

СТРУКТУРА И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СОСТАВА ОПЫЛИТЕЛЕЙ РАСТЕНИЙ ВИДОВ *P. CYPRIPEDIUM* (ORCHIDACEAE JUSS) НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

© 2012 М.М. Кривошеев, М.М. Ишмуратова

ФГ БОУ ВПО «Башкирский государственный университет», г. Уфа

Поступила 15.03.2012

В статье приводятся результаты изучения состава опылителей растений трех видов рода *Cypripedium* (*Cypripedium calceolus*, *C. guttatum* и *C. macranthos*). Показано, что у растений разных видов сложились различные коадаптивные комплексы с опылителями.

Ключевые слова: коадаптивный комплекс, опылители, *Cypripedium*.

Изучение взаимоотношений насекомых (опылителей растений) и растений в экосистеме – одно из условий выявления закономерностей структуры растительных сообществ [1, 2, 3]. Успешность конкуренции за опылителей во многом определяет состав и состояние складывающихся растительное сообщество популяций. Орхидные с этой позиции являются наиболее интересными и изучаемыми представителями мировой флоры [4, 5, 6, 7]. Высказывалось мнение, что совпадение спектров опылителей обитающих в том или ином фитоценозе растений должно приводить к дифференциации экологических ниш конкурирующих видов [3]. Результатом такой дифференциации ниш являются складывающиеся вокруг ядра консорции – вида растения - коадаптивные комплексы, под которыми подразумеваются «совокупности популяций разных видов, занимающих один биогеоценоз и связанных между собой конкурентными отношениями» [8].

Для видов рода *Cypripedium* в различных частях ареала установлен различный состав посетителей и опылителей; наиболее часто указываются представители родов *Andrena*, *Halictus*, *Lasioglossum* (Halictidae), *Nomada* (Anthophoridae), *Bombus*, *Psithyrus* (Apidae), сем. Syrphidae и Calliphoridae из отр. Hymenoptera; иногда в этом качестве указываются представители сем. Formicidae, а так же жесткокрылые сем. Nitidulidae и Dasytidae [6, 9-18]. В тоже время вопрос о дифференциации коадаптивных комплексов растений видов рода *Cypripedium* остается не до конца изученным.

Цель работы – выделение коадаптивных комплексов лесных орхидей рода *Cypripedium* на Южном Урале.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран на Южном Урале (Республика Башкортостан) в 2006-2011 гг. в предгорьях хребтов Крыкты и Куркак (Абзелиловский р-н), Урал-Тау (Бурзянский р-н) и Ирндык (Баймакский р-н). Изучено шесть популяций видов рода *Cypripedium*.

Ценопопуляция (ЦП) 1 *C. calceolus*, ЦП 2 *C. gut-*

tatum ЦП 3 *C. macranthos* описаны в окр. д. Галиакберово (Бурзянский р-н), ЦП 4 *C. macranthos* - в окр. д. Муракаево (Абзелиловский р-н), ЦП 5 *C. guttatum* - на склоне г. Куркак западной экспозиции (Абзелиловский р-н), ЦП 6 *C. calceolus* – в окр. п. Ст. Сибай (Баймакский р-н).

Описание растительных сообществ с исследуемыми видами проводили согласно общепринятым геоботаническим методикам. Фенологию видов изучали по рекомендациям И.Н. Бейдемман [19]. Наблюдения за насекомыми проводили с учетом рекомендаций М.С. Гилярова [20]. Антэкологию видов изучали по рекомендациям А.Н. Понамарева [21]. Потенциальных опылителей разделяли на группы, выделенные по типу питания и строению ротового аппарата [8]. Группа, слагающая не менее 30 % всех консортов изучаемого растения, образует его коадаптивный комплекс. Названия коадаптивных комплексов приводятся по Г.М. Длусскому с соавт. [8].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В исследованных популяциях башмачков частыми посетителями цветков являются представители отр. Diptera (сем. Muscidae, Culicidae, Simuliidae) и Coleoptera (сем. Nitidulidae, Dasytidae, Chrysomilidae, Histeridae). Реже встречаются представители отр. Lepidoptera (сем. Pieridae), отр. Hymenoptera (сем. Formicidae) и отр. Thysanoptera.

