

*На правах рукописи*



**Курамова Виктория Витальевна**

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

1.5.15 – Экология (биологические науки)

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Ялта – 2025

Работа выполнена на кафедре общей биологии и генетики Института биохимических технологий, экологии и фармации Федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского»

**Научный руководитель:** **Иванов Сергей Петрович**, доктор биологических наук, профессор, профессор кафедры общей биологии и генетики, Института биохимических технологий, экологии и фармации, Федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Крымский федеральный университет имени В.И. Вернадского».

**Официальные оппоненты** **Литвинская Светлана Анатольевна**, доктор биологических наук, профессор, чл.- корр. РАН и РЭА, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Кубанский государственный университет», профессор кафедры геоэкологии и природопользования,

**Попов Игорь Борисович**, кандидат биологических наук, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Кубанский государственный аграрный университет имени И.Т. Трубилина», доцент кафедры фитопатологии, энтомологии и защиты растений.

**Ведущая организация:** Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Казанский (Приволжский) федеральный университет».

Защита диссертации состоится «26» сентября 2025 г. в 10-00 часов на заседании диссертационного совета 24.1.199.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки «Ордена Трудового Красного Знамени Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН» по адресу: 298648, Российская Федерация, Республика Крым, г. Ялта, пгт. Никита, Никитский спуск, 52, e-mail: dissovet.nbs@yandex.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГБУН «Ордена Трудового Красного Знамени Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН», по адресу: 298648, Российская Федерация, Республика Крым, г. Ялта, пгт. Никита, Никитский спуск, 52; адрес сайта <http://www.obr.nbgncs.ru>

Автореферат разослан « 26 » \_\_\_\_\_ июля \_\_\_\_\_ 2025 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук



Корженевская Юлия Владиславовна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**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 стеноитностью 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. Дарвиным 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; Свольнский, 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 oestriфера* (Алексеев и др., 1993), *Anacamptis pyramidalis* (Назаров, Ефетов, 1993); *Steniella 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.

#### **Задачи исследования:**

- 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 поллинириев из цветков и последующего их опыления;
- определить состав реальных и потенциальных опылителей орхидей, оценив степень их морфологического соответствия цветкам опыляемых видов и наличие поллинириев 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 анэкологии 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., *Stenisiella 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 поллинириев);

–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», «Антэкология», «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, сопряженность 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 %.

**Публикации.** 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.

**Благодарности.** Автор выражает глубокую признательность своему научному руководителю Иванову Сергею Петровичу за всестороннюю помощь при выполнении полевых исследований и написании диссертационной работы, научному консультанту Сволынскому Алексею Дмитриевичу, а также членам своей семьи, друзьям и коллегам за помощь и поддержку.

## ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### РАЗДЕЛ 1 ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ АНТЭКОЛОГИИ ОРХИДНЫХ (ORCHIDACEAE JUSS.)

В разделе дана общая и таксономическая характеристика семейства Орхидные (Fay, 2008; Вахрамеева, 1998; Voyron et al., 2017; Johnson et al., 2017; Dressler, 1981; The Ecological Station..., 1984; Dafni, 1990; Claessens, Kleynen, 2011; Bateman et al., 2009; Bateman, 2020; Zhou, Jin, 2018 и др.). Описаны адаптационные механизмы, обеспечивающие произрастание орхидей в разнообразных природных средах (Вахрамеева и др., 2014), с описанием адаптаций подземных (Татаренко, 1996; Smith, Read, 2008) и надземных органов (Dafni, 1984; Vereecken et al., 2013; Huber et al., 2005; Bell, 1985; Johnson, Nilsson, 1999; Harder, Johnson, 2009; Sonkoly et al., 2015). Раскрыты особенности репродуктивных стратегий перекрестноопыляемых покрытосеменных видов растений (Работнов, 1950, 1975; Чадаева, Шхагапсоев, 2016; Grime, 1977; Миркин и др., 1999, 2001; Schiestl, Schlüter, 2009), включая безнектарные (Ayasse et al., 2000; Jersáková et al., 2006) и нектарных видов орхидей (Johnson et al., 2017 и др.).

В разделе представлен обзор работ о ритмах сезонного развития орхидей, периодах развития надземного побега, которые учитываются при фенологических наблюдениях (Батманов и др., 1967; Голубев, 1984; Вахрамеева, 2014; Иванов и др., 2004; Иванов и др., 2015; Иванов, Сволынский, 2015; Попкова, 2001 и др.), а также о факторах влияющих на ритмы сезонного развития (Heinrich, 1972; Thomson, 1980; Ackerman, 1983; Татаренко, 1996; Sugiura et al., 2001; Delforge, 2006; Huda, Wilcock, 2012; Вахрамеева, 2014; Parra-Tabla, Vargas, 2004; Блинова, 2008; Molnár et al., 2012;

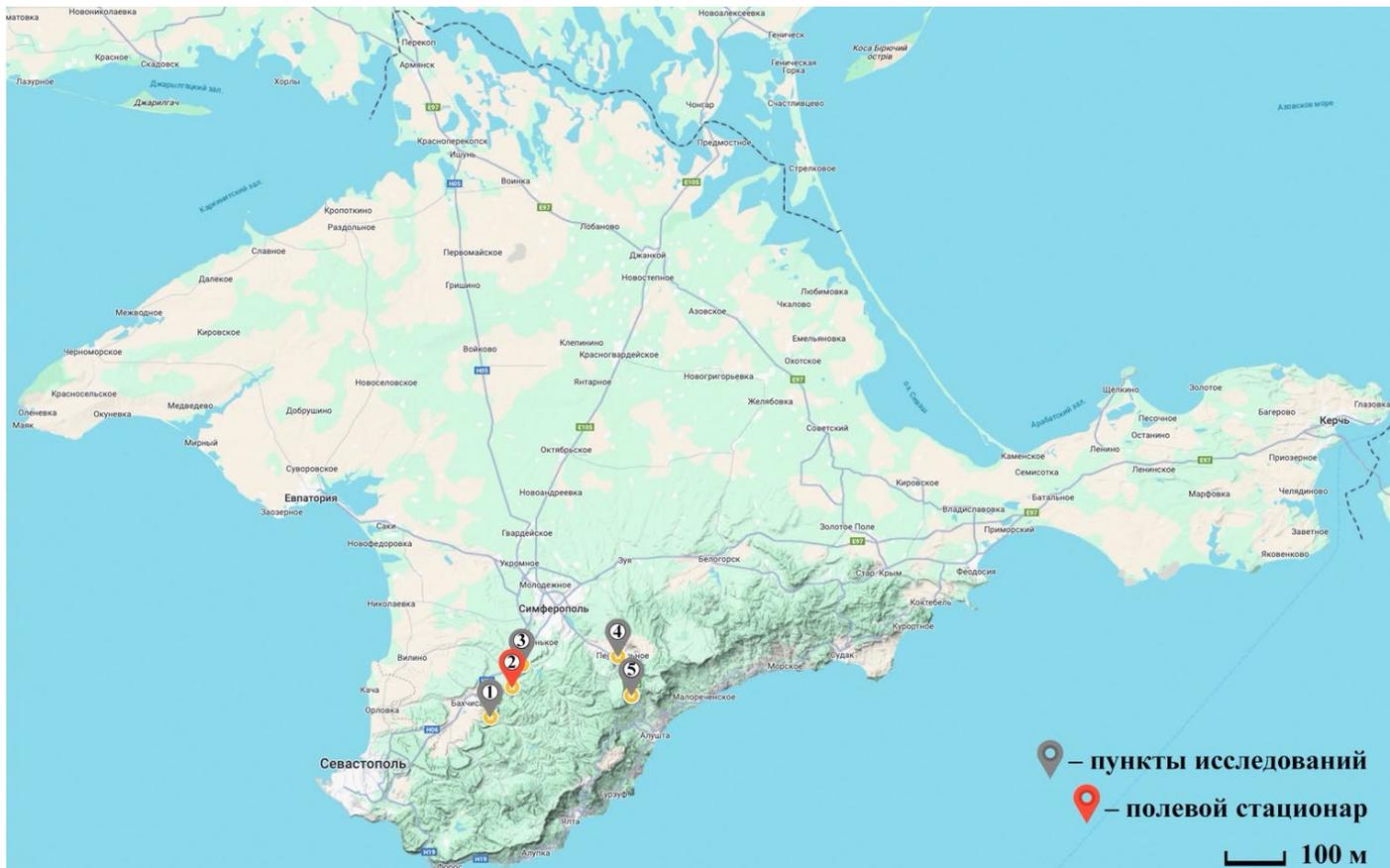
Zhang et al., 2014; Иванов, Свольнский, 2015; Parmesan et al., 2003 и др.). В разделе представлен анализ литературных данных об особенностях взаимодействия орхидей и опылителей (Darwin, 1877; Dressler, 1981; Dafni, 1984; Faegri, van der Pijl, 1979; Jersáková, et al., 2006; Huber et al., 2005; Nazarov, 1995; Fateryga и др., 2013; Волокитин и др., 1992; Иванов, Холодов, 1999, 2001; Корженевский и др., 2011 и др.), методах используемых при изучении анэкологии орхидей (Johnson et al., 2017; Vereecken et al., 2013; Schiestl et al., 2014; Huber et al., 2005; Johnson et al., 2003; Татаренко, 1996; Вахрамеева и др., 2014 и др.).

