

УДК 581.162.3:582.951.6+595.798 (477.75)

**СОСТАВ ОПЫЛИТЕЛЕЙ ВИДОВ РОДА *SCROPHULARIA*  
(SCROPHULARIACEAE) ФЛОРЫ КРЫМА СО СПЕЦИАЛЬНЫМ  
РАССМОТРЕНИЕМ СКЛАДЧАТОКРЫЛЫХ ОС  
(HYMENOPTERA, VESPIDAE)**

**Фатерыга А. В.**

*Никитский ботанический сад – Национальный научный центр НААНУ, Ялта, fater\_84@list.ru  
Таврический национальный университет им. В. И. Вернадского, Симферополь*

Изучен состав опылителей пяти видов норичников из семи, произрастающих в Крыму: *Scrophularia umbrosa*, *S. nodosa*, *S. scopolii*, *S. variegata* subsp. *rupestris* и *S. canina* subsp. *bicolor*. Складчатокрылые осы являются наиболее эффективными и специализированными опылителями большинства изученных видов. Для видов секции *Scrophularia* (*S. umbrosa*, *S. nodosa* и *S. scopolii*), характерен веспидофильный опылительный синдром, для *S. canina* subsp. *bicolor* (секция *Canina*) – сирфидофильный. Состав опылителей *S. variegata* subsp. *rupestris* изучен недостаточно. Приводятся морфометрические параметры цветков изученных видов и анализируется их связь с составом опылителей. Дается список видов ос семейства Vespidae, посещающих цветки норичников с перечислением всех зарегистрированных экземпляров. Предполагается, что опыление осами является первичным для рода *Scrophularia*, а переходу видов секции *Canina* к опылению мухами-журчалками способствовал дефицит складчатокрылых ос как эффективных опылителей в открытых ландшафтах. Предложен новый ключ для определения видов рода *Scrophularia* флоры Крыма.

*Ключевые слова:* *Scrophularia*, экология опыления, складчатокрылые осы, Vespidae, Крым.

**ВВЕДЕНИЕ**

Семейство Scrophulariaceae, относящееся по современным представлениям [1–3] к порядку Lamiales, представлено во флоре Крыма тремя родами: *Scrophularia* L., *Verbascum* L. (включая *Celsia* L.) и адвентивным родом *Buddleja* L. Род *Scrophularia* (норичник) относится к довольно крупным родам цветковых растений и насчитывает 200–300 видов, представленных многолетними и однолетними травами и полукустарниками и распространенных в умеренных широтах северного полушария (главным образом, в Европе и Азии, в Америке – 19 видов) [4; 5]. Для флоры Крыма в литературе приводится 8 видов норичников [6–9]. В соответствии с современной систематикой рода [5; 10] число видов во флоре полуострова должно быть снижено до 7: *Scrophularia umbrosa* Dumort., *Scrophularia nodosa* L., *Scrophularia scopolii* Hoppe, *Scrophularia variegata* M. Bieb. subsp. *rupestris* (Willd.) Grau, *Scrophularia canina* L. subsp. *bicolor* (Sibth. et Sm.) Greuter, *Scrophularia olympica* Boiss. и *Scrophularia heterophylla* Willd. subsp. *laciniata* (Waldst. et Kit.) Maire et Petitm. Виды *Scrophularia goldeana* Juz. и *Scrophularia exilis* Popl., описанные из Крыма и считавшиеся до недавнего времени эндемиками [11], в настоящий момент признаются синонимами, соответственно, *S. variegata* subsp. *rupestris* и *S. heterophylla* subsp. *laciniata* [10].

Исследования экологии опыления норичников представляют интерес, прежде всего, в связи с необычным составом посетителей их цветков, в котором, в отличие от других энтомофильных растений, очень высока доля представителей семейства складчатокрылых ос (Hymenoptera, Vespidae) [12–16]. Эти осы (главным образом, общественные виды) являются наиболее эффективными опылителями большинства видов норичников, что определяется не только их численным доминированием, но и тем, что они собирают на себя и переносят с цветка на цветок наибольшее, по сравнению с другими насекомыми, количество пыльцы [16; 17]. Эта особенность складчатокрылых ос, очевидно, способствовала развитию у норичников целого комплекса адаптаций, предназначенных для привлечения именно складчатокрылых ос. Прежде всего, к ним относится специфическая коричневая окраска цветков, наиболее аттрактивная для представителей этого семейства [13], а также, возможно, специфические химические аттрактанты [16].

Одиночные виды складчатокрылых ос (представители подсемейства Eumeninae) играют несколько меньшую роль в опылении норичников, прежде всего, в связи с их меньшей численностью в природе. Однако среди них имеется один вид, *Symmorphus gracilis* (Brullé, 1832), демонстрирующий еще более тесную связь с норичниками, чем представители общественных ос. Помимо того, что взрослые особи этого вида питаются нектаром практически исключительно на цветках норичников [18–21], самки *S. gracilis* здесь же охотятся на личинок жуков-долгоносиков рода *Cionus* Clairville, 1798 (Coleoptera, Curculionidae) [22], которые трофически связаны исключительно с растениями семейства Scrophulariaceae: *Scrophularia* и *Verbascum* [23]. Таким образом, самки *S. gracilis* проводят большую часть своего времени на соцветиях норичников, питаются нектаром и разыскивая добычу для питания своих личинок. Кроме того, и самцы *S. gracilis* также используют соцветия норичников не только для питания, но и как маркеры маршрутов патрулирования территории с целью обнаружения самок.

Однако, несмотря на столь тесную экологическую связь норичников и складчатокрылых ос, сформировавшуюся в ходе коэволюции этих двух таксонов, цветки видов рода *Scrophularia* посещаются и другими насекомыми – пчелами, мухами и другими осами. В этой связи представляет интерес исследования участия каждой из этих групп насекомых в составе опылителей различных видов рода.

Цель данной работы – изучить состав опылителей видов норичников, произрастающих в Крыму и проанализировать полученные данные в сравнительном аспекте.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в 2006–2011 годах в различных пунктах горного Крыма. Исследование состава опылителей *S. umbrosa* проводилось в окрестностях села Краснолесье Симферопольского района. Этот вид произрастал здесь на сильно увлажненном участке с луговой растительностью в окружении дубово-грабового леса. Данные по составу опылителей *S. umbrosa* частично были опубликованы в

предыдущей работе [16]<sup>1</sup>. Исследование состава опылителей *S. nodosa* проводилось на южном склоне верхнего плато горы Чатырдаг, под пологом букового леса. Исследование состава опылителей *S. scopolii* проводилось на лесных полянах южного склона верхнего плато горы Чатырдаг и южного склона горы Лопата, на Ялтинской яйле и верхнем парке арборетума Никитского ботанического сада. Состав опылителей *S. canina* subsp. *bicolor* изучали в окрестностях Ялты (грузовой порт и заброшенные поля в окрестностях троллейбусного парка) и на склонах куэсты внутренней гряды Крымских гор в окрестностях Симферополя (Марьино). Сборы опылителей *S. variegata* subsp. *rupestris* проводились на каменистых склонах яйлы на верхнем плато Чатырдага и на Северной Демерджи.

Для определения морфометрических показателей цветков норичников проводились измерения ширины зева трубки венчика цветка (на уровне центра боковых лопастей), глубины трубки венчика цветка (от отгиба нижней лопасти до нектарника), длины тычинок в развернутом состоянии (от нектарника до пыльника), длины пестика в развернутом состоянии (от нектарника до рыльца). Все измерения проводили с помощью окуляр-микрометра (мерной линейки) бинокля МБС-9 при 16-кратном увеличении. Для подсчета количества пыльцы, выделяемой цветками норичников, был использован модифицированный метод А. Н. Киселева [24]. Пыльники из нескольких цветков, распустившихся в изоляторе, помещали в пробирку с 1 см<sup>3</sup> дистиллированной воды, пробирку встряхивали, после чего каплю взвеси пыльцевых зерен помещали в камеру Горяева (обычно используемую для подсчета количества форменных элементов крови) и накрывали покровным стеклом. Затем, под микроскопом при 120-кратном увеличении проводился подсчет количества пыльцевых зерен. Подсчитывалось количество пыльцы, находящееся в 100 больших квадратах камеры (в 0,4 мм<sup>3</sup> раствора). Количество пыльцы в цветке вычислялось по следующей формуле:

$$n = \frac{1\,000m}{0,4N},$$

где  $n$  – количество пыльцевых зерен в цветке;  $m$  – количество пыльцевых зерен в пробе;  $N$  – количество взятых для пробы цветков.

