

УДК 582.594.2:581.162.3 (477.75)

ЭКОЛОГИЯ ОПЫЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *EPIPACTIS* (ORCHIDACEAE) В КРЫМУ

Фатерыга А. В.^{1,2}, Иванов С. П.²

¹Национальный природный парк «Чаривна Гавань», Черноморское, fater_84@list.ru

²Таврический национальный университет им. В. И. Вернадского, Симферополь, spi2006@list.ru

Изучен состав опылителей и эффективность опыления восьми видов и подвидов рода *Epipactis* в Крыму. В опылении *E. helleborine* главную роль играют рабочие осы рода *Vespula*, *E. turcica* – осы рода *Polistes*, *E. palustris* – осы рода *Polistes* и самцы пчел рода *Macropis*; виды *E. microphylla*, *E. persica* и *E. taurica* являются автогамными. Среди аллогамных видов высокий процент опыления (28–53%) свойственен *E. palustris*, *E. helleborine* subsp. *helleborine* и *E. helleborine* subsp. *orbicularis*; крайне низкий (1–3%) – *E. helleborine* subsp. *levantina* и *E. turcica*. Обсуждается влияние ценоотических условий на эффективность опыления и причины возникновения автогамии среди изученных видов.

Ключевые слова: *Epipactis*, Orchidaceae, антропоэкология, опыление, Крым.

ВВЕДЕНИЕ

Род дремлик – *Epipactis* Zinn включает, по разным оценкам от 60 до 80 видов, распространенных, главным образом, в Евразии и, отчасти, в Северной Африке, по одному виду произрастает в Центральной Африке и Северной Америке [1; 2]. В составе рода выделяются две неравных по объему секции: *Arthrochilium* Irmisch, (иногда рассматриваемая как самостоятельный род) насчитывающая 12 видов [3], и секция *Epipactis*, включающая большинство известных видов рода. В секции *Epipactis*, на основе отличий в морфологии цветка, выделяют два ряда: *Atrorubentae* Nevski ex Efimov, немногочисленные представители которого характеризуются сросшимися морщинистыми бугорками у основания эпихилия, и ряд *Epipactis*, включающий большинство видов, у которых бугорки при основании эпихилия обычно гладкие и разделены более-менее глубоким вдавлением [1]. Данные молекулярной филогенетики, однако, не подтверждают монофилетичность этих двух рядов [4].

Таксономия рода довольно сложна и запутана, что связано с морфологической вариабельностью ряда видов (преимущественно, в секции *Epipactis*), наличием большого числа «мелких» видов, а также разными подходами тех или иных исследователей к систематике орхидей. Для Украины в отечественных работах долгое время приводилось всего 5 видов рода *Epipactis* [5–8], лишь в последнем издании Красной книги [9] был добавлен шестой вид – *Epipactis albensis* H. Nováková & Rydlo. Для сравнения, для территории Словакии указано 19 видов и один дополнительный подвид [10], для флоры Турции – 10 видов [11], Италии – 10 видов и один и дополнительный подвид [12].

Для флоры Крыма в настоящее время известно 10 видов и подвидов дремликов. Три из них, *Epipactis palustris* (L.) Crantz из секции *Arthrochilium*, *Epipactis microphylla* (Ehrh.) Sw. из ряда *Atrorubentae* секции *Epipactis* и *Epipactis helleborine*

(L.) Crantz из ряда *Epipactis* секции *Epipactis*, известны для территории полуострова довольно давно [13]. Остальные 7 таксонов ряда *Epipactis* секции *Epipactis* идентифицированы лишь в последние годы. Из них *Epipactis persica* (Soó) Nannf, впервые обнаружил в Крыму Р. Я. Киш [14], *Epipactis helleborine* subsp. *orbicularis* (K. Richt.) E. Klein и *Epipactis turcica* Kreutz, идентифицированы нами как новые для Украины [15], а *Epipactis taurica* Fateryga & Kreutz, – как новый для науки [16]. Восьмой таксон, *Epipactis helleborine* subsp. *levantina* Kreutz, Óvári & Shifman, описанный из Анталии [17], был указан для флоры Украины во введении к описанию *E. taurica* [16]. Для всех перечисленных 8 видов и подвидов известны современные находки на полуострове. Оставшиеся два вида, *Epipactis purpurata* Sm. и *Epipactis condensata* Boiss. ex D. P. Young, идентифицированные П. Г. Ефимовым по старым гербарным сборам [18], обнаружить пока не удается. В известной литературе для флоры полуострова приводятся еще два вида: *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Besser [8; 9; 19], на ошибочную идентификацию которого указывает П. Г. Ефимов [18], и *Epipactis densifolia* W. Hahn, Passin & R. Wegener, приведенный для флоры Украины во введении к описанию *E. taurica* [16] также по ошибке.

Вопросы опыления дремликов привлекают внимание исследователей со времен классика антекологии орхидей – Чарльза Дарвина, исследовавшего опыление *E. helleborine* общественными осами [20]. Цветки всех видов рода выделяют нектар, однако среди них встречаются как аллогамные, так и факультативно или облигатно автогамные виды [21]. Причем, иногда один и тот же вид может опыляться аллогамно или автогамно в зависимости от внешних условий [22; 23]. В целом цветки дремликов посещаются широким кругом опылителей, однако у отдельных видов круг опылителей, как правило, более узок и включает насекомых преимущественно какой-либо одной группы видов, близких в систематическом (чаще) или морфологическом (реже) отношении. Такие группы могут составлять складчатокрылые осы (Hymenoptera, Vespidae), медоносная пчела и шмели (Hymenoptera, Apidae), либо мухи-журчалки (Diptera, Syrphidae).