Проведённый анализ литературных данных дает возможность оценить сложность взаимосвязей орхидей с окружающей средой, включая взаимоотношения с опылителями, степень специализации отдельных видов в отношении способов привлечения опылителей и прямую зависимость их роста, развития и воспроизводства от условий среды обитания. В связи с этим в разделе уделено особое внимание работам по оценке состояния природных популяций орхидей, обоснованию их охранного статуса и разработке мер, направленных на сохранение видового разнообразия орхидей (Dixon, Phillips, 2007; Варлыгина, 2011; Демидов, Потапова, 2005; Gorbunov, Kuzevanov, 2023; Попкова Л. Л. 2001а, 2001б; Попкова, Теплицкая 2001; Корженевский и др., 2004; Попкова, 2013 и др.).

## РАЗДЕЛ 2 ОБЪЕКТЫ, МЕТОДЫ И ХАРАКТЕРИСТИКА ИССЛЕДУЕМЫХ УЧАСТКОВ

Объектами исследований послужили ценопопуляции и генеративные особи 15 видов орхидей: *\*Anacamptis morio* subsp. *caucasica* (K. Koch.) H. Kretzschmar, Eccarius & H. Dietr.<sup>1</sup>, *Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich.<sup>1</sup>, *\*Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce<sup>1</sup>, *\*Cephalanthera rubra* (L.) Rich.<sup>1</sup>, *Epipactis helleborine* subsp. *tremolsii* (Pau) E.Klein<sup>2</sup>, *\*Himantoglossum caprinum* (M. Bieb.) Spreng.<sup>1</sup>, *\*Limodorum abortivum* (L.) Sw.<sup>2</sup>, *\*Neotinea tridentata* (Scop.) R.M.Bateman, Pridgeon & M.W.Chase<sup>1</sup>, *Neottia nidus-avis* (L.) Rich.<sup>1</sup>, *\*Ophrys sphegodes* subsp. *taurica* (Aggeenko) Soó ex Niketic & Djordjevic<sup>1</sup>, *\*Orchis purpurea* Huds.<sup>1</sup>, *\*Orchis simia* Lam.<sup>1</sup>, *Platanthera chlorantha* (Custer) Rchb.<sup>2</sup>, *\*Steveniella satyrioides* (Spreng.) Schltr.<sup>1</sup>, *Ophrys apifera* Huds<sup>1</sup>, а также насекомые – опылители данных видов. Все орхидеи – 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 (<sup>1</sup>) и двумя видами нектарных (<sup>2</sup>) 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 анэкологической точки зрения, не представлено.

Материал собран в Крыму в сезоны 2019–2023 годов в Предгорной зоне Крыма в урочищах Аян, Бакла, Качинский каньон, Мендер-Крутай и восточный склон горного массива Чатыр-Даг. Регулярные исследования в формате полевого стационара проводились в урочище Мендер-Крутай в 2021–2023 годах в ходе еженедельных выездов в течение каждого весенне-летнего периода в указанные сезоны (Рисунок 1).



1 – Качинский каньон; 2 – Мендер-Крутай; 3 – Бакла; 4 – Ая; 5 – склон плато Чатыр-Дага.

Рисунок 1 – Месторасположение пунктов исследования и полевого стационара

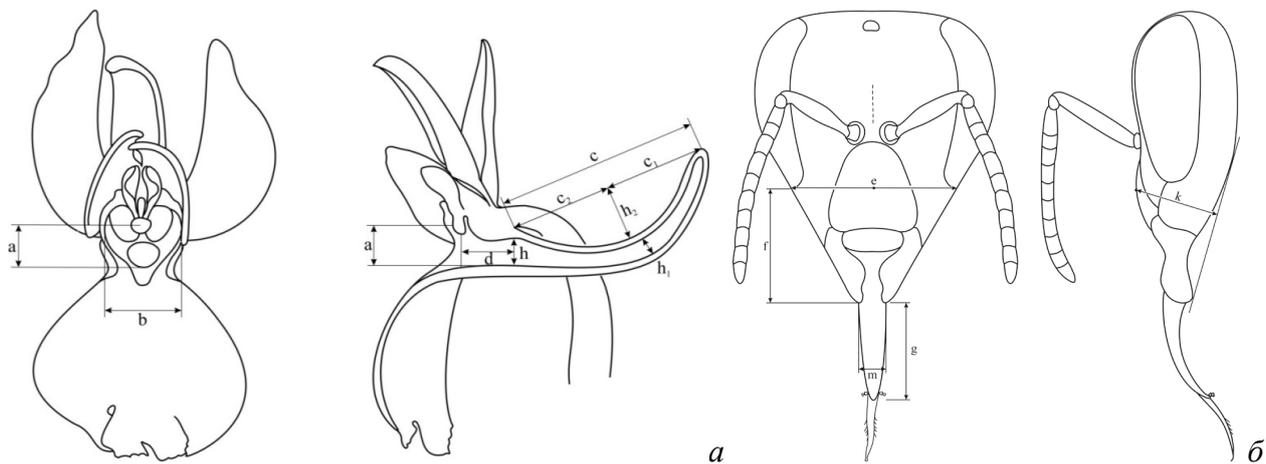
Фенология цветения изучалась на основе данных периодических наблюдений соцветий с интервалом 7 дней, включая подсчет бутонов, распустившихся и отцветших цветков.

Пространственное распределение орхидей в пределах территории местообитания оценивали по данным картирования с использованием спутниковых карт.

Пространственное распределение цветущих особей орхидей в пределах ценопопуляции оценивали по данным измерения расстояния между цветущими особями (Метод оценки расстояния до ближайшего соседа – Харитонов, 2005).

Морфометрию цветущих растений и их соцветий проводили в полевых условиях, без изъятия растений из природы.

Морфометрию цветков и контактирующих с ним структур головного отдела опылителей проводили в лабораторных условиях с использованием мерной линейки бинокля МБС-9. В качестве размерных характеристик были выбраны 9 показателей цветка и 5 показателей пчел (Рисунок 2).



