

УДК 582.594.2:581.162.3(292.471)

Сравнительный анализ особенностей опыления орхидей *Anacamptis morio caucasica* в двух ценопопуляциях в Предгорной зоне Крыма

Курамова В. В., Сволынский А. Д., Иванов С. П.

Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского
Симферополь, Республика Крым, Россия
viktoriya.bekirova@ya.ru, svolinskiy@gmail.com, spi2006@list.ru

Проведено изучение особенностей опыления орхидей *Anacamptis morio caucasica* в двух пунктах Предгорного Крыма: в урочище Аян (Симферопольский район) и на горе Бакла (Бахчисарайский район). Проведена оценка относительной численности опылителей орхидей, привлекательности цветков для опылителей и уровня опыления в каждом из пунктов. Данные показатели процесса опыления орхидей получены в результате подсчета соотношения числа цветков восьми различных состояний, возникающих после посещения цветка опылителем. Оценка относительной численности опылителей была проведена на основании подсчета доли «цветков первого свидания» – цветков, которые опылитель посетил в первый раз. Привлекательность цветков орхидей для опылителей оценивалась по величине коэффициента повторности посещения цветков, который представлял среднее число цветков орхидей, которые последовательно посетил один опылитель за время фуражировки в месте произрастания орхидей. Выявлена несколько большая плотность опылителей орхидей и повторность посещения ими цветков на горе Бакла по сравнению с урочищем Аян. Эти небольшие превышения в совокупности обеспечили более высокий уровень опыления цветков орхидей на горе Бакла – 64 % по сравнению с 58 %. Сходство в соотношении числа опылителей, посещающих цветки более и менее уверенно, свидетельствует о сходстве видового состава комплекса опылителей орхидей в двух пунктах ее произрастания. Большая привлекательность цветков орхидей на горе Бакла, предположительно, объясняется различиями в цветовой гамме окраски цветков нектароносных растений, цветущих одновременно с орхидеей в данном местообитании, и большей долей соцветий яснотки пурпурной (*Lamium purpureum*) – основного объекта мимикрии орхидей *A. morio caucasica*. Выявленные уровни опыления орхидей *A. morio caucasica* как в одном, так и в другом пункте ее произрастания в Крыму являются относительно высокими для вида, использующего механизм обманного привлечения опылителей.

Ключевые слова: *Anacamptis morio caucasica*, уровень опыления, привлекательность цветков, эффективность деятельности опылителей, Крымский полуостров, Предгорная зона Крыма.

ВВЕДЕНИЕ

Крымский полуостров, благодаря наличию нескольких природных зон и разнообразию ландшафтов, обладает богатой флорой. Здесь произрастает более 2,5 тысяч видов сосудистых растений (Ена, 2012). В составе флоры много уникальных видов: реликтов, эндемиков, видов со сложной биологией и экологией. К таким видам можно отнести представителей семейства орхидные (Orchidaceae). В Крыму установлено произрастание 45 видов орхидей (Фатерыга, 2019). Все виды этого семейства относятся к редким и занесены в Красную книгу Республики Крым (Красная книга..., 2016), а 24 из них – в Красную книгу Российской Федерации (Красная книга..., 2008). Большинство орхидей относятся к перекрестноопыляемым видам, поэтому важным фактором, обеспечивающим их сохранение, является своевременное и качественное опыление. Достаточность опыления является непременным условием благополучия видов и во многом определяет возможное увеличение или уменьшение числа особей в популяции (Вахрамеева, Денисова, 1988). Пыльца орхидей заключена в специальных структурах (поллиниях или поллинариях) и не может быть использована опылителями ни для собственного питания, ни для выкармливания потомства. Кроме того, у большинства видов орхидных цветки не выделяют нектар. Такие орхидеи привлекают опылителей на свои цветки различными способами обмана (Дарвин, 1950; Dafni, 1984; Ackerman, 1986; Vereecken et al. 2010). Основными способами обманной аттракции являются: цветковая мимикрия, обман

неопытных опылителей, сексуальное привлечение. Первые два способа часто используются одновременно. Такие сложные способы привлечения опылителей делают орхидеи крайне уязвимыми, в особенности в природной среде, подверженной прессу антропогенных факторов. Поэтому детальное изучение особенностей опыления орхидей представляет собой актуальную научную задачу, от успешного решения которой зависит судьба этих замечательных растений.