На цветках *E. palustris* (секция *Arthrochilium*) отмечено наибольшее разнообразие насекомых-опылителей. В разных ценопопуляциях этого вида в качестве основных опылителей зарегистрированы складчатокрылые осы (особенно, из рода *Eumenes*) [24], медоносные и дикие пчелы [23], или пчелы, мухи-журчалки и муравьи в различном соотношении [22; 25]. Другим видам этой секции, таким как *Epipactis thunbergii* A. Gray и *Epipactis veratrifolia* Boiss. & Nohen., свойственен более специализированный сирфидофильный опылительный синдром. Эти виды опыляются преимущественно мухами-журчалками, привлекаемыми на цветки не только нектаром, но и особым вторичным ольфакторным аттрактантом, имитирующим феромон тревоги тлей – наиболее распространенного кормового ресурса личинок этих мух, вблизи колоний которых они откладывают свои яйца [26; 27]. В дополнение к сирфидофильному опылению поллинии этих видов могут переносить крупные муравьи [28], которые, помимо нектара, также, возможно, привлекаются феромоном тревоги тлей.

Из представителей секции *Epipactis* наиболее изучена экология опыления *E. helleborine*. Этот вид посещается насекомыми гораздо реже, чем *E. palustris*, и

основную роль в переносе поллиний у него играют рабочие особи общественных ос подсемейства Vespinae (Hymenoptera, Vespidae) [20–22; 29]. В нектаре *E. helleborine* обнаружено несколько десятков вторичных метаболитов, часть из которых (этанол, 3-{2-{3-{3-(бензилокси)пропил}-3-индол, 7,8-дидегидро-4,5-эпокси-3,6-d-морфин и оксикодон) оказывают наркотическое действие на насекомых [30]. Считается, что «пьяные» осы являются более эффективными опылителями орхидеи, поскольку у них нарушена координация движений, и они не способны избавиться от поллиний. Часть этих наркотических веществ образуется в нектаре благодаря деятельности симбиотических дрожжевых грибов, которых заносит в гипохилий цветка сами же опылители [31]. Кроме того, известно, что привлекательность цветков *E. helleborine* для рабочих особей ос обеспечивается также сходством выделяемого ими запаха со спектром летучих вторичных метаболитов, выделяемых листьями растений при их повреждении листогрызущими насекомыми, на которых охотятся эти осы [32; 33].

Способ опыления некоторых других видов дремликов секции *Epipactis* (например, *E. purpurata*) сходен с *E. helleborine*, в то время как в опылении *E. atrorubens* большую роль играют пчелы. Данный факт связан с наличием в нектаре последнего вида специфических веществ, привлекающих пчел и придающих цветкам *E. atrorubens* «цветочный» запах, отсутствующий у *E. helleborine* [22]. Таким образом, состав летучих вторичных метаболитов нектара *E. atrorubens* более сходен с *E. palustris*, относящимся к другой секции, чем с *E. helleborine* и *E. purpurata*. Для многих видов секции (*E. microphylla*, *E. persica*, часть ценопопуляций *E. atrorubens*) характерна факультативная автогамия: в цветках этих видов висцидий, если и функционирует, то очень непродолжительное время, по истечении которого, если поллиний не был извлечен, пыльца начинает высыпаться, вступая в контакт с рыльцем. Для ряда видов (например, *E. albensis*) характерна облигатная автогамия или даже клейстогамия [21].

Цель настоящей работы – изучить состав опылителей и эффективность опыления представителей рода *Epipactis*, произрастающих в Крыму.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в 2004–2011 годах в различных пунктах горного Крыма. Было исследовано 8 видов и подвидов дремликов (рис. 1–8). Экологию опыления *E. palustris* и *E. taurica* изучали в урочище Аян близ села Перевальное Симферопольского района в 2011 и 2005 годах, соответственно. Ценопопуляция *E. palustris* произрастала здесь в заболоченном русле ручья, впадающего в Аянское водохранилище, среди луговой растительности с доминированием *Lysimachia vulgaris* L., *Juncus inflexus* L. и *Carex* sp. с проективным покрытием (ПП) равным 100%. Ценопопуляция *E. taurica* произрастала на склоне, покрытом лугово-степной растительностью с доминированием *Elytrigia geniculata* subsp. *scythica* (Nevski) Tzvelev и *Fragaria viridis* subsp. *campestris* (Steven) Pawł. с ПП равным 90–95%. Виды *Epipactis microphylla*, *E. helleborine* subsp. *helleborine* и *E. persica* изучали в 2004 году в окрестностях села Краснолесье, в двухъярусном широколиственном

