

УДК 582.594.2:[581.543+581.46] (477.75)

ОСОБЕННОСТИ ФЕНОЛОГИИ ЦВЕТЕНИЯ РАННЕВЕСЕННИХ МЕЛЛИТОФИЛЬНЫХ ОРХИДЕЙ (ORCHIDACEA) В КРЫМУ

Иванов С. П., Сволынский А. Д.

*Таврическая академия ФГОАУ ВО «Крымский федеральный университет имени В.И. Вернадского»,
Симферополь, spi2006@list.ru, svolinskiy@gmail.com*

Получены данные об основных фенологических датах и интервалах цветения четырех видов ранневесенних меллитофильных орхидей – *Orchis pallens*, *O. mascula*, *O. provincialis* и *Dactylorhiza romana* – и выявлены факторы, влияющие на фенодаты и интервалы периода цветения. Большую часть периода цветения орхидей, произрастающих как на Южном берегу Крыма, так и в Горном Крыму, совпадает. При этом орхидеи *O. provincialis* и *O. mascula* показали синхронность реакции на погодные данные, в то время как *O. pallens* показал отсутствие такой синхронности, что свидетельствует о наличии у этого вида другого механизма взаимосвязи между динамикой развития и погодными условиями. Суммы активных температур фенодаты начала цветения *O. mascula* южнобережной популяции (667 °С) и горно-лесной (245 °С) отличаются на существенную величину в 422 °С (63 %). Отличия в сумме активных температур *D. romana* южнобережной и горно-лесной популяций (641 °С и 241 °С соответственно) так же велики (62 %). Такие существенные отличия можно объяснить только изменениями физиологии процессов роста и развития и, следовательно, отличиями особей этих популяций, закрепленных на генетическом уровне. Орхидея *D. romana* по сравнению с *O. pallens*, *O. mascula* и *O. provincialis* менее подвержена влиянию внешних факторов и демонстрирует большую стабильность фенологических параметров и меньшие отклонения от средних сроков начала, конца и продолжительности цветения.

Ключевые слова: фенология цветения, Крым, Orchidaceae, сумма активных температур.

ВВЕДЕНИЕ

Процесс цветения у орхидных характеризуется в основном теми же антропоэкологическими показателями, которые приняты для характеристики цветения большинства цветковых растений. К ним относятся средние даты начала и конца цветения, темп распускания и увядания цветков, продолжительность цветения одного цветка и др. В своем большинстве аналогичны и факторы, влияющие на эти показатели: условия климата, различные факторы погодных условий, из которых наибольшее влияние оказывает температура. В частности, в ходе исследований было показано, что для ранневесенних видов орхидей в качестве ключевого фактора, запускающего процесс цветения, выступает среднемесячная температура в марте, апреле и мае [11, 15, 24]. Температурный фактор является ключевым и для активации насекомых – опылителей орхидей [17]. Это указывает на необходимость детального изучения последствий влияния климатических факторов на процесс цветения орхидей, с учетом их одновременного влияния на фенологию их опылителей. Изучение процесса цветения и опыления орхидей имеют особо важное значение для безнектарных орхидей, которые привлекают опылителей обманным путем.

Сильная зависимость уровня плодоношения безнектарных орхидей от наличия и плотности специфических опылителей [2, 3] придает особое значение таким малозначимым для нектарных видов показателям, как четкая сопряженность сроков цветения орхидей и сроков лета их опылителей, совпадение не только общих сроков, но и пиков цветения с пиком лета опылителей [7, 16, 21].

При этом существенное значение имеет способ привлечения опылителей. Как показали специальные исследования, для ряда видов обманывающих орхидей наиболее успешно процесс опыления идет в первой половине периода цветения, это свидетельствует, что опылители через некоторый период времени обучаются избегать орхидею в пользу своих кормовых растений [4, 12]. Именно поэтому ранние сроки цветения – обязательное условие успешного опыления орхидей, использующих в качестве опылителей неопытных пчел. Как показали исследования Аккермана [6], ранней весной каждая партия вновь появившихся пчел дает резкое увеличение числа опыленных цветков в популяции, произрастающей на этой территории орхидеи. Ранние сроки цветения являются условием хорошего опыления видов орхидей, опыляемых рано выходящими из зимовки матками общественных ос [2, 10].

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

Наибольшее значение сроки цветения имеют для орхидей, привлекающих в качестве опылителей половых партнеров видов насекомых, участвующих в опылении. В этом случае важно, чтобы цветение орхидеи совпало с коротким периодом лета самцов до массового появления их самок [8].

Для орхидей определенное значение имеет не только динамика цветения вида в целом, но и динамика цветения отдельных соцветий. Обычно не все цветки одного растения распускаются одновременно. Продленный период цветения с несколькими открытыми цветками, так называемым дисплеем соцветия, в любой данный момент может способствовать перекрестному опылению [12, 13]. Наличие нескольких долгоживущих, одновременно распускающихся цветков на одном соцветии способствует длительности периода цветения отдельной особи орхидеи [14], что способствует успеху опыления [5, 18]. При этом исследования Тремблейя [22] показали, что возраст цветка играет важную роль для успеха оплодотворения: чем старше цветок, тем выше вероятность образования плодов. Длительное долгожителство отдельных цветов и формирование большого числа цветков на соцветии – функции, которые, возможно, произошли в ответ на свойственную орхидеям низкую вероятность посещения цветков опылителями [19, 25].

Продолжительность цветения отдельного цветка у орхидей может меняться от одного дня до нескольких десятков дней [1, 9, 20]. Среднее время цветения одного цветка без удаления поллиниев длится значительно дольше, по сравнению со средним значением продолжительности цветения цветков с поллиниями [24]. Таким образом, интенсивность опыления орхидей непосредственно влияет на динамику их цветения.

В ряде исследований показано, что фенология цветения может выступать в качестве фактора видообразования. В частности, установлено, что для четырех популяций орхидеи *Myrmecophila christina*, расположенной вдоль северного побережья полуострова Юкатан и привлекающей опылителей обманом, сроки цветения отличались, в результате чего складывались разные условия опыления, способствующие естественному отбору в направлении закрепления отличий в сроках цветения [16]. Орхидея ятрышник обожженный (*Neotinea ustulata*) недавно был разделен на два подвида, отличающихся по времени цветения при небольших отличиях в морфологических характеристиках. Решающим аргументом в пользу такого разделения послужили генетические исследования, показавшие, что ранние и поздние локалитеты этой орхидеи значительно отличаются друг от друга на генетическом уровне. Особый интерес представляют данные о влиянии сроков цветения на репродуктивную изоляцию некоторых близкородственных видов *Ophrys* [23], поскольку привлечение опылителей у орхидей этого рода осуществляется путем имитации полового партнера. В этих случаях совпадение сроков должно быть наиболее строгим из-за крайней ограниченности (иногда до одного вида) числа видов опылителей и непродолжительности их брачного периода.