Анакамптис кавказский – *Anacamptis morio* subsp. *caucasica* (K. Koch) H. Kretzschmar, Eccarius et H. Dietr. (= *Orchis picta* auct.) – редкий европейско-средиземноморский подвид более широко распространенного в Европе вида – анакамптис дремлик (*Anacamptis morio* (L.) R.M.Bateman, Pridgeon & M.W.Chase).

Основные биотопы анакамптиса кавказского в Крыму – луга, степи, лесные поляны, открытые солнцу участки среди кустарников (Красная книга..., 2016). Анакамптис кавказский – это многолетнее травянистое растение. Высота генеративных особей – до 30 (40) см, у стебля располагается розетка из нескольких продолговатых листьев. Соцветие цилиндрическое, колосовидное, состоит из 10–25 цветков. Имеет высокую степень изменчивости окраски цветка: от фиолетового до розового, иногда встречаются соцветия с белыми цветками. Губа посередине более светлая, с темными крапинками. Период цветения зависит от высоты н. у. м., общая продолжительность цветения – два месяца: с середины апреля до середины июня. Цветки перекрестноопыляемые, безнектарные, привлекают опылителей (различные виды пчел, включая шмелей) обманом (Красная книга..., 2016).

Цель работы – провести сравнительный анализ особенностей опыления орхидеи *A. morio caucasica* в двух ценопопуляциях, расположенных в Предгорной зоне Крыма.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект изучения – генеративные особи анакамптиса кавказского – *Anacamptis morio caucasica*, произрастающие в двух пунктах Предгорной зоны Крыма (рис. 1).

Пункты исследования. Пункт первый – урочище Аян в окрестностях села Перевальное (Симферопольский район, Республика Крым); высота над уровнем моря 485 м.

Пункт второй – плато горы Бакла, вблизи села Скалистое (Бахчисарайский район, Республика Крым); высота над уровнем моря 417 м.

Сбор полевого материала проводили в мае – июне 2019 года.

Оценка деятельности опылителей. Для оценки характера взаимоотношений между цветками анакамптиса кавказского и опылителями использовали методику, в основу которой положен подсчет соотношения цветков, находящихся в различном состоянии после того, как их посетил опылитель (Иванов, Холодов, 2002). Цветок орхидеи *A. morio caucasica* относится к *Orchis*-типу, после посещения его опылителем он может принять одно из восьми состояний. Схематические изображения этих восьми состояний представлены на рисунке 2. Сразу после распускания в цветке орхидеи наблюдается наличие двух гемиполлинариев и рыльце чистое от массул. На рисунке 2 это состояние цветка представлено как нулевое (0). В таком состоянии цветок пребывает до посещения его опылителем. После посещения цветка насекомым-опылителем цветок может лишиться одного или двух гемиполлинариев, а на рыльце его пестика могут появиться пыльца в виде массул – с двух или одной стороны рыльца. В какое именно состояние из 8-ми возможных перейдет цветок зависит от того, насколько активно ведет себя опылитель при посещении цветка в попытках добыть нектар, а также от того, впервые ли опылитель встретился с цветком орхидеи или он уже посещал цветки этой орхидеи и несет на себе один или большее число гемиполлинариев.

В частности, при уверенном посещении цветка опылителем (опылитель полностью погрузил голову в цветок и прижался к мешочкам, скрывающим висцидии) опылитель покидает цветок, унося на себе оба гемиполлинария, и цветок приобретает состояние 1 (рис. 2). При менее уверенном, осторожном посещении цветка опылитель выносит только один поллинарый, при этом цветок приобретает состояние 5. Эти два состояния цветков



Рис. 1. Карты местности с указанием места локализации (белые кружки) исследуемых ценопопуляций *Anacamptis morio caucasica*
 a – урочище Аян; b – гора Бакла. Использован снимок с сервиса GoogleMaps.

