленных цветков в 2022 и 2023 году, соответственно. Таким же стабильным и относительно высокими были два других показателя – доля цветков первого свидания и повторность посещения цветков. Первый показатель свидетельствует об относительно высокой численности опылителей, а второй о привлекательности для них цветков орхидеи.



2021 г.



2022 г.



2023 г.

 – цветки первого свидания;  – опыленные цветки.

Рисунок 3.54 – Соотношение цветков разного состояния и основные показатели деятельности опылителей орхидеи *Platanthera chlorantha* в разные сезоны

Интересно отметить, что и для 2021 года высокая численность опылителей подтверждена на индивидуальном уровне. Низкий показатель повторности и как результат этого низкий процент опыления, возможно, свидетельствует о том, что успешному опылению *Platanthera chlorantha* способствует нахождение цветущих особей в группе, одиночное расположение не способствует опылению.

Способ привлечения опылителей. Своеобразный состав опылителей *Platanthera chlorantha* не предполагает наличие конкурентной флоры среди видов растений, имеющих яркую окраску и привлекающих опылителей днем. Список растений, цветущих в окружении *P. chlorantha* и одновременно с ней (Рисунок 3.55), не показал наличие возможных конкурентов орхидеи данного вида. Видов, опыление которых осуществляли ночные бабочки, не выявлено.

Вид	Цвет лепестков	
<i>Onobrychis jailae</i> Czernova	Red	
<i>Onobrychis arenaria</i> (Kit.) DC.	Pink	
** <i>Dictamnus gymnostylis</i> Steven	Light pink	
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	Yellow	
<i>Barbarea arcuata</i> (Opiz ex J. et C. Presl) Reichenb.	Yellow	
<i>Helianthemum stevenii</i> Rupr. ex Juz. & Pozdeeva	Yellow	
<i>Linum nervosum</i> Waldst. & Kit.	Blue	
<i>Salvia nemorosa</i> L.	Dark blue	
<i>Jurinea roegneri</i> K. Koch	Purple	
* <i>Convallaria majalis</i> L.		
* <i>Filipendula vulgaris</i> Moench		
* <i>Trifolium repens</i> L.		

* – растения со сходным цветом лепестков; ** – растения со сходным цветом лепестков и формой соцветия

Рисунок 3.55 – Растения, цветущие в местах произрастания *Platanthera chlorantha* в период его цветения

3.9 Особенности антэкологии *Steveniella satyrioides*

Изучение особенностей антэкологии стевениеллы сатириовидной (*Steveniella satyrioides*) проводилось на территории урочища Мендер-Крутай в весенне-летние периоды 2021–2023 годов, а также в некоторых других пунктах Предгорной зоны Крыма в предыдущие годы.

Пространственное распределение цветущих особей. По известным данным *S. satyrioides* встречается во всех природных зонах Крыма, кроме степной, однако неравномерно и преимущественно в предгорьях и в зоне горных лесов северного макросклона Крымских гор. В предгорьях этот вид встречается на лесных полянах и по опушкам очень локально и всегда в небольшом числе – не более 35 особей в одной локации.

Характерными для вида являются колебания численности по сезонам, вплоть до исчезновения в отдельные годы (например, в урочище Аян в 2024 г.). В урочище Мендер-Крутай нами выявлено 12 малочисленных локаций *Steveniella satyrioides*. На протяжении трех лет численность особей увеличивалась, как и число локаций. Преимущественно вид произрастал по опушке леса, единичные экземпляры были отмечены на лесных полянах.

На Рисунке 4.56 представлена гистограмма распределения цветущих особей *S. satyrioides* по расстоянию до ближайшего соседа. Полученное распределение представляет типичное распределение разломанного стержня МакАртура.

Фенология цветения. Фенология цветения *S. satyrioides* изучалась в ходе специальных фенологических наблюдений в урочище Мендер-Крутай в течение трех последовательных сезонов с 2021 по 2023 год. Основные показатели фенологии *S. satyrioides* за этот период представлены на Рисунке 4.57.

Прежде всего, обращает на себя внимание большая разница в сроках начала и окончания цветения, при этом суммы активных температур начала и окончания цветения в некоторых случаях существенно расходятся. Так, в 2021 году цветение началось раньше, чем в 2022 году на 14 дней, при этом разница суммы температур

составила 83 °С. В 2023 году цветение ценопопуляции началось раньше, чем в 2022, на 25 дней, а разница суммы температур составила всего 26°С.

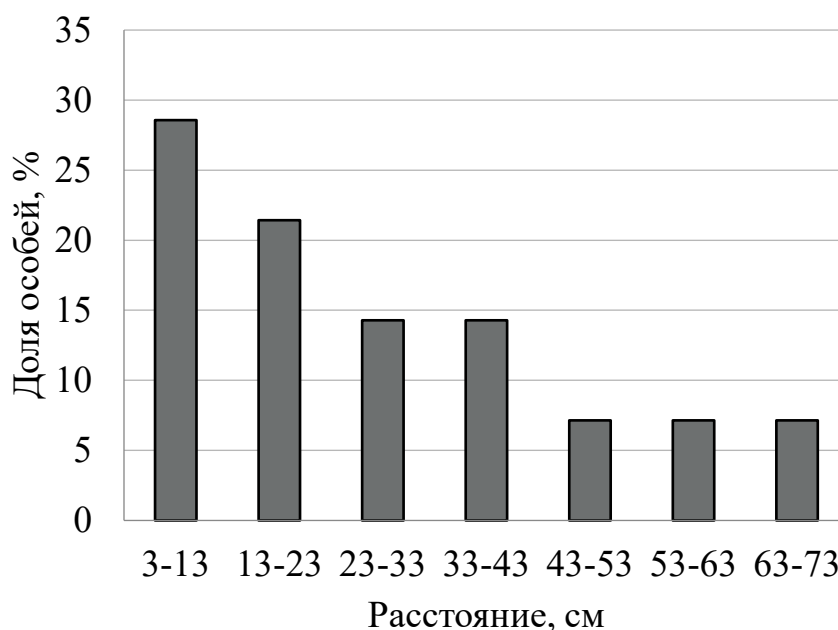
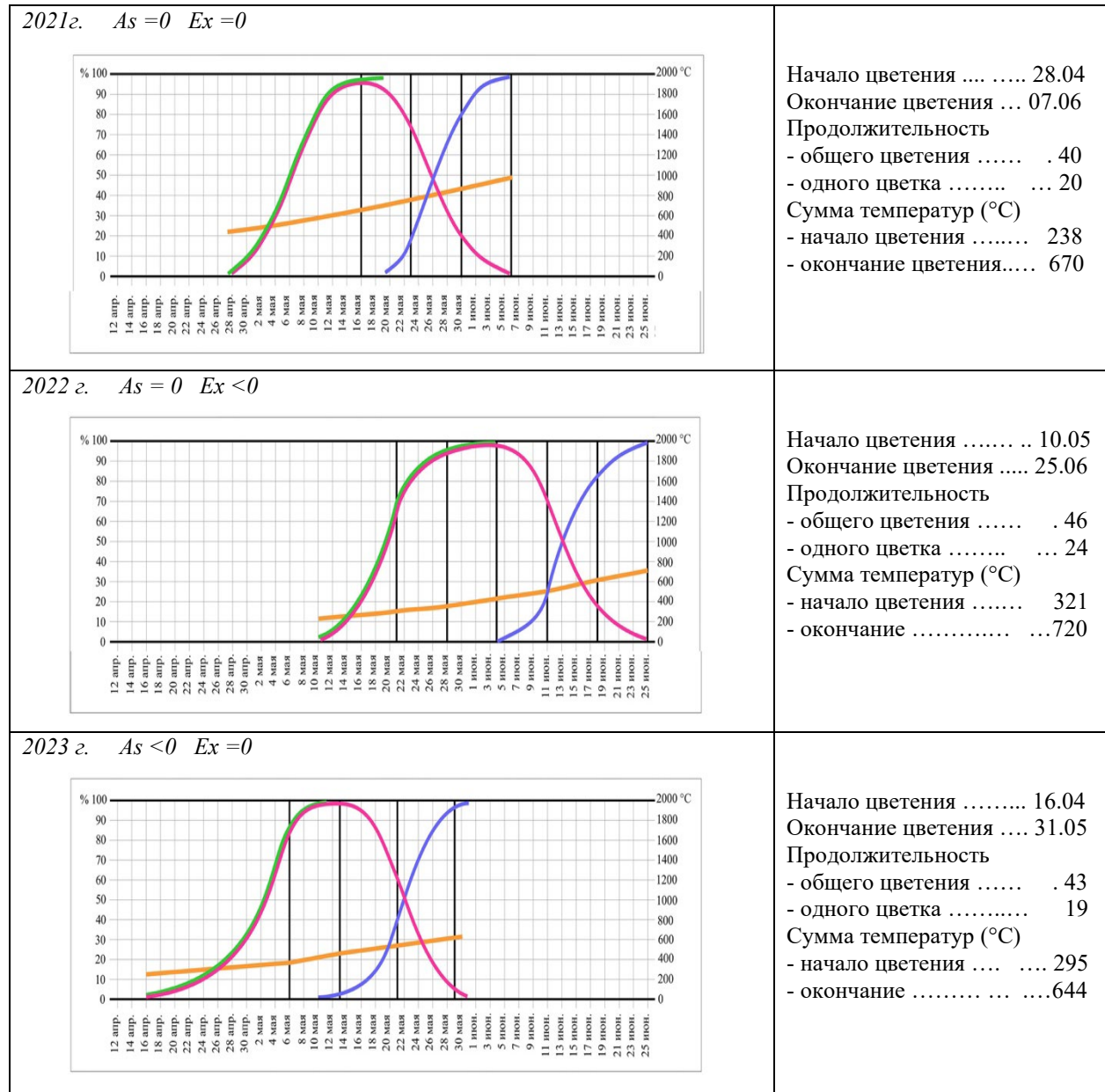


Рисунок 3.56 – Гистограмма распределения цветущих особей *Steveniella satyrioides* по расстоянию до ближайшего соседа (14 экз., $\bar{x}$ = 32 см, Локация №7, 2023 год)

Прежде всего, обращает на себя внимание большая разница в сроках начала и окончания цветения, при этом суммы активных температур начала и окончания цветения в некоторых случаях существенно расходятся. Так, в 2021 году цветение началось раньше, чем в 2022 году на 14 дней, при этом разница суммы температур составила 83 °С. В 2023 году цветение ценопопуляции началось раньше, чем в 2022, на 25 дней, а разница суммы температур составила всего в 26°С.

Обращает на себя внимание и существенная разница в сумме температур окончания цветения в 2023 году по сравнению с 2022 годом – 76°. Результаты подробного анализа этих несоответствий представлен в разделе 4. Предваряя этот анализ, необходимо отметить, что у вида *O. purpurea*, цветущего практически в те же, что *Steveniella satyrioides*, сроки, такие отклонения не отмечены.

В тоже время, для данного вида отмечено отсутствие сколько-нибудь значимых отличий по таким показателям как средняя продолжительность цветения одного цветка и общая продолжительность цветения ценопопуляции.



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

Рисунок 3.57 – Динамика цветения *Steveniella satyrioides*

Общее число дней цветения *S. satyrioides* в 2021, 2022 и 2023 году составило 41, 47 и 46 дней, соответственно, при среднем значении 45 дней. Стоит отметить,

что это число дней является самым большим среди значений продолжительности цветения для изученных видов орхидей.

Распределение доли цветущих цветков за три сезона наблюдений соответствует распределению Гаусса при небольших отклонениях в 2022 и 2023 годах по асимметрии и эксцессу (Рисунок 3.57).

Строение и структура соцветий, морфометрические показатели цветка и соцветия, цветовая гамма цветков. Стевениелла сатириовидная имеет небольшое и крайне оригинальное по внешнему виду цветков соцветие (Рисунок 3.58). Обращает на себя внимание неяркая и своеобразная расцветка лепестков, оригинальная форма цветков, а также очень близкое к цветоносу расположение цветков.

Гистограммы распределения цветущих особей по общей высоте (Рисунок 3.59 а) и высоте соцветий (Рисунок 3.59 б) представляют нормальные распределения с некоторыми отклонениями. Отмечается небольшая асимметрия для распределения по общей высоте (+0,13) и более выраженная асимметрия по высоте соцветия (+0,58). Отмечен отрицательный эксцесс (–0,26) для общей высоты и его отсутствие (0,002) для высоты соцветия.

Отклонение по количеству дат в первом классе гистограммы распределения по высоте соцветия прокомментировано в разделе 4 при анализе аналогичных распределений по другим видам.

В Таблице 3.11 представлены некоторые морфометрические показатели генеративных растений *Steveniella satyrioides*: соцветия и цветка. Судя по значению коэффициента вариации, совокупность данных по рассматриваемым показателям является однородной.

Характер взаимоотношений с опылителями. Известные опылители этого вида орхидей в Крыму – осы *Vespula vulgaris* L. и *Dolichovespula silvestris* Scopoli (Назаров, 1995) нами отмечены не были. В тоже время, среди отловленных пчел две особи двух видов – *Nomada sexfasciata* и *Osmia aurulenta* несли поллинии *S. satyrioides* (Рисунок 3.60).

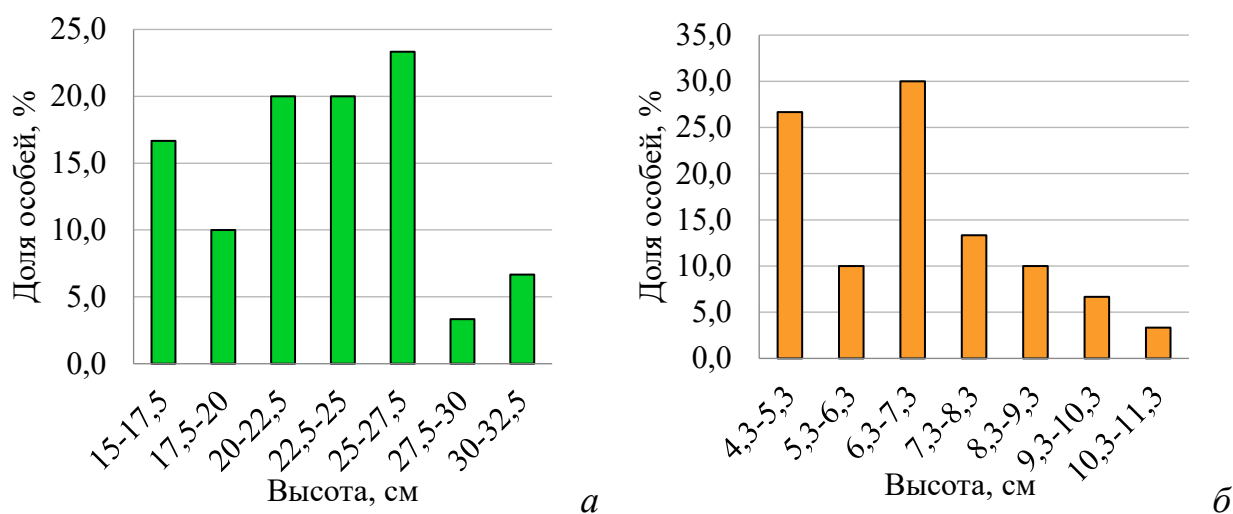


a – генеративная особь на пике цветения; *б–г* – разнообразие формы и расцветки цветков (Урочище Аян, 2018 г.).

Рисунок 3.58 – Цветение *Steveniella satyrioides*

Таким образом, эти виды можно считать реальными опылителям *Steveniella satyrioides*. Сопоставление морфометрических показателей цветка *S. satyrioides* и головы отловленных пчел показывает, что пчелы 9 видов (из 21 отловленных) способны извлекать поллинии из цветков орхидеи данного вида. В состав этих видов входят уже упомянутые два вида реальных опылителей

S. satyrioides, остальные 11 видов следует признать потенциальными опылителями *S. satyrioides*.



а – Мендер-Крутай, 2022 г., 30 экз., $\bar{x}=22,5$ см;

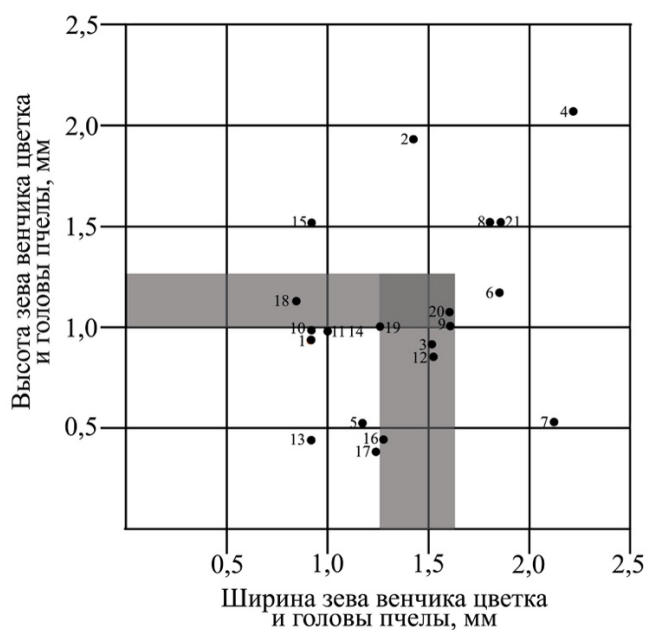
б – Мендер-Крутай, 2022 г., 30 экз., $\bar{x}=6,8$ см.

Рисунок 3.59 – Гистограммы распределения генеративных особей *Steveniella satyrioides* по общей высоте (а) и высоте соцветия (б)

Таблица 3.11 – Морфометрические показатели генеративных особей *Steveniella satyrioides*

Параметр	Показатели выборки				
	N	min–max	$\bar{x} \pm \sigma$	σ^2	Cv, %
Общая высота растения, см	30	15–31,6	22,5 $\pm$ 4,3	18,2	19
Высота соцветия, см	30	4,3–11,2	6,8 $\pm$ 1,7	2,9	5
Число цветков, мм	30	5–24	13 $\pm$ 4,6	20,8	35
Высота зева венчика, мм	30	1–1,3	1,1 $\pm$ 0,01	0,012	11
Ширина зева венчика, мм	30	1,3–1,6	1,5 $\pm$ 0,01	0,009	9
Расстояние от прилипаец до входа в шпорец, мм	30	0,6–0,8	0,7 $\pm$ 0,01	0,008	9

В группу потенциальных опылителей попали виды, параметры головы которых находятся в пределах диапазона изменения соответствующих параметров цветка (выделены на Рисунке серым цветом) или располагаются ниже и левее этих пределов.



1 – *Andrena carantonica* Perez; 2 – *A. forsterella* Warnke; 3 – **Apis mellifera* L.; 4 – *Bombus zonatus* L.; 5 – **Ceratina nigrolabiata* Friese; 6 – *Chelostoma maxillosus* L.; 7 – *Eucera curvitaris* Mocsarv; 8 – *E. longicornis* L.; 9 – *Halictus quadricinctus* (Fabricius); 10 – **Lasioglossum malachurum* (Kirby); 11 – **Halictus pauxillus* Schenck; 12, 13 – *H. varipes* Morawitz; 14 – **Hoplitis andrenoides* Spinola; 15 – *Melecta luctuosa* (Scopoli); 16 – **Nomada goodeniana*; 17 – **N. sp. 1*; 18 – **N. sexfasciata* ♀; 19 – *N. sexfasciata* Panzer ♂; 20 – ***Osmia aurulenta* Norway; 21 – *O. bicornis* L.

** – реальные опылители орхидеи, несущие поллинии; * – потенциальные опылители. Серым цветом выделен диапазон изменчивости признака.

Рисунок 3.60 – Соответствие параметров цветка *Steveniella satyrioides* и головы пчелы

Остальные виды, параметры которых находятся выше и правее серых зон, не могут извлекать поллинии и таким образом принимать участие в опылении *Steveniella satyrioides*.

Результатом взаимодействия опылителя и орхидеи является уровень опыления (Рисунок 3.61). Этот показатель, кроме морфологического соответствия цветка и головы опылителя обеспечивается целым рядом факторов – фенологическим соответствием, обилием опылителей, их активностью, погодными условиями и так далее.



2021 г.



2022 г.



2023 г.

 – цветки первого свидания;  – опыленные цветки.

Рисунок 3.61 – Соотношение цветков разного состояния и основные показатели деятельности опылителей орхидеи *Steveniella satyrioides* в разные сезоны

Три основных параметра отражают характер взаимоотношений опылителей с цветущими особями орхидей в той или иной локации и в том или ином сезоне: доля цветков первого свидания, коэффициент повторности посещения цветков и доля опыленных цветков. Эти показатели, а также некоторые дополнительные характеристики процесса взаимодействия опылителей и *Steveniella satyrioides* представлены на Рисунке 3.61.

Из данных рисунка следует, что характер взаимоотношений *S. satyrioides* и опылителей в течение трех сезонов оставался относительно стабильным. Высокий процент цветков «первого свидания» (от 20 до 26 %), то есть цветков, которые посетили пчелы, не посещавшие до этого цветки орхидеи, говорит об относительно высокой плотности (численности) опылителей в месте произрастания *S. satyrioides*.

Относительно высоким оказался и показатель «коэффициент повторности» посещения цветков – 2,0–2,5, который указывает на то, что каждый опылитель в среднем посетил 2 цветка орхидеи. То есть все пчелы, посещавшие цветки *Steveniella satyrioides*, участвовали в их опылении.

Отличительной особенностью характеристик, представленных на Рисунке 3.61, является их большое сходство по годам, при относительно высоких показателях по всем трем параметрам.

Уникальным отличием является исключительно высокая повторность посещения цветка после первого неуверенного посещения цветка с извлечением одного поллинария. Она оказалась равной 9,6 при средней величине для 12 изученных видов орхидей около 2-х.

Способ привлечения опылителей. Как отмечено выше, в качестве опылителей этого вида орхидей в Крыму отмечены складчатокрылые осы.

Тем не менее, наличие хотя и не яркой, но своеобразной (запоминающейся) окраски лепестков, а также шпорца говорит о возможности участия пчел в опылении этого вида. Безусловным подтверждением этого является и отловленные нами на цветках стевениеллы пчелы с поллинариями этой орхидеи.

В связи с этим нами проведены учеты видов растений, цветущих в период цветения *S. satyrioides* в урочище Мендер-Крутай, а также проведена оценка цветовой гаммы окраски их цветков (Рисунок 3.62).

Вид	Цвет лепестков
* <i>Adonis flammea</i> Jacq.	Красный
* <i>Adonis aestivalis</i> L.	Оранжево-красный
* <i>Anagallis arvensis</i> L.	Оранжевый
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	Желтый
** <i>Cerinth minor</i> L.	Оранжево-желтый
<i>Adonis vernalis</i> L.	Желтый
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i> (Fisch. ex Woloszcz.) Klásk.	Желтый
<i>Helianthemum stevenii</i> Rupr. ex Juz. & Pozdeeva	Желтый
<i>Erysimum cuspidatum</i> (M. Bieb.) DC.	Желтый
<i>Scutellaria orientalis</i> L.	Желтый
<i>Primula vulgaris</i> Huds.	Желтый
<i>Hieracium gentile</i> Jord. ex Boreau	Желтый
<i>Bellevalia sarmatica</i> (Pall. ex Misch.) Woronow	Желтый
<i>Ajuga orientalis</i> L.	Фиолетовый
<i>Aegonychon purpureocaeruleum</i> (L.) Holub	Фиолетовый
<i>Salvia nemorosa</i> L.	Фиолетовый
<i>Iberis simplex</i> DC.	Фиолетовый
<i>Euphorbia amygdaloides</i> L.	Фиолетовый
<i>Paeonia daurica</i> Andrews	Фиолетовый
<i>Alliaria petiolata</i> (M.Bieb.) Cavara & Grande	Белый
<i>Filipendula vulgaris</i> Moench	Белый
<i>Fragaria vesca</i> L.	Белый
<i>Ornithogalum ponticum</i> Zahar.	Белый



* – растения со сходным цветом лепестков; ** – растения со сходным цветом лепестков и формой соцветия

Рисунок 3.62 – Растения, цветущие в местах произрастания *Steveniella satyrioides* в период его цветения

Учитывая широкую гамму цветов окраски венчика *Steveniella satyrioides*, совпадающих по цвету лепестков оказалось 10 видов растений. При этом совпадение по цвету и форме соцветия отмечено только для одного вида – воскоцветник малый. Это растений может быть моделью для подражания *S. satyrioides*.

3.10 Особенности антэкологии *Cephalanthera damasonium*

Изучение антэкологии пыльцеголовника крупноцветкового (*Cephalanthera damasonium*) проводилось на территории урочища Мендер-Крутай в весенне-летние периоды 2021–2023 годов.

Пространственное распределение цветущих особей. *C. damasonium* – одна из самых распространенных орхидей Крыма. Пыльцеголовник крупноцветковый отмечен во всех природных зонах Крыма, кроме степной. Встречается в лесах и редколесьях, выходя на край полян, где отмечается в составе луговой растительности. Произрастает в составе, как правило, небольших групп, реже встречается единично.

В урочище Мендер-Крутай произрастает в восьми локациях с численностью от 3 до 13 цветущих особей в одной локации, с максимальной общей численностью 21 генеративных особей в один из сезонов исследований (2021 г.).

Характер пространственного распределения особей отражен на Рисунке 3.63. Данный вид в данном случае демонстрирует типичное распределение МакАртура, при среднем расстоянии между особями 53 см.

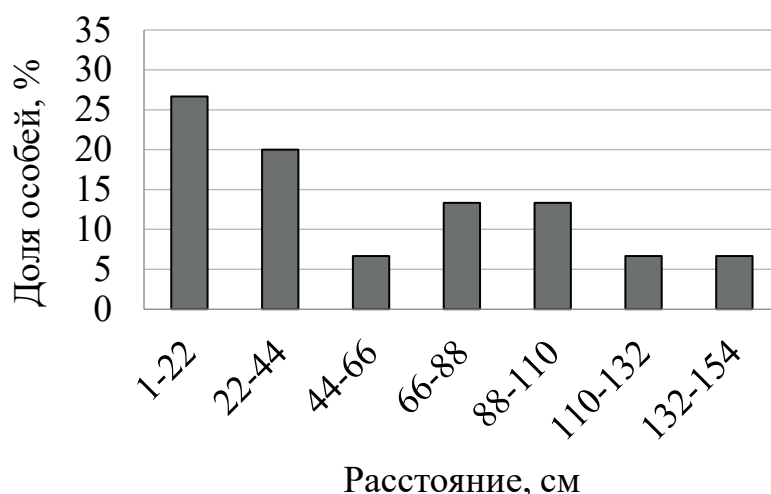
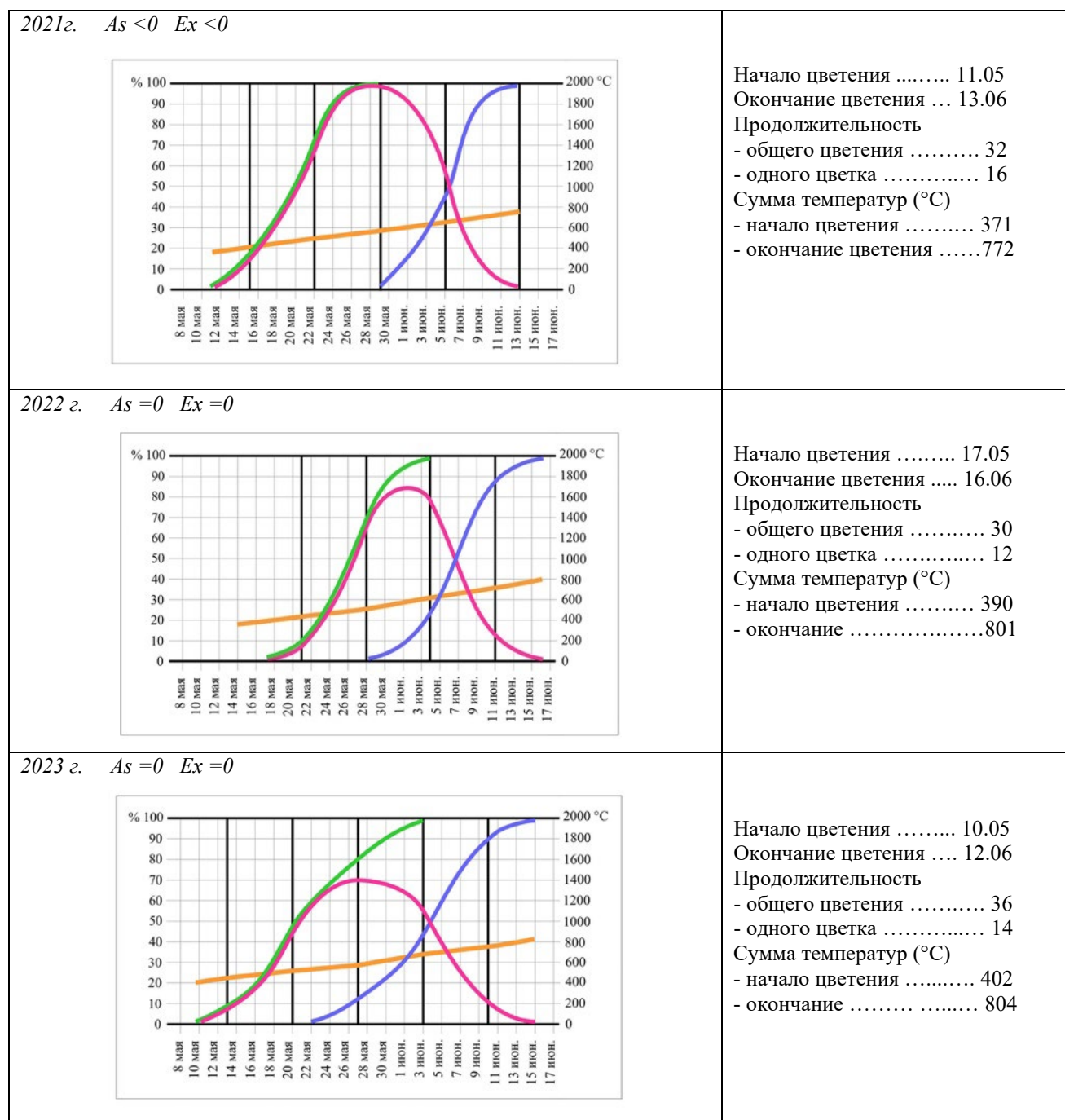


Рисунок 3.63 – Гистограмма распределения цветущих особей *Cephalanthera damasonium* по расстоянию до ближайшего соседа (15 экз., $\bar{x}=53$ см, Локация №2, 2023 г.)

Фенология цветения. Особенности динамики цветения и основные фенологические показатели *C. damasonium* представлены на Рисунке 3.64.



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

Рисунок 3.64 – Динамика цветения *Cephalanthera damasonium*

Обращает на себя внимание относительно высокая стабильность по всем фенологическим показателям за исключением проявления отклонений в виде асимметрии и эксцесса кривых динамики цветения. Более подробный анализ этих отклонений будет дан в Разделе 4.

Строение и структура соцветий, морфометрические показатели цветка и соцветия, цветовая гамма цветков. *Cephalanthera damasonium* относится к самоопыляемым видам, тем не менее ее соцветия имеют вид соцветий типичных перекрестноопыляемых растений.

Эта орхидея имеет заметные издали соцветия с относительно крупными цветками, лепестки которых светло-желтые, иногда с легким кремовым оттенком (Рисунок 3.65). Эти обстоятельства позволяют предположить возможность перекрестного опыления как дополнение к самоопылению.

