

УДК 595.787(477.75)

© 1993 г. В. В. НАЗАРОВ, К. А. ЕФЕТОВ

УЧАСТИЕ ПЕСТРЯНОК (LEPIDOPTERA, ZYGAENIDAE)
КРЫМА В ОПЫЛЕНИИ ОРХИДЕИ *ANACAMPTIS*
PYRAMIDALIS (ORCHIDACEAE)

Установлен видовой состав опылителей *Anacamptis pyramidalis* (Orchidaceae) в Крыму. Основную роль в переносе поллиналиев этой орхидеи играют пестрянки (Lepidoptera, Zygaenidae). Пестрянки привлекаются на безнектарные цветки орхидей за счет миметического сходства соцветий *A. pyramidalis* с красноцветковыми кормовыми растениями имаго этих насекомых. Наибольшее сходство с соцветиями орхидеи обнаружили соцветия *Allium rotundum*, *A. firmotunicatum*, *Dianthus capitatus*, *Knautia arvensis*, *Carduus uncinatus*, *C. nutans*, *Cirsium incanum*. При совместном произрастании *A. pyramidalis* с этими растениями плодоношение орхидеи резко усиливается. Пестрянки рода *Zygaena* вносят в опыление значительно больший вклад, чем пестрянки рода *Adscita*. При этом среди переносчиков поллиналиев орхидеи явно преобладали самцы. Дисбаланс между самцами и самками у видов *Zygaena* выражен сильнее. Вероятно, что самцы *Zygaena* дополнительно привлекаются на соцветия орхидеи благодаря миметическому сходству окраски цветков *A. pyramidalis* с красными пятнами самок *Zygaena*. У видов *Zygaena* существует корреляция между площадью красных пятен на передних крыльях самок и соотношением самцов и самок среди переносчиков поллиналиев.

Пыльца у орхидных агрегирована в крупные образования — поллиналии. Поэтому она не может удерживаться на чешуйках, волосках и щетинках подобно простым пыльцевым зернам других цветковых растений. К телу насекомых поллиналии прикрепляются при помощи клейких висцидиев. В местах их размещения хитиновый покров насекомого должен быть свободен от всевозможных чешуек, волосков и щетинок. На теле чешуекрылых висцидии могут прикрепляться только к хоботку или фасеточным глазам (Nilsson, 1981; Фегри, ван дер Пейл, 1982). В ходе адаптации к чешуекрылым у орхидных, как правило, происходило боковое смещение висцидиев относительно центра цветка (Vermeulen, 1959; van der Pijl, Dodson, 1966). Среди европейских орхидей эта тенденция реализовалась у видов *Platanthera* и *Gymnadenia*. Их висцидии разведены на расстояние, равное ширине хоботка или ширине между краями глаз (Nilsson, 1978, 1983).

Иные структурные изменения в репродуктивных органах цветка в ходе его адаптации к опылению чешуекрылыми произошли у *Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich. (Orchidaceae). Оба поллиналия этой орхидеи имеют общий висцидий. Он дугообразно изогнут над входом в шпору и занимает центральное положение в цветке (рис. 1). Висцидий прикрепляется к хоботку, когда бабочка обследует шпору в поисках нектара. Покидая цветок, насекомое уносит с собой оба поллиналия. После извлечения поллиналиев края их висцидия заворачиваются вовнутрь и обхватывают хоботок бабочки (рис. 2). Такие поллиналии могут надежно прикрепляться и удерживаться на самом тонком хоботке чешуекрылых, что значительно расширяет видовой спектр опылителей (Дарвин, 1908).

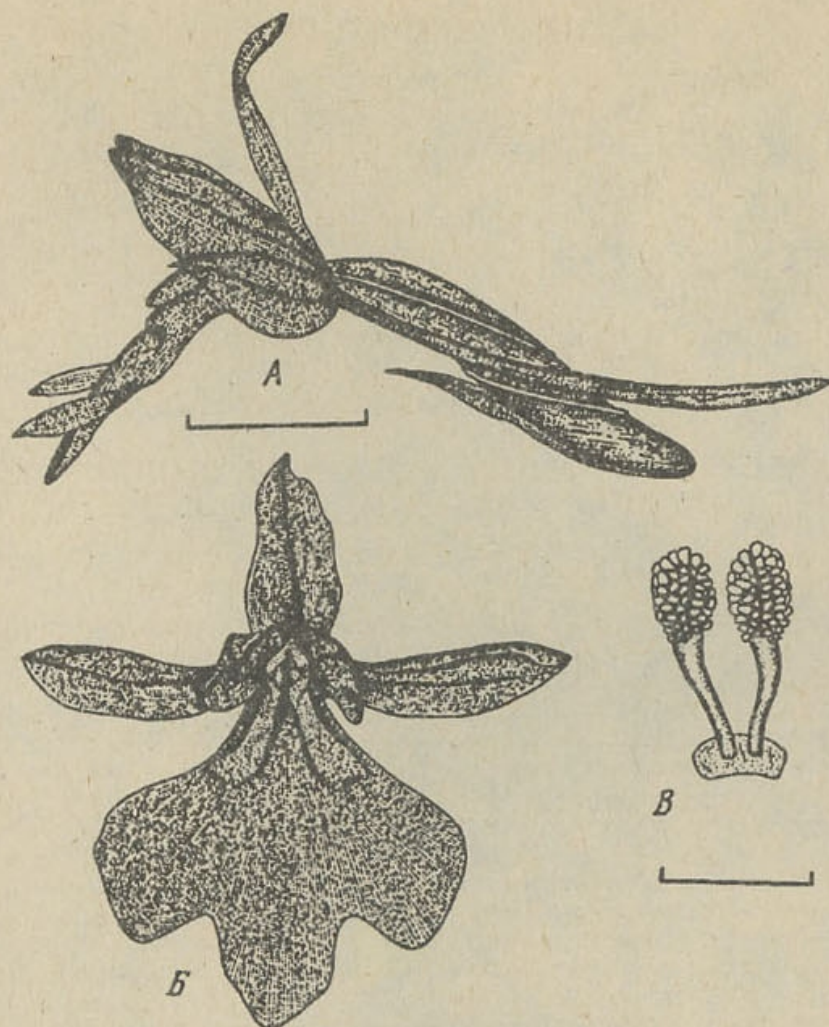


Рис. 1. Морфология цветка *Anacamptis pyramidalis*: А — вид сбоку, Б — вид спереди, В — поллинии с висцидием (вид спереди). Масштаб (мм): А, Б — 5; В — 2

