

Особенности антэкологии *Orchis mascula* (L.) L. (Orchidaceae) в Крыму: видовой состав опылителей, морфологическая совместимость цветков и опылителей, уровень опыления и система привлечения опылителей

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

На материале изучения двух крымских ценопопуляций, расположенных в урочище Карабель-Даг (горные леса Крыма) и на горе Чакатыш (Южный берег Крыма), выявлены особенности антэкологии орхидеи ятрышника мужского – *Orchis mascula* L. Сравнение морфометрических показатели соцветий и цветков, изученных ценопопуляций, позволило выявить ряд достоверных отличий по ряду качественных и количественных показателей. В частности, соцветия в урочище Карабель-Даг содержали меньшее число цветков при более плотном их расположении в соцветии, а цветки отличались большими размерами зева цветка и более коротким шпорцем. На цветках орхидеи отловлено 57 экземпляров пчел 13 видов, в том числе, с гемиполлинарными орхидеи – 9 особей 8 видов: *Andrena nitida* (Müller)*, *Osmia bicornis* L., *Anthophora plumipes* Pallas*, *Bombus haematurus* Kriechbaumer*, *Bombus hortorum* L., *Bombus pascuorum* Scopoli, *Bombus terrestris* L.*, *Xylocopa valga* Gerstäcker*. Особи еще 5 видов отловлены на цветках орхидеи без гемиполлинарив: *Andrena flavipes* Panzer*, *Andrena lathyri* Alfken*, *Eucera* cf. *nigra* Lep*, *Eucera nigrescens* Perez.* и *Apis mellifera* L. Морфологическое соответствие пчел последних 5 видов цветкам орхидеи позволяет также отнести их к законным опылителям *O. mascula* в Крыму. Виды, отмеченные звездочкой, зарегистрированы как опылители *O. mascula* впервые. Еще 14 видов пчел, летающих в период цветения *O. mascula* в местах произрастания этой орхидеи, признаны потенциальными опылителями на основании морфологического соответствия головы этих видов пчел и цветка орхидеи. В двух изученных крымских ценопопуляциях *O. mascula* за 3 сезона наблюдений отмечен стабильный и относительно высокий уровень опыления цветков – от 26 % до 53 %. Уровень опыления *O. mascula* отличался сильнее по отдельным сезонам и в меньшей степени между ценопопуляциями в один и тот же год. Привлечение опылителей на цветки *O. mascula* осуществляется за счет яркости соцветий и подражания нектароносным видам растений, цветущим одновременно с *O. mascula*. Полученные данные позволяют сделать предположение о существовании в Крыму двух экологических форм *O. mascula* – горно-лесной и южнобережной.

Ключевые слова: *Orchis mascula*, Orchidaceae, видовой состав опылителей, морфологическая совместимость цветков и опылителей, уровень опыления, система привлечения опылителей, Крымский полуостров.

ВВЕДЕНИЕ

Орхидные (Orchidaceae Juss.) насчитывает около 28 тысяч видов (Christenhusz, Byng, 2016). Это относительно молодое семейство характеризуется разнообразием жизненных форм, разнообразием форм и окраски цветков, наличием множества подвидов и гибридов. Сложность биоценологических связей орхидей, включая специфические взаимоотношения с опылителями, во многих случаях исключают вознаграждение их пыльцой и нектаром (Askerman et al., 2023), делает их интересным объектом исследований. Большинство орхидей – это редкие охраняемые виды. В частности, все виды орхидей, произрастающие на территории Крымского полуострова (Kreutz et al., 2018; Фатерыга и др., 2019), включены в Красные книги Республики Крым (Красная книга..., 2016) и города Севастополя (Красная книга..., 2018).

Орхидеи Крымского полуострова интенсивно изучаются с начала 20 века (Вульф, 1930). В настоящее время большое внимание уделяется вопросам антэкологии и, в частности, вопросам опыления орхидей (Назаров, Иванов, 1990; Лагутова, Назаров, 1993; Назаров, Ефетов, 1993; Иванов, Холодов, 1999; Холодов и др., 2002; Иванов и др., 2008, 2009; Ivanov et al., 2011; Сволынский, Иванов, 2012; Фатерыга, Иванов, 2012; Fateryga et al., 2013;

Сволынский и др., 2014, 2023a). Антэкология ятрышника мужского (*Orchis mascula* L.) в Крыму изучалась в ходе работы А. Д. Сволынского над диссертацией (Сволынский, 2016), однако публикация материалов этих исследований была осуществлена пока только в отношении фенологии цветения и пространственного распределения особей *O. mascula* в ценопопуляциях (Сволынский и др., 2023б).

Цель работы – изучить особенности антэкологии *O. mascula* в Крыму, выявить видовой состав опылителей, соответствие морфологических структур цветка и головы опылителей, оценить эффективность опыления и выявить систему привлечения опылителей на примере двух ценопопуляций, расположенных на Южном берегу Крыма и в горном Крыму.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Особенности антэкологии *O. mascula* изучали в двух ценопопуляциях: на южном склоне горы Чакатыш: N 44°42'29.10", E 33°98'75.89", 460 м н. у. м., пгт. Голубой залив, а также в урочище Карабель-Даг на западном склоне горы Северная Демерджи: (N 44°78'78.54", E 34°36'71.89"; 795 м н. у. м., с. Перевальное). В локалитете Чакатыш растения произрастали на склоне южной экспозиции, в составе дубово-грабникового леса, а в урочище Карабель-Даг – на участке склона юго-западной экспозиции в буковом лесу (рис. 1а).

Основной материал был собран в сезоны 2013–2015 годов. Дополнительный материал собирался в последующие годы.

Видовой состав опылителей изучали в ходе отлова пчел в полевых условиях. Замеченные на цветках орхидеи пчелы отлавливались энтомологическим сачком и замаривались. После замаривания пчелы сразу накалывались на энтомологические булавки. Немедленное накалывание пчелы на булавку и помещение ее в отдельную коробку обеспечивало сохранение гемиполлиналиев, если таковые имелись на лицевой стороне головы пчелы (рис. 2).

Соответствие морфологических структур цветка и головы опылителей изучали в ходе сопоставления параметров определенных структур цветка и головы пчелы, входящих в соприкосновение в момент посещения цветка пчелой (рис. 3).

Сравнение этих параметров позволяло оценить степень их соответствия, а значит и эффективность работы опылителей.

Характер взаимоотношений пчел-опылителей и орхидеи *O. mascula* изучали по методике, подробно изложенной в одной из наших предыдущих публикаций (Сволынский и др., 2023б). Методика основана на подсчете соотношения цветков 8 разных состояний, в котором может находиться цветок после посещения его опылителем (рис. 4).

