

УДК 582.59:581.162.3 (477.75)

ОРХИДЕИ КРЫМА: СОСТАВ ОПЫЛИТЕЛЕЙ, РАЗНООБРАЗИЕ СИСТЕМ И СПОСОБОВ ОПЫЛЕНИЯ И ИХ ЭФФЕКТИВНОСТЬ

Иванов С.П., Холодов В.В., Фатерыга А.В.

Приведен список опылителей 20 видов орхидей Крыма, включающий 98 видов насекомых. Привлечение опылителей нектаром используют 6 видов орхидей, систему обманного привлечения – 14 видов. В системе обманного привлечения наиболее распространен механизм обмана неопытных опылителей яркостью соцветий в сочетании со сходством с кормовыми растениями опылителей (5 видов) и механизм обмана неопытных опылителей яркостью соцветий в чистом виде (4 вида). Механизм имитации соцветий нектарных видов растений используют 2 вида, имитации полового партнера – также 2 вида; 1 вид привлекает опылителей имитацией корма животного происхождения. Большая часть изученных видов орхидей опыляется пчелами – 14 видов, 3 вида опыляются бабочками, 2 – складчатокрылыми осами и 1 – комарами. Наибольший и наиболее стабильный уровень опыления имеют нектарные виды орхидей, и виды, сочетающие привлечение яркостью соцветий со сходством с модельными растениями, наименьший – орхидеи, привлекающие неопытных опылителей.

Ключевые слова: орхидеи, состав опылителей, системы опыления, уровень опыления.

ВВЕДЕНИЕ

Семейство орхидных (Orchidaceae) занимают особое место в растительном царстве. Исключительное видовое богатство, широкое распространение, поразительное разнообразие форм и окраски цветков (рис. 1), сложные и часто уникальные отношения орхидей с опылителями позволяют говорить об орхидеях как феномене растительного царства. По мнению Пайла и Додсона [1] в основе столь широкой адаптивной радиации семейства орхидных лежит развитие разнообразных форм взаимоотношений с опылителями. Орхидеям присущ весь спектр известных систем и способов привлечения опылителей, включая оригинальные механизмы, основанные на обмане [1]. В последнем случае цветки орхидей не выделяют нектар и не имеют доступной для насекомых пыльцы. Привлечение опылителей достигается за счет имитации соцветий и цветков других видов растений, обильно выделяющих нектар [2; 3], имитации других источников пищи [4], субстрата для откладки яиц [5], укрытий или мест для устройства гнезда [6]. Довольно часто цветки орхидей имитируют полового партнера опылителя или его соперника, вызывая тем самым атаку на себя, которая в большинстве случаев заканчивается опылением. Такие взаимоотношения выпадают из общей схемы симбиотических взаимоотношений насекомых-опылителей и опыляемых ими растений и могут быть охарактеризованы как особый тип функционального паразитизма [7, 8].

Сложность биоценологических взаимоотношений орхидей, их ярко выраженная стенобионтность и в особенности специфический характер отношений с опылителями обуславливает редкость большинства видов орхидей в природе и их особую уязвимость. Все виды орхидей Крыма занесены в Красную книгу Украины [9].



Рис. 1. Цветки и соцветия орхидей и одно из уникальных мест их произрастания: 1 – урочище Аян; 2 – *Ophrys oestrifera*; 3 – *Epipactis helleborine*; 4 – *Dactylorhiza romana*; 5 – *Orchis laxiflora*; 6 – *Himantoglossum caprinum*; 7 – *Cephalanthera rubra*; 8 – *Dactylorhiza incarnata*; 9 – *Anacamptis pyramidalis*; 10 – *Platanthera chlorantha*; 11 – *Orchis tridentata*.

а 16 из них дополнительно охарактеризованы в категориях МСОП [10]. Это придает особое значение исследованиям, направленным на изучение биологии и экологии

крымских орхидей. Особенно актуально изучение видового состава опылителей, характера их взаимоотношений с цветками, выявление факторов, влияющих на уровень опыления, и сравнительная оценка эффективности различных способов опыления. На территории Украины такие исследования проведены пока только в Крыму [11].

Цель настоящих исследований – провести анализ видового состава опылителей крымских орхидей и дать сравнительную оценку эффективности их опыления в зависимости от системы опыления и некоторых других факторов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Видовой состав опылителей орхидей изучался по материалам сборов насекомых-опылителей в местах произрастания орхидей в Крыму. Насекомые отлавливались на цветках орхидей и на цветках других растений, цветущих в радиусе нескольких десятков метров от места произрастания и цветения орхидей. В отдельных случаях, когда видовая принадлежность опылителя могла быть безошибочно определена визуально по внешнему виду насекомого, его отлов не производился, а факт посещения цветка заносился в полевой дневник. Принадлежность насекомых к опылителям данного вида орхидей определялась по факту посещения цветков или по наличию на их теле гемиполлинириев (поллинириев или поллиниев), принадлежащих орхидеям данного вида.