Anacamptis pyramidalis обнаруживает явную адаптацию к опылению бабочками, активными в дневное время суток. Об этом достаточно красноречиво свидетельствуют: красная окраска лепестков, длинная тонкая шпора и механические указатели входа в шпору в виде двух сходящихся валиков на губе (рис. 1) (Фегри, ван дер Пейл, 1982). Однако в качестве переносчиков поллинариев этой орхидеи Ч. Дарвин (1908: 14) приводит как дневных бабочек, так и виды, активные в вечернее и ночное время суток: «*Polyommatus alexis*, *Lycaena phlaeas*, *Arge galathea*, *Hesperia sylvanus*, *H. linea*, *Syrichthus alveolus*, *Anthrocera filipendulae*, *A. trifolii*, *Lithosia complana*, *Leucania lithargyria*, *Caradrina blanda*, *C. alsines*, *Agrotis cataleuca*, *Eubolia mensuraria*, *Hadena dentina*, *Heliothis marginata*, *Xylophasia sublustris*, *Euclidia glyphica*, *Toxocampa pastinum*, *Melanippe rivaria*, *Spilodes palealis*, *S. cinctalis*, *Aconthia luctuosa*»

Большинство орхидей, опыляемых чешуекрылыми, предлагают своим посетителям обильное вознаграждение в виде нектара с высоким содержанием аминокислот (Nilsson, 1978; Фегри, ван дер Пейл, 1982). В отличие от них цветки *A. pyramidalis* безнектарны и не вознаграждают посетителей за визит. Способ аттракции опылителей у этой орхидеи не известен до сих пор. Полностью отсутствуют данные и о видовом составе опылителей *A. pyramidalis* в Крыму.

Настоящая статья ставит своей целью восполнить эти два пробела.

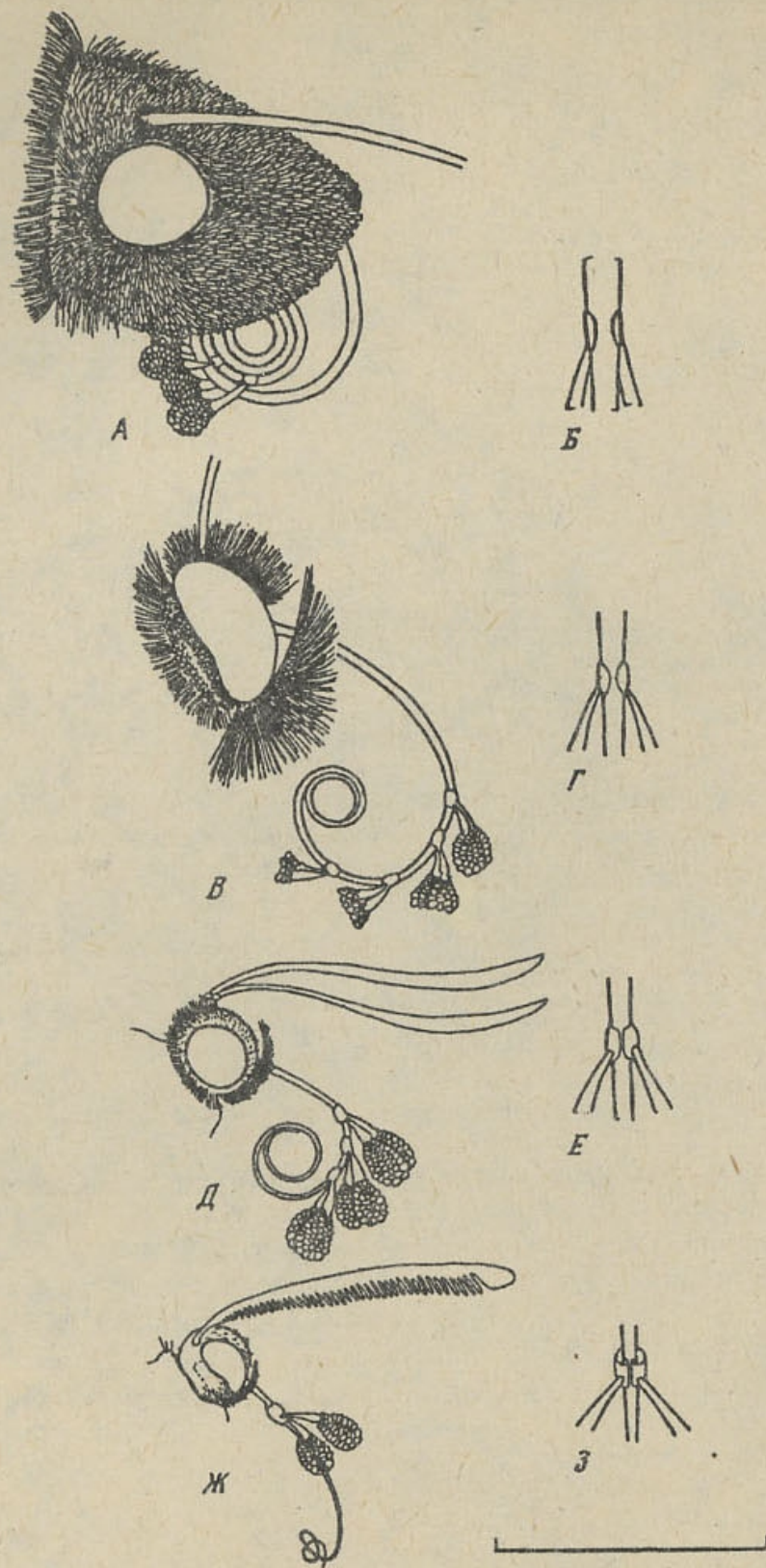


Рис. 2. Характер локализации поллинаруев *Anacamptis pyramidalis* на хоботке опылителей: *Macroglossum stellatarum* ♀ (А, Б), *Aporia crataegi* ♂ (Б, Г), *Zygaena purpuralis* ♀ (Д, Е), *Adscita geryon* ♂ (Ж, З); А, В, Д, Ж — голова опылителя, вид сбоку; Б, Г, Е, З — участок хоботка с прикрепленным поллинаруем, вид снизу. Масштаб (мм): А, В, Д, Ж — 5; Б, Г, Е, З — 2

