

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА ЭФФЕКТИВНОСТИ ОПЫЛЕНИЯ ОРХИДЕЙ В УРОЧИЩЕ АЯН

С.П.ИВАНОВ¹, доктор биологических наук; А.В.ФАТЕРЫГА¹; В.В.ТЯГНИРЯДНО²

¹Таврический национальный университет им. В. И. Вернадского, Симферополь

²Никитский ботанический сад – Национальный научный центр

Введение

Орхидеи занимают особое место в растительном царстве. Семейство *Orchidaceae* второе по количеству видов среди всех высших растений. Несмотря на таксономическое богатство, орхидные относительно константны в своих жизненных формах, все они – наземные или эпифитные травянистые растения. Адаптивная радиация семейства орхидных шла по пути увеличения разнообразия способов привлечения опылителей [12]. Цветки многих орхидей не выделяют нектар и не имеют доступной для насекомых пыльцы. Привлекая опылителей обманным путем, такие орхидеи являются функциональными паразитами насекомых-опылителей [2]. Поэтому их численность не может быть велика, что, в сочетании со сложностью механизмов опыления, делает орхидеи крайне уязвимыми. Все виды орхидей Крыма занесены в Красную книгу Украины [9], и каждый из них заслуживает тщательного изучения. Особенно актуальны исследования, направленные на изучение экологии опыления орхидей, выявление факторов, влияющих на уровень опыления и численность опылителей. К сожалению, в Крыму таких исследований пока проведено немного [3-7,10].

Цель настоящей работы – изучение особенности экологии опыления орхидей, произрастающих в одном из урочищ Крыма, оценка уровня их опыления и значения отдельных факторов, влияющих на опыление.

Объекты и методы исследования

Урочище Аян расположено у северных отрогов нижнего плато горы Чатыр-Даг на высоте около 370 м над уровнем моря. Оно уникально тем, что на небольшой площади (8 га) здесь произрастает 20 видов орхидей (более трети всех орхидей Крыма). Для исследования нами было отобрано 11 видов: *Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich., *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó, *Himantoglossum caprinum* (Bieb.) C. Koch, *Ophrys oestriifera* Bieb., *Orchis laxiflora* Lam., *Orchis picta* Loisel., *Orchis purpurea* Huds., *Orchis simia* Lam., *Orchis tridentata* Scop., *Steveniella satyrioides* (Stev.) Schlechter. и *Platanthera chlorantha* (Cust.) Riechenb. Все эти виды орхидей, за исключением *P. chlorantha*, безнектарны и привлекают опылителей обманным путем. Цветки *P. chlorantha* выделяют нектар и опыляются бабочками.

Исследования в урочище Аян проводились с 2003 по 2007 год. Для иллюстрации выявленных закономерностей в работе приводятся данные наблюдений, полученные в 2005 году, как наиболее полные и репрезентативные. Изучение эффективности опыления орхидей проводилось на основе сравнения ряда показателей, дающих представление о характере взаимоотношений насекомых-опылителей и орхидей каждого из видов. Нами учитывались следующие показатели. Процент опыления (ПО) – отношение количества цветков с массулами на рыльце к общему количеству цветков. Доля цветков, посещенных опылителем впервые (ДВП) – отношение количества цветков с вынесенными поллинариями, но без массул на рыльце к общему количеству цветков. Интенсивность посещения цветков (ИП) – сумма ПО и ДВП. Коэффициент повторности посещения (ПП) – отношение ПО и ДВП. Подробное описание данной методики приведено в литературе [3].

На участках произрастания исследуемых видов орхидей в период их цветения проводился учет количества видов всех одновременно цветущих с ними энтомофильных растений и подсчет количества их соцветий и цветков на специально выделенных учетных площадках (1×50 м). В период цветения орхидей также проводился периодический учет плотности пчел-опылителей стандартными методами.

Результаты и обсуждение

Показатели эффективности опыления изученных видов орхидей, произрастающих в урочище Аян, представлены в табл. 1.