Насекомых, замеченных на цветках норичников, отлавливали с помощью энтомологического сачка и определяли в лаборатории. Всего было собрано и идентифицировано 1 217 экземпляров насекомых, из них на цветках *S. umbrosa* – 787, *S. nodosa* – 14, *S. scopolii* – 185, *S. canina* subsp. *bicolor* – 223 и *S. variegata* subsp. *rupestris* – 8. Все сборы насекомых проводились при солнечной погоде в первой половине дня (между 9 и 11 часами). Состав опылителей различных видов норичников анализировали на основе долевого участия среди посетителей их цветков насекомых шести экологических групп [16; 25]. Первая группа –

<sup>1</sup> В цитированной статье во время ее редакторской правки, к сожалению, была допущена досадная техническая ошибка. В таблице 2 на странице 149 при перечислении количества экземпляров насекомых, отловленных на цветках *S. umbrosa*, при указании количества экземпляров самцов во всех случаях к числам была добавлена цифра 1. Таким образом, вместо «1» было напечатано «11», вместо «2» – «21», вместо «69» – «691» и так далее.

складчатокрылые осы. Группа представлена одним таксоном – семейством Vespidae. Эти осы потребляют на цветках, главным образом, нектар, который они используют для собственного питания, реже для питания личинок [26]. Пыльца потребляется складчатокрылыми осаами спорадически и в минимальном количестве [27], за исключением видов подсемейства Masarinae, не замеченных пока на цветках норичников. Вторая группа – короткохоботные пчелы, включает, главным образом, мелких одиночных пчел из родов *Hylaeus* Fabricius, 1793 (Hymenoptera, Colletidae), *Evylaeus* Robertson, 1902 и *Seladonia* Robertson, 1918 (Hymenoptera, Halictidae). Третья группа включает длиннохоботных пчел, которые, в отличие от короткохоботных, имеют более вытянутый лабио-максиллярный комплекс, адаптированный к добыче нектара из цветков с более длинной трубкой венчика. Эта группа была представлена, главным образом, шмелями (род *Bombus* Latreille, 1802: Hymenoptera, Apidae). Вторая и третья группы включают виды разных трофических предпочтений: преимущественно нектар потребляют виды рода *Hylaeus*, пыльцу – *Evylaeus* и *Seladonia*, и нектар, и пыльцу в равной степени – *Bombus*. Группа прочих перепончатокрылых была представлена особыми (семейства Sphecidae и Stabronidae) и наездниками (семейства Braconidae и Gasteruptiidae). Эти насекомые потребляют только нектар и встречаются на цветках норичников очень редко. Насекомые группы мух-журчалок (Diptera, Syrphidae) являются облигатными потребителями пыльцы, а также нектара. Прочие двукрылые, в основном, потребляют нектар. Последняя группа, наименьшая по численности, – бабочки (Lepidoptera). Они посещают цветки исключительно ради нектара.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

**Род *Scrophularia* во флоре Крыма.** Из семи видов норичников, отмеченных для флоры Крыма, нами найдено 5 видов: *S. umbrosa*, *S. nodosa*, *S. scopolii*, *S. canina* subsp. *bicolor* и *S. variegata* subsp. *rupestris*. Еще один вид – *S. olympica* приводится для Крыма во флоре СССР [6] и с тех пор ни разу не был отмечен на полуострове. Наличие этого вида во флоре Крыма, на наш взгляд, требует подтверждений. Произрастание в Крыму другого вида – *S. heterophylla* subsp. *laciniata* не вызывает сомнений, однако со времен его первой находки (по которой сделано описание *S. exilis*) он также не был обнаружен. По-видимому, *S. heterophylla* subsp. *laciniata* является в Крыму очень редким видом, приуроченным к специфическим местообитаниям – каменистым осыпям на склонах яйлы [28].

*S. umbrosa* распространен в горном Крыму довольно широко, но приурочен, главным образом, к предгорьям и лесам северного макросклона. Здесь этот вид произрастает на сильно увлажненных лугах и по заболоченным берегам ручьев. В связи с замедленным сезонным развитием таких гигрофильных сообществ, цветение *S. umbrosa* происходит довольно поздно и приходится, главным образом, на конец июля и август.

*S. nodosa* встречается в Крыму значительно реже. Следует отметить, что, на наш взгляд, большинство указаний этого вида для Крыма, в том числе как диагностического для некоторых синтаксонов [29], являются ошибочными. В проанализированных гербариях Никитского ботанического сада – Национального

научного центра (YALT) и Таврического национального университета им. В. И. Вернадского (SIMF) отсутствуют сборы *S. nodosa* из Крыма. Весь материал, обозначенный как этот вид, относится к *S. scopolii*. Тем не менее, *S. nodosa* был обнаружен нами в одном местообитании в буковом лесу на южном склоне верхнего плато горы Чатырдаг. Здесь он произрастал по берегам непересыхающей дождевой лужи посреди грунтовой дороги в сообществе с *Lysimachia verticillaris* Spreng. и *Stachys sylvatica* L. Цветение этого вида происходит в июле.

*S. scopolii* встречается в горном Крыму значительно чаще, чем оба предыдущих вида, и произрастает в буковых и сосновых лесах, на лугах, в парках и различных нарушенных местообитаниях. Данному виду свойственна изменчивость формы листьев, которые могут быть в очертании от яйцевидных до яйцевидно-ланцетных (рис. 1–2). Цветение *S. scopolii* протекает в Крыму в разные периоды в зависимости от мест произрастания вида. На южном берегу оно приходится на май – июнь, на яйле – на июнь – июль.

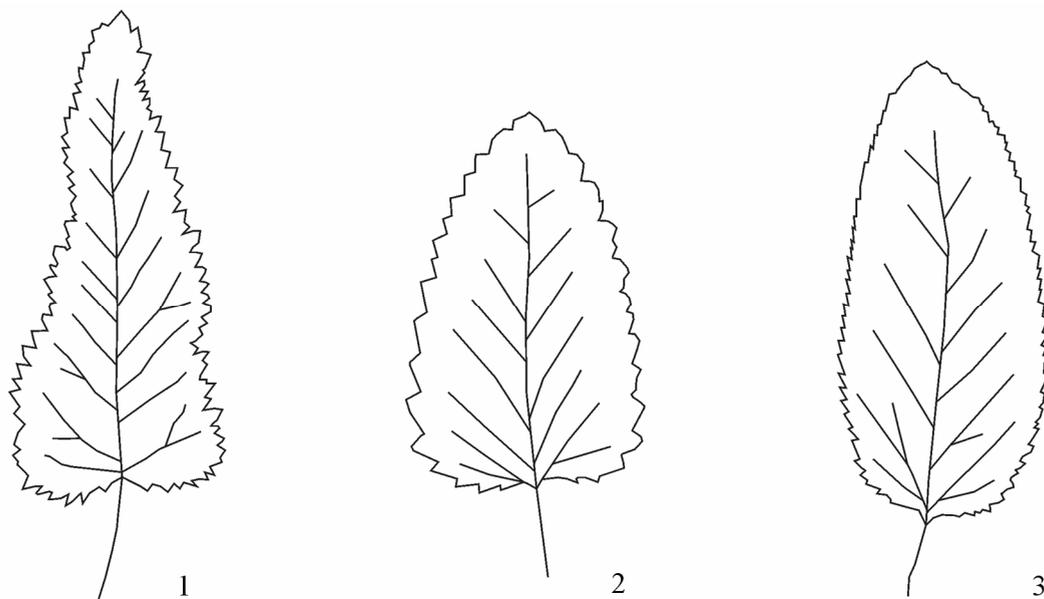


Рис. 1–3. Листья *Scrophularia scopolii* (1–2) и *Scrophularia nodosa* (3)

*S. canina* subsp. *bicolor* и *S. variegata* subsp. *rupestris*, в отличие от предыдущих видов, произрастают не только в горной, но и в равнинной части полуострова. Однако нами были исследованы только популяции, произрастающие в горном Крыму. *S. canina* subsp. *bicolor* является самым обычным для Крыма видом норичников, произрастающим в степях, на каменистых склонах и в различных нарушенных местообитаниях. Цветение вида протекает в мае – июне. *S. variegata* subsp. *rupestris* является литофильным видом, приуроченным в горном Крыму,

главным образом, к яйлам. В связи с высокогорным произрастанием этот вид цветет несколько позже – в июне – начале июля.

