

УДК 582.594.2:581.162.3 (477.75)

Особенности антэкологии орхидеи пальчатокоренника римского – *Dactylorhiza romana* (Sebast.) Soó (Orchidaceae) в Крыму: опылители, система их привлечения, уровень опыления

Сволынский А. Д., Иванов С. П., Курамова В. В.

Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского
Симферополь, Республика Крым, Россия
svolinskiy@gmail.com; spi2006@list.ru, viktoriya.bekirova@ya.ru

Выявлен видовой состав опылителей орхидеи пальчатокоренника римского (*Dactylorhiza romana* (Sebast.) Soó) в двух локалитетах ее произрастания в Крыму: на горе Кастель (Южный берег Крыма) и на западном склоне горного массива Северная Демерджи в Осиновой балке (горный Крым). В качестве опылителей зарегистрированы 14 видов пчел: *Andrena flavipes*, *A. lathyri*, *A. nitida*, *A. sp.*, *Osmia bicornis*, *Anthophora plumipes*, *Eucera nigra*, *E. nigrescens*, *Bombus argillaceus*, *B. hortorum*, *B. pascuorum*, *B. terrestris*, *Melecta luctuosa*, *Apis mellifera*. В опылении ценопопуляции *D. romana* на горе Кастель принимали участие 9 видов пчел, в Осиновой балке – 13, при этом 7 видов оказались общими для этих двух пунктов. Различным оказалось соотношение численности видов опылителей. На Южном берегу Крыма отмечена более высокая численность пчел *Anthophora* и *Eucera*, а в горном Крыму – *Andrena* и *Bombus*. Самцы пчел проявляют в 2 раза большую активность в посещении и опылении цветков орхидей, чем самки. Плотность пчел-опылителей, которая оценивалась по специальному показателю – «доля цветков первого свидания», оказалась выше в горном Крыму (39 %) по сравнению с Южным берегом Крыма (31 %). В тоже время активность опылителей, которая оценивалась по показателю «повторность посещения цветков», оказалась выше на Южном берегу Крыма, а именно, 2,1 по сравнению с 1, 8. По результатам наблюдений в течение 3 сезонов доля опыленных цветков колебалась на Южном берегу Крыма от 29 до 37 % (в среднем 34), а в горном Крыму от 21 до 37 % (в среднем 30 %). Более высокая доля опыленных цветков на Южном берегу Крыма (при меньшей численности пчел) была обеспечена большей активностью опылителей. Все виды пчел, отмеченные как опылители *D. romana*, хорошо совместимы (по линейным параметрам головы и ротового аппарата) с цветком пальчатокоренника римского. Система привлечения опылителей *D. romana* основана на привлечении неопытных опылителей, а также на использовании сходства соцветий орхидеи с соцветиями вознаграждающих пчел видов растений – *Corydalis cava* subsp. *marschalliana*, *Lathyrus aureus*.

Ключевые слова: *Dactylorhiza romana*, Orchidaceae, видовой состав опылителей, система привлечения опылителей, уровень опыления, Крым.

ВВЕДЕНИЕ

Взаимоотношения энтомофильных растений с опылителями представляют один из важных разделов антэкологии (Фегри, 1982). Изучение процесса опыления орхидей включает: выявление видовой состава опылителей, систем привлечения опылителей, оценку эффективности их опылительной деятельности. Видовой состав опылителей орхидей необычайно широк и включает, представителей всех основных отрядов насекомых: Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera (Claessens, Kleunen, 2011), которые так или иначе связаны цветками покрытосеменных растений. Большинство видов используют обманную аттракцию, например, подражая цветкам, выделяющим нектар или самкам пчел, привлекая тем самым самцов пчел (Pijl, Dodson, 1966; Иванов и др. 2009; Ackerman et al., 2023). Достаточно большое количество ссылок на соответствующие исследования, а также на публикации по всему спектру антэкологических исследований, приведено в нашей предыдущей работе (Сволынский и др., 2023), опубликованной нами в 33 выпуске данного журнала. Таким образом, данная статья представляет вторую часть исследований по антэкологии *Dactylorhiza romana* (Sebast.) Soó в Крыму и посвящена выявлению видовой

состав опылителей этой орхидеи, характера их взаимоотношений с цветками, анализу системы привлечения опылителей и оценке эффективности их опылительной деятельности.

Цель настоящей работы – изучить особенности антэкологии орхидеи пальчатокоренника римского (*Dactylorhiza romana*) в Крыму – выявить видовой состав опылителей, оценить совместимость цветков орхидеи, головы и ротового аппарата пчел, имеющих значение для прикрепления к им поллиналиев орхидеи, выявить характер взаимоотношений пчел-опылителей с цветками орхидеи, оценить активность опылителей, уровень опыления орхидеи и попытаться выявить систему привлечения опылителей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Антэкологию *D. romana* изучали в двух ценопопуляциях:

- гора Кагель (северо-западной склон, лес из дуба пушистого, 100 м н. у. м.);
- горный массив Северная Демерджи (западный склон, Осиновая балка, леса из дуба скального, 700 м н. у. м.).

Основной материал для исследований был собран в сезоны 2013–2015 годов, дополнительный – в последующие годы. Видовой состав опылителей *D. romana* оценивали по результатам отлова насекомых на цветках орхидеи. Кроме того, проводили отлов пчел на цветках растений других видов, цветущих в период цветения орхидеи, если замечали на них поллиналии орхидеи. Всего было отловлено и помещено в коллекцию 62 экземпляра пчел.

Степень морфологического соответствия пчел и цветков орхидеи оценивали, сравнивая определенные линейные параметры головы пчел и цветка орхидеи (рис. 1). Сравнение этих параметров с соответствующими параметрами цветка *O. provincialis* позволяло сделать заключение о степени их соответствия, а значит и эффективность их как опылителей.

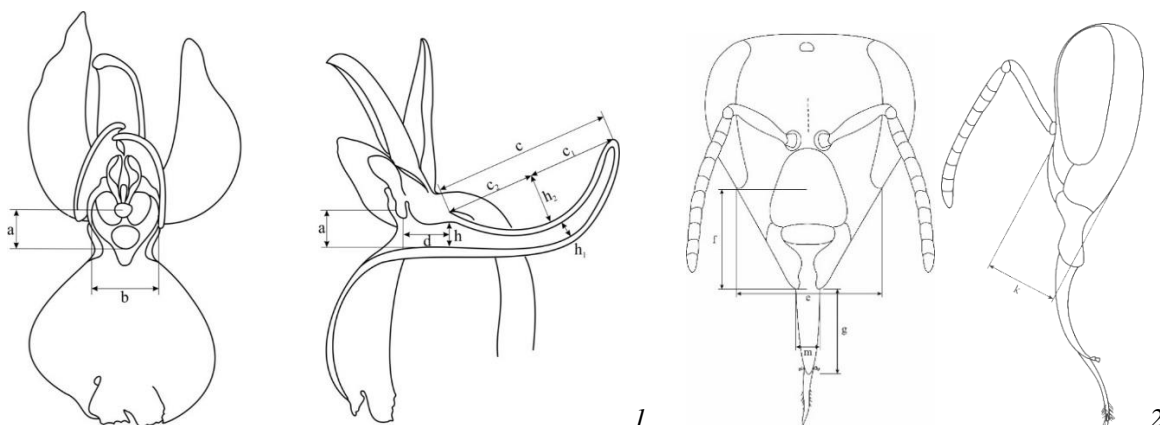


Рис. 1. Параметры цветка *Dactylorhiza romana* (1) и головной части и ротового аппарата пчелы (2), имеющих значение для опыления цветка во время его контакта с опылителем. Цветок: а – расстояние от центра прилипаец до губы (высота зева венчика); b – ширина зева венчика; d – расстояние от прилипаец до входа в шпорец; h – высота входа в шпорец; h₁ – высота канала шпорца в месте максимального изгиба; h₂ – высота дуги изгиба шпорца; c – расстояние от основания шпорца до его кончика (длина хорды); c₁ – расстояние от кончика шпорца до основания высоты дуги изгиба шпорца; c₂ – расстояние от основания высоты дуги изгиба шпорца до основания шпорца. Голова пчелы: c – ширина головы на уровне центра наличника; f – расстояние от центра наличника до конца жвал; g – длина галеа (наружные лопасти максилл); m – ширина галеа в основании; k – высота головы на уровне центра наличника.

