

УДК 582.594.2:581.162.3 (477.75)

ОСОБЕННОСТИ АНТЭКОЛОГИИ ЯТРЫШНИКА ПРОВАНСКОГО (*ORCHIS PROVINCIALIS*, ORCHIDACEAE) В КРЫМУ: ОПЫЛИТЕЛИ, СИСТЕМА ИХ ПРИВЛЕЧЕНИЯ, УРОВЕНЬ ОПЫЛЕНИЯ

Сволынский А. Д.¹, Иванов С. П.^{1,2}, Фатерыга А. В.²

¹Таврический национальный университет имени В. И. Вернадского, Симферополь, spi2006@list.ru

²Карадагский природный заповедник, Феодосия

Выявлен видовой состав опылителей орхидеи *Orchis provincialis* в одном из мест ее произрастания на южном берегу Крыма. В качестве опылителя зарегистрирован один из видов диких пчел – *Andrena lathyri*. Представлен список потенциальных опылителей (шесть видов), выявленных на основании морфологического соответствия цветку орхидеи. Для *O. provincialis* характерна комплексная система привлечения опылителей. Опылители привлекаются путем обмана с использованием, во-первых, неопытных опылителей, во-вторых, самцов пчел *A. lathyri*, прокладывающих патрулирующие маршруты между соцветиями орхидеи, и, в третьих, имитацией соцветий растений, вознаграждающих пчел пыльцой и нектаром: *Lathyrus aureus* и *Corydalis cava* subsp. *marschalliana*. Доля опыленных цветков относительно велика и составила 24,6 % в 2013 г. и 41,4 % в 2014 г.

Ключевые слова: *Orchis provincialis*, Orchidaceae, видовой состав опылителей, система привлечения опылителей, уровень опыления, Крым.

ВВЕДЕНИЕ

Взаимоотношения энтомофильных растений с опылителями представляют один из важных разделов антэкологии [1]. Для орхидей характерно необыкновенное разнообразие, как агентов опыления, так и систем их привлечения [2; 3 и др.]. Изучение опылителей орхидей проводится в направлении выявления их видowego состава, систем привлечения опылителей, а также эффективности их опылительной деятельности. Достаточно большое количество ссылок на соответствующие исследования, а также на публикации по всему спектру антэкологических исследований, приведено в нашей предыдущей работе [4], опубликованной нами в десятом выпуске данного журнала. Кроме того, в статье были представлены сведения о фенологии, пространственном распределении цветущих растений, морфометрии цветков и соцветий одной из орхидей Крыма – *Orchis provincialis* Balb. ex Lam. & DC.

Таким образом, данная статья представляет вторую часть исследований по антэкологии *O. provincialis* в Крыму и посвящена выявлению видowego состав опылителей этой орхидеи, характера их взаимоотношений с цветками, а также анализу системы привлечения опылителей и оценке эффективности их опылительной деятельности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в одном из мест произрастания *O. provincialis* на южном берегу Крыма на склоне горы Чакатыш, прилегающей к подножию отрогов Айпетринской яйлы над поселком Голубой Залив. Особи *O. provincialis* произрастали на склоне горы южной экспозиции под сводом дубово-грабинникового леса порослевого происхождения на площади 0,8 га. В сезон 2013 г. на этой площади наблюдалось цветение 44, а в 2014 г. – 94 особей *O. provincialis*.

Видовой состав опылителей оценивали по результатам отлова насекомых на цветках *O. provincialis*. Кроме того, проводили отлов насекомых, прежде всего пчел, на цветках всех растений, цветущих в период цветения орхидеи *O. provincialis*. Особей, отловленных на цветках других растений, просматривали для выявления наличия на их теле гемиполлиnaireв орхидеи. Наличие гемиполлиnaireв на теле пчелы свидетельствовало о посещении ей, незадолго до отлова, цветков орхидеи и, следовательно, участии в опылении. Всего было отловлено и помещено в коллекцию 43 экземпляра пчел, из них на цветках орхидеи было отловлено шесть экземпляров.

Группу потенциальных опылителей выделяли из числа отловленных пчел по результатам оценки некоторых параметров определенных частей головы, вступающих в соприкосновение с

цветком в момент его посещения пчелой (рис. 1). Сравнение этих параметров с соответствующими параметрами цветка *O. provincialis* позволяло сделать заключение о степени их соответствия, а значит – и о возможности пчел принимать участие в опылении орхидеи.

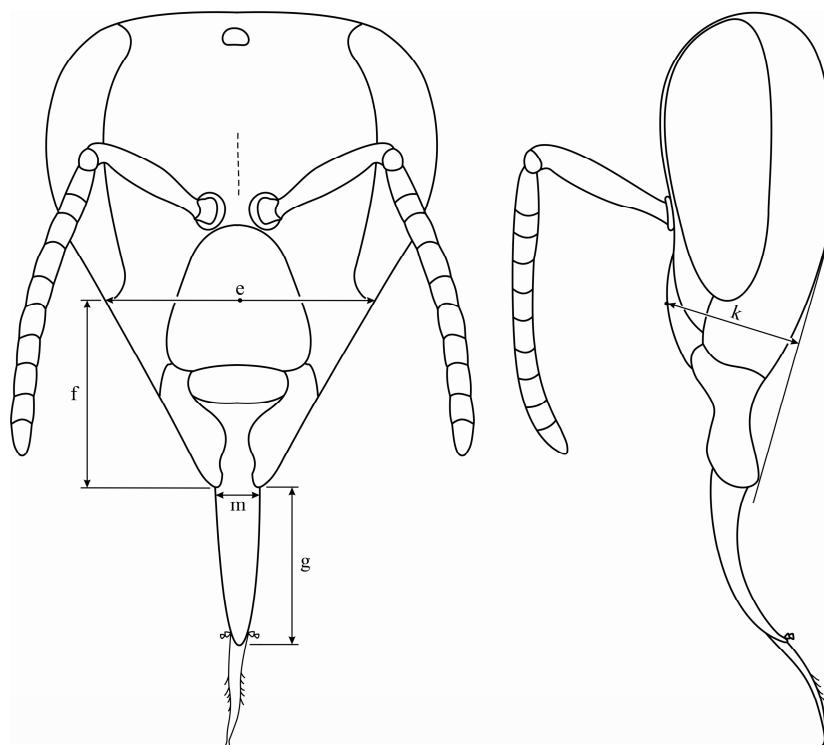


Рис. 1. Графическая модель головы пчелы *Apis mellifera* с указанием параметров, определяющих вероятность получения ею гемиполлинариев при посещении цветка орхидеи

Характер взаимоотношений опылителей с цветками *O. provincialis* оценивали по результатам просмотра цветков на предмет наличия или отсутствия гемиполлинариев в пыльцевых мешках и массул на рыльце. Просмотр цветков проводили в полевых условиях с использованием лупы. Оценка состояния цветков была проведена в 2013 г. 6 мая (на 24 день от начала цветения) и в 2014 г. 8 мая (на 30 день от начала цветения) – в период максимального количества распустившихся цветков, а также в конце периода цветения. На основании данных просмотра строили диаграмму соотношения долей цветков разного состояния и рассчитывали специальные показатели, характеризующие взаимоотношения *O. provincialis* с опылителями.

