

ЭФФЕКТИВНОСТЬ ОПЫЛЕНИЯ ОРХИДЕЙ (ORCHIDACEAE), ЦВЕТУЩИХ ОДИНОЧНО И ГРУППАМИ

С.П. ИВАНОВ, доктор биологических наук; А.В. ФАТЕРЫГА
Таврический национальный университет им. В.И. Вернадского, г. Симферополь
В.В. ТЯГНИРЯДНО
Никитский ботанический сад – Национальный научный центр

Введение

Семейство орхидных (Orchidaceae) характеризуется большим разнообразием способов опыления, изучение которых было начато еще во времена Чарльза Дарвина [3]. Наиболее сложные связи с опылителями имеют орхидеи, цветки которых не выделяют нектар и не имеют доступной для насекомых пыльцы [15]. Эти орхидеи привлекают опылителей обманным путем. Привлечение опылителей достигается за счет имитации соцветий и цветков других видов растений [6, 7], имитации других источников пищи [14], укрытий или даже полового партнера [1,10, 11]. Такие взаимодействия выпадают из общей схемы симбиотических взаимоотношений насекомых–опылителей и растений и могут быть охарактеризованы как особый тип функционального паразитизма [4,16].

Своеобразные механизмы привлечения опылителей обуславливают редкость большинства орхидей в природе. Все виды орхидей Крыма занесены в Красную книгу Украины [9], а 16 видам присвоен тот или иной статус в соответствии с критериями МСОП [2]. Это придает особое значение исследованиям, направленным на изучение биологии и экологии крымских орхидей. Особенно актуально изучение факторов, влияющих на уровень опыления орхидей. Одним из таких факторов является пространственное распределение цветущих особей. На примере безнектарных орхидей, привлекающих опылителей яркостью соцветий и сходством с модельными растениями, было показано, что у разных видов или даже одного вида в разных условиях [5, 8] могут эффективнее опыляться как одиночно цветущие особи, так и особи, цветущие группами. Причины таких различий не всегда находят убедительное объяснение из-за отсутствия достаточно полной информации.

Цель настоящей работы – выявить эффективность опыления орхидей в зависимости от взаимного расположения цветущих особей у шести видов, различающихся сроками цветения и способами привлечения опылителей.

Материал и методы

Исследования эффективности опыления орхидей в зависимости от пространственного размещения соцветий (одиночно или группами) проведены на 6 видах: *Cephalanthera rubra* (L.) Rich., *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó, *Ophrys oestrifera* Bieb., *Orchis laxiflora* Lam., *Orchis tridentata* Scop. и *Platanthera chlorantha* (Cust.) Reichenb. Цветки *P. chlorantha* выделяют нектар и опыляются бабочками. Остальные виды опыляются пчелами, которые привлекаются на цветки обманным путем: неспециализированной имитацией ярких соцветий растений – *D. incarnata*, *O. laxiflora*, *O. tridentata*; специализированной имитацией соцветий определенных (модельных) видов растений – *C. rubra*; имитацией полового партнера пчел-опылителей – *O. oestrifera*. Изучение эффективности опыления *C. rubra* проводилось в 2005 году в Ялтинском горно-лесном природном заповеднике, в буковом лесу (1000–1100 м над уровнем моря). Остальные виды изучались в этот же год в урочище Аян в Симферопольском районе Крыма, на луговых полянах среди кустарниковых зарослей (370 м над уровнем моря).

Для каждого вида орхидей отбиралось определенное число особей, цветущих на максимальном удалении друг от друга, и особей, цветущих в группах на минимальном удалении друг от друга. У каждой исследуемой особи измерялось расстояние до ближайшей цветущей особи этого вида и регистрировалось состояние каждого из цветков соцветия. Сравнительная эффективность опыления орхидей, цветущих одиночно и в группах, изучалась на основе сравнения ряда показателей, дающих представление о характере взаимоотношений насекомых–опылителей и цветков орхидей. В качестве таких показателей использовались следующие:

1) Доля цветков, впервые посещенных опылителем (ДВП) – отношение количества цветков с вынесенными поллиниями (гемиполлиниями или поллиниями), но без массул на рыльце, к общему количеству цветков. Показатель ДВП характеризует плотность насекомых–опылителей по отношению к числу цветков.