а – графическая модель цветка типа *Orchis*; б – графическая модель *Apis mellifera*.

Рисунок 2 – Графические модели, с указанием параметров, имеющих значение при контакте опылителя с цветком (по Свольнский и др., 2023).

Видовой состав потенциальных опылителей оценивали по результатам отлова насекомых на цветках всех растений, цветущих в период цветения орхидей в месте их произрастания, после их идентификации и морфометрии. Идентификацию редких и охраняемых видов насекомых проводили в полевых условиях с применением не травмирующего насекомых специального устройства (Патент..., 2023).

Характер взаимоотношений опылителей с цветками орхидей на популяционном уровне оценивали по результатам просмотра цветков на предмет наличия или отсутствия гемиполлинариев в пыльцевых мешках и массул на рыльце пестика (Иванов, Холодов, 2003). В каждой субпопуляции устанавливалось соотношение цветков, имеющих разное состояние (отражающее наличие или отсутствие поллинариев и массул на рыльце пестика) и на основании анализа этого соотношения производилась оценка относительной плотности опылителей, повторности посещения цветков, общего уровня опыления и расчет некоторых других антропоэкологических показателей (Иванов, Холодов, 2004).

Цвет лепестков цветков растений оценивали по Таблице HTML-цветов (<https://vmirekraski.ru/prochee/tsveta-html>) (Курамова и др, 2022). Все фото, использованные для оценки, были сделаны на одном устройстве в интервале с 10 до 15 часов.

Сумму активных температур рассчитывали, как сумму среднесуточных положительных температур выше пороговой. Пороговые температуры рассчитывались для каждого из видов, на основании фиксации сроков наступления определенных фенофаз за три сезона наблюдений. (Лосев, 1994). К учету принимались данные ближайшей к месту локализации популяции метеостанции (Почтовое СИ 33945), хранящиеся на сайтах <https://rp5.ru> и <http://www.pogodaiklimat.ru>.

Для оценки показателей асимметрии и эксцесса гистограмм использовалась методика Линдберга, описанная в «Практикуме по общей теории статистики» Ефимовой М. Р., Ганченко О. И., Петровой Е. В. (2014). Согласно данной методике, для расчетов использовали показатели центрального момента 3-го и 4-го порядка. Все количественные показатели рассчитывали и обрабатывали в программе Microsoft Office Excel 2021. Анализ статических данных проводился согласно общепринятым методикам статистического анализа. Величину и характер корреляционной связи оценивали по Н. И. Черновой (2007).

### РАЗДЕЛ 3 ОСОБЕННОСТИ АНТЭКОЛОГИИ 14 ВИДОВ ОРХИДЕЙ ПРЕДГОРНОГО КРЫМА

Раздел посвящен изучению антэкологических особенностей четырнадцати видов орхидей, представленных в четырнадцати подразделах. Для каждого вида описано пространственное распределение, включая ареал и места произрастания. В разделе приведены данные по фенологии четырнадцати видов орхидей: сроки и продолжительность цветения, с указанием температурных порогов начала и окончания цветения. Детально рассмотрены строение и структура соцветий, а также морфометрические показатели цветков. Указана цветовая гамма цветков, а также проведена оценка сходства орхидей с модельными растениями. Исследованы особенности опыления различных видов орхидей, их взаимодействие с опылителями и способы привлечения опылителей.

### РАЗДЕЛ 4 СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ АНТЭКОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ОРХИДЕЙ ПРЕДГОРНОГО КРЫМА

**Фенология цветения.** Наблюдения за ходом цветения 14 видов орхидей, произрастающих компактно в одном из урочищ Предгорной зоны Крыма, показали, что общий период цветения этих видов орхидей составляет более 90 дней и продолжается с двадцатых чисел апреля до последней декады июля (Рисунок 3).

В течение трех сезонов наблюдений отмечено последовательное зацветание наблюдаемых видов орхидей практически в одном и том же порядке.

Основным фактором, определяющим дату начала цветения, является сумма положительных температур. В один и тот же 2019 год в урочище Бакла цветение *Anacamptis morio* subsp. *caucasica* началось на 14 дней раньше, чем в урочище Аян, а суммы положительных температур к началу цветения совпали с небольшим отклонением в 10 °С (Таблица 1). Однако такое совпадение отмечено не для всех видов.

Большинство видов, обманывающих опылителей, зацветают в первой половине общего периода цветения орхидей, все нектарные виды и виды склонные к самоопылению – во второй.

Фиксация сроков цветения отдельных видов орхидей в течение трех сезонов и расчет суммы температур, накопившихся к той или иной фенологической дате, позволили установить температурный порог развития каждого из видов орхидей. Прогнозные даты цветения отличались от реальных не более чем на 1–2 дня. Дата окончания цветения орхидей так же, в основном, определялась суммой положительных температур, но она оказалась менее предсказуема и отличалась от реальной на 4–5 дней. Эти данные свидетельствуют, что на темп распускания цветков, который определяет общую продолжительность цветения вида, помимо температуры оказывает влияние какие-то другие неизвестные пока факторы.

Полученные нами динамики цветения 14 видов орхидей за три сезона наблюдений показали, что только в отдельные годы для отдельных видов кривые динамик цветения соответствовали нормальному распределению (Рисунок 4а и 5а). В большинстве случаев наблюдались отклонения в виде асимметрии или эксцесса в разной степени проявления (Рисунок 4б-е).