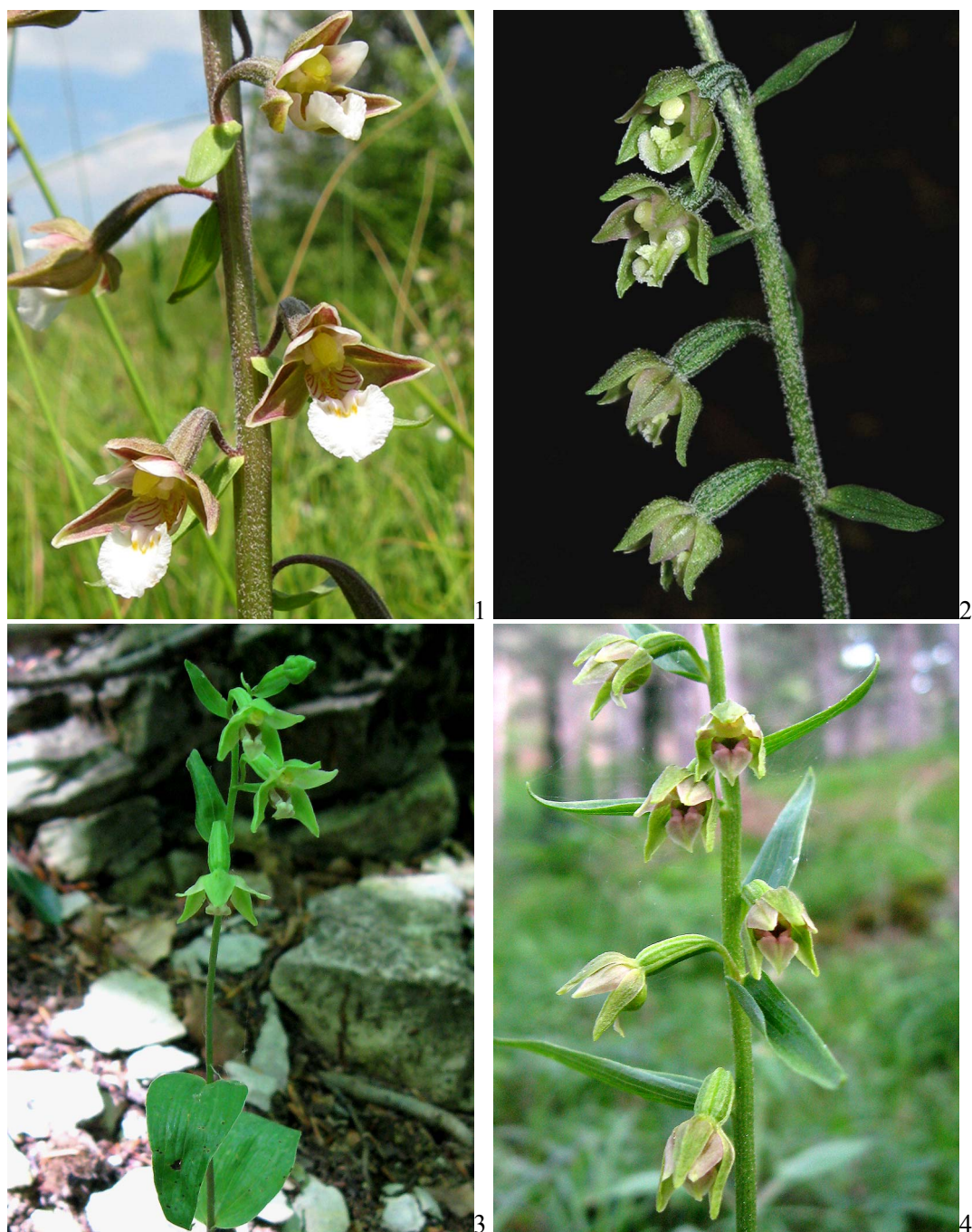


Рис. 1–4. Соцветия видов рода *Epipactis* флоры Крыма

1 – *Epipactis palustris*; 2 – *Epipactis microphylla*; 3 – *Epipactis persica*; 4 – *Epipactis taurica*.



5



6



7



8

Рис. 5–8. Соцветия видов рода *Epipactis* флоры Крыма

5 – *Epipactis helleborine* subsp. *helleborine*; 6 – *Epipactis helleborine* subsp. *levantina*;
7 – *Epipactis helleborine* subsp. *orbicularis*; 8 – *Epipactis turcica*.

лесу с доминированием *Carpinus betulus* L. и сильно разреженным травяным ярусом (ПП=10–15%). Опыление *E. turcica* изучали в 2011 году в природном заповеднике «Мыс Мартыян» в условиях трехъярусного леса формации *Juniperus excelsa* M. Vieb. с подлеском из *Cistus tauricus* J. Presl & C. Presl и слабо выраженным травяным ярусом с преобладанием *Achnatherum bromoides* (L.) P. Beauv. Экологию опыления *E. helleborine* subsp. *levantina* и *E. helleborine* subsp. *orbicularis* изучали в Ялтинском горно-лесном природном заповеднике в 2005 и 2011 годах, соответственно. Первый подвид произрастал в светлом двухъярусном лесу формации *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe с травяным ярусом из *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. (ПП=90–95%), второй – также в сосновом лесу, но с доминированием *Pteridium aquilinum* subsp. *brevipes* (Tausch) Wulf в травяном ярусе (ПП=80–90%).

Состав посетителей цветков и опылителей дремликов изучали путем отлова насекомых, посещающих цветки орхидей, в ходе наблюдений вблизи цветущих растений. Всего проведено более 30 часов наблюдений и собрано 22 экземпляра насекомых (за исключением кровососущих комаров и мелких муравьев, потенциально не способных переносить поллинии). Эффективность работы опылителей изучали по результатам анализа соотношения долей цветков различного состояния [34]. Оценивались следующие показатели:

- 1) интенсивность посещения цветков (ИП) – общая доля цветков, посещенных насекомыми-опылителями в данной ценопопуляции;
- 2) доля цветков, посещенных опылителем в первый раз, то есть таких цветков, которые посещены опылителем, не имевшим до этого контактов с цветками орхидей (ДВП) – доля неопыленных цветков с вынесенными поллиниями;
- 3) доля опыленных цветков (ПО) – доля цветков с пылью на рыльце (как с вынесенными поллиниями, так и без);
- 4) повторность посещения цветков (ПП) – отношение ПО и ДВП, показывающее среднее число цветков, посещенных опылителем после посещения первого цветка.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

***Epipactis* (sect. *Arthrochilium*) *palustris* (L.) Crantz.** Аллогамный вид, цветущий с конца июня до конца июля. Благодаря вегетативному размножению образует большие куртины цветущих растений. Соцветия рыхлые, слабо заметные в травостое, цветки крупные, с белой губой (рис. 1), без выраженного запаха. В качестве посетителей цветков обнаружены два вида ос рода *Polistes* (Hymenoptera, Vespidae), шесть видов пчел семейств Halictidae, Melittidae, Megachilidae и Apidae, и один вид мух-журчалок (Diptera, Syrphidae) (табл. 1). Поллинии орхидеи, однако, были обнаружены лишь у двух видов: пчел *Macropis frivaldskyi* Mocsáry, 1878 (рис. 9) и ос *Polistes nimpha* (Christ, 1791) (рис. 10). Пчелы-макрописы посещали цветки дремлика не слишком интенсивно, в основном питаются на цветках растущего совместно с *E. palustris* их специфического кормового растения – *Lysimachia vulgaris* L. (Primulaceae) (рис. 11). Посещения цветков орхидеи самцами макрописов были кратковременные, на каждом соцветии пчела посещала не более одного цветка, после чего возвращалась на соцветия вербейника. Однако высокая

численность самцов пчел рода *Macropis* на исследованном участке в сочетании с их хорошим морфологическим соответствием цветкам орхидеи позволяет сделать вывод о весомом вкладе этих насекомых в перенос пыльцены *E. palustris*. Осы рода *Polistes* и медоносная пчела, напротив, посещали большое количество цветков *E. palustris* в соцветии, после чего перелетали на следующее соцветие дремлика. Однако только самки *P. nimpha* обладали достаточной численностью для переноса