++	--	--	+-	++	+-	--	+-	++
--	--	++	++	++	--	-+	-+	-+
0	1	2	3	4	5	6	7	8

Рис. 2. Схематическое изображение возможных состояний цветка орхидеи *Orchis*-типа. Нулевое состояние (0) соответствует состоянию свежераспустившегося цветка, до посещения его опылителем; + – наличие гемиполлинария в цветке (верхний ряд значков) или массул на рыльце пестика (нижний ряд значков); -- отсутствие гемиполлинариев в цветке или массул на рыльце пестика.

приобретает, если цветок посетил опылитель, ранее не посещавший ни одного цветка орхидеи. Эти цветки мы выделили в особую группу «цветков первого свидания».

При посещении цветка орхидеи опылителем, который до этого уже посещал цветок орхидеи и, следовательно, нес на себе один или более гемиполлинариев, цветок мог приобрести одно из шести состояний – 2, 3, 4 или 6, 7, 8. Первые три состояния (2–4) возникали, если опылитель прилетел на цветок, неся на себе два и более гемиполлинариев, а

три других состояния (6–8) – если опылитель нес на себе только один гемиполлиний. Какое именно из этих состояний приобретал цветок, зависело от активности опылителя. При уверенном посещении цветка опылитель не только оставляет часть массул на каждой из двух сторон рыльца пестика, но и выносит из цветка два гемиполлиния. При самом осторожном посещении цветка опылитель извлекает только один из гемиполлиний или даже не извлекает ни одного, оставив массулы только на одной стороне рыльца пестика (8-е состояние).

Таким образом, состояние цветков в изучаемой ценопопуляции отражает характер взаимоотношений опылителей с орхидеей в изучаемой ценопопуляции.

Характер взаимоотношений опылителей с орхидеей *A. morio caucasica* и результаты их деятельности в двух изучаемых ценопопуляциях мы проводили в ходе сравнительного анализа диаграмм, отражающих соотношение числа цветков различного состояния (рис. 3), и расчета трех количественных показателей активности опылителей (см. ниже).

Оценку соотношения числа цветков разного состояния, результаты которой были использованы для построения диаграмм, проводили во второй половине периода цветения. Просмотр цветков для оценки их состояния проводили в полевых условиях с использованием лупы, без изъятия соцветий орхидей из природы. Просмотрено по 30 соцветий анакамптиса кавказского в каждой ценопопуляции, 302 цветков просмотрено в урочище Аян и 304 – на горе Бакла.

Расчет количественных показателей активности опылителей. «Доля цветков первого свидания» – этот показатель вычисляется суммированием долей цветков, находящихся в 1-м и 5-м состояниях. Данный показатель отражает относительную численность опылителей орхидей, которые решились на посещение цветка орхидеи хотя бы один раз. Чем выше значение этого показателя, тем больше численность таких опылителей в данном месте произрастания орхидеи по сравнению с другим местом при прочих равных условиях, влияющих на активность опылителей. Второй показатель – «коэффициент повторности посещения цветков» рассчитывается как соотношение (частное от деления) суммы долей цветков всех состояний (с 1-го по 8-е) и суммы долей цветков 1-го и 5-го состояний (цветки первого свидания). Величина данного показателя показывает, сколько цветков орхидеи в среднем посетил один опылитель за время пребывания на ценопопуляции. Показатель характеризует степень привлекательности цветков орхидеи для опылителей. Его минимальная величина – 1 означает, что каждый из опылителей посетил только один цветок орхидеи, значение 2 указывает на то, что в среднем каждый опылитель посетил 2 цветка орхидеи и так далее. Понятно, что чаще всего этот показатель имеет дробное значение. Третий показатель – «уровень опыления цветков» рассчитывается как сумма долей цветков шести состояний – 2–4 и 6–8. То есть, представляет суммарную долю всех опыленных цветков в изучаемой ценопопуляции.

В связи с тем, что *A. morio caucasica* привлекает опылителей обманным путем за счет подражания цветкам нектаросодержащих видов растений, цветущих одновременно с орхидеей, нами проводился **учет численности соцветий** таких модельных видов растений и оценка степени совпадения цветовой гаммы окраски их цветков с цветками орхидеи. Учеты численности проводили маршрутным методом, передвигаясь от одного соцветия к ближайшему. Обследовалась территория в радиусе 100–250 м от центра ценопопуляции.