Для статистического анализа использовали программы MS Excel и PAST. Рассчитывались среднее значение, стандартное отклонение и достоверность отличия средних.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Морфометрические показатели соцветий и цветка. Соцветия *O. mascula* отдельных особей заметно отличаются по окраске цветков, плотности их расположения и числу (рис. 1 б–г). На рисунке 5 представлены гистограммы распределения генеративных растений *O. mascula* в урочище Карабель-Даг и на горе Чакатыш по числу цветков в соцветии. Обе гистограммы близки к нормальному распределению.

В урочище Карабель-Даг наиболее часто встречаются экземпляры с 17–19 цветками в соцветии, при среднем значении $16,3 \pm 4,6$. В локалитете Чакатыш распределение носит бимодальный характер при среднем значении $18,4 \pm 7,1$. Следует также отметить, что в этом локалитете было зарегистрировано соцветие с 44 цветками, в то время как в урочище Карабель-Даг максимальное число цветков составило 27. Кроме того, наблюдается небольшая правосторонняя асимметрия распределения – сдвиг в сторону меньших значений.

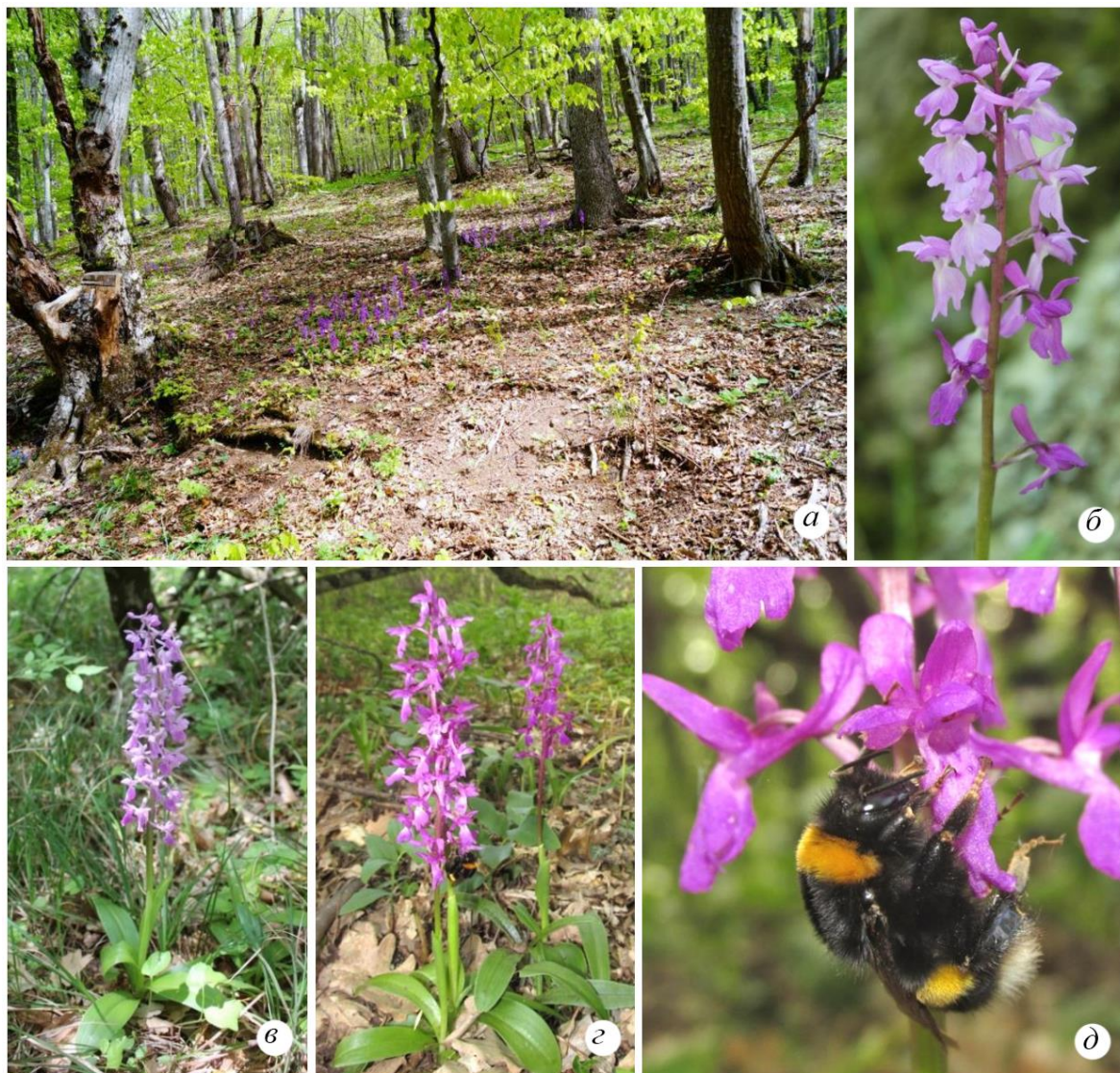


Рис. 1. Цветение орхидеи *Orchis mascula*

Группа растений в урочище Карабель-Даг (а); соцветия с разной плотностью цветков, с разным числом цветков и разных оттенков цвета (б–г); матка шмеля *Bombus terrestris*, извлекающая гемиполлинии из цветка орхидеи (д). Фото г и д Фатерыги А. В.

Результаты изучения филлотаксиса цветков в соцветиях двух изученных ценопопуляций представлены на рисунке 6, на котором представлены модели соцветий, построенные с использованием средних значений их основных линейных и количественных показателей. Соцветия в локалитете Чакатыш отличаются от соцветий в урочище Карабель-Даг большим числом цветков и менее плотным расположением цветков в соцветии.

Изучение соцветий *O. mascula* в отношении взаимного расположения цветков показали, что в обоих локалитетах 85 % соцветия являются левозакрученными (при взгляде сверху). Средний угол между двумя следующими друг за другом цветками составляет 130° .

В таблице 1 представлены сравнительные данные морфометрии цветков *O. mascula* из двух изученных локалитетов. Из данных таблицы следует, что цветки *O. mascula* из локалитета урочище Карабель-Даг имеют большую длину канала шпорца, меньшую высоту отверстия шпорца на входе и меньшее расстояние от прилипалец до входа в шпорец, чем цветки *O. mascula* из локалитета Чакатыш.



Рис. 2. Пчелы – опылители *Orchis mascula* с гемиполлинариями орхидеи
Пояснения к рисунку: а – *Osmia bicornis* (самка); б – *Andrena nitida* (самка).