Методика оценки характера взаимоотношений опылителей с цветками на основании оценки соотношения цветков различного состояния была впервые опубликована в малоизвестном издании (Иванов, Холодов, 2002) и более подробно изложена в статье, посвященной опылителям орхидеи *O. provincialis* (Сволынский и др., 2014). Тем не менее, мы

посчитали необходимым изложить методику еще раз, сопроводив ее некоторыми дополнительными разъяснениями.

Характер взаимоотношений опылителей с цветками *D. romana* оценивали по результатам просмотра цветков на предмет наличия или отсутствия поллиналиев в пыльцевых мешках и массул на рыльце пестика. Просмотр цветков проводили в полевых условиях с использованием лупы.

Свежераспустившийся цветок орхидеи содержит оба поллиналия и чистое (без массул) рыльце. После посещения опылителем цветок орхидеи типа *Orchis* может приобрести одно из 8-ми возможных состояний:

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

Схематические изображения 8-ми возможных состояний цветка показаны на рисунке 2.

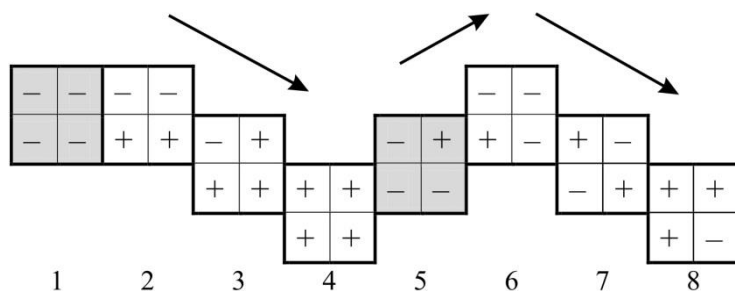


Рис. 2. Условные обозначения восьми возможных состояний цветка орхидеи после посещения его опылителем

Стрелки с наклоном вниз, указывают на понижение уровня мотивации (активности) опылителя при посещении цветка, стрелка, направленная вверх – на повышение.

Каждый большой квадрат соответствует одному цветку. Верхняя пара значков в каждом квадрате означает наличие (+) или отсутствие (-) одного из поллиналиев в пыльцевом мешке. Нижняя пара значков в каждом квадрате обозначает наличие (+) или отсутствие (-) пыльцы на той или иной из сторон рыльца. Стрелки означают падение (при наклоне вниз) или повышение (при наклоне вверх) интереса к цветку со стороны опылителя в ходе последовательного посещения цветков.

Цветки 1-го и 5-го состояний отличает отсутствие поллиналиев и отсутствие массул на рыльце пестика. Эти цветки были посещены опылителем, который впервые встретился с цветком орхидеи и посетил его. Эти цветки можно назвать «цветками первого свидания» (на рисунке они затенены серым цветом). Доля цветков первого свидания – важный показатель, характеризующий процесс опыления орхидей в данном локалитете (пункте произрастания орхидей). Он характеризует относительное обилие опылителей в данном пункте. Чем выше доля цветков первого свидания, тем выше численность опылителей в данном пункте. На величину этого показателя, кроме численности опылителей, влияет и привлекательность цветков орхидей для опылителей, и численность цветущих особей орхидей. Сравнение величин этого показателя из двух пунктов будет корректным только при тождественности видового состава опылителей и численности цветущих орхидей.

Цветки 1 и 5 состояний отличаются количеством извлеченных поллиналиев. Отсутствие двух поллиналиев в цветках 1 состояния означает, что эти цветки посетили опылители, морфологически соответствующие цветку, активные, достаточно глубоко проникавшие в околоцветник цветка. Цветки 5 состояния (с одним извлеченным поллиналием) посетили опылители, морфологически соответствующие цветку, но менее активные, более осторожные, не глубоко проникавшие в цветок.

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

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

Анализируя соотношения числа цветков 2, 3, 4, 6, 7 и 8 состояний, можно сделать заключение о характере поведения опылителей на цветках орхидей и степени их привлекательности для опылителей. Преобладание цветков 2 и 6 состояний свидетельствует, что среди опылителей преобладают насекомые, активно разыскивающие нектар в шпорцах цветков. Напротив, преобладание цветков 3, 7 и, особенно, 4 и 8 состояний свидетельствует о неуверенном поведении опылителей и, следовательно, малой привлекательности для них цветков данного вида орхидей.

Цветки 2, 3 и 4 состояний являются цветками, которые посетил активный опылитель, посетивший до этого, как минимум, один цветок. Если при втором посещении его активность не снизилась, он оставит цветок во 2 состоянии. Если его активность несколько снизилась, то он оставит цветок в 3 состоянии, а если его активность упадет до минимальной, то цветок, покинутый им, останется в 4 состоянии. Исходя из этого, и сравнивая доли цветков 2, 3 и 4 состояний с долей цветков 1 состояния, можно сделать заключение о характере изменения отношения к цветкам тех опылителей, которые во время первого свидания с цветком проявили максимальную активность. Кроме того, оценив соотношение суммарной доли цветков 1 и 5 состояний с суммарной долей цветков 2, 3 и 4 состояний, можно сделать заключение о том, сколько цветков в среднем посетил активный опылитель после первого свидания с цветком.

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

Таким образом, по результатам подсчета цветков, находящихся в определенном состоянии после посещения их опылителем, расчета их долей от общего числа распустившихся цветков в популяции и их соотношения вычисляли величину следующих показателей:

- доля цветков первого свидания – сумма долей цветков 1 и 5 состояния. Данный показатель отражает численность опылителей орхидей в данном местообитании. Чем выше доля цветков первого свидания, тем больше численность опылителей в данном месте произрастания орхидей.

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

- доля опыленных цветков (процент опыления цветков) – сумма долей опыленных цветков (2, 3, 4, 6, 7 и 8 состояний). Доля опыленных цветков свидетельствует об эффективности системы привлечения опылителей. Этот показатель интегрирует предыдущие два – плотность опылителей и активность, которую они проявляют в посещении цветков.

- соотношение числа цветков 1 и 5 состояний. Показатель дает представление о численном соотношении активных и менее активных опылителей, впервые посещающих цветки орхидеи.

- сравнение соотношения суммарной доли цветков 2, 3, 4 состояний и 1 состояния с соотношением суммарной доли цветков 6, 7, 8 состояний и доли цветков 5 состояния. Величина этих соотношений указывает на то, как изменяется активность опылителей после первого контакта с цветком орхидеи.

Определение видов пчел проводилось по определительным таблицам (Осичнюк, 1977; Определитель..., 1978). Определение растений проводилось по Определителю высших растений Украины (1987), названия растений по монографии А. В. Ены (2012).