Определение растений проводили по (Рубцов, 1972). Названия растений по (Ена, 2012; Efimov, 2020).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты оценки доли цветков различного состояния и основные показатели, характеризующие взаимоотношения пчел-опылителей и орхидеи *A. morio caucasica* в двух ценопопуляциях Предгорного Крыма, представлены на рисунке 3. Характеристика каждого из 8-ми состояний цветка дана в предыдущем разделе и представлена на рисунке 2.

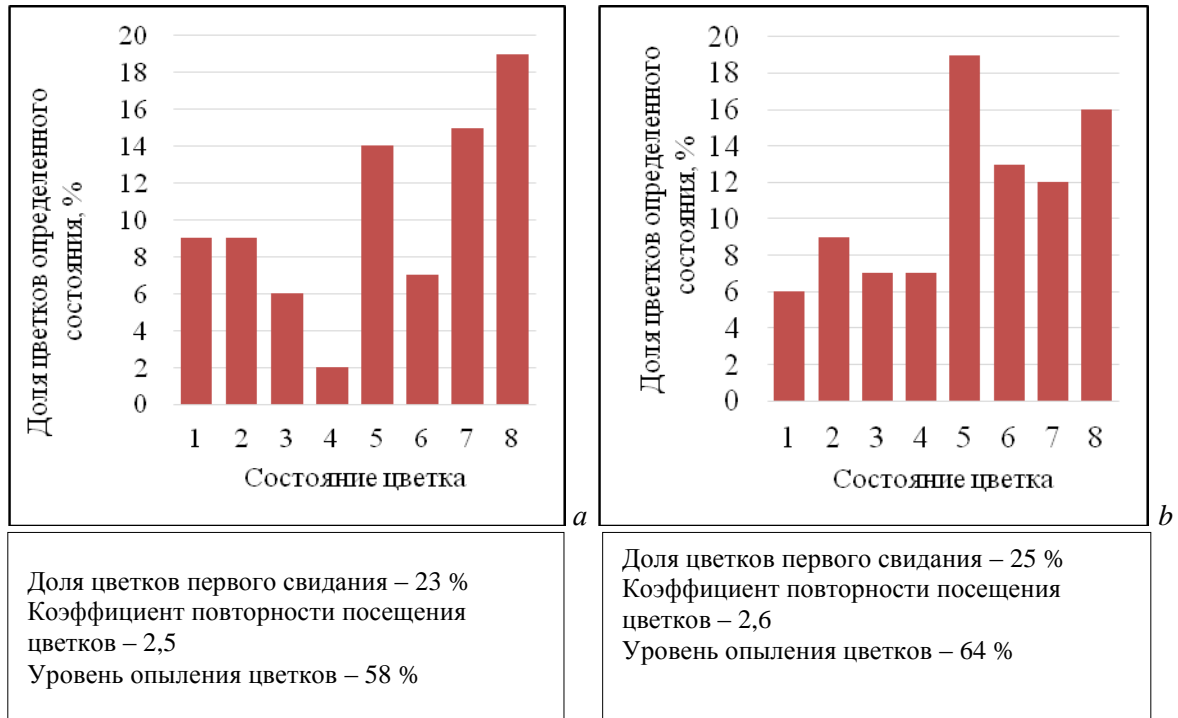


Рис. 3. Доля цветков разного состояния и основные показатели деятельности опылителей орхидеи *Anacamptis morio caucasica* в урочище Аян (a) и на горе Бакла (b)

Прежде всего, следует отметить общее сходство диаграмм по соотношению совокупной доли опылителей, посещающих цветки уверенно (состояния 1–4) и менее уверенно (состояния 5–8), что свидетельствует о сходстве видового состава комплекса опылителей орхидеи в этих двух пунктах ее произрастания.

Доля цветков первого свидания оказалась немного выше на горе Бакла – 25 % по сравнению с 23 % в урочище Аян. То есть, на горе Бакла численность опылителей, проявивших внимание к цветкам орхидеи, была больше в 1,1 раза. Коэффициент повторности посещения цветков также оказался выше на горе Бакла, где каждый из опылителей посетил в среднем 2,6 цветка, что немного выше, чем в урочище Аян (2,5 цветка).