В процессе работы нами также был составлен ключ к определению видов рода *Scrophularia*, произрастающих в Крыму. Данный ключ основан на определителе растений Крыма [7], но содержит дополнительные признаки, позволяющие легче разграничивать виды *S. nodosa* и *S. scopolii*, а также учитывает современную таксономию рода [5; 10].

### Ключ к определению видов рода *Scrophularia* флоры Крыма

1. Стебель ясно четырехгранный, грани прямоугольные либо крылатые. Листья цельные, крупные (4–17 см длины и 2–8 см ширины). Тычинки не выдаются или слабо выдаются из трубки венчика (рис. 4–6). Гигрофильные или мезофильные растения (секция *Scrophularia*)..... 2
  - Стебель неясно четырехгранный, грани частично сглаженные. Листья рассеченные или зубчато-лопастные, если цельные, то мельче (1–3,5 см длиной и 0,5–1,5 см шириной). Тычинки выдаются (рис. 7–8), реже – не выдаются из трубки венчика. Растения сухих, часто каменистых местообитаний (секция *Canina*)..... 4
2. Грани стебля и черешки листьев крылатые. Растение голое или железисто опушенное. Доли чашечки с пленчатой каймой (рис. 4)..... *S. umbrosa*
  - Грани стебля и черешки не крылатые. Растение опушенное простыми и железистыми волосками, если голое, то доли чашечки без пленчатой каймы или она очень узкая (рис. 5)..... 3
3. Растение голое или опушено железистыми волосками. Верхняя сторона трубки венчика почти прямая, с прямыми или слегка приподнятыми или опущенными долями (рис. 5). Доли чашечки без пленчатой каймы или она очень узкая. Листья мелкозубчатые (рис. 3)..... *S. nodosa*
  - Растение опушено простыми и железистыми волосками. Верхняя сторона трубки венчика вздутая в основании, затем вогнутая, с вверх направленными долями (рис. 6). Доли чашечки с пленчатой каймой. Листья с более крупными зубцами (рис. 1–2)..... *S. scopolii*
4. Листья зубчато-лопастные или цельные. Стебли опушены железистыми волосками..... *S. variegata* subsp. *rupestris*
  - Листья перистораздельные, перисторассеченные или лировидно рассеченные. Стебли голые..... 5
5. Тычинки не выдаются или незначительно выдаются из трубки венчика. Венчик желтоватый, с пурпурной верхней губой..... *S. olympica*
  - Тычинки отчетливо выдаются из трубки венчика (рис. 7). Венчик алый, пурпурный или темно-красный..... 6
6. Стаминодий ланцетный, его длина в 2,5 раза превышает ширину. Венчик длиной до 3,5 мм..... *S. canina* subsp. *bicolor*
  - Стаминодий округлый, с приблизительно равной длиной и шириной. Венчик длиной до 6 мм..... *S. heterophylla* subsp. *laciniata*

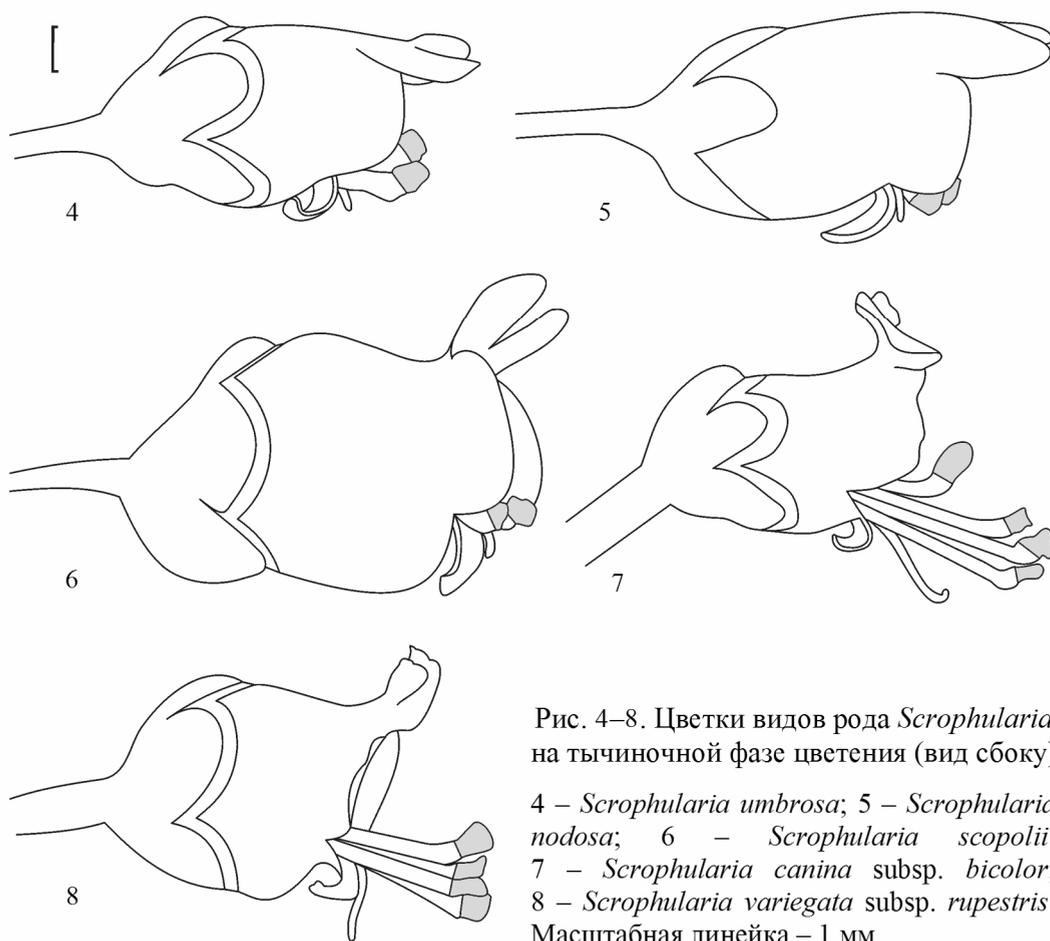


Рис. 4–8. Цветки видов рода *Scrophularia* на тычиночной фазе цветения (вид сбоку)

4 – *Scrophularia umbrosa*; 5 – *Scrophularia nodosa*; 6 – *Scrophularia scopoli*; 7 – *Scrophularia canina* subsp. *bicolor*; 8 – *Scrophularia variegata* subsp. *rupestris*. Масштабная линейка – 1 мм.

**Строение цветков видов рода *Scrophularia*.** Цветки всех видов норичников обоеполые и окружены двойным околоцветником (рис. 4–8). Чашечка зеленая, актиноморфная, пятираздельная, сростнолистная, по краю часто с пленчатой каймой. Венчик у разных видов имеет окраску от кирпично-зеленоватой до алой и пурпурной, зигоморфный, спайнолепестный, пятилопастной. Андроцей состоит из четырех тычинок. Пятая, верхняя тычинка превращена в стаминодий, который иногда может отсутствовать. Тычинки и стаминодий сращены с трубкой венчика, в основании которой размещается нектарник. Тычиночные нити, стаминодий и, часто, цветоножка усажены железистыми трихомами. Пестик один, с небольшим нитевидным рыльцем. Цветок протерогиничен. В начале пестик торчит из трубки, а тычиночные нити, закрученные кверху, располагаются внутри трубки. Затем тычинки, вначале нижние, начинают по одной выпрямляться. Пыльники после выхода наружу лопаются поперечной щелью. Пыльца распространяется стернотрибически, то есть локализуется на нижней стороне тела насекомых-опылителей. Рыльце в тычиночной фазе высыхает, и столбик загибается к отгибу

нижней лопасти венчика. Завязь верхняя, двухгнездная. Плод – синкарпная коробочка с большим количеством мелких семян, вскрывающаяся двумя продольными щелями. Чашечка после цветения не опадает, а остается, окружая коробочку. Венчик опадает вместе с андроцеом. Цветки собраны в дихазии, размещенные на общем сложном кистевидном соцветии, расположенном на вершине побегов. Дихазии в соцветии развиваются снизу вверх.

Морфометрические параметры цветков пяти видов норичников представлены в таблице 1. Наиболее крупные цветки свойственны *S. nodosa*, *S. scopolii* и *S. variegata* subsp. *rupestris*, мелкие – *S. umbrosa* и *S. canina* subsp. *bicolor*. При этом, среди видов, имеющих как крупные, так и мелкие цветки, есть виды, у которых длина тычинок и пестика не намного превышает длину трубки венчика (*S. umbrosa*, *S. nodosa*, *S. scopolii*), а также виды, у которых тычинки и пестик значительно длиннее трубки венчика (*S. canina* subsp. *bicolor*, *S. variegata* subsp. *rupestris*). Количество пыльцы, выделяемой одним цветком, максимально у видов с крупными цветками и минимально у видов с мелкими цветками. Поскольку пыльцевые зерна у всех видов норичников имеют приблизительно одинаковые размеры [30], можно заключить, что и масса пыльцы (являющаяся более значимым для насекомых показателем, чем количество пыльцевых зерен), также коррелирует с размерами цветков.