Таблица 1

Показатели эффективности опыления орхидей в урочище Аян

Вид орхидей	Объем выборки		Показатели эффективности			
	кол-во соцветий	кол-во цветков	ДВП, %	ПП	ИП, %	ПО, %
<i>Orchis picta</i>	34	470	17,2	3,6	79,2	62,0
<i>Orchis tridentata</i>	19	340	25,9	1,9	74,7	48,8
<i>Orchis laxiflora</i>	14	300	21,6	2,2	69,0	47,4
<i>Orchis purpurea</i>	10	584	37,9	1,2	81,4	43,5
<i>Orchis simia</i>	10	207	47,8	0,7	83,1	35,3
<i>Dactylorhiza incarnata</i>	10	496	19,1	1,9	54,4	35,3
<i>Steveniella satyrioides</i>	12	123	43,7	0,8	78,9	35,0
<i>Platanthera chlorantha</i>	27	452	39,8	0,7	68,7	28,9
<i>Ophrys oestrifera</i>	38	161	16,3	1,5	41,1	24,8
<i>Anacamptis pyramidalis</i>	11	473	21,5	0,8	38,2	16,7
<i>Himantoglossum caprinum</i>	12	149	4,7	0,3	6,1	1,4

Наибольший уровень опыления зарегистрирован у *O. picta* – 62%. Цветки *O. picta* привлекают опылителей не только яркостью соцветий, но и сходством с цветками *Lamium purpureum* L., служащего кормовым растением для целого ряда видов диких пчел [3]. Наличие модельного растения значительно повышает повторность посещения цветков *O. picta* (до 3,6), что и обеспечивает высокий уровень их опыления. Орхидеи *O. tridentata*, *O. laxiflora*, *O. purpurea*, *O. simia* и *D. incarnata* имеют меньший, но также достаточно высокий для безнектарных видов орхидей процент опыления цветков (35-49%). Все они не имеют модельных растений и привлекают опылителей только за счет яркости соцветий. Тем не менее, *O. tridentata*, *O. laxiflora* и *D. incarnata* имеют относительно высокие показатели повторности посещения цветков (1,9-2,2), а *O. purpurea* и *O. simia* достигают высокого уровня опыления за счет большей плотности опылителей на участках произрастания. Об этом свидетельствует более высокий процент впервые посещенных цветков у этих видов, что в свою очередь достигается за счет максимально высокой доли соцветий этих видов на участках произрастания (табл. 2). Относительно высокий уровень опыления (35%) зарегистрирован у *S. satyrioides*. Эта безнектарная орхидея опыляется матками общественных ос [10], которые привлекаются своеобразной окраской цветков, выдержанной в красно-коричневатых тонах и источающих запах свежего мяса.

Средний уровень опыления (24,8%) зарегистрирован у *O. oestrifera*. Цветки *O. oestrifera* имитируют самок пчел-эвцер и опыляются самцами пчел этого рода [1, 8]. Этот способ привлечения опылителей обеспечивает довольно высокую повторность

посещения (1,5) и достижению более высокого уровня опыления мешает только низкая плотность опылителей (ДВП – 16,3%). Относительно невысокий процент опыления цветков (16,7%) зарегистрирован у *A. pyramidalis*. Эта безнектарная орхидея опыляется в основном бабочками-пестрянками и характеризуется своеобразным способом привлечения опылителей, в котором сочетаются яркость соцветий, сходство с кормовыми растениями (*Dianthus capitatus* Balb. ex DC. и *Polygala anatolica* Boiss. ex Heldr.). В этом случае причина недоопыления – низкая численностью опылителей в сочетании с низкой повторностью посещения цветков.