Большая численность опылителей в совокупности с более высоким коэффициентом повторности посещения цветков на горе Бакла обеспечили в этой ценопопуляции *A. morio caucasica* более высокий уровень опыления по сравнению с ценопопуляцией в урочище Аян: 64 % по сравнению с 58 %.

A. morio caucasica относится к безнектарным мелиттофильным орхидеям. Цветки анакамптиса кавказского не содержат нектара и ничем не вознаграждают опылителей. Привлечение опылителей, как уже отмечалось выше, осуществляется путем их обмана за счет сходства цветков орхидеи с цветками кормовых растений опылителей. Для выявления видов растений, служащих *A. morio caucasica* моделями для подражания, нами проведена оценка состава и относительной численности соцветий мелиттофильных растений, цветущих одновременно с *A. morio caucasica* в двух пунктах произрастания орхидеи, а также сравнение цветовой гаммы окраски их цветков и цветовой гаммы окраски цветков орхидеи. Результаты такой оценки представлены на рисунке 4.

Окраска цветков *A. morio caucasica* варьирует от темно-фиолетового до розового, также широко варьируют количество и плотность цветков в соцветии (рис. 5).

Благодаря этой вариабельности, круг видов растений, способных выполнять роль моделей для анакамптиса кавказского, достаточно широк. В качестве моделей по цвету цветка в двух пунктах исследований можно выделить до 10 видов растений (рис. 4, 6): в урочище Аян – 6 видов, на Бакле – 8 видов (рис. 4).