Цель наших исследований – установить основные фенодаты и периоды цветения раннецветущих меллитофильных орхидей: *Orchis provincialis*, *O. pallens*, *O. mascula* и *Dactylorhiza romana*, выявить факторы, оказывающие влияние на динамику цветения орхидей и их взаимосвязь.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для проведения исследований послужили сведения, полученные в ходе наблюдений за ходом цветения четырех видов ранневесенних орхидей: *Orchis mascula* (L.) L., *Orchis pallens* L., *Orchis provincialis* Balb. Ex DC. и *Dactylorhiza romana* (Sebast.) Soo. Материал собран в Крыму, в сезоны 2013–2015 гг. *O. provincialis*

изучали в одном из мест его произрастания в западной части Южного берега Крыма, на южном склоне горы Чакатыш; *O. pallens* – в балке Волдарь на западном склоне Долгоруковской яйлы; *O. mascula* изучали в двух пунктах его произрастания: первый – на южном склоне горы Чакатыш, второй – в урочище Карабель-Даг на западном склоне северного Демерджи; *Dactylorhiza romana* исследовали в двух пунктах произрастания орхидеи: первый – на горе Кафель, второй – в Осиновой балке.

Фенологию цветения изучали по данным периодических просмотров соцветий и подсчета распустившихся и отцветших цветков, а также бутонов.

В исследовании учитывались климатические данные с <http://www.pogodaiklimat.ru> по четырем метеостанциям Крыма, ближайшим к местам локализации изучаемых субпопуляций орхидей.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Антологические и биологические особенности *O. pallens* изучали в одном из мест его произрастания в Крыму – в балке Волдарь (825 м над ур. м., отроги Долгоруковской яйлы, около села Чайковское). Данный локалитет *O. pallens* располагался на склоне западной экспозиции, в широколиственном лесу из бука и дуба скального. Исследования проводились в 2014 и 2015 гг.

Динамика цветения *O. pallens* в сезоны 2014 и 2015 гг. представлена на рис. 1. Сравнивая рисунки между собой, можно отметить, что даты начала цветения в разные годы практически совпадают. В 2014 году начало цветения выпало на 7 апреля и в 2015 году – на 6 апреля. Последние бутоны также раскрылись почти одновременно. В 2014 году это произошло 30 апреля, а в 2015 – 2 мая.

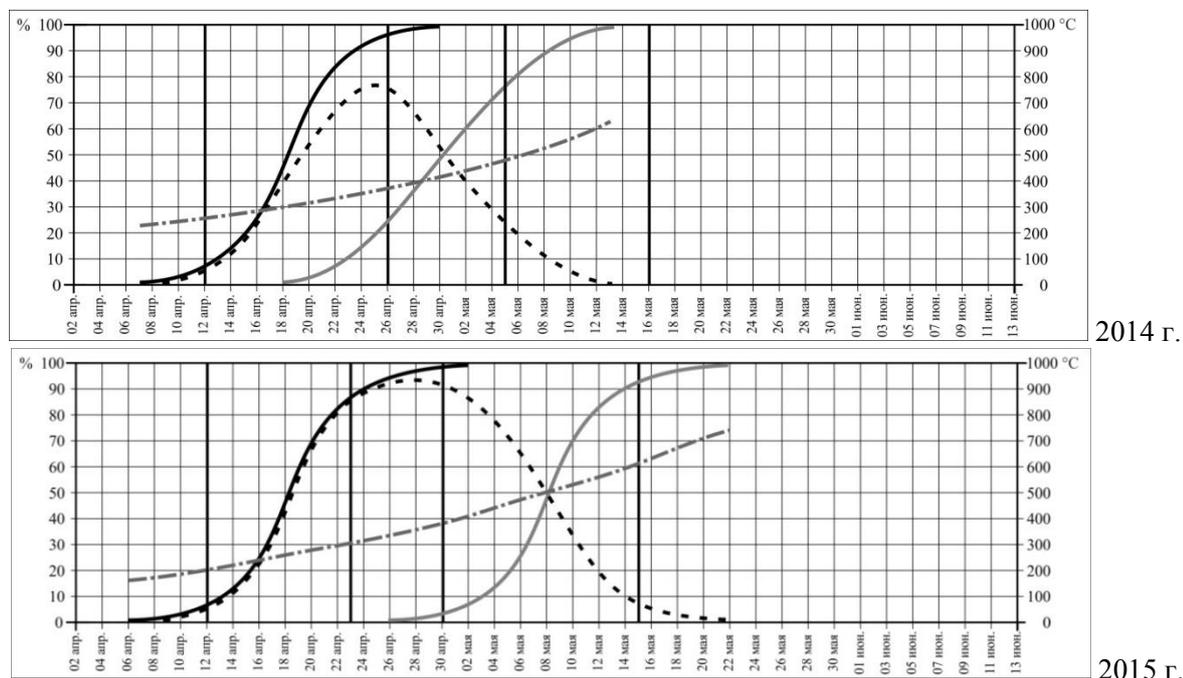


Рис. 1. Динамика цветения *Orchis pallens* в разные годы

Пунктирная линия – доля цветущих цветков от их общего количества; черная линия – кумулята накопления распустившихся цветков; серая линия – кумулята накопления отцветших цветков, линия точка-тире – кумулята накопления активных температур.

Несмотря на то, что даты начала цветения и окончания распускания цветков совпали, даты начала отцветания первых цветков *O. pallens* в исследованном локалитете сильно разнятся – 18 и 26 апреля в 2014 и 2015 гг. соответственно, как и разница в датах полного

отцветания – 13 мая и 22 мая в 2014 и 2015 гг. соответственно. Общая продолжительность цветения *O. pallens* в балке Волдарь в 2014 году составила 36 дней с пиком цветения с 22 по 28 апреля, в 2015 году – 46 дней, с максимумом цветения с 24 апреля по 1 мая.

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

Динамика цветения *O. mascula* в двух пунктах наблюдений в сезоны 2013–2015 гг. представлена на рис. 2 и 3. Из данных рисунков следует, что начало цветения *O. mascula* в каждом из пунктов существенно отличалось по годам, но если сравнивать пункты между собой в отдельные годы, то можно заметить почти полное совпадение дат. Так, в 2013, 2014 и 2015 гг. в локалитете Чакатыш начало цветения *O. mascula* пришлось на 14, 2 и 25 апреля соответственно, а в урочище Карабель-Даг – на 14, 5 и 22 апреля. Такое же совпадение отмечено для дат начала отцветания цветков. В южнобережной популяции в 2013 году эта дата пришлось на 30 апреля, 2014 – на 22 апреля и в 2015 – на 10 мая, в популяции в урочище Карабель-Даг первые отцветшие цветки появились 1 мая, 24 апреля и 10 мая соответственно.