Методика оценки характера взаимоотношений опылителей с цветками на основании оценки соотношения долей цветков различного состояния была впервые опубликована в малоизвестном издании [5], поэтому мы более подробно изложим особенности, как ее применения, так и интерпретации полученных данных.

Свежераспустившийся цветок орхидеи имеет оба гемиполлинария и рыльце, чистое от массул. После посещения опылителем цветок орхидеи типа *Orchis* может приобрести 8 различных состояний (рис. 2):

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

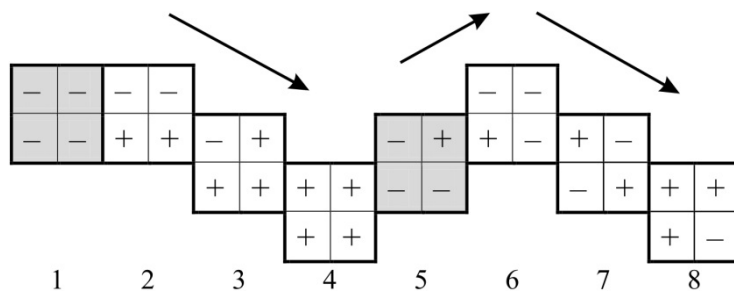


Рис. 2. Условные обозначения восьми возможных состояний цветка орхидеи после посещения его опылителем

Каждый большой квадрат соответствует одному цветку. Верхняя пара значков в каждом квадрате означает наличие (+) или отсутствие (-) одного из гемиполлиналиев в пыльцевом мешке. Нижняя пара значков в каждом квадрате обозначает наличие (+) или отсутствие (-) пыльцы на соответствующей стороне 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 гемиполлиналиев и отсутствие массул на рыльце пестика. Эти цветки были посещены опылителем, который впервые встретился с цветком орхидеи и посетил его. Эти цветки (на рисунке они затенены серым цветом) можно назвать «цветками первого свидания» (в ранее опубликованной работе [5] такие цветки были названы «цветками, посещенными опылителем впервые»). Доля цветков первого свидания – первый из расчетных показателей, показывающий характер взаимоотношений опылителей и орхидей. Он характеризует плотность опылителей орхидей в местах их произрастания. Цветки 1-го и 5-го состояний относятся к одному типу, но отличаются количеством извлеченных гемиполлиналиев. Отсутствие двух гемиполлиналиев в цветках 1-го состояния означает, что эти цветки посетили опылители, морфологически соответствующие цветку, активные, достаточно глубоко проникающие в околоцветник цветка. Цветки 5-го типа (с одним извлеченным гемиполлиналием) посетили опылители, морфологически соответствующие цветку, но менее активные, неглубоко проникающие в цветок. Соотношение долей цветков 1-го и 5-го 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 гемиполлиналиев, полученных при предыдущих посещениях цветков. Такие цветки характеризуются наличием массул на рыльце. Среди цветков этих состояний также можно выделить цветки, посещенные активными опылителями (цветки 2-го и 6-го состояний с двумя извлеченными гемиполлиналиями); цветки, посещенные менее активными опылителями (цветки 3-го и 7-го состояний с одним извлеченным гемиполлиналием); цветки, посещенные наименее активными опылителями (цветки 4-го и 8-го состояний с неизвлеченными гемиполлиналиями).

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

Цветки 2, 3 и 4-го состояний являются цветками, которые посетил активный опылитель, посетивший до этого, как минимум, один цветок. Если при втором посещении его активность не снизится, он оставит цветок во 2-м состоянии. Если его активность несколько снизится, то он оставит цветок в 3-м состоянии, а если его активность упадет до минимальной, то цветок, покинутый им, останется в 4-м состоянии (рис. 2). Исходя из этого, и сравнив доли цветков 2, 3 и 4-го состояний с долей цветков 1-го 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 доли цветков 1-го состояния с суммарной долей цветков 2, 3 и 4-го 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, в результате, извлекают лишь один гемиполлиний, оставляя цветок в 5-м состоянии. При посещении следующего цветка такой опылитель может проявить больший интерес к цветку, и в результате такого посещения он оставит цветок в 6-м состоянии, если же он проявит прежнюю активность или снизит ее, он оставит цветок в 7-м или 8-м состоянии, соответственно (рис. 2). Исходя из этого, и сравнив доли цветков 6-го, 7-го и 8-го состояний с долей цветков 5-го 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-го, 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 анализа их соотношения можно вычислить следующие показатели и сделать следующие заключения.

1. Доля (процент) цветков первого свидания – сумма долей цветков 1-го и 5-го состояния. Данный показатель отражает численность (плотность) опылителей орхидей. Чем выше доля цветков первого свидания, тем больше плотность опылителей в местах произрастания орхидей.

2. 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 орхидей данного вида для опылителей¹.

3. Доля (процент) опыленных цветков (процент опыления) – сумма долей опыленных цветков (1, 3, 4, 6, 7 и 8-го состояний). Доля опыленных цветков свидетельствует об эффективности деятельности опылителей. Этот показатель интегрирует предыдущие два – плотность опылителей и настойчивость, с которой они посещают цветки.

4. Соотношение долей цветков 1-го и 5-го состояний. Показатель дает представление о численном соотношении активных и менее активных опылителей при первом контакте с цветком орхидей.

5. Соотношение суммарных долей цветков 2, 3 и 4-го состояний и 6, 7 и 8-го состояний в сравнении с долей цветков 1-го и 5-го состояний, соответственно. Величина этих соотношений дает представление о том, как изменяется активность опылителей после первого контакта с цветком орхидей.