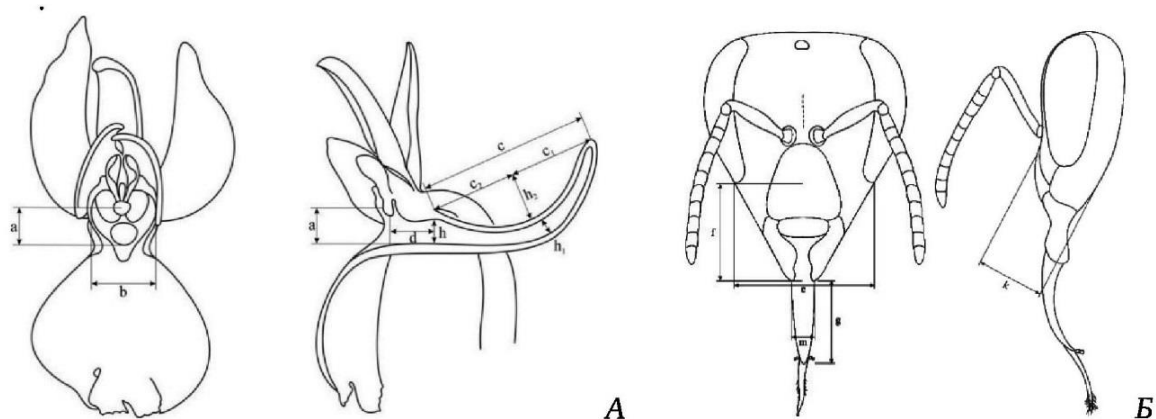


Рис. 3. Параметры цветка *Orchis mascula* и головы пчелы, имеющие значение для опыления
цветка при контакте его с опылителем

Цветок (А): а – расстояние от центра прилипалец до губы (высота зева венчика); б – ширина зева венчика; d – расстояние от прилипалец до входа в шпорец; h – высота входа в шпорец; h₁ – высота канала шпорца в месте максимального изгиба; h₂ – высота дуги изгиба шпорца; с – расстояние от основания шпорца до его кончика (длина хорды); с₁ – расстояние от кончика шпорца до основания высоты дуги изгиба шпорца; с₂ – расстояние от основания высоты дуги изгиба шпорца до основания шпорца. Голова пчелы (Б): с – ширина головы на уровне центра наличника; f – расстояние от центра наличника до конца жвал; g – длина галеа (наружные лопасти максилл); m – ширина галеа на основании; k – высота головы на уровне центра наличника.

Нельзя не отметить, что у всех морфологических показателей цветков из урочища Карабель-Даг коэффициент вариабельности меньше, чем у цветков из локалитета Чакатыш.

Все параметры соцветий и цветков *O. mascula*, по которым нами выявлены отличия, имеют непосредственное отношение к совместимости цветка и насекомого-опылителя в момент их контакта. Исходя из этого и учитывая отмеченные нами отличия параметров, можно предположить, что изученные нами ценопопуляции (достаточно удаленные друг от друга) ориентированы на разных опылителей.

Видовой состав опылителей. За период исследований в двух пунктах произрастания *O. mascula* на цветках орхидеи отловлено 57 экземпляров пчел, в том числе, с гемиполлинариями орхидеи – 9 особей 8-ми видов (табл. 2). Однако только 3 вида пчел отмечены в обоих пунктах.

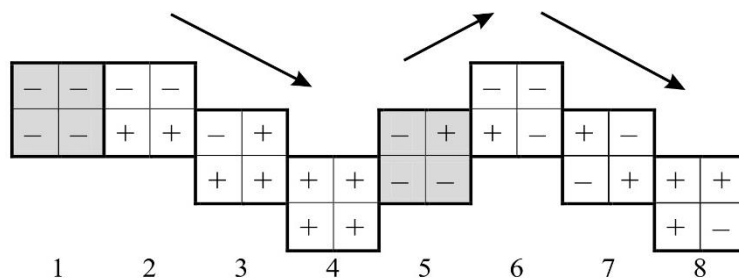


Рис. 4. Условные обозначения восьми возможных состояний цветка орхидеи после посещения его опылителем

1 – вынесены оба гемиполлинария, на рыльце нет массул; 2 – вынесены оба гемиполлинария, с обеих сторон есть массулы; 3 – один гемиполлинарный вынесен, на рыльце с обеих сторон есть массулы; 4 – оба гемиполлинария не вынесены, на рыльце с обеих сторон есть массулы; 5 – один гемиполлинарный вынесен, на рыльце нет массул; 6 – оба гемиполлинария вынесены, на рыльце с одной стороны есть массулы; 7 – один гемиполлинарный вынесен, на рыльце с одной стороны есть массулы; 8 – оба гемиполлинария не вынесены, на рыльце с одной стороны есть массулы. Стрелки, направленные вниз, показывают снижение уровня мотивации опылителей, а направленные вверх – повышение.

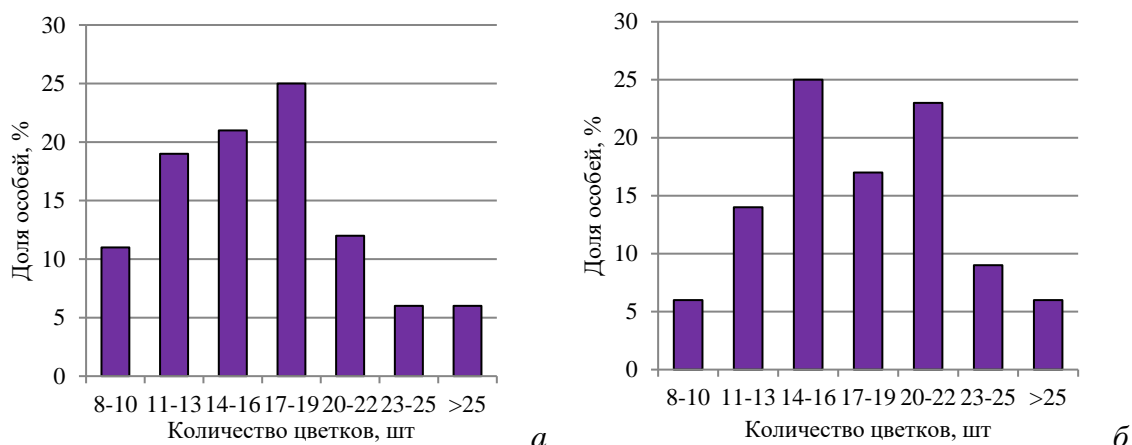


Рис. 5. Гистограммы распределения генеративных растений *Orchis mascula* в урочище Кармель-Даг (а) и в локалитете на горе Чакатыш (б) по числу цветков в соцветии

Пчелы 8 видов несли 15 гемиполлинарив. Три особи – по одному и шесть – по 2. Пчелы 5 видов были отловлены без гемиполлинарив. Эти пчелы были отловлены в момент, когда они еще не вступили в тесный контакт с цветками орхидеи и не успели получить гемиполлинарив.

В урочище Кармель-Даг отловлены пчелы 9 видов, из которых пчелы 8 видов несли 13 гемиполлинарив. На горе Чакатыш, на соцветиях *O. mascula* отловлено 7 видов пчел, но только на пчелах одного вида были обнаружены гемиполлинаривы – по одному на каждой.

Выявленные нами отличия в видовом составе опылителей урочища Кармель-Даг и горы Чакатыш подтверждает высказанное выше предположение, что изученные нами ценопопуляции *O. mascula* ориентированы на разных опылителей.