2) Коэффициент повторности посещения цветков (ПП) – отношение числа опыленных цветков (с массулами на рыльце) к числу впервые посещенных цветков. Величина показателя соответствует количеству цветков орхидеи, которые в среднем посетил каждый опылитель после получения поллинириев на первом посещенном им цветке. Показатель характеризует привлекательность цветков для опылителя после посещения им первого цветка.

3) Процент опыления цветков (ПО) – отношение количества цветков с массулами на рыльце (опыленных) к общему количеству цветков. Процент опыления тем выше, чем выше плотность опылителей и повторность посещения цветков. Показатель свидетельствует об эффективности стратегии привлечения опылителей в целом.

Более подробно методика оценки характера взаимоотношений насекомых–опылителей и орхидей изложена ранее [5].

Результаты и обсуждение

В таблице 1 представлены показатели, характеризующие взаимоотношение с опылителями и эффективность опыления шести изученных видов орхидей. Прежде всего обращает на себя внимание характер различий видов по показателю ДВП. Для двух видов зарегистрирована большая плотность пчел на одиночных соцветиях, для двух – на соцветиях особей, цветущих в группах, и еще для двух видов отмечено равенство плотности пчел по этим двум вариантам.

Таблица 1

Показатели характера взаимоотношений с опылителями и эффективности опыления орхидей, цветущих одиночно (ОД) и в группах (ГР)

Вид орхидей	Характер размещения соцветий	Среднее расстояние между особями, см (доверительный интервал при $p \leq 0,05$)	Объем выборки		Показатели		
			Кол-во соцветий	Кол-во цветков	ДВП, %	ПП	ПО, %
<i>Cephalanthera rubra</i>	ОД	146,5±15,3	10	112	20,5	1,83	37,5
	ГР	10,8±3,2	15	156	14,1	0,64	9,0
<i>Platanthera chlorantha</i>	ОД	394,1±189,8	17	279	34,4	0,86	29,5
	ГР	39,5±8,41	10	173	45,1	0,63	28,3
<i>Dactylorhiza incarnata</i>	ОД	354,0±124,0	5	212	18,4	1,36	25,0
	ГР	21,8±18,1	5	284	19,7	2,28	45,0
<i>Orchis laxiflora</i>	ОД	855,7±472,0	7	178	21,9	2,26	49,6
	ГР	31,0±12,0	7	122	21,2	2,13	45,2
<i>Orchis tridentata</i>	ОД	165,2±35,6	9	159	30,9	1,73	53,4
	ГР	26,5±9,2	10	181	21,0	2,10	44,1
<i>Ophrys oestriifera</i>	ОД	192,8±78,4	11	52	11,5	2,33	26,8
	ГР	36,6±7,9	27	109	21,1	1,09	22,9

Предваряя обсуждение большого разброса по показателю ДВП, в качестве общего замечания следует отметить, что при равномерном распределении особей опылителей по территории обитания и неравномерности распределения цветущих растений, плотность пчел должна быть выше на одиночных соцветиях. В результате этого, особенно при дефиците опылителей, уровень опыления цветков в группах соцветий оказывается более низким, чем у одиночных особей [12]. Если на соцветиях, цветущих группами, регистрируется большая плотность опылителей, это означает, что группы соцветий обладают значительно большей привлекательностью для опылителей, чем соцветия, цветущие одиночно. То есть в распределении насекомых-опылителей по соцветиям имеет место эффект группы.

Такой эффект группы зарегистрирован нами, в частности, для нектарной орхидеи *P. chlorantha*. Доля впервые посещенных цветков оказалась выше у соцветий, цветущих в группах (ДВП=45,1), и ниже – у одиночных соцветий (ДВП=34,4). Эти данные свидетельствуют о том, что группы особей *P. chlorantha* более привлекательны для опылителей по сравнению с одиночными особями. Эффект группы, хорошо выраженный у этого вида, можно объяснить следующим образом. Опылителями *P. chlorantha* являются крупные ночные бабочки – бражники [13], которые в поисках цветков ориентируются в основном по запаху. Группа растений выделяет больше пахучих веществ и соответственно обнаруживается бабочками с большего расстояния.