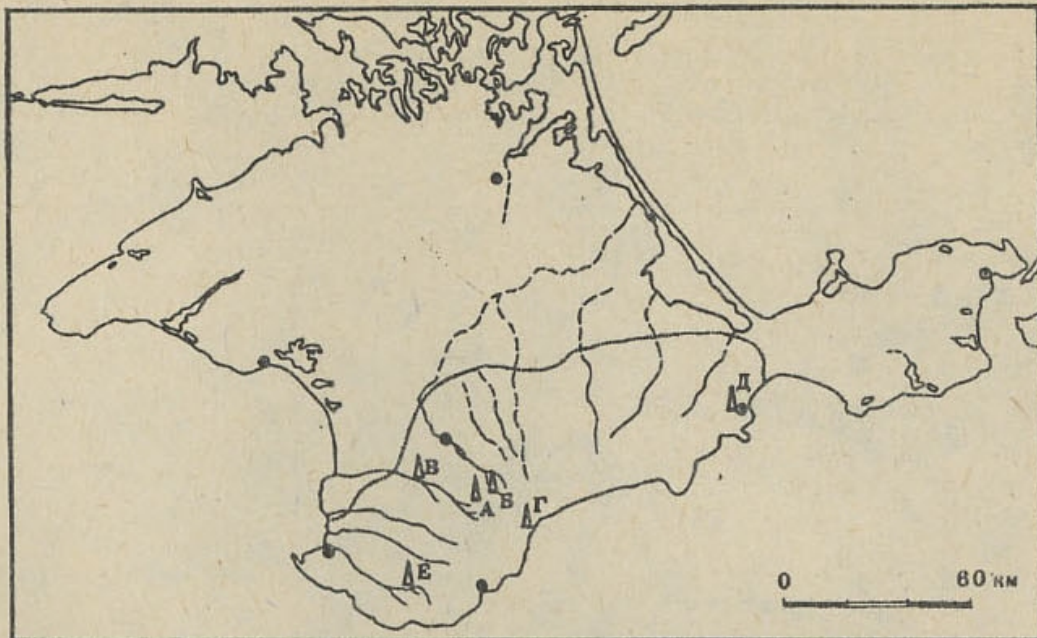


Рис. 3. Основные пункты сбора пестрянок на территории Горного Крыма (пояснение в табл. 2)

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сведения, приведенные в данной работе, являются результатом наблюдений за период с 1988 по 1992 гг. Основная часть исследований выполнена в шести местообитаниях. Участки располагались на территории Горного Крыма и были удалены друг от друга на расстояние от 6 до 80 км (рис. 3). Всех чешуекрылых, посещающих цветки *A. pyramidalis*, отлавливали для последующей идентификации. Параллельно производили отлов бабочек на цветках других растений. В этом случае только те экземпляры, которые имели на хоботках поллинии орхидеи. Длину хоботка у насекомых и длину шпоры у орхидеи измеряли штангенциркулем с точностью до 0,1 мм. Ширину хоботка определяли при помощи мерной шкалы бинокулярного микроскопа МБС-9.

Выражаем признательность А. А. Алексееву и А. Н. Шнейдеру за помощь в сборе материала.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Видовой состав опылителей

За 147 ч наблюдений в 10 точках Крыма было отловлено 288 бабочек с 621 парой поллиinarieв *A. pyramidalis*. Отловленные бабочки принадлежали к 23 видам, относящимся к восьми семействам (табл. 1). Большинство особей составляли пестрянки (*Zygaenidae*). На шести участках (табл. 2) за 138 ч наблюдений (участок А — 78 ч, Б — 22, В — 5, Г — 12, Д — 18, Е — 3) было отловлено 229 пестрянок с 502 парами поллиinarieв. Они принадлежали к девяти видам и двум подсемействам: *Adscita geryon* Hb. (*Procridinae*), *Zygaena carniolica* Scop., *Z. loti* Den et Schiff., *Z. viciae* Den et Schiff., *Z. filipendulae* L., *Z. lonicerae* Sch., *Z. brizae* Esp., *Z. punctum* Ochs., *Z. purpuralis* Brunn. (*Zygaeninae*).

Красные пестрянки (*Zygaeninae*) явно доминировали среди переносчиков поллиinarieв на участках А—Д. Только на участке Е они не были зарегистрированы среди опылителей. Наиболее активно поллиинии орхидеи извлекал *Z. purpuralis*. Эта пестрянка участвовала в переносе поллиinarieв

Таблица 1

Видовой состав бабочек (Lepidoptera), зарегистрированных в Крыму в качестве переносчиков поллиналиев *Anacamptis pyramidalis*

Вид	Число особей	♂	♀	Место сбора
<i>Zygaenidae</i>				
<i>Adscita geryon</i> Hb.	15(21)	10	5	Д, П, С, Ч
<i>Zygaena carniolica</i> Scop.	1(4)	1		Ч
<i>Z. loti</i> Den. et Schiff.	27(54)	21	6	А, Ч
<i>Z. viciae</i> Den. et Schiff.	31(60)	23	8	К, Мл, С, Ч
<i>Z. filipendulae</i> L.	8(18)	5	3	Ч
<i>Z. lonicerae</i> Sch.	16(35)	10	6	Мл, Ч
<i>Z. brizae</i> Esp.	2(2)	1	1	С
<i>Z. punctum</i> Ochs.	6(12)	6		А, С
<i>Z. purpuralis</i> Brunn.	125(507)	105	20	А, К, Мн, С, Ч
<i>Sphingidae</i>				
<i>Macroglossum stellatarum</i> L.	1(2)		1	А
<i>Geometridae</i>				
<i>Siona lineata</i> Scop.	2(6)	1	1	Ч
<i>Ctenuchidae</i>				
<i>Syntomis nigricornis</i> Alph.	1(2)	1		Л
<i>Hesperidae</i>				
<i>Thymelicus sylvestris</i> Poda	2(2)	1	1	К
<i>Erynnis tages</i> L.	1(2)	1		П
<i>Spialia orbifer</i> Hb.	1(2)		1	П
<i>Pyrgus sidae</i> Esp.	1(5)	1		К
<i>Pieridae</i>				
<i>Anthocharis cardamines</i> L.	2(2)	1	1	П
<i>Aporia crataegi</i> L.	34(78)	29	5	П
<i>Artogeia napi</i> L.	1(1)	1		П
<i>Satyridae</i>				
<i>Melanargia galathea</i> L.	4(5)	4		К
<i>Coenonympha glycerion</i> Borkh.	4(5)	2	2	П, Ч
<i>Maniola jurtina</i> L.	2(3)	2		Б, Ч
<i>Nymphalidae</i>				
<i>Brenthiis hecate</i> Den. et Schiff.	1(1)	1		Ч

Примечание. А — окрестности г. Алушта; Б — г. Балаклава; Д — турбазы Ай-Димитрий; К — с. Краснолесье; Л — долины Ласпи; Мл — с. Малиновка; Мн — горы Мангупкале; П — с. Передовое; С — г. Судак; Ч — горы Чатырдаг. В скобках указано число пар поллиналиев.

