

**УДК 581.522+582.594**

## **РЕПРОДУКТИВНОЕ УСИЛИЕ И РЕПРОДУКТИВНЫЕ ТАКТИКИ ВИДОВ РОДА *CEPHALANTHERA* RICH. В КРЫМУ**

*Кучер Е.Н.*

*Таврический национальный университет им. В.И. Вернадского, Симферополь, Украина  
E-mail: evgenia.kucher@gmail.com*

Приведены результаты исследования особенностей репродуктивного усилия и характера аллокации фитомассы у видов рода *Cephalanthera* Rich. в фазах цветения и плодоношения. Установлена широкая вариабельность средних значений изучаемых показателей, обусловленная различиями в системах скрещивания орхидей. Факультативно автогамная *C. damasonium* характеризуется значительным вкладом фитомассы в цветки, но число семязачатков, приходящихся на единицу фитомассы особи этого вида невелико. Репродуктивные тактики аллогамных орхидей различаются в зависимости от эффективности опыления. Низкая результативность плодообразования *C. longifolia* определяет незначительный вклад фитомассы в цветки и большую потенциальную семенную продуктивность. Высокая эффективность опыления *C. rubra* сопряжена с развитием соцветия и вспомогательных репродуктивных структур.

**Ключевые слова:** репродуктивное усилие, репродуктивная тактика, орхидеи, *Cephalanthera*, Крым.

### **ВВЕДЕНИЕ**

Виды растений, принадлежащие к одному роду, часто резко отличаются особенностями биологии и экологии, каждый вид обладает специфическими механизмами регулирования репродуктивной способности и особенностями репродуктивной стратегии [1, 2]. Важными показателями репродуктивной стратегии и тактики растений служат репродуктивное усилие и характер аллокации фитомассы [4, 5]. Для эколога особый интерес представляет выяснение особенностей жизненного цикла и окружающей среды, которые делают выгодной трату большей или меньшей доли ресурсов на размножение [6].

С целью изучения вариабельности репродуктивного усилия среди видов одного рода нами определены значения восьми аллометрических параметров у трех видов рода *Cephalanthera* Rich. в фазах цветения и плодоношения.

### **МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ**

Исследования проводились в популяциях *Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce, *C. longifolia* (L.) Fritsch и *C. rubra* (L.) Rich. на территории Горного Крыма.

Особи из популяций изымались в фазах цветения и плодоношения методом полной откопки и отмывки [7]. Фракции особей (корни, листья, цветонос, цветки, плоды, брактен) усушивались до абсолютно сухого состояния. Вес фракций определялся взвешиванием на аналитических весах типа «W» Metnonex.

Поверхность листьев и брактеей измерялась по верхней стороне. Подсчет семязачтков и семян производился по методике, специально разработанной для орхидей [8]. Репродуктивное усилие оценивалось согласно Ю.А. Злобину [9].

Определены значения параметров фитомассы: общая ( $W$ , г), подземных органов ( $W_{\text{подз. орг.}}$ , г), фотосинтезирующих органов ( $W_{\text{ф/с}}$ , г), листьев ( $W_l$ , г), цветоноса ( $W_{\text{цветоноса}}$ , г), брактеей ( $W_{\text{брактеей}}$ , г), репродуктивных структур ( $W_g$ , г), всех цветков или плодов ( $W_{\text{п}}$  или  $W_{\text{фр}}$ , г), а также такие параметры как число семязачтков, семян ( $N_{\text{см.}}$ , шт), площадь фотосинтезирующей поверхности ( $A$ ,  $\text{см}^2$ ).

В качестве аллометрических параметров оценивались: репродуктивное усилие I–IV ( $RE_I$ , г/г;  $RE_{II}$ , г/см<sup>2</sup>;  $RE_{III}$ , шт/г;  $RE_{IV}$ , шт/см<sup>2</sup>), фотосинтетическое усилие (LWR) и площадь фотосинтезирующей поверхности на единицу фитомассы (LAR, см<sup>2</sup>/г).

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование аллометрических параметров у видов рода *Cephalanthera* обнаружило довольно широкую вариабельность средних значений репродуктивного усилия как в фазе цветения, так и плодоношения (табл. 1 и 2). В фазе цветения наименьшие значения вклада в органы репродукции по отношению к общей фитомассе и площади фотосинтезирующей поверхности имеет *C. longifolia*. Но значения числа семязачтков, приходящихся на единицу фитомассы и площади фотосинтезирующей поверхности, ниже всех у *C. damasonium*. *C. longifolia* характеризуется самыми высокими значениями фотосинтетического усилия и площади фотосинтезирующей поверхности, относящейся к общей фитомассе.