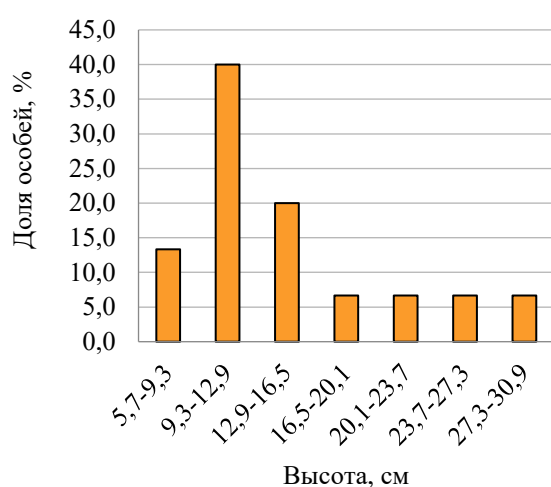


а – соцветие с 14 распустившимися цветками и одним бутоном; *б* – цветки и бутоны в составе соцветия.

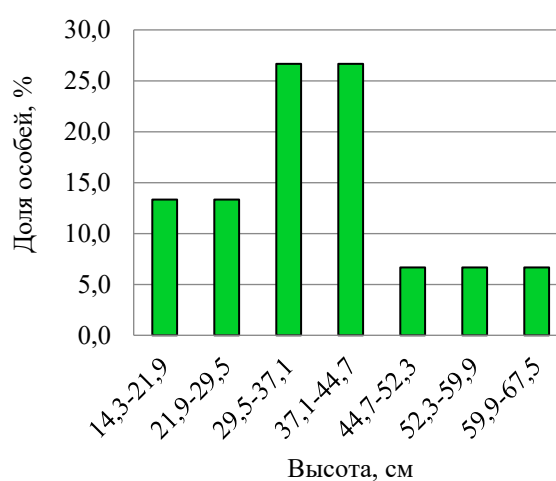
Рисунок 3.65 – Цветение *Cephalanthera damasonium*

Характер распределения генеративных особей по общей высоте и высоте соцветия отражены в Рисунке 3.66. Представленные на гистограммах распределения соответствует нормальному, с небольшими отклонениями в виде асимметрии – +0,8 (а) и +1,1 (б) и эксцесса – +1,2 (а) и +0,9 (б).

Таблица 3.12 отображает основные морфометрические показатели цветка, выявленные для *Cephalanthera damasonium*. Все рассмотренные параметры имеют низкий коэффициент вариации. Возможно, это связано с характерным для этого вида преимущественно самоопылением.



а



б

а – Мендер-Крутай, 2022 г., 15 экз., $\bar{x} = 35,6$ см; б – Мендер-Крутай, 2022 г., 15 экз., $\bar{x} = 14,3$ см.

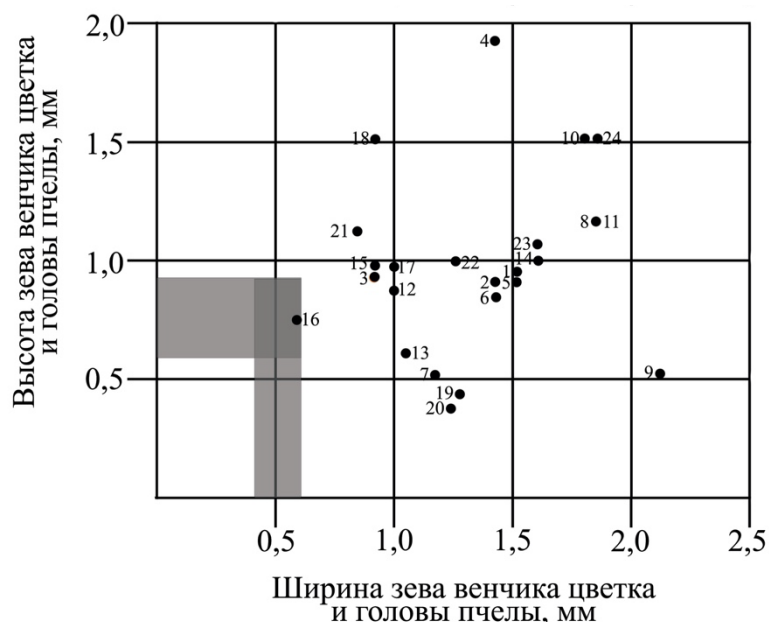
Рисунок 3.66 – Гистограммы распределения генеративных особей *Cephalanthera damasonium* по общей высоте (а) и высоте соцветия (б)

Таблица 3.12 – Морфометрические показатели цветка *Cephalanthera damasonium*

Параметр	Показатели выборки				
	N	Min–max	$\bar{x} \pm \sigma$	σ^2	Cv, %
Высота зева венчика, мм	30	0,6–0,9	0,7±0,01	0,0070	8
Ширина зева венчика, мм	30	0,4–0,6	0,5±0,002	0,0023	5
Расстояние от прилипаец до входа в шпорец, мм	30	0,3–0,7	0,4±0,01	0,0051	7

Опыление и характер взаимоотношений с опылителями. *Cephalanthera damasonium* – по литературным данным самоопыляющийся вид. Цветки не выделяют нектар, но как мы отметили выше имеют привлекательный для опылителей вид. Кроме того, осмотр цветков показал отсутствие у некоторых из них поллиниев, что является явным свидетельством взаимодействия их с опылителями.

Видовой состав пчел, обнаруженных в местах произрастания *C. damasonium* в период его цветения и морфологическое соответствие цветков орхидеи и пчел представлены на Рисунке 3.67.



1 – *Andrena carantonica* Perez; 2 – *A. haemorrhoa* (Fabricius); 3 – *A. sp.1*; 4 – *A. forsterella* Warnke; 5 – *Apis mellifera* L.; 6 – *Bombus humilis* L.; 7 – *Ceratina nigrolabiata* Friese; 8 – *Chelostoma maxillosus* L.; 9 – *Eucera curvitaris* Mocsarv; 10 – *E. longicornis* L.; 11 – *E. nigriventris*; 12 – *Halictus calceatus* (Scopoli); 13 – *H. eurygnathus* Blüthgen; 14 – *H. quadricinctus* (Fabricius); 15 – *Lasioglossum malachurum* (Kirby); 16 – * *Halictus interruptus* (Lepeletie); 17 – *Hoplitis andrenoides* Spinola; 18 – *Melecta luctuosa* (Scopoli); 19 – *Nomada goodeniana*; 20 – *N. sp. 1*; 21 – *N. sexfasciata* ♀; 22 – *N. sexfasciata* ♂; 23 – *Osmia aurulenta* Norway; 24 – *O. bicornis* L.

* – потенциальные опылители. Серым цветом выделен диапазон изменчивости признака.

Рисунок 3.67 – Соответствие параметров цветка *Cephalanthera damasonium* и частей головы пчелы

Сравнение сопряженных морфометрических параметров пчел и цветков *Cephalanthera damasonium* показал, что из всех отловленных особей насекомых только одна может участвовать в опылении исследуемого вида. Эти данные свидетельствуют, что самоопыление является основным способом опыления, дополнительное перекрестное опыление маловероятно из-за отсутствия морфологически подходящих опылителей.

Способ привлечения опылителей. В связи с изложенным выше, мы посчитали необходимым рассмотреть состав растений, цветущих в окружении *C. damasonium* в период его цветения. Результаты анализа представлены на Рисунке 3.68. Сравнение спектра цветков 22 видов энтомофильных растений позволил вывести 7 видов потенциальных моделей *C. damasonium*. Однако, как отмечалось выше, морфологическая несовместимость пчел-опылителей с ветками орхидеи, видимо, служит серьезным препятствием к перекрестному опылению.

Вид	Цвет лепестков
<i>Dictamnus gymnostylis</i> Steven	
** <i>Orobanche lutea</i> Baumg.	
<i>Potentilla taurica</i> Willd. ex Schltl.	
<i>Erysimum cuspidatum</i> (M. Bieb.) DC.	
** <i>Scutellaria orientalis</i> L.	
<i>Helianthemum stevenii</i> Rupr. ex Juz. & Pozdeeva	
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	
<i>Cerinth minor</i> L.	
<i>Hieracium gentile</i> Jord. ex Boreau	
<i>Linum nervosum</i> Waldst. & Kit.	
<i>Salvia nemorosa</i> L.	
<i>Veronica capsellcarpa</i> Dubovik.	
<i>Ajuga orientalis</i> L.	
<i>Aegonychon purpureocaeruleum</i> (L.) Holub	
<i>Iberis simplex</i> DC.	
<i>Jurinea roegneri</i> K. Koch	
<i>Geranium sanguineum</i> L.	
* <i>Achillea millefolium</i> L.	
* <i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.	
* <i>Filipendula vulgaris</i> Moench	
* <i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce	
** <i>Oberna commutata</i> (Guss.) Ikonn.	



* – растения со сходным цветом лепестков; ** – растения со сходным цветом лепестков и формой соцветия

Рисунок 3.68 – Растения, цветущие в местах произрастания *Cephalanthera damasonium* в период его цветения

3.11 Особенности антэкологии *Cephalanthera rubra*

Изучение антэкологии пыльцеголовника красного (*Cephalanthera rubra*) проводилось на территории полевого стационара урочища Мендер-Крутай в весенне-летние периоды 2021–2023 гг.

Пространственное распределение. Пыльцеголовник красный отмечен во всех природных зонах Крыма, кроме степной. Встречается локально, как правило, в составе небольших групп или единично. Предпочитает располагаться под пологом леса.

В урочище Мендер-Крутай отмечен в четырех локациях – в трех локациях в 2022 году и одной в 2023 (Рисунок 2.1). Общая численность произрастающих особей в 2022 году составила 7 экземпляров, а в 2023 – 13 экземпляров.

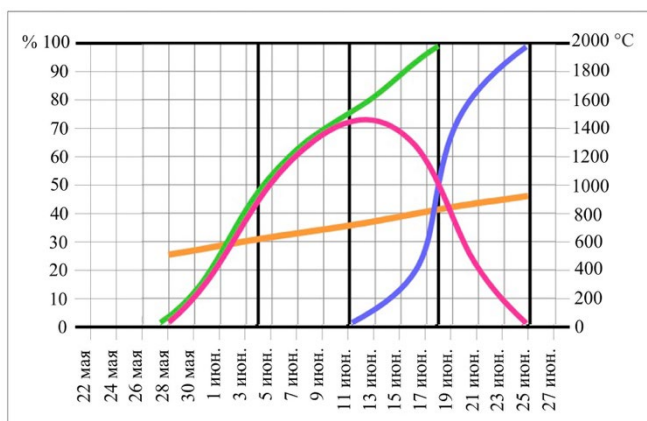
К концу цветения в 2023 году жизнеспособных особей осталось 6. Место произрастания *Cephalanthera rubra* в этом урочище находилось у тропы, ведущей к месту выпаса домашнего скота, что привело к повреждению нескольких и гибели одной из наблюдаемых особей.

Фенология цветения. Результаты изучения фенологии периода цветения *C. rubra* представлены на Рисунке 3.69.

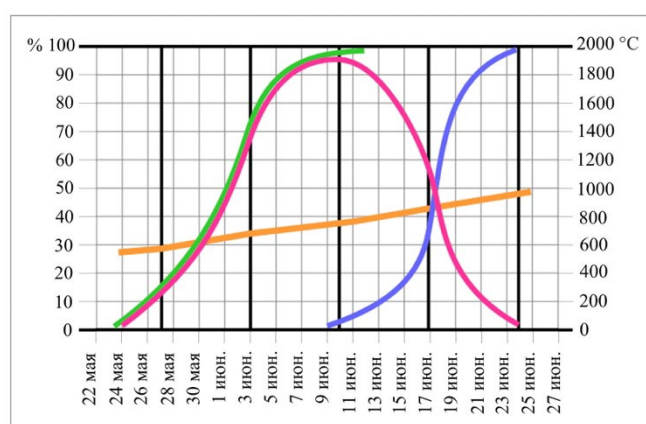
Из данных рисунка видно, что календарные даты начала и конца цветения в наблюдаемые сезоны отличались несущественно (4 и 1 день, соответственно), так же, как и продолжительность общего цветения и средняя продолжительность цветения одного цветка (3 и 1 день, соответственно).

В то же время суммы активных температур начала и конца цветения по годам исследования отличались более существенно: в 2022 году начало цветения соответствовало 490 °С, а конец – 928 °С, а в 2023 году начало цветения – 555 °С, а конец – 998 °С.

Разница составила в первом случае +65°, во втором – +70°. Анализ отмеченных отклонений будет сделан в разделе 4.

2022 г. $As=0$ $Ex=0$ 

Начало цветения 28.05
 Окончание цветения 25.06
 Продолжительность
 - общего цветения 28
 - одного цветка 15
 Сумма температур (°C)
 - начало цветения 490
 - окончание 928

2023 г. $As=0$ $Ex=0$ 

Начало цветения 24.05
 Окончание цветения 24.06
 Продолжительность
 - общего цветения 31
 - одного цветка 16
 Сумма температур (°C)
 - начало цветения 555
 - окончание 998

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

Рисунок 3.69 – Динамика цветения *Cephalanthera rubra*

Строение и структура соцветий, морфометрические показатели цветка и соцветия, цветовая гамма цветков. Соцветия *Cephalanthera rubra* имеют характерный вид, отличаясь от соцветий других орхидей небольшим числом цветков, их неплотным расположением, яркой, но относительно однотонной цветовой гаммой (Рисунок 70).

В Таблице 3.13 представлены наиболее важные морфометрические показатели цветка *C. rubra*, влияющие на успешность опыления. Обращают на себя внимание высокие коэффициенты вариации параметров зева венчика.



а – генеративная особь; *б* – соцветие на стадии распускания половины цветков; *в* – соцветие на стадии распускания двух третей цветков, два из которых были опылены, образовали завязи и завяли.

Рисунок 3.70 – Цветение *Cephalanthera rubra*

На наш взгляд это связано со строением цветка, лепестки которого относительно свободны и могут легко раздвигаться при проникновении пчелы в зев венчика.

Это исключает строгий контроль за величиной данных параметров со стороны естественного отбора.

Опыление и характер взаимоотношений с опылителями. *C. rubra* – орхидея из числа перекрёстноопыляющихся видов. Для оценки характера взаимоотношения орхидеи с опылителем определено распределение цветущих особей по расстоянию до ближайшего соседа.

Таблица 3.13 – Морфометрические показатели цветка

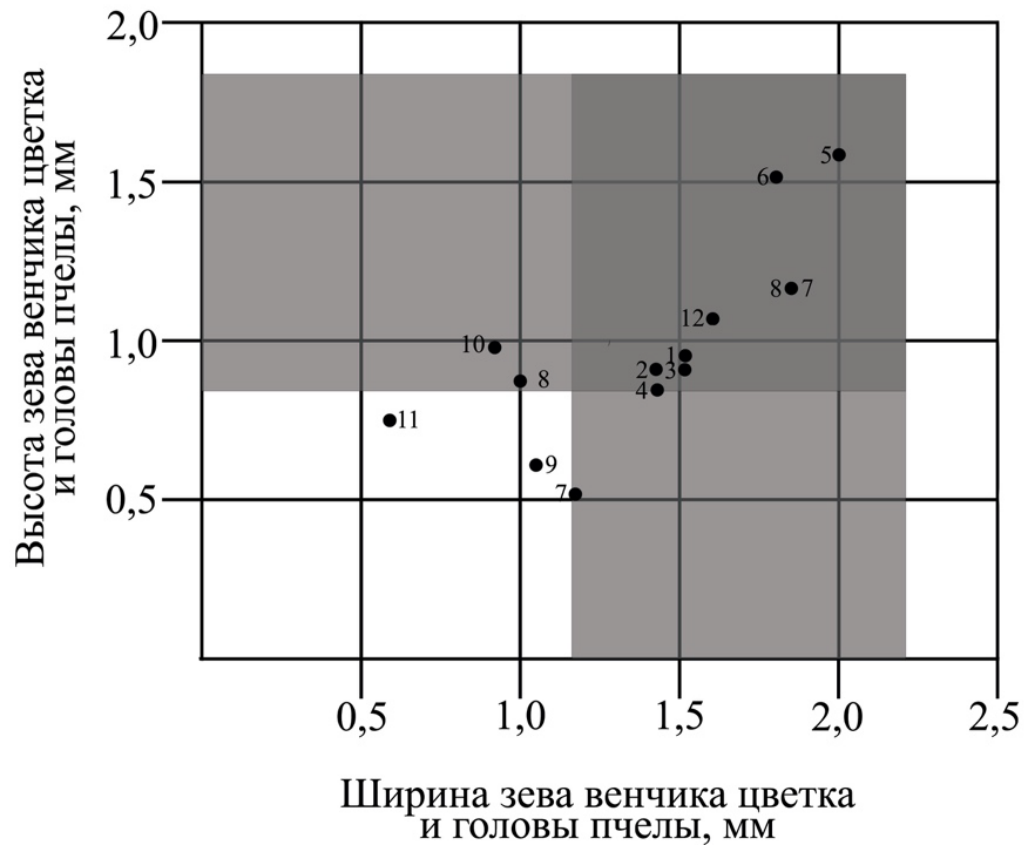
Параметр	Показатели выборки				
	N	min–max	$\bar{x} \pm \sigma$	σ^2	Cv, %
Высота зева венчика, мм	6	0,8–1,7	$1,2 \pm 0,2$	0,3916	63
Ширина зева венчика, мм	6	1,3–2,3	$1,7 \pm 0,5$	0,4794	69
Расстояние от прилипалец до входа в шпорец, мм	6	0,7–1,0	$0,9 \pm 0,02$	0,0188	14

Соответствие параметров головы пчелы параметрам цветка орхидеи представлены на Рисунке 3.71. Из данных рисунка следует, что для *Cephalanthera rubra* характерно наличие большого числа потенциальных опылителей.

Эпихилий цветка может изгибаться под весом опылителя, тем самым увеличивая перечень потенциальных опылителей, соответствующих параметрам цветка.

Потенциальными опылителями являются 12 видов, а реальными – два: *A. carantonica*, *O. aurulenta*, самки которых были отловлены с поллинариями.

Рисунок 3.72 отражает характер взаимоотношений пчел-опылителей и орхидеи *C. rubra* в урочище Мендер-Крутай. Полученные данные указывают на относительно высокую долю опыленных цветков в оба сезона наблюдений, а также стабильно высокие показатели относительной численности пчел (показатель – доля цветков первого свидания) и повторности посещения цветков.



1 – ***Andrena carantonica* Perez; 2 – **A. haemorrhoea* (Fabricius); 3 – **Apis mellifera* L.; 4 – *Bombus humilis* L.; 5 – **B. sylvarum* L.; 6 – **Eucera longicornis* L.; 7 – **E. interrupta* (Alfken); 8 – **Halictus calceatus* (Scopoli); 9 – *H. eurygnathus* Blutgen; 10 – *Lasioglossum malachurum* (Kirby); 11 – *Halictus interruptus* (Lepeletie); 12 – ***Osmia aurulenta* Norway.

** – реальные опылители орхидеи, несущие поллинии; * – потенциальные опылители. Серым цветом выделен диапазон изменчивости признака.

Рисунок 3.71 – Соответствие параметров цветка *Cephalanthera rubra* и частей головы пчелы

Способ привлечения опылителей. Для *C. rubra* характерно перекрестное опыление, однако цветки орхидеи не выделяют нектар и тем не менее опыляются на удовлетворительном уровне. Цветки орхидеи, в связи с этим прибегают к привлечению опылителей с помощью сходства с модельными либо кормовыми объектами. Для анализа наличия таковых объектов в месте произрастания *C. rubra* определен видовой состав растений, цветущих на одной территории и в одно время с исследуемым видом. Полученный видовой состав отражен на Рисунке 73, с указанием окраса соцветия определяемых видов. Шесть видов из 11 видов,

цветущих одновременно с *Cephalanthera rubra*, имеют цветки, сходные с пыльцеголовником красным, однако установлено, что растения *Polygala major* опыляются бабочками, что исключает возможность данного вида быть модельным либо кормовым объектом для *C. rubra*.



2022 г.

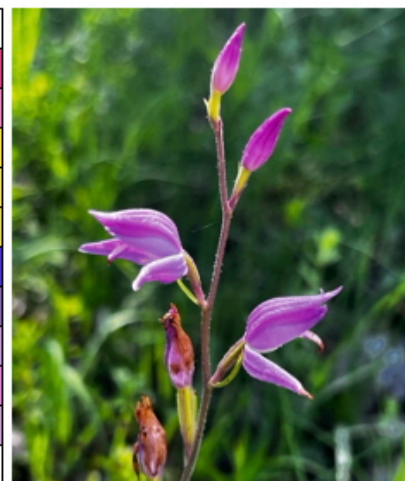


2023 г.

▨ – цветки первого свидания; ■ – опыленные цветки.

Рисунок 3.72 – Соотношение цветков разного состояния и основные показатели деятельности опылителей орхидеи *Cephalanthera rubra* в разные сезоны

Вид	Цвет лепестков
** <i>Onobrychis jailae</i> Czernova	розовый
** <i>Onobrychis arenaria</i> (Kit.) DC.	розовый
<i>Potentilla taurica</i> Willd. ex Schldl.	желтый
<i>Helianthemum ovatum</i> (Viv.) Dunal	желтый
<i>Coronilla coronata</i> L.	желтый
<i>Salvia nemorosa</i> L.	синий
** <i>Polygala major</i> Jacq.	фиолетовый
** <i>Campanula sibirica</i> subsp. <i>taurica</i> (Juz.) Fed.	фиолетовый
** <i>Melampyrum arvense</i> L.	розовый
** <i>Allium quercetorum</i> (Seregin) Seregin	фиолетовый
<i>Scabiosa praemontana</i> Privalova	



** – растения со сходным цветом лепестков и формой соцветия

Рисунок 3.73 – Растения, цветущие в местах произрастания *Cephalanthera rubra* в период его цветения

Таким образом, полученные нами данные подтверждают обманный способ привлечения опылителей пыльцеголовником красным за счет сходства с нектарными видами растений, цветущими одновременно с ним.

3.12 Особенности антэкологии *Epipactis helleborine* subsp. *tremolsii*

Изучение антэкологии дремлика Тремолса (*Epipactis helleborine* subsp. *tremolsii*) проводилось на территории полевого стационара в урочище Мендер-Крутай (Рисунок 2.1), в весенне-летние периоды 2021, 2022 и 2023 годов.

Распространение вида и пространственное распределение цветущих особей. Рассматриваемый вид является характерным для горной части Крыма, южного побережья и предгорий.

На территории урочища Мендер-Крутай отмечен в одной локации, на протяжении всего периода исследований. Общая численность особей с 2021 по 2023 годы исследований колебалась от 7 до 11. В данном случае, как и в большинстве местообитаний в предгорьях, группа особей располагалась на лесной поляне.

Гистограмма распределения цветущих особей *Epipactis helleborine* subsp. *tremolsii* по расстоянию до ближайшего соседа свидетельствует, что в урочище данный вид распределен в пределах локации по схеме распределения МакАртура (Рисунок 3.74).

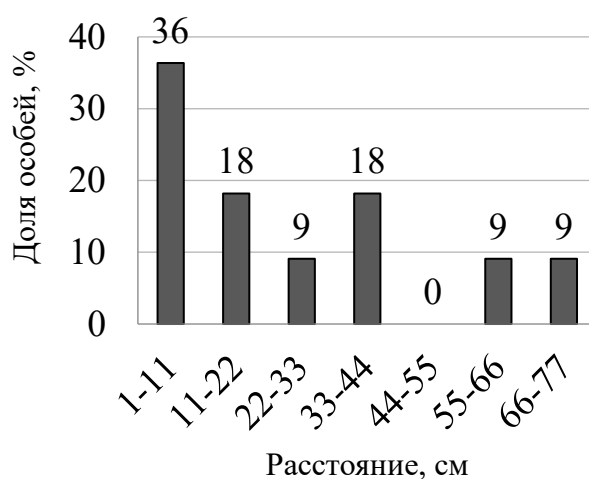


Рисунок 3.74 – Гистограмма распределения цветущих особей *Epipactis helleborine* subsp. *tremolsii* по расстоянию до ближайшего соседа (11 экз., $\bar{x}=27$ см, Локация №1, 2023 год)

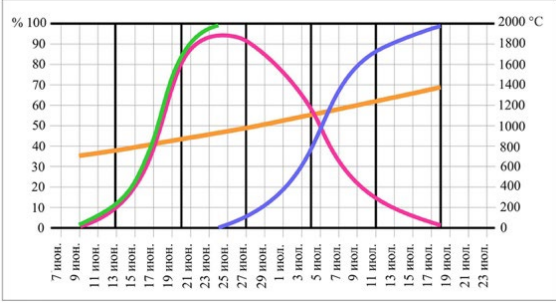
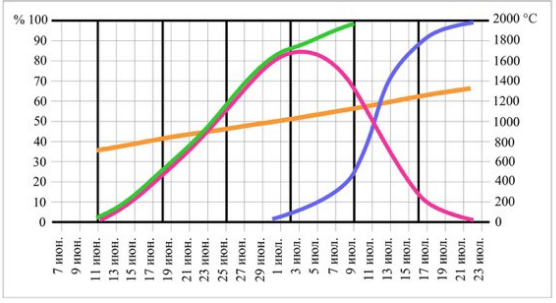
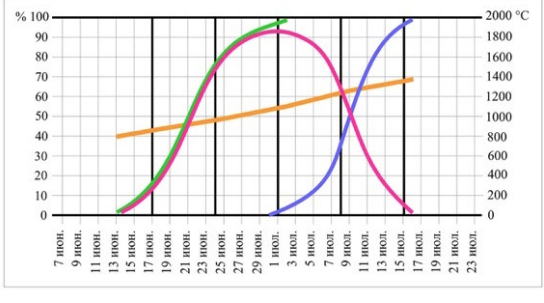
Фенология цветения. Фенология цветения *E. helleborine* subsp. *tremolsii* представлена на Рисунке 3.75.

Сравнение между собой сезонных фенологических показателей *E. helleborine* subsp. *tremolsii*, показывает их полное несовпадение. Не совпадают как сроки начала и конца цветения, так и суммы соответствующих температур, как продолжительность общего цветения, так и средняя продолжительность одного цветка.

Значительные отличия заметны и в характере кривых динамики цветения. Анализ этих отклонений проведен в разделе 4 при рассмотрении фенограмм всех изучаемых видов.

Строение и структура соцветий, морфометрические показатели цветка и соцветия, цветовая гамма цветков. На Рисунке 3.76 отображены распределения генеративных особей по общей высоте и по высоте соцветия *E. helleborine* subsp.

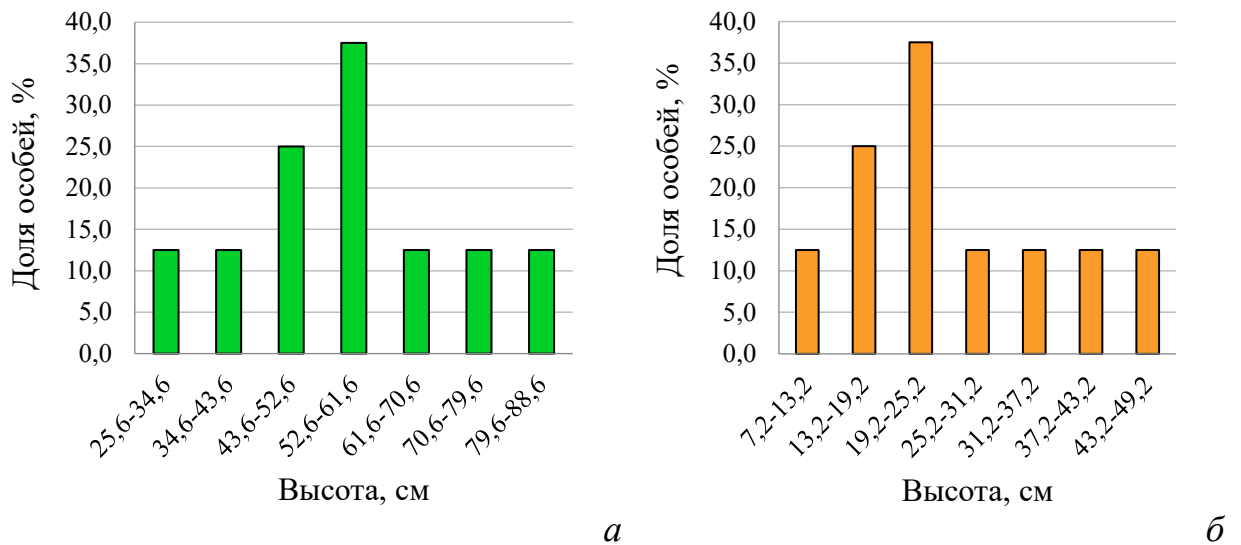
tremolsii. Распределение по исследуемым параметрам для данной ценопопуляции соответствует нормальному с некоторыми отклонениями.

2021г. $As < 0$ $Ex < 0$ 	Начало цветения 09.06 Окончание цветения ... 18.07 Продолжительность - общего цветения 39 - одного цветка 17 Сумма температур (°C) - начало цветения 684 - окончание цветения.....1389
2022 г. $As = 0$ $Ex = 0$ 	Начало цветения 11.06 Окончание цветения 22.07 Продолжительность - общего цветения 41 - одного цветка 17 Сумма температур (°C) - начало цветения 720 - окончание1371
2023 г. $As = 0$ $Ex = 0$ 	Начало цветения 13.06 Окончание цветения 16.07 Продолжительность - общего цветения 33 - одного цветка 18 Сумма температур (°C) - начало цветения 778 - окончание1380

— 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.

Рисунок 3.75 – Динамика цветения *Epipactis helleborine* subsp. *tremolsii*

При этом наблюдается положительная асимметрия, для параметра общей высоты равная +0,23, а для высоты соцветия +0,79. Эксцесс для общей высоты составляет +0,67, а для высоты соцветия +0,32.



a – Мендер-Крутай, 2022 г., 9 экз., $\bar{x} = 55,5$ см; *б* – Мендер-Крутай, 2022 г., 9 экз., $\bar{x} = 23,3$ см.

Рисунок 3.76 – Гистограммы распределения генеративных особей *Eriactis helleborine* subsp. *tremolsii* по общей высоте (*a*) и высоте соцветия (*б*)

В Таблице 3.14 представлен морфометрические показатели цветка *E. helleborine* subsp. *tremolsii*, имеющие невысокие показатели коэффициента вариации. Можно предположить, что это связано с тем, что данный вид является нектарным и имеет довольно узкий круг опылителей из числа небольшого числа видов общественных складчатокрылых ос (Claessemes, Kleynem, 2011).

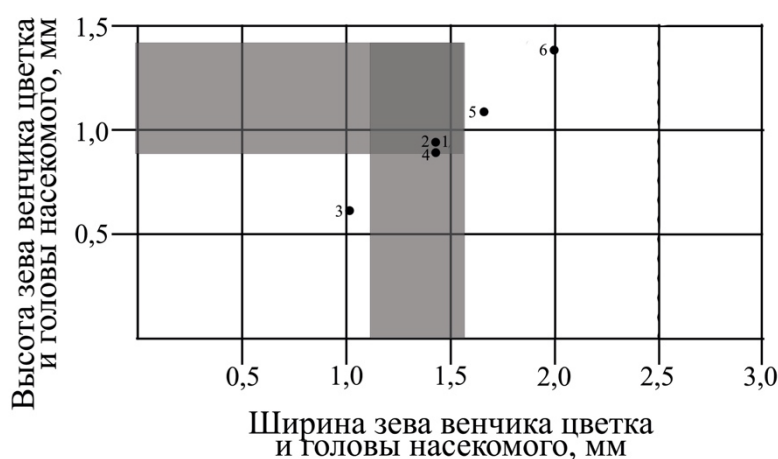
Таблица 3.14 – Морфометрические показатели цветка
Eriactis helleborine subsp. *tremolsii*

Параметр	Показатели выборки				
	N	min–max	$\bar{x} \pm \sigma$	σ^2	Cv, %
Высота зева венчика, мм	30	0,9–1,4	1,2–0,04	0,0262	16
Ширина зева венчика, мм	30	1,2–1,6	1,4–0,01	0,0090	9
Расстояние от прилипаец до входа в шпорец, мм	30	1,1–1,2	1,1–0,001	0,0014	4

Опыление и характер взаимоотношений с опылителями. Для цветков *E. helleborine* subsp. *tremolsii* характерно перекрестное опыление с подстраховкой в виде самоопыления, к которому вид прибегает в случае отсутствия опылителей.