на четырех участках (А, Б, Г, Д). На трех из них она играла перво-степенную роль в опылении. В общей сложности *Z. purpuralis* переносила до 60% от всех поллиналиев, обнаруженных на *Zygaenidae*. Значительный вклад в опыление орхидеи также вносили *Z. loti* и *Z. viciae*. Они доминировали по числу переносчиков на участке Б и переносили соответственно 11 и 12% от всех поллиналиев, обнаруженных на *Zygaenidae*. Наименьший вклад в опыление орхидеи вносили *Z. carniolica* и *Z. brizae* (табл. 2).

Зеленые пестрянки (Procridae) участвовали в опылении *Anacamptis* на трех участках (Б, Д, Е), причем на двух из них они переносили не более 2% поллиналиев. На участке Е, где *A. geryon* играла более заметную

Таблица 2

Список видов *Zygaenidae*, зарегистрированных в качестве переносчиков поллиналиев
Anacamptis pyramidalis

Вид	Место наблюдений					
	А	Б	В	Г	Д	Е
<i>Adscita geryon</i>					1♂(1)	9♂(10) 3♀(6)
<i>Zygaena carniolica</i>		2♀ (4) 1♂(4)				
<i>Z. loti</i>		13♂(25) 4♀ (11)		2♂(5)	6♂(9) 2♀ (4)	
<i>Z. viciae</i>	1♂(1)	19♂(33) 8♀ (21)	2♂(5)		1♂(2)	
<i>Z. filipendulae</i>		5♂(7) 3♀ (11)				
<i>Z. lonicerae</i>		10♂(19) 5♀ (15)	1♀ (1)			
<i>Z. brizae</i>					1♂(1) 1♀ (1)	
<i>Z. punctum</i>				3♂(6)	3♂(6)	
<i>Z. purpuralis</i>	42♂(97) 10♀ (24)	13♂(33) 3♀ (7)		8♂(13) 1♀ (4)	40♂(101) 6♀ (17)	

Примечание: А — Хребет Узункран близ с. Краснолесье; Б — подножье горы Чатырдаг близ с. Перевальное; В — пойма р. Альма близ с. Малиновка; Г — окрестности г. Алушта; Д — окрестности г. Судак; Е — Байдарская долина близ с. Передовое. В скобках указано число пар поллиналиев.

роль в опылении орхидей, среди переносчиков доминировала *Aporia crataegi* L. (Pieridae). Доля *A. geryon* в переносе поллиналиев здесь составила 17%.

Самцы пестрянок более активно посещали соцветия *A. pyramidalis*, чем самки. Среди переносчиков поллиналиев 79% особей были самцами. Наибольший дисбаланс между полами наблюдался у *Z. punctum*, *Z. purpuralis*, *Z. loti* и *Z. viciae*. Доля самцов у этих пестрянок соответственно составила 100, 84, 78 и 74%. В то же время каждая отдельная самка у всех видов пестрянок несла на хоботке в среднем больше поллиналиев, чем самец. Расхождения по числу поллиналиев между самцами и самками особенно отчетливо были выражены у *Z. filipendulae*, *Z. loti* и *A. geryon* (табл. 2).

Фенология орхидей и пестрянок

Первые распутившиеся цветки *A. pyramidalis* появились в начале июня на участках южного макросклона Главной гряды (Г, Д). На участке северного макросклона Главной гряды (А, Б, В, Е) орхидея зацветала в середине июня. Продолжительность жизни одного цветка на участке А в среднем составила 9 дней. Общая продолжительность цветения популяции варьировала по участкам незначительно и в среднем составила 23 дня. Пик цветения соответственно приходился на середину или конец июня.

По времени лёта крымские пестрянки делятся на несколько групп (Ефетов, 1990а). Среди видов, дающих одну генерацию в год:

а) начало мая-июнь — *Adscita notata* Zell., *A. budensis* Spr., *A. geryon*, *Z. brizae*;

б) вторая половина мая-июнь (лёт некоторых видов продолжается и в июле) — *Adscita subsolana* Stgr., *A. graeca* Jord., *Z. sedi* F., *Z. loti*, *Z. viciae*, *Z. punctum*, *Z. purpuralis*, *Z. minos* Den et Schiff.;

в) июнь-июль — *Theresimima ampellophaga* Bayle, *Rhagades pruni* Den et Schiff., *Adscita globulariae* Hb., *A. chloros* Hb., *A. albanica* Nauf., *Z. carniolica*, *Z. ephialtes* L., *Z. lonicerae*;

г) середина июля — середина августа — *Z. laeta* Hb., *Z. cynarae* Esp.

Среди видов, дающих две генерации в год:

а) середина мая — июль и конец августа-сентябрь — *Z. filipendulae*;

б) июнь и август — *Zygaena dorycnii* Ochs.

Размеры шпоры орхидеи и хоботка пестрянок

Длина шпоры *A. pyramidalis* на участке А колебалась от 8,3 до 15,9 мм ($\bar{x} = 10,9$, $n = 78$). Отловленные виды Zygaenidae по длине хоботка можно разделить на две группы. У первой группы средние значения длины хоботка соответствовали длине шпоры орхидеи: *Z. loti* (11,0 мм, $n = 4$), *Z. lonicerae* (10,8 мм, $n = 12$), *Z. purpuralis* (10,6 мм, $n = 28$), *Z. filipendulae* (10,6 мм, $n = 4$). У видов второй группы хоботки были короче шпоры: *Z. brizae* (9,6 мм, $n = 4$), *Z. punctum* (9,2 мм, $n = 3$), *Z. carniolica* (8,5 мм, $n = 3$), *Z. viciae* (8,1 мм, $n = 6$), *A. geryon* (7,2 мм, $n = 10$). Ширина хоботка с фронтальной стороны у видов первой группы в среднем составила: 0,25 мм в основании, 0,21 мм во второй четверти и 0,14 мм в третьей четверти хоботка. У видов второй группы, за исключением *Z. brizae*, ширина хоботка в среднем соответственно составила 0,18, 0,15, 0,11 мм. У *Z. brizae* хоботок был значительно шире (0,30, 0,25, 0,20).