**Таблица 1**  
**Значение аллометрических параметров у видов рода *Cephalanthera* Rich. в фазе цветения**

Параметры	<i>C. damasonium</i>	<i>C. longifolia</i>	<i>C. rubra</i>
$RE_I = W_{\text{п}}/W$ , г/г	0,052±0,005	0,027±0,003	0,041±0,004
$RE_I = W_g/W$ , г/г	0,147±0,013	0,087±0,007	0,150±0,013
$RE_{II} = W_{\text{п}}/A$ , г/см <sup>2</sup>	0,0014±0,0001	0,0006±0,0001	0,0013±0,0001
$RE_{II} = W_g/A$ , г/см <sup>2</sup>	0,0041±0,0004	0,0020±0,0002	0,0052±0,0005
$RE_{III} = N_{\text{см}}/W$ , шт/г	26368,7±2485,8	40388,5±3263,0	34282,7±3371,0
$RE_{IV} = N_{\text{см}}/A$ , шт/см <sup>2</sup>	689,1±60,3	762,4±69,6	1064,1±104,2
LWR = $W_{\text{ф/с}}/W$ , г/г	0,095±0,007	0,126±0,009	0,113±0,010
LAR = $A/W$ , см <sup>2</sup> /г	37,9±2,4	50,9±3,8	38,1±4,0

В фазе плодоношения в зависимости от способа определения репродуктивного усилия расположение видов по величине параметров меняется. В большинстве случаев наибольшие значения имеет *C. damasonium*, но фотосинтетическое усилие и отношение площади фотосинтезирующей поверхности к общей фитомассе у этого вида самые низкие.

Таблица 2

Значение аллометрических параметров у видов рода *Cephalanthera* Rich. в фазе плодоношения

Параметры	<i>C. damasonium</i>	<i>C. longifolia</i>	<i>C. rubra</i>
$RE_I = W_{fr}/W$ , г/г	0,108±0,010	0,042±0,005	0,039±0,004
$RE_{II} = W_g/W$ , г/г	0,216±0,016	0,128±0,012	0,294±0,030
$RE_{III} = W_{fr}/A$ , г/см <sup>2</sup>	0,0050±0,0005	0,0010±0,0002	0,0005±0,0001
$RE_{IV} = W_g/A$ , г/см <sup>2</sup>	0,0110±0,0011	0,0028±0,0003	0,0042±0,0004
$RE_{V} = N_{sm}/W$ , шт/г	18443,5±1831,4	7638,7±854,6	12077,5±1614,6
$RE_{VI} = N_{sm}/A$ , шт/см <sup>2</sup>	879,3±88,9	159,0±17,5	147,1±15,9
$LWR = W_{fr}/c/W$ , г/г	0,066±0,003	0,142±0,013	0,285±0,028
$LAR = A/W$ , см <sup>2</sup> /г	22,7±2,0	51,8±4,9	86,1±8,4

Отсутствие единообразия в иерархии видов по значению аллометрических параметров объясняется влиянием в разные фазы годового цикла особенностей консортивных связей каждого вида. *C. longifolia* отличается наименьшим вкладом пластических веществ в органы репродукции и всю надземную часть (рис. 1, 2). В то же время потенциальная семенная продуктивность у нее самая высокая [10]. Такая ситуация обусловлена исключительно аллогамной системой скрещивания орхидеи, характеризующейся факультативной мимикрией. Изучение экологии опыления этого вида, проведенное в Израиле [11], показало, что *C. longifolia* привлекает насекомых из рода *Halictus* Latr., кормовым растением которых служит *Cistus salviiifolius* L.. Цветки ладанника и орхидного обнаруживают определенное сходство: контраст белых лепестков *Cistus salviiifolius* с массой желтых тычинок повторяется и у *C. longifolia*. Желто-оранжевое пятно на губе у цветков орхидеи создается своеобразными гребневидными выростами. Диаметр сосочков, расположенных на гребневидных выростах, практически совпадает с диаметром пыльцы ладанника, и в десяти процентах случаев посещения цветков орхидеи самки насекомых производят скребущие движения по сосочкам. Пчела одурманивается выделениями цветка и на непродолжительное время (примерно на минуту) задерживается. В этот момент к ее телу прочно прикрепляются затронутые при движении поллинии. При совместном произрастании с *Cistus salviiifolius* процент плодоношения *C. longifolia* в Израиле увеличивается с 0-5 (в отсутствии кормового растения) до 68. В Крыму *C. longifolia* также опыляется пчелами из рода *Halictus* [10], но *Cistus salviiifolius* на территории полуострова не произрастает. Родственный *Cistus tauricus* C. Presl обладает розовым венчиком, что, вероятно, исключает мимикрическое сходство. В настоящее время данные о кормовом растении видов *Halictus*, которые опыляли бы и орхидею, отсутствуют. По-видимому, опыление обеспечивается за счет аттракции «неопытных» самок насекомых. Поэтому процент плодоношения *C. longifolia* в Крыму (от 0 до 4%) близок к таковому в случае произрастания орхидеи в Израиле без модельного растения. По данным В.В. Назарова [10], коэффициент продуктивности генеративного побега (отношение реальной семенной продуктивности к