Коллекционный материал хранится к коллекции насекомых на кафедре экологии и зоологии Института биохимических технологий, экологии и фармации Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Морфометрические показатели соцветия и цветка. На рисунке 3 изображены гистограммы распределения цветущих особей *D. romana* по количеству цветков в соцветии. Гистограмма на рисунке 3а (ценопопуляция на горе Кастель) соответствует нормальному распределению. В данном локалитете наиболее типичны растения с 15–18 цветками на соцветии, но при этом наиболее часто встречаются растения с 14 цветками ($M_o=14$).

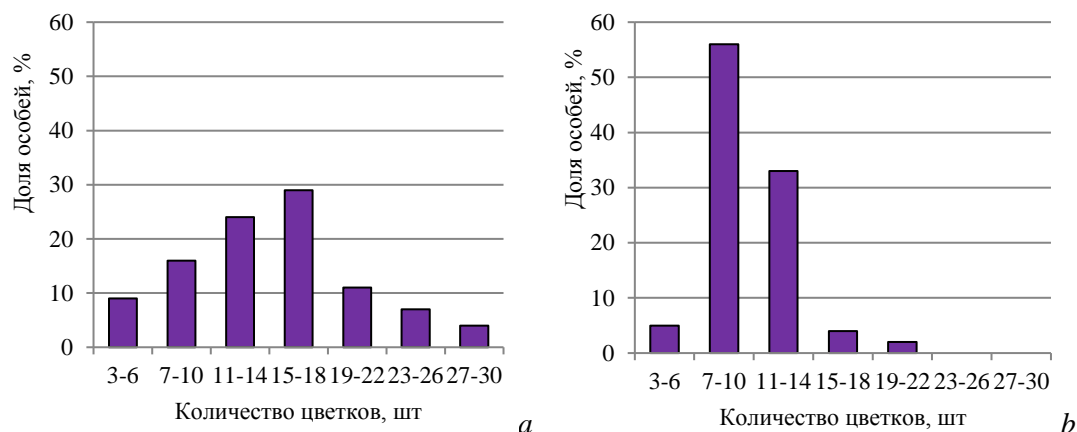


Рис. 3. Гистограмма распределения цветущих особей *Dactylorhiza romana* по количеству цветков в соцветии (а – гора Кастель, b – Осиновая балка)

На рисунке 3b представлена гистограмма распределения цветущих особей *D. romana* по количеству цветков в соцветии в Осиновой балке. Отмечена положительная асимметрия (+0,9), то есть наблюдается сдвиг показателей в сторону меньших значений, в выборке преобладают растения с 7–10 цветками в соцветии. На горе Кастель растение с максимальным количеством цветков имело 30 цветков в соцветии, а в Осиновой балке – 19 (см. табл. 2).

Основные морфометрические показатели цветка *D. romana*, отображающие связь цветок – опылитель, представлены в таблице 2. Исходя из этих данных, можно сделать вывод, что размеры зева венчика и некоторые параметры шпорца в двух изученных локалитетах произрастания *D. romana* близки по значениям, но не тождественны. Цветки на горе Кагель имеют зев венчика с меньшим расстоянием от прилипалец до входа в шпорец, с меньшим диаметром входа в шпорец, а сам шпорец более узкий и длинный, чем у цветков из Осиновой балки.

Таблица 2

Основные морфометрические показатели цветка *Dactylorhiza romana*

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

Примечание к таблице. Буквенные обозначения параметров соответствуют рисунку 1.

Сравнение филлотаксиса соцветий *D. romana* из разных локалитетов показало, что 75 % на горе Кагель и 80 % в Осиновой балке, являются правозакрученными растениями. Средний угол между рядом расположенными цветками оказался одинаков и составляет 140° (рис. 4а).

Сравнивая рисунки 4 б и в, где отображены развертки соцветий, визуальны видны отличия, как по линейным показателям, так и по плотности цветков в соцветии. Количественная оценка этих отличий представлена в таблице 2.

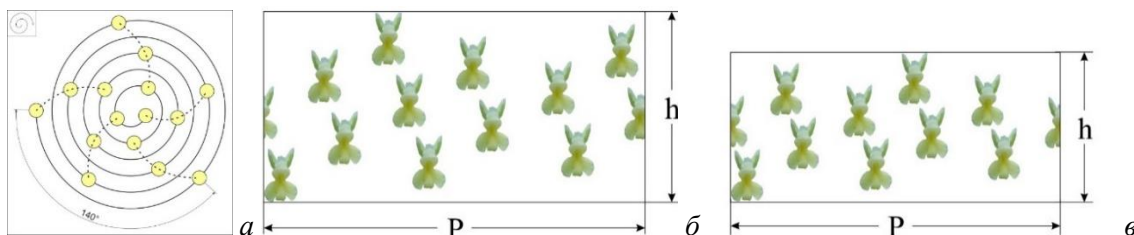


Рис. 4. Плоскостной и цилиндрический филлотаксис соцветия *Dactylorhiza romana* на горе Кагель (а, б) и в Осиновой балке (в)

P – периметр окружности соцветия; h – высота соцветия.

Разнообразие окраски цветков. На Южном берегу Крыма отмечено значительное разнообразие окраски цветков *D. romana* (рис. 5). Встречаются все оттенки желто-белой окраски с переходом к пурпурной. Доминируют особи с цветками желто-белой окраски – 90–95 % (рис. 6). На втором месте особи с цветками пурпурной окраски – 5–10 %, особи с цветками иной окраски встречаются единично.



Рис. 5. Разнообразие цветковых форм *Dactylorhiza romana* в ценопопуляциях на Южном берегу Крыма