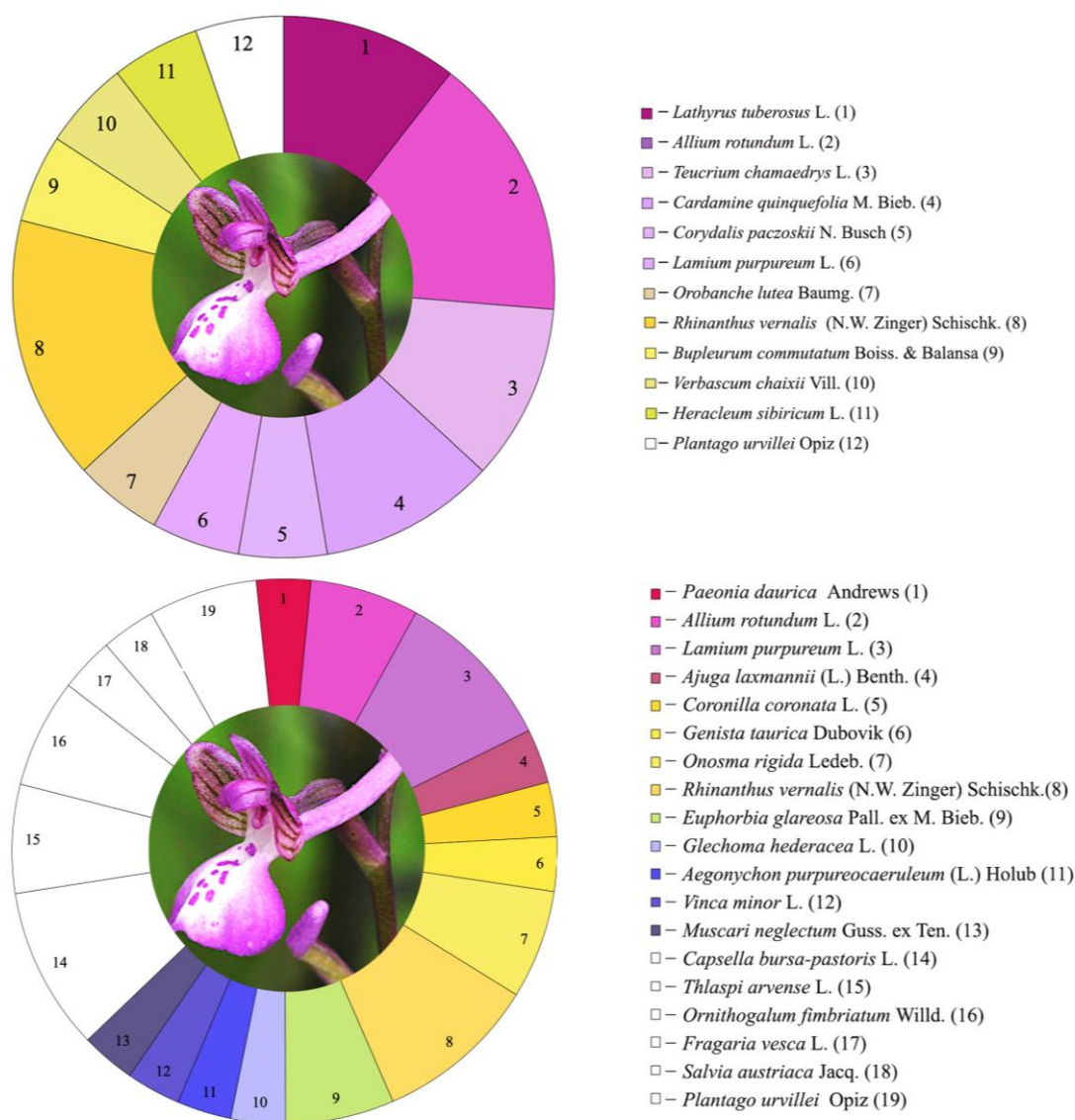


Рис. 4. Относительная численность соцветий и цветовая гамма цветков растений, цветущих одновременно с *Anacamptis morio caucasica* в двух пунктах Крыма

Верхняя диаграмма – урочище Аян, нижняя – гора Бакла. Цвет секторов подобран в соответствии с окраской цветков соответствующих видов растений.

Кроме окраски цветков, не меньшее значение имеют размеры и форма соцветия и цветка модельных растений. Если оценивать в баллах степень сходства выявленных моделей по совокупности факторов (цвет венчика цветка, его размеры и форма, размеры и форма соцветия), то наибольшее количество баллов получила яснотка *Lamium purpureum* L.

Кроме совпадения по внешнему виду соцветий, определенное значение для эффективности модельных растений имеет и степень совпадения их сроков цветения со сроками цветения *A. morio caucasica*. И в этом отношении также лидирует *L. purpureum*, цветение которого начинается до начала цветения *A. morio caucasica* и продолжается весь период цветения орхидеи.

Доля соцветий этого вида растений среди соцветий синего оттенка цвета всех видов растений составила в урочище Аян 8 %, а на горе Бакла – 26 %.



Рис. 5. Цветовая гамма цветков *Anacamptis morio caucasica* растений, произрастающих в Крыму (фото С. Иванова)



Рис. 6. Соцветия некоторых видов растений, которые, благодаря окраске венчика цветка, выполняют роль моделей для цветковой мимикрии *Anacamptis morio caucasica*

По порядку слева направо, начиная с верхнего ряда: *Lamium purpureum* L. (фото П. Евсеенкова, последующие фото С. Иванова), *Allium rotundum* L., *Teucrium chamaedrys* L., *Corydalis paczoskii* N. Busch, *Cardamine quinquefolia* (M. Bieb.) Schmalh, *Glechoma hederacea* L., *Vinca minor* L., *Aegonychon purpureocaeruleum* (L.) Holub.

Возможно, что именно бóльшая доля *L. purpureum* в сочетании с бóльшим числом модельных видов в целом, а также большой диапазон их цветовой гаммы на горе Бакла обеспечили более высокий уровень опыления анакамптиса кавказского в данном пункте.

В целом, как в одном, так и в другом пунктах произрастания анакамптиса кавказского в Крыму нами зафиксирован относительно высокий уровень опыления. В обзорной работе по опылению орхидей Крыма (Иванов и др., 2009б) в качестве опылителей *A. morio caucasica* приводится список из 23 видов пчел и указывается на колебание уровня опыления этого вида по отдельным пунктам произрастания и отдельным сезонам от 20 до 75 %. Среднее значение –