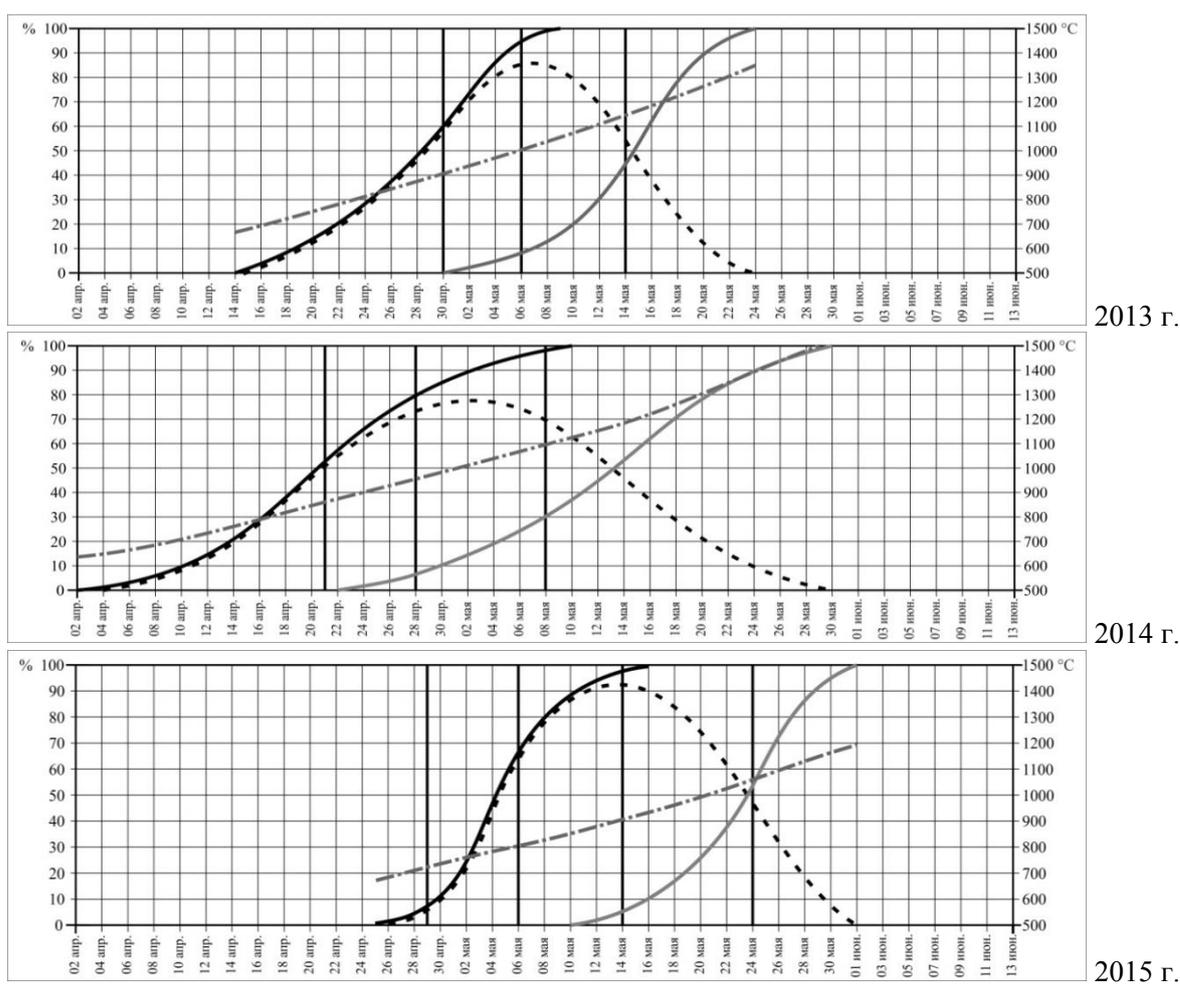


Рис. 2. Динамика цветения *Orchis mascula* в локалитете Чакатыш

Пунктирная линия – доля цветущих цветков от их общего количества; черная линия – кумулята накопления распутившихся цветков; серая линия – кумулята накопления отцветших цветков, линия точка-тире – кумулята накопления активных температур.

Почти абсолютное совпадение отмечено и для дат окончания цветения. В локалитете Чакатыш эти даты пришлось в 2013, 2014 и 2015 гг. на 24 мая, 28 мая и 1 июня соответственно, а в урочище Карабель-Даг – на 24 мая, 28 мая и 3 июня. Такое совпадение

дат требует объяснения, поскольку изученные локалитеты существенно отличаются по большинству параметров среды, включая температурный режим.

Общая продолжительность цветения в локалитете Чакатыш в 2013 году составила 40 дней с пиком цветения в период с 4 по 10 мая, в 2014 – 58 дней, пик цветения наблюдался с 26 апреля по 8 мая, и в 2015 году – 42 дня с 25 апреля по 1 июня с пиком цветения с 10 по 17 мая. В урочище Карабель-Даг общее число дней цветения в 2013 году – 37 дней, максимум цветения – в период с 30 апреля по 7 мая, в 2014 году – 49 дня, пик цветения – с 29 апреля по 7 мая, и в 2015 году – 44 дня с пиком цветения с 7 по 16 мая.