Таблица 1

Параметры строения цветков видов рода *Scrophularia*

Параметр	Вид				
	<i>S. umbrosa</i>	<i>S. nodosa</i>	<i>S. scopolii</i>	<i>S. canina</i> subsp. <i>bicolor</i>	<i>S. variegata</i> subsp. <i>rupestris</i>
Ширина зева венчика, мм	2,44±0,08	4,00±0,20	3,07±0,34	1,33±0,06	3,22±0,87
Глубина трубки венчика, мм	3,82±0,11	4,79±0,23	4,86±0,25	2,60±0,13	4,63±0,36
Длина тычинок, мм	5,16±0,38	4,88±0,14	6,62±0,30	5,38±0,16	7,59±0,26
Длина пестика, мм	5,46±0,16	5,55±0,22	6,53±0,28	4,80±0,16	6,89±0,44
Количество пыльцевых зерен в цветке, тысяч штук	406,8±75,2	765,6±134,8	712,4±189,2	506,4±194,4	782,0±153,2

**Состав опылителей видов рода *Scrophularia*.** Цветки изученных видов норичников посещались насекомыми трех отрядов – перепончатокрылыми, двукрылыми и чешуекрылыми (рис. 9–20). На цветках *S. umbrosa* чуть менее половины всех посетителей составляли складчатокрылые осы (табл. 2). Второе место по количеству зарегистрированных на цветках особей насекомых составили короткохоботные пчелы (36,0%). Длиннохоботные пчелы (7,8%), представленные шмелями и медоносной пчелой (*Apis mellifera* Linnaeus, 1758) вместе двукрылыми (6,5%) составили две наименьшие группы посетителей цветков видов рода *Scrophularia*.

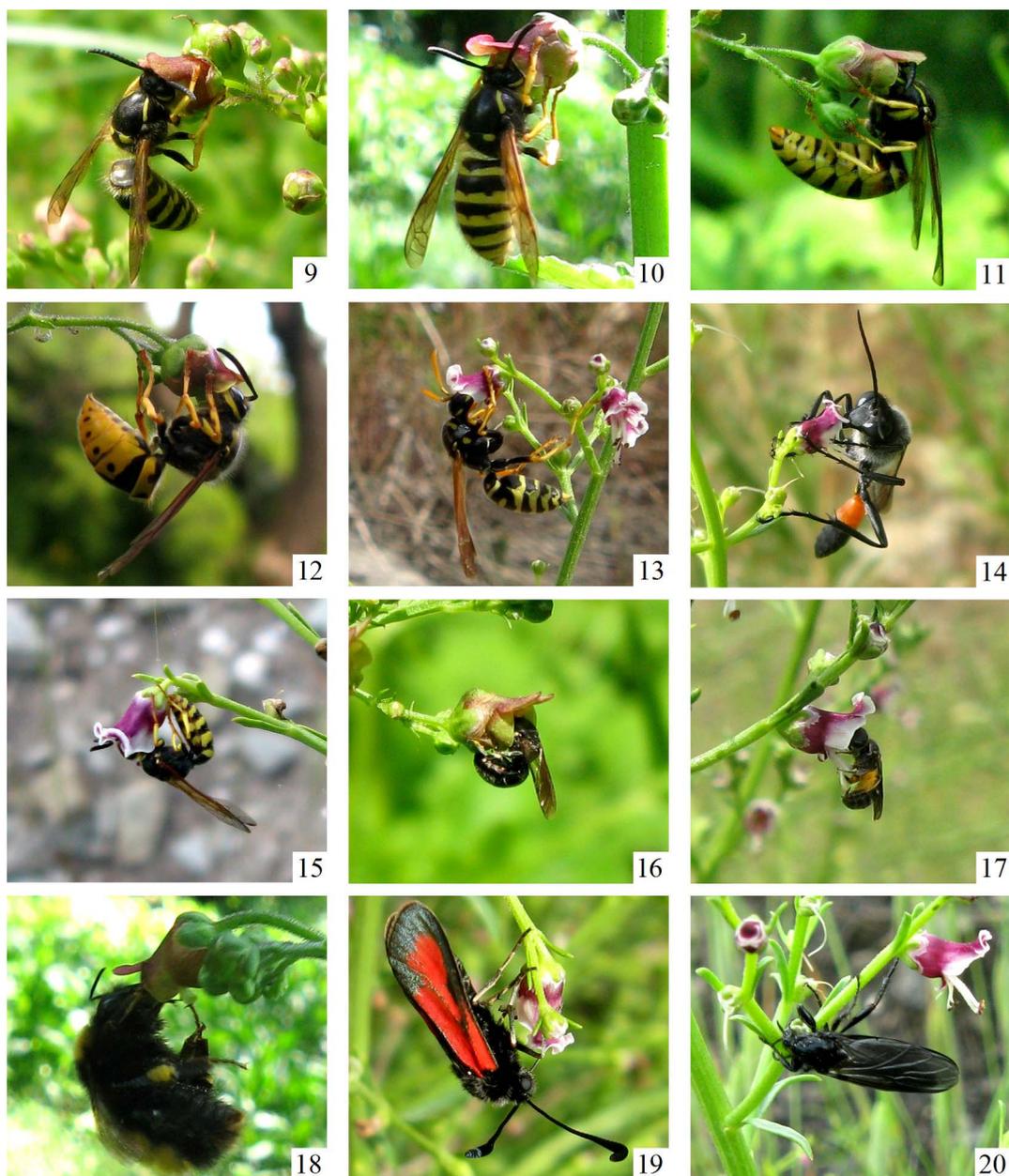


Рис. 9–20. Насекомые-опылители и посетители цветков на цветках видов рода *Scrophularia*

9 – *Dolichovespula sylvestris*, рабочая; 10 – *Dolichovespula sylvestris*, самка; 11 – *Vespula rufa*, рабочая; 12 – *Vespula germanica*, самка; 13 – *Polistes dominula*, самка; 14 – *Podalonia* sp., самец; 15 – *Philanthus triangulum*, самец; 16 – *Hylaeus difformis*, самка; 17 – *Evylaeus* sp., самка; 18 – *Bombus haematurus*; 19 – *Zygaena* sp.; 20 – *Bibio* sp. 9; 11; 16 – *Scrophularia umbrosa*; 10; 12; 18 – *Scrophularia scopolii*; 13–15; 17; 19–20 – *Scrophularia canina* subsp. *bicolor*.

Интересно, что среди двукрылых оказалась довольно низкой доля мух-журчалок. Прочие перепончатокрылые и чешуекрылые отмечены в качестве единичных посетителей цветков. Как показали предыдущие исследования [16], шмели и двукрылые практически не принимают участия в опылении *S. umbrosa*, так как переносят с цветка на цветок очень мало пыльцы. Первое место по количеству переносимой пыльцы занимают складчатокрылые осы, являющиеся наиболее частыми посетителями цветков, второе – короткохоботные пчелы, занимающие второе место и по частоте посещений.

Таблица 2

Участие различных групп насекомых в посещении цветков видов рода *Scrophularia*

Группа	Количество зарегистрированных особей / Доля особей, %				
	<i>S. umbrosa</i>	<i>S. nodosa</i>	<i>S. scopolii</i>	<i>S. canina</i> subsp. <i>bicolor</i>	<i>S. variegata</i> subsp. <i>rupestris</i>
Складчатокрылые осы	382 / 48,5	4 / 28,6	104 / 56,2	46 / 20,6	8 / 100,0
Короткохоботные пчелы	283 / 36,0	8 / 57,1	62 / 33,5	57 / 25,6	–
Длиннохоботные пчелы	61 / 7,8	2 / 14,3	14 / 7,6	14 / 6,3	–
Прочие перепончатокрылые	9 / 1,1	–	2 / 1,1	5 / 2,2	–
Мухи-журчалки	19 / 2,4	–	2 / 1,1	89 / 39,9	–
Прочие двукрылые	32 / 4,1	–	1 / 0,5	11 / 4,9	–
Чешуекрылые	1 / 0,1	–	–	1 / 0,4	–

На цветках *S. nodosa* зарегистрировано небольшое количество насекомых. Среди них были обнаружены: складчатокрылые осы, короткохоботные пчелы и длиннохоботные пчелы, представленные шмелями (табл. 2). В связи с небольшим объемом материала затруднительно говорить о реальной доли каждой из этих групп насекомых в составе посетителей цветков *S. nodosa*. На цветках другого вида – *S. scopolii* складчатокрылые осы составляют более половины всех посетителей. Доля короткохоботных и длиннохоботных пчел здесь также достаточно высока и сравнима со *S. umbrosa*. Однако бросается в глаза очень низкое участие в составе посетителей цветков этого вида двукрылых насекомых, обнаруженных в единичном количестве.