Выявление системы опыления и способов привлечения опылителей на цветки орхидей конкретных видов проводилась на основе комплексной оценки морфологических особенностей цветков, фенологии и ритмики цветения, составу насекомых посетителей цветков и фитоценоотическому окружению. Оценка уровня опыления и характера взаимоотношений опылителей и орхидей проводилась по оригинальной методике, основанной на анализе характера изменения состояния цветков в ходе их контактов с насекомыми-опылителями [12 – 14]. Просмотр состояния цветков проводился по возможности периодически в течение всего времени цветения каждого из видов орхидей или однократно в конце периода цветения. В некоторых случаях оценка уровня опыления проводилась сразу после окончания периода цветения орхидей в ходе подсчета процента завязей, образовавшихся на соцветиях.

Поиск мест произрастания орхидей и сбор данных по оценке характера их взаимоотношений с опылителями проводился в течение ряда сезонов, начиная с 1987 года. В данной статье приводятся сведения по опылению 20 видов крымских орхидей из 9 пунктов, расположенных на Южном берегу Крыма, 7 – в Горном Крыму, 7 – в Предгорьях и 2 пунктах степной зоны (всего из 25 пунктов). Для некоторых видов орхидей, удалось провести многолетние наблюдения за ходом их опыления в отдельных местообитаниях, или аналогичные наблюдения в нескольких пунктах произрастания. Для таких видов оценка уровня опыления выражалась в виде двух цифр, отражающих минимальный и максимальный уровень опыления по наблюдениям во всех пунктах, за все сезоны. Некоторые из приведенных нами ниже данных почерпнуты из литературных источников, что отражено в соответствующих ссылках. Относительно небольшое число работ по теме исследований, облегчило

обеспечение полноты отражения литературных сведений. Тем не менее, мы вынуждены были отказаться от приведения некоторых из них, например, в случае, когда уровень опыления орхидей указывался в виде нижнего и верхнего предела для целой группы видов [15].

Фактический материал сборов насекомых опылителей орхидей хранится в фондовой коллекции кафедры экологии и рационального природопользования ТНУ.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты выявления видового состава опылителей, оценки системы и способа опыления исследованных видов крымских орхидей приведены в следующем аннотированном списке.

***Cephalanthera rubra* (L.) Rich.**

Система опыления и способ привлечения опылителей. Аллогамия. Мелиттофилия. Обманная аттракция на основе имитации кормовых растений опылителей: *Clinopodium vulgare* L., *Campanula sibirica* L., *Campanula bononiensis* L., *Campanula trachelium* L., *Lamium maculatum* (L.) L.

Состав опылителей. Hymenoptera: Andrenidae: *Andrena* sp.; Megachilidae: *Chelostoma distinctum* (Stoeckert), *Chelostoma campanularum* (Kirby), *Chelostoma rapunculi* (Lep.), *Megachile willughbiella* (Kirby).

Уровень опыления. 2,5–35,0%.

Источники информации. 16; 17; 18; оригинальные данные.

***Listera ovata* (L.) R. Br.**

Система опыления и способ привлечения опылителей. Аллогамия, возможна факультативная автогамия. Микромийофилия. Нектарная аттракция.

Состав опылителей. Diptera: Limoniidae: *Dactylolabis aberrans* Sav.

Уровень опыления. До 71%.

Источники информации. 19.

***Epipactis helleborine* (L.) Crantz**

Система опыления и способ привлечения опылителей. Аллогамия, факультативная автогамия. Веспидофилия. Нектарная аттракция.

Состав опылителей. Hymenoptera: Vespidae: *Polistes dominulus* (Christ), *Vespula vulgaris* (L.).

Уровень опыления. До 44,5%.

Источники информации. Оригинальные данные.

***Limodorum abortivum* (L.) Sw.**

Система опыления и способ привлечения опылителей. Аллогамия, факультативная автогамия. Мелиттофилия. Нектарная аттракция.

Состав опылителей. Hymenoptera: Megachilidae: *Osmia* sp.; Apidae: *Anthophora plumipes* (Pallas).

Уровень опыления. До 12,4%.

Источники информации. Оригинальные данные.

***Steveniella satyrioides* (Stev.) Schtechter**

Система опыления и способ привлечения опылителей. Аллогамия. Веспидофилия. Обманная аттракция на основе имитации пищевого субстрата животного происхождения.