Таблица 1

Состав посетителей цветков и опылителей аллогамных видов рода *Epipactis* в Крыму

| Вид насекомого | Виды рода <i>Epipactis</i> | | | | | |
|---|----------------------------|--|--|--|--------------------------|--------|
| | <i>Epipactis palustris</i> | <i>Epipactis helleborine</i> subsp. <i>helleborine</i> | <i>Epipactis helleborine</i> subsp. <i>levantina</i> | <i>Epipactis helleborine</i> subsp. <i>orbicularis</i> | <i>Epipactis turcica</i> | |
| <i>Polistes dominula</i> (Christ, 1791) | 1♀ | | | | | 1♀ (1) |
| <i>Polistes nimpha</i> (Christ, 1791) | 3♀ (2) | | | | | |
| <i>Vespa vulgaris</i> (Linnaeus, 1758) | | 1♀ (1) | | | 2♀ (1) | |
| <i>Evyalaeus bicallosus</i> (Morawitz, 1873) | 1♀ | | | | | |
| <i>Evyalaeus pauxillus</i> (Schenck, 1853) | 1♀ | | | | | |
| <i>Seladonia subaurata</i> (Rossi, 1792) | | | | | | 1♀ |
| <i>Macropis frivaldskyi</i> Mocsáry, 1878 | 4♂ (2) | | | | | |
| <i>Macropis europaea</i> Warncke, 1973 | 2♂ | | | | | |
| <i>Megachile centuncularis</i> (Linnaeus, 1758) | 1♂ | | | | | |
| <i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758 | 1♀ | | | | | |
| <i>Sphaerophoria scripta</i> (Linnaeus, 1758) | 2♂ | | | | | |
| <i>Cheilosia</i> sp. | | | 1♀ | | | |

Примечание к таблице: в таблицу не включены виды кровососущих комаров и муравьев, не способные переносить пыльцены орхидей. В скобках указано число экземпляров, несущих пыльцены орхидей.

Таблица 2

Показатели эффективности опыления аллогамных видов рода *Epipactis* в Крыму

| Вид | Объем выборки | | Показатели | | | |
|--|---------------|----------|------------|------|-------|-------|
| | <i>N</i> | <i>n</i> | ДВП, % | ПП | ИП, % | ПО, % |
| <i>Epipactis palustris</i> | 25 | 379 | 30,7 | 1,66 | 81,6 | 50,9 |
| <i>Epipactis helleborine</i> subsp. <i>helleborine</i> | 5 | 208 | 18,5 | 1,51 | 51,0 | 28,0 |
| <i>Epipactis helleborine</i> subsp. <i>levantina</i> | 8 | 102 | 2,9 | 0,34 | 3,9 | 1,0 |
| <i>Epipactis helleborine</i> subsp. <i>orbicularis</i> | 11 | 197 | 26,0 | 2,02 | 78,5 | 52,6 |
| <i>Epipactis turcica</i> | 10 | 148 | 4,1 | 0,66 | 6,8 | 2,7 |

Примечание к таблице: *N* – число соцветий; *n* – число цветков; ДВП – доля цветков, посещенных опылителем в первый раз; ПП – повторность посещения цветков; ИП – интенсивность посещения цветков; ПО – доля опыленных цветков.



Рис. 9–12. Опылители *Epipactis palustris*

9 – самец *Macropis frivaldskyi* с поллиниями орхидеи; 10 – самка *Polistes nimpha* с остатками поллиния орхидеи; 11 – соцветие *Lysimachia vulgaris* – кормового растения пчел рода *Macropis*; 12 – гнездо *Polistes nimpha*, построенное на участке произрастания орхидеи.

значительной доли поллиниев. Возможно, что их роль в опылении была столь высокой по причине нахождения гнезда ос этого вида непосредственно на участке цветения *E. palustris* (рис. 12). Другие одиночные пчелы и мухи не принимали заметного участия в опылении. Показатели эффективности опыления оказались довольно высокими (табл. 2). Более 4/5 цветков этого вида посещалось насекомыми, способными переносить поллинии, при этом более половины цветков оказались опыленными и развились в плоды. Показатель повторности посещения цветков

свидетельствует, что 2/3 опылителей, после посещения первого цветка, посетили, по крайней мере, еще один.

Epipactis (s. str.) microphylla (Ehrh.) Sw. Автогамный вид, цветущий в течение июня. Соцветия рыхлые, цветки мелкие, невзрачные, зеленые (рис. 2), с отчетливым запахом гвоздики. Насекомых на цветках зарегистрировано не было. Благодаря автогамии уровень опыления данного вида приближался к 100%. Реальная завязываемость плодов была несколько меньшей, поскольку часть коробочек осыпалась незрелыми, возможно, по причине экстремальных погодных условий сезона исследований – сухости и высоких температур.

Epipactis (s. str.) persica (Soó) Nannf. Автогамный вид, цветущий в середине июля – начале августа. Соцветия рыхлые, малоцветковые, цветки мелкие, зеленые с розовой губой (рис. 3), без запаха. Насекомых, посещающих цветки в поисках нектара, зарегистрировано не было. Уровень опыления достигал 100%, более 90% завязей развились в коробочки.

Epipactis (s. str.) taurica Fateryga & Kreutz. Автогамный вид, цветущий с середины июня до середины июля. Цветки сходны с предыдущим видом, но соцветия более многоцветковые (рис. 4). На цветках в массе обнаружены два неидентифицированных вида муравьев (Hymenoptera, Formicidae) небольших размеров (2 и 3 мм). Муравьи привлекались на цветки обильно выделяемым нектаром, однако поллинии они не переносили. Лишь после высыхания висцидиев и высыпания пыльцы муравьи, возможно, могли принять участие в опылении цветков *E. taurica* в ходе случайного переноса пыльцы из пыльников на рыльце. При уровне опыления, достигающем 100%, лишь 15% цветков образовало плоды, а остальные засохли, предположительно, от недостатка влаги.