Спустя некоторое время после распускания, если опылитель не посетит цветок, происходит высыпание пыльцы из поллиниев на рыльце пестика.

Цветки *Epipactis helleborine* subsp. *tremolsii* выделяют нектар и привлекают рабочих особей общественных видов ос. Насекомые, которых мы обнаружили в окружении цветущих растений эpipаксиса Тремолса представлены на Рисунке 3.77.



1 – **Andrena carantonica* Perez; 2 – **Bombylius major* (Diptera); 3 – **Eucera interrupta* Baer; 4 – **Lasioglossum malachurum* (Kirby); 5 – *Osmia aurulenta* Norway; 6 – *Tropinota hirta* (Poda) (Coleoptera).

* – потенциальные опылители. Серым цветом выделен диапазон изменчивости признака.

Рисунок 3.77 – Соответствие параметров цветка *Epipactis helleborine* subsp. *tremolsii* и частей головы насекомого

Как следует из данных рисунка потенциальными опылителями эpipаксиса Тремолса являются 4 вида насекомых.

Показатели процесса опыления отражены на Рисунке 3.78. Следует отметить, что в целом для вида характерны высокие значения по всем показателям за все годы наблюдения. Несколько меньший уровень опыления, отмеченный в 2022 году связан со снижением интереса к цветкам со стороны опылителей, который отражен в показателе коэффициент повторности.



2021 г.



2022 г.



2023 г.

– цветки первого свидания;
 – опыленные цветки.

Рисунок 3.78 – Соотношение цветков разного состояния и основные показатели деятельности опылителей орхидеи *Epipactis helleborine* subsp. *tremolsii* в разные годы

Способ привлечения опылителей. Рисунок 3.79 отражает видовой состав конкурентной флоры для *Epipactis helleborine* subsp. *tremolsii* в урочище Мендер-Крутай. Две звездочки указывают на сходство с орхидеей не только по цветовой гамме, но и форме соцветия.

Вид	Цвет лепестков
** <i>Onobrychis arenaria</i> (Kit.) DC.	
** <i>Melampyrum arvense</i> L.	
** <i>Allium quercetorum</i> (Seregin) Seregin	



** – растения со сходным цветом лепестков и формой соцветия

Рисунок 3.79 – Растения, цветущие в местах произрастания *Epipactis helleborine* subsp. *tremolsii* в период его цветения

3.13 Особенности антэкологии *Limodorum abortivum*

Изучение особенностей антэкологии лимодорума недоразвитого (*Limodorum abortivum*) проводилось на территории урочища Мендер-Крутай в сезоны 2021, 2022 и 2023 годов.



a – группа цветущих особей; *б* – верхняя часть соцветия, видны бутоны, распустившиеся цветки и завязь; *в* – посетитель цветка – муха журчалка (Syrphidae).

Рисунок 3.80 – Цветение *Limodorum abortivum* (с. Каштановка, 2023 г.)

Пространственное распределение. Лимодорум недоразвитый распространен преимущественно в западной части предгорий Крыма, частично в горном Крыму и на западном южном берегу полуострова. Преимущественно произрастает под пологом леса, в предгорьях часто обнаруживается на опушках и полянах. В местообитаниях, как правило, представлен группой особей, некоторые из которых образуют особо плотные группы (Рисунок 3.80)

На территории урочища Мендер-Крутай, численность локаций, которые отмечались нами в разные годы, колебалась по сезонам от 1 до 4. Одна локация была отмечена в 2021 году, 4 в 2022 году и 3 в 2023 году. Максимальная общая численность изучаемых особей отмечена 2022 году – 27 цветущих особей.

Пространственное распределение цветущих особей в пределах одной локации исследовалось в Урочище Мендер-Крутай. Результаты представлены на Рисунке 3.81, где представлено распределение цветущих особей в одной из локаций. Для локаций в урочище Мендер-Крутай характерно очень близкое расположение цветущих особей, как и для других локаций с небольшим числом особей в других пунктах местообитания *Limodorum abortivum* в предгорной зоне Крыма.

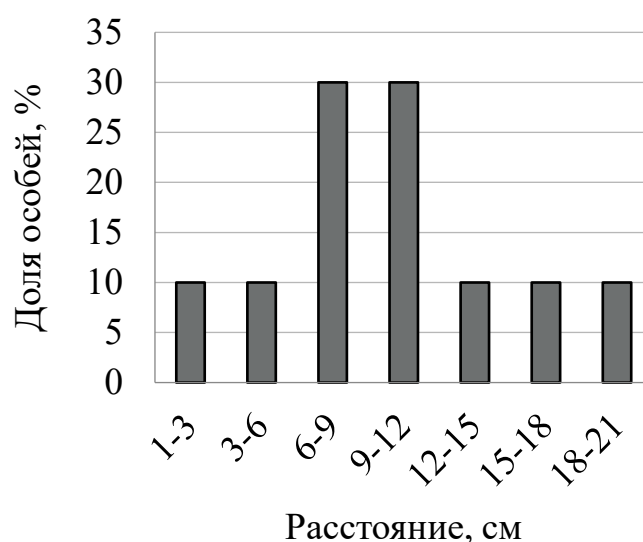
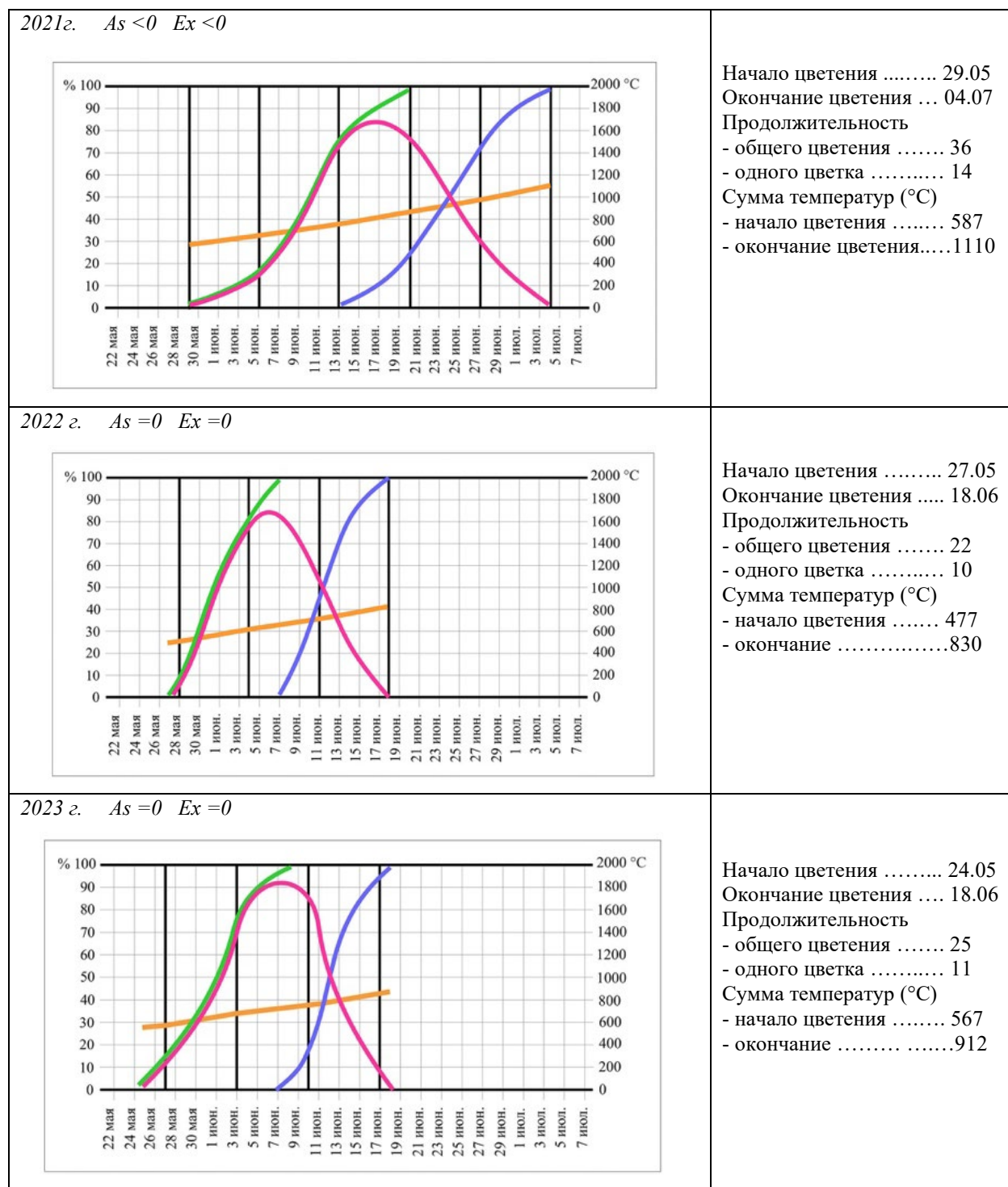


Рисунок 3.81 – Гистограмма распределения цветущих особей *Limodorum abortivum* по расстоянию до ближайшего соседа (10 экз.; $\bar{x}=10,1$ см; Локация №2, 2023 г.)

Фенология цветения. Фенология цветения *Limodorum abortivum* в сезоны 2021–2023 годов в урочище Мендер-Крутай представлены на Рисунке 3.82.



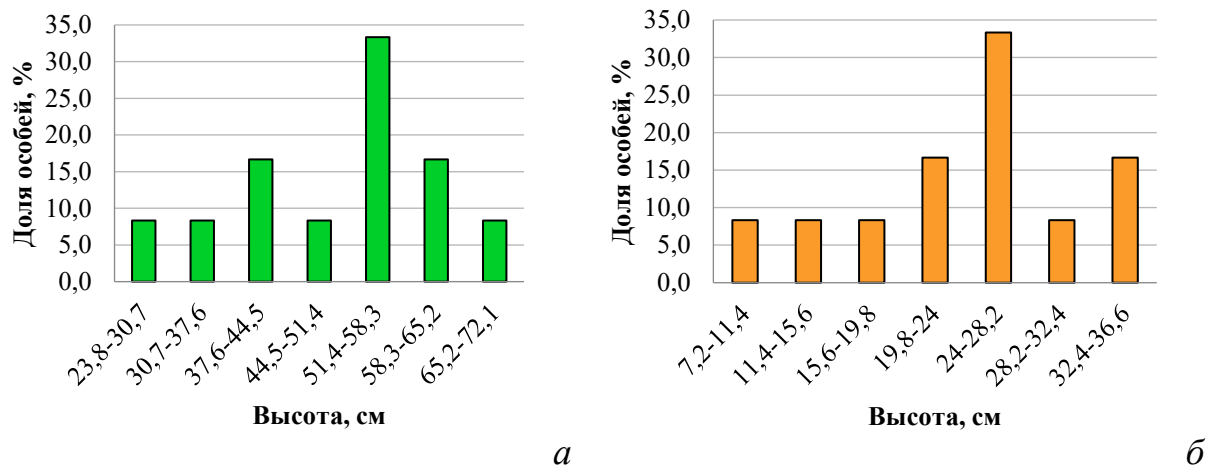
— доля цветущих цветков от их общего числа; — кумулята накопления распустившихся цветков; — кумулята накопления отцветших цветков, — кумулята накопления активных температур. Даты учета бутонов, цветущих и отцветших цветков отмечены вертикальными линиями.

Рисунок 3.82 – Динамика цветения *Limodorum abortivum*

Особенностью фенологии данного вида является близость дат начала цветения 2022 и 2023 годов, и сильное отклонение даты окончания цветения в 2021 году. При этом суммы температур как начала, так и окончания цветения сильно не совпадают по всем трем сезонам наблюдения. Значительное отклонение по продолжительности общего цветения ценопопуляции и цветения одного цветка отмечено в 2021 году. Анализ этих отклонений проведен в разделе 4.

Строение и структура соцветий, морфометрические показатели цветка и соцветия, цветовая гамма цветков.

Распределение генеративных особей *Limodorum abortivum* по общей высоте и высоте соцветия отображены на Рисунке 3.83. Характеризуя полученные графики, можно отметить соответствие нормальному распределению с некоторыми отклонениям: асимметрия для общей высоты ($-0,61$) и для высоты соцветия ($-0,84$), и эксцесс $+0,47$ и $+1,03$, соответственно.



a – Мендер-Крутай, 2022 г., 12 экз., $\bar{x}=50,2$ см;

б – Мендер-Крутай, 2022 г., 12 экз., $\bar{x}=25,4$ см.

Рисунок 3.83 – Гистограммы распределения генеративных особей *Limodorum abortivum* по общей высоте (*a*) и высоте соцветия (*б*)

Параметры цветка *L. abortivum* представлены в Таблице 3.15. Высокие проценты вариации характерны: расстоянию от прилипаец до входа в шпорец – 17%; длине шпорца – 17% и высоте канала шпорца в месте максимального изгиба – 21%.

Таблица 3.15 – Морфометрические показатели цветка *Limodorum abortivum*

Параметр	Показатели выборки				
	N	min-max	$\bar{x} \pm \sigma$	σ^2	Cv, %
Высота зева венчика, мм	30	1,2–1,5	$1,3 \pm 0,01$	0,0078	9
Ширина зева венчика, мм	30	0,8–0,9	$0,9 \pm 0,01$	0,0044	7
Расстояние от прилипаец до входа в шпорец, мм	30	4,7–4,9	$4,8 \pm 0,03$	0,0029	17
Длина шпорца, мм	30	4,7–4,9	$4,8 \pm 0,03$	0,0029	17
Высота отверстия шпорца на входе, мм	30	0,9–1,1	$1 \pm 0,01$	0,0044	7
Высота канала шпорца в месте максимального изгиба, мм	30	0,2–0,4	$0,4 \pm 0,04$	0,0053	21

Опыление и характер взаимоотношений с опылителями. *Limodorum abortivum* – самоопыляющаяся орхидея, поллинии которой спустя некоторое время без опыления рассыпаются и пыльца попадает на рыльце. При этом для данного вида также характерно факультативное перекрестное опыление. Для привлечения опылителей данный вид выделяет нектар, который привлекает длиннохоботных пчёл.

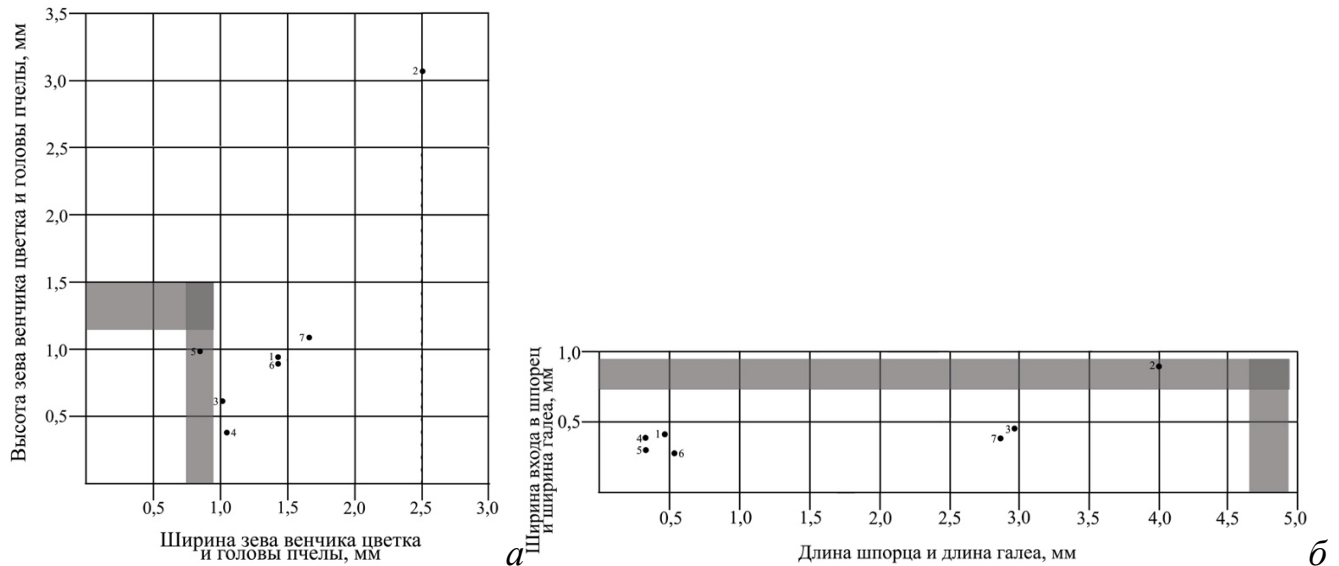
Нами проведен анализ видового состава пчел, отловленных в зоне произрастания *L. abortivum* в период ее цветения, на предмет возможности их участия в опылении этой орхидеи (Рисунок 3.84).

Морфометрические параметры цветка и видов пчел проанализированы на соответствие параметров, влияющих на возможность процесса выноса из цветка и заноса поллиний в цветок. Соответствие параметров головы насекомого параметрам цветка *L. abortivum* показано на Рисунке 3.84.

Полученные результаты указывают на то, что два вида длиннохоботных пчел могут принимать участие в опылении *L. abortivum* – это *Eucera interrupta* и *Osmia aurulenta*.

На Рисунке 3.85 отражено состояние цветков *L. abortivum* в урочище Мендер-Крутай во второй половине периода цветения. Согласно данным рисунка,

опыление *Limodorum abortivum* в исследуемые сезоны наблюдений было удовлетворительным. Наибольший процент опыленных цветков был отмечен в 2021 году за счет и большего числа пчел (доля цветков первого свидания), и большего их интереса к цветкам (повторность посещения).

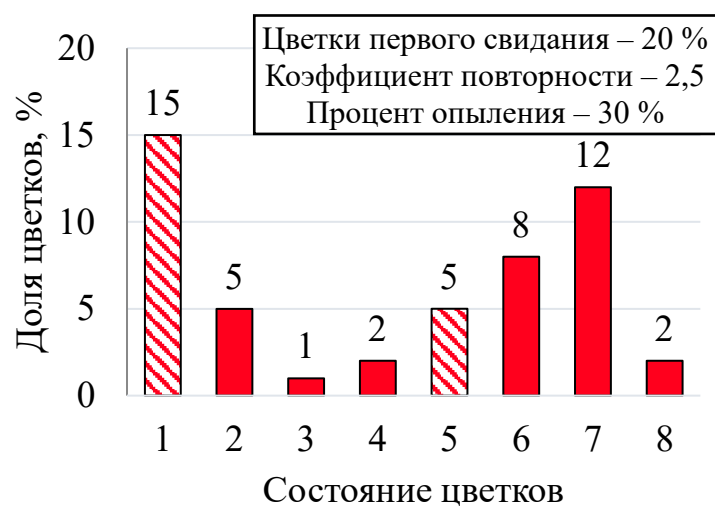


1 – *Andrena carantonica* Perez; 2 – *Bombus terrestris* L.; 3 – **Eucera interrupta* Baer; 4 – *Halictus marginatus* Brullé; 5 – *Lasioglossum malachurum* (Kirby); 6 – *Lasioglossum malachurum* (Kirby); 7 – **Osmia aurulenta* Norway.

* – потенциальные опылители. Серым цветом выделен диапазон изменчивости признака.

Рисунок 3.84 – Соответствие параметров цветка *Limodorum abortivum* и частей ГОЛОВЫ ПЧЕЛЫ

Способ привлечения опылителей. На Рисунке 3.86 дан перечень видов, цветущих одновременно с *Limodorum abortivum* в урочище Мендер-Крутай, с указанием цвета цветков.



2021 г.



2022 г.



2023 г.

– цветки первого свидания;
 – опыленные цветки.

Рисунок 3.85 – Соотношение цветков разного состояния и основные показатели деятельности опылителей орхидеи *Limodorum abortivum* в разные сезоны

Вид	Цвет лепестков
<i>Arum elongatum</i> Steven	
<i>Potentilla taurica</i> Willd. ex Schltl.	
**<i>Salvia nemorosa</i> L.	
<i>Filipendula vulgaris</i> Moench	
<i>Lomelosia argentea</i> (L.) Greuter & Burdet	
<i>Scabiosa praemontana</i> Privalova	



** – растения со сходным цветом лепестков и формой соцветия

Рисунок 3.86 – Растения, цветущие в местах произрастания *Limodorum abortivum* в период его цветения

Один из таких видов – шалфей дубравный – может выступать как в роли модельного вида, так и как конкурент в борьбе за опылителей.

3.14 Особенности антэкологии *Neottia nidus-avis*

Изучение антэкологических особенностей гнездовки настоящей (*Neottia nidus-avis*) проводилось на территории урочища Мендер-Крутай в весенне-летние периоды 2021–2023 гг., а также в некоторых других пунктах Предгорной зоны Крыма в предыдущие годы.

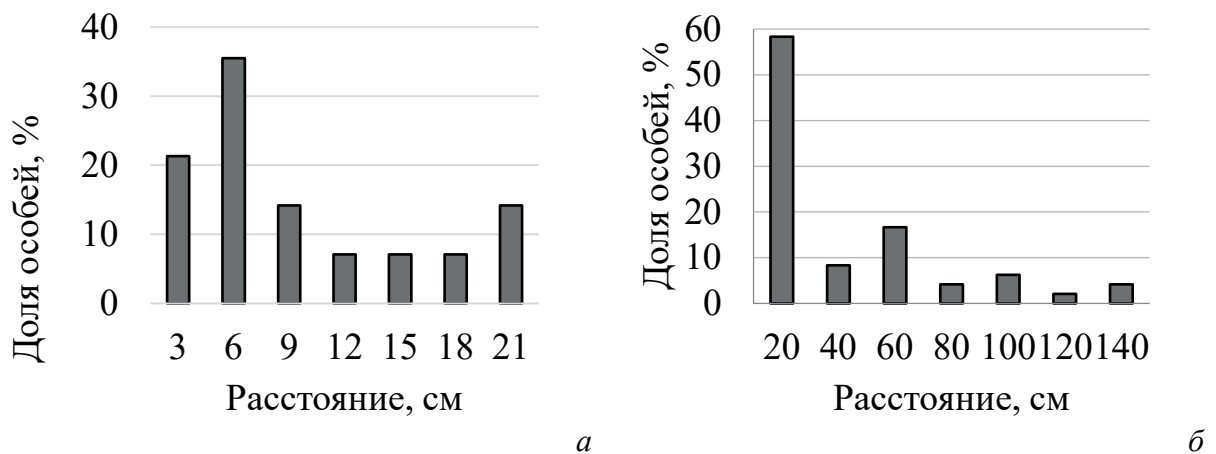
Пространственное распределение цветущих особей. Гнездовка настоящая встречается во всех лесах горного и предгорного Крыма, относится к одному из наиболее распространенных видов орхидей полуострова, однако в пределах

отдельных лесных массивов проявляет склонность к локальности, образуя в отдельных местах скопления до несколько десятков особей.

В урочище Мендер-Крутай выявлено 7 локаций произрастания *Neottia nidus-avis*, с максимальным числом особей в одной локации до 14 цветущих особей, в большинстве остальных локаций встречался в числе 3–5 особей или единично. Общая численность генеративных особей по годам колебалась от 3 до 14. Все растения располагались под пологом леса, в отдельных случаях выходя на поляны.

В отдельных локациях распределение генеративных особей *N. nidus-avis* подчинено закономерности, известной как распределение МакАртура (Рисунок 3.87). Интересно отметить, что и для скоплений с небольшим числом особей и для скоплений в несколько десятков особей тип распределения остается тем же (Рисунок 3.87 *а* и *б* в сравнении).

Фенология цветения. Особенности фенологии цветения *N. nidus-avis* представлены на Рисунке 3.88.

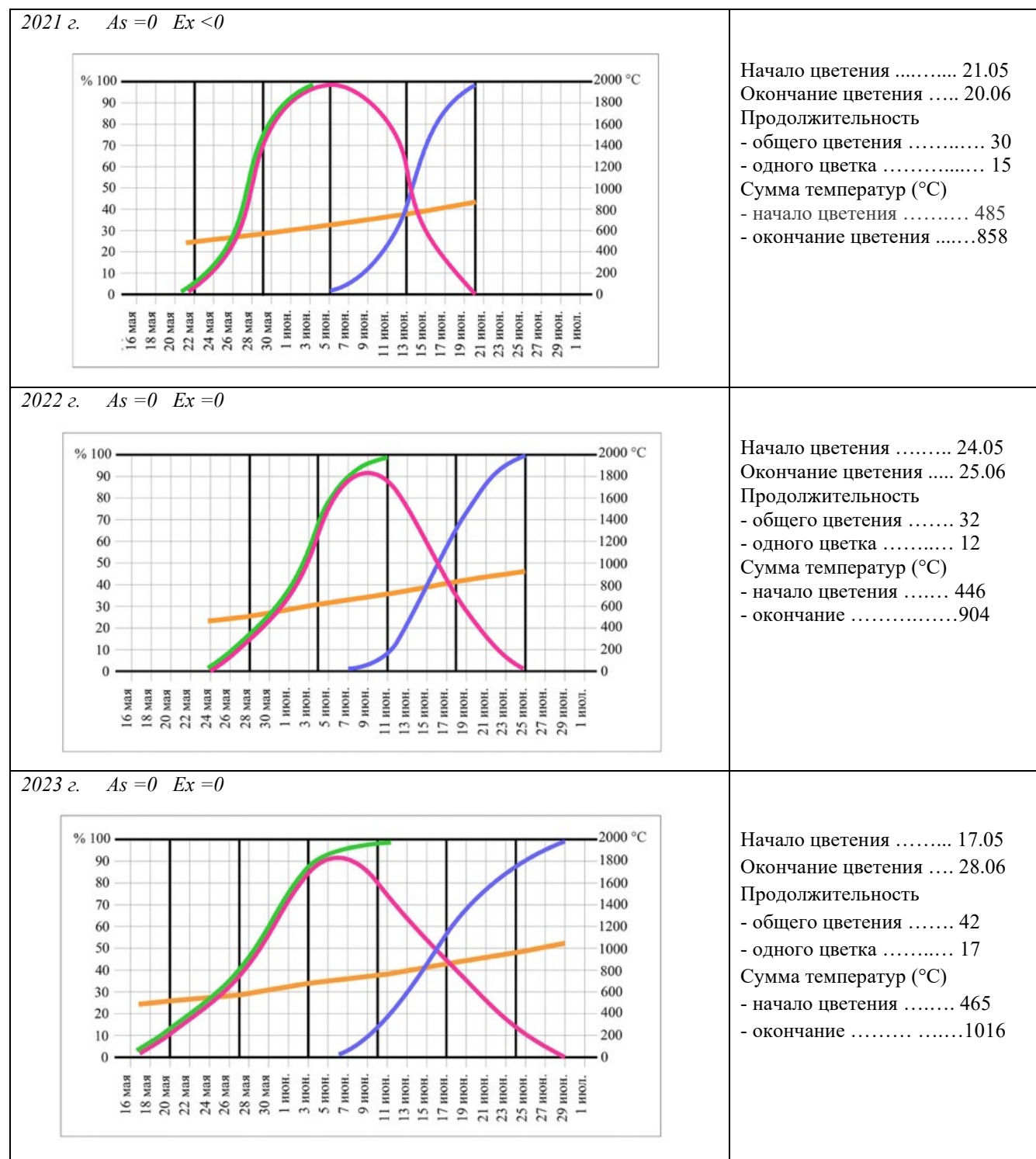


а – 14 экз., $\bar{x}=7$ см, Локация №4, Мендер-Крутай, 2023 г.; *б* – в лесном массиве у с. Перевальное (51 экз., $\bar{x}=43,8$ см, 2023 г.)

Рисунок 3.87 – Гистограммы распределения цветущих особей *Neottia nidus-avis* по расстоянию до ближайшего соседа в урочище Мендер-Крутай

Сравнивая фенограммы трех сезонов наблюдений, следует отметить их сходство по характеру кривых, каждая из которых имеет типичный вид гистограмм

нормального распределения без существенных отклонений в отношении асимметрии и эксцесса.



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

Рисунок 3.88 – Динамика цветения *Neottia nidus-avis*

То же можно отметить, сравнивая сроки цветения одного цветка, общего цветения и суммы температур начала и конца цветения в 2021 и 2022 годы.

Небольшие отклонения характерны для 2023 года, когда было отмечено увеличение продолжительности цветения одного цветка на 5 дней, общего срока цветения на 10 дней и суммы температур окончания цветения на 56° . Анализ этих отклонений проведен в разделе 4.

Строение и структура соцветий, морфометрические показатели цветка и соцветия, цветовая гамма цветков. Орхидея гнездовка настоящая (Рисунок 3.89) относится к самоопыляемым видам с возможностью факультативного перекрестного опыления.



a – одиночная особь; *б* – тесная группа особей; *в* – цветки орхидеи.

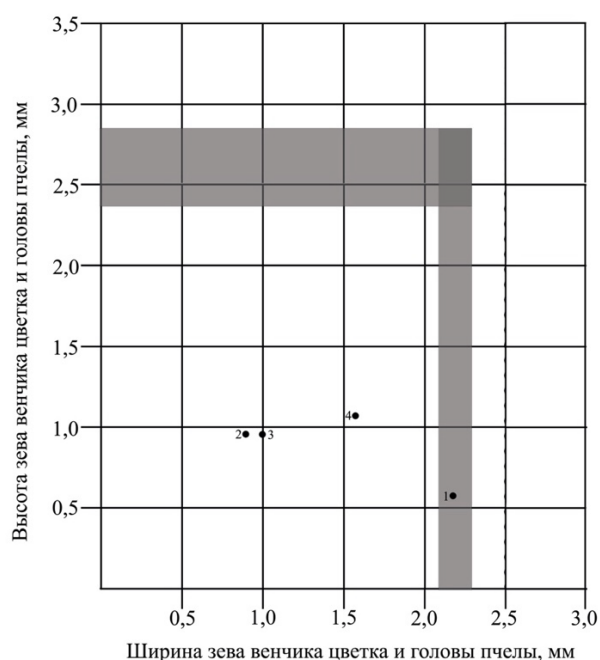
Рисунок 3.89 – Цветение *Neottia nidus-avis*

Известно, что в опылении этого вида могут принимать участие муравьи (Reinhard et al., 1991, Claessens, Kleynen, 2011). Внешний вид соцветия и цветков *Neottia nidus-avis* не дает основания предполагать, что гнездовка настоящая может опыляться пчелами. Хотя строения цветков, обычное для орхидных, допускает такое событие. Исходя из этого нами проведена оценка морфометрических параметров цветков и пчелотловленных в окружении цветущих растений *N. nidus-avis* (Таблица 3.16, Рисунок 3.90).

Полученные данные свидетельствуют, что данные виды пчел при посещении цветков гнездовки настоящей могут производить их опыление.

Таблица 3.16 – Морфометрические показатели цветка *Neottia nidus-avis*

Параметр	Показатели выборки				
	N	min–max	$\bar{x} \pm \sigma$	σ^2	Cv, %
Высота зева венчика, мм	30	2,4–2,7	$2,5 \pm 0,01$	0,0133	12
Ширина зева венчика, мм	30	2,1–2,3	$2,2 \pm 0,01$	0,0033	6
Расстояние от прилипаец до входа в шпорец, мм	30	0,9–1,0	$0,9 \pm 0,02$	0,0020	4



1 – *Eucera curvitaris* Mocsarv; 2 – *Lasioglossum malachurum* (Kirby); 2 – *Hoplitis andrenoides* Spinola; 3 – *Osmia aurulenta* Norway.