Таким образом, применение изложенной методики дает возможность оценить (количественно и качественно) характер взаимоотношений опылителей с цветками орхидей в изучаемой популяции: плотность опылителей, активность и эффективность их деятельности, привлекательность цветков для опылителей и динамику изменения их взаимоотношений с цветками в течение периода времени их контактов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Видовой состав пчел, отловленных в ходе исследований, приведен в таблице 1. В период цветения *O. provincialis* в пункте его произрастания отловлено 43 экземпляра пчел 17 видов из четырех семейств. Шесть экземпляров пчел двух видов отловлены на цветках орхидей или во время подлета к ним. На двух экземплярах одного из этих видов – *Andrena lathyri* Alfken, 1899 – обнаружены гемиполлинии: один, израсходованный на одну треть, на самце (рис. 3, 1 и 3, 2) и

¹ В некоторых работах [6–8] использован второй вариант расчета данного показателя – отношение доли опыленных цветков к доле цветков первого свидания, который показывает, сколько цветков посетил каждый опылитель после посещения им первого цветка.

остатки каудикеры гемиполлиария на самке. Таким образом, этот вид пчел можно считать достоверно установленным опылителем данной орхидеи.

Таблица 1

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

Вид пчелы	Количество экземпляров и число гемиполлиариев (пл.)	Примечание
Семейство Andrenidae		
<i>Andrena combinata</i> (Christ, 1791)	1♀	-
<i>A. flavipes</i> Panzer, 1799	1♀, 3♂	-
<i>A. lathyri</i> Alfken, 1899	1♀ (1 пл.), 6♂ (1 пл.)	Пять самцов отловлены на цветках <i>O. provincialis</i> или при полете к ним
* <i>A. minutula</i> (Kirby, 1802)	1♀	-
** <i>A. nitida</i> (Müller, 1776)	1♀	-
Семейство Halictidae		
* <i>Halictus maculatus</i> Smith, 1848	1♀	-
* <i>Evylaeus marginatus</i> (Brullé, 1832) [= <i>Halictus marginatus</i> (Brullé, 1832)]	2♀	-
Семейство Megachilidae		
* <i>Chelostoma florissomne</i> (Linnaeus, 1758)	1♀, 3♂	Один из самцов отловлен на соцветии <i>Orchis provincialis</i>
** <i>Megachile parietina</i> (Geoffroy, 1785)	1♂	-
** <i>Osmia bicornis</i> (Linnaeus, 1758) [= <i>O. rufa</i> (Linnaeus, 1758)]	1♀	-
Семейство Apidae		
** <i>Anthophora plumipes</i> (Pallas, 1772)	2♀, 2♂	-
** <i>Eucera nigra</i> Lepeletier, 1841	1♂	-
<i>E. nigrescens</i> Pérez, 1879	3♂	-
<i>Melecta luctuosa</i> (Scopoli, 1770)	1♀	-
* <i>Nomada</i> sp.	1♀	-
<i>Bombus hortorum</i> (Linnaeus, 1761)	1♀	-
<i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758	9♀	-

Примечание к таблице. Звездочкой отмечены виды, не соответствующие цветку по параметрам головы: * – слишком малы, ** – слишком велики. Жирным выделен вид, установленный как фактический опылитель, остальные виды являются потенциальными опылителями.

Как отмечено выше, группу потенциальных опылителей *O. provincialis* выделяли из числа пчел, отловленных на цветущей растительности в окружении места произрастания орхидей, по данным специальной оценки параметров некоторых частей головы пчел, вступающих в соприкосновение с цветком в момент контакта пчелы и цветка. Результаты сравнения этих параметров с определенными параметрами цветка *O. provincialis* представлены на рисунках 4–6. Эти данные позволяют сделать заключение о степени морфологического соответствия пчел, обитающих в месте произрастания орхидеи, и цветков *O. provincialis* и, таким образом, выделить группу потенциальных опылителей этой орхидеи. Из данных рисунка 4 видно, что по таким сопряженным параметрам, как ширина зева венчика и ширина головы на уровне наличника (е), к потенциальным опылителям можно с уверенностью отнести четыре вида пчел: *Bombus hortorum*, *Melecta luctuosa*, *Andrena flavipes* и *A. combinata*. Очень близки к полному соответствию еще два вида пчел – *Eucera nigrescens* и *Apis mellifera* (пчела медоносная). Как минимум четверть особей из популяции первых трех видов полностью соответствуют цветку по ширине головы на уровне центра наличника. То же самое, но в отношении соответствия цветку по второму параметру – высоте головы на уровне центра наличника (к) можно сказать и о виде *A. flavipes*.



Рис. 3. Виды пчел из числа установленных и потенциальных опылителей
орхидеи *Orchis provincialis*

1–2 – самец *Andrena lathyri* с гемиполлинием орхидеи *Orchis provincialis*; 3–4 – самец (3) и самка (4) пчелы *Eucera nigrescens*; 5–6 – рабочая пчела *Apis mellifera* с гемиполлинием.

Аналогичные данные получены по соответствию следующих показателей: расстояние от прилипалец до входа в шпорец и расстояние от центра наличника до конца жвал (f), за исключением вида *Eucera nigra*, который показал несоответствие параметров (рис. 5) и был исключен из группы потенциальных опылителей.

По результатам сравнения длины канала шпорца с длиной галеа (g) и ширины входа в шпорец с шириной галеа в основании (m) все виды продемонстрировали соответствие цветку (рис. 6).

Следует отметить, что данные промеров четырех видов пчел (*Andrena minutula*, *Halictus maculatus*, *Evylaeus marginatus* и *Nomada* sp.) не представлены на рисунках в виду их явного несоответствия цветку из-за слишком малых размеров.