Таблица 2

Доля соцветий орхидей от общего числа соцветий энтомофильных растений в урочище Аян

Вид орхидей	Доля соцветий, %			
	с учетом других видов орхидей		без учета других видов орхидей	
	на уровне особей	на уровне видов	на уровне особей	на уровне видов
<i>Orchis simia</i>	100,0	100,0	100,0	100,0
<i>Orchis purpurea</i>	100,0	100,0	100,0	100,0
<i>Steveniella satyrioides</i>	28,5	33,3	30,6	50,0
<i>Orchis tridentata</i>	21,0	16,7	24,7	20,0
<i>Orchis picta</i>	15,2	16,7	19,3	20,0
<i>Ophrys oestriifera</i>	5,2	16,7	8,3	20,0
<i>Dactylorhiza incarnata</i>	6,7	33,3	7,5	50,0
<i>Orchis laxiflora</i>	4,2	33,3	4,8	50,0
<i>Anacamptis pyramidalis</i>	1,7	8,3	1,7	8,3
<i>Platanthera chlorantha</i>	1,4	6,7	1,5	6,3
<i>Himantoglossum caprinum</i>	0,3	6,7	0,3	6,3

Более высокий процент опыления (28,9%) отмечен у орхидеи *P. chlorantha* – единственного из изученных видов, вознаграждающего опылителей нектаром. Эта орхидея опыляется исключительно ночными бабочками, которые компенсируют относительно низкую повторность посещения цветков большей численностью и активностью [11].

Самый низкий уровень опыления отмечен у *H. caprinum*. Всего 6,1% цветков этой орхидеи были посещены опылителями и только 1,4% из них были опылены. Низкая привлекательность и повторность посещения цветков *H. caprinum*, зарегистрированная в урочище Аян и в другие сезоны наблюдений, связана с отсутствием в урочище в эти сезоны особых условий для ее опыления. Стратегию опыления *H. caprinum* можно определить как стратегию использования определенных видов пчел в период дефицита кормовых ресурсов (неопубликованные данные авторов, полученные в одном из мест произрастания этого вида вне урочища Аян). Благоприятные для реализации такой стратегии условия возникают на участках перевыпаса или в особо засушливые годы. Таких благоприятных для опыления *H. caprinum* условий в урочище Аян не наблюдалось, что и нашло отражение в низком уровне этого вида.

По фенологии цветения орхидеи урочища Аян можно разделить на две группы: виды, массовое цветение которых наблюдается в течение мая, и виды, период цветения которых приходится в основном на июнь (рис. 1).

Интересно отметить, что цветение первой группы орхидей происходит при относительно низкой плотности опылителей и цветущих одновременно с ними энтомофильных растений, а начало цветения второй группы совпадает с резким увеличением в урочище как плотности пчел, так и плотности цветущих растений (рис. 2; табл. 2). Группа орхидей ранних сроков цветения включает виды, привлекающие опылителей исключительно за счет имитации источников пищи (стратегия обмана «неопытных» опылителей), которая как раз наиболее эффективна в период появления в природе молодых особей насекомых, выходящих из зимней диапаузы.