Рисунок 3.90 – Соответствие параметров цветка *Neottia nidus-avis* и частей головы насекомого

Способ привлечения опылителей. Проведенная нами оценка возможных модельных нектарных растений в окружении цветущих особей *Neottia nidus-avis* в урочище Мендер-Крутай позволяет заключить, что одно из таких растений существует. По окраске цветков и определенной степени по форме соцветий гнездовке настоящей соответствует чина золотистая (Рисунок 3.91).

Вид	Цвет лепестков
<i>Lathyrus rotundifolius</i> Willd.	
** <i>Lathyrus aureus</i> (Steven) D. Brandza	
<i>Allium quercetorum</i> (Seregin) Seregin	



****** – растения со сходным цветом лепестков и формой соцветия

Рисунок 3.91 – Растения, цветущие в местах произрастания *Neottia nidus-avis* в период его цветения

РАЗДЕЛ 4

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ АНТЭКОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ
ОРХИДЕЙ ПРЕДГОРНОГО КРЫМА

Антэкология орхидных – одно из основополагающих направлений на пути к пониманию процесса воспроизводства орхидей и разработки мер по сохранению их в природе. Среди орхидей некоторая часть видов опыляется как большинство перекрестно опыляемых растений – привлекая опылителей нектаром и пыльцой. Часть видов – самоопыляются. Но большинство орхидей привлекают опылителей обманом, имитируя соцветия нектарных видов или полового партнера. Из 14 видов орхидей, произрастающих на территории полевого стационара (урочище Мендер-Крутай), 9 видов привлекают опылителей обманом. Обман неопытных опылителей используют: *A. morio* subsp. *caucasica*, *A. pyramidalis*, *C. rubra*, *H. caprinum*, *N. tridentata*, *O. purpurea*, *S. satyrioides*. Обман самцов пчел определенного вида за счет сходства цветков с самкой этого же вида пчел – *O. sphegodes* subsp. *taurica*. Один вид привлекает опылителей нектаром – *P. chlorantha*. Два вида привлекают опылителей нектаром, используя параллельно самоопыление: *E. helleborine* subsp. *tremolsii*, *L. abortivum*. Три вида относятся к самоопыляющимся – *C. damasonium*, *O. apifera* и *N. nidus-avis*, при этом строение цветков каждого из этих трех видов допускает перекрестное опыление. Таким образом, объекты нашего изучения предоставили возможность провести сравнительное изучение антэкологических особенностей орхидей, обладающих почти всеми возможными способами привлечения опылителей.

Пространственное распределение. Анализ характера пространственного распределения орхидей в пределах урочища Мендер-Крутай показал высокую степень мозаичности размещения отдельных видов (Рисунок 2.2). В течение трех лет наблюдений каждый из 14 орхидей видов занимал относительно небольшую и постоянную территорию. При этом лишь для некоторых видов отмечено перекрывание участков произрастания.

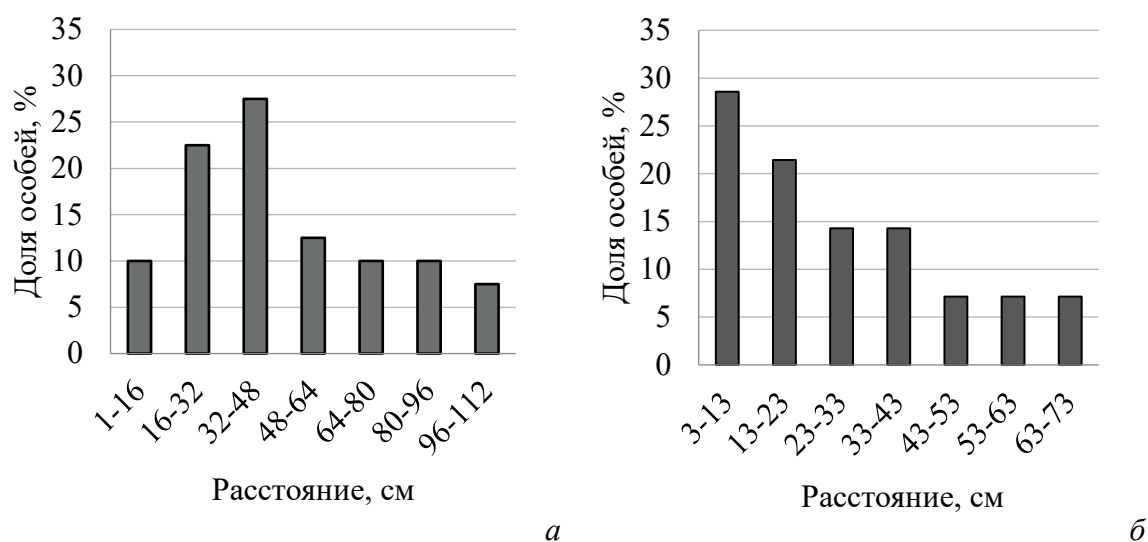
Единичные особи вне отдельных групп крайне редки и отмечены только для отдельных видов, таких как *Cephalanthera rubra*, *Steveniella satyrioides*. Особо ярко выраженную дискретность в расположении особей проявили такие виды как: *Himantoglossum caprinum*, *Ophrys apifera*, *O. sphegodes* subsp. *taurica*, *Limodorum abortivum*. Расстояние между генеративными особями в отдельных локациях может колебаться в широких пределах от 1 см до нескольких метров (Таблица 4.1).

Таблица 4.1 – Основные показатели пространственного распределения
14 видов орхидей в урочище Мендер-Крутай (2021–2023 гг.)

Вид	Число локаций по годам			Общая численность, шт.			Среднее расстояние между особями, см	Плотность, шт./м ²	Тип распределения
	2021	2022	2023	2021	2022	2023			
<i>Orchis purpurea</i>	7	12	11	> 50	> 50	> 50	93	1,2	G
<i>Steveniella satyrioides</i>	5	8	12	27	58	>50	32	9,8	G
<i>Ophrys sphegodes</i> subsp. <i>taurica</i>	2	3	4	>50	>50	>50	31	10,4	G
<i>Neotinea tridentata</i>	8	14	15	>50	>50	>50	57	3,1	M
<i>Anacamptis morio</i> subsp. <i>caucasica</i>		1	2	-	11	14	54	3,4	M
<i>Cephalanthera damasonium</i>	3	5	8	21	14	15	53	3,6	G
<i>Platanthera chlorantha</i>	1	2	5	2	18	10	55	3,3	M
<i>Neottia nidus-avis</i>	2	5	7	7	7	14	7	204,1	G
<i>Cephalanthera rubra</i>		1	3	-	7	6	37	7,3	G
<i>Limodorum abortivum</i>	1	4	3	12	27	18	10	100	G
<i>Himantoglossum caprinum</i>	2	2	2	>50	>50	34	56	3,2	G
<i>Ophrys apifera</i>	-	-	1	-	-	8	160	0,4	G
<i>Anacamptis pyramidalis</i>	2	2	4	19	41	96	57	3,1	G
<i>Epipactis helleborine</i> subsp. <i>tremolsii</i>	1	1	1	7	8	11	27	13,7	M
Среднее значение ± стандартное отклонение:							19±51,5	71,9±69,3	

Примечание к Таблице. Среднее расстояние между особями приведены по наблюдениям 2023 года, на территории Мендер-Крутай; G – распределение Гаусса; M – распределение Макаурта.

В пределах этих ценопопуляций нами отмечено два типа распределения цветущих особей в пространстве – более-менее равномерное распределение особей по площади места произрастания по схеме нормального распределения Гаусса (Рисунок 4.1 а), и распределение по типу распределения разломанного стержня МакАртура (MacArtur, 1957) (Рисунок 4.1 б). Распределение МакАртура в типичной форме отмечено для 7 видов (Таблица 4.1). Как показано М. Б. Фардеевой (2018) пространственно-онтогенетическая структура популяций Орхидных задается генеративными особями, при этом относительная равномерность и дискретность распространения могут свидетельствовать о угнетенном или наоборот благополучном состоянии популяции орхидеи.



а – типичное по форме распределение Гаусса с правосторонней асимметрией; б – типичное распределение МакАртура с доминирующим крайне левым классом.

Рисунок 4.1 – Гистограммы распределения цветущих растений по расстоянию до ближайшего соседа *Anacamptis pyramidalis* и *Steveniella satyrioides*

Исходя из этого можно предположить, что в урочище Мендер-Кртай ценопопуляции *S. satyrioides*, *N. tridentata*, *A. morio* subsp. *caucasica*, *C. damasonium*, *P. chlorantha*, *N. nidus-avis* и *E. Helleborine* subsp. *tremolsii*, находятся в лучшем состоянии по сравнению с ценопопуляциями *O. purpurea*, *O. sphegodes* subsp. *taurica*, *L. abortivum*, *H. caprinum* и *A. pyramidalis*.

Фенология цветения. Сроки цветения энтомофильных растений – одна из наиболее важных экологических характеристик. В большинстве случаев, сроки цветения вида определяются как период года, за начало которого принимается наиболее ранний срок зацветания вида по многолетним наблюдениям, а окончание – наиболее поздний. Возможна и оценка периода цветения по средним значениям дат начала и конца цветения данного вида по многолетним наблюдениям. И в одном, и в другом случае эти оценки носят ориентировочный характер и не дают возможности прогнозирования сроков наступления фенологических дат периода цветения того или иного вида в текущем сезоне. Более точная прогнозная оценка фенодат периода цветения видов возможна с использованием суммы активных температур фенодат. Суммы активных температур фенодат являются видовыми характеристиками и устанавливаются в ходе специальных наблюдений. Для четырех видов орхидей, произрастающих в Крыму, в ходе специальных исследований были установлены суммы активных температур фенодат начала цветения (Иванов и др., 1915, 1916; Сволынский, 2016). Одним из результатов этих исследований помимо открытия прогнозных возможностей стало установление факта, что суммы активных температур фенодат начала цветения могут существенно отличаться для ценопопуляций одного вида, произрастающих в разных климатических условиях. В частности, для двух видов, произрастающих на Южном Берегу Крыма и в горном Крыму, суммы температур фенодат начала цветения оказались не одинаковыми и отличались на существенную величину. Это стало свидетельством того, что данный видовой признак находится под достаточно строгим контролем естественного отбора.

Как было отмечено выше, ценность наших исследований состояла в том, что изучению были подвергнуты 14 видов орхидей, произрастающих в одном урочище на протяжении 3 последовательных сезонов (2021–2023 гг.).

Нами зафиксированы календарные даты и установлены суммы активных температур фенодат начала и конца периода цветения (Рисунок 4.2, Таблица 4.2), получены кривые динамики распускания и увядания цветков, оценена их принадлежность к тому или иному типу распределения (Рисунок раздел 3) Для

каждого вида в каждый из сезонов цветения были оценены такие антэкологические параметры как общая продолжительность цветения ценопопуляции, средняя продолжительность цветения одного цветка (Таблица 4.2).

Как следует из данных рисунка и Таблицы 4.2, периоды цветения изученных видов орхидей равномерно распределены по всему периоду времени цветения орхидей, начиная с 20 чисел апреля по 10 числа июня. Более детальная оценка дат начала и окончания цветения данных видов позволяет выделить три фенологические группы орхидей. Первая группа – средневесенние-раннелетние виды, начинающие цветение в период с 20 апреля по 5 мая и заканчивающие цветение до начала второй декады июня.

В эту группу включены: *O. purpurea*, *S. satyrioides*, *O. sphegodes* subsp. *taurica*, *N. tridentata*, *A. morio* subsp. *caucasica*.

Вторая группа – поздневесенние-среднелетние виды, начинающие цветение в период с 15 мая по 1 июня и заканчивающие в конце июня. В эту группу включены: *C. damasonium*, *P. chlorantha*, *N. nidus-avis*, *L. abortivum*, *C. rubra*.

Третья группа – раннелетние-среднелетние виды, начинающие цветение в период с 1 по 15 июня и заканчивающие цветение до конца второй декады июля. В третью включены: *O. apifera*, *H. caprinum*, *A. pyramidalis*, *E. helleborine* subsp. *tremolsii*.

На наш взгляд выделение указанных трех фенологических групп орхидей имеет смысл, поскольку помимо небольшого временного разрыва между 1 и 2 группой, виды, входящие в них, имеют сходство по некоторым антэкологическим показателям (см. ниже Таблица 4.2).

Стоит отметить, что, в целом, из года в год последовательность зацветания видов сохраняется. Небольшие отклонения у трех видов не превышают разницу в 1–2 дня.

Последовательность окончания цветения видов также в целом сохраняется, но отклонений от общего порядка больше, и они более существенны – *O. sphegodes* subsp. *taurica* в 2021 году отцвела на 7 дней позже, чем *N. tridentata*, а в соответствии с порядком должна была отцвести раньше.

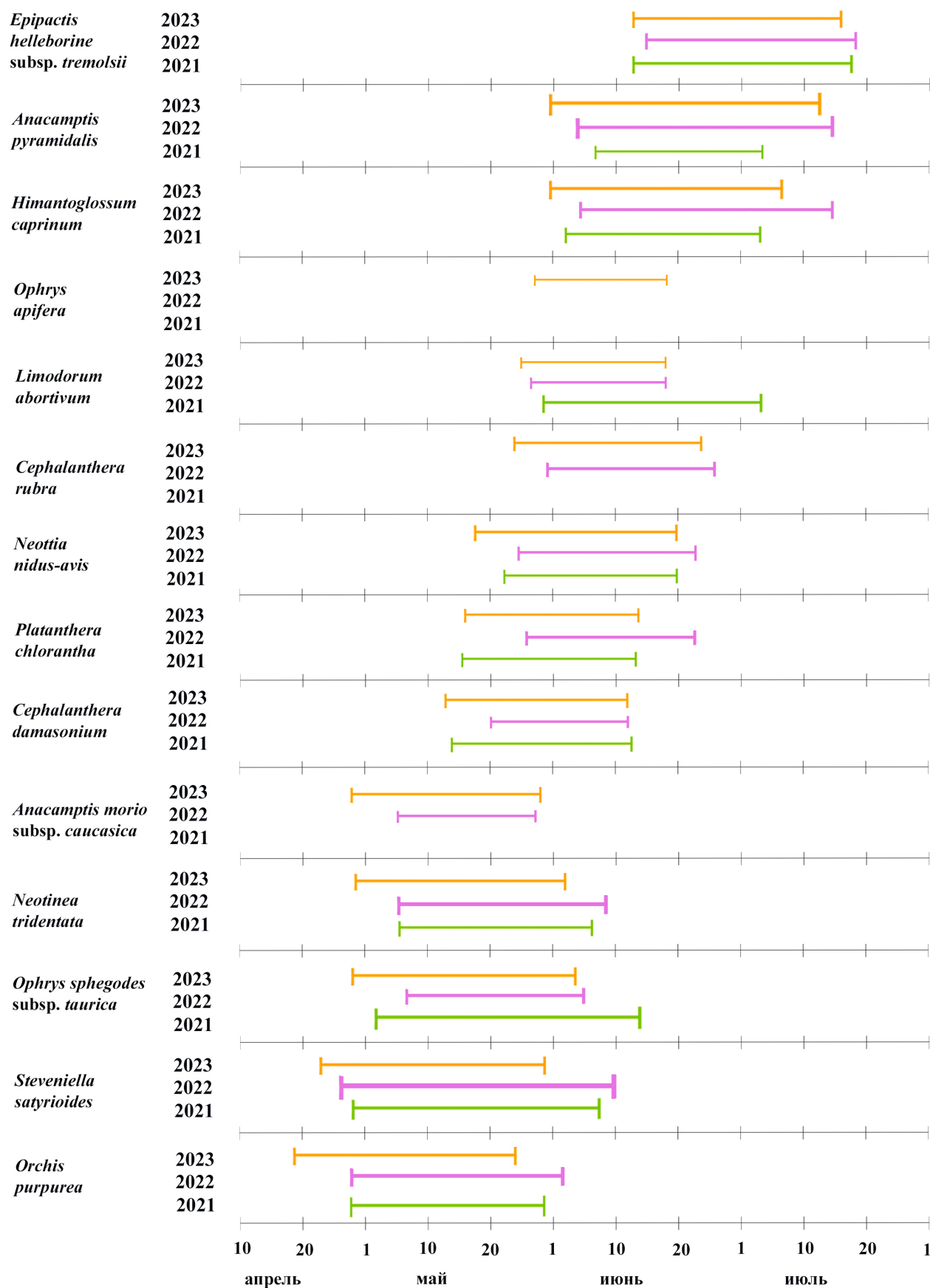


Рисунок 4.2 – Сроки цветения орхидей, произрастающих на территории урочища Мендер-Крутай, за три последовательных сезона 2021–2023 годов

Таблица 4.2 – Основные фенологические показатели 14 видов орхидей в урочище Мендер-Крутай в сезоны 2021–2023 годов

Вид	Сезон исследования, г.	Сроки начала и конца цветения	Продолжительность цветения, дней		Сумма активных температур, °С		Показатели кривых динамик цветения	
			Цветка	Общая	Начало цветения	Окончание цветения	Асимметрия	Экспесс
<i>Orchis purpurea</i>	2021	28.04 – 30.05	18	33	255	587	+0,66	<0,90
	2022	28.04 – 04.06	17	35	254	610	–0,01	=2,00
	2023	19.04 – 28.05	16	38	249	605	+0,71	=1,50
<i>Stenisiella satyrioides</i>	2021	28.04 – 07.06	20	40	238	670	+0,17	=1,65
	2022	10.05 – 25.06	24	46	321	720	–0,85	<0,56
	2023	16.04 – 31.05	19	43	295	644	+0,77	=0,94
<i>Ophrys sphegodes</i> subsp. <i>taurica</i>	2021	28.04 – 13.06	10	47	282	698	+0,70	>0,96
	2022	28.04 – 05.06	11	38	296	658	+0,51	=1,57
	2023	26.04 – 04.06	11	43	315	699	–0,85	<0,58
<i>Neotinea tridentata</i>	2021	30.04 – 06.06	22	37	322	658	+0,79	<0,92
	2022	07.05 – 09.06	15	33	301	689	–0,08	=1,47
	2023	28.04 – 03.06	16	36	327	686	+0,12	=1,85
<i>Anacamptis morio</i> subsp. <i>caucasica</i>	2022	02.05 – 28.05	14	26	269	490	–0,43	<1,50
	2023	01.05 – 05.06	19	35	315	548	–0,50	<1,51
<i>Cephalanthera damasonium</i>	2021	11.05 – 13.06	16	33	371	772	+0,12	<1,11
	2022	17.05 – 16.06	13	30	390	801	–0,63	=1,50
	2023	10.05 – 12.06	15	33	402	804	–0,61	=1,09
<i>Platanthera chlorantha</i>	2021	11.05 – 13.06	21	33	405	756	+1,02	<0,76
	2022	26.05 – 24.06	15	29	465	873	+0,03	<1,52
	2023	14.05 – 14.06	14	29	431	831	+0,10	=1,76
<i>Neottia nidus-avis</i>	2021	21.05 – 20.06	15	30	485	858	+0,59	=0,92
	2022	24.05 – 25.06	12	32	446	904	–0,14	=1,64
	2023	17.05 – 28.06	17	42	465	1016	–0,21	=1,45
<i>Cephalanthera rubra</i>	2022	28.05 – 25.06	15	28	490	928	–0,61	=1,50
	2023	24.05 – 24.06	16	31	555	998	+0,27	=1,50
<i>Limodorum abortivum</i>	2021	29.05 – 04.07	14	36	587	1110	–0,68	<1,15
	2022	27.05 – 18.06	10	22	477	830	+0,01	=1,50
	2023	24.05 – 18.06	11	25	567	912	–0,04	=1,94
<i>Himantoglossum caprinum</i>	2021	01.06 – 04.07	16	33	618	1110	+0,48	=0,99
	2022	04.06 – 15.07	23	41	610	1261	+0,23	=1,74
	2023	01.06 – 08.07	23	37	658	1245	+1,06	<0,43
<i>Ophrys apifera</i>	2023	27.05 – 17.06	10	21	605	880	–0,43	=0,71
<i>Anacamptis pyramidalis</i>	2021	06.06 – 04.07	9	28	670	1110	–0,66	<1,50
	2022	02.06 – 15.07	21	43	572	1261	+0,15	=1,58
	2023	29.05 – 13.07	23	45	618	1326	+0,40	=1,57
<i>Epipactis helleborine</i> subsp. <i>tremolsii</i>	2021	09.06 – 18.07	17	39	684	1389	–0,08	<1,64
	2022	11.06 – 22.07	17	41	720	1371	+0,28	=1,64
	2023	13.06 – 16.07	18	33	778	1380	+0,44	=1,52
Среднее			16±4,1	35±6,5	-		-	-

Установленную нами последовательность зацветания видов орхидей в урочище Мендер-Крутай не следует относить ко всей зоне предгорий Крыма. Об

этом свидетельствует порядок вступления в пору цветения тех же самых видов орхидей, отмечавшийся на протяжении 2-х лет (сезоны 2004 и 2005 гг.) в урочище Аян (Фатерыга, 2010). Так орхидеи *O. purpurea* и *N. tridentata* начинали цветение гораздо позже, в то время как остальные виды зацветали в те же самые сроки.

Суммы активных температур фенодат начала цветения для 13 видов орхидей, цветущих в урочище Мендер-Крутай в течение 3 последовательных сезонов (2021–2023 гг.) представлены на Рисунке 4.3.

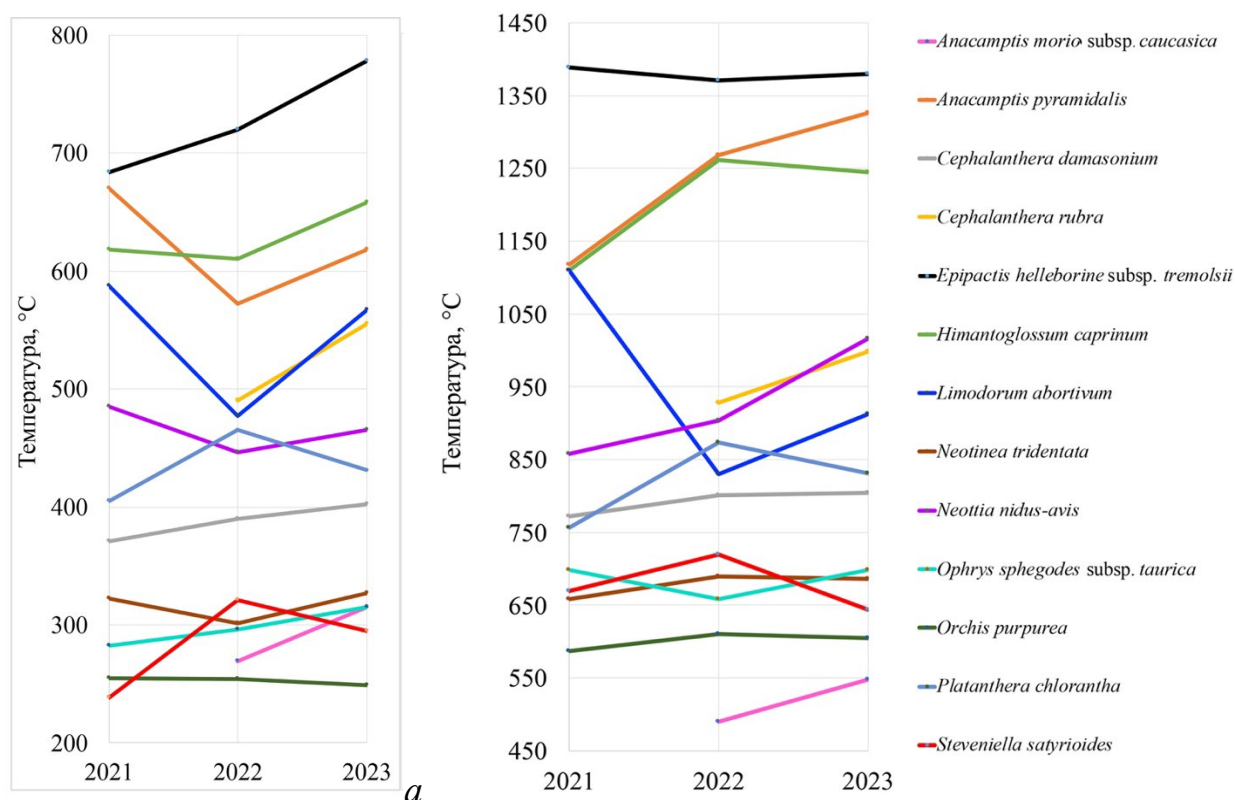
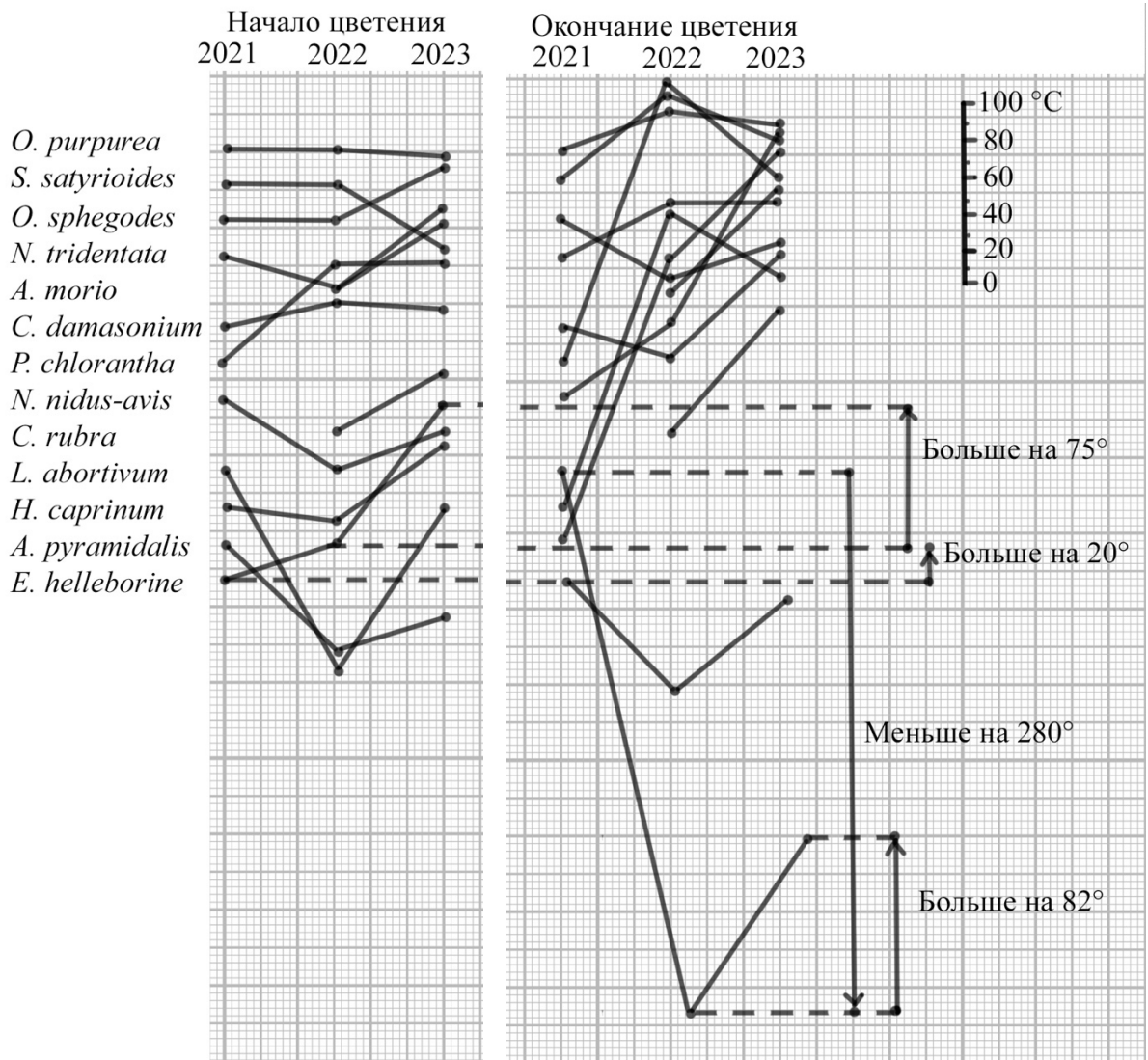


Рисунок 4.3 – Суммы активных температур фенодат начала (а) и конца (б) цветения для 13 видов орхидей (урочище Мендер-Крутай, 2021–2023 гг.)

Общий анализ характера изменения величин суммы активных температур фенодат начала цветения для 13 изученных видов орхидей показал, что только для 4 видов этот показатель отклонялся от одного года к другому на небольшую величину (разница менее 40 °C) (Рисунок 4.4).



Виды орхидей расположены сверху вниз в порядке зацветания в первый сезон наблюдений (2012 г.). В качестве примера разницы суммы температур в последовательном ряду сезонов показано изменение величины этого показателя для двух видов орхидей. Сумма активных температур фенофазы начала цветения *Epipactis helleborine* subsp. *tremolsii* в 2022 году по сравнению с 2021 увеличилась на 40 °С, а в 2023 году по сравнению с 2022 увеличилась на 75 °С. Сумма активных температур фенофазы конца цветения *Limodorum abortivum* в 2022 году по сравнению с 2021 годом уменьшилась на 280 °С, а в 2023 году по сравнению с 2022 увеличилась на 82 °С.

Рисунок 4.4 – Относительные величины суммы температур фенодат начала и конца цветения 13 видов орхидей (урочище Мендер-Крутай, 2021–2023 гг.)

Такая разница температур соответствует накоплению температуры за 3–4 дня, которую можно объяснить разбросом величин при оценке сроков начала цветения в полевых условиях. Однако для остальных 9 видов отмечены более

существенные отклонения – от 40 до 110 градусов. Самое большое отклонение (110 °C) отмечено для *L. abortivum* – в 2022 году по сравнению с 2021. При этом большие отклонения отмечены как в большую, так и в меньшую сторону. Большинство таких отклонений приходилось на летние виды и все виды из группы позднелетних.