Состав опылителей. Hymenoptera: Vespidae: *Polistes nimphus* (Christ), *Vespula vulgaris* (L.), *Vespula germanica* (F.), *Dolichovespula sylvestris* (Scop.).

Уровень опыления. 16,2–69,0%.

Источники информации. 20; 21; 22; оригинальные данные.

***Comperia comperiana* (Stev.) Aschers. et Graebn.**

Система опыления и способ привлечения опылителей. Аллогамия. Мелиттофилия. Обманная аттракция на основе имитации нектарного вида *Dictamnus gymnostylis* Stev.

Состав опылителей. Hymenoptera: Apidae: *Anthophora plumipes* (Pallas), *Eucera interrupta* Вагг., *Eucera nigra* Lep., *Bombus subterraneus* (L.), *Bombus hortorum* (L.), *Bombus haematurus* Kriechb.

Уровень опыления. 48,2%.

Источники информации. Оригинальные данные.

***Himantoglossum caprinum* (Bieb.) C. Koch**

Система опыления и способ привлечения опылителей. Аллогамия. Мелиттофилия. Обманная аттракция – использование определенных видов пчел в период дефицита кормовых ресурсов.

Состав опылителей. Hymenoptera: Megachilidae: *Anthidium cingulatum* Latr., *Anthidium loti* Perris, *Coelioxys caudata* Spinola, *Megachile parietina* Geoffroy, *Megachile lefebvrei* Lep., *Megachile ericetorum* Lep.; Apidae: *Eucera nigra* Lep., *Eucera tricincta* Erichson.

Уровень опыления. 1,4 – 20%.

Источники информации. 12; 17; 22; оригинальные данные.

***Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br.**

Система опыления и способ привлечения опылителей. Аллогамия. Психофилия, фаленофилия. Нектарная аттракция.

Состав опылителей. *Sphinx ligustri* L., *Hyles livornica* (Esp.).

Уровень опыления. Не оценивался.

Источники информации. Оригинальные данные.

***Platanthera chlorantha* (Cust.) Reichenb.**

Система опыления и способ привлечения опылителей. Аллогамия. Фаленофилия. Нектарная аттракция.

Состав опылителей. *Sphinx ligustri* L., *Agrius convolvuli* (L.).

Уровень опыления. 11–55%.

Источники информации. 12; 22; 18; оригинальные данные.

***Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich.**

Система опыления и способ привлечения опылителей. Аллогамия. Психофилия. Обманная аттракция на основе имитации кормовых растений опылителей: *Dianthus capitatus* Balb. ex DC., *Polygala anatolica* Boiss. et Helder., *Knautia arvensis* (L.) Coult и привлечения неопытных опылителей яркостью соцветий.

Состав опылителей. Lepidoptera: Zygaenidae: *Adscita geryon* (Hb.), *Zygaena carniolica* (Scop.), *Zygaena loti* (Den. et Schiff.), *Zygaena viciae* (Den. et Schiff.), *Zygaena filipendulae* (L.), *Zygaena lonicerae* (Sch.), *Zygaena brizae* (Esp.), *Zygaena punctum* (Ochs.), *Zygaena purpuralis*

(Brunn.); Sphingidae: *Macroglossum stellatarum* (L.); Geometridae: *Siona lineata* (Scop.); Ctenuchidae: *Amata nigricornis* (Alph.); Hesperidae: *Thymelicus sylvestris* (Poda), *Erynnis tages* (L.), *Spialia orbifer* (Hb.), *Pyrgus sidae* (Esp.); Peiridae: *Anthocharis cardamines* (L.), *Aporia crataegi* (L.), *Pieris napi* (L.); Satyridae: *Melanargia galathea* (L.), *Coenonympha glycerion* (Borkh.), *Maniola jurtina* (L.); Nymphalidae: *Brenthis hecate* (Den. et Schiff.).

Уровень опыления. В местах произрастания совместно с модельными растениями до 7%, совместно с модельными растениями – 78–91%.

Источники информации. 23; 12; 22.

***Dactylorhiza romana* (Seb. et Mauri) Soó**

Система опыления и способ привлечения опылителей. Аллогамия. Мелиттофилия. Обманная аттракция на основе имитации кормовых растений опылителей: *Corydalis marschalliana* Pers. и *Symphytum tauricum* Willd. для бледно-желтой формы, *Dentaria quinquefolia* Lovt. и *Limium purpureum* L. для красной формы, а также привлечения неопытных опылителей яркостью соцветий.

Состав опылителей. Hymenoptera: Megachilidae: *Osmia rufa* (L.); Apidae: *Anthophora plumipes* (Pallas), *Bombus pascuorum* (Scop.), *Bombus terrestris* (L.), *Bombus hortorum* (L.), *Bombus haematurus* Kriechb.