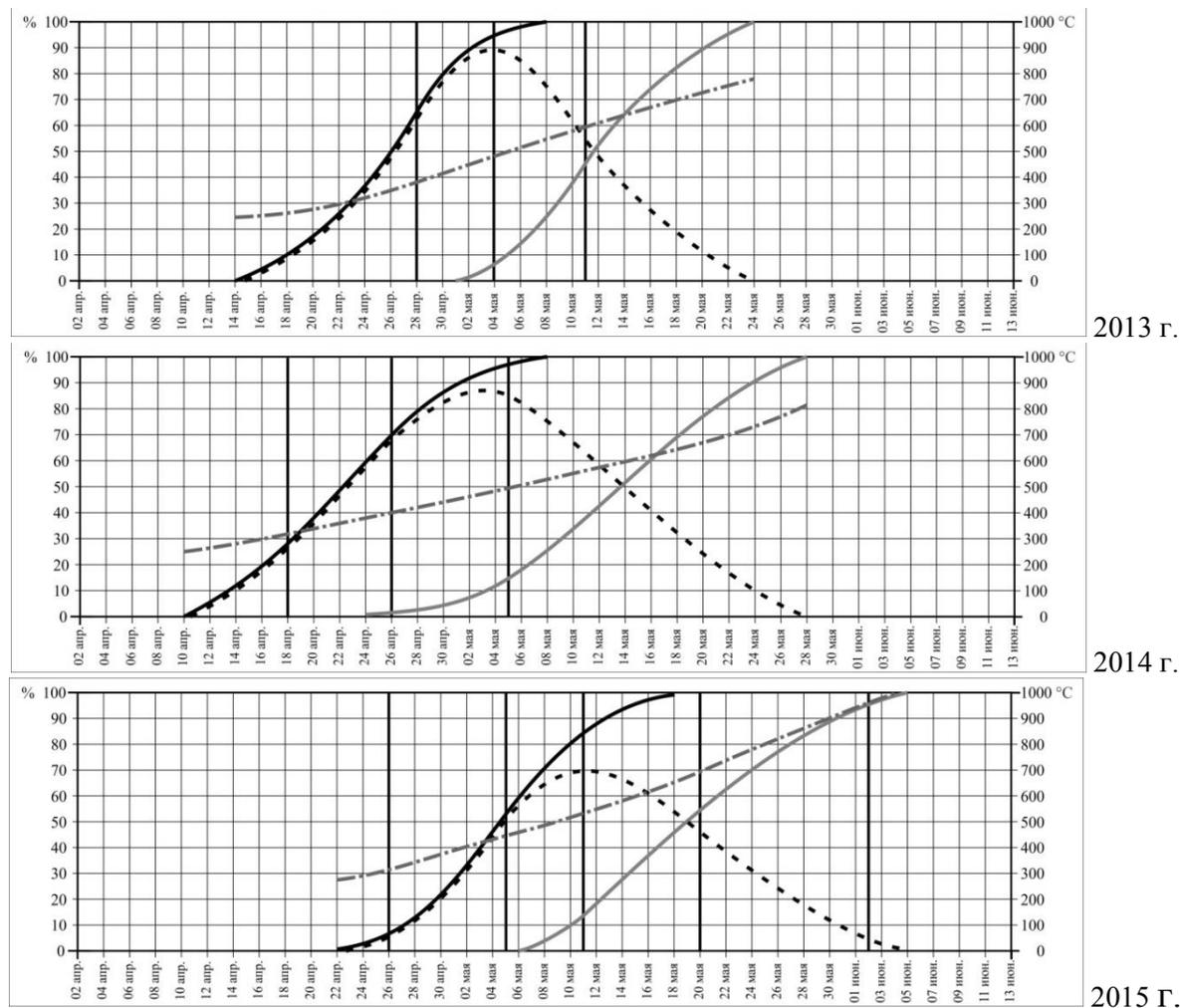


Рис. 3. Динамика цветения *Orchis mascula* в урочище Карабель-Даг

Пунктирная линия – доля цветущих цветков от их общего количества; черная линия – кумулята накопления распустившихся цветков; серая линия – кумулята накопления отцветших цветков, линия точка-тире – кумулята накопления активных температур.

По результатам наблюдений за три года, сумма активных температур начала цветения *O. mascula* в локалитете Чакатыш составила 667 °С в 2013 г., 640 °С в 2014 и 674 °С в 2015, а окончания – 1350 °С, 1510 °С и 1195 °С по этим же годам соответственно. В урочище Карабель-Даг к началу цветения сумма активных температур была равна 240 °С в 2013 году, 250 °С в 2014 году и 287 °С в 2015 году, а по окончании цветения – 780 °С, 810 °С и 1004 °С соответственно.

Результаты оценки динамики цветения *O. provincialis* в изученном локалитете представлены на рисунке 4. Из данных рисунка следует, что даты начала цветения *O. provincialis* варьируют по годам. Так, в 2013 году начало цветения выпало на 6 апреля, в 2014 – на 14 апреля, а в 2015 году – на 21 апреля, это характерно и для дат начала отцветания. В 2013, 2014 и 2015 годах они выпали на 24 апреля, 30 апреля и 6 мая соответственно. Последние бутоны раскрылись 2, 10 и 14 мая в 2013, 2014 и 2015 гг. соответственно. Окончание цветения *O. provincialis* в 2013 году было отмечено 20 мая, в 2014 году – 24 мая, а в 2015 оно выпало на 1 июня.