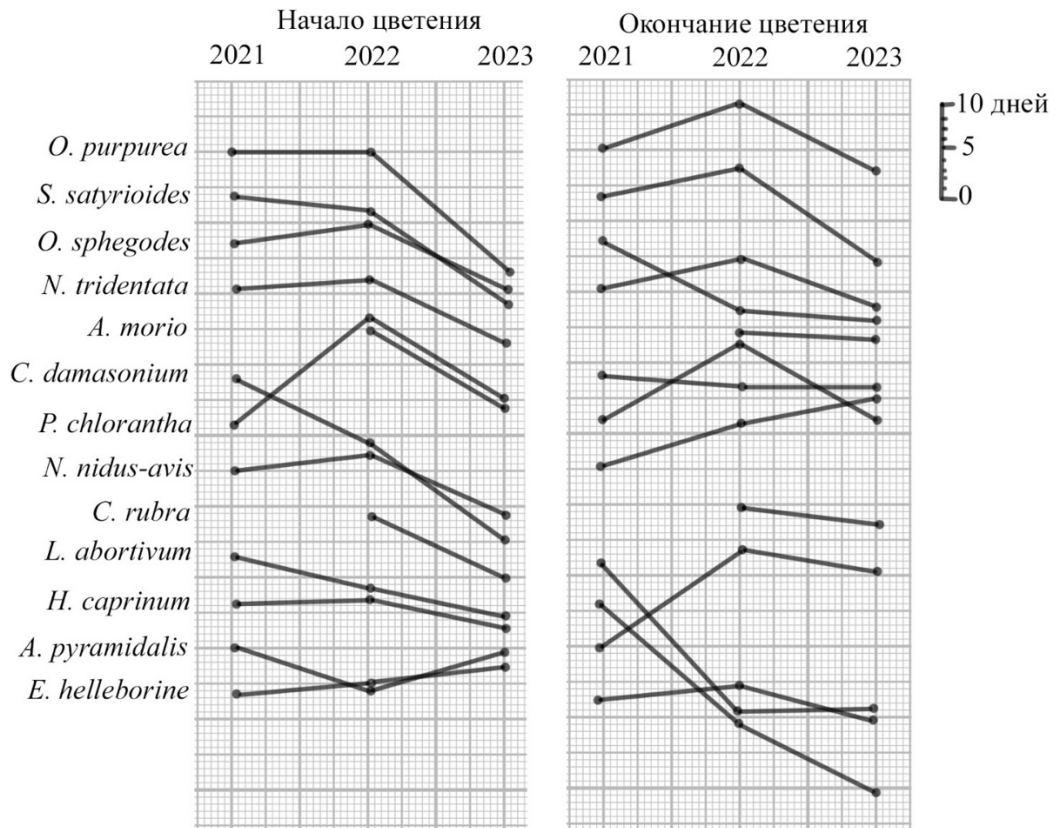
Еще большие отклонения отмечены при сравнении величин суммы температур фенодат окончания цветения (Рисунок 4.4). В этом случае нами отмечены существенные отклонения (более 40 °C) по результатам 17 сравнений (из 24 проведенных). В целом отклонения отмечены у 11 видов орхидей из 13 изученных. При этом у 4 видов отклонения превысили отметку 100 °C. Наибольшие отклонения отмечены в основном для групп летних и позднелетних видов, а наименьшие – для группы наиболее ранних видов.

Анализ отличий по календарным срокам начала цветения показал значительно меньшее число существенных отклонений по дате начала цветения (Рисунок 4.5). За существенные отклонения приняты отклонения на более чем 4 дня. В 2022 году таких отклонений было зарегистрировано всего три и, что важно отметить, все они носили упорядоченный характер. В частности, для всех весеннелетних видов наблюдалось небольшое убывающее по величине уменьшение опережения сроков начала цветения. И только у последних двух позднелетних видов отмечено опять же синхронное запаздывание сроков окончания цветения на 5 и 2 дня (Рисунок 4.5).

Для дат окончания сроков цветения так же отмечены относительно небольшие отклонения, особенно при сравнении с данными разницы суммы температур данной фенодаты, рассмотренными выше.

Наряду с календарными сроками цветения важное антропоэкологическое значение имеет продолжительность общего цветения ценопопуляции. Относительно большая протяженность периода цветения видов – характерная черта семейства Орхидных (Dressler, 1981, 1993, 2005). Нами отмечены значительные колебания продолжительности периода цветения изученных видов

орхидей от 21 до 45 дней, при среднем значении 35,1 и коэффициенте вариации 0,16 (Таблица 4.1 и 4.2).



Виды орхидей расположены сверху вниз в порядке зацветания в первый сезон наблюдений (2021 г.). Опережение по срокам зацветания в следующем году показано наклоном прямой линии вниз. Снижение линии на одно деление шкалы соответствует опережение сроков начала цветения на 1 день. Сдвиг сроков цветения в большую сторону показан наклоном.

Рисунок 4.5 – Относительное изменение сроков начала и конца цветения 13 видов орхидей в ряду последовательных сезонов 2021–2023 гг.

При относительной стабильности этого показателя для двух видов отмечен сильные колебания. Для *L. abortivum* – от 21 до 35 дней и для *A. pyramidalis* – от 27 до 44 дней. Относительную стабильность данного показателя и наличие редких случаев отклонения демонстрирует Рисунок 4.6 а.

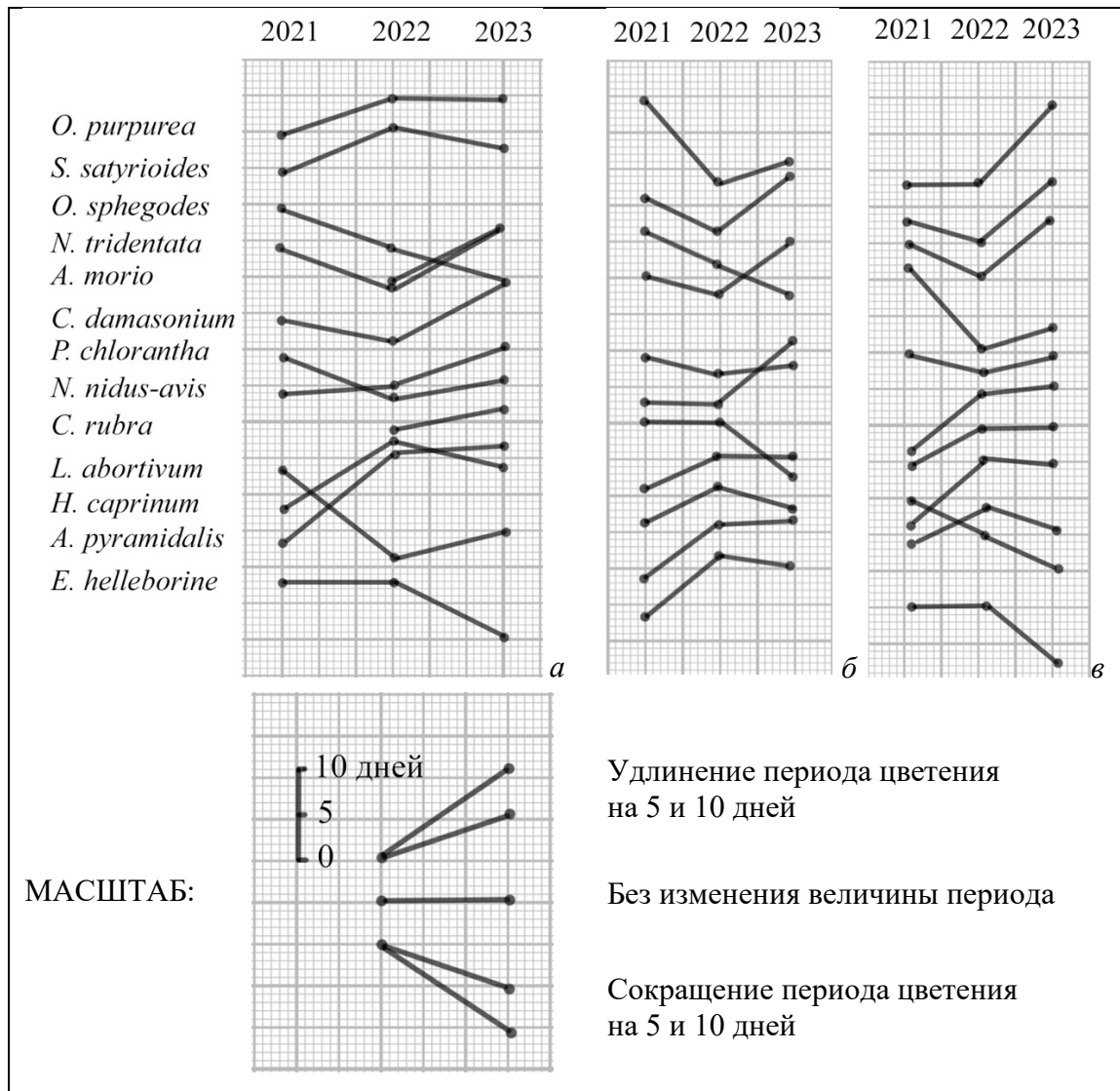
В Таблице 4.3 приедены антэкологические показатели орхидей трех фенологических групп. Достоверность отличий установлена лишь для двух показателей: число дней цветения ценопопуляции (между сренневесенне-раннелетними и позневесенне-среднелетними) и уровень опыления.

Таблица 4.3 – Основные антэкологические показатели периода цветения 14 видов орхидей разных фенологических групп

Фенологическая группа (сроки цветения)	Перечень видов, входящих в фенологическую группу	Число дней цветения ценопопуляции	min–max	Коэффициент вариации	Среднее число дней цветения одного цветка	min–max	Коэффициент вариации	Относительная плотность опылителей	Повторность посещения цветка	Уровень опыления
Сренневесенние -раннелетние	<i>O. purpurea</i> <i>S. satyrioides</i> <i>O. sphegodes</i> subsp. <i>taurica</i> <i>N. tridentata</i> <i>A. morio</i> subsp. <i>caucasica</i>	38*	26-47	0,15	18	14-24	0,17	24,8	2,3	30*
Позневесенне- среднелетние	<i>P. chlorantha</i> <i>C. rubra</i> <i>L. abortivum</i>	31*	22-42	0,15	15	10-21	0,19	21,8	2,2	21,6*
Раннелетние- среднелетние	<i>H. caprinum</i> <i>A. pyramidalis</i> <i>E. helleborine</i> subsp. <i>tremolsii</i>	36	9-23	0,20	18	21-45	0,29	21,8	2,3	26,8*

Примечание к Таблице.* – отличия достоверны при $p=0,05$.

Разница в продолжительности периода цветения более чем в 5 дней отмечена всего для 8 из 24 проведенных сравнений при максимальном отклонении в 12–13 дней для 4 видов. И в этом случае наибольшие отклонения отмечены для видов поздних сроков цветения. При этом отклонения как в одну, так и в другую сторону равномерно распределены по фенологическим группам и годам исследования (Рисунок 4.6 б и в).



Наклон линий между точками, направленный вниз, указывает на сокращение периода цветения, наклон вверх – на увеличение. Снижение (или повышение) точки следующего года на 1 деление сетки соответствует 1 дню.

а – виды расположены сверху вниз в порядке зацветания в первый сезон наблюдений (2021 г.);

б – виды расположены сверху вниз по порядку уменьшения разницы в продолжительности периода цветения между 2021 и 2022 годом сначала в сторону ее уменьшения, а затем – увеличения сроков цветения;

в – виды расположены сверху вниз по порядку увеличения разницы в продолжительности периода цветения между 2022 и 2023 годом сначала в сторону ее уменьшения, а затем – увеличения сроков цветения.

Рисунок 4.6 – Изменение продолжительности периода цветения 11 видов орхидей

в урочище Мендер-Крутай в ряду трех последовательных сезонов

2021–2023 годов

Результаты корреляционного анализа показали, что перекрестноопыляемые виды (в том числе виды, прибегающие к самоопылению) имеют бóльшее отклонение максимальных и минимальных значений сроков цветения цветка, в сравнении с видами использующими механизм самоопыления ($p>0,1$). Достоверными оказались также и отличия в степени отклонения максимальных и минимальных значений общих сроков цветения. Перекрестноопыляемые виды имеют достоверно бóльшие отклонения в сравнении с видами, использующими механизм самоопыления ($p>0,05$).

Выявленные отличия свидетельствуют о том, что сроки и продолжительность цветения орхидеи в значительной степени определяются активностью опылителей.

Нами выявлена тесная связь между общей продолжительностью цветения ценопопуляций и средней продолжительностью цветения одного цветка (Рисунок 4.7 а) и несколько менее выраженная связь общей продолжительности цветения с уровнем опыления (долей опыленных цветков) (Рисунок 4.7 б).

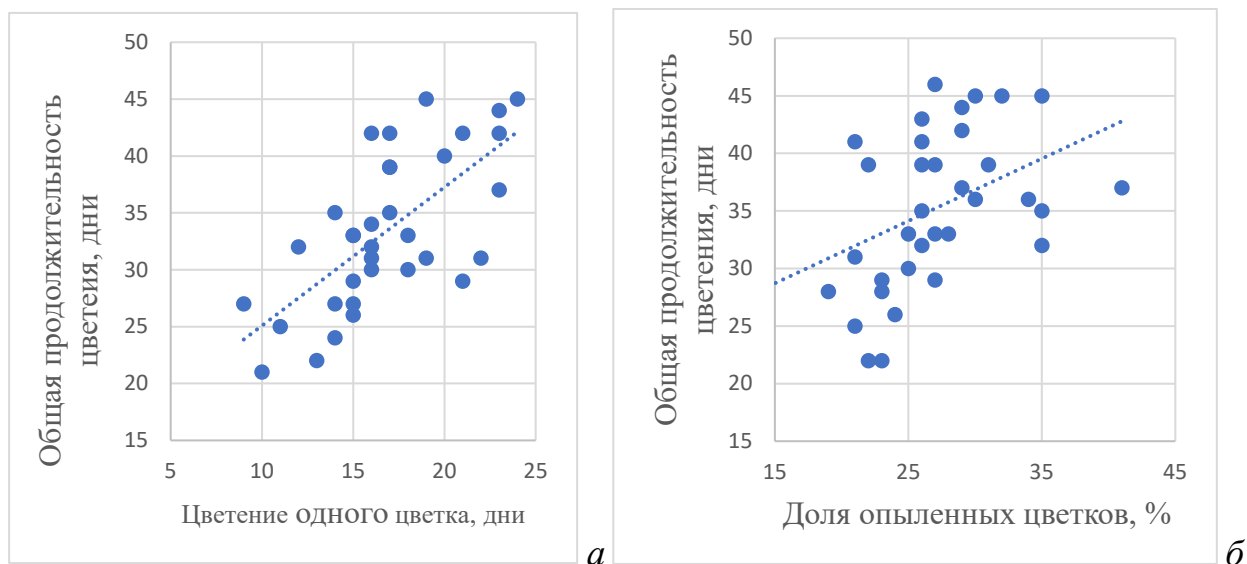


Рисунок 4.7 – Характер связи между общей продолжительностью цветения ценопопуляций орхидей и продолжительностью цветения одного цветка ($f=0,71$) и долей опыленных цветков ($f=0,45$)

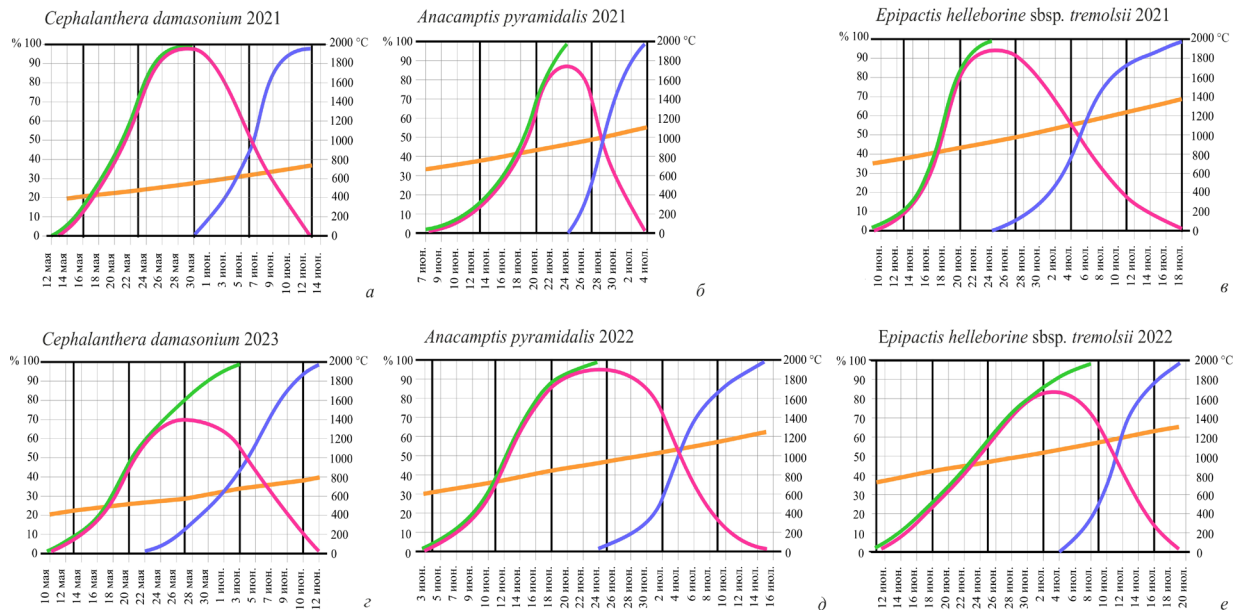
Сразу после опыления цветки орхидей начинают увядать. Это сокращает время их цветения. Поэтому можно было бы ожидать, что чем выше уровень опыления, тем меньше должна быть продолжительность общего времени цветения ценопопуляции. Однако Рисунок 4.7 б свидетельствует об обратном – при повышении уровня опыления общее время цветения ценопопуляции не уменьшается, а увеличивается.

Из этого следует, что не продолжительность цветения ценопопуляции зависит от уровня опыления, а уровень опыления находится в зависимости от продолжительности общего цветения ценопопуляции и эта зависимость положительная и сильная. Она проявляется даже несмотря на то, что часть этого влияния в какой-то мере компенсирует более раннее увядание опыленных цветков. Второй очевидный вывод, вытекающий из этих данных, состоит в том, что уровень опыления цветков не оказывает влияние на темп их распускания.

Наглядно и достаточно полно с информационной точки зрения характеризуют процесс сезонного цветения орхидей построенные по специальному разработанному нами алгоритму фенограммы цветения орхидей (Рисунок 4.8).

Как указано выше в разделе Методика и во вступительной части этой главы, фенограммы представляют собой ряд динамик, одна из которых в то же время является гистограммой распределения цветущих одновременно цветков по шкале времени. Оценивая полученные гистограммы как классические гистограммы нормального распределения Гаусса, для каждой из них получены характеристики по отклонениям – эксцесс, асимметрия и др. Эти отклонения представляют особый интерес, поскольку отражают те или иные воздействия факторов среды, которым можно дать количественную оценку (Таблица 4.1. Рисунок 4.8). Наиболее частое отклонение, из выявленных нами, – это асимметрия.

В ходе анализа полученных нами данных по фенологии видов было впервые установлено наличие у одного из них – *O. sphegodes* – двухвершинной кривой динамики цветения (Рисунок 3.9).



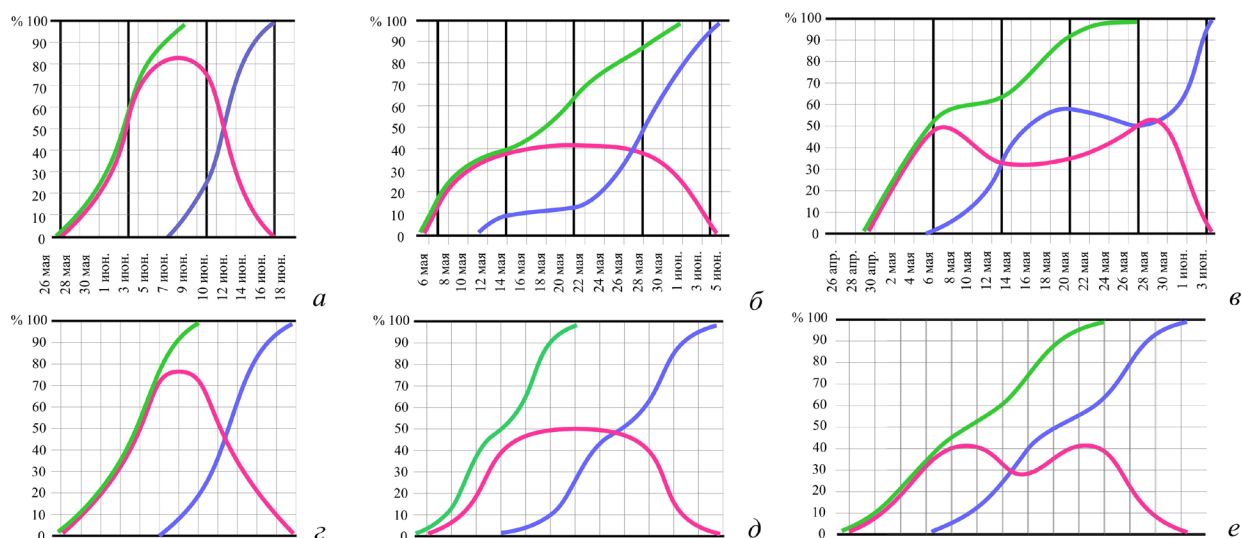
— доля цветущих цветков от их общего количества; — кумулята накопления распустившихся цветков; — кумулята накопления отцветших цветков, — кумулята накопления активных температур. Даты учета соотношения бутонов, цветущих и отцветших цветков отмечены вертикальными линиями.

Распределение, близкое к нормальному (а); левосторонняя асимметрия (б, е); правосторонняя асимметрия (в); отрицательный эксцесс при относительно коротком времени цветения одного цветка (относительно общего времени цветения ценопопуляции) и удлинении этого времени в середине цветения (г); отрицательный эксцесс при относительно большом времени цветения одного цветка (относительно общего времени цветения ценопопуляции) (д).

Рисунок 4.8 – Характерные изменения кривых динамики цветения отдельных видов орхидей под влиянием факторов среды

Используя графические модели цветения, удалось выявить причины такого отклонения. На Рисунке 4.9 (б) и (в) приведены фенограммы *O. sphegodes* за 2022 (б) и 2023 годы (в). На рисунках 4.9 д и е показаны модели, которые отличаются от нормы (Рисунок 4.9 г) следующими заданными нам параметрами. Модель на Рисунок 4.9 д построена с учетом замедления темпа распускания цветков до полного прекращения в середине отрезка времени с 5 по 9 день цветения. Модель на Рисунок 4.9 е – замедление темпа зацветания цветков с 7 по 20 день цветения. Сходство кривых на модельных фенограммах и реальных фенограммах свидетельствует, что именно замедление темпа распускания цветков в середине

периода цветения приводит к плосковершинности или даже к двухвершинности графика.



Параметры моделей: общая продолжительность цветения – 30 (а), 35 (б) и 40 дней (в); неизменный темп зацветания цветков (а), замедление темпа зацветания цветков в середине периода цветения на протяжении 7 дней (б), замедление темпа зацветания цветков в середине периода цветения на протяжении 7 дней при общем снижении темпов зацветании цветков на протяжении всего периода цветения (е).

Рисунок 4.9 – Динамики цветения орхидей: *Ophrys apifera* в 2023 году (а), *O. sphegodes* в 2022 году (б) и 2023 году (в) и графические модели изменения формы динамики цветения орхидей под влиянием факторов среды (з, д, е)

Таким образом очевидно, что характер динамики цветения орхидей находится не только под влиянием температуры, а еще нескольких дополнительных факторов, взаимосвязь и влияние которых заслуживает специального изучения.

Морфометрические показатели цветка и соцветий, окраска цветков. Прежде всего обращает на себя внимание высокая вариабельность по всем морфологическим показателям у 14 изученных видов орхидей. Отмечены существенные межвидовые отличия по общей высоте генеративных особей и высоте соцветий (Рисунок 4.10). При этом значимой корреляции между этими двумя показателями не выявлено. Это означает, что каждый из этих

антэкологических признаков в ходе эволюционного процесса формировался независимо.

Сравнительный анализ распределений генеративных особей по общей высоте цветущего растения и высоте соцветий показал, что для большинства видов (для 9 из 11 изученных) характерны те или иные отклонения от нормального распределения, при этом отклонения встречались чаще (6 случаев из 9) и проявлялись в более яркой форме в распределениях по высоте соцветий по сравнению с распределениями по общей высоте растения (Рисунок 3.18, как пример одного из случаев отклонения).

Большее число отклонений от классических форм распределения по высоте соцветий и меньшее по высоте генеративной особи, на наш взгляд, связано с большей стабильностью факторов среды, обеспечивающих развитие вегетативных органов, по сравнению с факторами, связанными с деятельностью опылителей. Это предположение подтверждается меньшей вариабельностью параметров соцветия у самоопыляющихся и нектарных видов.

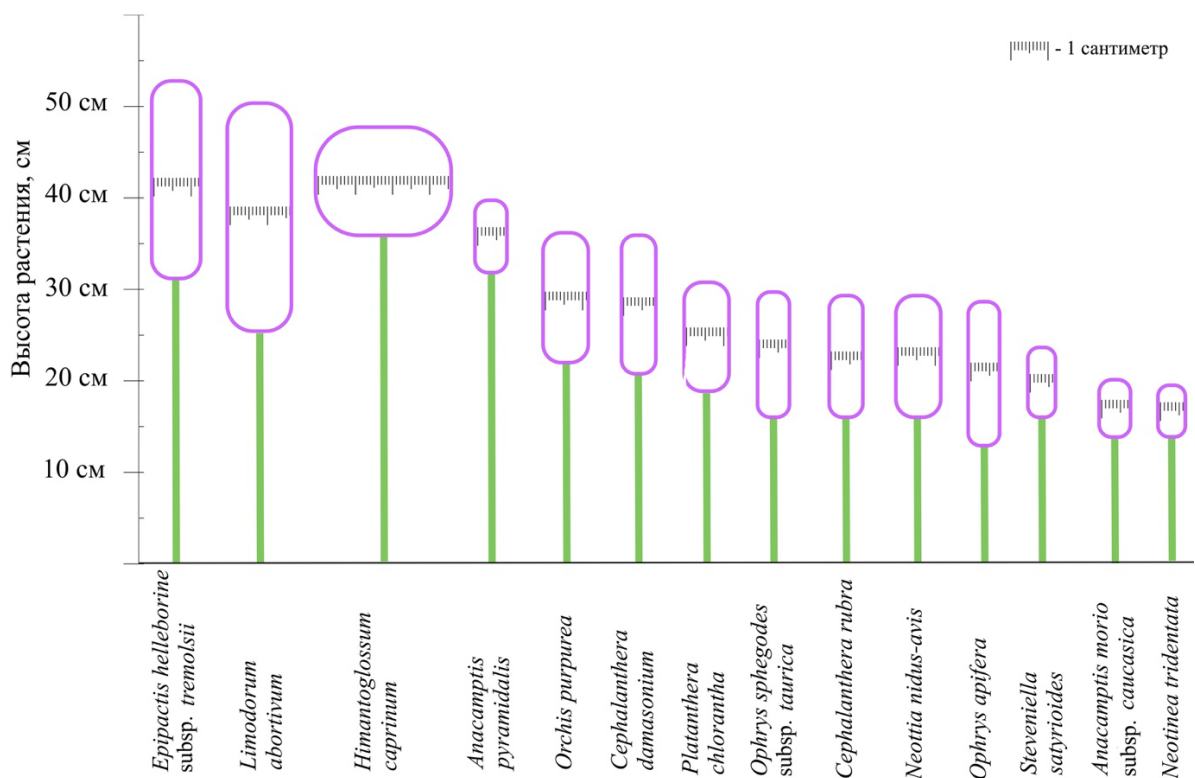


Рисунок 4.10 – Графические модели цветущих растений орхидей, ранжированные по общей высоте

Важное значение в системе привлечения опылителей имеют такие параметры соцветий как количество цветков в соцветии, их плотность, окраска лепестков и ее вариативность.

Разнообразие соцветий по плотности цветков показано на Рисунке 4.11, а вариативность окраски для одного из видов – *N. tridentata* рассмотрено ранее и отображено на Рисунке 3.29. Каждое из отмеченных особенностей и отклонений как в большую, так и в меньшую сторону имеют антэкологическое значение.

Так, очевидно, что наиболее яркие и плотные соцветия рассчитаны на привлечение неопытных опылителей, что характерно для периода начала лета пчел в весеннее время. В этот период имеет значение не только яркость соцветия, но и внутривидовое разнообразие окраски цветков (Рисунок 3.29 и 4.11). Нами обращено внимание на то, что разнообразие окраски цветков проявляется в разной степени у орхидей разных видов. Соответственно разнообразие окраски цветков совершенно не свойственно нектарным и самоопыляющимся видам.

По данным корреляционного анализа доля цветков первого свидания и повторность посещения цветков достоверно выше у видов орхидей с большим числом цветковых форм ($p > 0,01$ и $p > 0,03$, соответственно).

В более поздние сроки большее значение приобретает сходство орхидей с модельными растениями. Что отмечено для *C. rubra* – сходство с *Campanula sibirica* subsp. *taurica* (Juz.) Fed. (Рисунок 3.73).

Привлечение самцов пчел за счет мимикрии самок (*O. Sphegodes* subsp. *taurica* и самцы пчел *Andrena carantonica*) или образом и запахом объектов охоты (*Stenobothrus satyrioides* и общественные осы) также нашло отражение в строении соцветия. Их соцветия имеют наименьшую плотность, что в наибольшей степени соответствует успеху, как в поиске полового партнера, так и охотничьей добычи.

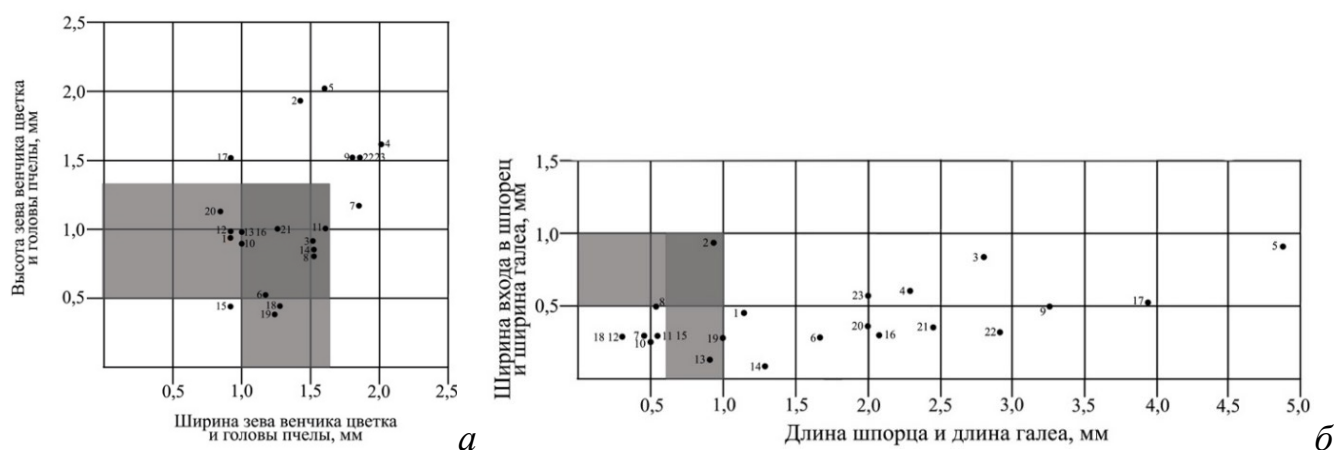
Видовой состав опылителей и их морфологическое соответствие цветкам орхидей. Общий список видов опылителей включает 36 видов пчел, три вида бабочек и один вид жуков (Приложение Г).



Густоцветковое соцветие *Anacamptis pyramidalis* (а) и *Neotinea tridentata* (б), соцветие средней густоты *Anacamptis morio* subsp. *caucasica* (в); редкоцветковые соцветия *Cephalanthera damasonium* (г) и *Ophrys sphegodes* subsp. *taurica* (д). Максимальная полнота цветения *A. pyramidalis*, *N. tridentata*, *A. morio* subsp. *caucasica* и (100%), средняя полнота – *C. damasonium* (30 %), минимальная полнота – *O. Sphegodes* subsp. *taurica* (15 %). Максимальное приближение к оси соцветия – *C. damasonium*.

Рисунок 4.11 – Соцветия орхидей пяти видов, отличающиеся по плотности цветков, их расположению относительно оси соцветия и полноте соцветия

Представители 11 видов насекомых несли на себе поллинии орхидей определенных видов и таким образом их можно с уверенностью отнести к реальным опылителям орхидей в предгорной зоне Крыма. Кроме того, на основании морфометрии цветков орхидей и пчел, отловленных в местах произрастания орхидей, 25 видов насекомых определены как потенциальные опылители орхидей. Выявление списка потенциальных опылителей проведено по результатам сопоставления соответствующих параметров насекомых и цветков определенных видов орхидей (Рисунок 4.12).