потенциальной) значительно ниже, чем у *C. damasonium* и *C. rubra*, и составляет всего 0,088. В целом для вида плодообразование колеблется в зависимости от условий освещенности и погоды в момент цветения очень резко – от 0 до 82%, в среднем – 26% [12, 13-15]. Особи *C. longifolia* «экономят» на образовании генеративных органов, развитии семязачатков, так как вероятность опыления невелика, но семенное размножение обеспечивается высокой реальной семенной продуктивностью одного плода (коэффициент продуктивности цветка – 0,768) [10]. Низкая эффективность опыления определяет и низкие значения реального репродуктивного усилия. Таким образом, репродуктивная тактика *C. longifolia* характеризуется невысоким репродуктивным усилием одного репродуктивного эпизода, но число репродуктивных эпизодов в онтогенезе значительно (по нашим данным периодичность цветения составляет 1,3 года).

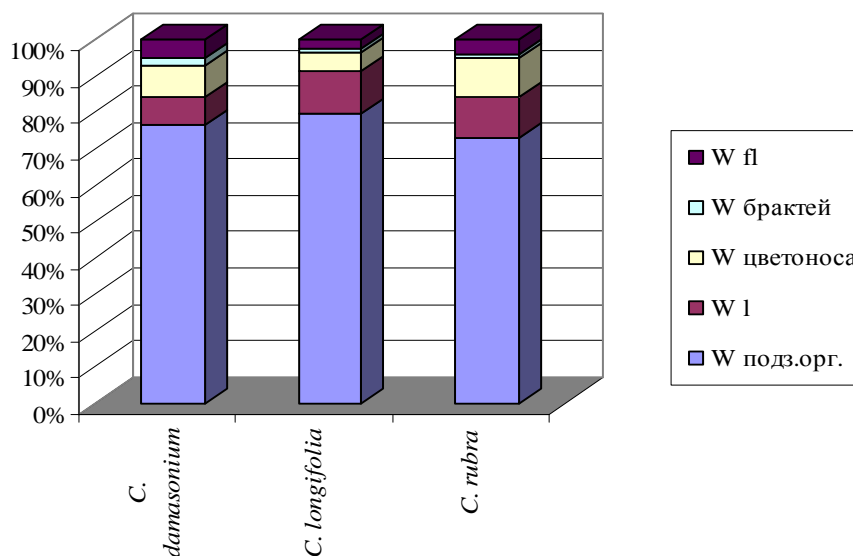


Рис. 1. Аллокация фитомассы у видов рода *Cephalanthera* Rich. в фазе цветения.

*C. damasonium* – факультативно автогамный вид [10] и продолжительность цветения цветка значительно короче, чем у *C. longifolia* и *C. rubra*. На третий-четвертый день с момента раскрытия цветка наблюдается прорастание пыльцы непосредственно в гнездах пыльника и извлечь поллинии уже невозможно. Набухание и прорастание пыльцы связано с проникновением за счет капиллярных явлений в область поллиниев слизи с рыльца. Околоцветник закрывается, преграждая вход насекомым. По мнению многих исследователей [16, 17] развитие автогамного способа опыления у орхидных связано с дефицитом соответствующих опылителей. В случае с *C. damasonium* следует отметить, что цветки ее схожи по морфологии с аллогамной *C. longifolia*, но произрастание под пологом древесно-кустарникового яруса препятствует опылению. В местообитаниях с хорошей

освещенностью изредка цветки *C. damasonium* посещаются пчелами из рода *Halictus*. Но аллогамное опыление возможно лишь в течение двух-трех дней с момента распускания цветка.