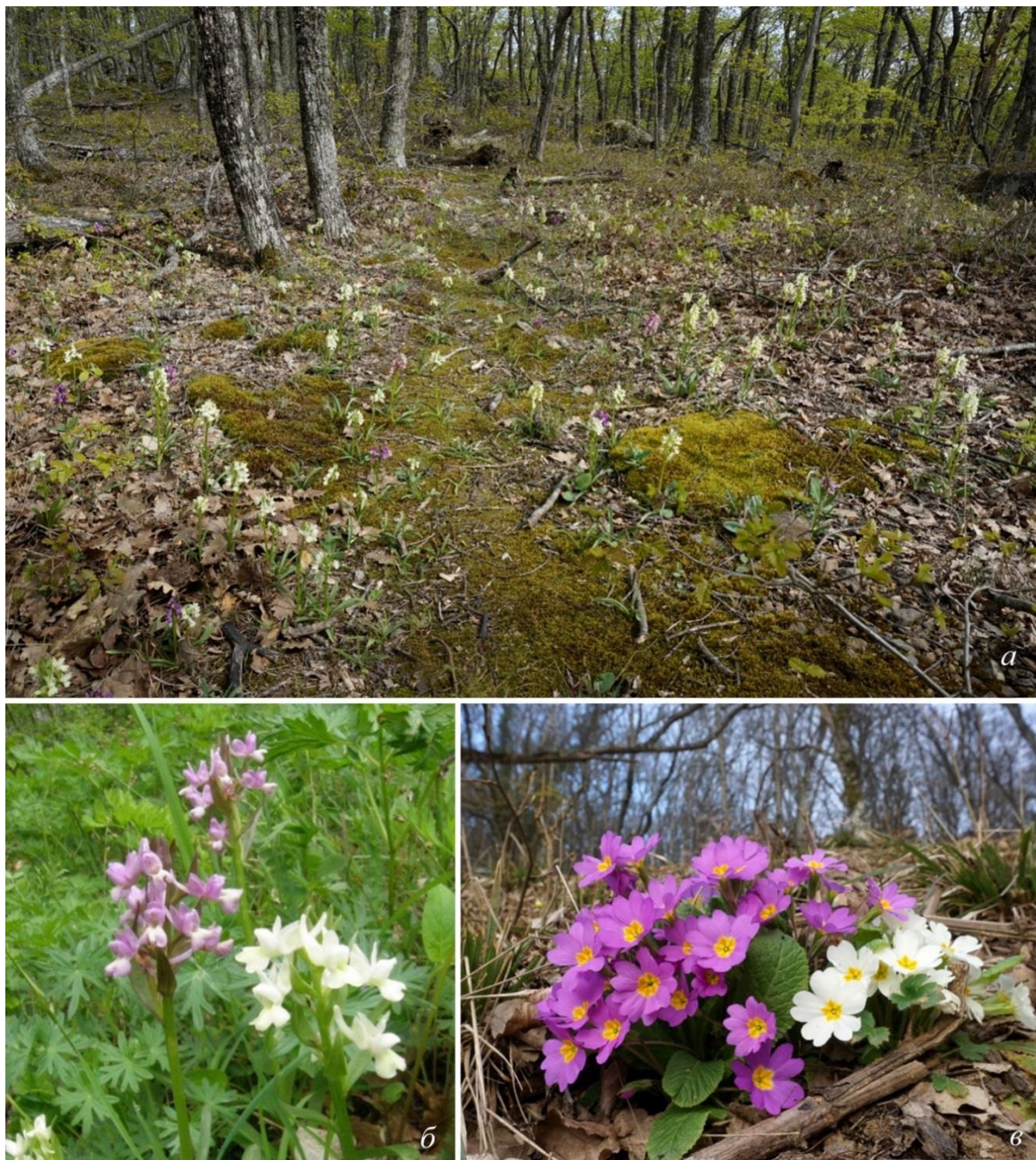


Рис. 6. Цветение двух цветовых форм *Dactylorhiza romana* и примулы бесстебельной (*Primula acaulis*) на Южном берегу Крыма и в предгорьях
a – цветение ценопопуляции *D. romana* на склоне горы Аю-Даг, *б* – цветение пурпурной и гипохромной форм орхидеи в Бахчисарайском районе у водопада Суаткан; *в* – цветение двух форм примулы бесстебельной на мысе Айя. Фото *a* и *в* – С. Свирина, *б* – П. Евсеенкова.

В горно-лесном поясе Крыма окраска цветков *D. romana* относительно однообразна. Преобладает форма с бело-бледно-желтыми лепестками, редко встречаются белые гипохромные формы (рис. 7а). Только в одном пункте предгорий (Бахчисарайский р-он, водопад Суаткан) П. Евсеенковым были обнаружены растения *D. romana* с пурпурными цветками (рис. 6б).



Рис. 7. Цветение *Dactylorhiza romana* и ее основного модельного растения хохлатки Маршала (*Corydalis cava* subsp. *marschalliana*) в горно-лесном поясе Крыма
Цветение группы растений *D. romana* – на переднем плане особь с белыми цветками (Жорабель-Даг) (а); аспективное цветение хохлатки Маршала под пологом букового леса (перевал Пахкал-Богаз) (б) и общий вид соцветия хохлатки крупным планом (в).

Видовой состав опылителей и их морфологическое соответствие цветкам орхидей.
Видовой состав пчел, отловленных на цветках *D. romana*, приведен в таблице 1. Всего отловлено 62 пчелы 14 видов пчел из трех семейств, 7 видов из них отмечены в обоих пунктах.

24 особи пчел несли на себе 31 поллиний орхидеи – 20 поллиниев несли самцы и 10 – самки. Исходя из того, что численность самцов и самок у большинства видов пчел примерно равны, а у шмелей в весеннее время летают только самки, можно заключить, что самцы пчел проявляют большую активность в посещении и опылении цветков орхидей, чем самки.

Таблица 1

Пчелы, отловленные на цветках *Dactylorhiza romana* или цветках растений, цветущих в период цветения данной орхидеи в ее окружении, с указанием их статуса

№	Виды пчел	Гора Кагель	Осиновая балка	Всего, экз.
1	<i>Andrena flavipes</i> Panzer, 1799	1♀	-	1♀
		-	1♂	1♂
2	<i>Andrena lathyri</i> Alfken, 1899	4♂ (2 пл)	3♂ (1 пл)	7♂ (3 пл)
3	<i>Andrena nitida</i> (Müller, 1776)	-	1♀	1♀
4	<i>Andrena</i> sp.	-	2♀ (1 пл)	2♀ (1 пл)
5	<i>Osmia bicornis</i> (Linnaeus, 1758)	2♀	4♀ (2 пл)	6♀ (2 пл)
		1♂	1♂	2♂
6	<i>Anthophora plumipes</i> (Pallas, 1772)	3♀	1♀	4♀
		6♂ (2 пл)	1♂	7♂ (2 пл)
7	<i>Eucera nigra</i> Lepetier, 1841	6♂ (4 пл)	5♂ (4 пл)	11♂ (8 пл)
8	<i>Eucera nigrescens</i> Pérez, 1879	2♀ (1 пл)	-	2♀ (1 пл)
		4♂ (3 пл)	5♂ (4 пл)	9♂ (7 пл)
9	<i>Bombus argillaceus</i> Smith, 1854	1♀ (1 пл)	-	1♀ (1 пл)
10	<i>Bombus hortorum</i> (Linnaeus, 1761)	1♀ (1 пл)	2♀ (2 пл)	3♀ (3 пл)
11	<i>Bombus pascuorum</i> (Scopoli, 1763)	-	1♀ (1 пл)	1♀ (1 пл)
12	<i>Bombus terrestris</i> (Linnaeus, 1758)	-	1♀ (1 пл)	1♀ (1 пл)
13	* <i>Melecta luctuosa</i> (Scopoli, 1770)	1♀	1♀	2♀
14	* <i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758		1♂	1♂
Всего экземпляров		32 (14 пл)	30 (16 пл)	62 (30 пл)
Всего видов		9	13	

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

В урочище Кагель в период цветения *D. romana* зарегистрировано 9 видов пчел-опылителей. На 14 экземплярах 7 видов обнаружены поллинии. Следовательно, эти 7 видов можно считать фактическими опылителями данного вида орхидеи в этом локалитете. Степень соответствия морфометрических показателей цветка *D. romana* и головы пчел, отловленных в районе произрастания орхидеи на ее цветках и на цветках соцветий других видов растений, цветущих одновременно с ней, демонстрируют рисунки 8–10.

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

Характер взаимоотношений с опылителями и эффективность опыления. На протяжении трех сезонов цветения *D. romana* нами отмечен относительно высокий для безнектарного вида орхидей уровень опыления цветков – от 21 % до 37 % (рис. 11).