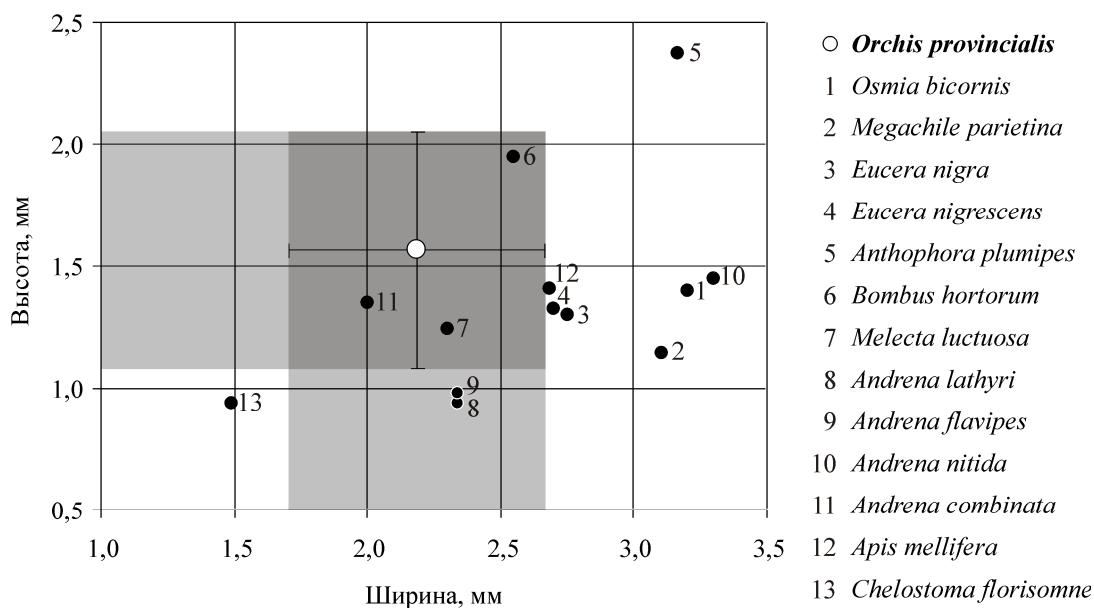


Рис. 4. Соответствие размерных показателей цветка *Orchis provincialis* и частей головы пчел-опылителей, входящих в соприкосновение с цветком

По горизонтали: ширина зева венчика цветка (b) и ширина головы пчелы на уровне центра наличника (e). По вертикали: высота зева венчика цветка (a) и высота головы пчелы на уровне центра наличника (k). Обозначения в скобках соответствуют рисунку 1 и рисунку 8 из предыдущей публикации [4]. Серым цветом выделены области значений, лежащих в пределах максимальных и минимальных значений параметров цветка.

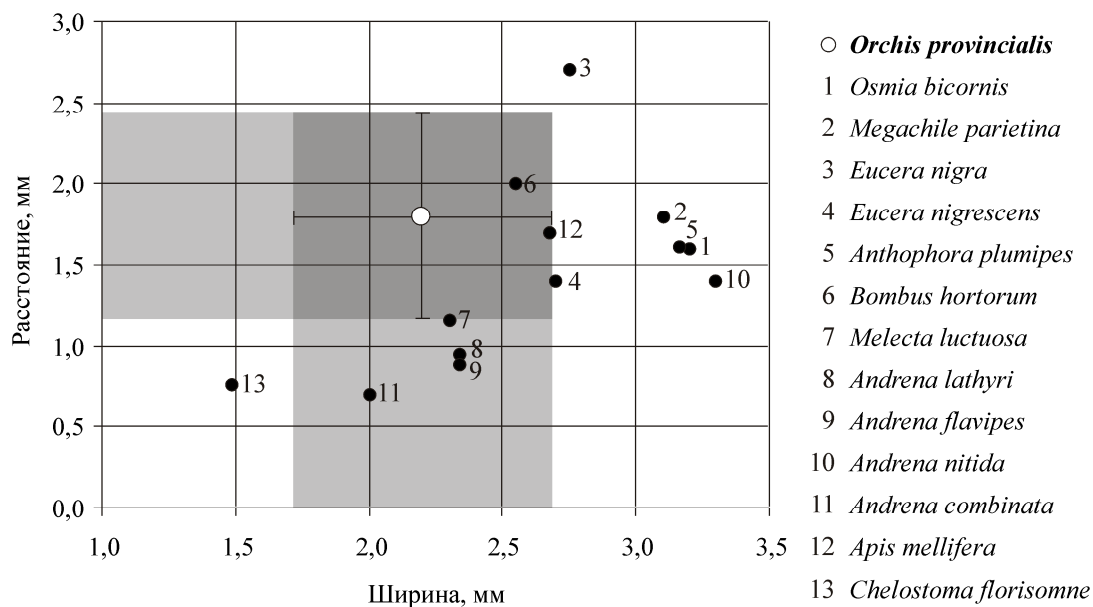


Рис. 5. Соответствие размерных показателей цветка *Orchis provincialis* и частей головы пчел-опылителей, входящих в соприкосновение с цветком

По горизонтали: ширина зева венчика цветка (b) и ширина головы пчелы на уровне центра наличника (e). По вертикали: расстояние от прилипаец до входа в шпорец цветка (d) и расстояние от центра наличника пчелы до конца жвал (f). Обозначения в скобках соответствуют рисунку 1 и рисунку 8 из предыдущей публикации [4]. Серым цветом выделены области значений, лежащих в пределах максимальных и минимальных значений параметров цветка.

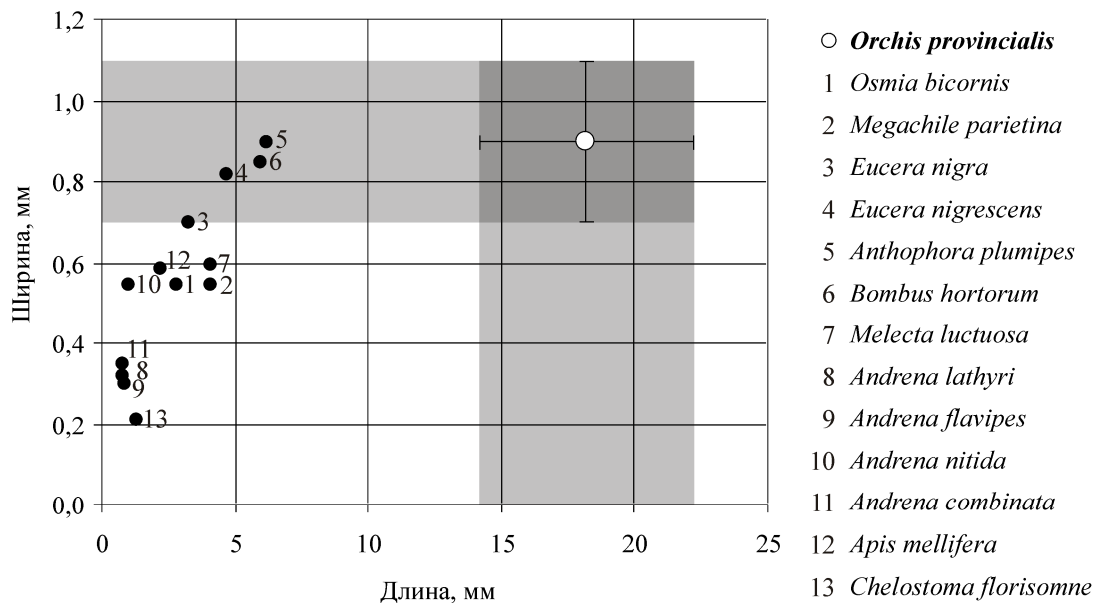


Рис. 6. Соответствие размерных показателей цветка *Orchis provincialis* и частей головы пчел-опылителей, входящих в соприкосновение с цветком

По горизонтали: длина канала шпорца цветка (с) и длина галеа (g). По вертикали: ширина входа в шпорец цветка (h) и ширина галеа (m). Обозначения в скобках соответствуют рисунку 1 и рисунку 8 из предыдущей публикации [4]. Серым цветом выделены области значений, лежащих в пределах максимальных и минимальных значений параметров цветка.