В то же самое время у особей *P. chlorantha*, цветущих в группах, значение второго показателя – повторности посещения цветков – оказалось ниже (ПП=0,63), чем у одиночных особей (ПП=0,86). Большая повторность посещения одиночно цветущих

особей *P. chlorantha* может быть объяснена следующим образом. Гемиполлинии, извлеченные из цветков *P. chlorantha*, не сразу готовы к опылению. Требуется некоторое время (около минуты) для того, чтобы они опустились до уровня рыльца и смогли произвести опыление. Подлетев к группе соцветий, бабочка начинает последовательно посещать их, при этом она только извлекает гемиполлинии, оставляя цветки не опыленными. К тому времени, когда гемиполлинии займут необходимое для опыления положение, бражник, вероятнее всего, оказывается уже за пределами группы соцветий. В результате – одиночные соцветия *P. chlorantha* чаще посещаются особями с готовыми к опылению гемиполлиниями, чем соцветия особей, цветущих в группах.

Таким образом, одиночные особи *P. chlorantha* выигрывают в повторности посещения цветков, а особи в группах – в плотности опылителей. Это приводит к тому, что по суммарному показателю – уровню опыления – одиночно цветущие особи *P. chlorantha* (ПО=29,5) не отличаются от особей, цветущих в группах (ПО=28,3).

Относительно низкий (по сравнению с другими видами орхидей) общий уровень повторности посещения цветков *P. chlorantha*, видимо, является следствием большой подвижности бражников – склонности к миграции на большие расстояния.

Сходная картина взаимной компенсации показателей ДВП и ПП наблюдается у *O. oestrifera*. Эта безнектарная орхидея опыляется самцами пчел-эвцер, которые привлекаются на цветки с большого расстояния запахом, имитирующим запах самки, а с близкого – внешним видом цветка, имитирующего саму самку, сидящую на цветке [1, 10, 11]. Таким образом, первоочередность посещения группы соцветий имеет такие же причины, что и у *P. chlorantha*. После первого контакта с цветком *O. oestrifera* самец, не получивший удовлетворения, как правило покидает группу соцветий, и в дальнейшем его встречи с другими соцветиями на этой поляне носят случайный характер. При этом вероятность встречи с одиночным растением намного выше, чем вероятность возвращения к уже посещенной группе соцветий. В результате повторность посещения цветков одиночных соцветий оказывается выше. При этом уровень опыления одиночно цветущих особей *O. oestrifera* (ПО=26,8) не значительно отличается от такового у особей, цветущих в группах (ПО=22,9).

Прямо противоположная картина соотношения показателей ДВП и ПП зафиксирована у *O. tridentata* при относительно высоком уровне опыления как одиночных соцветий (ПО=53,4), так и соцветий, цветущих в группах (ПО=44,1). Более высокий показатель ДВП у одиночных соцветий свидетельствует, что встреча орхидей и опылителей носит в основном случайный характер. Действительно, соцветия у *O. tridentata* небольшие, невысокие, располагаются среди травостоя и дистанционно обнаруживаются с трудом. Опылителями *O. tridentata* являются мелкие и медлительные пчелы из семейства пчел-галиктид. Получив гемиполлинии при первом посещении цветка, самка долго не может прийти в себя, какое-то время пытается их сбросить, а затем перелетает на ближайшее соцветие, где производит опыление нового цветка.

Отсутствие эффекта группы наблюдается у орхидеи *C. rubra*. Об этом свидетельствует более высокая плотность опылителей на одиночных соцветиях по сравнению с соцветиями, цветущими в группах (ДВП выше в 1,5 раза). Более того, у одиночных особей зарегистрирована более чем в три раза большая повторность посещения цветков. Это свидетельствует о явном предпочтении опылителями одиночных соцветий. Совпадение высоких значений обоих показателей у одиночных соцветий обеспечивает значительно больший (в 4 раза) уровень опыления их цветков по сравнению с особями, цветущими в группах, где ПО=9,0. Причина этого, на наш взгляд, состоит в том, что опылителями *C. rubra* являются высокоорганизованные пчелы-мегахилиды из рода *Chelostoma* [7]. На каком бы соцветии (одиночном или в