Соотношение цветков разного состояния и основные показатели деятельности опылителей орхидеи *Dactylorhiza romana* в разные сезоны представлено на рисунке 11. Из данного рисунка видно, что характер взаимоотношений опылителей и орхидеи *D. romana* в изученных локалитетах в каждый из сезонов носит сходный характер. Более того,

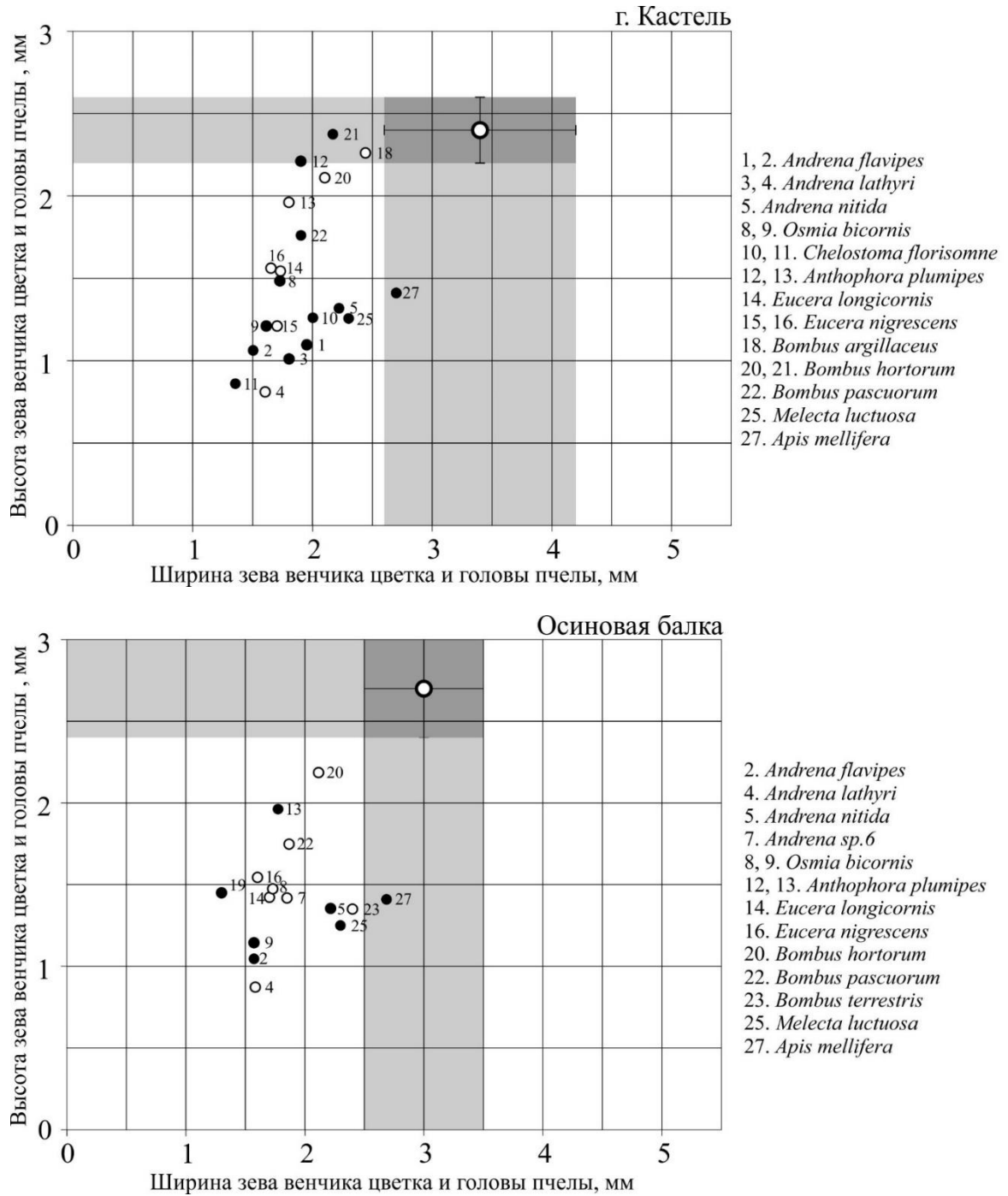


Рис. 8. Соответствие параметров цветка *Dactylorhiza romana* и головы пчел

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

соотношение цветков в 2013 году имеет такой же вид, как соотношение цветков, выявленное нами в этот же год для орхидеи *O. mascula* (Сволынский и др., 2023а), определенное сходство можно отметить, сравнивая соотношение цветков разного состояния этих орхидей и в другие сезоны. Это подтверждает высказанное нами предположение, что своеобразие характера

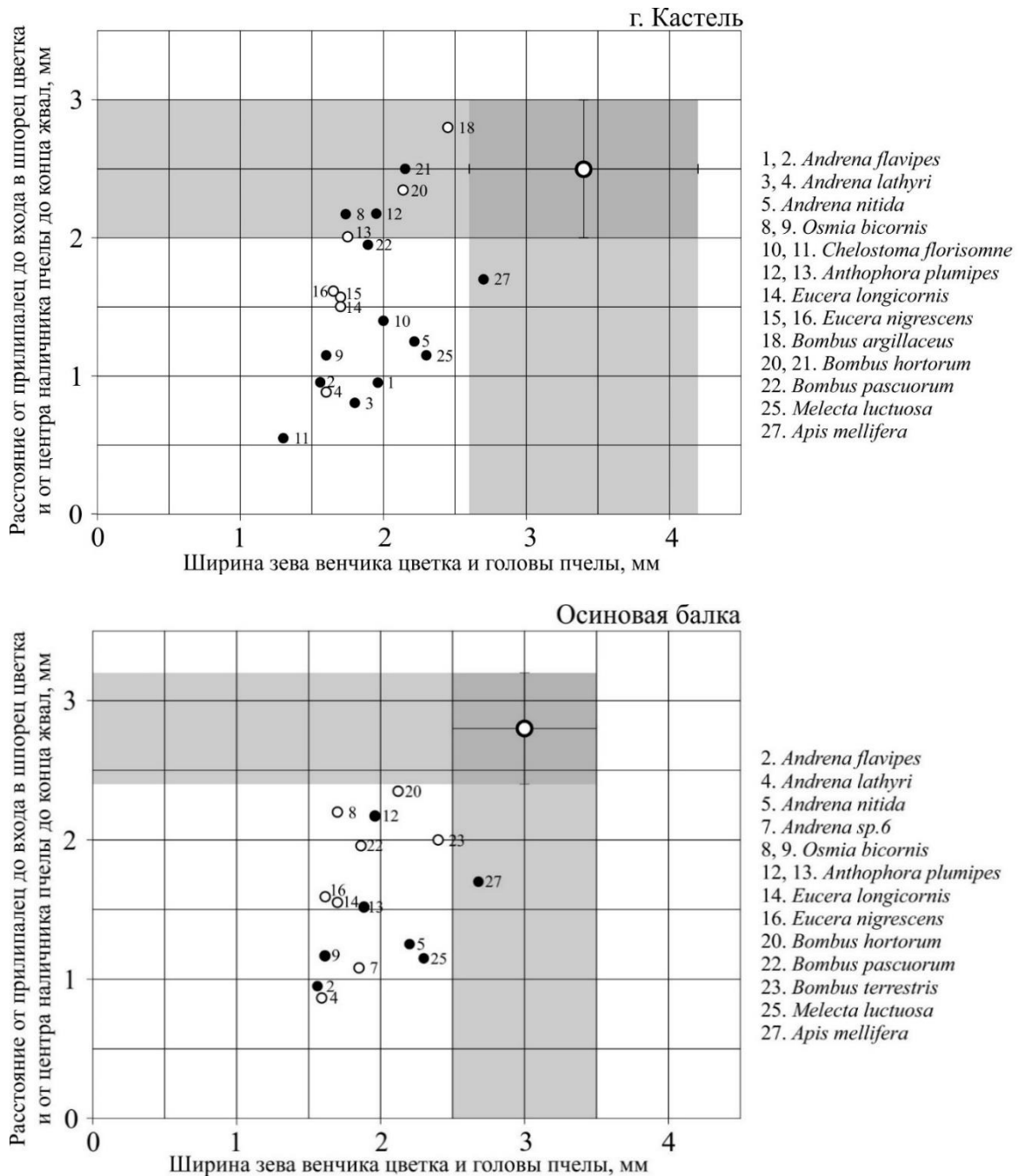


Рис. 9. Соответствие параметров цветка *Dactylorhiza romana* и головы пчел

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

взаимоотношений пчел и цветков в 2013 году было вызвано особенностями погодных условий. Кроме сходной картины соотношения цветков разного состояния в этот год для *D. romana*, как и для *O. mascula* зарегистрировано максимальные значения плотности опылителей (Сволынский и др., 2023).