1 – *Andrena carantonica* Perez; 2 – *A. forsterella* Warnke; 3 – *Apis mellifera* L.; 4 – *Bombus sylvarum* L.; 5 – *B. zonatus* L.; 6 – *Ceratina nigrolabiata* Friese; 7 – *Chelostoma maxillosum* L.; 8 – *Colletes* sp. 1; 9 – *Eucera longicornis* L.; 10 – *Halictus calceatus* (Scopoli); 11 – *H. quadricinctus* (Fabricius); 12 – *Lasioglossum malachurum* (Kirby); 13 – *Halictus pauxillus* Schenck; 14, 15 – *H. varipes* Morawitz; 16 – *Hoplitis andrenoides* Spinola; 17 – *Melecta luctuosa* (Scopoli); 18 – *Nomada goodeniana*; 19 – *N.* sp. 1; 20 – *N. sexfasciata* Panzer ♂; 21 – *L. malachurum* (Kirby); 22 – *Osmia aurulenta* Norway; 23 – *O. bicornis* L.

** – реальные опылители орхидей, несущие поллинии; * – потенциальные опылители.

Рисунок 4.12 – Соответствие параметров цветка *Orchis purpurea* и частей

ГОЛОВЫ ПЧЕЛЫ

Эти данные указывают, что при любом способе привлечения опылителей, основной стратегией энтомофильных видов орхидей является привлечение не одного-двух, а нескольких видов насекомых. При этом и слишком широкий круг опылителей не может считаться приемлемым. Такая сложная стратегия расширения круга опылителей в пределах определенных границ реализуется за счет повышенной вариабельности одних элементов строения цветка и более узких границ изменчивости для других, что было выявлено и показано в разделе 3 для ряда видов орхидей, привлекающих опылителей обманом.

Исключение составляют только виды, использующие для привлечения опылителей выделение определенных феромонов. Для каждого из изученных видов орхидей установлены потенциальные и реальные опылители (Рисунок 4.13).

Характер взаимоотношений орхидей с опылителями, эффективность опыления, системы опыления. Традиционно оценка эффективности деятельности опылителей основана на выявлении ряда параметров, основными из которых является численность опылителей и повторность посещения цветков. Для некоторых видов растений, например, люцерны, имеющей своеобразное строения цветка, оценка эффективности работы опылителей включает несколько дополнительных показателей (Песенко, 1972, 1974; Песенко, Радченко, 1992 и др.). Специфичность процесса опыления орхидных также потребовала особого подхода (Иванов, Холодов, 2003).

Оценка численности насекомых опылителей в урочище Мендер-Крутай показала, что на протяжении сезона численность опылителей существенно изменялась, возрастая с апреля до конца мая и затем постепенно снижаясь до конца сезона (Рисунок 4.14).

Как показали наши исследования, численность опылителей имеет значение для опыления орхидных, но связана с уровнем опыления не на прямую, а с учетом, прежде всего, повторности посещения цветков, а также морфологическим, этологическим и фенологическим соответствием того или иного вида орхидеи и ее опылителей, что будет подробно рассмотрено ниже.

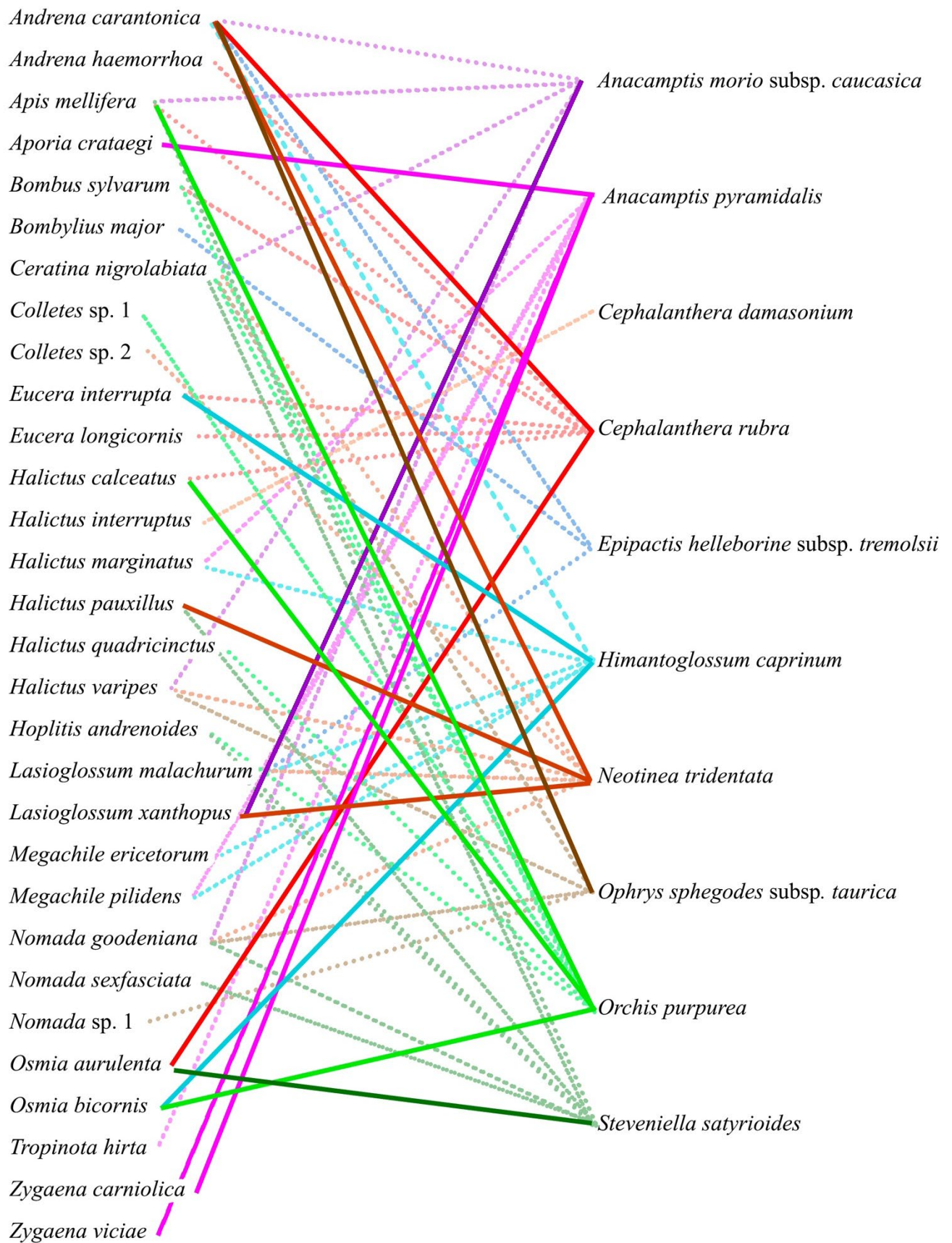


Рисунок 4.13 – Взаимосвязи тридцати видов насекомых-опылителей с 10 видами орхидей в предгорной зоне Крыма

Рисунок 4.14 – Динамика численности насекомых-опылителей в урочище Мендер-Крутай (2021–2023 гг.)

Уровень опыления орхидей в пределах предгорий Крыма для большинства изученных видов оказался относительно высоким. Так, систематические наблюдения в течение 3 сезонов в урочище Мендер-Крутай показали, что уровень опыления колебался в пределах 20–41 %. Исключение составил уровень опыления у *P. chlorantha* в 2021 году – 10 %. Колебания уровня опыления по сезонам для отдельных видов не превышали 8 %.

Эффективность работы опылителей определяется комплексом факторов, который включает: привлекательность соцветий для опылителей (показатель «коэффициент повторности»), численность опылителей (показатель «цветки первого свидания»), морфологическое соответствие цветка и головы опылителя и фенологическая сопряженность орхидеи и опылителей, а также погодные условия. Показатель повторность посещения цветков, который отражает привлекательность цветков имеет наибольшее значение (корреляция с уровнем опыления высокая $r=0,5$). Численность опылителей имеет незначительное значение ($r=0,2$).

Средняя величина повторности для нектарных и безнектарных видов оказалась одинаковой и близкой к 2,0, что свидетельствует о высокой эффективности механизмов обмана опылителей изученных видов орхидей. Большинство – 8 видов – привлекает опылителей обманом, 3 – нектаром и 3 вида, в основном, самоопыляются.

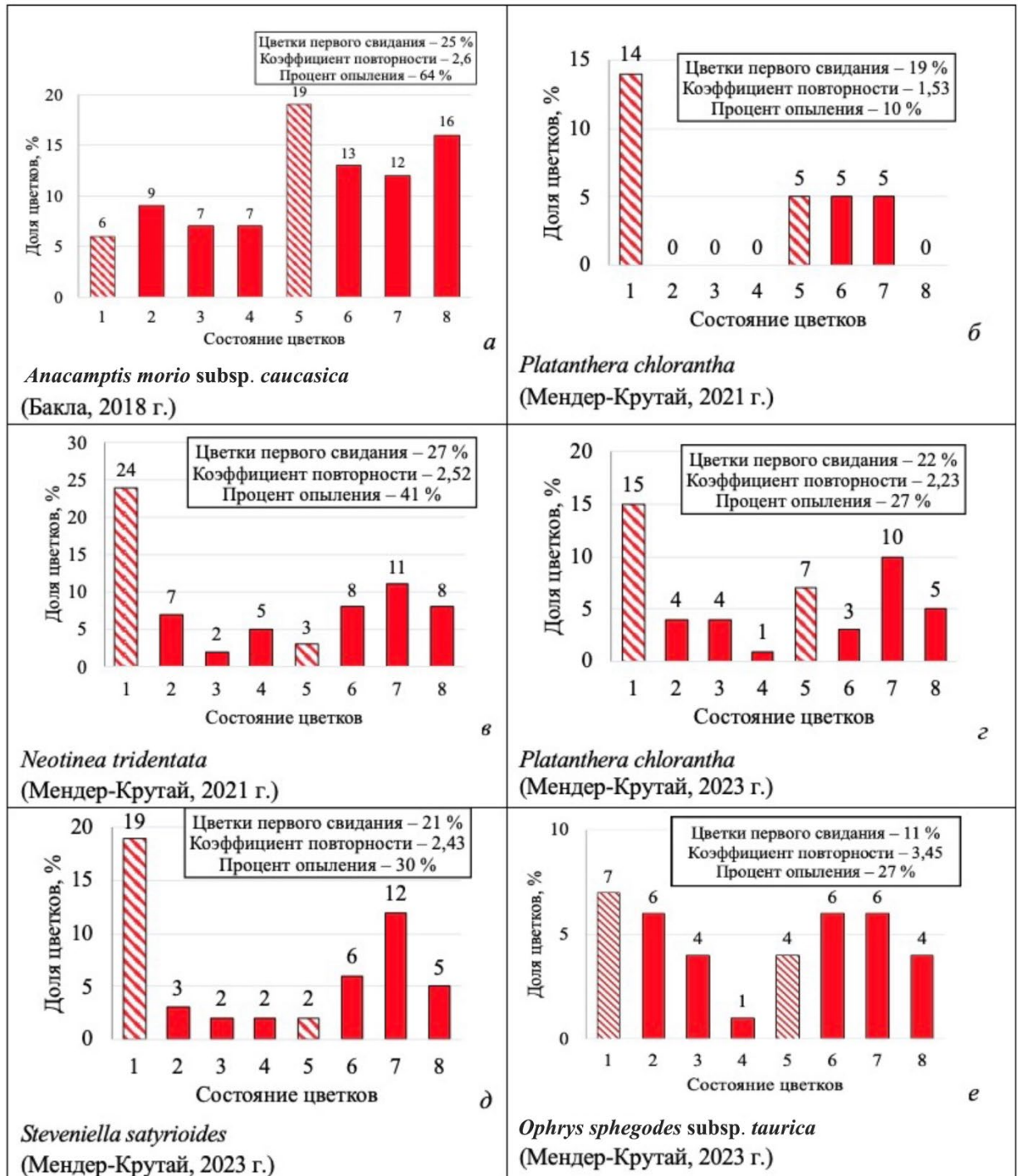


Рисунок 4.15– Основные показатели характера взаимоотношений в разные годы пяти видов орхидей и опылителей

Опыление орхидей, цветущих в апреле – мае, было несколько выше, чем орхидей, цветущих в мае – июле (30 % по сравнению с 27 %), однако было менее стабильно – все максимальные и минимальные показатели опыления характерны именно для орхидей, цветущих в ранние сроки.

Характерные примеры взаимоотношений опылителей и орхидей представлены на Рисунке 4.15. Высокие проценты опыления у *A. morio* subsp. *caucasica* и *N. tridentata* были обеспечены как высокой численностью, так и повторностью. При примерно равной численности опылителей в 2021 и 2023 годах у *Platanthera chlorantha* снижение повторности 2,23 до 1,5 привело к снижению опыляемости с 27 до 10 %. При низкой численности опылителей у *O. sphegodes* subsp. *taurica* в 2023 году высокий процент опыления (27 %) был обеспечен высокой повторностью (3,46).

Рисунок 4.16 приведен для иллюстрации взаимосвязи способа привлечения опылителей и внешнего вида соцветий. Использование разных способов накладывает отпечаток как на вид соцветий, так и цветков.

Продолжительность цветения одного цветка (как это показано в разделе 3) может существенно меняться в течение довольно продолжительного периода общего цветения ценопопуляции. В тоже время известно, что у нижних цветков в соцветии, которые зацветают первыми, уровень опыления выше.

Однако коэффициент корреляции между продолжительностью цветения первых цветков и долей их опыления оказался ниже коэффициента связи между средней продолжительностью цветения всех цветков и их опылением – 0,24 (Рисунок 4.17 а) по сравнению с 0,49 (Рисунок 4.17 з).

Наиболее неожиданной оказалась выявленная нами сильная отрицательная корреляция между численностью пчел-опылителей (отраженной в показателе доли цветков первого свидания) и повторностью посещения цветков (Рисунок 4.18). Эта зависимость указывает на то, что чем больше пчел, тем меньший интерес они проявляют к орхидеям, тем меньше они поддаются обману.



Имитация соцветий конкретных нектарных видов или привлечение опылителей за счет яркости соцветий: *Anacamptis pyramidalis* (а), *A. morio* subsp. *caucasica* (б), *Neotinea tridentata* (в), *Cephalanthera rubra* (г), *Orchis purpurea* (д). Имитация полового партнера: *Ophrys apifera* (е), *Ophrys sphegodes* subsp. *taurica* (ж). Имитация жертвы: *Stenopogon satyrioides* (м). Привлечение нектаром: *Platanthera chlorantha* (з), *Epipactis helleborine* subsp. *tremolsii* (и). Механизм неизвестен: *Neottia nidus-avis* (к), *Himantoglossum caprinum* (л).

Рисунок 4.16 – Соцветия и цветки орхидей 9 родов с указанием способа привлечения опылителей

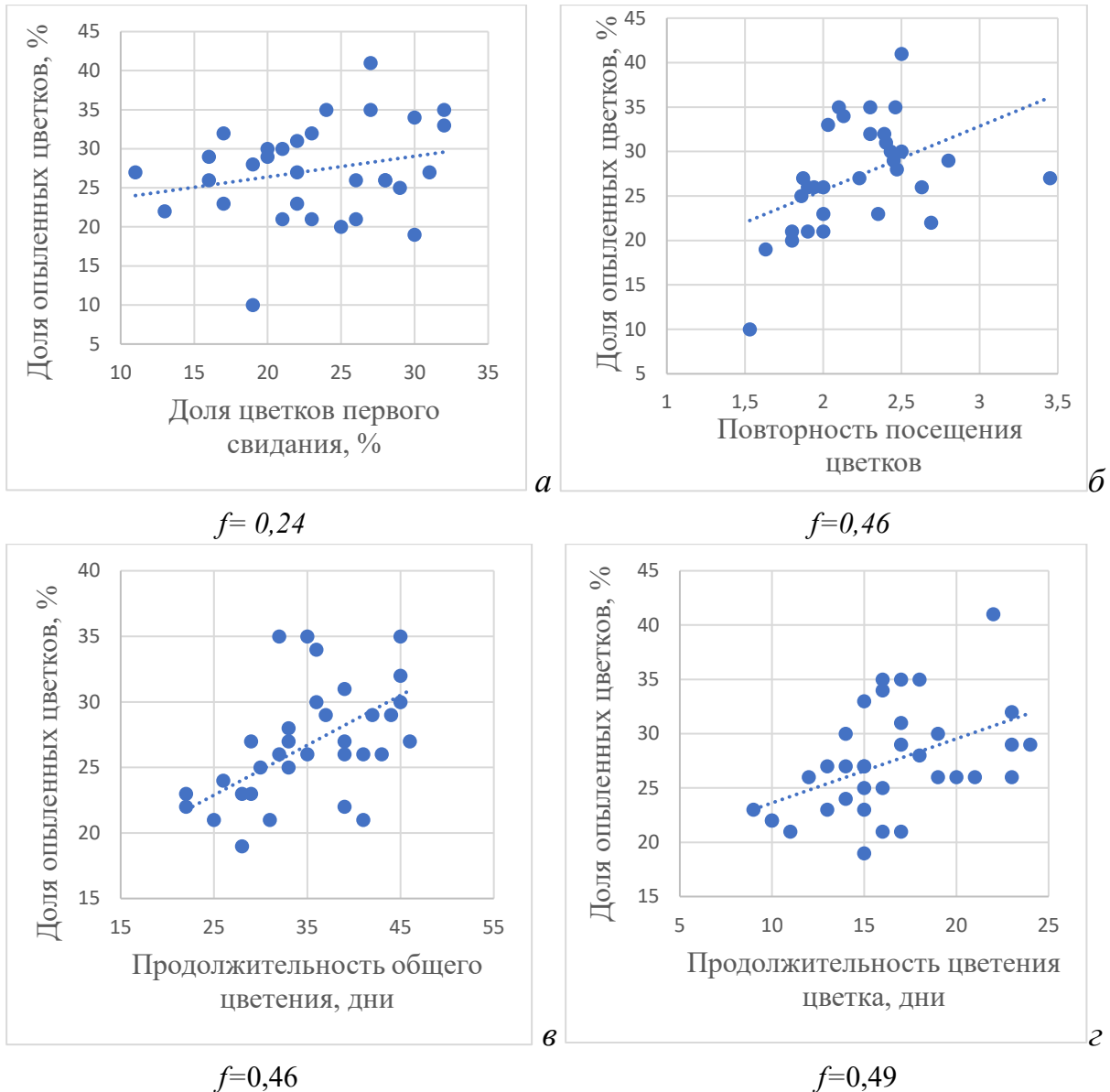


Рисунок 4.17 – Связь между отдельными антэкологическими показателями, характеризующими взаимоотношения пчел-опылителей с 14 видами орхидей в урочище Мендер-Крутай

Таким образом, можно заключить следующее. Привлечение опылителей и эффективность их опылительной деятельности обеспечивается совокупностью видовых признаков орхидей, наиболее важными из которых являются: сроки цветения, пространственное распределение цветущих особей относительно друг друга, размеры соцветий и цветков, взаимное расположение цветков относительно друг друга, их окраска и морфологическая комплементарность цветка и агентов

опыления, необходимая для надежного прикрепления поллиналиев к опылителям и их контакт с рыльцем пестика при посещении опылителем следующего цветка.

Особенности проявления этих признаков у каждого из изученных видов своеобразны и связаны со способом привлечения опылителей. Особый характер взаимоотношений орхидей с агентами опыления, по сути, может трактоваться как форма паразитизма.

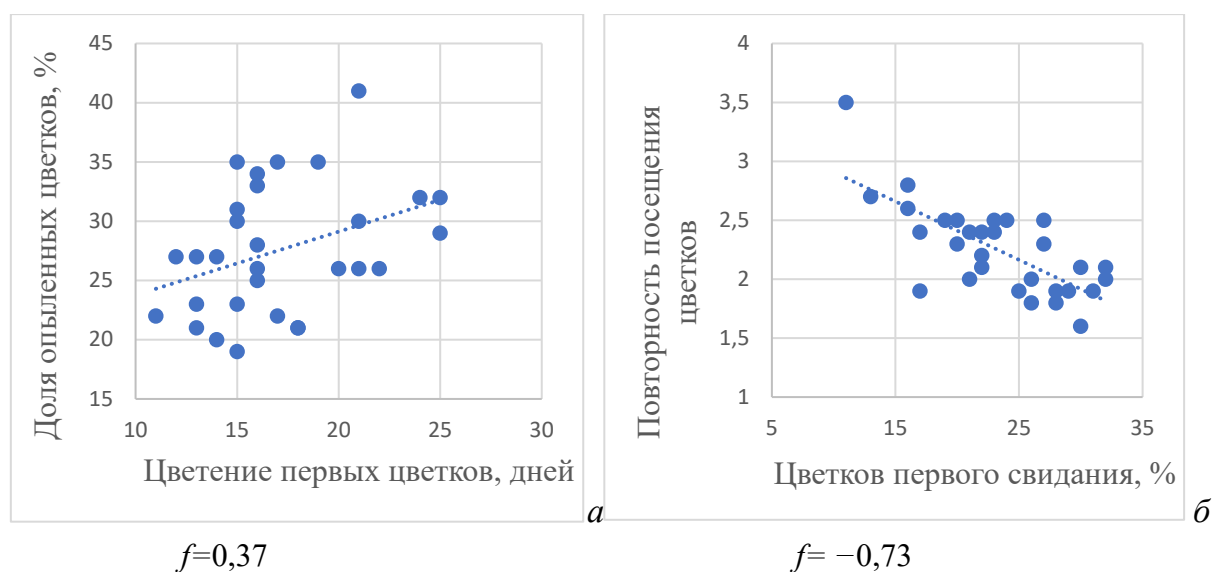


Рисунок 4.18 – Связь между отдельными антэкологическими показателями, характеризующими взаимоотношения пчел-опылителей и 14 видами орхидей в урочище Мендер-Крутай

Выявленные нами и не нашедшие объяснения факты свидетельствуют о недостаточности изученности взаимоотношений орхидей и их опылителей и необходимости более глубокого изучения как антэкологии, так и экологии орхидей в целом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявлены факторы, определяющие эффективность опыления одиннадцати безнектарных и трех видов нектарных орхидей, произрастающих в предгорном Крыму. Наиболее важными факторами являются: пространственное распределение цветущих особей в пределах ценопопуляции, фенологическая сопряженность с опылителями, морфологическое соответствие цветка орхидеи и частей головного отдела насекомого-опылителя, а также привлекательность цветков безнектарных видов орхидей для опылителей, основанная на сходстве с нектарными видами растений, цветущими одновременно с орхидеями.

1. Установлено, что пространственное распределение орхидей отдельных видов в пределах местообитаний мозаично, при этом отдельные виды могут быть представлены как единично или одной группой особей (что характерно для *Epipactis helleborine* subsp. *tremolsii* (Pau) E.Klein, *Ophrys apifera* Huds., *Himantoglossum caprinum* (M. Bieb.) Spreng.), так и несколькими группами, разделенными пространственно (*Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce, *Limodorum abortivum* (L.) Sw., *Neotinea tridentata* (Scop.) R.M.Bateman, Pridgeon & M.W.Chase, *Ophrys sphegodes* subsp. *taurica* (Aggeenko) Soó ex Niketic & Djordjevic, *Orchis purpurea* Huds., *Steveniella satyrioides* (Spreng.) Schltr. и др.). Пространственное распределение генеративных особей в пределах отдельных групп соответствовало либо нормальному распределению Гаусса (*Limodorum abortivum* и др.), либо модели «разломанного стержня» МакАртура (*Anacamptis morio* subsp. *caucasica* и др.). Выявлено наличие разных типов пространственного распределения генеративных особей у орхидей одного вида, произрастающих в разных пунктах. Это свидетельствует о том, что этот показатель отражает не видовые особенности, а состояние той или иной ценопопуляции в конкретных условиях местообитания.

2. Выявлено, что сроки цветения орхидей, изученных видов, охватывают весь весенне-летний период с середины апреля до середины июля. Начало цветения

отдельных видов орхидей, как правило, определяется суммой активных температур. Обнаруженные отклонения, отмеченные у трех видов (*A. pyramidalis*, *H. caprinum* и *L. abortivum*) предположительно определяются влиянием обилия или дефицита осадков в предыдущие сезоны, что требует дальнейшего изучения. Для сроков окончания цветения отмечен значительно больший разброс, как по датам, так и по сумме температур, что свидетельствует о наличии большего числа факторов, оказывающих влияние на продолжительность цветения, включая численность и активность опылителей.

3. Установлено, что продолжительность периода цветения орхидей может существенно отличаться как между видами, так и у одних и тех же видов в отдельные сезоны. Наименьшая продолжительность цветения отмечена у *L. abortivum* (21 день в 2022 г.) и *O. apifera* (22 дня в 2023 г.), а наибольшая у *S. satyrioides* (45 дней в 2022 и 2023 гг.) и *O. sphegodes* subsp. *taurica* (47 дней в 2021 г.). Важнейшими факторами, определяющими продолжительность цветения изученных видов орхидей, являются: характер динамики цветения цветков в пределах соцветия, продолжительность цветения отдельного цветка, численность и активность опылителей.

4. Для исследованных безнектарных видов орхидей выявлены существенные отличия по морфометрическим показателям соцветий и цветков, а для отдельных видов – широкий диапазон вариативности их окраски. Выявленная вариативность находится в противоречии с присущей большинству энтомофильных видов растений стратегии сужения круга опылителей, но находится в соответствии со свойственной некоторым видам орхидей обманной стратегией привлечения опылителей. Высокий коэффициент вариации параметров цветка расширяет круг опылителей, повышая вероятность опыления при отсутствии в цветках подкрепления в виде нектара и пыльцы.

5. Список выявленных реальных опылителей (несущих поллиналии) изученных видов орхидей включает 8 видов пчел: *Andrena carantonica* Perez., *Apis mellifera* L., *Eucera interrupta* Baer, *Halictus calceatus* (Scopoli), *H. pauxillus* Schenck, *Lasioglossum xanthopus* Kirby, *Osmia aurulenta* Norway, *O. bicornis* L. и 3 вида

бабочек: *Zygaena carniolica* (Scopoli), *Z. viciae* (Denis & Schiffermüller), *Aporia crataegi* L. Список потенциальных опылителей составляют 25 видов насекомых: *Andrena carantonica* Perez., *A. haemorrhoa* (Fabricius), *Apis mellifera* L., *Bombus sylvarum* L., *Bombylius major* L., *Ceratina nigrolabiata* Friese, *Colletes* sp. 1, *C.* sp. 2, *Eucera longicornis* L., *E. interrupta* Baer, *Halictus calceatus* (Scopoli), *H. pauxillus* Schenck, *H. quadricinctus* (Fabricius), *H. interruptus* (Lepeletie), *H. marginatus* Brullé, *H. varipes* Morawitz, *Hoplitis andrenoides* Spinola, *Lasioglossum malachurum* (Kirby), *Megachile ericetorum* Lepeletier, *M. pilidens* Alfken, *Nomada goodeniana* (Kirby), *N. sexfasciata* (Panzer), *N.* sp. 1, *Osmia aurulenta* Norway, *Tropinota hirta* (Poda). Пять видов насекомых впервые отмечены как опылители орхидей: *E. interrupta*, *H. pauxillus*, *L. malachurum*, *Z. carniolica*, *Z. viciae*.

6. Уровень опыления орхидей для большинства изученных видов, произрастающих в предгорьях Крыма, оказался относительно высоким и относительно стабильным. В то же время для отдельных видов отмечены разовые существенные колебания по сезонам. При минимальном уровне опыления в 10 % (*Platanthera chlorantha*, Мендер-Крутай, 2021 г.) отмечен максимальный уровень – 64 % (*Anacamptis morio* subsp. *caucasica*, Бакла, 2019). Отличия по уровню опыления между отдельными видами составили 20–36 %, а у отдельных видов по сезонам – 28–32 %. Причины вариативности связаны с особенностями взаимоотношений орхидей с опылителями, основанными на обмане, а также большим числом факторов, определяющих эффективность опыления, а именно, привлекательность соцветий и цветков орхидей для опылителей, морфологическое соответствие цветка и определенных частей головного отдела опылителя, фенологическая сопряженность орхидеи с периодом лета опылителей и цветением модельных и кормовых растений, численность опылителей, а также погодные условия в период цветения.

РЕКОМЕНДАЦИИ

Одним из важных факторов, обеспечивающих благополучное существование орхидей в предгорном Крыму является высокий уровень опыления. Основным звеном в сложном механизме опыления орхидей являются насекомые-опылители. Сложность механизма опыления у орхидей обусловлена специализацией под конкретного опылителя. Такая специализация делает орхидеи крайне уязвимыми к изменениям в популяциях насекомых. Сокращение энтомофауны напрямую влияет на орхидеи, которые зависят от насекомых-опылителей. Многие виды орхидей Крыма уже находятся на грани исчезновения из-за отсутствия эффективного опыления. Результаты оценки уровня опыления орхидей и количества видов насекомых-опылителей, участвующих в данном опылении, на территории урочища Мендер-Крутай показали, что наиболее уязвимыми на данный момент являются орхидеи с меньшей вариативностью опылителей, такие как *Platanthera chlorantha* (вид с наименьшим зафиксированным уровнем опыления, малой численностью особей и низкой активностью опылителей). Нами установлено, что уровень опыления и относительная численность опылителей достоверно выше у орхидей имеющих широкий круг опылителей, в сравнении с узкоспециализированными видами. Кроме того, снижение численности насекомых приводит к нарушению экологического баланса, что негативно сказывается на всей экосистеме, включая орхидеи. Таким образом, мониторинг состояния ценопопуляций орхидей на территории предгорного Крыма должен включать контроль уровня опыления, семяобразования, численности и видового разнообразия насекомых-опылителей, важнейшими из которых являются дикие пчелы.

Лимитирующим численность диких пчел фактором, в большинстве случаев, является отсутствие мест, пригодных для гнездования. Искусственные гнездовые конструкции, включая разработанный нами улей для земляных пчел (Патент..., 2024), рекомендуются как метод поддержки численности популяций диких пчел в местах произрастания орхидей. Для поддержания численности энтомофауны, при

проведении полевых исследований рекомендуется использование методов отлова и идентификации видов, без изъятия из природы, к примеру применение фотоловушек, а также различных устройств для захвата насекомых, примером является разработанное нами устройство для приёма, кратковременной фиксации и идентификации насекомых редких и исчезающих видов (Патент на изобретение..., 2023).