Уровень опыления. 11,0–33,2% у бледно-желтой формы; 27,8–32,7% у красной формы.

Источники информации. 24; 25; 17; оригинальные данные.

***Orchis coriophora* L.**

Система опыления и способ привлечения опылителей. Аллогамия. Мелиттофилия. Нектарная аттракция.

Состав опылителей. Hymenoptera: Vespidae: *Polistes* sp.; Sphecidae: *Ammophila campestris* Jur.; Halictidae: *Lasioglossum morbillosus* (Kriechb.); Megachilidae: *Megachile lagopoda* (L.), *Osmia aurulenta* (Panz.); Apidae: *Eucera nigrescens* Pérez, *Bombus argillaceus* (Scop.), *Bombus subterraneus* (L.), *Bombus humilis* Ill., *Apis mellifera* L. Diptera: Syrphidae: *Volucella bombylans* L.

Уровень опыления. 49,1–58,6%.

Источники информации. 26; 17.

***Orchis mascula* (L.) L.**

Система опыления и способ привлечения опылителей. Аллогамия. Мелиттофилия. Обманная аттракция на основе имитации источников пищи – привлечение неопытных опылителей яркостью соцветий.

Состав опылителей. Hymenoptera: Andrenidae: *Andrena nitida* Müller, *Andrena nigroaenea* Kirby; Apidae: *Eucera interrupta* Baer, *Eucera nigra* Lep., *Bombus subterraneus* (L.), *Bombus lapidarius* (L.), *Bombus humilis* Ill., *Bombus terrestris* (L.), *Bombus hortorum* (L.), *Apis mellifera* L.

Уровень опыления. 22,2–32,6%.

Источники информации. 14; 17; оригинальные данные.

***Orchis militaris* L.**

Система опыления и способ привлечения опылителей. Аллогамия. Мелиттофилия. Обманная аттракция на основе имитации источников пищи – привлечение неопытных опылителей яркостью соцветий.

Состав опылителей. Hymenoptera: Halictidae: *Evylaeus* sp.; *Osmia aurulenta* (Panz.).

Уровень опыления. 12,3–32,0%.

Источники информации. 17; оригинальные данные.

***Orchis pallens* L.**

Система опыления и способ привлечения опылителей. Аллогамия. Мелиттофилия. Обманная аттракция на основе имитации кормового растения опылителей – *Corydalis marschalliana* Pers. и привлечение неопытных опылителей яркостью соцветий.

Состав опылителей. Hymenoptera: Megachilidae: *Osmia cornuta* (Latr.); Apidae: *Xylocopa valga* (Gerst.), *Eucera nigra* Lep., *Bombus pascuorum* (Scop.), *Bombus hortorum* (L.), *Bombus haematurus* Kriechb., *Bombus terrestris* (L.).

Уровень опыления. 1–67%.

Источники информации. 27; 17; оригинальные данные.

***Orchis picta* Loisel.**

Система опыления и способ привлечения опылителей. Аллогамия. Мелиттофилия. Обманная аттракция на основе имитации кормовых растений опылителей: *Lamium purpureum* L. и *Verbascum phoeniceum* L. и привлечение неопытных опылителей яркостью соцветий.

Состав опылителей. Hymenoptera: Halictidae: *Halictus cochleareitarsis* Dours, *Halictus quadricinctus* (L.), *Halictus patellatus* Mor., *Evyllaes* sp.; Megachilidae: *Osmia aurulenta* (Panz.); Apidae: *Eucera nigra* Lep., *Eucera kullenbergi* Tkalců, *Eucera seminuda* Brullé, *Eucera nigrescens* Pérez, *Eucera curvitaris* Mocs., *Eucera nigrilabris* Lep., *Eucera longicornis* (L.), *Eucera pollinosa* (Smith), *Eucera* sp., *Nomada sexfasciata* Panz., *Bombus argillaceus* (Scop.), *Bombus subterraneus* (L.), *Bombus pascuorum* (Scop.), *Bombus lapidarius* (L.), *Bombus terrestris* (L.), *Bombus hortorum* (L.), *Bombus bohemicus* Seidl, *Apis mellifera* L.

Уровень опыления. 20–75%.

Источники информации. 28; 29; 30; 31; 14; 32; 17; 22; оригинальные данные.

***Orchis purpurea* Huds.**

Система опыления и способ привлечения опылителей. Аллогамия. Мелиттофилия. Обманная аттракция на основе имитации источников пищи – привлечение неопытных опылителей яркостью соцветий.