В монографии Дж. Класенса и Ж. Клейнена (Claessens, Kleynen, 2011) на основании публикаций более 10 авторов в качестве опылителей *O. mascula* приводятся: 1 представитель отряда Coleoptera, 4 – Diptera, 2 – Lepidoptera и 29 представителей Hymenoptera, в том числе 28 видов пчел.

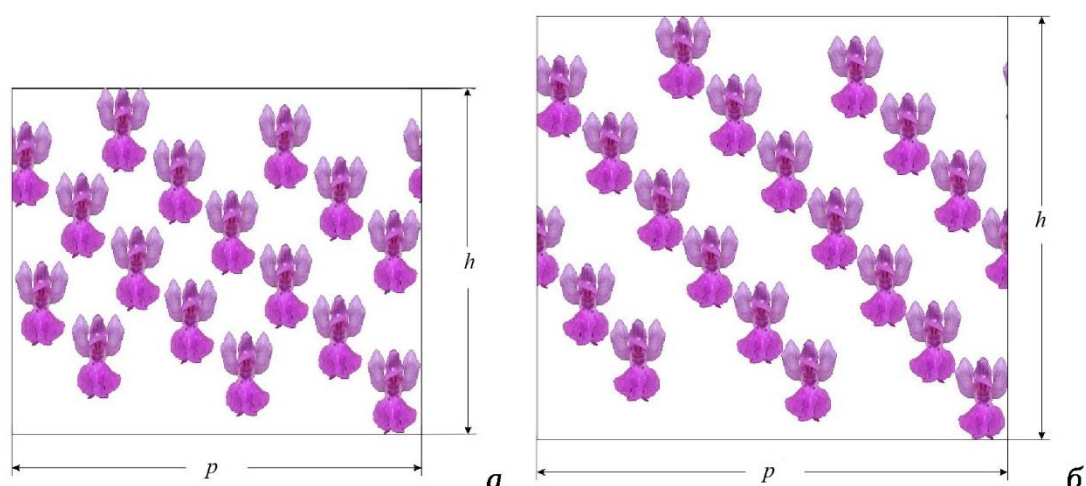


Рис. 6. Цилиндрический филлотаксис соцветия *Orchis mascula* в урочище Карabelь-Даг (а) и в локалитете на горе Чакатыш (б)
 p – периметр окружности соцветия; h – высота соцветия.

Таблица 1

Основные морфометрические показатели цветка *Orchis mascula*

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

Примечание к таблице. Буквенные обозначения параметров соответствуют рисунку 3. Отличия между величинами параметров, отмеченных звездочкой, достоверны при $p < 0,05$.

Морфологическое соответствие цветков орхидей и пчел-опылителей. Сравнение параметров цветков и параметров головы опылителей проводилось попарно. При этом сравнивались параметры тех структур цветка и пчел, которые в момент посещения цветка пчелой находятся в прямом контакте. Например, высота зева венчика и высота головы пчелы на уровне центра наличника, ширина входа в канал шпорца цветка и ширина хоботка (галея) пчелы.

Сравнение соответствующих пар параметров «высота зева венчика цветка» – «высота головы на уровне центра наличника» и «широта зева венчика» – «широта головы на уровне центра наличника» (рис. 7) показало, что все пчелы, отловленные на соцветиях *O. mascula*, по ширине и высоте головы соответствуют соответствующим параметрам цветка и могут

Таблица 2

 Видовой состав пчел, опылителей *Orchis mascula* в двух пунктах произрастания в Крыму

№	Виды пчел и принадлежность к семейству	Гора Чакатыш	Урочище Карабель-Даг	Всего, экз.
Andrenidae				
1	<i>Andrena flavipes</i> Panzer, 1799	1♀ / 2♂		1♀ / 2♂
2	<i>Andrena lathyri</i> Alfken, 1899		1♀ / 4♂	1♀ / 4♂
3	<i>Andrena nitida</i> (Müller, 1776)		5♀ (2)	5♀ (2)
Megachilidae				
4	<i>Osmia bicornis</i> (Linnaeus, 1758)	8♀	2♀ (1) 3♂ (1)	10♀ (1) 3♂ (1)
Apidae				
5	<i>Anthophora plumipes</i> (Pallas, 1772)	6♀ (1) 5♂ (1)		6♀ (1) 5♂ (1)
6	<i>Eucera cf. nigra</i> Lepeterier, 1841	2♂		2♂
7	<i>Eucera nigrescens</i> Pérez, 1879	3♂		3♂
8	<i>Bombus haematurus</i> Kriechbaumer, 1870		1♀ (1)	1♀ (1)
9	<i>Bombus hortorum</i> (Linnaeus, 1761)		5♀ (5)	5♀ (5)
10	<i>Bombus pascuorum</i> (Scopoli, 1763)	1♀	2♀ (1)	3♀ (1)
11	<i>Bombus terrestris</i> (Linnaeus, 1758)		1♀ (1)	1♀ (1)
12	<i>Xylocopa valga</i> Gerstäcker, 1872		1♀ (1)	1♀ (1)
13	<i>Apis mellifera</i> L., 1758	3♀	1♀	4♀
Всего, экз.		31 (2)	26 (13)	57 (15)
Всего видов		7	9	

Примечание к таблице. В скобках указано число особей с гемиполлинарными.

извлекать гемиполлинарии. Подтверждением этого является то, что пчелы, имеющие крайние значения этих параметров – *Anthophora plumipes*, *Bombus hortorum* и *Xylocopa valga* (близкие к верхнему пределу высоты головы), а также *Osmia bicornis* и *Bombus terrestris* (близкие к нижнему пределу высоты головы) отловлены на соцветиях *O. mascula* с гемиполлинарными.

Анализ соответствия других параметров цветка и головы пчел, важных для успешного извлечения гемиполлинариев и последующего их использования для опыления ятрышника мужского, показал еще большее соответствие, то есть без приближения к крайним значениям. Речь идет о таких парах параметров как «расстояние от прилипалец до входа в шпорец цветка» и «расстояние от центра наличника пчелы до конца жвал», а также «длина шпорца цветка» и «длина хоботка (галеа) пчелы», а также «ширина входа в шпорец» и «ширина хоботка пчелы».

Таким образом, все виды пчел, из числа отловленных без гемиполлинариев, могут считаться потенциальными опылителями этой орхидеи.

Характер взаимоотношений с опылителями и уровень опыления. В двух крымских ценопопуляциях *O. mascula* за 3 сезона наблюдений отмечен стабильный и относительно высокий уровень опыления цветков – от 26 % до 53 % (рис. 8).

Кроме возможности оценить уровень опыления орхидеи, анализ соотношения цветков разного состояния дает возможность оценить взаимоотношения орхидеи и опылителей по таким показателям как относительная плотность пчел-опылителей (показатель – доля цветков первого свидания) и их активность или настойчивость (несмотря на отсутствие вознаграждения) в посещении цветков орхидеи. Другими словами, дает возможность оценить привлекательность для опылителей цветков орхидеи. Это качество отражает коэффициент повторности посещения цветков.