Таким образом, по результатам анализа совокупности полученных данных можно заключить, что опылителем *O. provincialis* в изученном локалитете является, как минимум, один вид пчел – *Andrena lathyri*. Потенциальными опылителями этого вида орхидей являются еще шесть видов (табл. 1). Каждый вид пчел из этой группы может играть определенную роль в опылении *O. provincialis*. Все эти виды удовлетворяют требования по размерным параметрам, а также еще одно требование к опылителю – отсутствие опушения на наличнике (или его слабая выраженность), наличие которого может препятствовать прикреплению гемиполлиналиев. Из этой группы пчел наиболее опушенной оказалась голова у *Apis mellifera*, но, как показал эксперимент, при принудительном контакте с цветком наркотизированных пчел этого вида гемиполлиналии хорошо прикрепляются к их голове (рис. 3, 5 и 3, 6). Четыре вида (*Andrena flavipes*, *Eucera nigrescens*, *Bombus hortorum* и *Apis mellifera*) достаточно многочисленны. Вид *Andrena combinata* относится к редким. Пчела-кукушка *Melecta luctuosa* – также относительно малочисленный вид.

Andrena lathyri впервые регистрируется как опылитель орхидей. *Andrena combinata* отмечен как опылитель четырех видов европейских орхидей из рода *Ophrys* [3]. *Andrena flavipes* (один из самых распространенных видов андрен) отмечен как опылитель 11 видов орхидей из рода *Ophrys* и одного вида из рода *Cypripedium* (*C. calceolus*) в Европе [3] и одного вида в Крыму [9]. Пчела медоносная (*Apis mellifera*) зарегистрирована как опылитель более 20 видов европейских орхидей из разных родов (в Крыму опыляет четыре вида) [3; 9]. Шмель *Bombus hortorum* отмечен как опылитель десяти видов орхидей в Европе, в том числе пяти крымских видов [3; 9]. *Melecta luctuosa* пока не отмечен как достоверно известный опылитель орхидей.

Пчела *Eucera nigrescens* также известна как опылитель европейских орхидей из рода *Ophrys* (восемь видов) и четырех видов из других родов (в том числе *O. provincialis*) [3], в Крыму опыляет четыре вида орхидей [9].

В целом, в литературе ранее приводилось лишь три вида пчел семейства Apidae, известных как опылители *O. provincialis*: *Eucera hungarica* (Friese, 1895), *E. nigrescens* и *Bombus humilis* (Illiger, 1806) [10]. Пчелы-андрены приводятся нами как опылители этого вида впервые.

На протяжении двух сезонов цветения *O. provincialis* нами отмечен относительно высокий для безнектарного вида орхидей уровень опыления цветков: 24,6 % в 2013 г. и 41,4% – в 2014 г. (рис. 7).

Соотношение долей цветков разного состояния, вызванного деятельностью опылителей *O. provincialis*, представлено на рисунке 7. Из данных рисунка видно, что в первый сезон наблюдений половина, а во второй – более половины пчел, впервые посетивших цветок *O. provincialis*, проявили к нему максимальный интерес, о чем свидетельствует извлечение ими сразу двух гемиполлиnaireв (первое состояние цветка). Половина из этих пчел в обоих случаях больше не интересовались цветками орхидеи. Остальные пчелы продолжили посещение цветков. При этом, в 2014 г. половина из них в дальнейшем посетила второй цветок с прежним интересом, также извлекая из цветка по два гемиполлиnaireя (второе состояние), а в 2013 – только одна четвертая часть пчел не ослабила интерес к цветкам.