Состав опылителей. Hymenoptera: Andrenidae: *Andrena cussariensis* Mor., *Andrena dorsata* Kirby, *Andrena flavipes* Panz., *Andrena haemorrhoea* F., *Andrena nitida* Müller; Halictidae: *Evyllaes bicallosus* (Mor.), *Evyllaes calceatus* (Scop.), *Halictus cochleareitarsis* Dours, *Halictus quadricinctus* (L.), *Halictus senilis* Eversm., *Halictus patellatus* Mor., *Seladonia perkinsi* (Blüthgen), *Seladonia tumulorum* (L.); Megachilidae: *Osmia coerulescens* (L.), *Osmia aurulenta* (Panz.), *Osmia rufa* (L.), *Osmia rufohirta* Latr., *Osmia viridana* Mor.; Apidae: *Eucera nigrescens* Pérez, *Nomada* sp., *Apis mellifera* L.

Уровень опыления. 21,0–43,5%.

Источники информации. 33; 17; 22; оригинальные данные.

***Orchis tridentata* Scop.**

Система опыления и способ привлечения опылителей. Аллогамия. Мелиттофилия. Обманная аттракция на основе имитации кормового растения опылителей – *Trifolium* sp. и привлечение неопытных опылителей яркостью соцветий.

Состав опылителей. Hymenoptera: Halictidae: *Evyllaes* sp.; *Osmia aurulenta* (Panz.).

Уровень опыления. 14,0–48,8%.

Источники информации. 17; 22; 18.

***Ophrys oestrifera* Bieb.**

Система опыления и способ привлечения опылителей. Аллогамия. Мелиттофилия. Обманная аттракция на основе имитации самок пчел – полового партнера опылителей.

Состав опылителей. Hymenoptera: Andrenidae: *Andrena* sp.; Apidae: *Anthophora plumipes* (Pallas), *Eucera interrupta* Vaer, *Eucera chypeata* Erichson, *Eucera nigra* Lep., *Eucera nigrescens* Pérez.

Уровень опыления. 2,5–37,0%.

Источники информации. 34; 35; 17; 22; 18.

***Ophrys taurica* (Agg.) Nevski**

Система опыления и способ привлечения опылителей. Аллогамия. Мелиттофилия. Обманная аттракция на основе имитации самок пчел – полового партнера опылителей (в данном случае, видимо, в основном в виде запаха).

Состав опылителей. Hymenoptera: Apidae: *Eucera longicornis* (L.).

Уровень опыления. Не оценивался.

Источники информации. Оригинальные данные.

В данном списке аннотировано 20 видов орхидей из 47 видов, произрастающих в Крыму [10]. Для остальных видов орхидей достоверные сведения о характере опыления в формате нашей аннотации пока неизвестны. Для большинства этих видов, исходя из имеющихся данных о строении цветков и характере биоценотического окружения, можно было бы сделать определенные предположения о характере их взаимоотношений с опылителями. Более того, для некоторых видов известны и насекомые-опылители, зарегистрированные в качестве таковых в других частях ареала вне территории Крыма. Мы сознательно отказались от приведения таких данных по двум причинам. Во-первых, как показывает анализ литературных и наших данных видовой состав опылителей орхидей может иметь существенные отличия не только в разных частях ареала, но и в пределах отдельных территорий одной природной зоны одного региона [30]. Существенные отличия зарегистрированы и по видам модельных растений. Так, например, в Крыму четким модельным растением для *Orchis pallens* является хохлатка *Corydalis marschalliana*, а в Европе эту роль не менее четко выполняет один из видов чины (*Latirus vernus* (L.) Bernh.) [2].

Во-вторых, идентификация насекомых-опылителей представляет собой не простую задачу. В сочетании с отсутствием должного взаимодействия ботаников и энтомологов и возможности проверки опубликованных данных (большинство материала хранится в небольших частных коллекциях) это обстоятельство существенно снижает достоверность большинства публикаций в отношении видовой принадлежности опылителей. В качестве курьезного примера можно привести данные статьи в Красной книге СССР, где в качестве опылителей видов рода *Ophrys* указаны «шмели и самцы шмелевидных насекомых».

Необходимо отметить, что в списки опылителей нами включены все виды насекомых, отмеченные на цветках орхидей или отловленные на цветках других видов энтомофильных растений, но несущие на своем теле явные свидетельства посещения цветков орхидей. Каждый из таких видов, при отсутствии явного морфологического несоответствия цветкам, является как минимум потенциальным опылителем соответствующего вида орхидей. Однако роль каждого из этих видов в опылении орхидей может существенно отличаться. В этом смысле имеет значение

степень морфологического соответствия опылителя и цветка, его численность, трофическая приуроченность. Оценка степени участия и роли в опылении каждого из видов насекомых, зарегистрированных на цветках орхидей, проведена для некоторых наиболее изученных видов [23; 26; 33].