Исследованное нами урочище Мендер-Крутай имеет исключительную природоохранную ценность. Сохранившиеся в почти нетронутом хозяйственной деятельностью фитоценозы, большое число краснокнижных видов, в том числе орхидей и их опылителей – диких пчел, представляет большую созологическую ценность. Это свидетельствует о необходимости придания урочищу Мендер-Крутай природоохранного статуса. Наиболее приемлемым статусом для данной территории, на наш взгляд, является статус природного заказника.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

ЮБК – Южный берег Крыма

ВАК – Высшая аттестационная комиссия Российской Федерации

ФГАОУ ВО – Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования

г – год

гг. – годы

м – метр

см – сантиметр

мм – миллиметр

min – минимальное значение

max – максимальное значение

% – проценты

°С – градус Цельсия

шт. – штук

N – количество особей в выборке

$\bar{x}$ – среднее арифметическое

σ – стандартное отклонение

σ^2 – дисперсия

Cv – коэффициент вариации

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аверьянов, Л. В. Обзор видов семейства Orchidaceae флоры Кавказа / Л. В. Аверьянов // Ботанический журнал. – 1994. – Т. 79. – № 10. – С. 108–127.
2. Алексеев, А. А. Участие пчел в опылении орхидеи *Ophris oestriifera* в Крыму / А. А. Алексеев, С. П. Иванов, В. В. Холодов // Актуальные вопросы экологии и охраны природных экосистем (Сборник материалов межреспубликанской научно-практической конференции, Краснодар, 1993). – 1993. – Часть 1. – С. 89–91.
3. Алексеев, А. А. *Orchis ustulata* (Orchidaceae) – новый вид для флоры Крыма / А. А. Алексеев // Ботанический журнал. – 1993. – Т. 78. – № 10. – С. 101–102.
4. Андропова, Е. В. Генетический полиморфизм *Orchis militaris* / Е. В. Андропова, Е. Г. Филиппов // Экосистемы. – 2018. – № 16. – вып. 46. – С. 58–67.
5. Балахонова, Н. С. Состояние ценопопуляций дремлика широколистного *Epipactis helleborine* (L.) Crantz. на юго-западе г. Москвы / Н. С. Балахонова, Е. А. Карпухина // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия – экология и безопасность жизнедеятельности. – 2006. – № 1. – С. 41–46.
6. Батманов, В. А. Заметки по теории фенологических наблюдений / В. А. Батманов // Ритмы природы Сибири и Дальнего Востока, ч. 1. – Иркутск: Сибирское книжное изд., 1967 – С. 7–30.
7. Батманов, В. А. Календарь природы Свердловска и его окрестностей / В. А. Батманов. – Свердловск: Свердловское книжное изд-во, 1952. – 46 с.
8. Батманов, В. А. Опыт применения интегрального и экометрического методов фенологического наблюдения в различного рода исследованиях / В. А. Батманов, М. К. Куприянова, Т. И. Мухамедзянова, З. Г. Щенникова // Ритмы природы Сибири и Дальнего Востока, ч. 1. – Иркутск: Сибирское книжное изд., 1967. – С. 98–121.

9. Блинова, И. В. Биология орхидных на северо-востоке Фенноскандии и стратегии их выживания на северной границе распространения : специальность 03.00.05 «Ботаника» : автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук / Блинова Илона Владимировна ; ПАБСИ КНЦ РАН. – Москва, 2010. – 44 с.
10. Блинова, И. В. Особенности опыления орхидных в северных широтах / И. В. Блинова // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2008. – Т. 113. – вып. 1. С. 39–47.
11. Варлыгина, Т. И. Охрана орхидных России на государственном и региональном уровнях / Т. И. Варлыгина // Охрана и культивирование орхидей: материалы IX Международной научной конференции. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – С. 76–80.
12. Василевич, В. И. Статистические методы в геоботанике. / В. И. Василевич – Ленинград : Наука, 1969. – 232 с.
13. Вахрамеева, М. Г. Орхидеи и их охрана / М. Г. Вахрамеева, А. В. Денисова // Природа. – 1988. – № 6. – С. 44–55.
14. Вахрамеева, М. Г. Орхидеи нашей страны / М. Г. Вахрамеева, Л.В. Денисова, С. В. Никитина, С. К. Самсонов. – М.: Наука, 1991. – 224 с.
15. 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.
16. 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.
17. 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 // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический – 2004. – Т. 109. – вып. 2. – С. 37–56.

18. Вахрамеева, М. Г. Особенности структуры ценопопуляций видов семейства орхидных / М. Г. Вахрамеева, Л. В. Денисова, С. В. Никитина // Популяционная экология растений. – 1987. – С. 147–150.
19. Вахрушева, Л. П. Новое местонахождение *Ophrys taurica* (Agg.) Nevski в Крыму / Л. П. Вахрушева, М. Д. Сволынский, Е. Н. Кучер // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. – 2002. – вып. 12. – С. 164–169.
20. Волокитин, Ю. С. Козволюционные аспекты взаимоотношений в системе «опылитель – цветок» на примере различных популяций *Orchis picta* Loisel. / Ю. С. Волокитин, А. А. Алексеев, В. В. Назаров // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 1992. – вып. 74. – С. 16–22.
21. Голубев, В. Н. Биологическая флора Крыма / В. Н. Голубев - Ялта; ГНБС, 1984. – 217 с. Деп. ВИНТИ 07.08.84, № 5770-84.
22. Голубев, В. Н. Биологическая флора Крыма / В. Н. Голубев. – 2-е изд. – Ялта, 1996. – 125 с.
23. Голубев, В. Н. Методические рекомендации по геоботаническому изучению и классификации растительности Крыма / В. Н. Голубев, В. В. Корженевский. – Ялта: ГНБС, 1985. – 37 с.
24. Голубева, И. В. Находка орхидеи *Himantoglossum caprinum* (Bieb.) Spreng. в заповеднике «Мыс Мартьян» на южном берегу Крыма / И. В. Голубева, Л. В. Голубев // Ботанический журнал. – 1975. – Т. 60. – № 3. – С. 392–393.
25. Дарвин, Ч. Опыление орхидей насекомыми. Перекрёстное опыление и самоопыление / Ч. Дарвин – Т. 6. – М. : Изд-во АН СССР, 1950. – 696 с.
26. Дарвин, Ч. Приспособления орхидных к оплодотворению насекомыми // Полное собрание сочинений Чарльза Дарвина / Ч. Дарвин ; Под ред. М. А. Мензбира. – Т. 4. – книга 1. – М. : Государственное издательство, 1928. – С. 1–182.
27. Демидов, А. С. Основные направления деятельности ботанических садов России по сохранению биоразнообразия растительного мира / А. С. Демидов, С. А. Потапова // Современные направления деятельности ботанических садов и держателей ботанических коллекций по сохранению биоразнообразия растительного мира : материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня

рождения акад. Н. В. Смольского, Минск, 27–29 сент. 2005 г. – Минск : Эдит ВВ, 2005. – С. 45–47.

28. Драган, Н. А. Почвенные ресурсы Крыма: монография / А. Н. Драган. – 2-е изд., доп. – Симферополь: ДОЛЯ, 2004. – 208 с.

29. Дунаев, Е. А. Методы эколого-энтомологических исследований / Е. А. Дунаев. – М.: МосгорСЮН, 1997. – 20 с.

30. Ена, А. В. Природная флора Крымского полуострова / А. В. Ена. – Симферополь : Н.Оріанда, 2012. – 232 с.

31. Ефимов, П. Г. Новые данные о распространении видов семейства Orchidaceae для некоторых регионов России / П. Г. Ефимов, М. М. Гафурова, А. В. Леострин [и др.] // Ботанический журнал. – 2018. – Т. 103. – № 7. – С. 923–930.

32. Ефимов, П. Г. Сохранение орхидных (Orchidaceae Juss.) как одна из задач охраны биоразнообразия / П. Г. Ефимов // Междисциплинарный научный и прикладной журнал «Биосфера». – 2010. – Т. 2. – № 1. – С. 50–58.

33. Ефимов, П. Г. Таксономия и систематика орхидных России. Охрана и культивирование орхидей / П. Г. Ефимов // IX Международная научная конференция. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – С. 158–165.

34. Ефимов, П.Г. 2022. Орхидные России: систематика, география, вопросы охраны: дис. ... докт. биол. наук: 1.5.9 / Ефимов Петр Геннадьевич. – СПб., 2022. – 468 с.

35. Ефимова, М. Р. Практикум по общей теории статистики: учебное пособие / М. Р. Ефимова, О. И. Ганченко, Е. В. Петрова. – 3-е изд., перераб. и доп. – М. : Финансы и статистика, 2014. – 368 с.

36. Жирнова, Т. В. Орхидные Башкирского заповедника (Южный Урал) / Т. В. Жирнова // Изучение природы в заповедниках Башкортостана: Сборник научных трудов. – 1999. – Вып. 1. – С. 141–160.

37. Жукова, Л. А. Поливариантность луговых растений / Л. А. Жукова // Жизненные формы в экологии и систематике растений. – М.: Изд-во МГПИ им. В.И. Лешша. – 1986. – С. 104–114.

38. Заугольнова, Л. Б. Неоднородность строения ценопопуляций во времени и пространстве / Л. Б. Заугольнова // Ботанический журнал. – 1976. – Т. 61. – № 2. – С. 187–196.

39. Заугольнова, Л. Б. Пространственная структура и взаимоотношения ценопопуляций некоторых степных злаков / Л. Б. Заугольнова // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1982. – Т. 87. – вып. 2. – С. 103–111.

40. Заугольнова, Л. Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга / Л. Б. Заугольнова // Науч. док. докт. биол. наук. – СПб., 1994. – 90 с.

41. Иванов, Е. С. Некоторые терминологические аспекты и основные задачи антэкологии / Е. С. Иванов, С. А. Суворова, Е. П. Барановская // Вестник Рязанского государственного университета имени С. А. Есенина. – 2008. – № 1(18). – С. 123–139.

42. 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, 2004. – Вып. 15: Проблемы инвентаризации Крымской биоты. – С. 57–65.

43. Иванов, С. П. Анализ характера опыления безнектарных орхидей (Orchidaceae) в зависимости от их пространственного распределения / С. П. Иванов, В. В. Холодов // Вопросы развития Крыма (Научн.-практич. дискус.-аналит. сб.). – Симферополь: Таврия-Плюс, 2003. – № 15: – С. 57–65.

44. Иванов, С. П. Биологические и антэкологические особенности орхидеи ятрышника прованского (*Orchis provincialis* Dfld.) произрастающего в Крыму: опылители, система их привлечения, уровень опыления / С. П. Иванов, А. Д. Сволынский, А. В. Фатерыга // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014. – Вып. 11. – С. 144–157.

45. Иванов, С. П. Биологические и антэкологические особенности орхидеи ятрышника прованского (*Orchis provincialis* Dfld.) произрастающего в Крыму:

фенология, пространственное распределение, морфометрия цветков и соцветий. / С. П. Иванов, А. Д. Сволынский, А. В. Фатерыга // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014. – Вып. 10 (29). – С. 68–76.

46. Иванов, С. П. Динаміка цвітіння та ефективність запилення безнектарних та нектарних видів орхідей в Криму / С. П. Иванов, В. Г. Кобечинська, І. П. Отуріна, Н. В. Пилипенко // Питання біоіндикації та екології. – 2004. – С. 43–51.

47. Иванов, С. П. Использование специальных приспособлений для изучения филлотаксиса соцветий и морфологии цветков охраняемых видов растений на примере орхидных (Orchidaceae) / С. П. Иванов, А. Д. Сволынский, В. В. Курамова // Экосистемы. – 2023. – № 34. – С. 238–244.

48. Иванов, С. П. Некоторые малоизвестные антэкологические особенности безнектарных видов орхидей (Orchidaceae Juss.), имеющие значение для привлечения агентов опыления / С. П. Иванов, А. Д. Сволынский, Э. А. Мензатова // Перспективы развития науки и образования: сб. научн. трудов по мат. Международной научно-практической конференции. 30 мая 2013 г.: в 8 частях. Часть 1; М-во обр. и науки РФ. Тамбов: Изд-во ТРОО «Бизнес-Наука-Общество». – 2013. – С. 69–70.

49. Иванов, С. П. Некоторые малоизвестные антэкологические особенности безнектарных видов орхидей (Orchidaceae Juss.), имеющие значение для привлечения агентов опыления / С. П. Иванов, А. Д. Сволынский, Э. А. Мензатова // Международная научно-практическая конференция «Перспективы развития науки и образования» (Тамбов, 30 мая 2013): Изд-во ТРОО «Бизнес Наука-Общество», 2013. – С. 69–70.

50. Иванов, С. П. Новые сведения о фауне и экологии охраняемых видов пчел (Andrenidae, Colletidae, Megachilidae) и ос (Vespidae) Казантипского природного заповедника / С. П. Иванов, В. Б. Пышкин, А. В. Фатерыга [и др.] // Экосистемы. – 2022. – № 32. – С. 121–133.

51. 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». – 2009. – Т. 22 (61). – № 1. – С. 24–34.

52. 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.

53. 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.

54. Иванов, С. П. Особенности фенологии цветения ранневесенних меллитофильных орхидей (Orchidaceae) в Крыму / С. П. Иванов, А. Д. Сволынский // Экосистемы. – 2015. – № 1 (31). – С. 85–96.

55. Иванов, С. П. Оценка характера поведения насекомых-опылителей на цветках орхидей по результатам анализа соотношения цветков различного состояния / С. П. Иванов, М. Д. Сволынский // VI з'їзд Українського ентомологічного товариства: тези доповідей, Біла Церква, 8–11 вересня 2003 р. – Ніжин, 2003. – С. 46.

56. Иванов, С. П. Сравнительная оценка эффективности опыления орхидей в урочище Аян / С. П. Иванов, А. В. Фатерыга, В. В. Тягнирядно // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2008. – № 97. – С. 10–14.

57. Иванов, С. П. Сравнительный анализ видового состава и эффективности работы пчел-опылителей орхидеи *Orchis picta* Loisel на охраняемых и не охраняемых территориях в Крыму / С. П. Иванов, В. В. Холодов // Заповедники Крыма на рубеже тысячелетий (Матер. республ. конф.). – Симферополь, 2001. – С. 45–48.

58. 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. – 1999. – № 2. – С. 7–9.

59. 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 (26–30 сентября 2011 г.). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – С. 187–194.

60. 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.

61. Иванов, С. П., Эффективность опыления орхидей (Orchidaceae), цветущих одиночно и группами / С. П. Иванов, А. В. Фатерыга, В. В. Тягнирядно // Бюллетень Никитского ботанического сада. – 2009. – Вып. 98. – С. 22–26.

62. Ишбирдин, А. Р. Стратегии жизни ценопопуляции *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. на территории Башкирского государственного заповедника / А. Р. Ишбирдин, М. М. Ишмуратова, Т. В. Жирнова // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Серия – Биология. – 2005. – Вып. 1(9). – С. 85–98.

63. Ишмуратова, М. М., Жирнова Т. В., Ишбирдин А. Р., Суюндуков И. В., Магафуров А.М. 2005. Антэкология, фенология и консорты *Cypripedium calceolus* L. и *Cypripedium guttatum* Sw. На Южном Урале / М. М. Ишмуратова, Т. В. Жирнова, А. Р. Ишбирдин [и др.] // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – Т. 110. – Вып. 6. – С. 40–46.

64. Кипкаева, А. В. Особенности антэкологии ятрышника обезьяньего (*Orchis simia* Lam.) (Orchidaceae) в Предгорной зоне Крыма. Сообщение I. Пространственное распределение, филлотаксис соцветий, фенология цветения / А. В. Кипкаева, С. П. Иванов, А. Д. Сволынский // Экосистемы. – 2018. – № 14 (44). – С. 51–65.

65. Кипкаева, Е. В. Особенности видового состава орхидей, произрастающих в разных природных зонах Крыма: Южный берег Крыма, Горный Крым / Е. В. Кипкаева, А. Д. Сволынский, С. П. Иванов // Сборник тезисов участников II научной конференции профессорско-преподавательского состава, аспирантов, студентов и молодых ученых «Дни науки КФУ им. В. И. Вернадского». – Симферополь, 2016. – С. 475–476.
66. Конвенция «О международной торговле видами дикой фауны и флоры, которые находятся под угрозой исчезновения» (CITES) : международной правительственное соглашение. – 1973. – 78 с.
67. Корженевский, В. В. Виды рода *Cephalanthera* во флоре Крыма и их антэкологические особенности/ В. В. Корженевский, С. П. Иванов, А. В. Фатерыга, А. А. Квитницкая // Охрана и культивирование орхидей. Материалы IX Международной конференции (26–30 сентября 2011 г.). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – С. 204–210.
68. Корженевский, В. В. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды и проблемы их охраны в Севастополе (Крым). / В. В. Корженевский, Н. А. Багрикова, Л. Э. Рыфф, Л. В. Бондарева // Труды Государственного Никитского ботанического сада. – 2004. – вып. 123. – С. 196–210.
69. Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы; отв. ред. А. В. Ена, А. В. Фатерыга. – Симферополь: ООО «ИТ «АРИАЛ», 20152016. – 480 с.
70. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 20242. – 855 944 с.
71. Кривошеев, М. М. Антэкология *Orchis militaris* на Южном Урале / М. М. Кривошеев // Аграрная Россия научно-производственный журнал, спец. выпуск. – 2009. – С. 40–41.
72. Курамова, В. В. Видовой состав, пространственное распределение и фенология орхидей (Orchidaceae), произрастающих на горе Мендер-Крутай в Крыму / В. В. Курамова, С. П. Иванов, А. Д. Сволынский // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартьян». – 2023. – № 14. – С. 168–172.

73. Курамова, В. В. Некоторые анэкологические особенности орхидеи *Neotinea tridentata* в Крыму: пространственное размещение, параметры и цветовая гамма соцветий / В. В. Курамова, С. П. Иванов, А. Д. Сволынский // Экосистемы. – 2022. – № 31. – С. 143–154.
74. Курамова, В. В. Особенности опыления орхидеи *Anacamptis morio caucasica* в Крыму / В. В. Курамова, А. Д. Сволынский, С. П. Иванов // Инновации. Наука. Образование. – 2022. – 50. – С. 2445–2455.
75. Курамова, В. В. Особенности фенологии цветения и пространственного распределения орхидей (Orchidaceae), произрастающих на горе Мендер-Крутай в Крыму / В. В. Курамова, С. П. Иванов, А. Д. Сволынский // Охрана и культивирование орхидей : Материалы XIII Международной конференции, Нижний Новгород, 24–27 мая 2024 года. – Нижний Новгород: Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, 2024. – С. 77–79.
76. Курамова, В. В. Сравнительный анализ морфометрических показателей цветка и соцветия *Anacamptis morio* subs. *picta* L. в условиях Предгорного Крыма / В. В. Курамова, А. Д. Сволынский // E-Scio. – 2020. – № 5 (44). – С. 139–143.
77. Курамова, В. В. Сравнительный анализ особенностей опыления орхидеи *Anacamptis morio* subsp. *caucasica* в двух ценопопуляциях в Предгорной зоне Крыма / В. В. Курамова, А. Д. Сволынский, С. П. Иванов // Экосистемы. – 2020. – № 22 (52). – С. 72–81.
78. Левина, Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений / Р. Е. Левина. – М. : Наука, 1981. – 95 с.
79. Лосев, А. П. Практикум по агрометеорологическому обеспечению растениеводства / А. П. Лосев. – СПб: Гидрометеиздат, 1994. – 244 с.
80. Маракаев, О. А. Орхидные Ярославской области: перспективы сохранения / О. А. Маракаев. – Ярославль: ЯрГУ, 2015. – С. 4–6.
81. Маракаев, О. А. Эколого-физиологические исследования орхидных умеренного климата северного полушария / О. А. Маракаев // Фундаментальні та прикладні аспекти сучасної орхідології. – 2014. – Вып. 1. – С. 111–117.

82. Миркин, Б. М. Современная наука о растительности / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова, А. И. Соломещ – М.: Логос, 2001. – 264 с.
83. Миркин, Б. М. Типы стратегий растений: место в системах видовых классификаций и тенденции развития / Б. М. Миркин, И. Ю. Усманов, Л. Г. Наумова // Журнал общей биологии. – 1999. – Т. 60. – № 6. – С. 581–593.
84. Набиюлаев, Р. А. Обнаружение новой ценопопуляции орхидеи офрисовоодноносная *Ophrys oestriifera* Vieb. в предгорной зоне Крыма и некоторые ее характеристики / Р. А. Набиюлаев, С. П. Иванов, В. С. Пищурова // Актуальные вопросы изучения и сохранения биологического и ландшафтного разнообразия юга России: Сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции (Симферополь, 8–11 октября 2024 г.) – Симферополь: КФУ им. В. И. Вернадского, 2024. – С. 71–74.
85. Назаров, В. В. Участие пестрянок (Lepidoptera, Zygaenidae) Крыма в опылении орхидеи *Anacamptis pyramidalis* (Orchidaceae) / В. В. Назаров, К. А. Ефетов // Зоологический журнал. – 1993. – вып. 72 (10). – С. 54–67.
86. Назаров, В. В. Участие пчел рода *Chelostoma* Latr. (Hymenoptera, Megachilidae) в опылении мимикрирующих видов *Cephalanthera rubra* (Z.) Rich. и *Campanula taurica* Juz. в Крыму / В. В. Назаров, С. П. Иванов // Энтомологическое обозрение. – 1990. – вып. 69 (3). – С. 534–537.
87. Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений / под ред. А. А. Уранова. – М.: Наука, 1967. – 156 с.
88. Определитель высших растений Крыма / под ред. Н. И. Рубцов. – Ленинград: Наука, 1972. – 550 с.
89. Павлинов, И. Я. Биологическая систематика: Эволюция идей / И. Я. Павлинов, Г. Ю. Любарский // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Том 51. – М.: Товарищество книжных изданий КМК, 2011. – 671 с.
90. Патент № 223494 U1 Российская Федерация, МПК А01К 47/00 (2006.01), А01К 47/00 (2023.05). Улей для земляных пчел-опылителей и ос-энтомофагов: № 2023117494: заявл. 30.06.2023: опубл. 21.02.2024 / Иванов С. П., А. В. Фатерыга А. В., Сволынский А.Д., Курамова В. В. ; заявитель Федеральное

государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Крымский федеральный университет имени В.И. Вернадского» – 7 с.

91. Патент № 28008173 С1 Российская Федерация, МПК А01М 5/00 (2006.01), МПК А01М 1/10 (2006.01), А01М 5/00 (2023.08), А01М 1/10 (2023.08). Устройство для приёма, кратковременной фиксации и идентификации насекомых редких и исчезающих видов: № 2023100777: заявл. 13.01.2023: опубл. 24.11.2023 / Иванов С.П., Сwoлынский А.Д., Курамова В.В.; заявитель Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Крымский федеральный университет имени В.И. Вернадского» – 8 с.

92. Патент № 2804805 С1 Российская Федерация, МПК А01К 47/00 (2006.01), А01К 47/00 (2023.08). Улей для диких пчел – опылителей трудно опыляемых культур и растений редких и исчезающих видов: № 2023107090 : заявл. 23.03.2023: опубл. 06.10.2023 / Иванов С.П., Сwoлынский А.Д., Курамова В.В.; заявитель Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Крымский федеральный университет имени В.И. Вернадского» – 10 с.

93. Патийчук, И. О. Физико-географические особенности и геоэкологическое состояние природной среды полуострова Крым: автореф. дис. ... канд. географических наук: / И. О. Патийчук. – М.: МГУ, 2011. – 26 с.

94. Песенко, Ю. А. Использование пчел (Hymenoptera, Apoidea) для опыления люцерны: система мер, методы оценки численности и эффективности опылителей / Ю. А. Песенко, В. Г. Радченко // Энтомологическое обозрение. – 1992. – Т. 71. – № 2. – С. 251–265.

95. Песенко, Ю. А. К методике количественных учетов насекомых-опылителей / Ю. А. Песенко // Экология. – 1972. – № 1. – С. 89–95.

96. Песенко, Ю. А. Опыление энтомофильной растительности пчелиными (Hymenoptera: Apoidea) на Нижнем Дону и обсуждение их возможной роли в видообразовании цветковых растений / Ю. А. Песенко // Доклады на XXV ежегодном чтении памяти Н. А. Холодковского. – Л. – Наука. – 1974. – С. 3–48.

97. Песенко, Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю. А. Песенко – М.: Наука, 1982. – 287 с.
98. Подгородецкий, П. Д. Крым: Природа: Справ. изд. / П. Д. Подгородецкий – Симферополь: «Таврия», 1988. – 192 с.
99. Попкова, Л. Л. Орхидные Крыма: биология, экология, охрана / Л. Л. Попкова // Труды Государственного Никитского ботанического сада. – 2001а. – вып. 120. – С 39–53.
100. Попкова, Л. Л. Орхидные лесопарковой зоны Симферопольского водохранилища / Л. Л. Попкова // Актуальные вопросы изучения и сохранения биологического и ландшафтного разнообразия юга России. Сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции. Симферополь, 8–11 октября 2024 г. / Под редакцией С. П. Иванова. – 2024. – С 77–78.
101. Попкова, Л. Л. Особенности ценопопуляций *Ophrys oestrifera* M. Bieb. заповедника «Мыс Мартьян» / Л. Л. Попкова // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартьян». – 2013. – вып. 4. – С. 144.
102. Попкова, Л. Л. Сезонный ритм развития и проблема охраны *Himantoglossum caprinum* (Bieb.) C. Koch (Orchidaceae) / Л. Л. Попкова // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология». – 2001. – вып. 14 (1). – С. 171–174.
103. Попкова, Л. Л. Сезонный ритм развития и проблема охраны *Himantoglossum caprinum* (Bieb.) C. Koch (Orchidaceae). / Л. Л. Попкова // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология». – 2001б. – вып. 14 (1). – С. 171–174.
104. Попкова, Л. Л. Семенное размножение крымских видов орхидей в связи с проблемами их сохранения / Л. Л. Попкова, Л. М. Теплицкая // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. – 2001. – вып. 11. – С. 154–158.
105. Попкова, Л. Л. Сохранение ценопопуляций орхидных, произрастающих в парках города Симферополь / Л. Л. Попкова // Роль ботанічних садів і дендропарків у збереженні та збагаченні біологічного різноманіття урбанізованих територій: Мат. міжнар. конф. – 2013. – С. 130–132.

106. Протопопова, В. В. Типи назв таксонів родини Orchidaceae, описаних із території Криму / В. В. Протопопова, І. А. Тимченко, П. Г. Єфимов, М. В. Шевера // Український ботанічний журнал. – 2017. – Т. 74. – № 4. – С. 326–333.

107. Работнов, Т. А. Жизненный цикл многолетних растений в луговых ценозах / Т. А. Работнов // Труды Ботанического института АН СССР. – Серия 3. Геоботаника. – 1950. – вып. 6. – 204 с.

108. Работнов, Т. А. Изучение ценотических популяций в целях выяснения «стратегий жизни» видов растений / Т. А. Работнов // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1975. – Т. 80. – № 2. – С. 5–17.

109. Расписание погоды [Электронный ресурс]. 2004 – Режим доступа: <http://www.pogodaiklimat.ru/>. (Дата обращения: 22.03.2025).

110. Сволынский, А. Д. Особенности антэкологии ятрышника прованского (*Orchis provincialis*, Orchidaceae) в Крыму: фенология, пространственное распределение, морфометрия цветков и соцветий / А. Д. Сволынский, С. П. Иванов, А. В. Фатерыга // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014а. – № 10. – С. 68

111. Сволынский, А. Д. Антэкология четырех видов ранневесенних энтомофильных орхидей (Orchidaceae Juss.) Крыма: дис. ... канд. биол. наук: спец. 03.02.08 Экология / Сволынский Алексей Дмитриевич. – Ялта: Никитский ботанический сад, 2016. – 169 с.

112. Сволынский, А. Д. Особенности антэкологии орхидеи пальчатокоренника римского – *Dactylorhiza romana* (Sebast.) Soó (Orchidaceae) в Крыму: опылители, система их привлечения, уровень опыления / А. Д. Сволынский, С. П. Иванов, В. В. Курамова // Экосистемы. – 2023. – № 35. – С. 162–180.

113. Сволынский, А. Д. Особенности антэкологии *Dactylorhiza romana* (Orchidaceae) в Крыму: распространение, фенология, пространственное размещение и морфометрия цветущих растений / А. Д. Сволынский, С. П. Иванов, В. В. Курамова // Экосистемы. – 2023. – № 33. – С. 119–133.

114. Сволынский, А. Д. Особенности антэкологии *Orchis mascula* L. (Orchidaceae) в Крыму: фенология цветения, пространственное распределение и морфометрия генеративных особей / А. Д. Сволынский, С. П. Иванов, В. В. Курамова // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2023. – № 147. – С. 135–143.

115. Сволынский, А. Д. Особенности антэкологии *Orchis mascula* L. (Orchidaceae) в Крыму: видовой состав опылителей, морфологическая совместимость цветков и опылителей, уровень опыления и система привлечения опылителей / А. Д. Сволынский, С. П. Иванов, В. В. Курамова // Экосистемы. – 2024. – № 38. – С. 187–199.

116. Сволынский, А. Д. Особенности антэкологии *Orchis pallens* L. (Orchidaceae) в Крыму: распространение, Фенология, пространственное размещение и морфометрия цветущих растений / А. Д. Сволынский, С. П. Иванов, В. В. Курамова // Ученые записки Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского. Биология. Химия. – 2023. – Т. 9. – № 2. – С. 158–172.

117. Серебрякова, Т. И. Динамика ценопопуляций растений: монография / Т. И. Серебрякова. – М.: Наука, 1985. – 206 с.

118. Стецук, Н. П. Биологические особенности и состояние ценопопуляций некоторых видов орхидных в условиях Южного Приуралья: автореф. дис. ... канд. биол. наук.: 03.00.05 / Стецук Наталья Петровна. – Оренбург, 2004. 23 с.

119. Татаренко, И. В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны / И. В. Татаренко. – М.: Наука, 1996. – 207 с.

120. Ушатинская, Р. С. Диапауза насекомых и ее модификации / Р. С. Ушатинская // Журнал общей биологии. – 1973. – Т. 34. – № 2. – С. 194–215.

121. Ушатинская, Р. С. Супердиапауза насекомых / Р. С. Ушатинская // Журнал общей биологии. – 1983. – Т. 44. – № 6. – С. 765–777.

122. Фардеева, М. Б. Особенности местообитаний и состояние популяций редких орхидей (Orchidaceae) Национального парка «Нижняя Кама» и сопредельных территорий на севере Татарстана (Европейская Россия) / М. Б.

Фардеева, Ю. А. Лукьянова, Н. Р. Шафигуллина // Экосистемы. – 2020. – № 23. – С. 166–182.

123. Фардеева, М. Б. Пространственная неоднородность популяций клубнеобразующих орхидей и методы ее изучения на примере *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter / М. Б. Фардеева // Экосистемы. – 2018. – № 16(46). – С. 75–85.

124. Фатерыга, А. В. Новый чеклист орхидных (Orchidaceae) флоры Крыма / А. В. Фатерыга // Экосистемы. – 2019а. – № 17. – С. 38–43.

125. Фатерыга, А. В. Орхидеи Крымского полуострова / А. В. Фатерыга, П. Г. Ефимов, С. А. Свирин – Симферополь: Ариал, 2019. – 224 с.

126. Фатерыга, А. В. Род *Epipactis* Zinn (Orchidaceae) во флоре России / А. В. Фатерыга, В. В. Фатерыга // *Turczaninowia*. – 2018. – Т. 21. – Вып. 4. – С. 19–34.

127. Фатерыга, В.В. Дополнения к флоре сосудистых растений Карадагского заповедника (Крым) / А. В. Фатерыга, В. В. Фатерыга // *Nature Conservation Research*. Заповедная наука. – 2019. – Т. 4. – № 2. – С. 67–82.

128. Фегри, К. Основы экологии опыления / К. Фегри, Л. ван дер Пэйл М.: Мир, 1982. – 377 с.

129. Харитонов, С. П. Метод «ближайшего соседа» для математической оценки распределения биологических объектов на плоскости и на линии / С. П. Харитонов // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского. Сер. биол. – 2005. – Вып. 1 (9). – С. 213 – 221

130. Холодов, В. В. Видовой состав пчел (Hymenoptera, Apoidea) опылителей некоторых видов орхидей в Крыму / В. В. Холодов, В. В. Назаров, С. П. Иванов // Экосистемы Крыма их оптимизация и охрана. – 1998. – Вып. 10. – С. 81–86.

131. Холодов, В. В. Насекомые посетители и опылители орхидеи *Orchis purpurea* Huds. в Крыму / В. В. Холодов, В. В. Назаров, С. П. Иванов // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. – 2002. – Вып. 12. – С. 77–80.