Два оставшихся вида, относящихся к секции *Canina* G. Don., резко отличаются по составу опылителей от предыдущих видов. На цветках *S. canina* subsp. *bicolor* в составе посетителей обнаружена очень низкая, по сравнению с другими видами, доля складчатокрылых ос и очень высокая доля мух, особенно журчалок (табл. 2). Однако, из 89 экземпляров мух этого семейства, отловленных на цветках *S. canina* subsp. *bicolor*, 77 экземпляров принадлежали к одному виду – *Syrirta pipiens* (Linnaeus, 1758). Так же, как и у предыдущих видов, в составе посетителей цветков обнаружено значительное участие короткохоботных пчел. Длиннохоботные пчелы

посещают цветки реже, и представлены не шмелями, а одиночными видами семейств Megachilidae и Apidae. Прочие перепончатокрылые и чешуекрылые отмечены в качестве единичных посетителей цветков. В составе посетителей последнего вида – *S. variegata* subsp. *rupestris* обнаружены только складчатокрылые осы, что, несомненно, связано с недостатком объема изученного материала.

Таким образом, складчатокрылые осы представлены в составе посетителей цветков всех пяти изученных видов. При этом в составе посетителей двух из трех наиболее изученных видов (*S. umbrosa* и *S. scopolii*) преобладают складчатокрылые осы и короткохоботные пчелы, а одного (*S. canina* subsp. *bicolor*) – мухи журчалки, короткохоботные пчелы и складчатокрылые осы.

Наблюдение за поведением представителей трех основных групп насекомых-опылителей показали, что характер посещения ими цветков норичников несколько различается. Осы и пчелы посещают несколько цветков на соцветии, после чего перелетают на следующее. Перемещение насекомого в пределах соцветия в обоих случаях происходит снизу вверх, с той разницей, что пчелы обычно посещают 10–15 цветков на каждом соцветии, а осы – всего 1–3 цветка. Мухи, как правило, посещают всего один цветок на каждом соцветии, после чего перелетают на следующее, либо вовсе удаляются. Иногда мухи посещают уже отцветшие цветки, которые, видимо, продолжают выделять нектар (рис. 20), или довольствуются выделениями железистых волосков, которыми покрыты цветоножки.

**Участие складчатокрылых ос в опылении видов рода *Scrophularia*.** На цветках изученных видов норичников обнаружено 25 видов ос семейства Vespidae из 86 известных для фауны Крыма [21; 31]. При этом на цветках *S. umbrosa* зарегистрировано 22 вида, *S. nodosa* – 2 вида, *S. scopolii* – 10 видов, *S. canina* subsp. *bicolor* – 8 видов и *S. variegata* subsp. *rupestris* – 2 вида (табл. 3). Из 25 видов, представленных в таблице, первые 16 видов – одиночные осы, относящиеся к подсемейству Eumeninae, а оставшиеся 9 видов – общественные (подсемейства Polistinae и Vespinae). Таким образом, на цветках норичников обнаружены все виды общественных ос, кроме *Vespa orientalis* Linnaeus, 1771, сомнительного для фауны Крыма. Из одиночных ос наиболее частыми посетителями цветков являются представители рода *Eumenes* Latreille, 1802, наиболее богатого видами рода в фауне Крыма (9 видов) и имеющего наибольшее количество многочисленных видов [31]. Из других представителей подсемейства Eumeninae необходимо отметить высокое участие в посещении цветков норичников вида *S. gracilis*, имеющего особо тесные экологические связи с растениями рода *Scrophularia* (см. выше). Из крупных родов одиночных складчатокрылых ос фауны Крыма на цветках норичников не отмечены представители *Stenodynerus* de Saussure, 1863 и *Euodynerus* Dalla Torre, 1904. Виды последнего рода имеют одно поколение в году [32], период лета которого начинается только в конце цветения *S. canina* subsp. *bicolor*, а, что касается остальных видов норичников, то они произрастают в тех местах, где эти осы практически не встречаются. Что касается рода *Stenodynerus*, большая часть видов которого дают два поколения в году [32], то его представители отмечены нами вблизи произрастания цветущих экземпляров *S. umbrosa*, но не отмечены в составе посетителей его цветков. То же самое касается представителей рода *Leptochilus*

de Saussure, 1853, в массовом количестве отмеченных вблизи цветущих экземпляров *S. canina* subsp. *bicolor*, но не посещавших его цветки. Эти факты указывают на то, что цветки норичников являются привлекательными не для всех таксонов одиночных складчатокрылых ос.

Таблица 3  
Участие складчатокрылых ос в посещении цветков видов рода *Scrophularia*

Вид	Количество зарегистрированных особей				
	<i>S. umbrosa</i>	<i>S. nodosa</i>	<i>S. scopoli</i>	<i>S. canina</i> subsp. <i>bicolor</i>	<i>S. variegata</i> subsp. <i>rupestris</i>
<i>Discoelius dufouri</i> Lepeletier, 1841	3♀ 1♂	–	–	–	–
<i>Gymnomerus laevipes</i> (Shuckard, 1837)	4♀ 1♂	–	–	–	–
<i>Microdynerus parvulus</i> (Herrich-Schaeffer, 1838)	–	–	–	1♀	–
<i>Allodynerus floricola</i> (de Saussure, 1853)	–	–	–	3♀	–
<i>Allodynerus delphinalis</i> (Giraud, 1866)	1♂	–	–	–	–
<i>Symmorphus debilitatus</i> (de Saussure, 1855)	1♂	–	3♂	–	–
<i>Symmorphus gracilis</i> (Brullé, 1832)	16♀ 1♂	–	20♀ 23♂	1♀ 2♂	–
<i>Ancistrocerus nigricornis</i> (Curtis, 1826)	1♀	–	1♀	–	–
<i>Ancistrocerus trifasciatus</i> (Müller, 1776)	3♀	–	–	–	–
<i>Eumenes coarctatus lunulatus</i> (Fabricius, 1804)	9♀ 11♂	–	1♀	1♀	–
<i>Eumenes coronatus</i> (Panzer, 1799)	80♀ 83♂	–	6♂	–	–
<i>Eumenes dubius</i> de Saussure, 1852	3♀ 2♂	–	–	–	–
<i>Eumenes mediterraneus</i> Kriechbaumer, 1879	–	–	–	1♂	–
<i>Eumenes papillarius</i> (Christ, 1791)	27♀ 19♂	–	1♂	1♀ 2♂	–
<i>Eumenes pomiformis</i> (Fabricius, 1781)	1♀ 1♂	–	–	–	–
<i>Eumenes punctaticlypeus kostylevi</i> (Kurzenko, 1976)	1♂	–	–	–	–
<i>Polistes dominula</i> (Christ, 1791)	10♀ 2♂	–	–	29♀	1♀
<i>Polistes gallicus</i> (Linnaeus, 1767)	1♀ 1♂	–	–	5♀	–
<i>Polistes nimpha</i> (Christ, 1791)	14♀ 2♂	–	–	–	–
<i>Vespa crabro</i> Linnaeus, 1758	2♀	–	–	–	–
<i>Vespa germanica</i> (Fabricius, 1793)	3♀	–	27♀	–	–
<i>Vespa vulgaris</i> (Linnaeus, 1758)	2♀	–	5♀	–	–
<i>Vespa rufa</i> (Linnaeus, 1758)	6♀ 8♂ 13♀	1♀	4♀ 1♀	–	–
<i>Dolichovespula media</i> (Retzius, 1783)	2♀ 2♂ 27♀	–	–	–	–
<i>Dolichovespula sylvestris</i> (Scopoli, 1763)	3♀ 1♂ 29♀	3♀	7♀ 5♀	–	7♀

Общественные осы (род *Polistes* Latreille, 1802 и представители подсемейства Vespinae) чаще посещают цветки норичников и обнаружены в составе посетителей цветков всех пяти видов (табл. 3). При этом на цветках *S. umbrosa* обнаружены как полисты, так и представители подсемейства Vespinae, с преобладанием последних. На цветках *S. scopolii* обнаружены только представители подсемейства Vespinae, а на *S. canina* subsp. *bicolor* – только полисты. По-видимому, это обусловлено местами произрастания данных видов: *S. scopolii* более приурочен к лесным ландшафтам, где численность полистов обычно очень низка, а *S. canina* subsp. *bicolor*, напротив, вид открытых пространств, где полисты обитают в достаточном количестве, а осы подсемейства Vespinae практически не встречаются.