В отношении эффективности различных способов опыления орхидей можно отметить относительно высокий уровень опыления нектарных вознаграждающих видов. В то же время отдельные виды орхидей, использующие обманную аттракцию, также способны обеспечить себе (во всяком случае, в отдельные сезоны или в отдельных пунктах произрастания) даже более высокий уровень опыления, чем у вознаграждающих видов. Таким образом, есть основания заключить, что нектарный способ аттракции обеспечивает не столько более высокий уровень опыления, сколько его стабильность. Среди обманной аттракции наибольшие показатели уровня опыления присущи видам, имеющим надежную модель для подражания. Относительная нестабильность уровня опыления орхидеи *Ophrys oestriфера*, на наш взгляд, связана с колебаниями численности в природе их основных опылителей – относительно редких видов пчел из рода *Eucera*.

Благодарности. Авторы выражают благодарность за предоставление сведений о местах произрастания орхидей В.В. Назарову, Л.А. и М.Д. Сволыньским, за предоставление материалов наблюдений за опылением некоторых видов орхидей – Тягнирядно В.В. и многим студентам, принимавшим участие в сборе материала.

Список литературы

1. Pijl, van der L. Orchid Flowers: their Pollination and Evolution / Pijl, van der L., C.H. Dodson. – Coral Gables (Florida): University of Miami Press, 1966. – 214 p.
2. Vöth W. Die “ausgeborgten” Bestäuber von *Orchis pallens* L. // Die Orchidee. – 1982. – Bd. 33. – P. 196 – 203.
3. Nilsson L.A. Mimesis of bellflower (*Campanula*) by the red helleborine orchid *Cephalanthera rubra* / Nilsson L.A. – Nature. – 1983. – Vol. 305, N 5937. – P. 799 – 800.
4. Goss G.J. The reproductive biology of the epiphytic orchids of Florida. 6. *Polystachya flavescens* (Lindley) J. J. Smith / G.J. Goss. – Amer. Orchid Soc. Bull. – 1977. – Vol. 46. – P. 990 – 994.
5. Vogel S. Pizmuckenblumen als Pilzmimeter / S. Vogel. – Flora. – 1978. – Bd. 167. – P. 329 – 398.
6. Vöth W. Können *Serapias* Blüten Nessttaeumlumen sein / W. Vöth. – Orchidee. – 1980. – Bd. 30. – P. 159 – 162.
7. Vogel S. Mutualismus und Parasitismus in der Nutzung von Pollenträgern / S. Vogel. – Verh. Dtsch. Zool. Gess. C. S. Jahresversamml. Karlsruhe. – Stuttgart, 1975. – P. 102 – 110.
8. Иванов С.П. Феномен паразитизма / С.П. Иванов. – Природничий альманах. Біологічні науки (Збірник наукових праць). – Вып. 2 (3). – Херсон: Персей, 2002. – С. 67 – 72.
9. Червона книга України. Рослинний світ. – Київ: Українська енциклопедія, 1996. – 608 с.
10. Голубев В.Н. Биологическая флора Крыма / В.Н. Голубев. – Ялта: НБС-ННЦ, 1996 (2008). – 126 с.
11. Вахрамеева М.Г. Основные направления изучения дикорастущих орхидных (Orchidaceae Juss.) на территории России и сопредельных государств / Вахрамеева М.Г., Татаренко И.В., Варлыгина Т.И. – Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологии. – 2004. – Т. 109, вып. 2. – С. 37–56.
12. Динаміка цвітіння та ефективність запилення безнектарних та нектарних видів орхідей в Криму / [Іванов С.П., Кобечинська В.Г., Отуріна І.П., Пилипенко Н.В.] – Питання біоіндикації та екології. – Запоріжжя: ЗДУ, 2004. – С. 43–50.
13. Иванов С.П. Оценка характера поведения насекомых-опылителей на цветках орхидей по результатам анализа соотношения цветков различного состояния / С.П. Иванов, М.Д. Сволыньский.