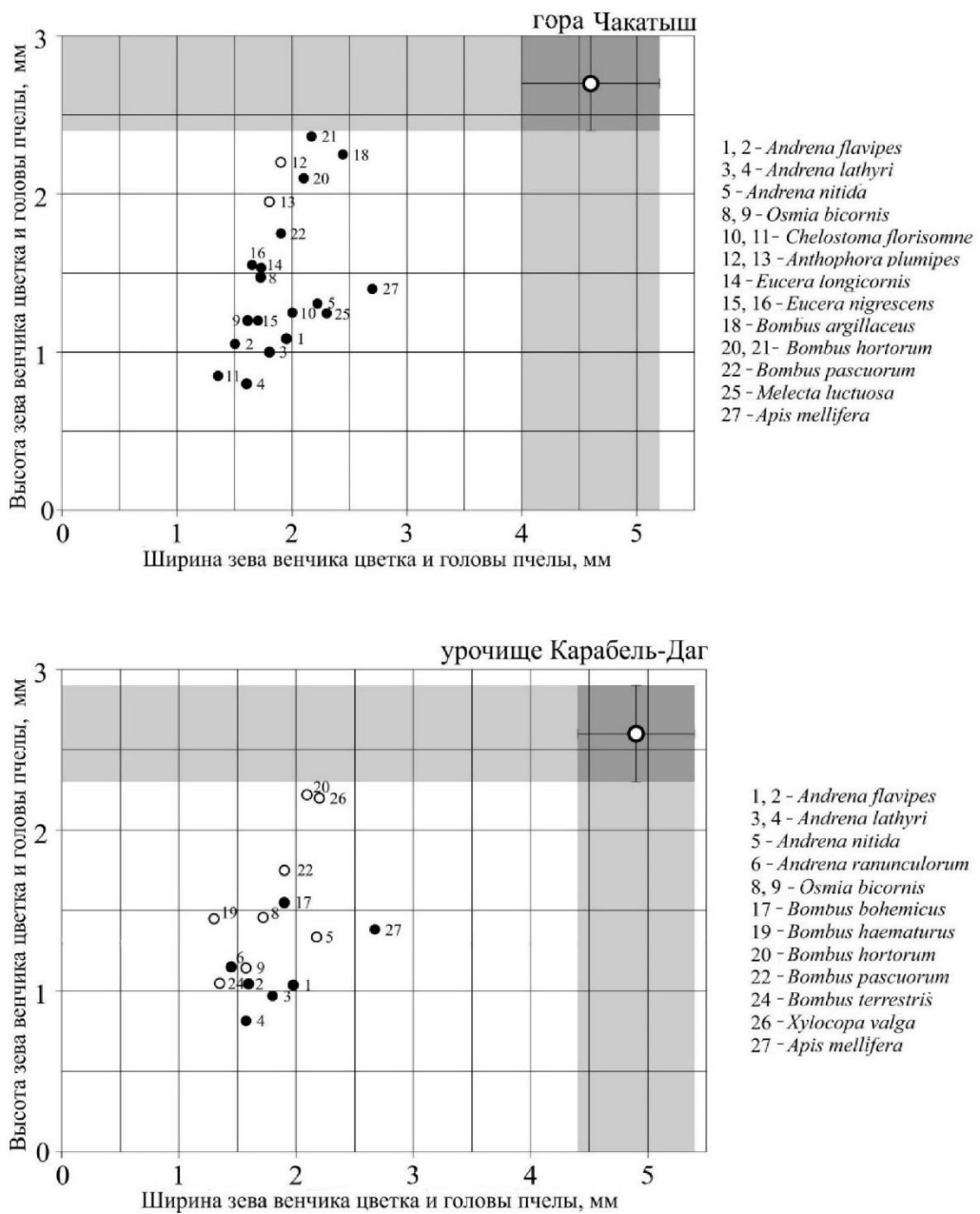


Рис. 7. Соответствие размерных показателей зева венчика цветка *Orchis mascula* и головы пчел-опылителей

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

Наибольшая относительная плотность опылителей отмечена в 2013 году в обеих ценопопуляциях – 50 % цветков первого свидания на горе Чакатыш и 40 % в урочище Карабель-Даг. В этот год наблюдалась дружная весна и наиболее быстрое накопление положительных температур. Соответственно такими же дружными были и вылет пчел после зимовки, и последующий разлет в поисках мест гнездования. Возможно, что именно с этим связаны как высокая плотность опылителей, так и наименьший коэффициент повторности посещения цветков в этот год в обоих локалитетах.