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

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

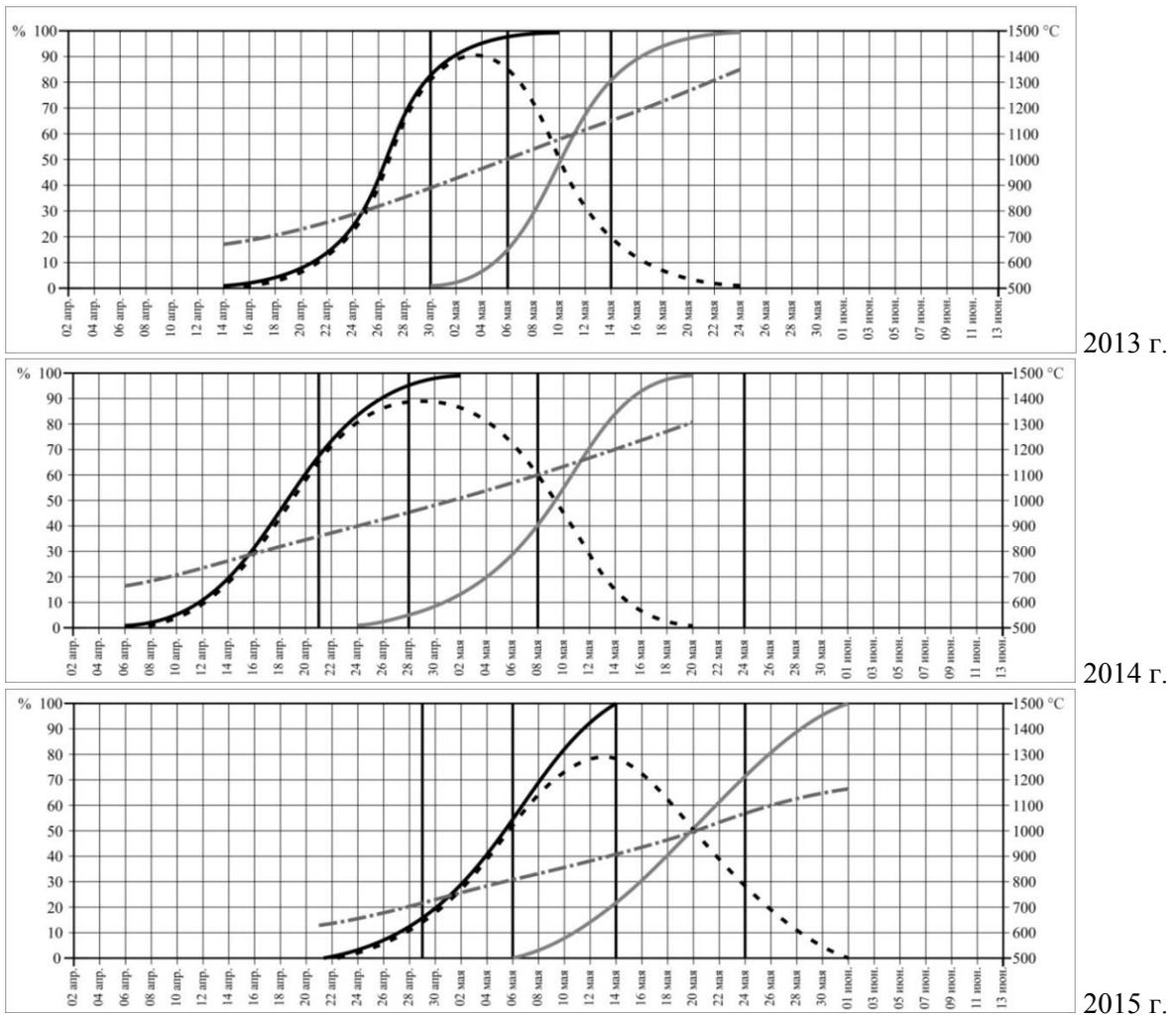


Рис. 4. Динамика цветения *Orchis provincialis* на горе Чакатыш в разные годы

Пунктирная линия – доля цветущих цветков от их общего количества; черная линия – кумулята накопления распутившихся цветков; серая линия – кумулята накопления отцветших цветков, линия точка-тире – кумулята накопления активных температур. Даты учета соотношения бутонов, цветущих и отцветших цветков отмечены вертикальными линиями.

Антокологию и биологию *D. romana* исследовали в двух пунктах произрастания орхидеи: первый – на горе Кагель (305 м над ур. м., Южный берег Крыма вблизи села Виноградное), второй – в Осиновой балке на западном склоне северного Демерджи (710 м над ур. м., на Главной гряде Крымских гор, около села Привольное). На горе Кагель растения росли в шибляке на склоне северо-западной экспозиции, в Осиновой балке – на участке склона южной экспозиции под сводом дубового леса. Исследования проводились в сезоны 2013–2015 гг.

Динамика цветения *D. romana* в двух местах произрастания в сезоны 2013–2015 гг. представлена на рисунках 5–6. Из рисунков следует, что начало цветения *D. romana* существенно не отличаются между двумя пунктами, если сравнивать их по отдельным годам. Так в 2013 году на горе Кагель начало цветения выпало на 12 апреля, в 2014 – 6 апреля, и в 2015 году на 14 апреля, а в Осиновой балке на 14, 8, 10 апреля соответственно. Это относится и к датам начала отцветания: 28, 24, 30 апреля на горе Кагель и 30, 20, 22 апреля в Осиновой балке по годам соответственно.

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

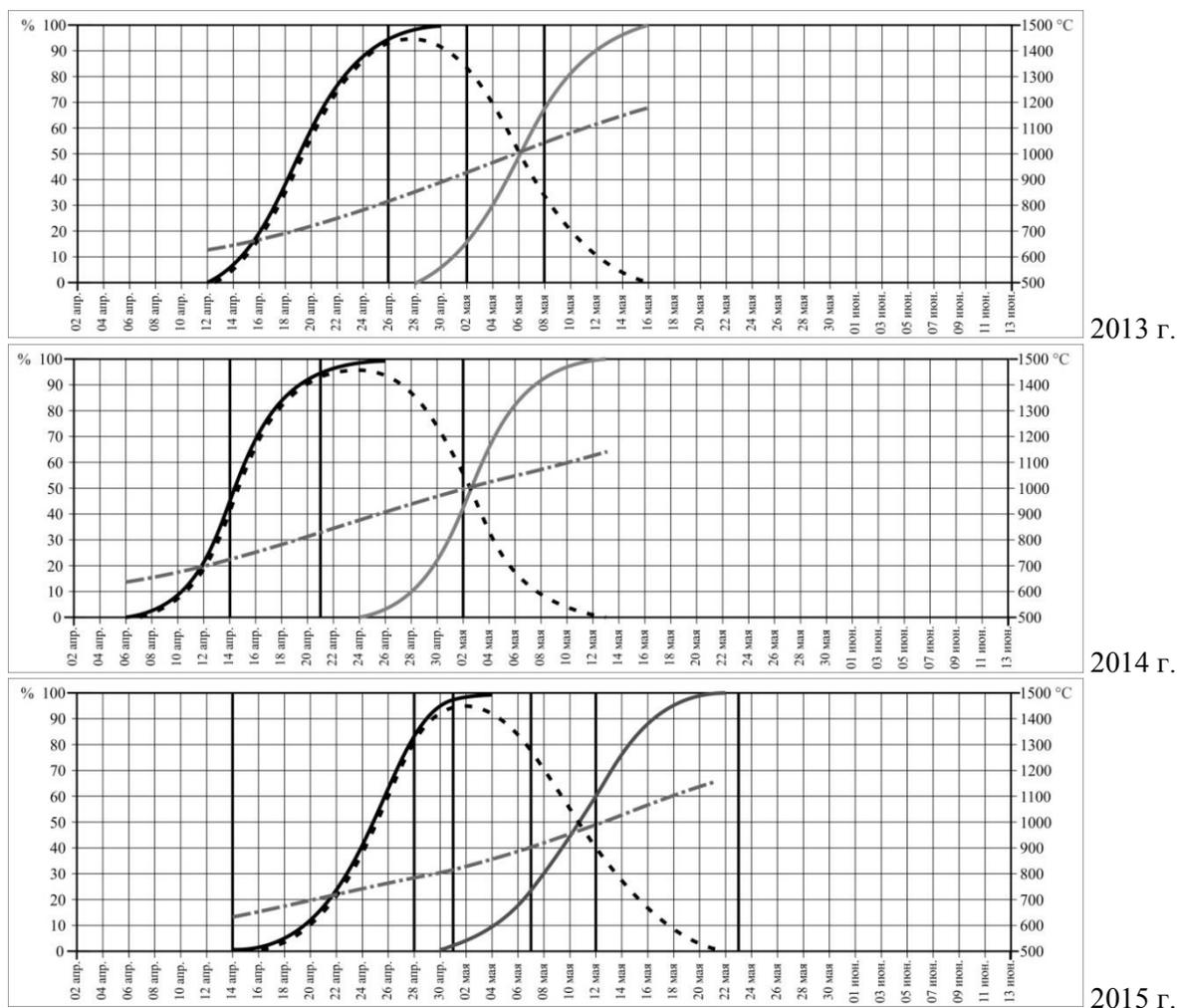
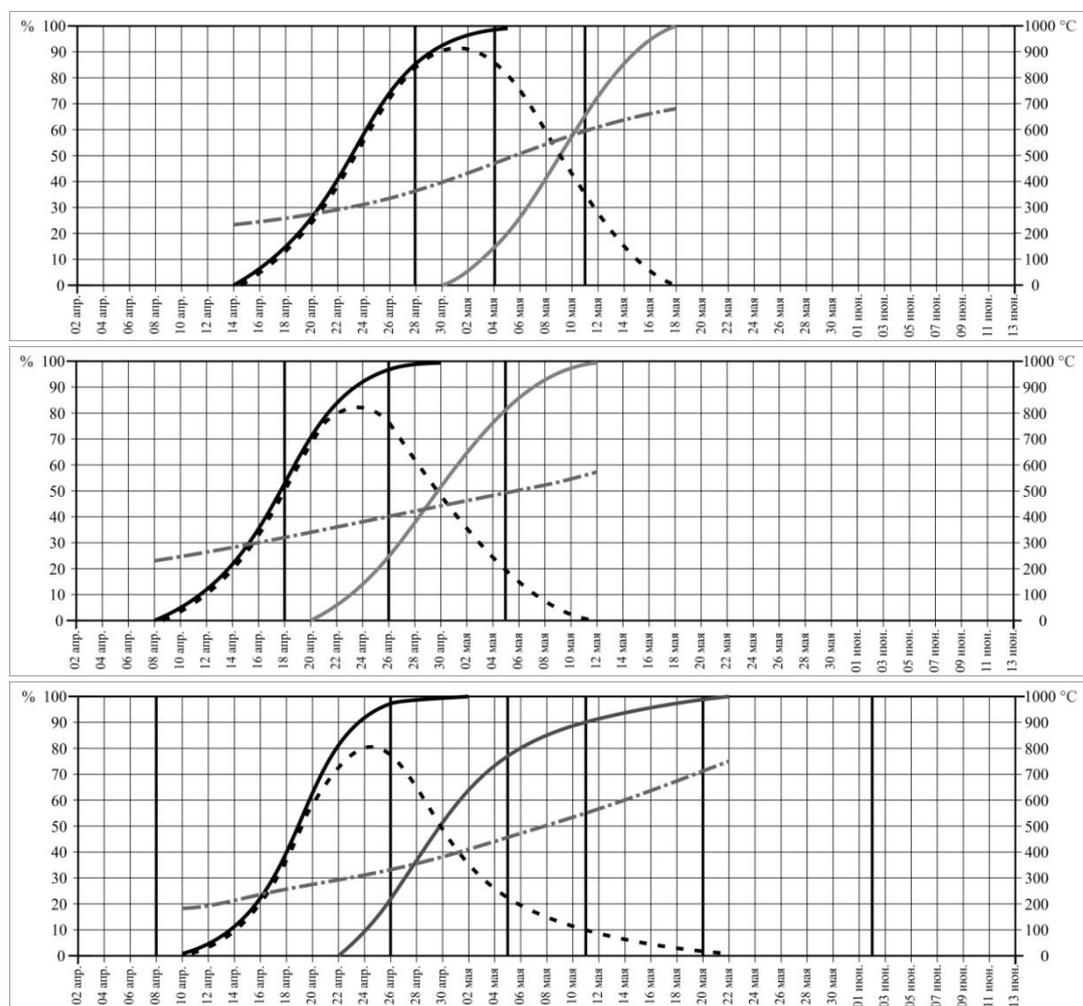