- VI з'їзд Українського ентомологічного товариства (Тези доповідей, Біла Церква, 8–11 вересня 2003 р.) – Ніжин, 2003. – С. 46.
14. Иванов С.П. Анализ характера опыления безнектарных орхидей (Orchidaceae) в зависимости от их пространственного размещения / С.П. Иванов, В.В. Холодов. – Вопросы развития Крыма (Научно-практический дискуссионно-аналитический сборник). – Симферополь, 2003 (2004). – Вып. 15: Проблемы инвентаризации крымской биоты. – С. 57 – 65.
 15. Назаров В.В. Репродуктивная биология орхидных Крыма: Автореферат дис. ... канд. биол. наук / Ботанический институт имени В.Л. Комарова РАН. – Санкт-Петербург, 1995. – 26 с.
 16. 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 / В.В. Назаров, С.П. Иванов. – Энтомологическое обозрение. – 1990. – Т. 69, № 3. – С. 534 – 537.
 17. Иванов С.П. Бионимия пчел-мегахил и эволюция их гнездостроительных инстинктов: Дис. ... доктор. биол. наук. – Симферополь, 2007. – 555 с.
 18. Иванов С.П. Эффективность опыления орхидей (Orchidaceae), цветущих одиночно и группами / Иванов С.П., Фатерыга А.В., Тягнирядно В.В. – Бюллетень Никитского ботанического сада. – 2009. – Вып. 98. – В печати.
 19. Назаров В.В. Участие комаров из рода *Dactylolabis* Sav. в опылении тайника овального / Назаров В.В. – Экологические аспекты охраны природы Крыма (Сборник научных статей). – Киев: УМК ВО, 1991. – С. 87 – 91.
 20. Nazarov V.V. Pollination of *Steveniella satyrioides* (Orchidaceae) by wasps (Hymenoptera, Vespoidea) in the Crimea / Nazarov V.V. – Lindleyana. – 1995. – Vol. 10, N 2. – P. 109 – 114.
 21. Свольнский М.Д. Особенности цветения и опыления крымской орхидеи *Steveniella satyrioides* (Stev.) Schlechter / Свольнский М.Д., Кобечинская В.Г., Отурина И.П. – Актуальні проблеми ботаніки та екології (Матеріали міжнародної конференції молодих учених-ботаніків, Київ, 17–20 вересня 2007 р.). – Київ: Фітосоціоцентр, 2007. – С. 176 – 178.
 22. Иванов С.П. Сравнительная оценка эффективности опыления орхидей в урочище Аян / Иванов С.П., Фатерыга А.В., Тягнирядно В.В. – Бюллетень Никитского ботанического сада. – 2008. – Вып. 97. – С. 10 – 14.
 23. Назаров В.В. Участие пестрянок (Lepidoptera, Zygaenidae) Крыма в опылении орхидеи *Anacamptis pyramidalis* (Orchidaceae) / В.В. Назаров, К.А. Ефетов. – Зоологический журнал. – 1993. – Т. 72, № 10. – С. 54–67.
 24. Лагутова О.Н. Экология опыления *Dactylorhiza romana* Soó (Orchidaceae) / О.Н. Лагутова, В.В. Назаров. – Український ботанічний журнал. – 1993. – Т. 50, № 1. – С. 107 – 110.
 25. Лагутова О.Н. Семенное воспроизведение *Dactylorhiza romana* (Orchidaceae) в Крыму / Лагутова О.Н., Назаров В.В., Шевченко С.В. – Ботанический журнал. – 1996. – Т. 81, № 5. – С. 59 – 69.
 26. Холодов В.В. Видовой состав и классификация посетителей цветков орхидеи *Orchis coriophora* (Orchidaceae) в Крыму / Холодов В.В. – Природничий альманах. Біологічні науки (Збірник наукових праць). – 2001. – Вып. 1. – С. 112 – 116.
 27. Иванов С.П. Насекомые-опылители орхидеи *Orchis pallens* L. в Крыму / Иванов С.П., Холодов В.В., Руденко М.И. – Республиканская энтомологическая конференция, посвященная 50 годовщине основания Украинского энтомологического общества (Тезисы докладов). – Нежин: ТОВ Наука-сервис, 2000. – С. 49.
 28. Волокитин Ю.С. Коэволюционные аспекты взаимоотношений в системе «опылитель – цветок» на примере различных популяций *Orchis picta* Loisel. / Волокитин Ю.С., Алексеев А.А., Назаров В.В. – Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 1992. – Вып. 74. – С. 16 – 22.
 29. Иванов С.П. Экология опыления орхидеи *Orchis picta* Loisel. (Orchidaceae) в Крыму / С.П. Иванов, В.В. Холодов. – Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. – 1999. – № 2. – С. 7 – 9.
 30. Иванов С.П. Сравнительный анализ видового состава и эффективности работы пчел-опылителей орхидеи *Orchis picta* Loisel на охраняемых и не охраняемых территориях в Крыму / С.П. Иванов, В.В. Холодов. – Заповедники Крыма на рубеже тысячелетий (Материалы республиканской конференции). – Симферополь, 2001. – С. 45 – 48.