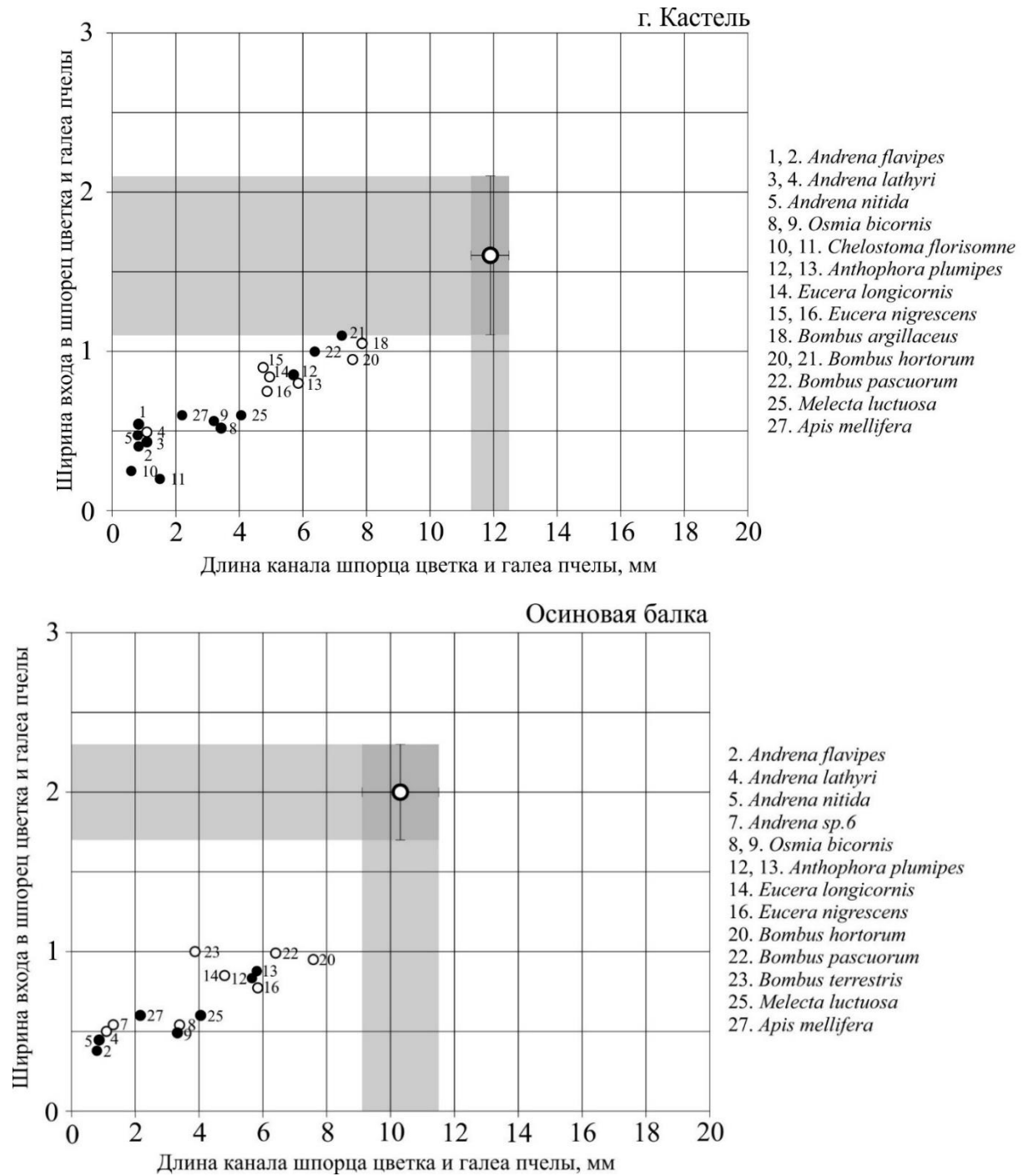


Рис. 10. Соответствие параметров цветка *Dactylorhiza romana* и головы пчел
 ○ – параметры цветка, серым цветом выделена область значений, лежащих в пределах стандартного отклонения; ○ – виды, особи которых отловлены с поллинариями; ● – виды, особи которых отловлены без поллинариев.

Соотношение цветков разного состояния имело большое сходство между пунктами по отдельным сезонам, но в некоторых случаях сильно отличалась по основным показателям. Существенный разброс между минимальными и максимальными значениями отмечены по всем показателям: по плотности пчел-опылителей (от 25 до 48 %), по проценту опыления (от 21 до 37 %), по повторности посещения цветков (от 1,4 до 2,5).