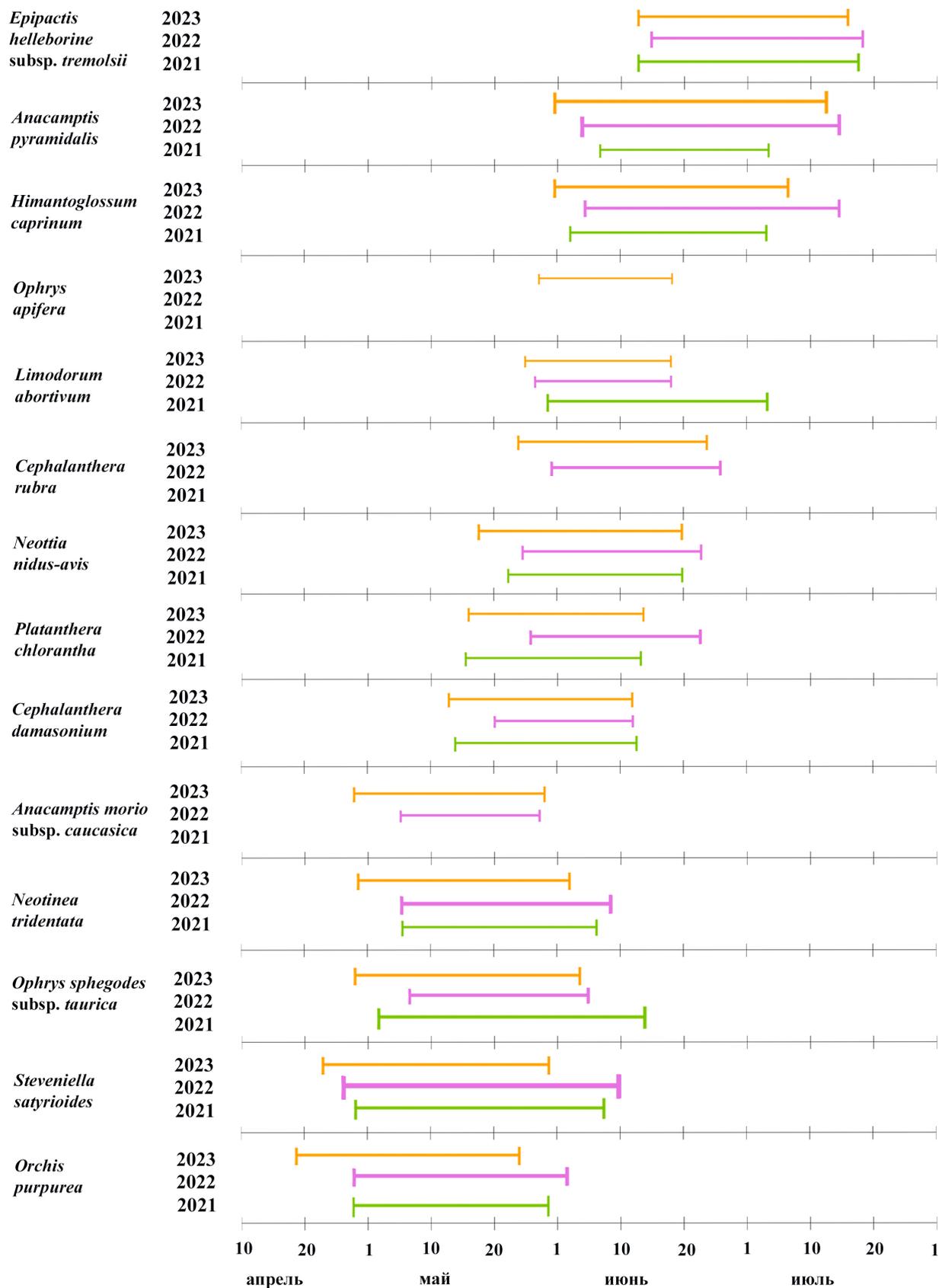


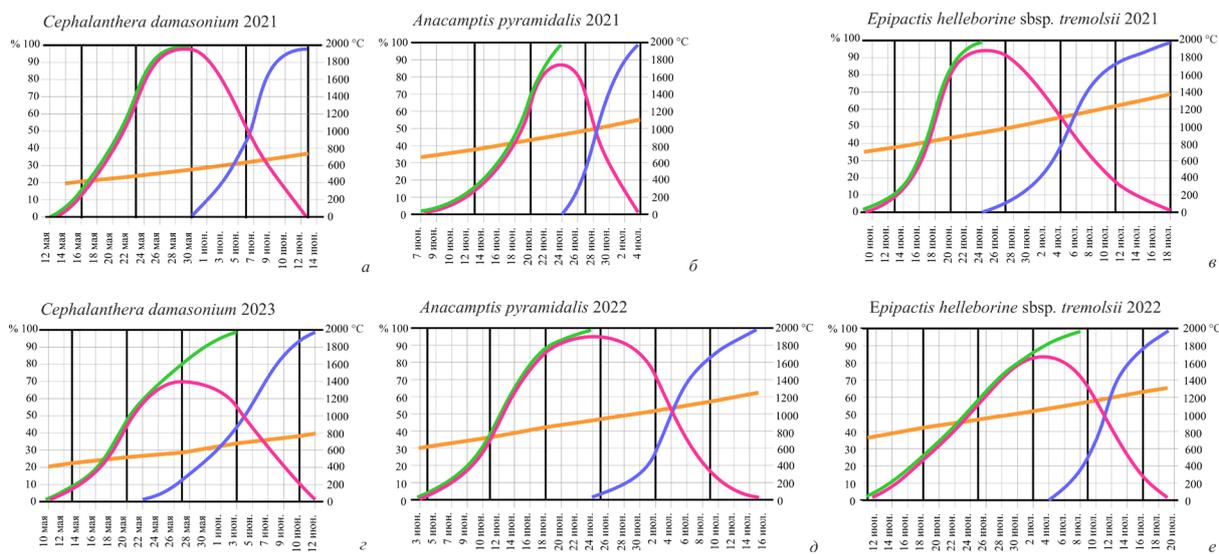
Рисунок 3 – Сроки цветения орхидей, произрастающих на территории урочища Мендер-Крутай на протяжении трех сезонов 2021–2023 годов

Таблица 1 – 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                         | Экцесс |
| <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>Steveniella 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 | -                             | -                  | -                                  | -      |

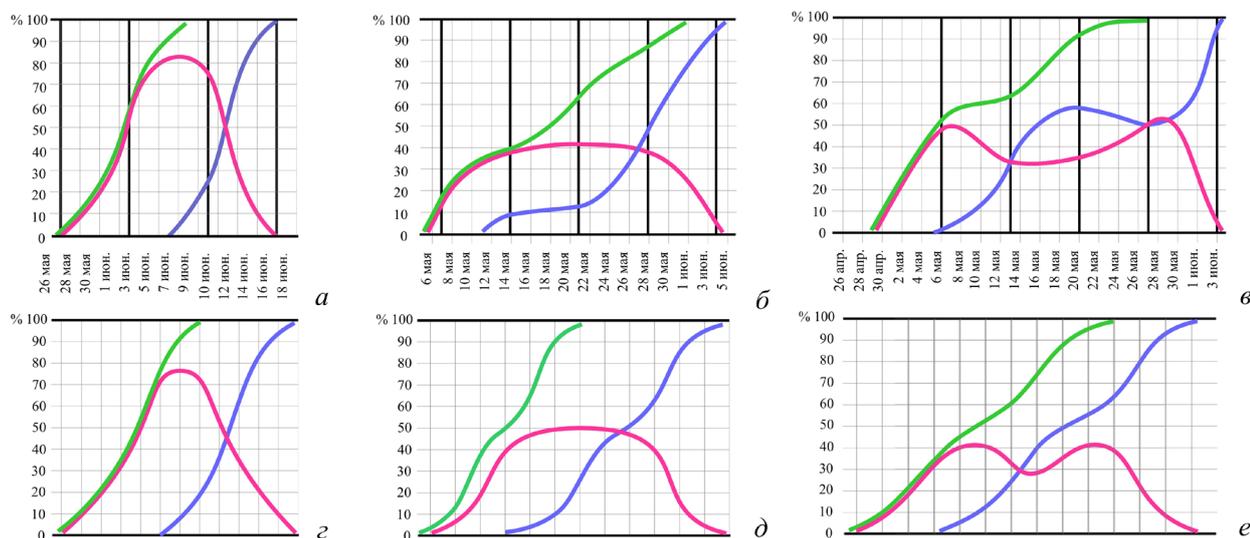
Так, цветение *Cephalanthera damasonium* в 2021 и 2023 годах начиналось и заканчивалось в одни и те же сроки, то есть продолжительность общего периода цветения была одинаковой. В то же время средняя температура воздуха периода цветения в 2021 году составила 11,7 °С, а в 2022 – 17,5 °С. При этом средняя продолжительность цветения одного цветка в 2021 году была равна 15 дням, в 2023 – 12. Показательно и цветение *Anacamptis pyramidalis*, для которого в 2021 и 2022 годах отмечены резкие отличия по срокам (Рисунок 4б и 4г) и общей продолжительности цветения (28 и 44 дня), сумме положительных температур окончания периода цветения (440 и 650 °С) при практически одинаковой средней температуре воздуха в период цветения (15,7 и 14,8 °С соответственно).

Для одного из видов *Ophrys sphegodes* subsp. *taurica* было отмечено особенно резкое отклонение от нормального распределения – двухвершинная кривая динамики цветения (Рисунок 5е).



— 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. *a* и *в* – распределение, близкое к нормальному (*a*) и отклонение (*в*) в виде небольшого отрицательного эксцесса, вызванного замедлением темпа распускания цветков при сокращении срока цветения одного цветка (проявляется в снижении доли одновременно цветущих цветков в соцветиях); *б* и *г* – проявление эксцесса за счет уменьшения (*б*) или увеличения (*г*) срока цветения отдельных цветков и, как следствие, уменьшения (*б*) или увеличения (*г*) сроков общего цветения; *д* и *е* – правосторонняя (*д*) и левосторонняя (*е*) асимметрии, замедление темпа увядания цветков во второй (*д*) и первой (*е*) половине периода цветения.