Локализация поллинариев на хоботках пестрянок

Характер локализации поллинариев *A. pyramidalis* на хоботках пестрянок безусловно определялся особенностями их морфологии. У длиннохоботковых пестрянок *Z. loti*, *Z. lonicerae*, *Z. purpuralis* и *Z. filipendulae* висцидии чаще всего прикреплялись к хоботку во второй четверти его длины. У короткохоботковых пестрянок *Z. viciae* и *A. geryon* поллинарии прикреплялись преимущественно к основанию хоботка (рис. 4), однако эти различия в характере локализации поллинариев не были обусловлены длиной хоботков пестрянок, так как все поллинарии у видов с короткими хоботками и от 60 до 80% поллинариев у видов с длинными хоботками были прикреплены не далее 8,3 мм от основания хоботка. Если учесть, что минимальный размер шпоры *A. pyramidalis* (8,3 мм), то окажется, что хоботок пестрянок при соприкосновении с висцидиями в большинстве случаев не достигал дна шпоры. Отсюда следует вывод, что более важную роль для успешного прикрепления поллинариев играла ширина хоботка. Основная масса поллинариев была прикреплена к тем участкам хоботка, где ширина колебалась от 0,15 до 0,21 мм.

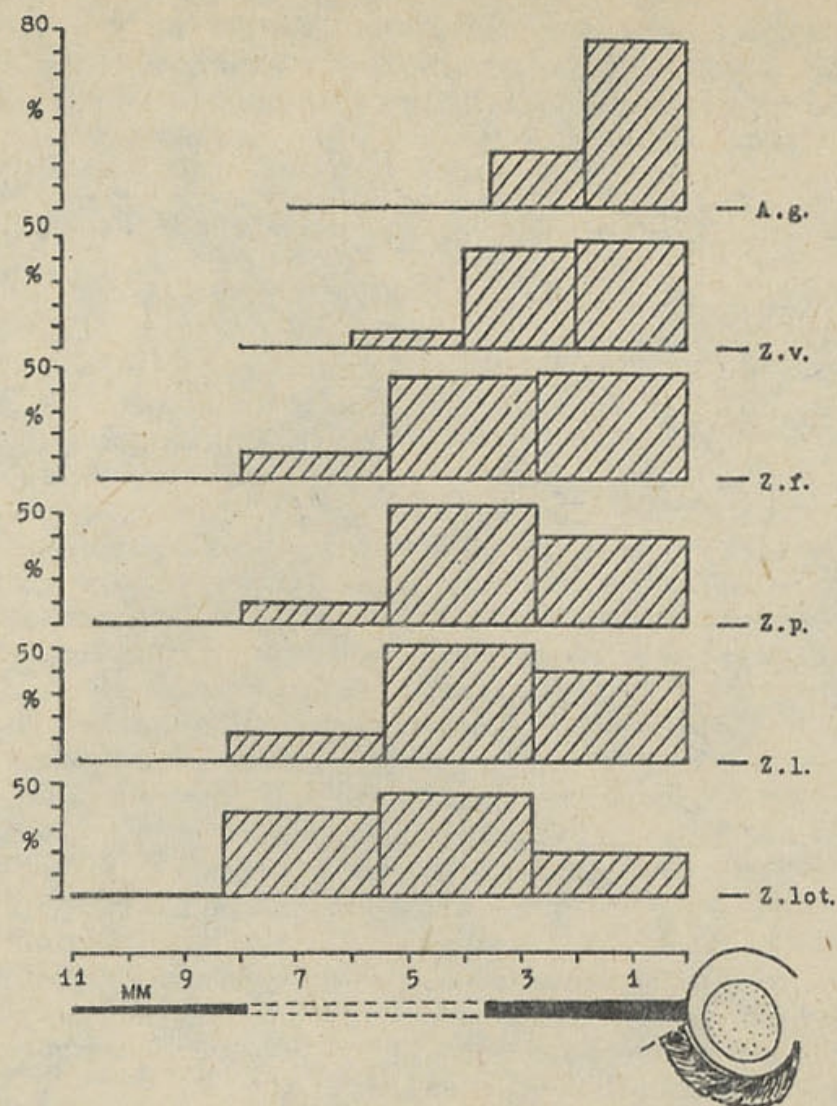


Рис. 4. Распределение поллиналиев *Anacamptis pyramidalis* по длине хоботка у пестрянок-опылителей этой орхидеи: A. g.— *Adscita geryon*, Z. v.— *Zygaena viciae*, Z. f.— *Z. filipendulae*, Z. p.— *Z. purpuralis*, Z. l.— *Z. loniceriae*, Z. lot.— *Z. loti*

Трофическая приуроченность пестрянок

Имаго пестрянок кормятся нектаром цветков. Крымские виды обычно посещают цветки из семейств Compositae, Caryophyllaceae, Brassicaceae, Boraginaceae, Lamiaceae. На изученных участках виды рода *Zygaena* посещали соцветия *Allium rotundum* L.s.l., *A. firmotunicatum* Fomin, *Dianthus capitatus* Balb. ex DC., *Knautia arvensis* (L.) Coult. *Carduus uncinatus* M. B., *C. nutans* L., *Cirsium incanum* (S. G. Gmel.) Fisch. ex M. B., *Vicia tenuifolia* Roth. Виды рода *Adscita* предпочитали посещать цветки *A. rotundum*, *C. uncinatus*, *D. capitatus*, *V. tenuifolia*.

Гусеницы пестрянок проявляют большую избирательность в отношении кормовых растений. Крымские виды являются олигофагами. В родах *Zygaena* и *Adscita* пищевая приуроченность отчетливо выражена на уровне подродов (Naumann, 1987; Ефетов, 1990; Tarmann, 1992; Efetov, 1992). В роде *Zygaena* представители подрода *Mesembrynus* Hb. питаются на различных видах зонтичных (Umbelliferae): *Z. punctum*, *Z. laeta* — на *Eryngium campestre* L.; *Z. minos* — на *Falcaria vulgaris* Bernh. Некоторые виды этого подрода как исключение питаются на представителях Lamiatae: *Z. purpuralis* — на *Thymus*, *Satureja* и представителях Compositae: *Z. brizae* — на *Carduus*, *Jurinea*. Остальные крымские виды рода *Zygaena*, относящиеся к подродам *Agrumenia* Hb. и *Zygaena* Fabr. питаются растениями семейства Fabaceae:

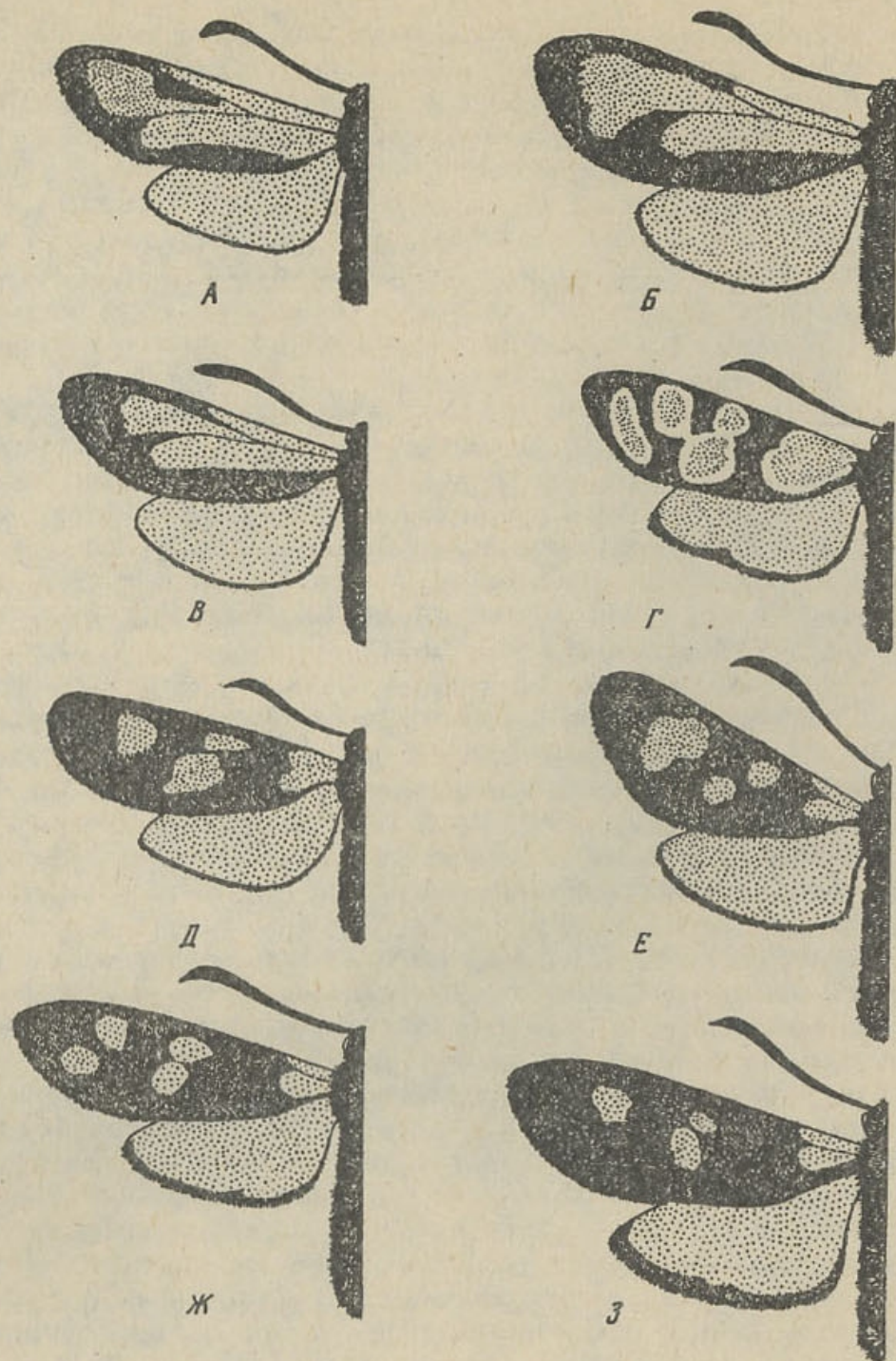


Рис. 5. Схема окраски крыльев у видов Zygaenidae: А — *Zygaena punctum*, Б — *Z. purpuralis*, В — *Z. brizae*, Г — *Z. carniolica*, Д — *Z. viciae*, Е — *Z. loti*, Ж — *Z. filipendulae*, З — *Z. lonicerae*. Участки крыльев, окрашенные в красный цвет — 1, черный цвет — 2 и белый цвет — 3

и самок этих пестрянок. Анализ строения ротового аппарата не выявил существенных различий в размерах хоботка между самцами и самками. Хотя самцы пестрянок начинали лёт на несколько дней раньше самок, к началу цветения орхидеи на участках присутствовали как самцы, так и самки. Нам не удалось обнаружить различий между самцами и самками в составе их кормовых растений. Доминирование самцов среди переносчиков можно было объяснить, только исходя из особенностей их аттракции цветками орхидеи.

Некоторые виды и даже целые роды из семейства Orchidaceae опыляются

исключительно самцами насекомых. Цветки этих орхидей безнектарны и имитируют самок соответствующих видов Hymenoptera. Степень сходства между цветками орхидей и самками Hymenoptera неодинакова. У видов *Ophrys* и *Caladenia* цветки удивительно точно имитируют самок по запаху, форме, окраске и даже текстуре эпидермиса (Kullenberg, Bergström, 1976; Stoutamire, 1983; Borg-Karlson, 1990). Другие виды имеют лишь отдаленное сходство с самками по некоторым параметрам. Например, окраска и форма цветка *Orchis papilionacea* L. мало чем напоминает самку пчелы, но сильный запах этой орхидеи привлекает исключительно самцов *Eucera tuberculata* F., возможно, вследствие некоторого сходства его компонентов с феромонами самок (Vogel, 1972).

Самки Zygaenidae обычно поджидали самцов на ярких соцветиях кормовых растений, где они периодически пополняли свои энергетические запасы. Некоторые из них находились на соцветиях достаточно долгое время — до 0,5 ч. Довольно часто отдыхающие самки пестрянок встречались и на соцветиях *Anacamptis*. В результате более или менее длительного пребывания на них самок соцветия орхидеи могли «загрязняться» феромонами. Такие соцветия безусловно обладали повышенной аттрактивностью для самцов даже после слета с них самок. Прилетая на «загрязненные» соцветия *A. pyramidalis*, самцы в первую очередь пытались отыскать самку и лишь попутно проверяли шпоры у отдельных цветков в поисках нектара. Убедившись, что самок там нет, самцы покидали орхидею и уносили с собой не более одной-двух пар поллиналиев. Именно этим можно было объяснить тот факт, что самцы, хотя и в большем количестве, посещали соцветия орхидеи, но несли на себе в среднем меньше поллиналиев, чем самки. Последние обследовали соцветия орхидеи исключительно в поисках нектара.