Epipactis (s. str.) helleborine (L.) Crantz subsp. helleborine. Аллогамный подвид, цветущий в течение июля. Соцветия густые, многоцветковые, цветки средних размеров, зеленые с розовой губой (рис. 5), без выраженного запаха. Среди посетителей цветков обнаружены рабочие осы *Vespula vulgaris* (Linnaeus, 1758), способные переносить поллинии орхидеи (табл. 1). Около половины цветков было посещено опылителями, менее трети – опылено (табл. 2). Повторность посещения цветков оказалась несколько ниже, чем у *Epipactis palustris*, однако все же достаточно высокой: каждый второй опылитель после посещения первого цветка, в среднем, посетил еще один. Несмотря на довольно высокий уровень опыления, доля цветков, превратившихся в плоды, не превысила 10%, так как значительная часть завязей погибла, вероятно всего, от засухи.

Epipactis (s. str.) helleborine subsp. levantina Kreutz, Óvári & Shifman. Аллогамный подвид, цветущий в течение июня. Соцветие рыхлое, относительно многоцветковое, цветки средних размеров, зеленые с ярко-розовой или малиновой губой (рис. 6), без выраженного запаха. На цветках этого подвида не обнаружено специализированных посетителей, способных переносить поллинии и опылять орхидею (табл. 1). Тем не менее, исходя из строения цветка, можно предположить, что такими насекомыми, как и у предыдущего таксона, являются осы. Показатели эффективности опыления оказались крайне низкими – 4% посещенных цветков и 1% опыленных и развившихся в плоды (табл. 2).

***Epipactis* (s. str.) *helleborine* subsp. *orbicularis* (K. Richt.)**. Аллогамный подвид, цветущий с конца июня до конца июля. Соцветие сравнительно плотное и многоцветковое, цветки средних размеров, красные с бледно-розовой губой (рис. 7), без выраженного запаха. В качестве посетителей цветков и опылителей, как и у номинативного подвида, обнаружены рабочие осы *V. vulgaris* (табл. 1). Для данного подвида зарегистрирован самый высокий процент опыления и коэффициент повторности посещения цветков (табл. 2): около 4/5 цветков было посещено насекомыми, способными переносить поллинии орхидеи, более половины цветков оказались опыленными и развились в плоды, каждый опылитель после посещения первого цветка, в среднем, посетил еще один.

***Epipactis* (s. str.) *turcica* Kreutz**. Аллогамный вид, цветущий с конца мая до конца июня. Соцветие средней плотности, относительно многоцветковое, цветки средних размеров, зеленые с ярко-розовой или малиновой губой, часто с продольной желтой полоской (рис. 8), без выраженного запаха. На цветках, помимо пчелы рода *Seladonia*, не переносящей поллинии, обнаружена самка-основательница *Polistes dominula* (Christ, 1791) (табл. 1). По-видимому, осы этого вида являются главными опылителями *E. turcica*, поскольку в период его цветения осы рода *Vespula* встречаются крайне редко. Показатели эффективности опыления оказались почти такими же низкими, как у *E. helleborine* subsp. *levantina* – менее 7% посещенных цветков и менее 3% опыленных и развившихся в плоды (табл. 2).

Обсуждение. Две группы насекомых достоверно отмечены в качестве переносчиков поллиний, то есть опылителей дремлик: самцы пчел-мелиттид рода *Macropis* (Hymenoptera, Melittidae) и самки и рабочие общественных складчатокрылых осы родов *Polistes* и *Vespula* (Hymenoptera, Vespidae). Пчелы-макрописы впервые зарегистрированы в качестве опылителей орхидей – их основными кормовыми растениями являются вербейники (род *Lysimachia* L.) [35]. Участие самцов этих пчел в опылении дремлик объясняется их не столь тесной привязанностью к основному кормовому растению, как это часто бывает среди пчел-олиголектов и даже монолектов.

Складчатокрылые осы обладают широким спектром трофических связей и считаются «классическими» опылителями дремлик в различных регионах [20–22; 24; 29–33], в том числе указывались ранее как посетители цветков этих растений в Крыму [36]¹. Осы этого семейства редко выступают в качестве специализированных опылителей растений (за исключением видов подсемейства Masarinae, ведущих «пчелиный» образ жизни). Большинство растений, адаптированных к опылению осами-веспидами, относятся к семейству орхидных. Кроме ряда видов рода *Epipactis* эти осы опыляют нектарную орхидею *Coelogyne fimbriata* Lindl. [37], а также безнектарные виды *Steveniella satyrioides* (Spreng.) Schltr. [38] и *Dendrobium sinense* Tang & F. T. Wang [39], которые обманывают их с помощью вторичных ольфакторных аттрактантов. Помимо орхидей, осы семейства Vespidae являются специализированными опылителями растений рода норичник – *Scrophularia* L. (Scrophulariaceae) [см. 40]. Причем во всех случаях основными опылителями

¹ Указание в цитированной работе *Epipactis helleborine* в качестве вида, цветки которого посещаются осой *Polistes dominula*, следует относить к *Epipactis turcica*.

являются общественные виды ос, так как одиночные осы встречаются в природе, как правило, в меньшем числе.

Именно с адаптацией дремликос к опылению осами связаны, на наш взгляд, столь существенные различия в уровне опыления их отдельных видов (табл. 2). Виды *E. turcica* и *E. helleborine* subsp. *levantina* цветут в июне, когда численность общественных ос еще довольно низка, соответственно, уровень их опыления оказывается низким. В конце июня – в начале июля происходит выход рабочих особей ос рода *Vespula*, опыляющих цветущие в этот период *E. helleborine* subsp. *helleborine* и *E. helleborine* subsp. *orbicularis*, соответственно, уровень их опыления оказывается значительно выше. Высокая эффективность опыления *E. palustris* обеспечивается не только поздним цветением, но и более широким кругом опылителей.

Сроки цветения различных видов зависят от режима увлажнения: *E. turcica* и *E. helleborine* subsp. *levantina*, произрастающие в ксерофитных и мезоксерофитных условиях, вынуждены цвести значительно раньше, чем ксеромезофитные и мезофитные *E. helleborine* subsp. *orbicularis* и *E. helleborine* subsp. *helleborine* и гигрофитный *E. palustris*. То есть, эффективность опыления аллогамных видов рода *Epipactis* в Крыму зависит от режима увлажнения их местопроизрастаний. Подобная зависимость ранее была отмечена для популяций *E. helleborine* в Швеции [41] и, вероятно, является широко распространенной.