Рис. 5. Динамика цветения *Dactylorhiza romana* на горе Кагель в разные годы

Пунктирная линия – доля цветущих цветков от их общего количества; черная линия – кумулята накопления распустившихся цветков; серая линия – кумулята накопления отцветших цветков, линия точка-тире – кумулята накопления активных температур.

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



2013 г.

2014 г.

2015 г.

Рис. 6. Динамика цветения *Dactylorhiza rotana* в Осиновой балке в разные годы

Пунктирная линия – доля цветущих цветков от их общего количества; черная линия – кумулята накопления распутившихся цветков; серая линия – кумулята накопления отцветших цветков, линия точка-тире – кумулята накопления активных температур.

В ходе трехлетних исследований было установлено, что сумма активных температур начала цветения на горе Кафель в 2013 году составила 623 °С, в 2014 – 641 °С и 635 °С в 2015 году, а окончания цветения – 1179 °С, 1187 °С, 1155 °С соответственно годам. В Осиновой балке сумма активных температур начала цветения – 241 °С, 233 °С и 195 °С, а окончания – 679 °С, 571 °С и 730 °С соответственно в 2013, 2014 и 2015 годах.

ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ ДАННЫХ

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

Наблюдения за ходом цветения четырех видов ранневесенних меллитофильных орхидей в Крыму показали, что большую часть периода их цветения как на Южном берегу, так и в Горном Крыму они цветут одновременно (рис. 7). При этом орхидеи *O. provincialis* и *O. mascula* показали синхронность реакции на погодные данные, в то время как *O. pallens* показал отсутствие такой синхронности, что свидетельствует о наличии у этого вида другого механизма взаимосвязи между темпом развития и погодными условиями.