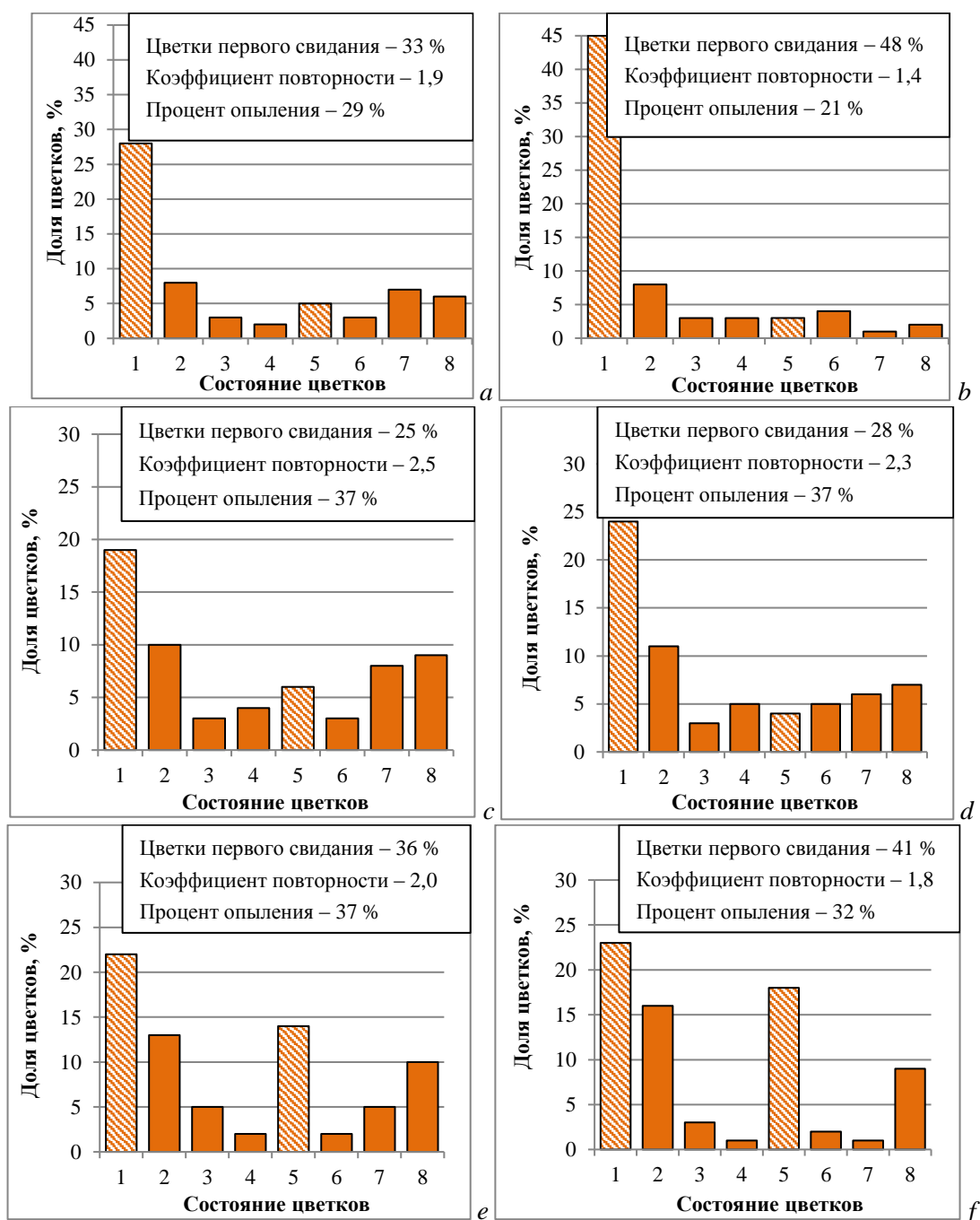




Рис. 11. Соотношение цветков разного состояния и основные показатели деятельности опылителей орхидеи *Dactylorhiza romana* в разные сезоны

a, c, e – г. Кастель; *b, d, f* – Осиновая балка. *a* и *b* – 2013 год; *c* и *d* – 2014 год; *e* и *f* – 2015 год;  – цветки первого свидания;  – опыленные цветки; подписи по горизонтальной оси соответствуют рисунку 2.

Своеобразие картинки 2013 года по сравнению с 2014 и 2015 годами отмечено и прокомментировано выше. Сравнение общей картины соотношения цветков разного состояния в сезон 2014 года и сезон 2015 года, указывает на то, что при возросшей плотности пчел в обоих пунктах в 2015 году существенно возросла доля пчел, проявивших особую

осторожность (нерешительность) при первом посещении цветка (пятое состояние). Несколько меньше в 2015 году оказалась и повторность посещения цветков.

Система привлечения опылителей. *D. romana* относится к безнектарным орхидеям, не предоставляющих опылителям вознаграждение за работу опыления. Исходя из этого, можно предположить, что *D. romana* привлекает опылителей обманным путем. Как отмечалось выше цветки *D. romana* в горно-лесной зоне Крыма и на Южном берегу Крыма в основном желто-бледно-желтые. Желтая окраска цветков и разные ее оттенки встречается среди растений, цветущих одновременно с *D. romana* как в горно-лесном поясе Крыма, так и на Южном берегу Крыма (рис. 12 и 13). Тем не менее растения с такой окраской цветков не являются доминирующими (рис. 13).

На Южном берегу Крыма встречается две формы первоцвета бесстебельного – желая и пурпурная (рис. 6). Соответственно этому здесь встречается две основных формы *D. romana* – бело-бледно-желтая и пурпурная. Однако пурпурная форма первоцвета встречается редко и даже не попала в учет цветущих растений вокруг ценопопуляции. Похожая ситуация и в горном Крыму, когда один из аспективно цветущих видов – хохлатка Маршала (*Corydalis cava* subsp. *marschalliana*) так же не оказался в ближайшем окружении ценопопуляции *D. romana*.

На горе Кастель на некоторых пчелах-опылителях нами были обнаружены поллинии *D. romana* окрашенные в красный цвет (рис. 14). Это дает основания предположить, что для этих пчел основным кормовым растением является *Lamium purpureum* (рис. 12e), в то же время, видимо, соцветия *D. romana* оказались достаточно привлекательны для этих видов опылителей. На цветках *Lathyrus rotundifolius* так же были пойманы пчелы, несущие на себе поллинии *D. romana*. Поскольку цветки этих видов окрашены в пурпурные тона, эти виды нельзя считать модельными, однако среди пчел, их посещающих могут быть и другие виды – опылители *D. romana*. Таких пчел орхидея привлекает яркостью соцветия.

Как отмечалось выше, почти все соцветия *D. romana*, произрастающих в Осиновой балке имеют бело-желтоватую окраску. Такой цвет лепестков в этом фитоценозе имеет небольшое число других растений (рис. 13б) – чина золотистая, примула бесстебельная, гусиный лук желтый, первоцвет крупночашечковый. Нами отмечен факт перелета пчел-опылителей с цветков чины золотистой на цветки *D. romana*. Не оказавшийся в пределах учетных площадок вид – хохлатка Маршала (*Corydalis cava* subsp. *marschalliana*), также заслуживает внимание как модельное растение. Тем более, что этот вид относится к одному из основных комоных растений пчел, в окружении Осиновой балки в период цветения *D. romana* (рис. 7 б, в).

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

Список литературы

- Ена А. В. Природная флора Крымского полуострова. – Симферополь: Ю.Оріанда, 2012. – 232 с.
 Иванов С. П., Холодов В. В. Анализ характера опыления безнектарных орхидей (Orchidaceae) в зависимости от их пространственного размещения // Вопросы развития Крыма. Вып 15. Проблемы инвентаризации крымской биоты. – 2003. – С. 57–65.
 Иванов С. П., Холодов В. В., Фатерыга А. В. Орхидеи Крыма: состав опылителей, разнообразие систем и способов опыления и их эффективность // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Сер. Биология, химия. – 2009. – Т. 22, № 1. – С. 24–34.
 Определитель высших растений Украины / [Отв. ред. Ю. Н. Прокудин]. – К.: Наукова думка, 1987. – 548 с.
 Определитель насекомых европейской части СССР. Т. III. Перепончатокрылые. Первая часть / [Под ред. Г. С. Медведева]. – Л.: Наука, 1978. – 584 с.
 Осичнюк Г. З. Фауна України. Т. 12. Вип. 5. Пчелы-андрениды. – К.: Наук. думка, 1977. – 328 с.



Рис. 12. Цветение мелиттофильных растений, цветущих одновременно с орхидеей *Dactylorhiza romana* в месте ее произрастания в Крыму
а – примула бесстебельная (*Primula acaulis*), *б* – зубянка пятилистная (*Cardamine quinquefolia*), *в* – хохлатка Пачоского (*Corydalis raczoskii*), *г* – гусиный лук жёлтый (*Gagea lutea*), *д* – чина золотистая (*Lathyrus aureus*), *е* – яснотка пурпурная (*Lamium purpureum*) (фото С. Майорова), *ж* – первоцвет крупночашечковый (*Primula macrocalyx*).