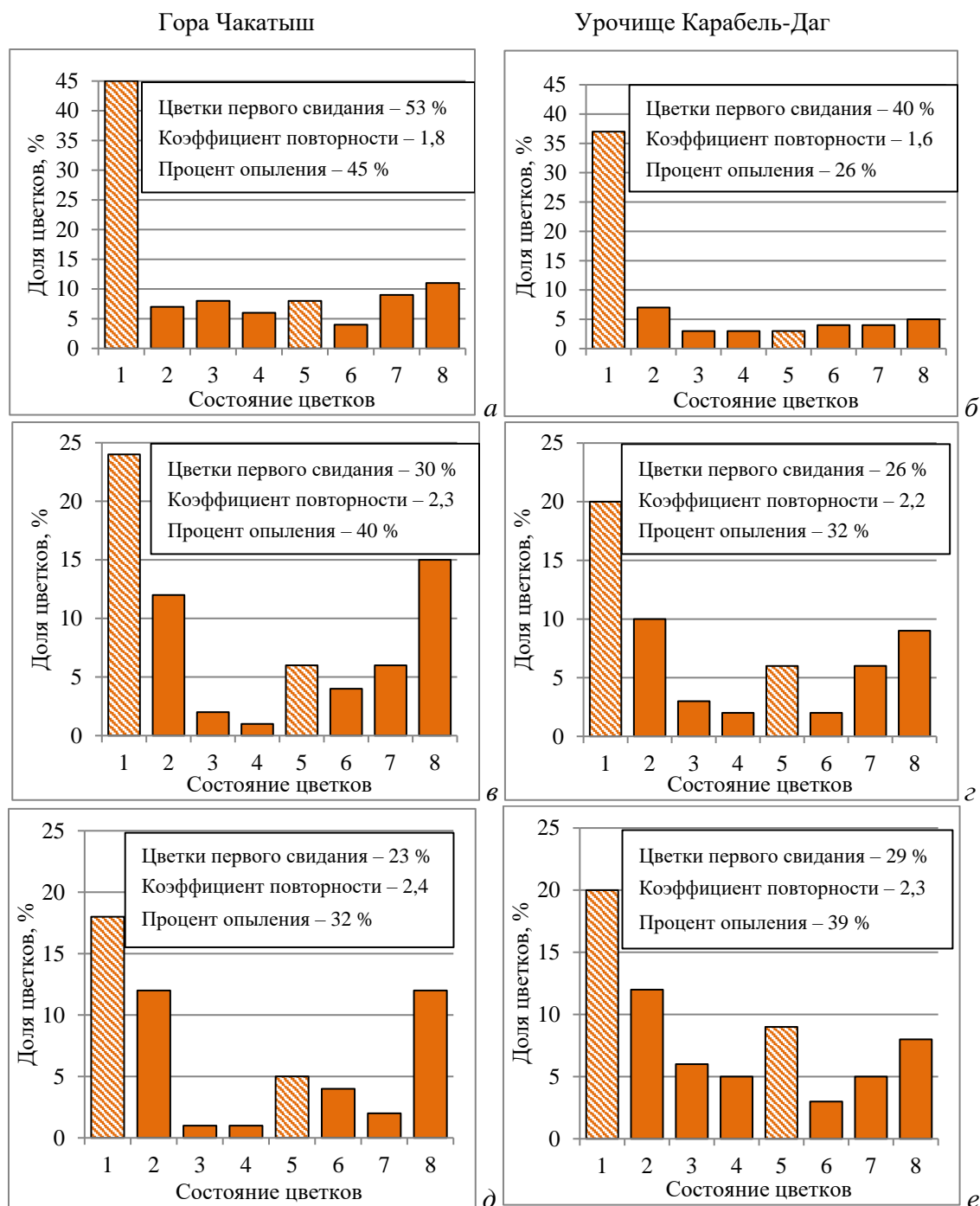


Рис. 8. Соотношение цветков разного состояния и основные показатели деятельности опылителей орхидеи *Orchis mascula* в разные сезоны 2013 год (а и б); 2014 год (в и г); 2015 год (д и е); а, в, д – гора Чакатыш; б, г, е – урочище Карабель-Даг; – цветки первого свидания; – опыленные цветки. Подписи по горизонтальной оси соответствуют рисунку 4.

В последующие годы относительная плотность пчел была заметно ниже и колебалась на горе Чакатыш от 23 до 30 %, а в урочище Карабель-Даг – от 26 до 29 %. При этом повторность посещения цветков была практически одинаковой и колебалась незначительно – 2,2–2,4.

Наибольшая относительная плотность опылителей отмечена в 2013 году в обеих ценопопуляциях – 50 % цветков первого свидания на горе Чакатыш и 40 % в урочище Карабель-Даг. В этот год наблюдалась дружная весна и наиболее быстрое накопление положительных температур. Соответственно такими же дружными были и вылет пчел после зимовки, и последующий разлет в поисках мест гнездования. Возможно, что именно с этим связаны как высокая плотность опылителей, так и наименьший коэффициент повторности посещения цветков в этот год в обоих локалитетах.

Таким образом, уровень опыления орхидеи *O. mascula* в двух изученных ценопопуляциях – на горе Чакатыш и в урочище Карабель-Даг – в каждом из трех сезонов складывался под влиянием сочетания нескольких факторов. Несмотря на значительные колебания по годам, уровень опыления в двух ценопопуляциях (в среднем за три года наблюдений) оказался примерно одинаковым – 35,3 (Чакатыш) и 32,3 % (Карабель-Даг). При этом, уровень опыления *O. mascula* отличался сильнее по отдельным сезонам и в меньшей степени между ценопопуляциями в один и тот же год.

Система привлечения опылителей. Цветки *O. mascula* безнектарны, а пыльца, заключенная в гемиполлинии, недоступна для пчел. Орхидея ятрышник мужской привлекает опылителей обманным путем. Эта орхидея начинает цветение ранней весной в период первых вылетов пчел после зимней диапаузы. В этот период пчелы в поисках кормовых растений посещают все цветущие растения, выбирая, в первую очередь, наиболее привлекательные и только потом – наиболее продуктивные. Цветки *O. mascula* обладают яркой окраской, их соцветия заметны издали и этим привлекают неопытных опылителей (рис. 1 и 9).

Учитывая относительно высокий коэффициент повторности посещения цветков *O. mascula* пчелами, можно предположить, что кроме яркости соцветий, этот вид орхидей использует для привлечения опылителей сходство с некоторыми конкретными видами меллитофильных растений, цветущих одновременно с ним, и являются кормовыми растениями пчел.

В урочище Карабель-Даг сходство по цветовой гамме с цветками *O. mascula* имеют несколько видов растений, цветущих одновременно с орхидеей (рис. 9). *Cardamine quinquefolia* (M.Bieb.) Schmalh. и *Lamium purpureum* L. в целом для урочища отмечены как многочисленные – на отдельных участках наблюдалось их аспекттивное (*C. quinquefolia*) или групповое (*L. purpureum*) цветение (рис. 9 з, к). Кроме того, эти виды являются одними из основных кормовых растений шмелей и других пчел из числа опылителей *O. mascula*.

В локалитете Чакатыш среди растений с соцветиями, сходными по окраске цветков с *O. mascula*, выделяется *Lathyrus laxiflorus* (Desf.) Kuntze, Этот вид является и наиболее многочисленным среди растений, цветущих одновременно с *O. mascula*. Кроме того, этот вид является одним из основных кормовых растений для пчел-опылителей этой орхидеи – *Anthophora plumipes* и таких потенциальных опылителей как *Eucera nigrescens* и *Eucera cf. nigra*. Менее сходны с *O. mascula* по цвету цветков, но зато более близки по форме соцветия два вида меллитофильных растений: *Ajuga orientalis* L. и *Aegonychon purpureocaeruleum* (L.) Holub.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На материале изучения двух крымских ценопопуляций, расположенных в урочище Карабель-Даг (горные леса Крыма) и на горе Чакатыш (Южный Берег Крыма), выявлены особенности анэкологии орхидеи ятрышника мужского (*Orchis mascula* L.). Сравнение морфометрических показатели соцветий и цветков орхидеи в изученных ценопопуляциях позволили выявить ряд достоверных отличий между изученными ценопопуляциями. В частности, соцветия *O. mascula* в урочище Карабель-Даг содержат меньшее число цветков при более плотном их расположении, а цветки отличаются меньшими размерами зева цветка и более тонким и длинным шпорцем.