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

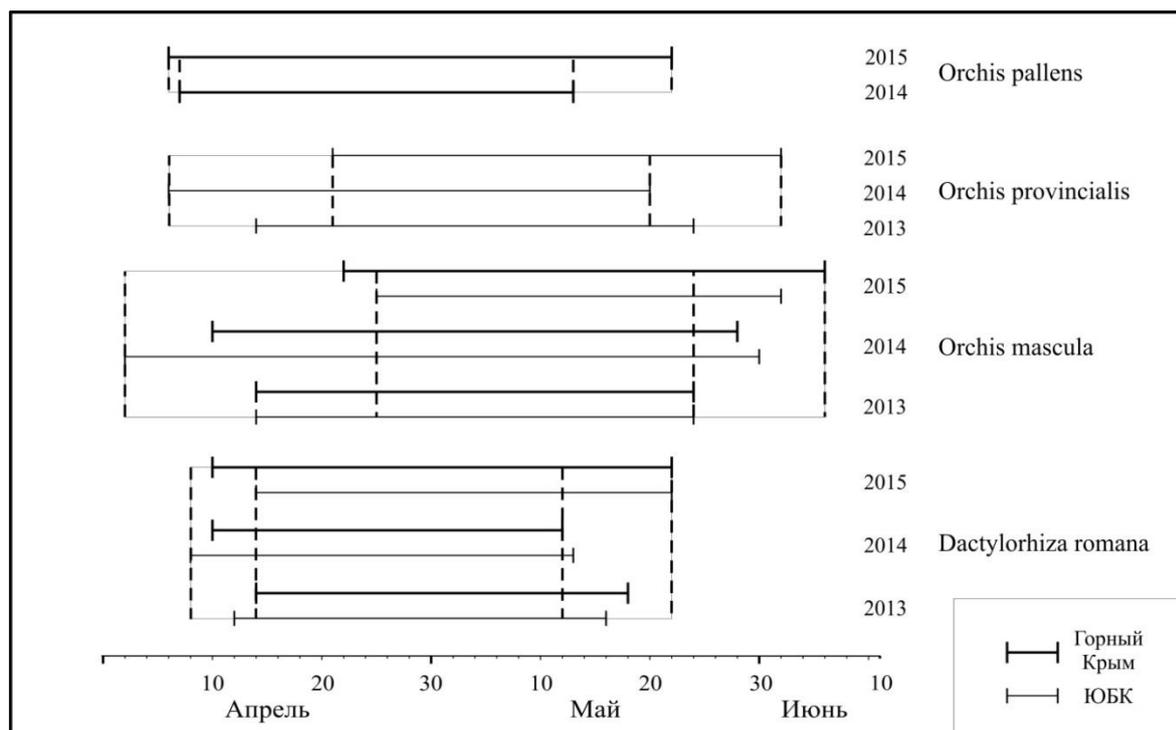


Рис. 7. Фенология цветения четырех видов орхидей в пяти пунктах Крыма в сезоны 2013–2015 гг.

Суммы активных температур фенодат начала цветения *O. mascula* южнобережной популяции (667 °С) и горно-лесной (245 °С) отличаются на существенную величину в 422 °С (63 %). Отличия в сумме активных температур *D. romana* южнобережной и горно-лесной популяций (641 °С и 241 °С соответственно) так же велики (62 %). На наш взгляд, такие существенные отличия можно объяснить только изменениями физиологии процессов роста и развития и, следовательно, отличиями особей этих популяций, закрепленными на генетическом уровне.

Учитывая средиземноморское происхождение *O. mascula* и *D. romana* можно предположить, что изначально их популяции в Крыму располагались в пределах южнобережья, а появление их в горно-лесной зоне – явление вторичное. При этом в ходе постепенного перемещения части особей в горно-лесную зону происходил сдвиг необходимой для зацветания суммы активных температур в сторону меньших значений. Почему же отбором были подхвачены изменения физиологии, обеспечившие сохранение ранних сроков цветения этих популяций в новых условиях горно-лесной зоны? На наш взгляд, это связано с обманной стратегией опыления этих орхидей. Ранние сроки цветения дают значительное преимущество видам, использующим наиболее эффективную (при минимуме энергетических затрат) тактику обмана – обман неопытных опылителей, единственным атрибутом которой являются ранние сроки цветения. Высокая эффективность тактики обмана неопытных опылителей подтверждена рядом исследователей (Ackerman, 1981).

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

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

Как показал анализ наших данных, сроки окончания цветения орхидей, которые, собственно, и определяют продолжительность цветения, также в основном определяются суммой активных температур (см. рис. 1–6).

Как отмечалось выше, разные сезоны цветения отличались (иногда существенно) по средней продолжительности цветения одного цветка. В связи с тем, что опыленный цветок сразу же прекращает цветение, можно было бы ожидать, что на общую продолжительность цветения может оказывать влияние интенсивность опыления. Такая зависимость не обнаружена ни для одного из видов, кроме *O. pallens* в сезон наибольшего уровня опыления в 2015 году (рис. 8), при этом была зафиксирована положительная связь и со всеми другими показателями процесса опыления (рис. 8а). В то же время установлено, что общая продолжительность цветения связана положительной связью с продолжительностью цветения одного цветка у всех орхидей рода *Orchis* и не связана у *D. romana*. Эти противоречивые данные заслуживают более детального анализа с привлечением большего материала, что и будет сделано в следующей публикации.

Исходя из совокупности полученных данных, можно заключить, что орхидея *D. romana* по сравнению с *O. pallens*, *O. provincialis* и *O. mascula* менее подвержена влиянию внешних факторов и демонстрирует большую стабильность фенологических параметров, меньшие отклонения от средних сроков начала, конца и продолжительности цветения.

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

ВЫВОДЫ

1. Основные фенодаты цветения четырех видов ранневесенних меллитофильных орхидей, произрастающих на Южном берегу Крыма и в Горном Крыму, практически совпадают. В 2013 у *O. mascula* – полное совпадение, в 2013 году – отставание в цветении горных субпопуляций – 10 дней, в 2015 – опережение на 2 дня; у *D. romana* – опережение и отставание не превысило 2 дня.

2. Суммы активных температур фенодаты начала цветения *O. mascula* южнобережной популяции (667 °С) и горно-лесной (245 °С) отличаются на существенную величину в 422 °С (63 %). Отличия в сумме активных температур *D. romana* южнобережной и горно-лесной популяций (641 °С и 241 °С соответственно) так же велики (62 %). Такие существенные отличия можно объяснить только изменениями физиологии процессов роста и развития и, следовательно, отличиями особей этих популяций на генетическом уровне.

3. Орхидеи *O. provincialis* и *O. mascula* на протяжении 3 сезонов показали синхронность реакции на изменения погодных условий, в то время как *O. pallens* и *D. romana* показали отсутствие такой синхронности, что свидетельствует о наличии у этих видов другого механизма взаимосвязи между погодными условиями и динамикой цветения.

4. Орхидея *D. romana* по сравнению с *O. pallens*, *O. provincialis* и *O. mascula* менее подвержена влиянию внешних факторов и демонстрирует большую стабильность фенологических параметров – меньшие отклонения от средних сроков начала, конца и продолжительности цветения.