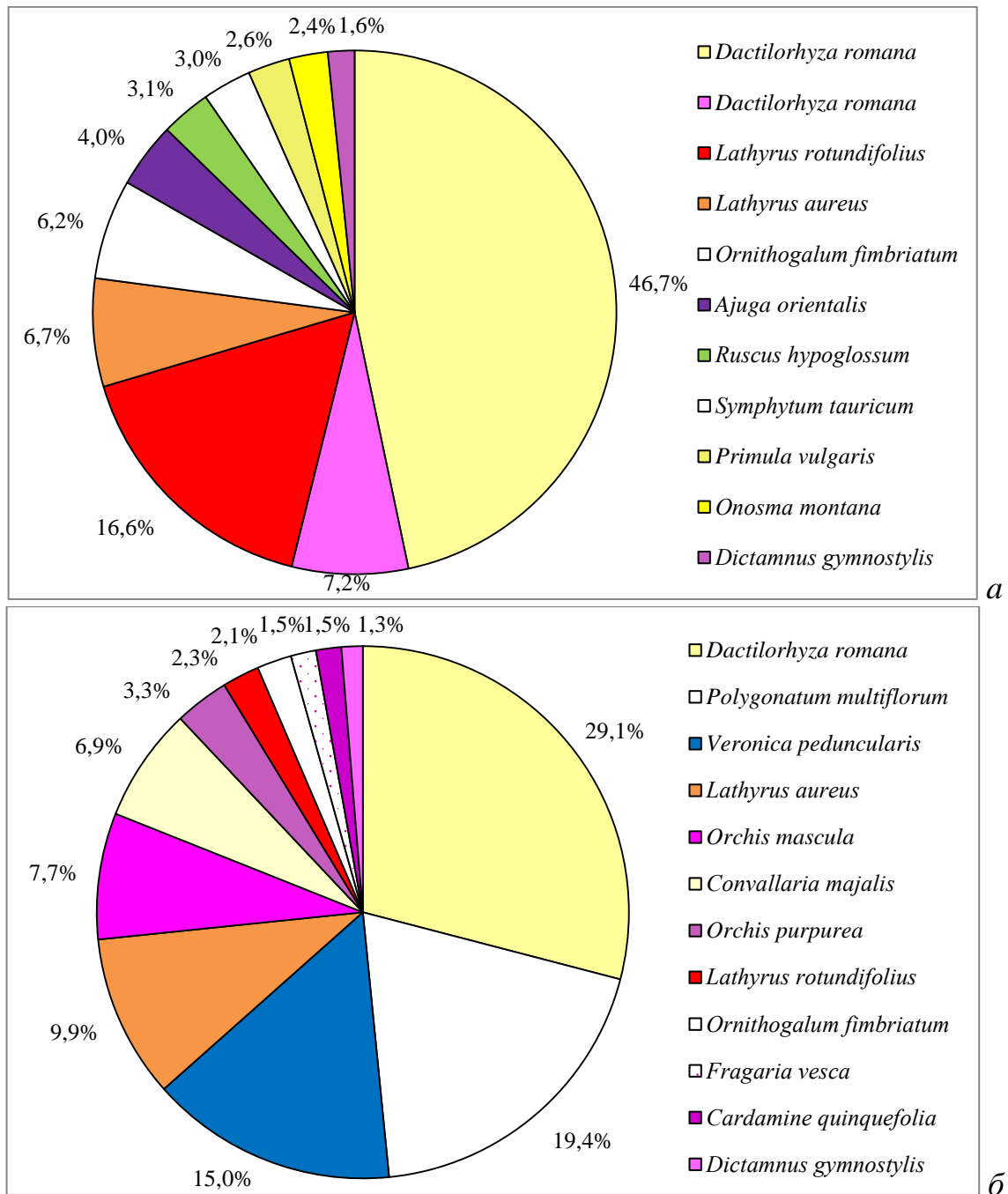


Рис. 13. Соотношение числа цветков разных видов мелитофильных растений, цветущих в ближайшем окружении ценопопуляций *Dactylorhiza romana* на горе Кабель (а) и в Осиновой балке (б)

Сволынский А. Д., Иванов С. П., Курамова В. В. Особенности антэкологии *Dactylorhiza romana* (Orchidaceae) в Крыму: распространение, фенология, пространственное размещение и морфометрия цветущих растений. – Экосистемы. – 2023. – 33. – 119–133.

Сволынский А. Д., Иванов С. П., Курамова В. В. Особенности антэкологии *Orchis mascula* (L.) L. в Крыму // Бюллетень Никитского ботанического сада. – 2023а. В печати.

Сволынский А. Д., Иванов С. П., Фатерьга А. В. Особенности антэкологии ятрышника прованского (*Orchis provincialis*, Orchidaceae) в Крыму: фенология, пространственное распределение, морфометрия цветков и соцветий // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014. – Вып. 10. – С. 68–76.



Рис. 14. Пчелы – опылители *Dactylorhiza romana* в Крыму с поллинариями орхидеи
а – *Anthophora plumipes* (самец); б – *Andrena nitida* (самка); в – *Bombus pascuorum* (самка); г – *Bombus hortorum* (самка).

Фегри К., Пэйл Л. Основы экологии опыления. – М.: Мир, 1982. – 381 с.

Ackerman J. D., Phillips R. D., Tremblay R. L., Karremans A., Reiter N., Peter C., Bogarín D., Pérez-Escobar O. A., Liu H. Beyond the various contrivances by which orchids are pollinated: global patterns in orchid pollination biology // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2023. – Vol. XX. – P. 1–30.

Claessens J., Kleynen J. The Flower of the European Orchid. Form and Function. – Voerendaal, 2011. – 439 p.

Pijl L., Dodson C. H. Orchid Flowers: Their Pollination and Evolution. – Coral Gables: University of Miami Press, 1966. – 214 p.

Svolynskiy A. D., Ivanov S. P., Kuramova V. V. Peculiarities of orchid anthecology of *Dactylorhiza romana* (Sebast.) Soó (Orchidaceae) in Crimea: pollinators, system of their attraction, pollination level // Ekosistemy. 2023. Iss. 35. P. 162–180.

The species composition of pollinators of *Dactylorhiza romana* orchid in two Crimean localities: on Kastel Mountain (Southern Coast of Crimea) and on the western slope of Northern Demerdzhi Mountain range in Osinovaya Balka (Mountainous Crimea) was identified. Fourteen bee species were recorded as pollinators: *Andrena flavipes*, *A. lathyri*, *A. nitida*, *A. sp.*, *Osmia bicornis*, *Anthophora plumipes*, *Eucera nigra*, *E. nigrescens*, *Bombus argillaceus*, *B. hortorum*, *B. pascuorum*, *B. terrestris*, *Melecta luctuosa*, *Apis mellifera*. Nine bee species were involved in the pollination of the *D. romana* cenopopulation on Mt. Kastel, whereas 13 bee species were involved in Osinovaya Balka. Moreover, 7 species were common for both two locations. The ratio of pollinator species was different. On the Southern Coast of Crimea there were more *Anthophora* and *Eucera* bees, while *Andrena* and *Bombus* bees dominated in Mountainous Crimea. Male bees are twice as active in visiting and pollinating orchid flowers as female bees. The density of pollinating bees evaluated by the special indicator "proportion of flowers of the first date" was higher in Mountainous Crimea (39 %) than in the Southern Coast of Crimea (31 %). At the same time, pollinator activity estimated by the indicator "repeat flower visits" was higher in the Southern Coast of Crimea (2.1) compared to Mountainous Crimea (1.8). According to the monitoring data during 3 seasons the share of pollinated flowers in the Southern Coast of Crimea varied from 29 to 37 % (on the average 34), and in the Mountainous Crimea from 21 to 37 % (on the average 30 %). The higher proportion of pollinated flowers on the Southern Coast of Crimea (with a lower number of bees) resulted from the higher activity of pollinators. All bee species recorded as pollinators of *D. romana*, are well compatible (in terms of linear head and mouthparts) with the flower of *D. romana*. The system of attracting *D. romana* pollinators is based on attracting inexperienced pollinators and also on exploiting the similarity of the orchid's inflorescence with the inflorescence of rewarding plant species such as: *Corydalis cava* subsp. *marschalliana*, *Lathyrus aureus*.

Key words: *Dactylorhiza romana*, Orchidaceae, pollinator species composition, pollinator attraction system, pollination level, Crimea.

Поступила в редакцию 10.04.23

Принята к печати 05.06.23