Общественные осы, обнаруженные на цветках норичников, были представлены как самками и самцами, так и рабочими особями. При этом на цветках раннецветущих видов *S. canina* subsp. *bicolor* и *S. variegata* subsp. *rupestris* зарегистрированы только самки. Эти виды отцветают до появления рабочих особей в гнездах ос, которое происходит в Крыму, обычно, в начале июля [32]. На цветках *S. scopolii* обнаружены как самки, так и рабочие осы. Этот вид имеет растянутый период цветения, что связано с широким диапазоном его высотного распределения в Крыму. На южном берегу Крыма, где цветение *S. scopolii* происходит в мае – июне, в составе посетителей цветков обнаружены самки ос, а в горах, где вид цветет на месяц позже – рабочие особи. При этом самки ос посещают цветки *S. scopolii* на южном берегу Крыма, главным образом, в начале периода его цветения (рис. 21). Из данных диаграммы видно, что к концу мая численность ос на цветках резко снижается, что объясняется окончанием лета самок и переходом их к уходу за потомством в гнездах. Одновременно возрастает численность одиночных короткохоботных пчел, связанная с более поздним выходом большинства их видов из материнских гнезд, и шмелей, что обусловлено окончанием периода лета их самок и появлением первых рабочих особей.

На цветках *S. umbrosa* обнаружены как самки и самцы, так и рабочие особи общественных ос. Данный вид имеет поздние сроки цветения, и самки ос, посещающие его цветки, относятся не к перезимовавшим и вылетевшим из укрытий весной, а к молодым самкам, отродившимся в развившихся гнездах и вылетевшим вместе с самцами.

**Обсуждение.** Цветки норичников посещаются, главным образом, складчатокрылыми осами, пчелами и двукрылыми, при этом роль данных групп насекомых в опылении разных видов рода *Scrophularia* существенно различается. У видов секции *Scrophularia* (*S. umbrosa*, *S. nodosa*, *S. scopolii*) ведущую роль в опылении играют складчатокрылые осы, однако их цветки также активно посещаются пчелами, а в случае со *S. umbrosa* – и двукрылыми. Однако, помимо складчатокрылых ос, только короткохоботные пчелы играют существенную роль в опылении видов этой секции. Цветки этих растений имеют такое строение<sup>2</sup>, что длиннохоботные пчелы и большинство двукрылых, имеющих длинный хоботок,

<sup>2</sup> Имеется ввиду сравнительно крупный венчик и тычинки с пыльниками, расположенными вблизи входа в его трубку.

при их посещении практически избегают контакта с пыльцой и не переносят ее с цветка на цветок [16].

Изученные виды секции *Canina* имеют тычинки, сильно выдающиеся из трубки венчика, что, несомненно, связано с особенностями состава их опылителей. На цветках *S. canina* subsp. *bicolor* обнаружена очень высокая доля двукрылых, которые, в особенности муха-журчалка *S. pipiens*, несомненно, являются эффективными опылителями этого растения, в отличие от видов номинативной секции. Более длинные тычинки позволяют пыльникам соприкоснуться с телом насекомого, даже если оно имеет хоботок, значительно превышающий по длине трубку венчика. Что касается *S. variegata* subsp. *rupestris*, то состав посетителей его цветков изучен явно недостаточно для того, чтобы сделать какие-либо определенные выводы, однако строение его цветков, в целом, сходно с таковым у *S. canina* subsp. *bicolor*, за исключение более крупных размеров (рис. 7–8). Таким образом, можно заключить, что видам *S. umbrosa*, *S. nodosa* и *S. scopolii* присущ вespидофильный опылительный синдром, а *S. canina* subsp. *bicolor* – сирфидофильный.

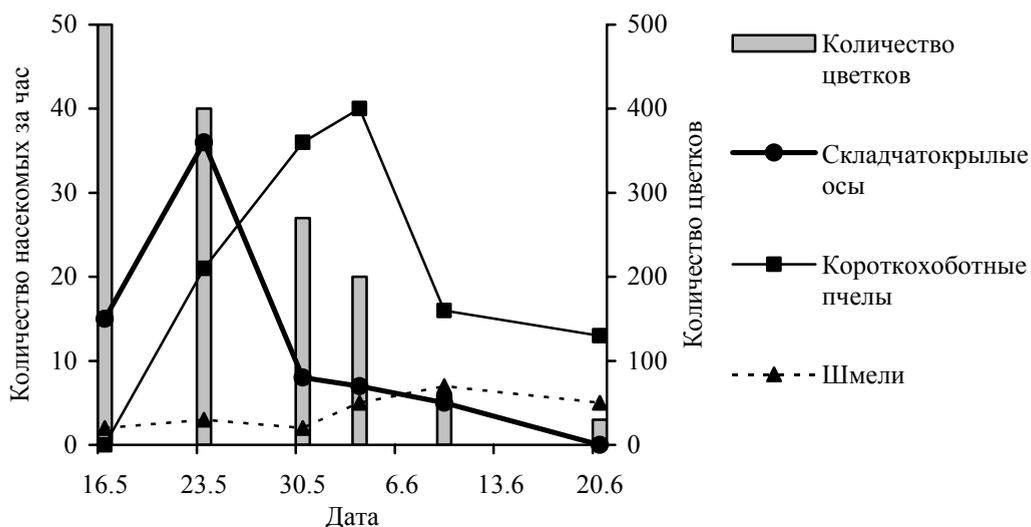


Рис. 21. Динамика посещаемости цветков *Scrophularia scopolii* складчатокрылыми осами, короткохоботными пчелами и шмелями в течение периода цветения данного вида на учетной площади в Никитском ботаническом саду (2011 год)

В целом, для видов секции *Scrophularia* характерны более крупные размеры цветков, коррелирующие с большим количеством нектара и пыльцы. В составе посетителей их цветков большую долю (по сравнению с секцией *Canina*) составляют складчатокрылые осы [14; 15]. Виды секции *Scrophularia* (например, *S. umbrosa*) находятся в основании филогенетического дерева рода [5], из чего следует, что вespидофильный опылительный синдром является для норичников

эволюционно первичным. Приспособления к опылению цветков осами сложились, на наш взгляд, в ходе эволюции следующим образом. Возможно, на начальном этапе произошли некоторые изменения формы и параметров цветка, ограничивших доступ к пыльце для длиннохоботных насекомых. В результате наиболее эффективными переносчиками пыльцы оказались складчатокрылые осы (в силу определенного соотношения размеров тела и длины хоботка) [16]. В последствие сформировались специфические признаки дополнительного привлечения ос, а именно, коричневая окраска венчика и особые вещества, привлекательные именно для них.

Становлению ос как специализированных опылителей норичников, на наш взгляд, также способствовали и другие факторы. Известно, что цветкам норичников свойственна дихогамия: они протерогиничны, что исключает автогамию, но не является препятствием для гейтоногамии [14; 33]. Большинство посетителей цветков (осы и пчелы) перемещаются в пределах соцветий энтомофильных растений снизу вверх; при этом, если растению свойственна дихогамия, в случае протерандрии такое перемещение могло бы способствовать минимизацию гейтоногамного перемещения пыльцы, так как в пределах одного соцветия насекомое посещало бы вначале цветки, находящиеся на женской стадии развития, а затем – на мужской [34]. В случае с норичниками, у которых цветки протерогиничны, уровень гейтоногамии при таком перемещении опылителей, наоборот, будет очень высоким, так как насекомые вначале будут посещать цветки, находящиеся на мужской стадии развития, а затем – на женской. Кроме того, у норичников, по-видимому, отсутствуют генетические механизмы самонесовместимости, препятствующие автогамному и гейтоногамному опылению [35], вследствие чего уровень завязывания плодов часто достигает 100% [15]. Такие особенности антрокологии норичников создают «опасность» минимизации ксеногамного опыления, и, следовательно, обмена генетическим материалом между особями. В этой связи именно осы «помогают» растению избежать этого эффекта, так как, в отличие от пчел, посещают небольшое число цветков на каждом соцветии (см. выше). Таким образом, адаптации к опылению осами у норичников развивались не без влияния их генетических особенностей и особенностей физиологии цветения.