Как было показано М. Г. Вахрамеевой и Г. М. Длусским, конкуренция за опылителей между родственными видами растений приводит к их расхождению по разным биотопам и (или) по времени цветения, а между неродственными – к изменению морфологии цветка [42]. На примере дремликос хорошо видно, что виды (и подвиды) со сходным строением цветков (*E. turcica* и *E. helleborine* subsp. *levantina*, *E. helleborine* subsp. *helleborine* и *E. helleborine* subsp. *orbicularis*) произрастают в разных условиях и цветут в разное время. Переход части особей популяции в новый биотоп и (или) сдвиг сроков цветения не может не сопровождаться изменением, и, скорее всего, снижением плотности опылителей, вплоть до их острого дефицита. Такие обстоятельства, на наш взгляд, могут способствовать переходу этой части популяции к автогамному опылению с дальнейшим ее обособлением. Хотя и считается, что причиной возникновения большинства автогамных видов дремликос является отсутствие опылителей в условиях «глухих» тенистых лесов [21], таких, в которых произрастает *E. persica* или *E. albensis*, сухие условия произрастаний также могут увеличивать вначале долю гейтоногамного опыления [43], а затем и приводить к возникновению автогамных разновидностей, как это было показано для *Epipactis neerlandica* var. *renzii* (Robatsch) J. Claess. Kleynen & Wielinga [44]. Примечательно, что в Крыму, из трех автогамных видов один (*E. persica*) произрастает в «глухих» тенистых лесах, второй (*E. taurica*) – в довольно сухих условиях, и лишь третий (*E. microphylla*) – в довольно разнообразных местах.

Все виды рода *Epipactis*, исследованные нами, в том числе перешедшие к автогамному опылению, выделяют нектар. Возможным объяснением целесообразности наличия нектара в цветках автогамных видов может быть их «скрытая» способность к перекрестному опылению. Такое объяснение подразумевает факультативно автогамный способ опыления, когда цветок

самоопыляется спустя некоторое время, отведенное ему на перекрестное опыление; в реальности же перекрестного опыления не происходит по причине отсутствия подходящих опылителей в местах и во время цветения этих видов. С другой стороны, нектар может привлекать муравьев, как это отмечено нами для *E. taurica*. Муравьи, питаясь нектаром, могут одновременно защищать растения от листогрызущих фитофагов, вступая в мутуалистические отношения с орхидеями. В то же время известно, что муравьи могут охранять колонии тлей, поселяющихся на стеблях орхидей [22], тем самым принося определенный вред. И все же положительная роль муравьев для дремликов, имеющих нектарные цветки, представляется более вероятной, про крайней мере в условиях Крыма, где тли на дремliках пока обнаружены не были.

Первичным способом опыления в обеих секциях рода *Epipactis*, по-видимому, следует считать опыление с помощью широкого круга посетителей цветков, включающего пчел, ос и мух-журчалок. Такой круг опылителей характерен для *E. palustris* в секции *Arthrochilium* и *E. atrorubens* в секции *Epipactis*. Дальнейшая эволюция в секции *Arthrochilium* шла по пути специализации на опылении с помощью мух-журчалок, а в секции *Epipactis* – с помощью складчатокрылых ос. Эволюция опылительных синдромов в этой секции представляет собой интересный пример параллелизма с их эволюцией у рода *Scrophularia*. По данным Дж. Бродманн [45], норичники (*Scrophularia umbrosa* Dumort.) и дремлики, опыляемые осами (*E. helleborine* и *E. purpurata*), привлекают опылителей одними и теми же сигналами – летучими вторичными метаболитами, сходными с веществами, выделяемых листьями растений при их повреждении листогрызущими насекомыми, на которых охотятся эти осы. После выработки специфических вторичных аттрактантов для ос-веспид (не только запах, но и окраска), диверсификация секции *Epipactis* происходила, как и у норичников [40], с возникновением автогамных видов, связанным с дефицитом опылителей в новых ценотических условиях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основными и специализированными опылителями видов рода *Epipactis* в Крыму являются общественные осы семейства Vespidae. У *E. palustris* «ситуативными» опылителями могут быть и другие насекомые, в частности самцы пчел рода *Macropis*. Адаптации дремликов к опылению осами сказываются на низкой эффективности опыления видов, произрастающих в сильно затемненных либо, наоборот, в хорошо освещенных, но сухих местах. Освоение таких местопроизрастаний влечет за собой эволюционные процессы, связанные, главным образом, с обособлением новых таксонов путем перехода растений к автогамному опылению. Высокое таксономическое разнообразие рода *Epipactis*, наряду со слабой морфологической дифференциацией, а также наличие в его составе узкоэндемичных видов позволяет заключить, что в настоящее время дремлики, как и другие наиболее таксономически сложные роды орхидей, такие как *Ophrys* L. и *Serapias* L., находятся на этапе интенсивной видовой диверсификации, протекающей «у нас на глазах».

Благодарности. Авторы признательны К. А. Й. Кройтцу (Нидерланды) за помощь в определении и подтверждение определения ряда видов рода *Epipactis*.