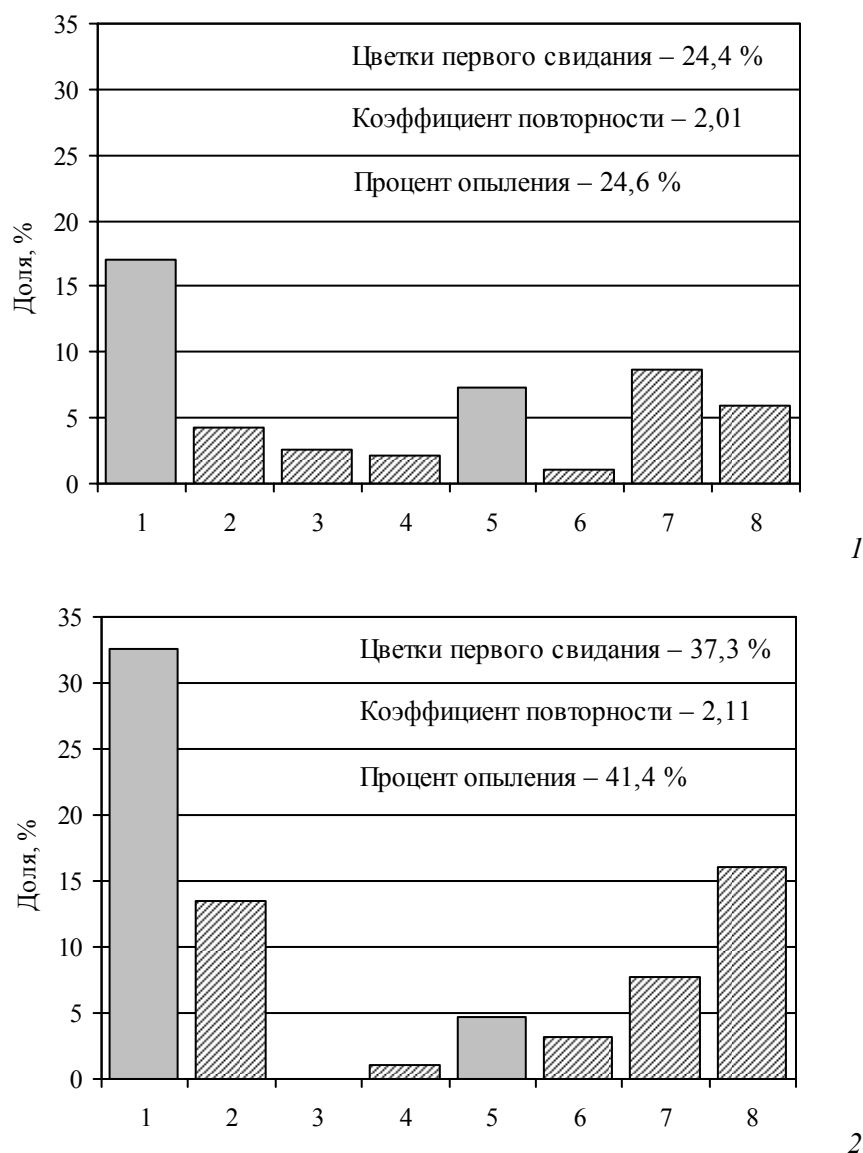


Рис. 7. Соотношение долей цветков *Orchis provincialis* разного состояния, вызванного посещением их опылителями, и основные показатели эффективности их опылительной деятельности (Голубой Залив, 2013–2014 гг.)

1 – по данным на 06.05.2013; 2 – по данным на 08.05.2014. Нумерация состояний цветка (горизонтальная шкала) соответствует нумерации состояний цветка на рисунке 1.

Общая численность пчел, которые осуществили первое посещение цветка, проявляя к нему относительно небольшой интерес (пятое состояние), оказалась в 2013 г. почти в два раза, а в 2014 г. – в шесть раз меньше численности пчел, проявивших большой интерес к цветку орхидеи при первом свидании. При этом большинство из них так же посетили в дальнейшем еще один цветок. При этом только совсем небольшая часть из них продемонстрировала повышение интереса к цветку. Большая часть – провела второе посещение с таким же или несколько меньшим интересом.

В целом, каждая из привлеченных на цветок пчел и в первый сезон, и во второй, в среднем, посетила еще один цветок, о чем свидетельствует почти одинаковая величина коэффициента повторности (2,01 и 2,11). Более высокий процент опыления цветков *O. provincialis* в 2014 г. (41,4 % по сравнению с 24,6 %) связан с большей численностью (плотностью) пчел, о чем говорит большая доля цветков первого свидания в 2014 г. (37,3 % по сравнению с 26,1 %).

Сравнение величины соотношения долей цветков первого и пятого состояний в 2013 и 2014 гг. свидетельствует, что вместе с увеличением плотности пчел в 2014 г. среди них увеличилась доля более активных, но быстро распознающих обман пчел. По нашему предположению такими пчелами могли быть медоносные пчелы (*Apis mellifera*), численность которых в 2014 г. была больше. Большая способность пчел *A. mellifera* к распознаванию объектов (по сравнению с дикими пчелами) подтверждена экспериментально [11].

Цветки *O. provincialis* безнектарны и ничем не вознаграждают опылителей. Такие орхидеи привлекают опылителей обманным путем. Наиболее распространенные способы привлечения основаны на обмане неопытных опылителей или подражанию модельному виду, щедро вознаграждающего пчел нектаром и/или пыльцой. Цветки *O. provincialis* не обладают особой яркостью, хотя и выделяются из общего спектра цветущих по соседству растений (рис. 8–10). Учитывая высокий процент опыления *O. provincialis*, можно предположить, что способ привлечения неопытных опылителей на цветки этого вида орхидей не является основным.

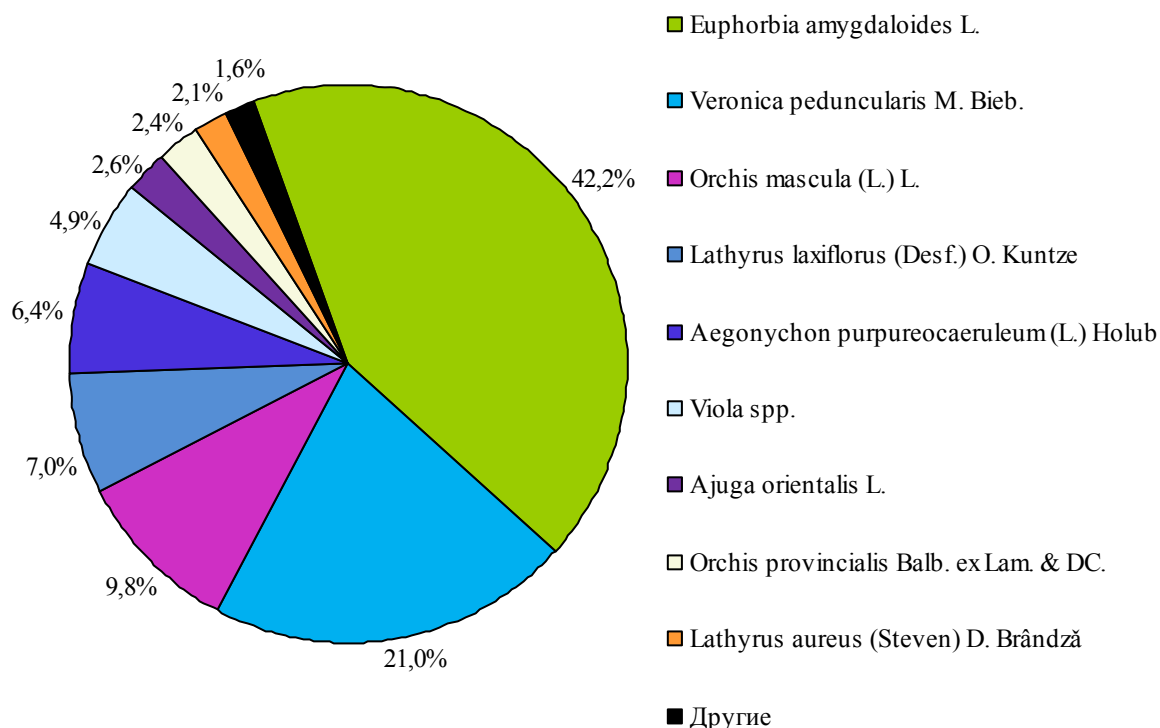


Рис. 8. Соотношение числа цветков растений разных видов, цветущих в окружении *Orchis provincialis* в период его массового цветения, и их цветовая гамма (Голубой Залив, 28.04.2014)