Ценопопуляции 1-3 обитают на каменистом склоне в березово-сосновом закустаренном редколесье класса *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae* Ermakov, Koroljuk et Latchinsky 1991, доминантные виды: *Betula pendula* Roth, *Pinus sylvestris* L., *Brachypodium pinnatum* (L.) P. Beauv. Здесь наиболее распространенными посетителями башмачков являются представители отр. Coleoptera (сем. Nitidulidae, Dasytidae, Chrysomilidae, Histeridae), Lepidoptera (сем. Pieridae) и Hymenoptera (сем. Formicidae: *Tetramorium caespitum*, *F. cinerea*, *Formica* sp.), а так же отр. Thysanoptera. Насекомые из этих отрядов встречаются на всех изученных видах орхидных, обитающих в данном сообществе. Жесткокрылые доминируют в спектре посетителей *C. calceolus* и *C. macranthos* (около 40 % от всех консортов), а у *C. guttatum* составляют не более 5 % от всех посе-

Кривошеев Михаил Михайлович, асп. каф. Ботаники, e-mail: m.m.krivoshchev@mail.ru; Ишмуратова Майя Мунировна, д.б.н., проф. каф. ботаники, e-mail: ishmuratova@mail.ru

тителей. Чешуекрылые наиболее часто отмечены нами на цветках *C. macranthos* (более 50 % посещений).

Двукрылые семейств Muscidae (*Musca corvina* F., *M. domestica* L., реже *Sarcophaga haemorrhoidalis* Mg., *Phorbia genitalis* Schnd.) и Culicidae (самцы) характерны лишь для *C. calceolus* (до 30 % от всех консортов) и *C. guttatum* (до 50 %), а на цветках *C. macranthos* не встречаются. Муравьи отмечены на всех орхидных изучаемого фитоценоза, но из общего анализа нами они исключены, поскольку не являются агентами аутбридинга орхидных [22]. В целом посещение башмачков насекомыми в данном растительном сообществе не частое – до 6 посещений за час.

Ценопопуляция 4 *C. macranthos* описана в реликтовом болотном сообществе класса *Scheuchzeria-Caricetea fuscae* R. Tx. 1937 em. R. Tx. 1970, доминантные виды *B. humilis* Schrank, *B. pendula*, *Salix rosmarinifolia* L., *Carex rostrata* Stokes и *C. hartmanii* Cajander. Посещение цветков *C. macranthos* в этой популяции насекомыми очень редкое (до двух посещений за час); среди посетителей также преобладают представители отрядов Lepidoptera (сем. Pieridae) и Coleoptera – сем. Nitidulidae и Chrysomilidae. Среди жесткокрылых наиболее распространен *Meligethes* sp.

Ценопопуляция 5 *C. calceolus* обитает в загущенном березовом лесу класса *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae*. Кроме представителей сем. Formicidae (*Lasius fuliginosus* L.), посетителей *C. calceolus* в этой популяции нами не отмечено, что, по-видимому, связано с отсутствием одновременно цветущих с *C. calceolus* растений.

В ЦП 6 *C. guttatum*, обитающей в березовой колке класса *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae* в

качестве опылителей выявлены лишь представители отряда Diptera, среди которых доминировали виды сем. Simuliidae (около 90 % посещений).

Цветение изученных видов проходит почти одновременно (табл. 1), что должно обуславливать высокий уровень конкуренции за опылителей между ними. Начало цветения видов рода *Cypripedium* приходится на первую декаду июня и продолжается в среднем 30-38 дней, колебание фенодат может составлять до 15 дней.

Наиболее вероятные опылители изученных видов орхидных разделены нами по способу питания и строения ротового аппарата на следующие группы (табл. 2):

1. DM – мухи из надсемейства Muscoidea с коротким хоботком, питающиеся и пыльцой и нектаром (Antomyidae, Muscidae) слагают мийофильный комплекс. Доля насекомых группы DM составляет более 30 % от всех посетителей *C. calceolus* и *C. guttatum*. В пределах мийофильного комплекса нами выделяется дополнительный субкомплекс – микроийофильный (Simulidae), характерный лишь для *C. guttatum*. Для *C. guttatum*, встречающегося в сообществах класса *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae*, в сообществах переходных между классами *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae* и *Quercus-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937 и в сообществах класса *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss. et Vlieger 1939 в качестве потенциальных опылителей выявлены лишь *M. corvina*, *P. genitalis* и (преимущественно) виды сем. Simulidae [12]. Последних мы часто отлавливали непосредственно в губе цветка. Выявлено, что двукрылые, предпочитающие более затененные и увлажненные местообитания лесных ценозов, являются основными опылителями *C. guttatum* [12; 22].

Таблица 1. Фенодаты видов рода *Cypripedium* на Южном Урале (2008 год)

Вид	Бутонизация	Цветение			Десеминация
		начало	массовое	конец	
<i>Cypripedium calceolus</i>	30.05.-10.06.	10.06.-30.06.	15.06.-21.06.	20.06.-30.06.	25.08.-15.09.
<i>C. guttatum</i>	02.06.-25.06.	10.06.-30.06.	19.06.-29.06.	02.07.-09.07.	25.08.-15.09.
<i>C. macranthos</i>	29.05.-12.06.	10.06.-18.06.	15.06.-22.06.	20.06.-26.06.	19.08.-15.09.