Виды секции *Canina*, очевидно, являются эволюционно более молодыми, так как находятся ближе к вершине филогенетического дерева рода [5], представлены большим числом видов, часто с запутанной и сложной систематикой и содержат ряд узкоэндемичных таксонов [см. 6; 8]. Виды этой секции, как правило, имеют меньшие размеры цветков, их цветки выделяют меньше нектара и пыльцы и привлекают меньшее количество складчатокрылых ос и большее количество мух, в особенности, журчалок, а также пчел; для многих видов характерна факультативная автогамия [14; 15].

Адаптации к сирфидофильному и мелиттофильному опылению видов секции *Canina*, заключающиеся, по нашему мнению, в более длинных тычинках, выдающихся из трубки венчика, очевидно, возникли у этих растений вторично, на основе адаптаций к опылению осами. Дело в том, что складчатокрылые осы как опылители имеют ряд недостатков, прежде всего, связанных с их низкой

численностью в природе. Одиночные виды, относящиеся к подсемейству Eumeninae, никогда не бывают массовыми [31]. Общественные осы подсемейства Vespinae до появления урболандшафтов, очевидно, были обильны лишь в лесах. Только осы-полисты часто встречаются в пределах природных открытых ландшафтов, в которых, вероятнее всего, и происходило эволюционное становления секции *Canina*. Таким образом, можно предположить, что именно дефицит опылителей из группы складчатокрылых ос повлиял на вторичное развитие у видов секции *Canina* адаптаций к опылению другими насекомыми (мухами-журчалками и пчелами). Следует отметить, что у видов секции *Scrophularia*, также имеются «резервные» опылители в виде мелких одиночных короткохоботных пчел, переносящих меньшее количество пыльцы, чем складчатокрылые осы, но все же принимающих существенное участие в опылении этих растений.

Растений, адаптированных к опылению складчатокрылыми осами, существует не так много. Помимо представителей рода *Scrophularia* веспидофильный опылительный синдром характерен для ряда видов орхидных рода дремлик – *Epipactis* Zinn (Orchidaceae) [36–39] и, как исключение, отмечен у одного из видов луков *Allium oleraceum* L. (Amaryllidaceae) [40]. Большинство дремликов, как и норичники, имеют красно-зеленую окраску околоцветника, привлекательную для ос и выделяют большое количество нектара<sup>3</sup>, доступного для короткохоботных насекомых. В этой связи представляет интерес параллельная эволюция дремликов и норичников, выражающаяся во вторичной утрате адаптаций к опылению осами у ряда видов рода *Epipactis* и в их переходе к облигатной автогамии. На наш взгляд, это явление обусловлено ценотическими факторами, связанными с дефицитом складчатокрылых ос как опылителей в некоторых природных сообществах, в которых происходило эволюционное становление ряда видов, и сходно с явлением перехода к опылению мухами-журчалками и пчелами и к факультативной автогамии у представителей норичников секции *Canina*.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Складчатокрылые осы являются наиболее эффективными и специализированными опылителями изученных видов рода *Scrophularia*, произрастающих в Крыму. При этом у видов секции *Scrophularia*, помимо этих ос, существенное участие в переносе пыльцы принимают лишь короткохоботные пчелы, а у *S. canina* subsp. *bicolor*, относящегося к секции *Canina*, – короткохоботные пчелы и мухи-журчалки.

Веспидофильный опылительный синдром и адаптации, связанные с ним, являются эволюционно первичными для норичников и сформировались на основе особенностей строения их цветков, исключая участие в переносе пыльцы длиннохоботных насекомых, диогогамии (протерогинии), отсутствия генетических

---

<sup>3</sup> Существует ряд видов безнектарных орхидных различных родов, также опыляемых складчатокрылыми осами, не рассматриваемых здесь, так как они имеют совершенно иные адаптации для привлечения опылителей, не имеющие ничего общего с норичниками.

механизмов самонесовместимости пыльцы и особенностей поведения ос при посещении цветков.

Переходу представителей секции *Canina* к сирфидофильному опылительному синдрому и выработке адаптаций, связанных с ним и проявляющихся в строении цветков, способствовали ценотические факторы, выраженные в дефиците складчатокрылых ос как эффективных опылителей в открытых ландшафтах, в которых, вероятнее всего, происходило эволюционное становление видов этой секции.

**Благодарности.** Автор признателен А. В. Ене (Южный филиал Национального университета биоресурсов и природопользования Украины «Крымский агротехнологический университет») за консультации по современной таксономии видов норичников флоры Крыма.

### Список литературы

1. Olmstead R. G. Whatever happened to the Scrophulariaceae? / R. G. Olmstead // *Fremontia*. – 2002. – Vol. 30, N 2. – P. 13–22.
2. Review of the systematics of Scrophulariaceae s. l. and their current disposition / [D. C. Tank, P. M. Beardsley, S. A. Kelchner, R. G. Olmstead] // *Austral. Syst. Botan.* – 2006. – Vol. 19. – P. 289–307.
3. Шипунов А. Б. Система цветковых растений / А. Б. Шипунов [Электронный ресурс]. – 1991–2011. Режим доступа: <http://herba.msu.ru/shipunov/ang/ang-ru.htm>.
4. Scheunert A. Phylogenetic relationships among New World *Scrophularia* L. (Scrophulariaceae): new insights inferred from DNA sequence data / A. Scheunert, G. Heubl // *Plant Syst. Evol.* – 2011. – Vol. 291, N 1–2. – P. 69–89.
5. Preliminary molecular phylogeny of Eurasian *Scrophularia* (Scrophulariaceae) based on DNA sequence data from *trnS-trnG* and ITS regions / [F. Attar, M. Riahi, F. Daemi, F. Aghabeigi] // *Plant Biosyst.* – 2011. – Vol. 145, N 4. – P. 857–865.
6. Горшкова С. Г. Норичник – *Scrophularia* L. / С. Г. Горшкова // *Флора СССР*. – Т. 22. – М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1955. – С. 229–308.
7. Определитель высших растений Крыма / [ред. Н. И. Рубцов]. – Л.: Наука, 1972. – 550 с.
8. Иванина Л. И. Scrophulariaceae Juss. – Норичниковые / Л. И. Иванина // *Флора Европейской части СССР*. – Т. 5. – Л.: Наука, 1981. – С. 201–311.
9. Голубев В. Н. Биологическая флора Крыма / В. Н. Голубев. – Второе изд. – Ялта: НБС – ННЦ, 1996. – 126 с.
10. Marhold K. Scrophulariaceae / K. Marhold // *Euro+Med Plantbase – the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity* [Электронный ресурс]. – 2011. Режим доступа: <http://www.emplantbase.org/home.html>.
11. Єна А. В. Феномен флористичного ендемізму тай його прояви у Криму: автореферат дис. на здобуття наук ступеня докт. біол. наук / А. В. Єна; Ін-т ботан. ім. М. Г. Холодного НАН України. – К., 2009. – 34 с.
12. Kugler H. Einführung in die Blütenökologie / H. Kugler. – Jena: Gustav Fischer Verlag, 1955. – 278 S.
13. Фегри К. Основы экологии опыления / К. Фегри, Л. ван дер Пэйл [ред. А. П. Меликая]. – М.: Мир, 1982. – 381 с.
14. Ortega-Olivencia A. Floral rewards in some *Scrophularia* species (Scrophulariaceae) from the Iberian Peninsula and the Balearic Islands / A. Ortega-Olivencia, J. A. D. Alcaraz // *Plant Syst. Evol.* – 1993. – Vol. 184, N 3–4. – P. 139–158.
15. Ortega-Olivencia A. Sexual reproduction in some *Scrophularia* species (Scrophulariaceae) from the Iberian Peninsula and the Balearic Islands / A. Ortega-Olivencia, J. A. D. Alcaraz // *Plant Syst. Evol.* – 1993. – Vol. 184, N 3–4. – P. 159–174.