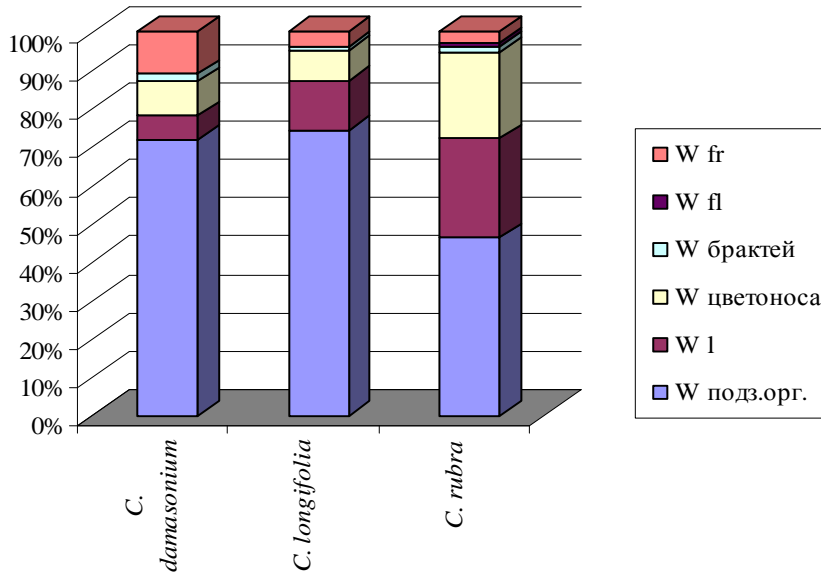


Рис. 2. Аллокация фитомассы у видов рода *Cephalanthera* Rich. в фазе плодоношения.

Аналогия между видовой парой *C. longifolia* – *C. damasonium* и ксеногамно-автогамной парой *Isotria verticilata* (Muhlenderd ex Willdenow) Rafinesgue – *I. medeoloides* (Pursh) Rafinesgue, описанной Л. Мехрхоффом [17], приводит к выводу, что автогамия у *C. damasonium* возникла недавно и еще не оформилась морфологически. Полученные нами данные относительно репродуктивного усилия этой орхидеи свидетельствуют о достаточно глубокой «перестройке» репродуктивной сферы растения. Поскольку число вызревших плодов у *C. damasonium* выше, чем у остальных видов рода, наибольший относительный вклад фитомассы в формирование цветков среди видов рода (см. рис. 1) «оправдывается» высоким значением реального репродуктивного усилия. Так как вероятность опыления близка к 100%, число семязачатков на единицу фитомассы и площади фотосинтезирующей поверхности наименьшее, но каждый из них хорошо развит [10].

*C. rubra*, также как и *C. longifolia*, – аллогамный безнектарный вид, но эффективность опыления выше, что связано с присутствием в местообитаниях кормовых растений опылителей. Цветки *C. rubra* сходны с цветками видов *Campanula* L.. В Швеции эта орхидея опыляется самцами пчел *Chelostoma fuliginosum* Pz. и *Ch. campanularum* Kirby за счет имитации кормового растения *Campanula persicifolia* L. [18]. Отмечается не только морфологическое сходство орхидеи с колокольчиком, но и идентичность спектрального состава отражаемого

лепестками света в видимом для пчел диапазоне. В Крыму *C. rubra* посещается пчелами: *Chelostoma distinctum* Stockhert., *Ch. fuliginosum* и *Ch. florissomne* L.. Насекомые трофически связаны с тремя видами колокольчиков: *Campanula taurica* L., *C. bononiensis* L. и *C. trachelium* L. [19].