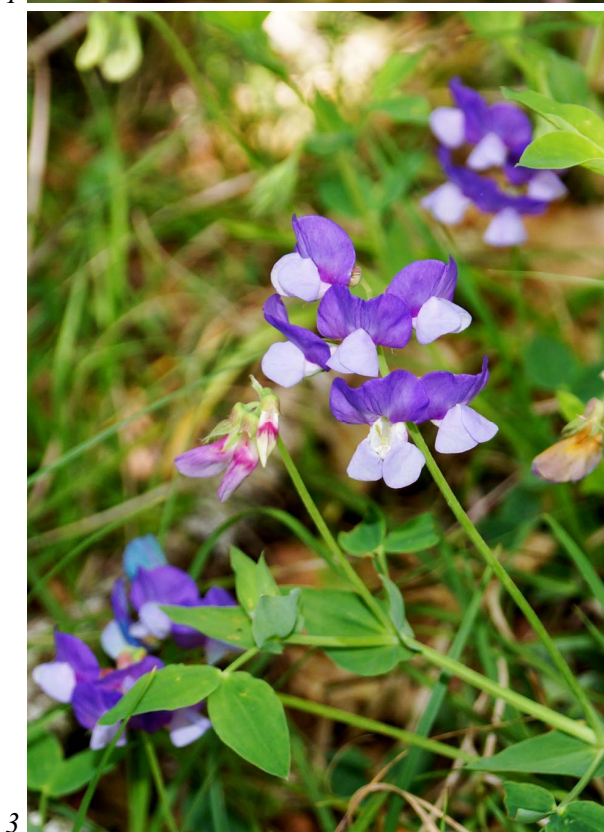
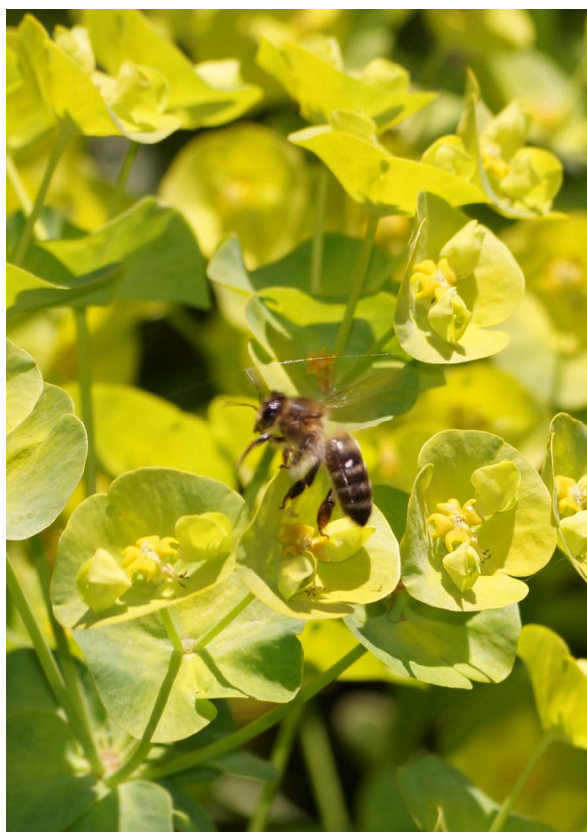


Рис. 9. Растения, цветущие в пункте произрастания *Orchis provincialis* в наибольшем числе
1 – *Euphorbia amygdaloides*; 2 – *Veronica peduncularis*; 3 – *Orchis mascula*; 4 – *Lathyrus laxiflorus*.



1



2



3



4

Рис. 10. Орхидея *Orchis provincialis* и растения, цветущие в ее окружении
1 – *Orchis provincialis*; 2 – *Corydalis cava* subsp. *marschalliana*; 3 – *Lathyrus aureus*; 4 – *Viola sieheana*.

То есть, интерес пчел к цветкам *O. provincialis* связан с наличием модельного растения, вознаграждающего пчел пыльцой и нектаром. К таким растениям можно отнести два вида: *Lathyrus aureus* (Steven) D. Brândză и *Corydalis cava* (L.) Schweigg. & Körte subsp. *marschalliana* (Willd.) Hayek. Первый вид имеет сходные по цвету и размерам соцветия, цветет в период цветения *O. provincialis* и встречается достаточно часто на территории, прилегающей к месту произрастания орхидеи (рис. 10, 3). Об использовании этого вида в качестве модели говорит и тот факт, что установленный нами в качестве опылителя вид пчел – *Andrena lathyri* трофически связан с растениями рода *Lathyrus*, что установлено на основании сбора пчел на цветущей растительности по всему ареалу его распространения [12] и отражено в названии вида. Кроме того, данные наших наблюдений позволяют заключить, что данный вид пчел имеет с *O. provincialis* еще одну связь, но особого рода. Самцы *A. lathyri* используют соцветия орхидеи при патрулировании территории в качестве ориентиров, а, возможно, и маркеров своих брачных участков. О. Лагутова и А. Чеботарь [13] также предположили, что *O. provincialis* привлекает опылителей обманым путем, имитируя соцветия вознаграждающего вида *L. aureus*. В качестве опылителя *O. provincialis* эти авторы, предположительно, указали шмеля *Bombus hortorum*, которого они, видимо, отмечали на соцветиях *L. aureus*.

Второй вид, предполагаемый в качестве модели для подражания – *C. cava* subsp. *marschalliana* – также заслуживает внимания. Соцветия этого вида имеют хорошее сходство с соцветиями *O. provincialis* по форме, размерам и цвету (рис. 10, 2). Цветет *C. marschalliana* несколько раньше, чем *O. provincialis*, и в отдельных местообитаниях горного Крыма встречается в большом количестве. Этот вид является одним из основных кормовых растений для целого ряда видов шмелей, в том числе и для *B. hortorum* – одного из потенциальных опылителей *O. provincialis*.

ВЫВОДЫ

1. В качестве опылителя орхидеи *Orchis provincialis* зарегистрирован один из видов диких пчел – *Andrena lathyri*. Список потенциальных опылителей, выявленных на основании морфологического соответствия цветку орхидеи, включает шесть видов.

2. Общий уровень опыления цветков *O. provincialis* в изученном локалитете составил 24,6 % в 2013 г. и 41,4 % – в 2014 г. Относительно высокий для безнектарных орхидей процент опыления цветков обеспечен их высокой привлекательностью для пчел (коэффициент повторности посещения цветков – 2). Увеличение процента опыления цветков в два раза в 2014 г. объясняется большей численностью опылителей в этот год по сравнению с 2013 г.