Список литературы

1. Ефимов П. Г. Род *Epipactis* Zinn (Orchidaceae) на территории России / П. Г. Ефимов // Turczaninowia. – 2004. – Vol. 7, N 3. – P. 8–42.
2. Delforge P. Orchids of Europe, North Africa and the Middle East / P. Delforge. – London: A&C Black Publishers Ltd., 2006. – 640 p.
3. Efimov P. G. Taxonomic revision of the genus *Arthrochilium* (Orchidaceae) / P. G. Efimov // Komarovia. – 2007. – Vol. 5, N 1. – P. 25–37.
4. Phylogeographic patterns, genetic affinities and morphological differentiation between *Epipactis helleborine* and related lineages in a Mediterranean glacial refugium / [V. Tranchida-Lombardo, D. Cafasso, A. Cristaudo, S. Cozzolino] // Ann. Botan. – 2011. – Vol. 107. – P. 427–436.
5. Смольянинова Л. А. Orchidaceae Juss. – Ятрышниковые / Л. А. Смольянинова // Флора Европейской части СССР. – Т. 2. – Л.: Наука, 1976. – С. 10–59.
6. Собко В. Г. Орхідеї України / В. Г. Собко. – К.: Наукова думка, 1989. – 192 с.
7. Тимченко І. А. Структура популяцій видів роду *Epipactis* Zinn. (Orchidaceae) і тенденції її зміни під антропогенним впливом / І. А. Тимченко // Укр. ботан. журн. – 1996. – Т. 53, № 6. – С. 690–695.
8. Определитель высших растений Украины / [отв. ред. Ю. Н. Прокудин]. – Второе изд. – К.: Фитосоциентр, 1999. – 548 с.
9. Червона книга України. Рослинний світ / [ред. Я. П. Дідух]. – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – 912 с.
10. Vlčko J. Vstavačovité Slovenska (Orchids of Slovakia) / J. Vlčko, D. Dítě, M. Kolník. – Zvolen, 2003. – 120 p.
11. Kreutz C. A. J. Feldführer der türkischen Orchideen / C. A. J. Kreutz. – Eigenverlag, 2003. – 204 S.
12. Rossi W. Orchidee d'Italia / W. Rossi // Quaderni di Conservazione della Natura. – 2002. – Vol. 15. – P. 1–333.
13. Определитель высших растений Крыма / [ред. Н. И. Рубцов]. – Л.: Наука, 1972. – 550 с.
14. Ена А. В. Природная флора Крымского полуострова / А. В. Ена. – Симферополь: Н. Орианда, 2012. – 232 с.
15. Kreutz C. A. J. Two taxa of the genus *Epipactis* Zinn (Orchidaceae) new for the flora of Ukraine / C. A. J. Kreutz, A. V. Fateryga // Ukr. Botan. Zhurn. – 2012. – Vol. 69, N 5. – In press.
16. Fateryga A. V. A new *Epipactis* species from the Crimea, South Ukraine (Orchidaceae) / A. V. Fateryga, C. A. J. Kreutz // J. Eur. Orchid. – 2012. – Bd. 44, Hf. 1. – S. 199–206.
17. Kreutz C. A. J. Beitrag zur Kenntnis europäischer, mediterraner und vorderasiatischer Orchideen / C. A. J. Kreutz // Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid. – 2010. – Bd. 27, Hf. 2. – S. 171–236.
18. Efimov P. G. Notes on *Epipactis condensata*, *E. rechingeri* and *E. purpurata* (Orchidaceae) in the Caucasus and Crimea / P. G. Efimov // Willdenowia. – 2008. – Vol. 38, N 1. – P. 71–80.
19. Голубев В. Н. Биологическая флора Крыма / В. Н. Голубев. – Второе изд. – Ялта: НБС – ННЦ, 1996. – 126 с.
20. Дарвин Ч. Приспособления орхидных к оплодотворению насекомыми / Чарльз Дарвин [ред. М. А. Мензбир]. – М. – Л.: Гос. изд-во, 1928. – (Полное собрание сочинений Чарльза Дарвина) Т. 4, кн. 1. – С. 1–182.
21. Burns-Balogh P. Evolution, pollination, and systematics of the tribe Neottieae (Orchidaceae) / P. Burns-Balogh, D. L. Szlachetko, A. Dafni // Plant Syst. Evol. – 1987. – Vol. 156, N 1–2. – P. 91–115.
22. Jakubská-Busse A. The pollination of *Epipactis* Zinn, 1757 (Orchidaceae) species in Central Europe – the significance of chemical attractants, floral morphology and concomitant insects / A. Jakubská-Busse, M. Kadej // Acta Soc. Botan. Pol. – 2011. – Vol. 80, N 1. – P. 49–57.
23. Хомутовский М. И. К вопросу об эффективности опыления видов рода *Epipactis* Sw. (Orchidaceae Juss.) на северо-востоке г. Андреаполь Тверской области / М. И. Хомутовский // Апомиксис и репродуктивная биология: Всероссийск. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня рожд. С. С. Хохлова, 29 сентября – 1 октября 2010 г.: матер. – Саратов: Изд-во Саратовского ун-та, 2010. – С. 218–222.