группе) пчела не приобрела поллиний, она сразу же отлетает на достаточное расстояние, чтобы покинуть группу, и ее следующая встреча с цветком орхидеи, как и первая, носит такой же случайный характер. Таким образом, эффект группы не срабатывает, и плотность пчел увеличивается на одиночных соцветиях. Выяснение причин большей привлекательности для пчел–хелостом одиночных соцветий *C. rubra* (ПП=1,83 по сравнению с 0,64 для групп соцветий) требует дальнейших исследований. Возможно, это связано с тем, что цветки *C. rubra* привлекают пчел–хелостом не только как кормовые объекты, но и как места ночевки самцов.

Эффект группы в какой-то мере проявляется у безнектарных орхидей *O. laxiflora* и *D. incarnata*. За счет этого плотность опылителей на одиночных соцветиях и соцветиях растений, цветущих в группах, у этих видов выравнивается (табл.1). Значение ДВП во всех случаях примерно одинаково – около 20%. При этом высокая повторность посещения цветков и в группах, и у одиночных особей сохраняется только у *O. laxiflora*. Это обеспечивает максимально высокий уровень опыления как одиночных особей *O. laxiflora* (ПО=49,6), так и особей, цветущих в группах (ПО=45,2). Снижение повторности посещения одиночных особей у орхидеи *D. incarnata* пока не находит объяснения. Данные два вида орхидей очень близки по большинству показателей, имеющих отношение к опылению. Имеется в виду сходство *O. laxiflora* и *D. incarnata* по размерным показателям соцветий и цветков, их пространственному распределению, ритмике цветения и биоценоотическому окружению цветущих особей. Исходя из этого, можно предположить, что низкий уровень повторности посещения особей *D. incarnata*, цветущих одиночно, скорее всего, найдет свое объяснение в особенностях поведения опылителей этого вида орхидей, остающихся пока неизвестными.

Выводы

1. Особи нектарной орхидеи *P. chlorantha*, цветущие в группах и одиночно, имеют практически равный уровень опыления, при этом в группах цветущих особей плотность опылителей выше (45% по сравнению с 34%), а повторность посещения их цветков – ниже (0,6 по сравнению с 0,9).

2. Равный уровень опыления при существенной разнице в показателях характера взаимоотношений опылителей и цветков зарегистрирован у безнектарной орхидеи *O. oestriifera*. Доля впервые посещенных цветков (ДВП) у одиночных особей равна 21%, у особей в группах – 12%; повторность посещения (ПП) равна 2,3 и 1,1 соответственно.

3. Равный уровень опыления при относительно высокой плотности пчел и низкой повторности посещения цветков на одиночных соцветиях по сравнению с соцветиями, цветущими в группах, зарегистрирован у безнектарной орхидеи *O. tridentata* (ДВП у одиночных особей равно 31%, в группах – 21%; ПП равно 1,7 и 2,1 соответственно).

4. Равный уровень опыления при примерном равенстве всех других показателей зарегистрирован для безнектарной орхидеи *O. laxiflora*.

5. Большой уровень опыления особей, произрастающих в группах, зарегистрирован у безнектарной орхидеи *D. incarnata* (ПО у особей в группах равно 45%, у одиночных особей – 25%) за счет большей повторности посещения цветков (2,3 по сравнению с 1,4), при равной плотности пчел в группах и на одиночных соцветиях (20 и 18% соответственно).

6. Значительно больший уровень опыления зарегистрирован у одиночных особей безнектарной орхидеи *C. rubra* (38% по сравнению с 9%). Высокий уровень опыления достигается за счет более высокой плотности пчел и повторности посещения

одиночных соцветий по сравнению с соцветиями, цветущими в группах (ДВП равно 21% по сравнению с 14%; ПП равно 1,8 по сравнению с 0,6 соответственно).

7. Разница в уровне опыления орхидей, цветущих одиночно и в группах, как и ее отсутствие, определяется совокупным действием нескольких факторов, важнейшими из которых являются плотность опылителей и привлекательность соцветий орхидей. Разно- или однонаправленное действие этих и некоторых других факторов определяет уровень опыления орхидей того или иного вида, произрастающих в группах или одиночно.