Таблица 2. Встречаемость опылителей видов рода *Cypripedium* на Южном Урале (%)

Группа консортов	Отряд и семейство Насекомых	<i>Cypripedium calceolus</i>	<i>C. macranthos</i>	<i>C. guttatum</i>
DM	Diptera	31,0	-	4,8
	Muscidae			
	Culicidae	3,3	6,3	-
	Simuliidae	-	-	92,0
CP	Coleoptera	35,3	27,0	-
	Nitidulidae			
	Histeridae	8,1	4,2	-
	Dasytidae	4,2	7,9	-
CF	Chrysomilidae	9,0	-	3,2
LR	Lepidoptera			
	Pieridae	9,1	54,6	-

2. Группа CP – жуки (Coleoptera)), чаще всего палинофаги (сем. Nitidulidae, Oedemeridae, Cantharidae, Dasytidae), слагают кантарофильный комплекс, характерный для *C. calceolus* и *C. macranthos* (жесткокрылые палинофаги составляют более 40 % консортов этих видов).

3. Группа CF – жуки фитофаги (Coleoptera), питающиеся вегетативными и генеративными органами растений, иногда пыльцой (сем. Chrysomilidae).

4. Группа LR – дневные бабочки с длинным тонким хоботком (Lepidoptera: серия Rhopalocera. Представители сем. Lycaenidae, Pieridae и др.) характерны для *C. macranthos* и редко встречаются на цветках *C. calceolus*.

Сравнение характеристик цветков видов рода *Cypripedium* показывает, что наибольшие различия проявляются между *C. guttatum* и двумя другими видами рода. Различия проявляются в строении элементов околоцветника – морфологически цветок *C. guttatum* более близок цветкам тропических видов рода *Paphiopedilum*, на что указывали и другие исследователи [14]. Кроме того, окраска цветка *C. guttatum* неравномерная, пятнистая, способствующая привлечению двукрылых [12]. Аромат же, издаваемый *C. guttatum*, в несколько раз слабее, чем у остальных изученных видов, едва различимый. Фактически, системы аттракции *C. calceolus* [12] и *C. macranthos* очень сходны, тогда как *C. guttatum* сильно отличается от них по способу привлечения опылителей.

Между обитающими в одних фитоценозах, одновременно цветущими (табл.1) и имеющими близкие системы аттракции *C. calceolus* и *C. macranthos* выражена конкуренция за опылителей группы CP и в меньшей степени посетителей группы LR. Схожесть спектров состава опылителей, включающих группы жуков-палинофагов может обуславливать гибридизацию *C. calceolus* и *C. macranthos*. В изученных нами лесных сообществах встречается естественный гибрид этих двух видов – *C. × ventricosum* Sw.

Мийофилия характерна для *C. calceolus* и *C. guttatum*. *Cypripedium guttatum* более привлекателен для двукрылых (составляют 92,0 % от всех групп посетителей). Узкая специализация опыления *C. guttatum* является причиной редкого посещения этой орхидеи другими опылителями на всем ареале его обитания, что снижает, в целом, вероятность опыления. Последнее подтверждается тем, что для *C. guttatum* характерны самые длительные фазы бутонизации и цветения (около месяца) (табл. 1). Известно [22], что цветки орхидных длительное время, вплоть до момента опыления, сохраняют репродуктивные способности.

Ранее показано [12], что по способу опыления *C. guttatum* является узкоспециализированным, а *C. calceolus* – широкоспециализированным энтомофилом. *Cypripedium macranthos* мы так же определяем, как широкоспециализированный энтомофил, тяготеющий к кантарофилии.