В результате значительного сходства с цветками «вознаграждающих» растений в соцветии *C. rubra* может опыляться до 90% цветков, а коэффициент продуктивности генеративного побега имеет среднее значение для видов рода [10]. В связи с этим у *C. rubra* вклад фитомассы в органы репродукции в фазе цветения выше, чем у аллогамной *C. longifolia*, и почти равен *C. damasonium*. Вероятно, *C. rubra* менее тесно связана с грибом по сравнению с облигатно микотрофной *C. longifolia* [13, 20], поэтому созревание плодов в большей мере обеспечивается питательными веществами за счет фотосинтеза (фотосинтетическое усилие и отношение площади фотосинтезирующей поверхности к общей фитомассе выше, чем у остальных видов рода) (см. табл. 2, рис. 2). Развитие органов фотосинтеза обуславливает самые низкие значения числа семян на единицу площади фотосинтезирующей поверхности. Число семян на единицу фитомассы в результате высокой эффективности опыления больше, чем у *C. longifolia*.

Из всего вышесказанного следует, что различия в репродуктивных тактиках видов рода *Cephalanthera*, выражающиеся во вкладе фитомассы в репродуктивные и вегетативные органы, в относительной семенной продуктивности ( $RE_{III}$ ), а также в периодичности цветения, определяются особенностями их биоценотических связей.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Сравнительный анализ репродуктивного усилия и аллокации фитомассы трех видов рода *Cephalanthera* Rich. позволил обнаружить широкую вариабельность средних значений исследуемых показателей как в фазе цветения, так и плодоношения.
2. Выявленные отличия исследуемых видов в особенностях репродукции обусловлены различиями в системах скрещивания орхидей. Факультативно автогамная *C. damasonium* характеризуется значительным вкладом фитомассы в цветки, но число семязачатков, приходящихся на единицу фитомассы особи этого вида невелико. Репродуктивные тактики аллогамных орхидей различаются в зависимости от эффективности опыления. Низкая результативность плодообразования *C. longifolia* определяет незначительный вклад фитомассы в цветки и большую потенциальную семенную продуктивность. Высокая эффективность опыления *C. rubra* сопряжена с развитием соцветия и вспомогательных репродуктивных структур.

#### Список литературы

1. Primack R. B. Components of reproductive effort and yield in goldenrods / R. B. Primack, A.R. Rittenhouse, P. V. August // Amer. J. Bot. – 1981. – Vol. 68, No 6. – P. 855-858.
2. Abrahamson W. G. Growth form and reproductive effort in goldenrods (*Solidago*, *Compositae*) / W.G. Abrahamson, M. D. Gadgil // Amer. Natur. – 1973. – Vol. 107, No 6. – P. 651-661.
3. Лакин Г. Ф. Биометрия / Г. Ф. Лакин. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.

4. Голубець М. Стратегія популяцій рослин у природних і антропогеннозмінених екосистемах Карпат / М. Голубець, Й. Царик. – Львів: Євросвіт, 2001. – 160 с.
5. Марков М. В. Репродуктивное усиление у растений / М. В. Марков, Е. Н. Плещинская // Журн. общ. биологии. – 1987. – Т. 48, № 1. – С. 77-83.
6. Пианка Э. Эволюционная экология / Э. Пианка. – М.: Мир, 1981. – 400 с.
7. Тарановская М. П. Методы изучения корневых систем / М. П. Тарановская. – М.: Сельхозгиз, 1957. – 215 с.
8. Назаров В. В. Методика подсчета мелких семян и семянчиков (на примере сем. *Orchidaceae*) / В.В. Назаров // Бот. журн. – 1989. – Т. 74, № 5. – С. 1194.
9. Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений: Учебно-методическое пособие / Ю. А. Злобин. – Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1989. – 146 с.
10. Назаров В. В. Репродуктивная биология орхидных Крыма: автореферат на соискание учен. степени кандидата биол. наук / В. В. Назаров. – СПб: РАН, 1995. – 26 с.
11. Dafni A. Pollination in *Orchis* and related genera: evolution from reward to deception / A. Dafni // *Orchid biology. Reviews and perspectives, IV.* – Ithaca ect.: Cornell Univ. Press. – 1987. – P. 81-104.
12. Dafni A. The flower biology of *Cephalanthera longifolia* (Orchidaceae) – pollen imitation and facultative floral mimicry / A. Dafni, Y. Ivri // *Plant Syst. and Evol.* – 1981. – Vol. 137, No 4. – P. 529-542.
13. Вахрамеева М. Г. Пыльцеголовник длиннолистный / М. Г. Вахрамеева, Т. И. Варлыгина, П.В. Куликов // Биол. флора Моск. области. – М.: Аргус, - 1996. – Вып. 12. – С. 48-60.
14. Шибанова Н. Л. Исследование некоторых редких видов орхидей в заказнике «Предуралье» / Н.Л. Шибанова // Международная научная конференция «Охраняемые природные территории. Проблемы выявления, исследования, охраны систем»: тез. докл. – Пермь, 1994. – С. 31-33.
15. Шибанова Н. Л. Распространение и биология цветения некоторых видов орхидей Пермской области / Н. Л. Шибанова, Я. В. Долматова // Симпозиум «Проблемы репродуктивной биологии растений»: тез. докл. – Пермь, 1996. – С. 223-235.
16. Pijl L. van der. Pollination mechanisms in orchid / L. van der. Pijl, C. Dodson. – Coral Gables: Univ. Miami Press, 1966. – 244 p.
17. Mehrhoff L. A. Pollination in the genus *Isotria* (Orchidaceae) / L. A. Mehrhoff // *Amer. J. Bot.* – 1983. – Vol. 70, No 10. – P. 1444-1453.
18. Nilsson L. A. Mimesis of bellflower (*Campanula*) by the red orchid *Cephalanthera rubra* / L. A. Nilsson // *Nature.* – 1983 - Vol. 305, No 5937. – P. 799-800.
19. Назаров В. В. Участие пчел рода *Chelostoma* Latr. (Hymenoptera, Megachilidae) в опылении мимикрирующих видов *Cephalanthera rubra* (Z.) Rich. и *Campanula taurica* Juz. в Крыму / В. В. Назаров, С. П. Иванов // Энтотомол. обозр. – 1990. – Т. 9, № 3. – С. 534-537.
20. Burgeff H. Samenkeimung der Orchideen und Entwicklung ihrer Keimpflanzen / H. Burgeff. – Jena: Fischer, 1936. – 312 s.