Рисунок 4 – Характерные изменения кривых динамики цветения отдельных видов орхидей под влиянием факторов среды



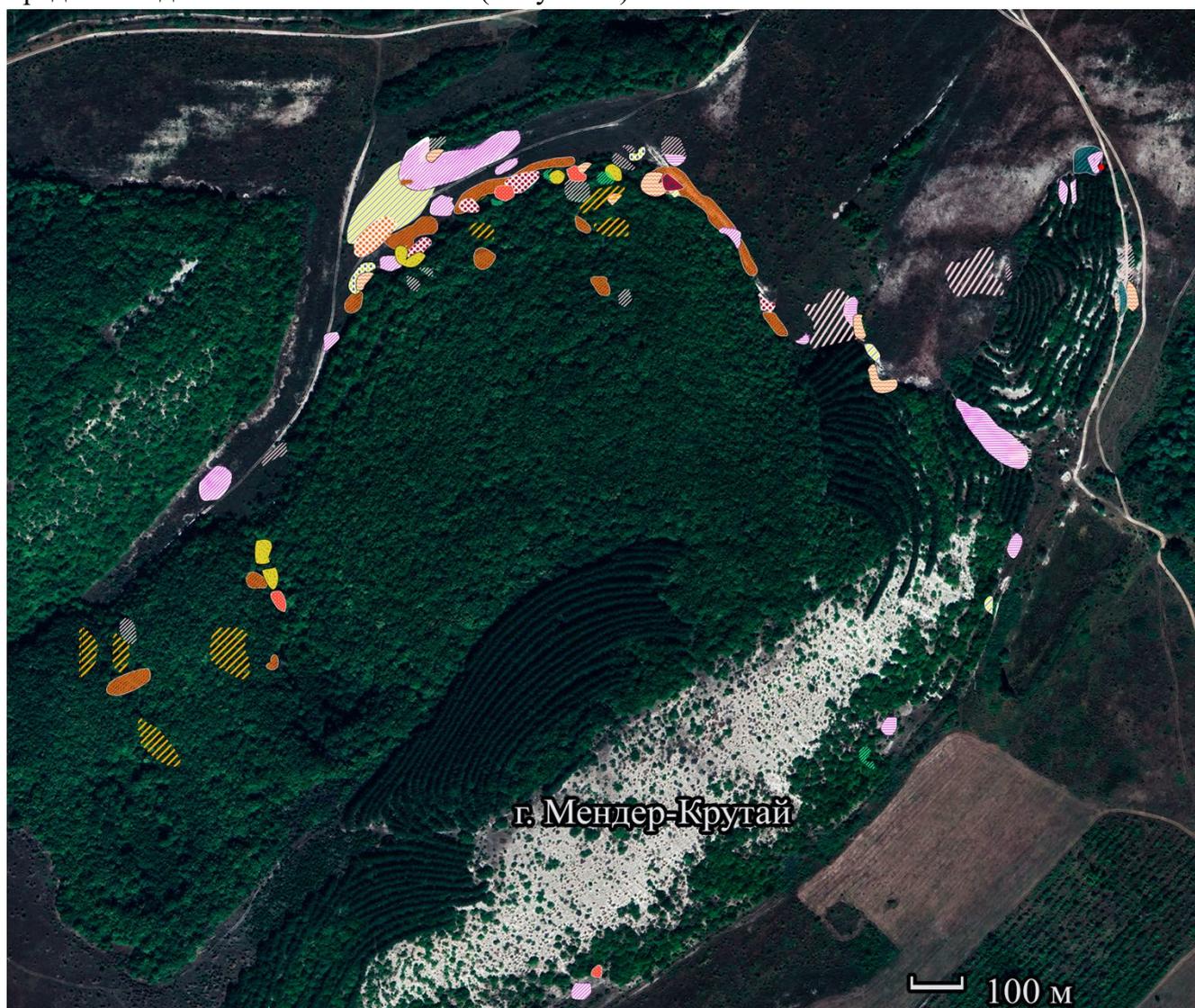
Параметры моделей: общая продолжительность цветения – 30 (*a*), 35 (*б*) и 40 дней (*в*); неизменный темп зацветания цветков (*a*), замедление темпа зацветания цветков в середине периода цветения на протяжении 7 дней (*б*), замедление темпа зацветания цветков в середине периода цветения на протяжении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

Рисунок 5 – Динамики цветения орхидей: *Ophrys apifera* в 2023 году (*а*), *O. subsp. taurica* в 2022 году (*д*) и 2023 году (*е*) и графические модели изменения формы динамики цветения орхидей под влиянием факторов среды (*а*, *б*, *в*)

Как показало моделирование процесса цветения *O. sphegodes* subsp. *taurica* такое отклонение от нормального распределения происходит при замедлении темпа зацветания цветков в середине периода цветения на протяжении 7 дней при сохранении неизменной продолжительности цветения одного цветка на протяжении всего периода цветения.

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

**Пространственное распределение видов орхидей в пределах отдельных урочищ и генеративных особей отдельных видов в пределах локаций.** Картирование ценопопуляций орхидей и их отдельных локаций в пределах трех урочищ, расположенных в Предгорной зоне Крыма, показало крайнюю мозаичность их размещения, как в пределах региона в целом, так и в пределах отдельных местообитаний (Рисунок 6).

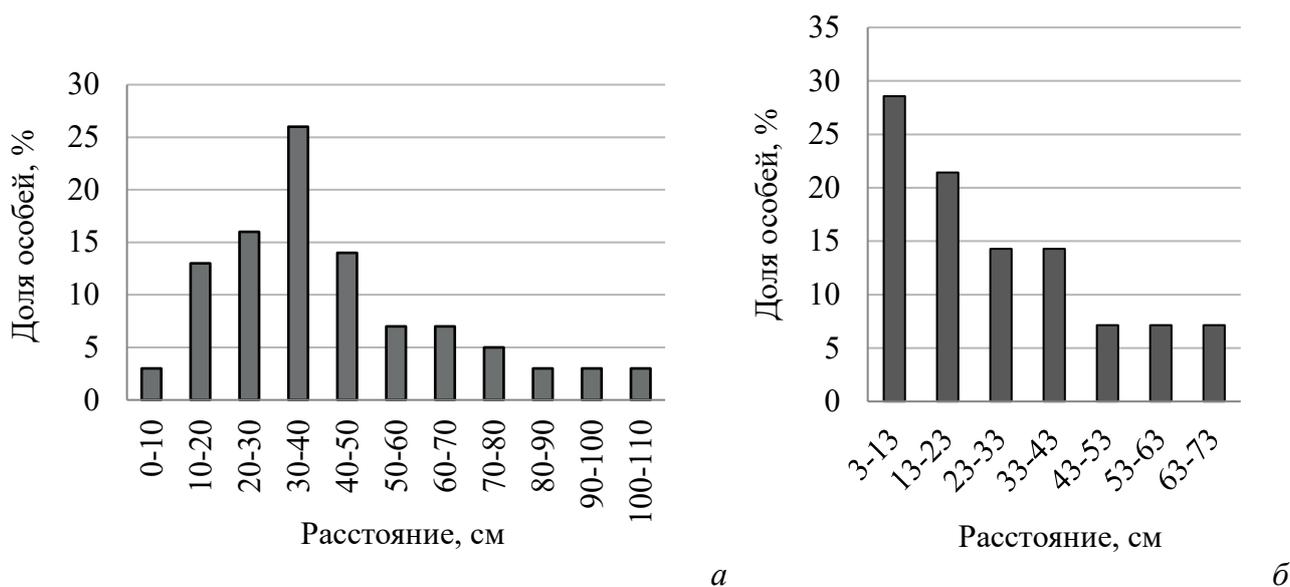


|   |   |  |   |  |
|---|---|--|---|--|
|  <i>Stevaniella satyrioides</i>                |  <i>Anacamptis morio</i> subsp. <i>picta</i> |  <i>Himantoglossum caprinum</i> |  <i>Ophrys apifera</i>     |  <i>Neotinea tridentata</i>                           |
|  <i>Ophrys sphegodes</i> subsp. <i>taurica</i> |  <i>Platanthera chlorantha</i>               |  <i>Limodorum abortivum</i>     |  <i>Neottia nidus-avis</i> |  <i>Orchis purpurea</i>                               |
|  <i>Anacamptis pyramidalis</i>                 |  <i>Cephalanthera damasonium</i>             |  <i>Cephalanthera rubra</i>     |  <i>Orchis simia</i>       |  <i>Epipactis helleborine</i> subsp. <i>tremolsii</i> |