Таким образом, у видов рода *Cypripedium* характеризующихся совпадением феноритмов цветения снижение конкурентных отношений между видами растений и дифференциация экологических ниш достигаются различной системой аттракции и, соответственно, различными спектрами состава опылителей. *Cypripedium calceolus* и *C. macranthos* характеризуются схожей системой аттракции и являются широкоспециализированными видами по способу опыления, относящимися к разным коадаптивным комплексам: *C. calceolus* входит в мийофильный, а *C. macranthos* – в кантарофильный коадаптивный комплекс. *Cypripedium guttatum* является узкоспециализированным энтомофилом и тяготеет к микромийофилии, благодаря чему конкуренция между ним и другими видами рода *Cypripedium* выражена слабо.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем благодарность кандидату биологических наук, доценту кафедры зоологии БашГУ Юмагуловой Г. Р. за помощь в определении насекомых и составлении коадаптивных комплексов изучаемых орхидей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во московского ун-та. 1978. 384 с.
2. Работнов Т.А. Экспериментальная фитоценология: Учебное пособие. М.: Изд-во МГУ, 1998. 240 с.
3. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности. Уфа: Гилем, 1998. С. 118–155.
4. Darwin C. The Various Contrivances by Which Orchids are Fertilised by Insects, and on the good of intercrossing. London: John Murray, 1862. 32 P.
5. Dressler R. L. The Orchids. Natural history and classification. Cambridge: Harv. Univ. Press, 1981. 332 P.
6. Nilsson L.A. Pollination ecology and evolutionary processes in six species of orchids // Acta Univ. uppsal. Abstrs Uppsala Diss., Fac. Sci. 1981. 40 P.
7. Dafni A. Pollination in Orchid and related genera: evolution from reward to deception. In Orchid Biology; Reviews and Perspectives, vol.4 (ed. J. Arditti): Cornell University Press, Ithaca, New York. 1987. P. 80–104.
8. Длусский Г.М., Лаврова Н.В., Глазунова К.П. Структура коадаптивного комплекса лесных энтомофильных растений с широким кругом опылителей // ЖОБ, Т. 63, № 2. 2002. С. 122–136.
9. Дарвин Ч. Опыление орхидей насекомыми: Сочинения в 9 т., Т.6. М.; Л.: 1950. 696 с.
10. Nilsson L. A. Anthecological studies on the Lady's Slipper *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) // "Bot. Notis", Vol. 132, № 3, 1979. P. 329–347.
11. Erneberg M., Holm B. Bee size and pollen transfer in *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) // Copenhagen: Nord. J. Bot., Vol. 19, № 3, 1999. P. 363–367.
12. Ишмуратова М.М., Журнов Т.В., Ишбирдин А.Р., Суяндукоев И.В., Магафуров А.М. Антэкология, фенология и консорты *Cypripedium calceolus* L. и *Cypripedium guttatum* Sw. на Южном Урале // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. Биол., Т.110. Вып.6. 2005. С. 40–46.
13. Тетерюк Л. В., Пестов С.В., Филиппов Н.И. Видовой состав опылителей некоторых охраняемых растений Республики Коми // Биологическое разнообразие. Интродукция растений (Материалы четвертой Междуна-

- родной научной конференции, 5–8 июня 2007 г., г. Санкт-Петербург). СПб. : 2007. С. 172.
14. Bänziger H., Sun H., Luo Y. Pollination of a slippery lady slipper orchid in south-west China: *Cypripedium guttatum* (Orchidaceae) // *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2005, Vol.148. P. 251–264.
 15. Bänziger H., Sun H., Luo Y. Pollination of wild lady slipper orchids *Cypripedium yunnanense* and *C. flavum* (Orchidaceae) in south-west China: why are there no hybrids? // *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2008, Vol. 156, P. 51–64.
 16. Li P., Luo Y., Bernhardt P., Kou Y., Perner H. Pollination of *Cypripedium plectrochilum* (Orchidaceae) by *Lasioglossum* spp. (Halictidae): the roles of generalist attractants versus restrictive floral architecture // *Plant Biology*, Vol. 10, 2008. P. 220–230.
 17. Мазинг В. В. Кого ловит венерин башмачок? // Охрана и культивирование орхидей. Тез. всесоюз. совещ. Таллинн. 1980. С. 56.
 18. Шибанова Н. Л. Репродуктивная биология некоторых видов орхидей Предуралья: Автореф. дис. канд. биол. наук. Пермь, 1996. 19 с.
 19. Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск, 1974. 156 с.
 20. Гиляров М.С. Исследование почвенной фауны и некоторые наблюдения над насекомыми при геоботанических исследованиях. М.;Л.: Полевая геоботаника. 1964. Т. 3. С. 501–519.
 21. Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления растений: Полевая геоботаника. М.;Л. : 1960, Т. 2. С. 9–19.
 22. Фегри К., Пэйл ван дер Л. Основы экологии опыления. М. : 1982. С. 254–318.

STRUCTURE AND DIFFERENTIATION POLLINATORS COMPOSITION OF THE PLANT SPECIES *CYPRIPEDIUM* (ORCHIDACEAE JUSS) IN SOUTH URAL

© 2012 M.M. Krivosheev, M.M. Ishmuratova

Bashkir State University, Ufa sit.

The article presents the results of a study of pollination of plants of three species of the genus *Cypripedium* (*Cypripedium calceolus*, *C. guttatum* and *C. masranthos*). It is shown that in plants of different species have developed different complexes coadaptation with pollinators.

Keywords: *complexes coadaptation, pollinators, Cypripedium*