Список литературы

1. 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.
2. Иванов С. П., Фатерыга А. В., Тягнирядно В. В. Сравнительная эффективность опыления орхидей в урочище Аян // Бюллетень Никитского ботанического сада. – 2008. – Вып. 97. – С. 10–14.
3. Иванов С. П., Фатерыга А. В., Холодов В. В. Экология опыления ремнелепестника козьего (*Himantoglossum carpinum*) в Крыму [Ivanov S. P., Fateryga A. V., Kholodov V. V. Pollination ecology of lizard orchid (*Himantoglossum carpinum*) in Crimea] // Охрана и культивирование орхидей. Материалы IX Международной конференции (26–30 сентября 2011 г.). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – С. 187–194.
4. Хомутовский М. И. К вопросу об эффективности опыления видов рода *Epipactis* Sw. (Orchidaceae Juss.) на северо-востоке г. Андреаполь Тверской области / М. И. Хомутовский // Апомиксис и репродуктивная биология: матер. науч. конф., посвященной 100-летию со дня рождения С. С. Хохлова, Саратов, 29 сент. – 1 окт. 2010 г. – Саратов: изд-во Саратов. ун-та, 2010. – С. 218–222.
5. Шибанова Н. Л. Некоторые особенности репродуктивной биологии орхидей Среднего Урала / Н. Л. Шибанова // Ботанический журнал. – 2006. – Т. 91. – №9. – С. 1354–1368.
6. Ackerman J. D. Pollination biology of *Calypso bulbosa* var. *occidentalis* (Orchidaceae): a food-deception system / J. D. Ackerman // Madrono. – 1981. – V. 28. – P. 101–110.
7. Ackerman J. D. Specificity and mutual dependency in the orchid-euglossine bee interaction // Biol. J. Linn. Soc. – 1983. – V. 20. – P. 301–314.
8. Coleman E. Pollination of an Australian orchid *Cryptostylis leptochila* F.V.Muell. // Vict. Nat. – 1927. – V. 44. – P. 333–340.
9. Delforge P. Orchids of Europe, North Africa and the Middle East / P. Delforge. — London: A&C Black Publishers Ltd., 2006. – 640 p.
10. Fateryga A. V., Ivanov S. P., Fateryga V. V., Pollination ecology of *Steveniella satirioides* (Spreng.) Schltr. (Orchidaceae) in Ayan natural landmark (the Crimea) // Ukr. Botan. Journ. – 2013, V. 70. – № 2, – P. 195–201.
11. Haraštová-Sobotková M. Morphometric and genetic divergence among populations of *Neotinea ustulata* (Orchidaceae) with different flowering phenologies / M. Haraštová-Sobotková, J. Jersáková, P. Kindlmann, L. Èurn // Folia Geobotanica. – 2005. – № 40. – P. 385–405.
12. Heinrich B. Bee flowers: a hypothesis on flower variety and blooming time / B. Heinrich // Evolution. – 1975. – V. 29. – P. 325–334.
13. Heinrich B. Bumblebee economics / B. Heinrich. – Cambridge (Massachusetts): Harvard University Press, 1979. – 245 p.
14. Jones D. The pollination of *Calochilus holtzei* F. Muell. / D. L. Jones, B. Gray // Am. Orchid. Soc. Bull. – 1974. – V. 43. – P. 604–606.

15. Molnár A. Pollination mode predicts phenological response to climate change in terrestrial orchids: a case study from central Europe / A. Molnár, J. Tökölyi, Z. Végvári, G. Sramkó, J. Sulyok, Z. Barta // *Journal of Ecology*. – 2012. № 100. – P. 1141–1152.
16. Parra-Tabla V. Phenology and Phenotypic Natural Selection on the Flowering Time of a Deceit-pollinated Tropical Orchid, *Myrmecophila christinae* / V. Parra-Tabla, C. F. Vargas // *Annals of Botany*. – 2004. – V. 94. – P. 243–250.
17. 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.
18. Rodriguez-Robles J. A. Effects of display size, flowering phenology, and nectar availability on effective visitation frequency in *Compartmentia falcata* (Orchidaceae) / J. A. Rodriguez-Robles, E. J. Melendez, J. D. Ackerman // *American Journal of Botany*. – 1992. – V. 79. – № 9– P. 1009–1017.
19. Srimuang K. Flowering Phenology, Floral Display and Reproductive Success in the Genus *Sirindhornia* (Orchidaceae): A Comparative Study of Three Pollinator-Rewarding Species / K. Srimuang, S. Watthana, H. Æ. Pedersen, N. Rangsayatorn, P. D. Eungwanichayapant // *Annales Botanici Fennici*. – 2010. – V. 47. – № 6. – P. 439–448.
20. Sugiura N. Flowering Phenology, Pollination, and Fruit Set of *Cypripedium macranthos* var. *rebutense*, a Threatened Lady's Slipper (Orchidaceae) / N. Sugiura, T. Fujie, K. Inoue, K. Kitamura // *Journal of Plant Research*. – 2001. – V. 114. – № 2. – P. 171–178.
21. Thomson J. D. Skewed flowering distributions and pollinator attraction / J. D. Thomson // *Ecology*. – 1980. – V. 61. – P. 572–579.
22. Tremblay R. L. Flower Phenology and Sexual Maturation: Partial Protandrous Behavior in Three Species of Orchids / R. L. Tremblay, G. Pomales-Hernández, M. Méndez-Cintrón // *Caribbean Journal of Science*. – 2006. – V. 42. – № 1. – P. 75–80.
23. Vöth W. Bestäubungsbiologische Beobachtungen an griechischen Ophrys – Arten // *Mitt. Bl. Arb. Kr. Heim. Orch. Baden-Wuertt.* – 1984. – Bd 16. – S. 1–20.
24. Zhang Y. Flowering phenology and reproductive characteristics of *Cypripedium macranthos* (Orchidaceae) in China and their implication in conservation / Y. Zhang, S. Zhao, D. Liu, Q. Zhang, J. Cheng // *Pak. J. Bot.* – 2014. – V. 46 (4). – P. 1303–1308.
25. Zimmerman M. Nectar production, flowering phenology, and strategies for pollination // *Plant reproductive ecology: coll. scien. pap.* – New York: Oxford University Press, 1988. – P. 157–178.

Ivanov S. P., Svolynskiy A. D. Features of phenology of flowering of early spring orchids (Orchidaceae) that are pollinated by bees in Crimea // *Ekosystemy. Simferopol: CFU*, 2015. Iss. 1 (31). P. 85–96.

The data on the main phenological dates and intervals of flowering of four types of early-spring orchids that are pollinated by bees – *Orchis pallens*, *O. mascula*, *O. provincialis* and *Dactylorhiza romana* – is provided and factors that affect phenological dates and intervals of flowering periods are identified. Large part of the flowering period of orchids growing on the Southern coast of the Crimea and in the Crimean Mountains is identical. At the same time, orchids *O. provincialis* and *O. mascula* showed a synchronous reaction to the weather data, while *O. pallens* showed a lack of synchrony, indicating that this type has another interrelation mechanism of the dynamics of development and weather conditions. The sum of active temperatures of the phenological date of the flowering beginning of *O. mascula* of the southern coast population (667 °C) and the mountain-forest one (245 °C) differ by a substantial amount of 422 °C (63 %). Differences in the amount of active temperatures of *D. romana* of the southern coast and mountain-forest populations (641 °C and 241 °C, respectively) are also high (62 %). Such substantial differences can be explained by changes in the physiology processes of growth and development, and therefore, by differences of individuals of the population, fixed at the genetic level. The orchid *D. romana*, if compared with the *O. pallens*, *O. mascula* and *O. provincialis*, is less influenced by external factors and shows greater stability of phenological parameters and smaller deviations from average terms of the beginning, end and duration of the flowering.

Key words: phenology of blossoms, Crimea, Orchidaceae, sum of active temperatures.

Поступила в редакцию 20.12.2015 г.