Рисунок 6 – Карта урочища Менđer-Крутай с указанием локализации отдельных видов орхидей

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 ценопопуляциях может колебаться в широких пределах от 1 см до нескольких метров (Таблица 1). При этом выявлено два типа распределения цветущих особей по территории местообитания – более-менее равномерное распределение особей по площади места произрастания по схеме нормального распределения Гаусса (Рисунок 7а) и распределение по типу распределения разломанного стержня МакАртура (MacArthur, 1957) (Рисунок 7б).



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

Рисунок 7 – Гистограммы распределения цветущих растений по расстоянию до ближайшего соседа *Himantoglossum caprinum* и *Steveniella satyrioides*

Распределение МакАртура отмечено для большинства видов орхидей. Нормальное распределение отмечено для 4 видов и только для их отдельных ценопопуляций.

**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 8). При этом, значимой корреляции между высотой растения и высотой соцветия не выявлено. Это означает, что каждый из этих признаков в процессе оптимизации процесса опыления варьирует независимо и находится под влиянием разных факторов.

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 9, как пример одного из случаев такого 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.

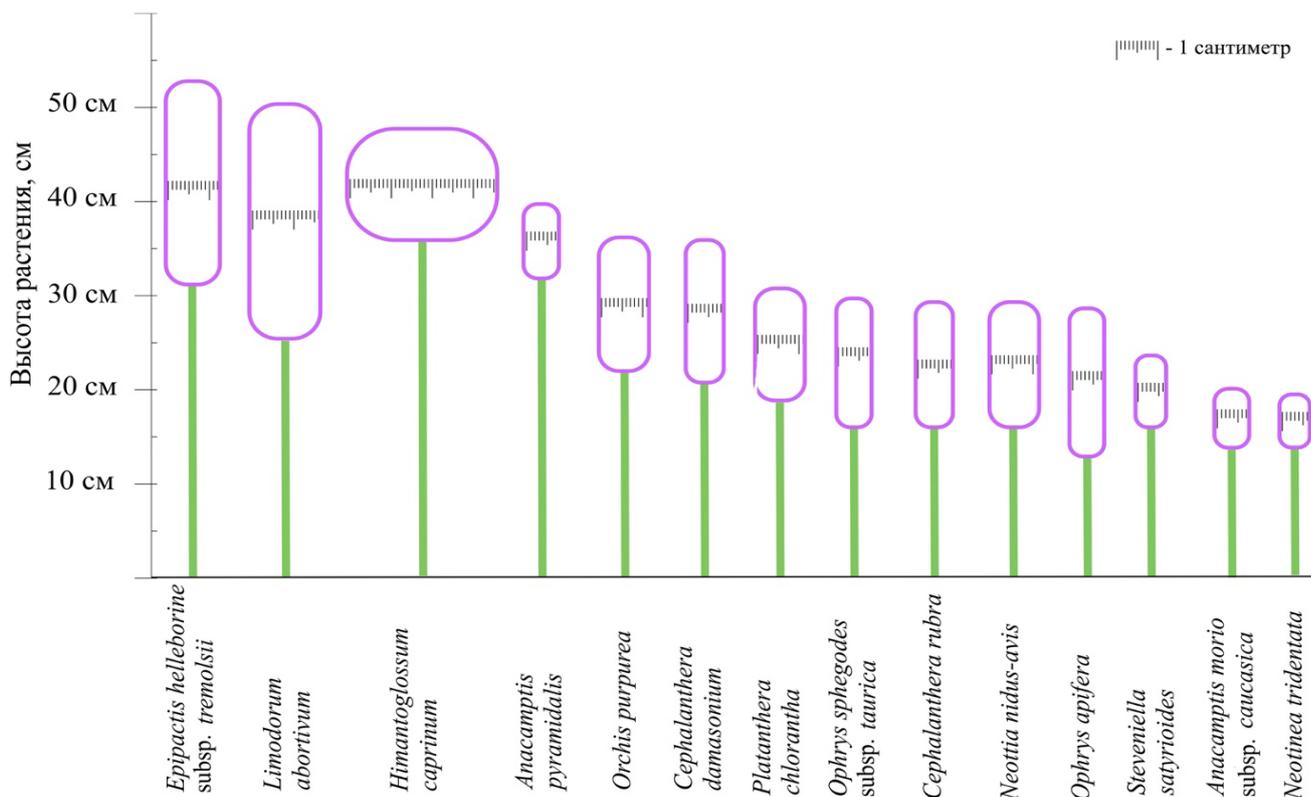


Рисунок 8 – Графические модели цветущих растений орхидей, ранжированные по общей высоте растения

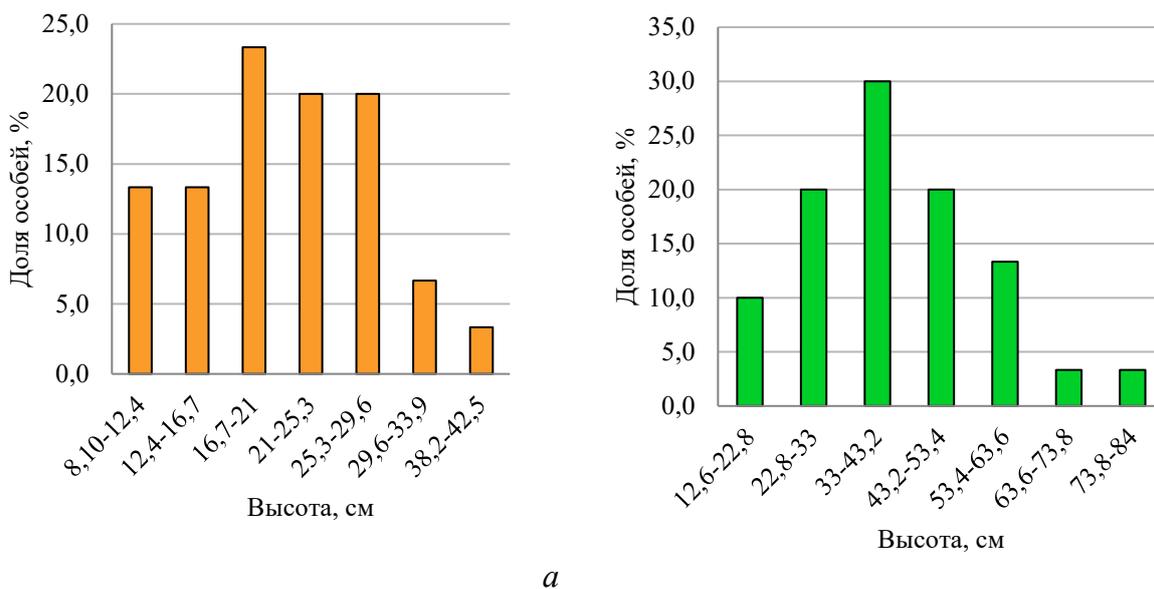


Рисунок 9 – Гистограммы распределения генеративных особей *Himantoglossum caprinum* по общей высоте (а) и высоте соцветия (б)