31. Иванов С.П. Антэкология опыления орхидеи *Orchis picta* (Orchidaceae) в Крыму / С.П. Иванов, В.В. Холодов – (Тезисы докладов II международной конференции по анатомии и морфологии растений). – Санкт-Петербург, 2002. – С. 147 – 148.
32. Тягнирядно В.В. Особенности опыления орхидеи *Orchis picta* (Orchidaceae) в урочище Аян / В.В. Тягнирядно., А.В. Фатерыга – Заповедники Крыма: Заповедное дело. Биоразнообразие. Экообразование (Материалы III научной конференции, Симферополь, 22 апреля 2005 г.). – Часть 1: География. Заповедное дело. Ботаника. Лесоведение. – Симферополь, 2005. – С. 277 – 279.
33. Холодов В.В. Насекомые посетители и опылители орхидеи *Orchis purpurea* Huds. (Orchidaceae) в Крыму / Холодов В.В., Назаров В.В., Иванов С.П. – Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана (Тематический сборник научных трудов). – 2002. – Вып. 12. – С. 77 – 80.
34. Алексеев А.А. Участие пчел в опылении орхидеи *Ophrys oestriifera* в Крыму / Алексеев А.А., Иванов С.П., Холодов В.В. – Актуальные вопросы экологии и охраны природных экосистем (Сборник материалов межреспубликанской научно-практической конференции). – Краснодар, 1993. – Часть 1. – С. 89 – 91.
35. Холодов В.В. Оценка эффективности самцов пчел *Eucera* (Apoidea: Anthophoridae) как опылителей орхидеи *Ophrys oestriifera* / Холодов В.В. – VI з'їзд Українського ентомологічного товариства (Тези доповідей, Біла Церква, 8–11 вересня 2003 р.) – Ніжин, 2003. – С. 135 – 136.

Иванов С.П., Холодов В.В., Фатерыга О.В. Орхідеї Криму: склад запилювачів, розмаїтість систем запилення і їхня ефективність // Вчені записки Таврійського національного університету ім. В.І. Вернадського. Серія „Біологія, хімія”. – 2009. – Т. 22 (61). – № 1. – С. 24-34.

Наведено список запилювачів 20 видів орхідей Криму, що включає 98 видів комах. Залучення запилювачів нектаром використовують 6 видів орхідей, систему облудного залучення – 14 видів. У системі облудного залучення найпоширеніш механізм обману недосвідчених запилювачів яскравістю суцвіть у сполученні з подібністю з кормовими рослинами запилювачів (5 видів) і механізм обману недосвідчених запилювачів яскравістю суцвіть у чистому вигляді (4 види). Механізм імітації суцвіть нектарних видів рослин використовують 2 види, імітації статевому партнеру – також 2 види; 1 вид залучає запилювачів імітацією корму тваринного походження. Більша частина вивчених видів орхідей запилюється бджолами – 14 видів, 3 види запилюються метеликами, 2 – складчастокрилими осама й 1 – комарами. Найбільший і найбільш стабільний рівень запилення мають нектарні види орхідей, і види, що сполучують залучення яскравістю суцвіть із подібністю з модельними рослинами, найменший – орхідеї, що залучують недосвідчених запилювачів.

Ключові слова: орхідеї, склад запилювачів, системи запилення, рівень запилення.

Ivanov S.P., Kholodov V.V., Fateryga A.V. Crimean Orchids: pollinators composition, pollination systems diversity and its effectiveness // Uchenye zapiski Tavricheskogo Natsionalnogo Universiteta im. V. I. Vernadskogo. Series «Biology, chemistry». – 2009. – V.22 (61). – № 1. – P. 24-34.

It was given a list of pollinators of 20 Crimean species of orchids including 98 insect species. Nectar attraction is used by 6 orchid species, and 14 species are nectar-less, they attract pollinators by fraud. Within fraudulently attraction the most widespread mechanism is attraction of inexperienced pollinators by the inflorescences glow combined with mimicry with forage plant flowers of pollinators (5 species) and clean attraction of inexperienced pollinators by the inflorescences glow (4 species). Mechanism of attraction only by mimicry with forage plant flowers of pollinators is used by 2 species; mechanism of sexual attraction is used by 2 species too; 1 species attract pollinators by imitation the feed of animal origin. The major part of species under study is pollinated by bees (14 species); 3 species are pollinated by butterflies and moths, 2 species – by vespid wasps and 1 species – by gnats. The greatest and the most stable pollination level peculiar to nectar species and species which attract pollinators by the inflorescences glow combined with mimicry with forage plant flowers of pollinators. The less pollination level peculiar to species which use clean attraction of inexperienced pollinators by the inflorescences glow.

Key words: orchids, pollinators' composition, pollination system, pollination level.

Поступила в редакцію 15.04.2009 г.