На цветках орхидеи отловлено 57 экземпляров диких пчел 13 видов, в том числе, с гемиполлиниями орхидеи – 9 особей 8-ми видов: *Andrena nitida* Müller*, *Osmia bicornis* L., *Anthophora plumipes* Pallas*, *Bombus haematurus* Kriechbaumer*, *Bombus hortorum* L., *Bombus pascuorum* Scopoli, *Bombus terrestris* L.*, *Xylocopa valga* Gerstäcker*. Особи еще 5 видов

отловлены на цветках орхидеи без гемиполлиниариев: *Andrena flavipes* Panzer*, *Andrena*

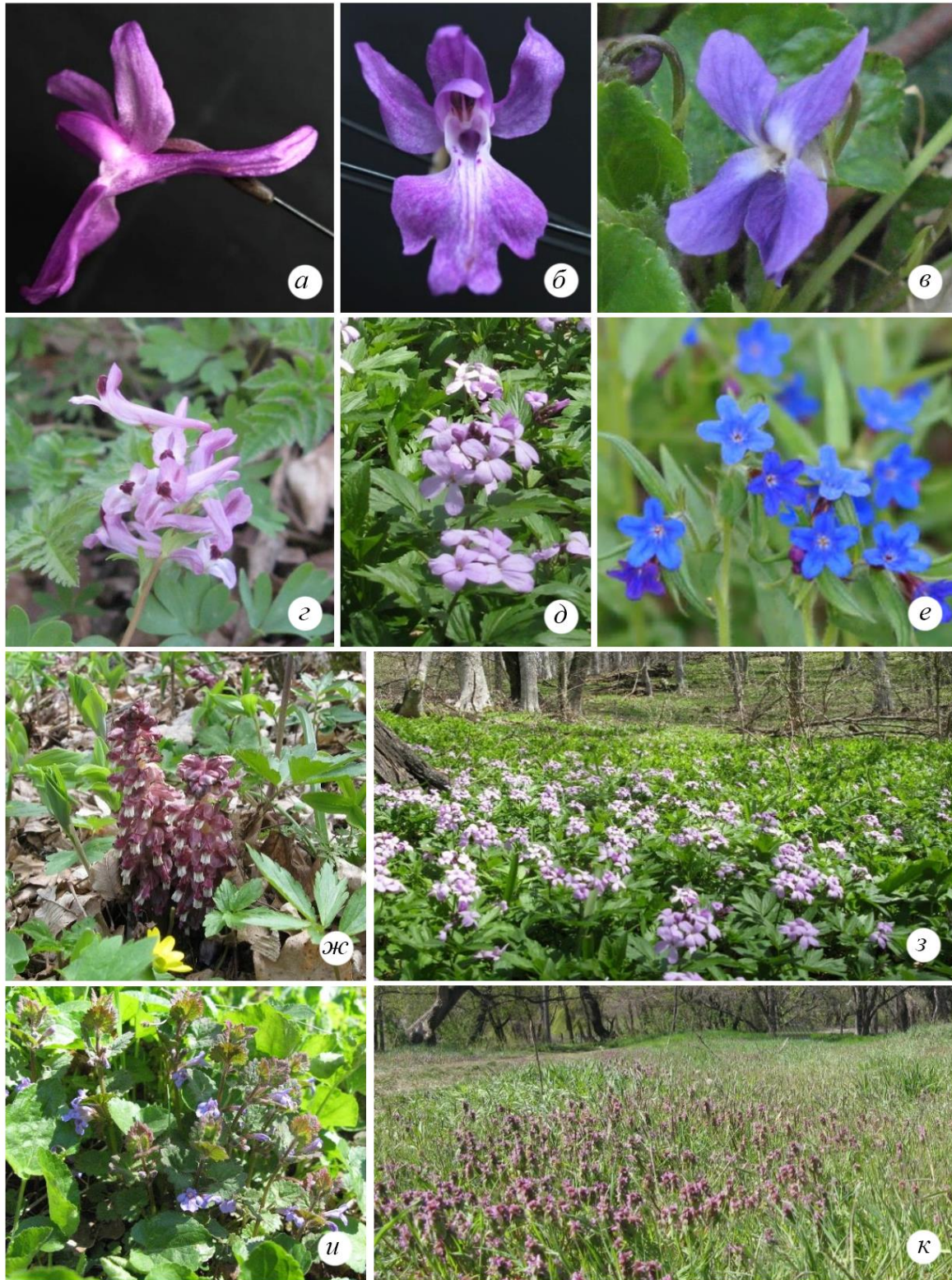


Рис. 9. Цветок орхидеи *Orchis mascula* и его модельные растения в урочище Карабель-Даг. Цветок *O. mascula* в профиль (а) и в анфас (б); фиалка (*Viola* sp.) (в); хохлатка Почоского (*Corydalis raczorskii*) (г); зубянка (*Cardamine quinquefolia*) (д); воробейник (*Aegonychon purpureocaeruleum*) (е);

заразиха Петров крест (*Lathraea squamaria*) (ж); будра (*Glechoma hederacea*) (з); аспективное цветение зубянки (*Cardamine quinquefolia*) (у) и яснотки (*Lamium purpureum*) (к). *lathyri* Alfken*, *Eucera* cf. *nigra* Lep.*, *Eucera nigrescens* Perez* и *Apis mellifera* L. Морфологическое соответствие пчел последних 5 видов цветкам орхидеи позволяет также отнести их к законным опылителям *Orchis mascula*. Виды, отмеченные звездочкой, отмечены как опылители *O. mascula* впервые.

Еще 14 видов диких пчел, летающих в период цветения *O. mascula* в местах произрастания орхидеи, следует считать потенциальными опылителями этой орхидеи на основании морфологического соответствия цветка орхидеи и головы пчел этих видов.

В двух изученных ценопопуляциях *O. mascula* за 3 сезона наблюдений отмечен стабильный и относительно высокий уровень опыления цветков – от 26 % до 53 %. Уровень опыления *O. mascula* отличался сильнее по отдельным сезонам и в меньшей степени между ценопопуляциями в один и тот же год.

Система привлечения опылителей ятрышником мужским осуществляется за счет яркости соцветий и подражания нектароносным видам растений, цветущим одновременно с *O. mascula*. В урочище Карабель-Даг основными модельными растениями служили – *Cardamine quinquefolia* и *Lamium purpureum*, а на горе Чакатыш – *Lathyrus laxiflorus*, *Aegonychon purpureocaeruleum* и *Ajuga orientalis*. Таким образом, орхидея *O. mascula* привлекает опылителей двумя способами. Первый способ – привлечение неопытных опылителей яркостью соцветий в период их первых после выхода из зимовки вылетов в поисках нектара. Второй способ – привлечение опылителей за счет сходства с соцветиями некоторых меллиитофильных нектароносных растений – основных кормовых растений пчел, цветущих одновременно с *O. mascula* в местах его произрастания.

Различия в видовом составе опылителей, южнобережной и горно-лесной ценопопуляций *O. mascula*, а также существенные отличия в параметрах филлотаксиса и линейных параметрах цветка, служат дополнительными аргументами в пользу предположения, высказанного в предыдущей нашей публикации (Сволынский и др., 2023б), о существовании в Крыму двух экологических форм ятрышника мужского.