**Кучер Є.М. Репродуктивне зусилля і репродуктивні тактики видів роду *Cephalanthera* Rich. в Криму / Є.М. Кучер // Вчені записки Таврійського національного університету ім. В.І. Вернадського. Серія „Біологія, хімія”. – 2014. – Т. 27 (66), № 1. – С. 93-101.**

Наведено результати дослідження особливостей репродуктивного зусилля і характеру аллокації фітомаси у видів роду *Cephalanthera* Rich. у фазах цвітіння і плодоношення. Встановлено широка варіабельність середніх значень досліджуваних показників, обумовлена відмінностями в системах схрещування орхідей. Факультативно автогамная *C. damasonium* характеризується значним внеском фітомаси в квітки, але число семязачатков, що припадають на одиницю фітомаси особини цього виду невелика. Репродуктивні тактики аллогамних орхідей розрізняються залежно від ефективності запилення. Низька результативність плодоутворення *C. longifolia* визначає незначний внесок фітомаси в квітки і велику потенційну насінневу продуктивність. Висока ефективність запилення *C. rubra* сполучена з розвитком суцвіття і допоміжних репродуктивних структур.

**Ключові слова:** репродуктивне зусилля, репродуктивна тактика, орхідеї, *Cephalanthera*, Крим.

REPRODUCTIVE EFFORT AND REPRODUCTIVE TACTICS SPECIES OF THE  
GENUS *CEPHALANTHERA* RICH. IN CRIMEA

*Kucher E.N.*

*Taurida National V.I. Vernadsky University, Simferopol, Crimea, Ukraine*

*E-mail: evgenia.kucher@gmail.com*

Plant species belonging to the same genus often differ sharply characteristics of biology and ecology. Important indicators of reproductive plant's strategies and tactics are the reproductive effort and nature allocation phytomass.

In order to study the variability of reproductive effort among species of the same genus we have determined the values of eight allometric parameters in three species of the genus *Cephalanthera* Rich. phases of flowering and fruiting.

The studies were conducted in populations *Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce, *C. longifolia* (L.) Fritsch and *C. rubra* (L.) Rich. on the territory of the Crimean Mountains. As allometric parameters were evaluated: reproductive effort I-IV ( $RE_I$ ,  $RE_{II}$ ,  $RE_{III}$ ,  $RE_{IV}$ ), photosynthetic effort (LWR) and photosynthetic surface area per unit of a biomass (LAR). The lowest contribution's meaning to the organs of reproduction in the connection to the total biomass of photosynthetic surface area and has a *C. longifolia* in the flowering stage. But the value of the number of ovules per unit area and biomass of photosynthetic surface below in *C. damasonium*. *C. longifolia* is characterized the highest values of photosynthetic efforts and photosynthesizing surface area related to the total phytomass. In the fruiting phase, depending on the method of determining the location of reproductive efforts kinds largest parameter changes. In most cases, the most important is *C. damasonium*, but photosynthetic effort and photosynthetic surface area ratio to the total biomass of this species are the lowest.