Самцы видов *Zygaena* во время поиска самок, наряду с химическими ориентирами, широко используют и визуальные (личное сообщение проф. С. Naumann). Самки этих пестрянок практически у всех видов имеют на передних крыльях красные пятна. Их число, конфигурация и площадь различаются у разных видов (рис. 5). Красные пятна пестрянок весьма схожи по цвету с окраской лепестков *A. pyramidalis*. У тех видов, у которых пятна занимали значительную площадь переднего крыла самок, красный цвет соцветий орхидеи мог иметь дополнительную привлекательность для самцов. Между размером красных пятен на передних крыльях самок и соотношением самцов и самок среди переносчиков поллиналиев у видов *Zygaena* обнаружена отчетливая корреляция. С увеличением площади красных пятен доля самцов среди опылителей возрастала, коэффициент корреляции рангов Спирмена $r_s = 0,85$, $p < 0,05$.

ОБСУЖДЕНИЕ

Основную роль в опылении *A. pyramidalis* в Крыму играют пестрянки. В фауне пестрянок Крыма к настоящему времени известно 25 видов. Из них 11 принадлежат к трем родам подсемейства Procridae и 14 — к одному роду подсемейства Zygaenidae (Ефетов, 1990, 1991). Из Procridae в переносе поллиналиев зарегистрирован только один вид — *A. geryon*. *Theresimima ampellophaga* и *Rhagades pruni* имеют рудиментарные хоботки и на стадии имаго не питаются. Остальные виды Procridae в Крыму принадлежат к роду *Adscita*. Слабое участие этих пестрянок в опылении орхидеи обусловлено несколькими причинами. Среди видов *Adscita* наиболее массовые в Крыму — *A. budensis* и *A. geryon*. Остальные представители этого рода встречаются в биотопах Горного Крыма реже или имеют там локальное распространение (Ефетов, 1991). Что касается *A. budensis*, то к началу цветения орхидеи лёт этого вида заканчивается. Виды *Adscita* к тому же гораздо мельче, чем

исключительно самцами насекомых. Цветки этих орхидей безнектарны и имитируют самок соответствующих видов Hymenoptera. Степень сходства между цветками орхидей и самками Hymenoptera неодинакова. У видов *Ophrys* и *Caladenia* цветки удивительно точно имитируют самок по запаху, форме, окраске и даже текстуре эпидермиса (Kullenberg, Bergström, 1976; Stoutamire, 1983; Borg-Karlson, 1990). Другие виды имеют лишь отдаленное сходство с самками по некоторым параметрам. Например, окраска и форма цветка *Orchis papilionacea* L. мало чем напоминает самку пчелы, но сильный запах этой орхидеи привлекает исключительно самцов *Eucera tuberculata* F., возможно, вследствие некоторого сходства его компонентов с феромонами самок (Vogel, 1972).

Самки Zygaenidae обычно поджидали самцов на ярких соцветиях кормовых растений, где они периодически пополняли свои энергетические запасы. Некоторые из них находились на соцветиях достаточно долгое время — до 0,5 ч. Довольно часто отдыхающие самки пестрянок встречались и на соцветиях *Anacamptis*. В результате более или менее длительного пребывания на них самок соцветия орхидеи могли «загрязняться» феромонами. Такие соцветия безусловно обладали повышенной аттрактивностью для самцов даже после слета с них самок. Прилетая на «загрязненные» соцветия *A. pyramidalis*, самцы в первую очередь пытались отыскать самку и лишь попутно проверяли шпоры у отдельных цветков в поисках нектара. Убедившись, что самок там нет, самцы покидали орхидею и уносили с собой не более одной-двух пар поллиналиев. Именно этим можно было объяснить тот факт, что самцы, хотя и в большем количестве, посещали соцветия орхидеи, но несли на себе в среднем меньше поллиналиев, чем самки. Последние обследовали соцветия орхидеи исключительно в поисках нектара.

Самцы видов *Zygaena* во время поиска самок, наряду с химическими ориентирами, широко используют и визуальные (личное сообщение проф. С. Naumann). Самки этих пестрянок практически у всех видов имеют на передних крыльях красные пятна. Их число, конфигурация и площадь различаются у разных видов (рис. 5). Красные пятна пестрянок весьма схожи по цвету с окраской лепестков *A. pyramidalis*. У тех видов, у которых пятна занимали значительную площадь переднего крыла самок, красный цвет соцветий орхидеи мог иметь дополнительную привлекательность для самцов. Между размером красных пятен на передних крыльях самок и соотношением самцов и самок среди переносчиков поллиналиев у видов *Zygaena* обнаружена отчетливая корреляция. С увеличением площади красных пятен доля самцов среди опылителей возрастала, коэффициент корреляции рангов Спирмена $r_s = 0,85$, $p < 0,05$.

ОБСУЖДЕНИЕ

Основную роль в опылении *A. pyramidalis* в Крыму играют пестрянки. В фауне пестрянок Крыма к настоящему времени известно 25 видов. Из них 11 принадлежат к трем родам подсемейства Procridinae и 14 — к одному роду подсемейства Zygaeninae (Ефетов, 1990, 1991). Из Procridinae в переносе поллиналиев зарегистрирован только один вид — *A. geryon*. *Theresimima ampellophaga* и *Rhagades pruni* имеют рудиментарные хоботки и на стадии имаго не питаются. Остальные виды Procridinae в Крыму принадлежат к роду *Adscita*. Слабое участие этих пестрянок в опылении орхидеи обусловлено несколькими причинами. Среди видов *Adscita* наиболее массовые в Крыму — *A. budensis* и *A. geryon*. Остальные представители этого рода встречаются в биотопах Горного Крыма реже или имеют там локальное распространение (Ефетов, 1991). Что касается *A. budensis*, то к началу цветения орхидеи лёт этого вида заканчивается. Виды *Adscita* к тому же гораздо мельче, чем