24. Nilsson L. A. Pollination ecology of *Epipactis palustris* (L.) Crantz (Orchidaceae) / L. A. Nilsson // Botan. Notiser. – 1978. – Vol. 131. – P. 355–368.
25. Brantjes N. B. M. Ant, bee and fly pollination in *Epipactis palustris* (L.) Crantz / N. B. M. Brantjes // Acta Botan. Neerl. – 1981. – Vol. 30, N 1/2. – P. 59–68.
26. Sugiura N. Pollination of the orchid *Epipactis thunbergii* by syrphid flies (Diptera: Syrphidae) / N. Sugiura // Ecol. Res. – 1996. – Vol. 11, N 3. – P. 249–255.
27. Smells like aphids: orchid flowers mimic aphid alarm pheromones to attract hoverflies for pollination / [J. Stökl, J. Brodmann, A. Dafni et al.] // Proc. Royal Soc. B. – 2011. – Vol. 278. – P. 1216–1222.
28. Sugiura N. A supplementary contribution of ants in the pollination of an orchid, *Epipactis thunbergii*, usually pollinated by hover flies / N. Sugiura, S. Miyazaki, S. Nagaishi // Plant Syst. Evol. – 2006. – Vol. 258, N 1–2. – P. 17–26.
29. Judd W. Wasps (Vespidae) pollinating helleborine, *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, at Owen Sound, Ontario / W. Judd // Proc. Entomol. Soc. Ontario. – 1971. – Vol. 102. – P. 115–118.
30. Why do pollinators become “sluggish”? Nectar chemical constituents from *Epipactis helleborine* (L.) Crantz (Orchidaceae) / [A. Jakubska, D. Prządło, M. Steininger et al.] // App. Ecol. Envir. Res. – 2005. – Vol. 3, N 2. – P. 29–38.
31. Ehlers B. K. The fruit-wasps rout to toxic nectar in *Epipactis* orchids? / B. K. Ehlers, J. M. Olesen // Flora. – 1997. – Vol. 192. – P. 223–229.
32. Pollinator-attracting semiochemicals of the wasp-flower *Epipactis helleborine* / [J. Brodmann, R. Twele, W. Francke, M. Ayasse] // Mitt. Deutsch. Ges. Allg. Ang. Entomol. – 2008. – Bd. 16. – S. 171–174.
33. Orchids mimic green-leaf volatiles to attract prey-hunting wasps for pollination / [J. Brodmann, R. Twele, W. Francke et al.] // Current Biol. – 2008. – Vol. 18. – P. 740–744.
34. Иванов С. П. Сравнительная оценка эффективности опыления орхидей в урочище Аян / С. П. Иванов, А. В. Фатерыга, В. В. Тягнирядно // Бюлл. Гос. Никитск. ботан. сада. – 2008. – Вып. 97. – С. 10–14.
35. Phylogeny and host-plant evolution in Melittidae s. l. (Hymenoptera: Apoidea) / [D. Michez, S. Patiny, P. Rasmont et al.] // Apidologie. – 2008. – Vol. 39, N 1. – P. 146–162.
36. Фатерыга А. В. Трофические связи складчатокрылых ос (Hymenoptera, Vespidae) с цветковыми растениями в Крыму / А. В. Фатерыга // Энтомол. обозр. – 2010. – Т. 89, № 2. – С. 380–389.
37. The pollination of a self-incompatible, food-mimic orchid, *Coelogyne fimbriata* (Orchidaceae), by female *Vespa* wasps / [J. Cheng, J. Shi, F.-z. Shangguan et al.] // Ann. Botan. – 2009. – Vol. 104, N 3. – P. 565–571.
38. Nazarov V. V. Pollination of *Steeniola satyrioides* (Orchidaceae) by wasps (Hymenoptera, Vespoidea) in the Crimea / V. V. Nazarov // Lindleyana. – 1995. – Vol. 10, N 2. – P. 109–114.
39. Orchid mimics honey bee alarm pheromone in order to attract hornets for pollination / [J. Brodmann, R. Twele, W. Francke et al.] // Current Biol. – 2009. – Vol. 19. – P. 1368–1372.
40. Фатерыга А. В. Состав опылителей видов рода *Scrophularia* (Scrophulariaceae) флоры Крыма со специальным рассмотрением складчатокрылых ос (Hymenoptera, Vespidae) / А. В. Фатерыга // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2011. – Вып. 5. – С. 86–104.
41. Ehlers B. K. Floral morphology and reproductive success in the orchid *Epipactis helleborine*: regional and local across-habitat variation / B. K. Ehlers, J. M. Olesen, J. Ågren // Plant Syst. Evol. – 2002. – Vol. 236, N 1–2. – P. 19–32.
42. Вахрамеева М. Г. Строение цветков трех видов *Campanula* как адаптация к ценолитическому окружению / М. Г. Вахрамеева, Г. М. Длусский // Журн. общ. биол. – 1994. – Т. 55, № 3. – С. 271–284.
43. Ehlers B. K. Genetic variation in three species of *Epipactis* (Orchidaceae): geographic scale and evolutionary inferences / B. K. Ehlers, H. Æ. Pedersen // Biol. J. Linn. Soc. – 2000. – Vol. 69, N 3. – P. 411–430.
44. Pedersen H. Æ. Local evolution of obligate autogamy in *Epipactis helleborine* subsp. *neerlandica* (Orchidaceae) / H. Æ. Pedersen, B. K. Ehlers // Plant Syst. Evol. – 2000. – Vol. 233, N 3–4. – P. 173–183.
45. Brodmann J. Pollinator attraction in wasp-flowers: Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades Dr. rer. nat. / J. Brodmann; Fakultät für Naturwissenschaften der Universität Ulm. – Ulm, 2010. – 116 S.

Фатерыга О. В., Іванов С. П. Екологія запилення видів роду *Epipactis* (Orchidaceae) в Криму // Екосистеми, їх оптимізація та охорона. Сімферополь: ТНУ, 2012. Вип. 6. С. 136–150.

Вивчено склад запилювачів і ефективність запилення восьми видів і підвидів роду *Epipactis* у Криму. У запиленні *E. helleborine* головну роль грають робочі оси роду *Vespula*, *E. turcica* – оси роду *Polistes*, *E. palustris* – оси роду *Polistes* і самці бджіл роду *Macropis*; види *E. microphylla*, *E. persica* і *E. taurica* є автогамними. Серед алогамних видів високий відсоток запилення (28–53%) властивий *E. palustris*, *E. helleborine* subsp. *helleborine* і *E. helleborine* subsp. *orbicularis*; у край низький (1–3%) – *E. helleborine* subsp. *levantina* і *E. turcica*. Обговорюється вплив ценотичних умов на ефективність запилення та причини виникнення автогамії серед вивчених видів.

Ключові слова: *Epipactis*, Orchidaceae, антекологія, запилення, Крим.

Fateryga A. V., Ivanov S. P. Pollination ecology of the species from the genus *Epipactis* (Orchidaceae) in the Crimea // Optimization and Protection of Ecosystems. Simferopol: TNU, 2012. Iss. 6. P. 136–150.

Pollinator's staff and pollination efficiency have been studied in the eight species and subspecies from the genus *Epipactis* in the Crimea. The principal pollinators are workers of the wasp genus *Vespula* in *E. helleborine*, wasps from the genus *Polistes* in *E. turcica* and wasps from the genus *Polistes* together with males of the bee genus *Macropis*; *E. microphylla*, *E. persica* and *E. taurica* are autogamous. The high pollination rate (28–53%) in the allogamous species peculiar to *E. palustris*, *E. helleborine* subsp. *helleborine* and *E. helleborine* subsp. *orbicularis*; the very low rate (1–3%) peculiar to *E. helleborine* subsp. *levantina* and *E. turcica*. The influence of coenotic conditions on the pollination efficiency and the possible causes of the ancestry of autogamy among the studied species were discussed.

Key words: *Epipactis*, Orchidaceae, anthecology, pollination, the Crimea.

Поступила в редакцію 28.09.2012 г.