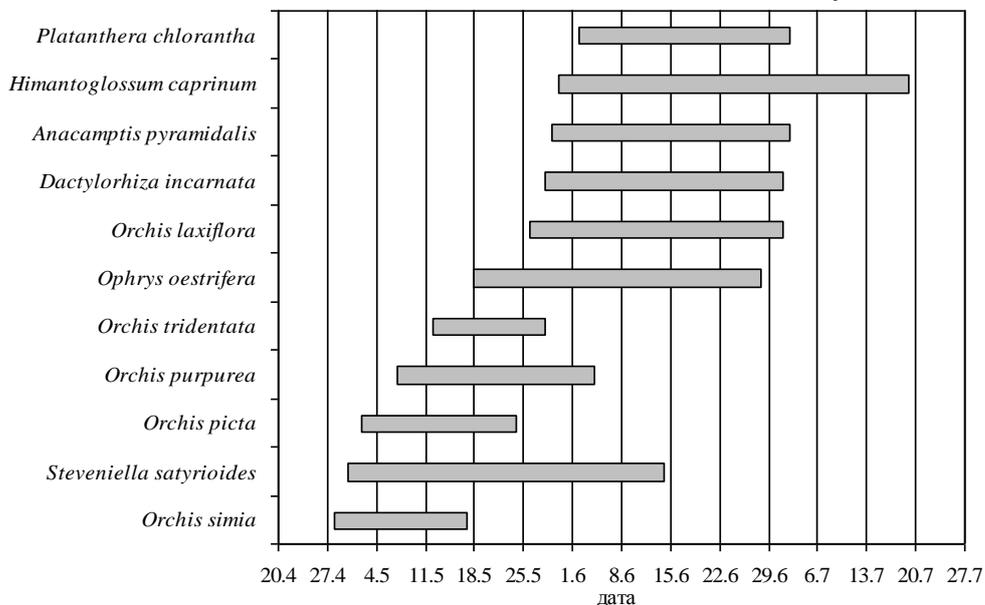


Рис. 1. Фенология цветения орхидей в урочище Аян

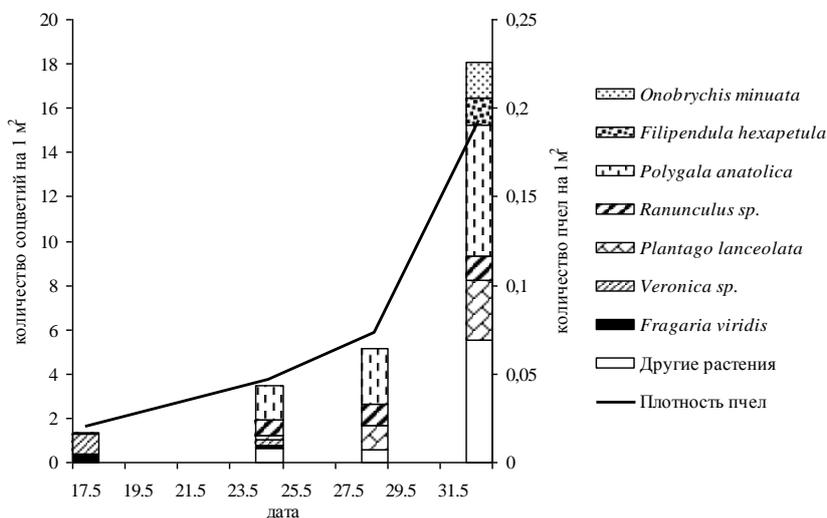


Рис. 2. Динамика плотности пчел-опылителей и их кормовых растений в урочище Аян в последней декаде мая

Во второй группе орхидей, зацветающих позже, только *O. laxiflora* и *D. incarnata* придерживаются такой же стратегии. Но эти виды произрастают на сильно увлажненных участках в русле ручья, где все растения развиваются позже, и пик цветения ассоциации и плотности опылителей приходится не на июнь, а на июль. Все остальные виды орхидей второй группы, цветущие в период лета «опытных» опылителей, уже выработавших к этому времени стойкий инстинкт узнавания

кормовых объектов, обеспечивают привлечение опылителей более изощренными способами или предоставляют опылителям вознаграждение в виде нектара.

Выводы

1. Разные виды орхидей, произрастающие в Аянском урочище Крыма, цветут в разные сроки, используют разные стратегии опыления и достигают разных результатов опыления. Стратегия привлечения «неопытных» опылителей за счет яркости соцветий используется *O. tridentata* (уровень опыления 49%), *O. laxiflora* (47%), *O. purpurea* (43%), *O. simia* (35%), *D. incarnata* (35%). Совмещение стратегий привлечения «неопытных» опылителей яркостью соцветий и имитации модельного вида свойственна *O. picta* (62% опыления) и *A. pyramidalis* (17%). Имитация кормового объекта животного происхождения используется *S. satyrioides* (35%), имитация полового партнера – *O. oestrifera* (25%), использование определенных видов пчел в период дефицита кормовых ресурсов – *H. caprinum* (1,4%), вознаграждение нектаром – *P. chlorantha* (29%).

2. Эффективность той или иной системы опыления зависит от целого ряда условий ее реализации в конкретных местах произрастания орхидей. Наибольшее значение имеют: состав и численность насекомых-опылителей, доля цветущих растений орхидей и характер их пространственного размещения относительно друг друга и кормовых растений насекомых-опылителей, сроки и продолжительность цветения данного вида орхидей.