Доля участия самцов и самок *Zygaenidae* в опылении *Anacamptis pyramidalis*

Вид	Доля самцов среди переносчиков поллиариев, %	Общая площадь красных пятен на передних крыльях самок, %	Среднее число пар поллиариев на одном переносчике, шт
<i>Adscita geryon</i>	67	0	♂ — 1,1 ♀ — 2,0
<i>Zygaena lonicerae</i>	63	10	♂ — 1,9 ♀ — 2,7
<i>Z. filipendulae</i>	63	19	♂ — 1,4 ♀ — 3,7
<i>Z. loti</i>	78	22	♂ — 1,9 ♀ — 2,5
<i>Z. viciae</i>	74	28	♂ — 1,7 ♀ — 2,6
<i>Z. purpuralis</i>	84	56	♂ — 2,4 ♀ — 2,6
<i>Z. punctum</i>	100	65	♂ — 2,0

представители *Zygaena*, и в большинстве случаев имеют слишком тонкие и короткие хоботки, чтобы успешно извлекать поллиарии из цветков орхидеи. Самцы *Adscita* при поиске самок ориентируются главным образом по запаху. Окраска этих пестрянок достаточно однородна и не содержит красных тонов. Поэтому виды *Adscita* могли привлекаться только одним способом — за счет миметического сходства соцветий орхидеи с соцветиями кормовых растений, что также ограничивало возможности этих пестрянок в переносе поллиариев.

Из 14 представителей рода *Zygaena* в переносе поллиариев *A. pyramidalis* не принимали участия только пять видов: *Z. sedi*, *Z. dorycnii*, *Z. ephialtes*, *Z. cynarae*, *Z. laeta* и *Z. minos*. Из них *Z. dorycnii*, *Z. minos*, *Z. laeta* и *Z. cynarae* вообще не имеют возможности принимать участие в опылении орхидеи. Первые две пестрянки встречаются исключительно в степной части Крыма, где орхидея не произрастает (Ефетов, 1990а, 1990б, 1991). Период лёта *Z. laeta* в Крыму полностью не совпадает с ритмом цветения орхидеи. Эта пестрянка появляется на участках уже после отцветания *A. pyramidalis*. В литературе имеется упоминание о поимке 1 экз. *Z. cynarae* в Крыму (Dabrowski, 1989). Лёт этого вида также начинается уже после отцветания орхидеи — в июле.

Z. sedi в Крыму очень редка и имеет узколокальное распространение. Она известна только из восточной части Южного берега Крыма — от г. Алушта до Карадага (Ефетов, 1991). Эта пестрянка вполне могла оказаться среди опылителей орхидеи на участках Г и Д, но не была выявлена из-за редкой встречаемости. Труднее всего объяснить отсутствие *Z. ephialtes* среди опылителей *A. pyramidalis*. *Z. ephialtes* часто встречается в разнообразных биотопах и широко распространена по всему Горному Крыму. Она активно летает в период цветения орхидеи (Ефетов, 1990а, 1991). Размеры хоботка этой пестрянки и кормовые растения имаго практически совпадают с таковыми у наиболее активных переносчиков поллиариев. *Z. ephialtes* резко отличается от остальных *Zygaena* только по окраске. Формы *Z. ephialtes*, распространенные в Горном Крыму — *f. coronillae* Esp. и *f. trigonellae* Esp.,

- Naumann C. M., 1987. Distribution patterns of *Zygaena* moths in the Near and Middle East (Insecta, Lepidoptera, Zygaenidae)//Proc. Sympos. Fauna and Zoogeogr. Middle East. Mainz. 1985. F. Krupp, W. Schneider and R. Kinzelbach eds., P. 200—212.
- Nilsson L. A., 1978. Pollination ecology and adaptation in *Platanthera chlorantha* (Orchidaceae)//Bot. Notiser. V. 131. P. 35—51.
- Nilsson L. A., 1981. Pollination ecology and evolutionary processes in six species of orchids. Abstracts of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science. V. 593. P. 1—40. 1983. Processes of isolation and introgressive interplay between *Platanthera bifolia* (L.) Rich. and *P. chlorantha* (Custer) Reichb. (Orchidaceae)//Bot. J. Linn. Society. V. 87. P. 325—350.
- Pijl L. van der, Dodson C., 1966//Orchid flowers. Their pollination and evolution/Coral Gables. Florida: Univ. Miami Press. P. 1—214.
- Stoutamire W. P., 1983. Wasp-pollinated species of *Caladenia* (Orchidaceae) in South-western Australia//Aust. J. Bot. V. 31. P. 383—394.
- Tarmann G., 1992. Foodplants of the Zygaenidae subfamilies Procridinae and Chalcosiinae, with notes on the biology and ecology of these two groups//Proc. 4th Sympos. Zygaenidae, Nantes, September 1987: Koenigstein Koeltz Scientific Books. P. 144—161.
- Vermeulen P., 1959. The different structure of the rostellum in Ophrydeae and Neottieae//Acta Bot. Neerlandica. V. 8. P. 338—355.
- Vogel S., 1972. Pollination von *Orchis papilionacea* L. in den Schwarmbahnen von *Eucera tuberculata* F.//Probleme de Orchideengattung *Orchis*//Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal (Suppl.). Senghas K., Sundermann H. eds., V. 25. S. 67—74.

Симферопольский государственный
университет, Крымский медицинский
институт, Симферополь

Поступила в редакцию
15 апреля 1993 г.

V. V. NAZAROV, K. A. EFETOV

ON THE ROLE OF ^{the} ZYGAENIDAE (LEPIDOPTERA) IN POLLINATION
OF ANACAMPTIS PYRAMIDALIS (ORCHIDACEAE)

State University of Simferopol and Crimean Medical Institute,
Simferopol, Ukraine

Summary

The specific composition of the pollinators of *Anacamptis pyramidalis* in the Crimea was determined. The Zygaenidae are playing the main part in transportation of the pollinaria of this orchid. The Zygaenidae are attracted to nectarless flowers of *A. pyramidalis* as a result of mimetic likeness of orchid inflorescences with red inflorescences of food plants of the moths (i. e. *Allium rotundum*, *A. firmotunicatum*, *Dianthus capitatus*, *Knautia arvensis*, *Carduus uncinatus*, *C. nutans*, *Cirsium incanum*). The fruitage of the orchid increases in the case of joint growth of *A. pyramidalis* with these plants. *Zygaena* spp. make considerably greater contribution to pollination than *Adscita* spp. At the same time males prevail over females as pollinators. The red colour of spots on the females' wings resembles the colour of red flowers of *A. pyramidalis*. Maybe *Zygaena* males are additionally attracted to orchid inflorescences due to the mimicry of flowers. We have found a correlation between the square of red spots on the upper wings of females and the ratio of males and females among pollinators.