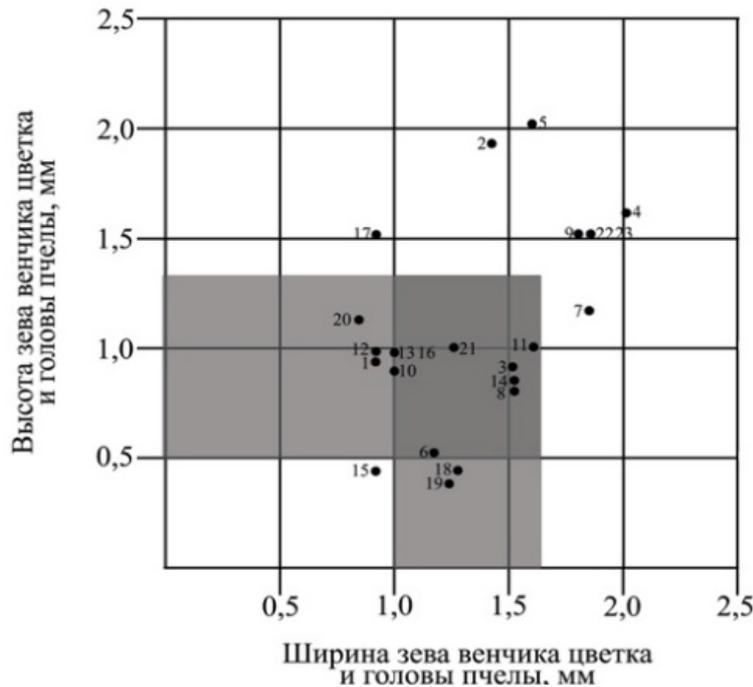
Важное значение в системе привлечения опылителей, кроме общей высоты цветущих растений и высоты соцветия, имеют и другие выявленные нами количественные и качественные показатели соцветий: количество цветков в соцветии, их плотность, форма и взаимное расположение лепестков цветка, окраска лепестков и ее изменение по мере цветения. По каждому из этих показателей получены и обобщены данные по 14 видам орхидей. В частности, анализ окраски цветков *Neotinea tridentata*, позволил выявить 7 основных цветовых форм (Рисунок 10). В целом высокая вариативность окраски цветков орхидей отдельных видов оценена, как часть механизма привлечения опылителей обманным путем. К таким орхидеям относятся: *A. morio* subsp. *caucasica*, *N. tridentata*, *Orchis purpurea*.



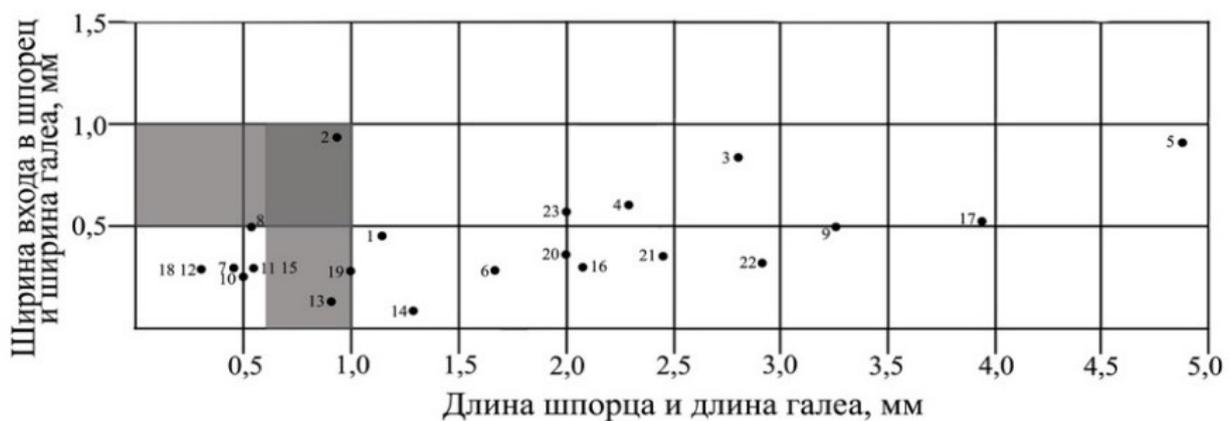
Цветки разной окраски в пределах одного соцветия: а– нижние цветки потеряли насыщенность окраски за время цветения (оттенок цвета цветков, сохранивших насыщенность – #cf74d6 по Таблице HTML-цветов). Цветовые формы соцветий: б – светло-розовато-фиолетовая (#c23bca); в – бело-фиолетовая (#f7e3ff); г –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

Рисунок 10 – Цветовая гамма окраски цветков *Neotinea tridentata*, привлекающих неопытных опылителей яркостью соцветий

**Видовой состав опылителей и их морфологическое соответствие цветкам орхидей.** Общий список видов опылителей включает 36 видов пчел, три вида бабочек и один вид жуков. Представители 11 видов насекомых несли на себе поллинии орхидей определенных видов, и таким образом их можно с уверенностью отнести к реальным опылителям орхидей данных видов 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 потенциальных опылителей проведено по результатам сопоставления соответствующих параметров насекомых и цветков определенных видов орхидей (Рисунок 11).



а



б

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 орхидей, несущие поллинии; \* – потенциальные опылители.

Рисунок 11 – Соответствие параметров цветка *Orchis purpurea* и частей головы пчелы



изученных видов оказался относительно высоким. Так, систематические наблюдения в течение 3 сезонов в урочище Мендер-Крутай показали, что уровень опыления изученных видов колебался в пределах 19–36 %. Исключение составил уровень опыления у *Platanthera chlorantha* в 2021 году – 10 % и у *Neotinea tridentata* в том же году – 41 %. Колебания уровня опыления по сезонам для отдельных видов не превышали 8 %.

Установлено, что эффективность работы опылителей определяется комплексом факторов, который включает: привлекательность соцветий для опылителей (показатель – коэффициент повторности посещения цветков), численность опылителей (показатель – цветки первого свидания), морфологическое соответствие цветка и головы опылителя и фенологическая сопряженность орхидеи и опылителей, а также погодные условия (Рисунок 13). Показатель повторности посещения цветков, который отражает привлекательность цветков, имеет наибольшее значение (корреляция с уровнем опыления высокая  $r=0,5$ ). Численность опылителей имеет меньшее значение ( $r=0,2$ ).