Список литературы

1. Алексеев А.А., Иванов С.П., Холодов В.В. Участие пчел в опылении орхидеи *Ophrys oestrifera* в Крыму // Актуальные вопросы экологии и охраны природных экосистем: Сб. матер. межреспубл. научно-практич. конф. – Краснодар, 1993. – Часть 1. – С. 89–91.
2. Голубев В.Н. Биологическая флора Крыма. – Ялта: НБС–ННЦ, 1996. – 126 с. (2-е издание)
3. Дарвин Ч. Приспособления орхидных к оплодотворению насекомыми // Полное собрание сочинений Чарльза Дарвина. – Т. 4. – Книга 1. – Москва–Ленинград: Государственное издательство, 1928. – С. 1–182.
4. Иванов С.П. Феномен паразитизма // Природничий альманах. Біологічні науки: Зб. наук. праць – Вып. 2 (3). – Херсон: Персей, 2002. – С. 67–72.
5. Иванов С.П., Холодов В.В. Анализ характера опыления безнектарных орхидей (Orchidaceae) в зависимости от их пространственного размещения // Вопросы развития Крыма: Научно-практич. дискус.-аналитич. сб. – Симферополь, 2004. – Вып. 15. Проблемы инвентаризации крымской биоты. – С. 57–65.
6. Лагутова О.Н., Назаров В.В., Шевченко С.В. Семенное воспроизведение *Dactylorhiza romana* (Orchidaceae) в Крыму // Ботан. журн. – 1996. – Т. 81, № 5. – С. 59–69.
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 // Энтомол. обозр. – 1990. – Т. 69, № 3. – С. 534–537.
8. Тягнирядно В.В., Фатерыга А.В. Особенности опыления орхидеи *Orchis picta* (Orchidaceae) в урочище Аян // Заповедники Крыма: Заповедное дело. Биоразнообразие. Экообразование: Матер. III научн. конф. Симферополь, 22 апреля 2005 г. – Часть 1: География. Заповедное дело. Ботаника. Лесоведение. – Симферополь, 2005. – С. 277–279.
9. Червона книга України. Рослинний світ. – Київ: Українська енциклопедія, 1996. – 608 с.
10. Kullenberg B., Borg–Karlson A., Kullenberg A. Field studies on the behavior of the *Eucera nigrilabris* male in the odour flow from flower labellum extract of *Ophrys tenthredinifera* // The Ecological Station of Uppsala University on Öland 1963–1983. – Uppsala, 1984. – P. 79–110.
11. Kullenberg B., Büel H., Tkalců B. Übersicht von Beobachtungen über Besuche von *Eucera*- und *Tetralonia*-Männchen auf *Ophrys*-Blüten (Orchidaceae) // The Ecological Station of Uppsala University on Öland 1963–1983. – Uppsala, 1984. – P. 27–40.
12. Manning A. Some aspects of the foraging behavior of bumble-bees // Behaviour. – 1956. – Vol. 9. – P. 164–201.
13. Nilsson L.A. Process of isolation and introgressive interplay between *Platanthera bifolia* (L.) Rich. and *Platanthera chlorantha* (Custer) Riechb. (Orchidaceae) // Bot. J. Linn. Soc. – 1983. – Vol. 87. – P. 325–350.

14. Nazarov V.V. Pollination of *Steveniella satyrioides* (Orchidaceae) by wasps (Hymenoptera, Vespoidea) in the Crimea // *Lindleyana*. – 1995. – Vol. 10, N 2. – P. 109–114.
15. Pijl, van der L., Dodson C.H. *Orchid Flowers: their Pollination and Evolution*. – Coral Gables (Florida): University of Miami Press, 1966. – 214 p.
16. Vogel S. Mutualismus und parasitismus in der Nutzung von Pollenträgern // *Verh. Dtsch. Zool. Gess. C. S. Jahreserversamml.* – Karlsruhe. – Stuttgart, 1975. – S. 102–110.

Рекомендовано к печати д. б. н. Шевченко С. В.