3. Для орхидеи *O. provincialis* характерна комплексная система привлечения опылителей. Она основана на обмане неопытных опылителей, использовании самцов пчел *A. lathyri*, прокладывающих патрулирующие маршруты между соцветиями орхидеи, и сходстве соцветий орхидеи с соцветиями вознаграждающих пчел видов растений – *Lathyrus aureus* и *Corydalis cava* subsp. *marschalliana*.

Список литературы

1. Фегри К. Основы экологии опыления / К. Фегри, Л. ван дер Пэйл. – М.: Мир, 1982. – 381 с.
2. Pijl L., van der. Orchid Flowers: Their Pollination and Evolution / L. van der Pijl, C. H. Dodson. – Coral Gables: University of Miami Press, 1966. – 214 p.
3. Claessens J. The Flower of the European Orchid. Form and Function / J. Claessens, J. Kleynen. – Voerendaal, 2011. – 439 p.
4. Сволынский А. Д. Особенности анэкологии ятрышника прованского (*Orchis provincialis*, Orchidaceae) в Крыму: фенология, пространственное распределение, морфометрия цветков и соцветий / А. Д. Сволынский, С. П. Иванов, А. В. Фатерыга // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014. – Вып. 10. – С. 68–76.
5. Иванов С. П. Анализ характера опыления безнектарных орхидей (Orchidaceae) в зависимости от их пространственного размещения / С. П. Иванов, В. В. Холодов // Проблемы инвентаризации крымской биоты: [ред. А. И. Дулицкий и др.]. – Симферополь, 2003. – С. 57–65. (Вопросы развития Крыма [науч.-практич. дискус.-аналитич. сб.], вып. 15).
6. Иванов С. П. Сравнительная оценка эффективности опыления орхидей в урочище Аян / С. П. Иванов, А. В. Фатерыга, В. В. Тягнирядно // Бюлл. Никитск. ботан. сада. – 2008. – Вып. 97. – С. 10–14.

7. Иванов С. П. Эффективность опыления орхидей (*Orchidaceae*), цветущих одиночно и группами / С. П. Иванов, А. В. Фатерыга, В. В. Тягнирядно // Бюлл. Никитск. ботан. сада. – 2009. – Вып. 98. – С. 22–26.
8. Fateryga A. V. Pollination ecology of *Stenopogon satyrioides* (Spreng.) Schltr. (*Orchidaceae*) in Ayan Natural Landmark (the Crimea) / A. V. Fateryga, S. P. Ivanov, V. V. Fateryga // Укр. ботан. журн. – 2013. – Т. 70, № 2. – С. 195–201.
9. Иванов С. П. Орхидеи Крыма: состав опылителей, разнообразие систем и способов опыления и их эффективность / С. П. Иванов, В. В. Холодов, А. В. Фатерыга // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Сер. Биология, химия. – 2009. – Т. 22, № 1. – С. 24–34.
10. Evidence for pollinator sharing in Mediterranean nectar-mimic orchids: Absence of pre-mating barriers? / [S. Cozzolino, F. P. Schiestl, A. Müller et al.] // Proc. Roy. Soc. B. – 2005. – Vol. 272. – P. 1271–1278.
11. Campan R. Discrimination of closed shapes by two species of bee, *Apis mellifera* and *Megachile rotundata* / R. Campan, M. Lehrer // J. Exper. Biol. – 2002. – Vol. 205. – P. 559–572.
12. Осичнюк Г. З. Бджоли-андрениди / Г. З. Осичнюк. – К.: Наук. думка, 1977. – 328 с. (Фауна України, т. 12, вип. 5).
13. Lagutova O. I. Pollination ecology of *Orchis provincialis* Bald. / O. I. Lagutova, A. A. Chebotar // Embryology and Seed Reproduction: XI International Symposium, July 3–7 1990 y.: abstracts of the reports. – St. Petersburg, 1990. – P. 306–307.

Сволинський О. Д., Иванов С. П., Фатерыга О. В. Особливості антекології зозулення прованського (*Orchis provincialis*, *Orchidaceae*) в Криму: запилювачі, система їх залучення, рівень запилення // Екосистеми, їх оптимізація та охорона. Сімферополь: ТНУ, 2014. Вип. 11. С. 144–157.

Виявлено видовий склад запилювачів орхідеї *Orchis provincialis* в одному з місць її зростання на південному березі Криму. В якості запилювача зареєстрований один з видів диких бджіл – *Andrena lathyri*. Представлено список потенційних запилювачів (шість видів), виявлених на підставі морфологічної відповідності квітці орхідеї. Для *O. provincialis* характерна комплексна система залучення запилювачів. Запилювачі залучаються шляхом обману з використанням, по-перше, недосвідчених запилювачів, по-друге, самців бджіл *A. lathyri*, які прокладають патрульні маршрути між суцвіттями орхідеї, і в третє, імітацією суцвітть рослин, що винагороджують бджіл пилом і нектаром: *Lathyrus aureus* і *Corydalis cava* subsp. *marschalliana*. Частка запилених квіток відносно велика і склала 24,6 % в 2013 р. і 41,4% в 2014 р.

Ключові слова: *Orchis provincialis*, *Orchidaceae*, видовий склад запилювачів, система залучення запилювачів, рівень запилення, Крим.

Svolynskiy A. D., Ivanov S. P., Fateryga A. V. Peculiarities of anthecology of the Provence Orchid (*Orchis provincialis*, *Orchidaceae*) in the Crimea: pollinators, method of their attraction, pollination rate // Optimization and Protection of Ecosystems. Simferopol: TNU, 2014. Iss. 11. P. 144–157.

The species composition of pollinators of the orchid *Orchis provincialis* is revealed in one of its habitats at the south coast of the Crimea. One species of wild bees, *Andrena lathyri*, was registered as the pollinator. The list of the potential pollinators (six species), which were ascertained on the ground of morphologic correspondence with the orchid flower, is presented. A composite method of the attraction of pollinators is peculiar for *O. provincialis*. The pollinators are attracted by the way of deception with use, first of all, inexperienced pollinators; secondly, males of *A. lathyri* doing patrolling flights between orchid inflorescences; and thirdly, mimicry with inflorescences of plant species which reward bees: *Lathyrus aureus* and *Corydalis cava* subsp. *marschalliana*. The rate of pollinated flowers was rather big and amounted to 24,6 % in 2013 and 41,4 % in 2014.

Key words: *Orchis provincialis*, *Orchidaceae*, species composition of pollinators, method of attraction of pollinators, pollination rate, Crimea.

Поступила в редакцію 14.05.2014 г.