Identified differences in the features of the studied species reproduction due to differences in mating systems of orchids. Optional autogamous *C. damasonium* characterized by a significant contribution to the biomass of flowers, but the number of ovules per unit biomass of individuals of this species is small. Reproductive tactics allogamous orchids vary depending on the efficiency of pollination. Low efficiency of fruit *C. longifolia* defines a minor contribution to the biomass of flowers and a greater potential seed production. High efficiency of pollination *C. rubra* is associated with the development of inflorescence and assisted reproductive structures.

**Keywords:** reproductive effort, reproductive tactics, orchids, *Cephalanthera*, Crimea.

References

1. Primack R.B., Rittenhouse A.R., August P.V., Components of reproductive effort and yield in goldenrods, *Amer. J. Bot.*, **68**, 855 (1981).
2. Abrahamson W.G., Gadgil M.D., Growth form and reproductive effort in goldenrods (*Solidago, Compositae*), *Amer. Natur.*, **107**, 651 (1973).
3. Lakin G.F., *Biometrics*, 352 p. (Higher School, Moscow, 1990).
4. Holubets M., Tsaryk J., *The plants populations' strategy in natural and antropogennochanging Carpathians ecosystems*, 160 p. (Yevrosvit, Lviv, 2001).



5. Markov M.V., Pleshchinskaya E.N., Reproductive effort in plants, *J. of Gen. Biol.*, **48**, 77 (1987).
6. Pianka E., *Evolutionary ecology*, 400 p. (Mir, Moscow, 1981).
7. Taranovskaya M.P., *Methods of studying root systems*, 215 p. (Selkhozgiz, Moscow, 1957).
8. Nazarov V.V., Method of calculation of small seeds and ovules (for example, fam. *Orchidaceae*), *Bot. J.*, **74**, 1194 (1989).
9. Zlobin Y.A., *Principles and methods of studying the coenotic plant populations*, 146 p. (Kazan State University, Kazan, 1989).
10. Nazarov V.V., *Reproductive biology of the orchid in Crimea*, 26 p. (RAS, Saint-Petersburg, 1995).
11. Dafni A. Pollination in *Orchis* and related genera: evolution from reward to deception, *Orchid biology. Reviews and perspectives*, **4**, 81 (1987).
12. Dafni A., The flower biology of *Cephalanthera longifolia* (Orchidaceae) – pollen imitation and facultative floral mimicry, *Plant Syst. and Evol.*, **137**, 529 (1981).
13. Vahrameeva M.G., Varlygina T.I., Kulikov P.V., *Cephalanthera longifolia*, *Biol. flora of the Moscow region*, **12**, 48 (1996).
14. Shibanova N.L., Study of some rare species of orchids in the reserve "Urals", *Abstracts of International Scientific Conference "Protected Natural Areas. Problem identification, research, protection systems"*, (Perm, 1994), p. 31.
15. Shibanova N.L., Dolmatova Y.V., Distribution and biology of flowering some orchids' species Perm Region, *Abstracts of Symposium "Problems of Reproductive Biology of Plants"*, (Perm, 1996), p. 223.
16. Pijl L. van der, *Pollination mechanisms in orchid*, 244 p. (Univ. Miami Press, Coral Gables, 1966).
17. Mehrhoff L.A., Pollination in the genus *Isotria* (Orchidaceae), *Amer. J. Bot.*, **70**, 1444 (1983).
18. Nilsson L.A., Mimesis of bellflower (*Campanula*) by the red orchid *Cephalanthera rubra*, *Nature*, **305**, 799 (1983).
19. Nazarov V.V., Ivanov S.P., Participation bees kind *Shelostoma* Latr. (Hymenoptera, Megachilidae) in the pollination of mimicking species *Cephalanthera rubra* (Z.) Rich. and *Campanula taurica* Juz. In Crimea, *Entomol. Review*, **9**, 534 (1990).
20. Burgeff H., *Samenkeimung der Orchideen und Entwicklung ihrer Keimpflanze*, 312 s. (Fischer, Jena, 1936).

Поступила в редакцию 26.01.2013