132. Хомутовский, М. И. Орхидные (Orchidaceae Juss.) Валдайской возвышенности / М. И. Хомутовский // Фиторазнообразие Восточной Европы. – 2014. – Т. 8. – № 3. – С. 45–62.

133. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / О. В. Смирнова [и др.]. – М.: Наука, 1976. – 216 с.
134. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Л. Б. Заугольнова [и др.]; под ред. Т. И. Серебряковой, Т. Г. Соколовой. – М.: Наука, 1988. – 184 с.
135. Цифровой гербарий [Электронный ресурс]. Режим доступа – <https://cifra-herbarium.ru/>. (Дата обращения: 22.03.2025).
136. Чадаева, В. А. Теоретические аспекты стратегий жизни дикорастущих видов растений / В. А. Чадаева, С. Х. Шхагапсоев // Юг России: экология, развитие. – 2016. – Т. 11. – № 4. – С. 93–109.
137. Черевченко, Т. М. Орхидеи в культуре / Т. М. Черевченко, Г. П. Кушнир. – Киев: Наукова думка, 1986. – 200 с.
138. Чернова, Н. И. Математическая статистика: учеб. пособие / Н. И. Чернова. – Новосибирск: Новосиб. гос. ун-т, 2007. – 148 с.
139. Черпанов, С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР) / С. К. Черпанов. – СПб.: Мир и семья, 1995. – 990 с.
140. Шведчикова, Н. К. О распространении орхидных в Крыму / Н. К. Шведчикова // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1990. – вып. 95 (6). – С. 76–86.
141. Шульц, Г. Э. Общая фенология / Г. Э. Шульц. – СПб: Наука, 1981. – 188 с.
142. Янцер, О. В. Общая фенология и методы фенологических исследований: учебное пособие / О. В. Янцер, Е. Ю. Терентьева. – Урал. гос. пед. ун-т, Географо-биолог. ф-т. – Екатеринбург, 2013. – 216 с.
143. Amoore, J. E. The stereochemical theory of olfaction / J. E. Amoore // Proc. sci. sect. Spec. suppl. – 1962. – Vol. 37. – 12 p.
144. Aneva, I. Influence of the Land Use Type on the Wild Plant Diversity / I. Aneva, P. Zhelev, S. Lukanov et. al. // Plants. – 2020. – Vol. 9. – N. 5. – P. 602.

145. Ayasse, M., Schiestl F. P., Paulus H. F., Löfstedt C., Hansson B., Ibarra F. Evolution of reproductive strategies in the sexually deceptive orchid *Ophrys sphegodes*: how does flower-specific variation affect pollination success? / M Ayasse , F. P. Schiestl, H. F. Paulus et. al. // Evolution. – 2000. – Vol. 54. – N 6. – P. 1995–2006.
146. Barman, D. Climate change on orchid population and conservation strategies: A review / D. Barman, R. Devadas // Journal of Crop and Weed. – 2013. – Vol. 9. – N 2. – P. 1–12.
147. Barthlott, W. Epidermal and seed surface characters of plant: systematic applicability and some evolutionary aspects / W. Barthlott // Nordic J. Bot. – 1981. – Vol. 1, N 3. – P. 345–355.
148. Bateman, R. M. Evolutionary classification of European orchids: the crucial importance of maximising explicit evidence and minimising authoritarian speculation / R. M. Bateman // Journal Europäischer Orchideen. – 2009. – Vol. 41. – P. 243–318.
149. Bateman, R. M. Implications of next-generation sequencing for the systematics and evolution of the terrestrial orchid genus *Epipactis*, with particular reference to the British Isles / R. M. Bateman // Kew Bulletin. – 2020. – Vol. 75.
150. Bell, G. On the Function of Flowers/ G. Bell // Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences. – 1985. – Vol. 224. – N. 1235. – P. 223–265.
151. Benl, G. Die genetischen Grundlagen der Blütenfarben (Sammelreferat) / Benl G. // Molecular Genetics and Genomics. – 1938. – V. 74. – N. 1. – P. 242–329.
152. Bohn, C. W. Insect pollination is necessary for the production of muskmelons (*Cucumis melo* v. *reticulatus*) / C. W. Bohn, G. N. Davis // J APICULT RES. – 1964. – Vol. 3. – P. 61–63.
153. Brandrud, M. K. Phylogenomic Relationships of Diploids and the Origins of Allotetraploids in *Dactylorhiza* (Orchidaceae) / M. K. Brandrud, J. Bar, M. T. Lorenzo et. al. // Systematic Biology. – 2020. – Vol. 69. – N. 1. – P. 91–109.
154. Büdel, A. Das Mikroklima der Blüte in Bodennähe / A. Büdel // Z. Bienenforsch. – 1959. – Vol. 4. – P. 131–140.

155. CALTOPO [Электронный ресурс]. Режим доступа – <https://caltopo.com>. (Дата обращения: 22.03.2025).
156. Chase, M. W. Phylogenetics [of Cranichidinae]. In Genera Orchidacearum : Orchidoideae, Vanilloideae. / M. W. Chase // Oxford: Oxford University Press. – 2003. – Vol. 3. – N. 2. – P. 23.
157. Dafni, A. Mimicry and deception in pollination / A. Dafni // Annu. Rev. Ecol. Syst. – 1984. – Vol. 15 – P. 259–278.
158. 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.
159. Darwin, C. The Various Contrivances by Which Orchids Are Fertilized by Insects / C. Darwin. – London: John Murray, 1877. – 300 p.
160. Delforge, P. Orchids of Europe, North Africa and the Middle East. / P. Delforge. – London: A&C Black, 2006. – 640 p.
161. Démares, M. Insectes sur orchidées: données comme pollinisateurs / M. Démares // Cahier de la Société Française d'Orchidophilie. – 2000. – N. 6. – P. 298–313.
162. Dodson, C. H. Natural pollination of orchids / C. H. Dodson, G. P. Frymire // Ann. Mo. bot. gard. – 1961. – Vol. 49. – P. 133–139.
163. Dressler, R. L. How many orchid species? / R. L. Dressler // Selbyana. – 2005. – Vol. 26 (1, 2). – P. 155–158.
164. Dressler, R. L. Phylogeny and classification of the orchid family / R. L. Dressler. – Portland, Oregon: Dioscorides Press, 1993. – 278 p.
165. Dressler, R. L. The orchids: natural history and classification / R. L. Dressler. – Cambridge (Massachusetts): Harvard Univ. Press, 1981. – 332 p.
166. Efimov, P. G. A revision of *Platanthera* (Orchidaceae; Orchidoideae; Orchiseae) in Asia / P. G. Efimov // Phytotaxa. – 2016. – N. 254 (1). – P. 233.
167. Efimov, P. G. Orchids of Russia: annotated checklist and geographic distribution // Nature Conservation Research. – 2020. – Vol. 5.

168. Efimov, P.G. Nomenclatural notes on some Russian Orchids / P.G. Efimov // Новости систематики высших растений. – 2021. – Vol. 52. – P. 142–145.
169. Faegri, K. The Principles of Pollination Ecology / K. Faergy, L. van der Pijl. – Oxford: Pergamon Press, 1979. – 244 p.
170. Fateryga, A. V. Checklist of the orchids of the Crimea (Orchidaceae) / A.V. Fateryga, C. A. J. Kreutz // Journal Europäischer Orchideen. – 2014. – Vol. 46. – N. 2. – P. 407–436.
171. Fateryga, A. V. *Epipactis krymmontana* (Orchidaceae), a new species endemic to the Crimean Mountains and notes on the related taxa in the Crimea and bordering Russian Caucasus / A. V. Fateryga, C. A. J. Kreutz, V. V. Fateryga, P. G. Efimov // Phytotaxa. – 2014. – N. 172 (1). – P. 22–30.
172. Fateryga, A. V. On taxonomic status of two species of orchids (Orchidaceae) from Turkmenistan / A. V. Fateryga, A. V. Pavlenko, V. V. Fateryga // Turczaninowia. – 2020a. – Vol. 23. – iss. 4. – P. 65–71.
173. Fateryga, A. V. Pollination ecology of *Steveniella satyrioides* (Spreng.) Schltr. (Orchidaceae) in Ayan Natural Landmark (the Crimea). / A. V. Fateryga, S. P. Ivanov, V. V. Fateryga // Ukrainian Botanical Journal. – 2013a. – N. 70 (2). – P. 195–201.
174. Fateryga, A. V. Taxonomic notes on the genus *Ophrys* L. (Orchidaceae) in the Crimea and the North Caucasus / A. V. Fateryga, P. G. Efimov, V. V. Fateryga // Turczaninowia. – 2018a. – Vol. 21. – N. 4. – P. 9–18.
175. 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 // Український ботанічний журнал. – 2013. – V. 70. – N. 2. – P. 195–201.
176. Fateryga, V. V. On the natural interspecific hybrids of *Ophrys sphegodes* Desf. s. l. and *O. oestrifera* M. Bieb. (Orchidaceae) from the Crimea and the North Caucasus / V. V. Fateryga, S. P. Ivanov, A. V. Popovich, A. V. Fateryga // Turczaninowia. – 2022. – N. 25(1). P. 45–51.

177. Fateryga, V. V. Reinhardt J. *Epipactis muelleri* Godfery (Orchidaceae), a new species for the flora of Ukraine / A. V. Fateryga, C. A. J. Kreutz, V. V. Fateryga // *Ukrainian Botanical Journal*. – 2013b. – N. 70 (5). – P. 652–654.
178. Fay, M. Orchid conservation: how can we meet the challenges in the twenty-first century? / M. Fay // *Botanical Studies*. – 2018. – Vol. 59. – N 1.
179. Fitter, A. H. Rapid changes in flowering time in British plants / A. H. Fitter, R. S. Fitter // *Science*. – 2002. – Vol. 296. – N. 5573. – P. 1689–1691.
180. GBIF | Global Biodiversity Information Facility [Электронный ресурс]. Режим доступа – <https://www.gbif.org>. (Дата обращения: 22.03.2025).
181. Gorbunov, Yu. N. The Role of Russian Botanical Gardens in Plant Biodiversity Conservation / Yu. N. Gorbunov, V. Ya. Kuzevanov // *Botanical Gardens and their Role in Plant Conservation. European and American Botanical Gardens* : in 3 vols. / eds. David Allan Galbraith, Pullaiah Thammineni. – 2023. – Vol. 3. – P. 63–89.
182. Grime, J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory / J. P. Grime // *American naturalist*. – 1977. – V. 111. – P. 1169–1194.
183. Harder, L. D., Johnson S. D. Darwin's beautiful contrivances: evolutionary and functional evidence for floral adaptation / L. D. Harder, S. D. Johnson // *New Phytologist*. – 2009. – Vol. 183. – N. 3. – P. 530–545.
184. Harrison, C. R. Post-pollination phenomena in orchid flowers. VII: Phosphate movement among floral segments / C. R. Harrison, J. Arditti // *Am. J. bot.* – 1976. – Vol. 63. – P. 911–918.
185. Heinrich, B. Energetics and pollination ecology / B. Heinrich, P. H. Raven // *Science*. – 1972. – Vol. 176. – P. 597–602.
186. Hiepko, P. Zur Morphologie, Anatomie und Funktion des Discus bei *Paeoniaceae* / P. Zur Hiepko // *Ber. dtsch. bot. Ges.* – 1966. – Vol. 79. – P. 233–245.
187. Hocking, B. Flower basking by arctic insects / B. Hocking, C. D. Sharplin // *Nature*, 1965. – Vol. 206. – P. 215.

188. Huber, F.K. Floral scent emission and pollinator attraction in two species of *Gymnadenia* (Orchidaceae) / F. K. Huber, R. Kaiser, W. Sauter, W. Schiestl, F. P // *Oecologia*. – 2005. – Vol. 142. – P. 564–575.
189. Jersáková, J. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids / J. Jersáková, S. D. Johnson, P. Kindlmann // *Biological Reviews*. – 2006. – Vol. 81. – P. 219–235.
190. Johnson, N. C. Mycorrhizal Mediation of Soil: Fertility, Structure, and Carbon Storage / N. C. Johnson, C. Gehring, J. Jansa // Elsevier – 2017. – 526 p.
191. Johnson, S. D. Generalization versus specialization in plant pollination systems / S. D. Johnson, K. E. Steiner // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2000. – Vol. 15. – N 4. – P. 140–143.
192. 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. – N 8. – P. 2607–2619.
193. Johnson, S. D. Pollination success in a deceptive orchid is enhanced by co-occurring rewarding magnet plants / S. D. Johnson, C. I. Peter, L. A. Nilsson, J. Agren // *Ecology*. – 2003. – Vol. 94. – P. 1239–1248.
194. Kay, G. The role of preferential and assortative pollination in the maintenance of flower colour polymorphism / G. Kay // *Richards*. – 1978. – P. 175–190.
195. Kreutz, C. A. J. Two taxa of the genus *Epipactis* Zinn (Orchidaceae) new for the flora of Ukraine. / C. A. J. Kreutz, A. V. Fateryga // *Ukrainian Botanical Journal*. – 2012. – 69 (5). P. 713–716.
196. Kugler, H. Zum Problem der Dipterenblumen / H. Kugler // *Österr. bot. Z.* – 1955. – Vol. 102. – P. 529–541.
197. Kühn, A. Zum Nachweis des Farbenunterscheidungsvermögens der Bienen / A. Kühn // *Naturwissenschaften*. – 1924. – Vol. 12. – P. 116–118.
198. Kull T. Population dynamics of north temperate orchids / T. Kull // *Orchid Biology: reviews and perspectives*. – 2002. – Vol. 7. – P. 139–167.

199. Kullenberg, B. Field experiments with chemical sexual attractants on aculeate hymenoptera males / B. Kullenberg // Kullenberg and Stenhagen. – 1973. – Vol. 31 – P. 42.
200. McCormick, M. K. Mycorrhizal diversity in photosynthetic terrestrial orchids / M. K. McCormick, D. F. Whigham, J. O'Neil // New Phytol. – 2004. – Vol. 163. – P. 425–438.
201. Menzel, A. European phenological response to climate change matches the warming pattern / A. Menzel, T. H. Sparks // Global Change Biology. – 2006. – Vol. 12. – N. 10. – P. 1969–1976.
202. Mogford, D. J. Pollination and flower colour polymorphism with special reference to *Cirsium palustre* / D. J. Mogford // Richards. – 1978. – P. 191–200.
203. Nazarov, V. V. 1995. Pollination of *Steveniella satyrioides* (Orchidaceae) by wasps (Hymenoptera, Vespoidea) in the Crimea / V. V. Nazarov // Lindleyana. – 1995. – N. 10 (2). – P. 109–114.
204. Neiland, M. R. M. Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae / M. R. M. Neiland, C. C. Wilcock // American Journal of Botany. – 1998. – Vol. 85. – N. 12. – P. 1657–1671.
205. Parmesan, C. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems / C. Parmesan, G. Yohe // Nature. – 2003. – Vol. 421. – N. 6918. – P. 37–42.
206. Pélissier, R. A practical approach to the study of spatial structure in simple cases of heterogeneous vegetation / R. Pélissier, F. Goreaud // Journal of Vegetation Science. – 2001. – N. 12. – P. 99–108.
207. Pijl, L. van der Functional considerations and observations on the flowers of some Labiatae / L. van der Pijl // Blumea. – 1972. – Vol. 20. – P. 93–103.
208. Popovich, A. V. Orchids of the Black Sea coast of Krasnodarsky Krai (Russia): current state, new records, conservation / A. V. Popovich, E. A. Averyanova, L. A. Shagarov // Nature Conservation Research. – 2020. – Vol. 5. – Suppl. 1. – P. 46–68.

209. Reinhard, H. R. Die Orchiden der Schweiz und der angrenzenden Gebiete / H. R. Reinhard, P. Golz, R. Peter, Wildermuth // Fotorotar. –1991. – P. 356.
210. 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.
211. RP5 [Электронный ресурс]. Режим доступа – <https://rp5.ru>. (Дата обращения: 22.03.2025).
212. Schiestl, F. P. Floral isolation, specialized pollination, and pollinator behavior in orchids / F. P. Schiestl, P. M. Schlüter // Annual Review of Entomology. – 2009. – Vol. 54. – P. 425–446.
213. Schiestl, F. P. The role of floral scent in the speciation of sexually deceptive orchids / F. P. Schiestl, S. Dötterl, M. Ayasse et. al. // New Phytologist. – 2014. – Vol. 203. – P. 939–952.
214. Schiestl, P. F. Orchid pollination by sexual swindle / F. P. Schiestl [et al.] // Nature. – 1999. – Vol. 399. – P. 421–422.
215. Shefferson, R. P. Life history trade-offs in a rare orchid: the costs of flowering, dormancy, and sprouting / R. P. Shefferson, T. Kull, K. Tali // Ecology. – 2005. – Vol. 86. – N. 2. – P. 491–497.
216. Smith, S. E. Mycorrhizal Symbiosis / S. E. Smith, D. J. Read. – Academic Press, 2008. – 800 p.
217. Steffelová, M. A. Pollination strategies of deceptive orchids – a review / M. A. Steffelová, I. Traxmandlová, Z. Štípková, P. Kindlmann // European Journal of Environmental Sciences. – 2023. – N. 13(2). – P. 110–116.
218. Stoutamire, W. P. Australian terrestrial orchids, thynnid wasps, and pseudocopulation / W. P. Stoutamire // Am. orch. soc. bull. – 1974. – P. 13–18.
219. The Ecological Station of Uppsala University Oland 1963–1983. Selected Works from 1973–1983 / B. Kullenberg, G. Bergstrom, B. G. Svensson, et. al. – 1984. – 212 p.

220. Vereecken, N. J. Hybrid floral scent novelty drives pollinator shift in sexually deceptive orchids / N. J. Vereecken, S. Cozzolinom F. P. Schiestl // BMC Evolutionary Biology. – 2010. – Vol. 10. – P. 103.
221. Vogel, S. Lysimachia: Oelblumen der Holarktis / S. Vogel // Naturwissenschaften. – 1976. – Vol. 63. – P. 44–45.
222. Vogel, S. Pizmuckenblumen als Pilzmimeter / S. Vogel // Flora. – 1978. – Bd. 167. – P. 329–398.
223. Vöth, W. Lebensgeschichte und Bestäuber der Orchideen am Beispiel von Niederösterreich. / W. Vöth // Linz: Biologiezentrum des OÖ. Landesmuseums. – 1999. – Vol. 65.
224. Voyron, S. Fine-scale spatial distribution of orchid mycorrhizal fungi in the soil of host-rich grasslands / S. Voyron, E. Ercole, S. Ghignone // New Phytol. – 2017. – Vol. 213. – P. 1428–1439.
225. WFO The World Flora Online [Электронный ресурс]. Режим доступа – <https://www.worldfloraonline.org>. (Дата обращения: 22.03.2025).
226. Wisniewski, N. Zum Verhalten von *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter und der Westgrenze ihrer Verbreitung in Europa / N. Wisniewski // Fedds Rep. – 1976. – Vol. 87. – N. 9–10. P. 589–609.
227. Zhang, D. PhyloSuite: An integrated and scalable desktop platform for streamlined molecular sequence data management and evolutionary phylogenetics studies / D. Zhang, F. Gao, I. Jakovlić et. al. // Molecular Ecology Resources. – 2020. – Vol. 20. – N. 1. – P. 348–355.
228. Zhang, S. Effects of temperature and humidity on the growth and development of orchids / S. Zhang, Y. Yang // Journal of Tropical Ecology. – 2004. – Vol. 20. – N. 3. – P. 321–329.

ПРИЛОЖЕНИЯ

ПРИЛОЖЕНИЕ А
ОБЪЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ И УЧАСТКИ ПРОИЗРАСТАНИЯ



Рисунок А.1 – *Steveniella satyrioides* и участок произрастания



Рисунок А.2 – *Ophrys sphegodes subsp. taurica* и участок произрастания



Рисунок А.3 – *Neotinea tridentata* и участок произрастания



Рисунок А.4 – *Orchis purpurea* и участок произрастания

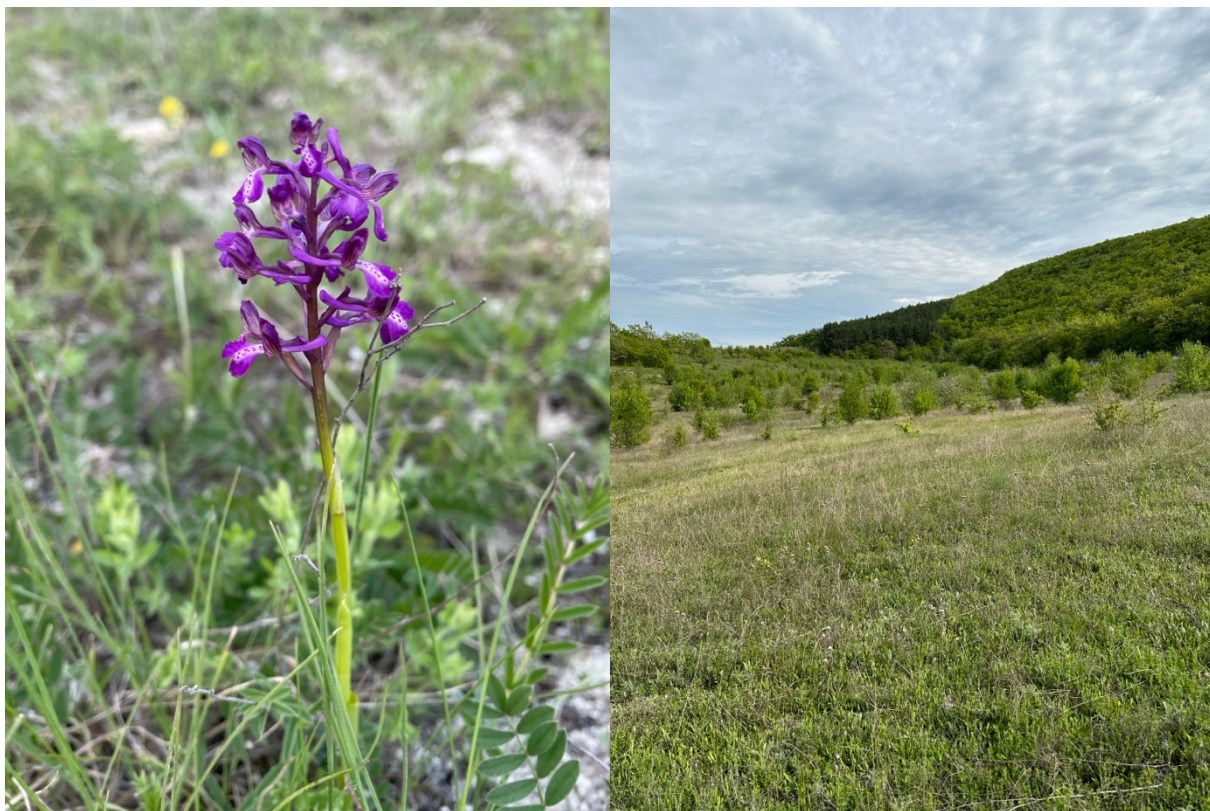


Рисунок А.5 – *Anacamptis morio* subsp. *caucasica* и участок произрастания



Рисунок А.6 – *Platanthera chlorantha* и участок произрастания



Рисунок А.7 – *Cephalanthera damasonium* и участок произрастания



Рисунок А.8 – *Cephalanthera rubra* и участок произрастания



Рисунок А.9 – *Neottia nidus-avis* и участок произрастания



Рисунок А.10 – *Himantoglossum caprinum* и участок произрастания



Рисунок А.11 – *Limodorum abortivum* и участок произрастания



Рисунок А.12 – *Anacamptis pyramidalis* и участок произрастания



Рисунок А.13 – *Ophrys apifera* и участок произрастания



Рисунок А.14 – *Eipactis helleborine* subsp. *tremolsii* и участок произрастания

ПРИЛОЖЕНИЕ Б
ОПЫЛИТЕЛИ ИССЛЕДУЕМЫХ ВИДОВ ОРХИДЕЙ



Рисунок Б.1 – Пчелы *Andrena carantonica* с поллиниями *Ophrys sphegodes* subsp. *taurica* (а) и *Halictus eurygnatus* с поллиниями орхидеи *Neotinea tridentata*



Рисунок Б.2 – Пчела *Eucera interrupta* с поллиниями орхидеи *Himantoglossum caprinum*



Рисунок Б.6 – Пчела *Lasioglossum malachurum* с поллинариями орхидеи *Neotinea tridentata*



Рисунок Б.7 – Пчела *Osmia bidentata* с поллинариями орхидеи *Orchis purpurea*



Рисунок Б.8 – Бабочка боярышница (*Aporia crataegi*) с поллинариями
орхидеи *Anacamptis pyramidalis*

ПРИЛОЖЕНИЕ В
ПЕРЕЧЕНЬ ВСЕХ ВИДОВ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОРГАНИЗМОВ,
ЦВЕТУЩИХ В ОДНО ВРЕМЯ С ИССЛЕДУЕМЫМИ ОБЪЕКТАМИ

№	Вид
1	<i>Achillea millefolium</i> L.
2	<i>Adonis aestivalis</i> L.
3	<i>Adonis flammea</i> Jacq.
4	<i>Adonis vernalis</i> L.
5	<i>Aegonychon purpureocaeruleum</i> (L.) Holub
6	<i>Ajuga orientalis</i> L.
7	<i>Alliaria petiolata</i> (M.Bieb.) Cavara & Grande
8	<i>Allium marschallianum</i> Vved.
9	<i>Allium quercetorum</i> (Seregin) Seregin
10	<i>Anagallis arvensis</i> L.
11	<i>Anthyllis taurica</i> Juz.
12	<i>Arum elongatum</i> Steven
13	<i>Barbarea arcuata</i> (Opiz ex J. et C. Presl) Reichenb.
14	<i>Bellevalia sarmatica</i> (Pall. ex Misch.) Woronow
15	<i>Campanula sibirica</i> subsp. <i>taurica</i> (Juz.) Fed.
16	<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.
17	<i>Cerinth minor</i> L.
18	<i>Chamaecytisus ruthenicus</i> (Fisch. ex Woloszcz.) Klásk.
19	<i>Convallaria majalis</i> L.
20	<i>Coronilla coronata</i> L.
21	<i>Dictamnus gymnostylis</i> Steven
22	<i>Erysimum cuspidatum</i> (M. Bieb.) DC.
23	<i>Euphorbia agraria</i> M. Bieb.
24	<i>Euphorbia amygdaloides</i> L.
25	<i>Filipendula vulgaris</i> Moench

26	<i>Fragaria vesca</i> L.
27	<i>Geranium rotundifolium</i> L.
28	<i>Geranium sanguineum</i> L.
29	<i>Helianthemum ovatum</i> (Viv.) Dunal
30	<i>Hieracium gentile</i> Jord. ex Boreau
31	<i>Iberis simplex</i> DC.
32	<i>Jurinea roegneri</i> K. Koch
33	<i>Lathyrus aureus</i> (Steven) D. Brandza
34	<i>Lathyrus pratensis</i> L.
35	<i>Lathyrus rotundifolius</i> Willd.
36	<i>Linum nervosum</i> Waldst. & Kit.
37	<i>Linum usitatissimum</i> L.
38	<i>Lomelosia argentea</i> (L.) Greuter & Burdet
39	<i>Melampyrum arvense</i> L.
40	<i>Melilotus officinalis</i> (L.) Lam.
41	<i>Oberna commutata</i> (Guss.) Ikonn.
42	<i>Onobrychis arenaria</i> (Kit.) DC.
43	<i>Onobrychis jailae</i> Czernova
44	<i>Onosma taurica</i> Pall. ex Willd.
45	<i>Ornithogalum ponticum</i> Zahar.
46	<i>Orobanche lutea</i> Baumg.
47	<i>Paeonia daurica</i> Andrews
48	<i>Polygala major</i> Jacq.
49	<i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce
50	<i>Potentilla taurica</i> Willd. ex Schltdl.
51	<i>Primula vulgaris</i> Huds.
52	<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.
53	<i>Ranunculus crimaesus</i> Juz.
54	<i>Rosa canina</i> L.

55	<i>Salvia nemorosa</i> L.
56	<i>Scabiosa praemontana</i> Privalova
57	<i>Scutellaria orientalis</i> L.
58	<i>Securigera varia</i> (L.) Lassen
59	<i>Spartium junceum</i> L.
60	<i>Trifolium repens</i> L.
61	<i>Veronica capsellicarpa</i> Dubovik.
62	<i>Vicia elegans</i> Guss.
63	<i>Vicia sativa</i> L.

ПРИЛОЖЕНИЕ Г

**ПЕРЕЧЕНЬ ВСЕХ ВИДОВ ПОТЕНЦИАЛЬНЫХ ОПЫЛИТЕЛЕЙ,
ОТЛОВЛЕННЫХ НА ИССЛЕДУЕМОЙ ТЕРРИТОРИИ**

№	Вид	Число экземпляров, наличие поллиариев
1	<i>Andrena carantonica</i> Perez.	2♂ (пл)
2	<i>Andrena haemorrhoa</i> (Fabricius)	1♀
3	<i>Andrena</i> sp.1	1♀
4	<i>Andrena forsterella</i> Warncke	1♀
5	<i>Apis mellifera</i> L.	16 ♀W
6	<i>Bombus humilis</i> L.	5♀ 2 ♀W
7	<i>Bombus sylvarum</i> L.	3♀
8	<i>Bombus terrestris</i> L.	1♀
9	<i>Bombus zonatus</i> L.	1♀
10	<i>Bombylius major</i> L.	1♀
11	<i>Ceratina nigrolabiata</i> Friese	2♂
12	<i>Chelostoma maxillosus</i> L.	1♀
13	<i>Colletes</i> sp. 1	1♂
14	<i>Colletes</i> sp. 2	1♂
15	<i>Eucera curvitaris</i> Mocsarv	3♂
16	<i>Eucera interrupta</i> Baer	1♀ (пл)
17	<i>Eucera longicornis</i> L.	4♀ 4♂
18	<i>Eucera nigrilabris</i> Lepeletier	3♂
19	<i>Halictus calceatus</i> (Scopoli)	3♀
20	<i>Halictus marginatus</i> Brullé	1♀
21	<i>Halictus quadricinctus</i> (Fabricius)	1♂
22	<i>Halictus pauxillus</i> Schenck	2♀ (пл)
23	<i>Halictus varipes</i> Morawitz	4♀(пл)
24	<i>Halictus interruptus</i> (Lepeletier)	2♀ (пл)

25	<i>Hoplitis andrenoides</i> Spinola	3♂
26	<i>Lasioglossum malachurum</i> (Kirby)	5♀ (пл)
27	<i>Lasioglossum xanthopus</i> (Kirby)	2♀ (пл)
28	<i>Megachile ericetorum</i> Lepeletier	1♀
29	<i>Megachile pilidens</i> Alfken	1♀
30	<i>Melecta luctuosa</i> (Scopoli)	1♂
32	<i>Nomada goodeniana</i> (Kirby)	1♀
33	<i>Nomada sexfasciata</i> (Panzer)	1♀ 1♂ (пл)
34	<i>Nomada</i> sp. 1	1♂
35	<i>Osmia aurulenta</i> Norway	7♀ 16♂
36	<i>Osmia bicornis</i> (L.)	2♀
37	<i>Tropinota hirta</i> (Poda) (Coleoptera)	1♀
38	<i>Zygaena viciae</i> (Denis & Schiffermüller) (Lepidoptera)	1♀ (пл)
39	<i>Zygaena carniolica</i> (Scopoli) (Lepidoptera)	1♀ (пл)
40	<i>Aporia crataegi</i> Linnaeus (Lepidoptera)	1♀ (пл)

Примечание к таблице. Виды, приведенные без указания отряда, представляют отряд Перепончатокрылые (Hymenoptera) надсемейство Пчелы (Apoidea).