Список литературы

- Вульф Е. В. Флора Крыма. Том 1, вып. 3. Однодольные. – Л.: Изд. Никитского ботанического сада, 1930. – 126 с.
- Иванов С. П., Фатерыга А. В., Тягнирядно В. В. Сравнительная оценка эффективности опыления орхидей в урочище Аян // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2008. – 97. – С. 10–14.
- Иванов С. П., Холодов В. В. Экология опыления орхидеи *Orchis picta* Loisel. (Orchidaceae) в Крыму // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология». – 1999. – 12 (2). – С. 7–9.
- 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. Серия «Биология, химия». – 2009. – 22 (1). – С. 24–34.
- Красная книга города Севастополь. – Калининград; Севастополь: РОСТ-ДООАФК, 2018. – 432 с.
- Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы / [Ред. А. В. Ена, А. В. Фатерыга]. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2016. – 480 с.
- Лагутова О. И., Назаров В. В. Экология опыления *Dactylorhiza romana* Soó (Orchidaceae) // Украинский ботанический журнал. – 1993. – 50 (1). – С. 107–110.
- Назаров В. В., Ефетов К. А. Участие пестрянок (Lepidoptera, Zygaenidae) Крыма в опылении орхидеи *Anacamptis pyramidalis* (Orchidaceae) // Зоологический журнал. – 1993. – 72 (10). – С. 54–67.
- Назаров В. В., Иванов С. П. Участие пчел рода *Chelostoma* Latr. (Hymenoptera, Megachilidae) в опылении мимикрирующих видов *Cephalanthera rubra* (Z.) Rich. и *Campanula taurica* Juz. в Крыму // Энтомологическое обозрение. – 1990. – 69 (3). – С. 534–537.
- Сволынский А. Д. Антэкология четырех видов ранневесенних энтомофильных орхидей (Orchidaceae Juss.) Крыма: автореф. дисс. ... канд. биол. наук: спец. 03.02.08 Экология. – Ялта: Никитский ботанический сад, 2016. – 22 с.
- Сволынский А. Д., Иванов С. П., Курамова В. В. Особенности антэкологии орхидеи пальчатокоренника римского – *Dactylorhiza romana* (Sebast.) Soó (Orchidaceae) в Крыму: опылители, система их привлечения, уровень опыления // Экосистемы. – 2023а. – 35. – С. 162–180.

Свольнский А. Д., Иванов С. П., Курамова В. В. Особенности антэкологии *Orchis mascula* L. (Orchidaceae) в Крыму: фенология цветения, пространственное распределение и морфометрия генеративных особей // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2023б. – № 147. – С. 135–143.

Свольнский А. Д., Иванов С. П., Фатерыга А. В. Особенности антэкологии ятрышника прованского (*Orchis provincialis*, Orchidaceae) в Крыму: опылители, система их привлечения, уровень опыления // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014. – Вып. 11. – С. 144–157.

Фатерыга А. В., Иванов С. П. Экология опыления видов рода *Epipactis* (Orchidaceae) в Крыму // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2012. – Вып. 6. – С. 136–150.

Фатерыга А. В., Ефимов П. Г., Свирин С. А. Орхидеи Крымского полуострова. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2019. – 224 с.

Холодов В. В., Назаров В. В., Иванов С. П. Насекомые посетители и опылители орхидеи *Orchis purpurea* Huds. (Orchidaceae) в Крыму // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. – 2002. – Вып. 12. – С. 77–80.

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.

Christenhusz M. J. M., Byng J. W. The number of known plants species in the world and its annual increase // Phytotaxa. – 2016. – Vol. 261, N 3. – P. 201–217.

Claessens J., Kleynen J. The flower of the European orchid. Form and function. – Voeren-daal & Stein: Jean Claessens & Jacques Kleynen, 2011. – 440 p.

Fateryga A. V., Ivanov S. P., Fateryga V. V. Pollination ecology of *Steveniella satyrioides* (Spreng.) Schltr. (Orchidaceae) in Ayan Natural Landmark (the Crimea) // Ukrainian Botanical Journal. – 2013. – Vol. 70, iss. 2. – С. 195–201.

Ivanov S. P., Fateryga A. V., Kholodov V. V. Pollination ecology of lizard orchid (*Himantoglossum caprinum*) in Crimea. // Okhrana i kultivirovaniye orkhidey [Protection and cultivation of orchids]. – Moscow: KMK Scientific Press Ltd., 2011. – P. 187–194.

Kreutz C. A. J., Fateryga A. V., Ivanov S. P. Orchids of the Crimea. – Sint Geertruid: Kreutz Publishers, 2018. – 576 p.

Svolynskiy A. D., Ivanov S. P., Kuramova V. V. Peculiarities of Anthecology of *Orchis mascula* (L.) L. (Orchidaceae) in Crimea: Species Composition of Pollinates, Morphological Compatibility of Flowers and Pollinates, Pollination Level, and Pollinator Attraction System // Ekosistemy. 2024. Iss. 38. P. 187–199.

The research of two Crimean cenopopulations located in the Karabel-Dag tract (mountainous Crimea) and on Mount Chakatysh (Southern coast of Crimea) revealed the peculiarities of the antecology of the male orchid *Orchis mascula* L. The comparison of morphometric parameters of inflorescences and flowers of the studied cenopopulations specified a number of reliable differences in both qualitative and quantitative parameters. In particular, inflorescences in the Karabel-Dag tract contained fewer flowers with a denser arrangement of flowers in inflorescences, and the flowers exhibited larger sizes of the flower gape and shorter spurs. Fifty-seven specimens of bees of 13 species were captured on orchid flowers, including 9 individuals from 8 species recognized as hemipollinators of the orchid: *Andrena nitida* Müller*, *Osmia bicornis* L., *Anthophora plumipes* Pallas*, *Bombus haematurus* Kriechbaumer*, *Bombus hortorum* L., *Bombus pascuorum* Scopoli, *Bombus terrestris* L.*, *Xylocopa valga* Gerstäcker*. Additionally, five other bee species were caught on the orchid flowers without hemipollinators: *Andrena flavipes* Panzer*, *Andrena lathyri* Alfken*, *Eucera* cf. *nigra* Lep*, *Eucera nigrescens* Perez.* и *Apis mellifera* L. The morphological correspondence of bees of the latest 5 species to orchid flowers qualifies them as legitimate pollinators of *O. mascula* in Crimea. The species marked with an asterisk were recorded as pollinators of *O. mascula* for the first time. Furthermore, 14 additional bee species that were active during the flowering period of *O. mascula* in their habitats were recognized as potential pollinators based on the morphological compatibility of their head structures with the orchid flowers. Over three seasons of observation two studied Crimean cenopopulations of *O. mascula* demonstrated a stable and relatively high level of flower pollination – from 26 % to 53 %. The pollination level of *O. mascula* varied significantly across different seasons while exhibiting less variation between cenopopulations within a single year. Pollinators were attracted to *O. mascula* flowers by the brightness of inflorescences and by imitation of nectar-bearing plant species that bloomed concurrently with *O. mascula*. The obtained data suggest the existence of two ecological forms of *O. mascula* in Crimea: mountain-forest and south coastal.

Key words: *Orchis mascula*, Orchidaceae, species composition of pollinators, morphological compatibility of flowers and pollinators, pollination level, pollinator attraction system, Crimean Peninsula.

Поступила в редакцию 28.07.2024

Принята к печати 28.08.24