16. Фатерыга А. В. Складчатокрылые осы (Hymenoptera: Vespidae) – специализированные опылители редкого вида норичников – *Scrophularia umbrosa* (Scrophulariales: Scrophulariaceae) в Крыму / А. В. Фатерыга, С. П. Иванов, Е. В. Новиков // Изв. Харьковск. энтомол. об-ва. – 2006 (2007). – Т. 14, вып. 1–2. – С. 145–161.
17. Vos, de O. C. *Scrophularia nodosa*, adapted to wasp pollination? / O. C. de Vos // Acta Botan. Neerland. – 1983. – Vol. 32, N 4. – P. 345.
18. Spradbery J. P. Wasps: An Account of the Biology and Natural History of Solitary and Social Wasps / J. P. Spradbery. – Washington: University of Washington Press, 1973. – xvi + 408 p.
19. Haeseler V. Flugzeit, Blütenbesuch, Verbreitung und Häufigkeit der solitären Faltenwespen im Norddeutscher Tiefland (BDR) – (Vespoidea: Eumenidae) / V. Haeseler // Schr. Naturwissenschaft. Vereins Schleswig-Holstein. – 1978. – Bd. 48. – S. 63–131.
20. Schneider N. Note complémentaire à la connaissance des Euménides du Luxembourg (Hymenoptera, Aculeata) / N. Schneider, F. Feitz // Bull. Soc. Natur. Luxembourg. – 2001. – Vol. 102. – P. 77–81.
21. 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.
22. Budrienė A. Prey of *Symmorphus* wasps (Hymenoptera: Eumeninae) in Lithuania / A. Budrienė // Acta Zool. Lituan. – 2003. – Vol. 13, N 3. – P. 306–310.
23. Гумовський О. В. Огляд жуків-довгоносиків роду *Cionus* Clairville (Coleoptera, Curculionidae) з даними про їхніх хальцидоїдних паразитоїдів (Hymenoptera, Chalcidoidea) / О. В. Гумовський // Журн. укр. ентомол. тов-ва. – 1997. – Т. 3, № 3–4. – С. 49–71.
24. Киселев А. Н. Методические указания к полевой практике по зоологии беспозвоночных «Опылитель цветковых растений» / А. Н. Киселев, С. И. Темирова, Р. П. Стенько. – Симферополь: СГУ, 1983. – 16 с.
25. Длусский Г. М. Структура коадаптивного комплекса лесных энтомофильных растений с широким кругом опылителей / Г. М. Длусский, Н. В. Лаврова, К. П. Глазункова // Журн. общ. биол. – 2002. – Т. 63, № 2. – С. 122–136.
26. Гринфельд Э. К. Питание общественной осы *Polites gallicus* L. (Hymenoptera, Vespidae) / Э. К. Гринфельд // Энтомол. обозр. – 1977. – Т. 56, № 1. – С. 34–42.
27. Vespids wasps eat pollen (Hymenoptera: Vespidae) / [J. H. Hunt, P. A. Brown, K. M. Sago, J. A. Kerker] // J. Kansas Entomol. Soc. – 1991. – Vol. 64, N 2. – P. 127–130.
28. Рыфф Л. Э. Редкие растения осыпей Крыма / Л. Э. Рыфф // Создание крымской экосети для сохранения биоразнообразия. – Ялта, 2001. – С. 58–63. (Тр. Никитск. ботан. сада, т. 120).
29. Продромус растительности Крыма (20 лет на платформе флористической классификации) / [В. В. Корженевский, Н. А. Багрикова, Л. Э. Рыфф, А. Ф. Левон] // Бюлл. Гл. ботан. сада. – 2003. – Вып. 186. – С. 32–63.
30. Цимбалюк З. М. Паліноморфологія видів роду *Scrophularia* L. (Scrophulariaceae s. str.) флори України / З. М. Цимбалюк // Укр. ботан. журн. – 2010. – Т. 67, № 2. – С. 261–272.
31. Фатерыга А. В. Ландшафтное распределение одиночных складчатокрылых ос подсемейства Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae) Крыма / А. В. Фатерыга // Современные исследования перепончатокрылых насекомых. – СПб., 2010. – С. 74–82. (Тр. Русск. энтомол. об-ва, т. 82, № 2).
32. Фатерыга А. В. Фенология лета складчатокрылых ос (Hymenoptera: Vespidae) в Крыму / А. В. Фатерыга // Изв. Харьковск. энтомол. об-ва. – 2008 (2009). – Т. 16, вып. 1–2. – С. 57–63.
33. Carlson J. E. The evolution of gender-biased nectar production in hermaphroditic plants / J. E. Carlson, K. E. Harms // Botan. Rev. – 2006. – Vol. 72, N 2. – P. 179–205.
34. Why do nectar-foraging bees and wasps work upwards on inflorescences / [S. A. Corbet, I. Cuthill, M. Fallows, T. Harrison, G. Hartley] // Oecologia. – 1981. – Vol. 51, N 1. – P. 79–83.
35. Estimation of selfing rate in a natural population of *Scrophularia nodosa* L. using allozymes / [J. W. J. Koniuszek, W. B. Bast-Cramer, R. A. Geerlings, J. A. C. Verkleij] // Acta Botan. Neerland. – 1986. – Vol. 35, N 4. – P. 393–403.
36. 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.
37. 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.

38. Nilsson L. A. Pollination ecology of *Epipactis palustris* (L.) Crantz (Orchidaceae) / L. A. Nilsson // Botan. Notiser. – 1978. – Vol. 131. – P. 355–368.
39. 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.
40. Åström H. Generative reproduction in *Allium oleraceum* (Alliaceae) / H. Åström, C.-A. Hægglström // Ann. Bot. Fenn. – 2004. – Vol. 41. – P. 1–14.

**Фатерига О. В. Склад запилювачів видів роду *Scrophularia* (Scrophulariaceae) флори Криму зі спеціальним розглядом складчастокрилих ос (Hymenoptera, Vespidae) // Екосистеми, їх оптимізація та охорона. Сімферополь: ТНУ, 2011. Вип. 5. С. 86–104.**

Вивчено склад запилювачів п'яти видів ранників із сімох, що зростають у Криму: *Scrophularia umbrosa*, *S. nodosa*, *S. scopolii*, *S. variegata* subsp. *rupestris* і *S. canina* subsp. *bicolor*. Складчастокрилі осі є найбільш ефективними та спеціалізованими запилювачами більшості вивчених видів. Для видів секції *Scrophularia* (*S. umbrosa*, *S. nodosa* і *S. scopolii*), характерний веспідофільний запилювальний синдром, для *S. canina* subsp. *bicolor* (секція *Canina*) – сирфідодільний. Склад запилювачів *S. variegata* subsp. *rupestris* вивчено недостатньо. Надано морфометричні параметри квіток вивчених видів; аналізується їхній зв'язок зі складом запилювачів. Наведено список видів ос родини Vespidae, що відвідують квітки ранників з перерахуванням всіх зареєстрованих екземплярів. Припускається, що запилення осами є первинним для роду *Scrophularia*, а переходу видів секції *Canina* до запилювання мухами-повисюхами сприяв дефіцит складчастокрилих ос як ефективних запилювачів у відкритих ландшафтах. Запропоновано новий ключ для визначення видів роду *Scrophularia* флори Криму.

*Ключові слова:* *Scrophularia*, екологія запилення, складчастокрилі осі, Vespidae, Крим.

**Fateryga A. V. The pollinators' composition in the species from the genus *Scrophularia* (Scrophulariaceae) in the flora of Crimea with special reference to diplopterous wasps (Hymenoptera, Vespidae) // Optimization and Protection of Ecosystems. Simferopol: TNU, 2011. Iss. 5. P. 86–104.**

The pollinators' composition has been studied in the five species of figworts of the seven ones growing in Crimea: *Scrophularia umbrosa*, *S. nodosa*, *S. scopolii*, *S. variegata* subsp. *rupestris* and *S. canina* subsp. *bicolor*. Diplopterous wasps are the most effective and specialized pollinators in the majority of the studied species. Vespiphilous pollinating syndrome is typical for the species from the section *Scrophularia* (*S. umbrosa*, *S. nodosa* and *S. scopolii*) and syrphidophilous one – for *S. canina* subsp. *bicolor* (section *Canina*). The pollinators' composition in *S. variegata* subsp. *rupestris* is known insufficiently. Morphometric parameters of the flowers in the studied species have been given and their relations with pollinators' composition have been discussed. All species from the family Vespidae recorded on the figworts' flowers with number of studied specimens have been listed. The hypothesis of wasp-pollination as the plesiomorphic character of the genus *Scrophularia* was speculated. On this view the species from the section *Canina* had changed their pollination syndrome to pollination mostly by hoverflies via the deficit of the diplopterous wasps as the effective pollinators in the open landscapes. The new key to identification of the species from the genus *Scrophularia* in the flora of Crimea has been proposed.

*Key words:* *Scrophularia*, pollination ecology, diplopterous wasps, Vespidae, Crimea.

*Поступила в редакцію 05.10.2011 г.*