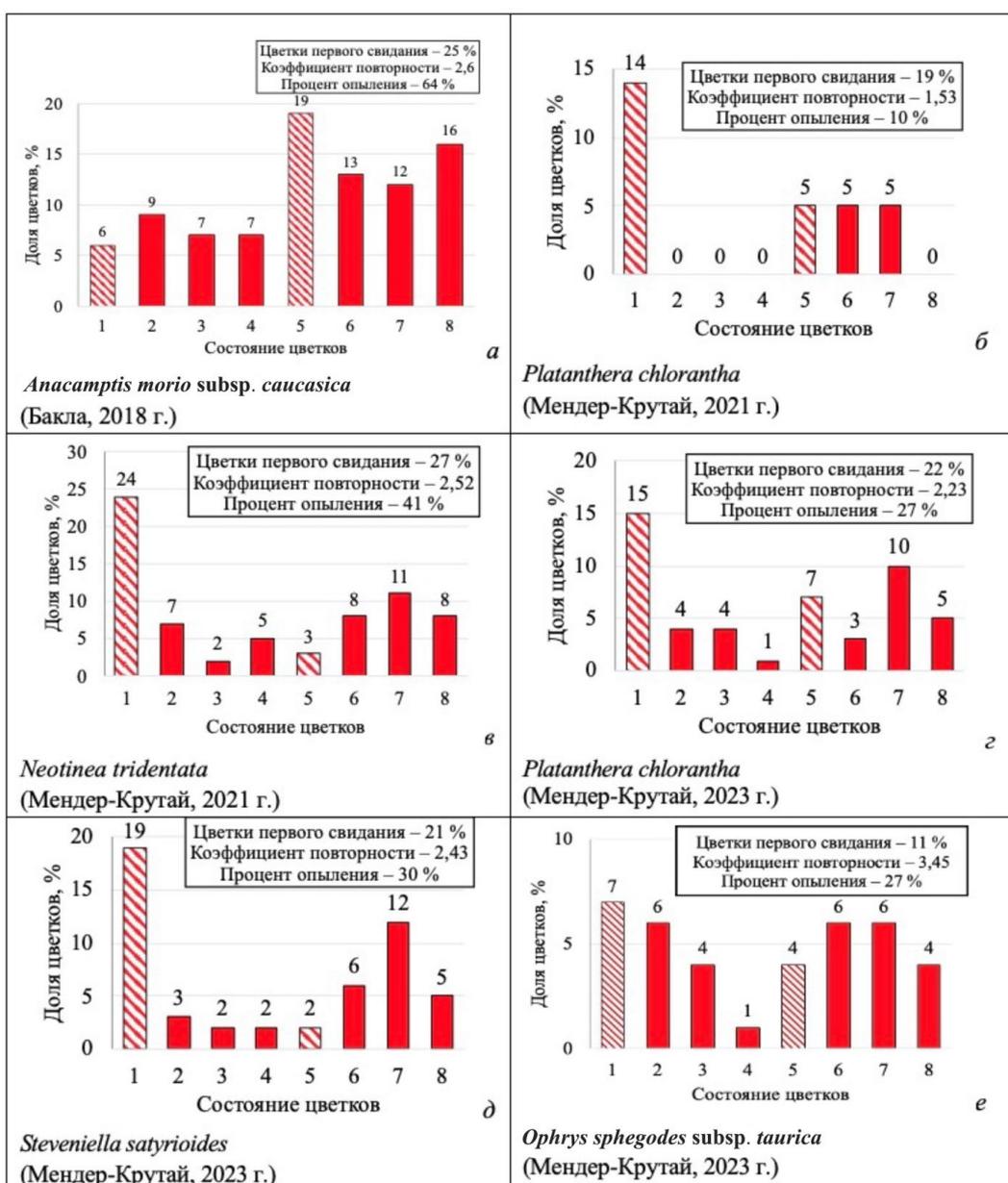


Рисунок 13 – Основные показатели характера взаимоотношений пяти видов орхидей и опылителей

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.

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.

Характер взаимоотношений опылителей и 5 видов орхидей представлен на Рисунке 13, как пример типичных и крайних значений показателей опыления. Высокие проценты опыления у *Anacamptis morio* subsp. *caucasica* и *Neotinea tridentata* определили как высокая плотность опылителей, так и высокая повторность посещения цветков. 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 относительно низкой численности опылителей у *Ophrys sphegodes* subsp. *taurica* в 2023 году высокий процент опыления (27 %) был обеспечен высокой повторностью (3,46).

## 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 сопряжённость 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 в месте произрастания.

1. Установлено, что пространственное распределение орхидей отдельных видов в пределах местообитаний мозаично, при этом отдельные виды могут быть представлены как одной группой особей (*Epipactis helleborine* subsp. *tremolsii* (Pau) E.Klein, *Ophrys apifera* Huds., *Himantoglossum caprinum* (M. Bieb.) Spreng., так и несколькими группами особей, 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., *Steniseiella satyrioides* (Spreng.) Schltr. И др.). Пространственное распределение генеративных особей в пределах отдельных групп соответствовало либо нормальному распределению Гаусса (*Limodorum abortivum* и др.), либо распределению МакАртура (*Anacamptis morio* subsp. *caucasica* и др.). Выявлено наличие разных типов пространственного распределения 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 данного вида 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. Для сроков окончания цветения отмечен значительно больший разброс как по датам, так и по сумме температур, что

свидетельствует о наличии большого 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, длительность цветения отдельного цветка 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 комплементарна обманной стратегии привлечения опылителей, свойственной большинству видов орхидей. Высокий коэффициент вариации параметров цветка расширяет круг опылителей, повышая вероятность опыления.

5. Список выявленных реальных опылителей (несущих поллинии) 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. haemorrhoea* (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* (Lepeletier), *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 с колебаниями от 19 до 36 %. В то же время для отдельных видов в отдельные сезоны отмечены разовые существенные колебания. При минимальном уровне опыления в 10 % (*Platanthera chlorantha*, Мендер-Крутай, 2021 г.) отмечен максимальный уровень – 64 % (*Anacamptis morio* subsp. *caucasica*, Бакла, 2019). Причины таких отклонений кроются в особенностях взаимоотношений орхидей с опылителями, основанных 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.

## СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО МАТЕРИАЛАМ ДИССЕРТАЦИИ:

### Публикации в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК РФ

1. 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.
2. **Курамова, В. В.** Некоторые антропоэкологические 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.
3. **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.
4. Сволынский, А. Д. Особенности антропоэкологии *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.
5. Сволынский, А. Д. Особенности антропоэкологии 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.
6. Сволынский, А. Д. Особенности антропоэкологии *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.
7. Сволынский, А. Д. Особенности антропоэкологии *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.
8. Сволынский, А. Д. Особенности антропоэкологии *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.
9. 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.
10. 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., Сволынский А. Д., **Курамова В. В.**; заявитель Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Крымский федеральный университет имени В.И. Вернадского» – 8 с.

11. 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., Сволынский А. Д., **Курамова В. В.** ; заявитель Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Крымский федеральный университет имени В.И. Вернадского» – 10 с.

#### Другие статьи:

12. **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.

13. **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.

#### Результаты исследований, представленных в материалах научных конференций:

14. **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 // Материалы научно-практической конференции с международным участием, посвященной 50-летию заповедника «Мыс Мартъян» «Сохранение биологического разнообразия и рациональное природопользование через стратегии устойчивого развития» 23-26 октября 2023 г., г. Ялта. – Научные записки природного заповедника «Мыс Мартъян». – 2023. – Выпуск 14. – С. 168–172.

15. **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.

16. **Курамова, В. В.** Урочище Мендер-Крутай, как одна из территорий высокой концентрации охраняемых видов орхидей в Предгорной зоне Крыма / **В. В. Курамова**, С. П. Иванов, А. Д. Сволынский // Сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции «Актуальные вопросы изучения и сохранения биологического и ландшафтного разнообразия юга России», Симферополь, 2024. – С. 63–65.

17. Сволынский А. Д. Дикие пчелы – опылители ранневесенних орхидей в Крыму: видовое разнообразие, характер отношений с цветками / А. Д. Сволынский, С. П. Иванов, **В. В. Курамова** – XVI съезд Русского энтомологического общества Москва, 22–26 августа 2022 г. Тезисы докладов. – 2022. – С. 71.

Подписано в печать 00.00.2025 г. Формат 60x90/16. Гарнитура Times New Roman

Бумага офсетная. Печать

Объем: . усл. печ. л; 1 уч.-изд. л.

Тираж 100 экз. Заказ №