3. Период цветения исследованных видов орхидей в урочище Аян продолжается с последней декады апреля до середины июля. Сроки цветения отдельных видов связаны с составом, плотностью и динамикой численности опылителей, а также механизмами их привлечения. Виды, привлекающие опылителей за счет яркости соцветий (*O. simia*, *O. picta*, *O. purpurea*, *O. tridentata*, *O. laxiflora*, *D. incarnata*), зацветают в период низкой численности пчел, медленно возрастающей за счет постоянного появления молодых «неопытных» опылителей, которые и вносят наибольший вклад в опыление цветков орхидей этих видов.

4. Виды, цветущие в более поздние сроки в период массового цветения энтомофильных растений и лета более «опытных» опылителей (*O. oestrifera*, *A. pyramidalis*, *H. caprinum*, *P. chlorantha*), выдерживают конкуренцию за опылителей за счет использования других специфичных механизмов обмана опылителей или вознаграждения их нектаром. Своеобразие периода цветения *S. satyrioides* полностью определяется сроками и характером лета ее специализированных опылителей.

Список литературы

1. Алексеев А. А., Иванов С. П., Холодов В. В. Участие пчел в опылении орхидеи *Ophris oestrifera* в Крыму // Актуальные вопросы экологии и охраны природных экосистем (Сборник материалов межреспубликанской научно-практической конференции). – Краснодар, 1993. – Часть 1. – С. 89-91.
2. Иванов С. П. Феномен паразитизма // Природничий альманах. Біологічні науки (Збірник наукових праць). – Херсон: Персей, 2002. – Вып. 2 (3). – С. 67-72.
3. Иванов С. П., Холодов В. В. Анализ характера опыления безнектарных орхидей (Orchidaceae) в зависимости от их пространственного размещения // Вопросы развития Крыма (Научно-практический дискуссионно-аналитический сборник). – Симферополь, 2004. – Вып. 15: Проблемы инвентаризации крымской биоты. – С. 57-65.
4. Лагутова О. Н., Назаров В. В. Экология опыления *Dactylorhiza romana* Soó (Orchidaceae) // Український ботанічний журнал. – 1993. – Т. 50. – № 1. – С. 107-110.

5. Назаров В. В. Репродуктивная биология орхидных Крыма: Автореферат дис. ... канд. биол. наук / Ботанический институт имени В. Л. Комарова РАН. – Санкт-Петербург, 1995. – 26 с.

6. Назаров В. В., Ефетов К. А. Участие пестрянок (Lepidoptera, Zygaenidae) Крыма в опылении орхидеи *Anacamptis pyramidalis* (Orchidaceae) // Зоологический журнал. – 1993. – Т. 72. – № 10. – С. 54-67.

7. 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. – Т. 69. – № 3. – С. 534-537.

8. Холодов В. В. Оценка эффективности самцов пчел *Eucera* (Apoidea: Anthophoridae) как опылителей орхидеи *Ophrys oestrifera* // VI з'їзд Українського ентомологічного товариства: Тези доповідей. Біла Церква, 8–11 вересня 2003 р. – Ніжин, 2003. – С. 135-136.

9. Червона книга України. Рослинний світ. – Київ: Українська енциклопедія, 1996. – 608 с.

10. Nazarov V. V. Pollination of *Steveniella satyrioides* (Orchidaceae) by wasps (Hymenoptera, Vespoidea) in the Crimea // Lindleyana. – 1995. – Vol. 10. – N 2. – P. 109-114.

11. Nilsson L. A. Process of isolation and introgressive interplay between *Platanthera bifolia* (L.) Rich. and *Platanthera chlorantha* (Custer) Riechb. (Orchidaceae) // Botanical Journal of the Linnean Society. – 1983. – Vol. 87. – P. 325-350.

12. Pijl, van der L., Dodson C. H. Orchid Flowers: their Pollination and Evolution. – Coral Gables (Florida): University of Miami Press, 1966. – 214 p.

Рекомендовано к печати д.б.н., проф. Корженевским В.В.