около 45 %. Эти сведения приводятся на основании анализа литературных данных (Волокитин и др., 1992; Холодов и др., 1998; Иванов, Холодов, 1999 2001, 2002, 2003; Холодов, Иванов, 2002; Тягнирядно, Фатерыга, 2005; Иванов и др., 2008; 2009a) и наблюдений авторов. В обзорной работе Ж. Классенса и Ж. Клейнена (Claessens, Kleynen, 2011) приводятся сведения об уровне опыления *A. morio* для 34 пунктов его произрастания в пределах всего ареала вида. При колебании от 4,3 до 54,4 % средний уровень завязывания плодов (fruit set) составил 30,7 %. В качестве опылителей приводится 23 вида пчел и 4 вида бабочек. Детальные исследования антэкологии *A. morio*, проведенные на острове Оланд в Балтийском море (Nilsson, 1984), показали, что этот вид ятрышника опыляют 7 видов пчел, в том числе 3 вида шмелей, которые являются основными опылителями. На основании детального изучения цветковых спектров цветков кормовых растений шмелей установлено, что наиболее близки к окраске цветков *A. morio* в диапазоне цветов, воспринимаемых пчелами, цветки чины горной (*Lathyrus montanum* Bernh.) и яснотки пурпурной (*L. purpureum*). На основании этих и некоторых других данных сделан вывод об особом значении этих видов для обеспечения эффективности обманной стратегии *A. morio*. Наши данные подтверждают эти выводы в отношении *L. purpureum*, присутствие которого в несколько большем числе на горе Бакла, обеспечило более высокий уровень опыления *A. morio* в этой ценопопуляции.

Исключительный интерес для оценки эффективности механизма обманного способа привлечения опылителей представляют сведения, полученные в ходе экспериментального привнесения нектара в цветки *A. morio* и последующих наблюдений за деятельностью шмелей-опылителей (Johnson et al., 2004). Этот эксперимент позволил выявить плюсы и минусы искусственного привнесения нектара в цветки безнектарного вида орхидеи. В частности, показано увеличение количества цветков, посещенных шмелями на одном соцветии, и числа извлеченных гемиполлинириев. Однако и первое (увеличение количества цветков, посещенных шмелями на одном соцветии), и второе (увеличение числа извлеченных гемиполлинириев) не способствовало увеличению эффективности работы опылителей. В первом случае отмечено некоторое увеличение доли самоопыленных цветков (самоопыление цветков в пределах соцветия). Во втором – отсутствие положительного эффекта в переносе пыльцы в целом. Вынос одним опылителем более двух поллинириев не приводит ни к повышению качества опыления, ни к увеличению числа опыленных цветков. То есть, экспериментальное привнесение нектара в цветки безнектарной орхидеи не улучшило ситуацию с опылением *A. morio* в целом, а только привело к сбою хорошо налаженного механизма опыления.

В целом, большой разброс уровня опыления *A. morio* как в Крыму, так и по всему ареалу свидетельствует о возможных сбоях в работе механизма обманной аттракции в отдельных местах его произрастания в отдельные сезоны. В то же время, при благоприятных условиях уровень опыления этого вида может быть достаточно высоким. Средний уровень опыления *A. morio* как в целом по всему ареалу (30,7 %), так и по Крыму (47,7 % с учетом всех известных данных, включая данные по Бакле и Аяну за 2019 год) следует признать относительно высоким.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе изучения особенностей опыления орхидеи *Anacamptis morio caucasica* в двух пунктах Предгорного Крыма – в урочище Аян (Симферопольский район) и на горе Бакла (Бахчисарайский район) – выявлена несколько большая плотность опылителей на горе Бакла по сравнению с урочищем Аян (в 1,1 раза) и большая повторность посещения ими цветков – коэффициент повторности в первой ценопопуляции составил величину 2,6, а во второй – 2,5.

Несколько большие величины показателей в совокупности обеспечили более высокий уровень опыления цветков орхидеи на горе Бакла – 64 % по сравнению с 58 %. Сходство в соотношении долей опылителей, посещающих цветки более уверенно и менее уверенно, свидетельствует о сходстве видового состава комплекса опылителей орхидеи в двух исследованных пунктах.

Большая привлекательность цветков орхидеи на горе Бакла (о чем свидетельствует большая величина повторности посещения цветков), предположительно объясняется различиями в широте диапазона цветовой гаммы окраски цветков нектароносных растений, цветущих одновременно с орхидеей в данном местообитании, большим числом их видов и большей долей яснотки пурпурной (*Lamium purpureum*) – основного объекта мимикрии орхидеи *A. morio caucasica* в данном пункте.

Выявленные уровни опыления *A. morio caucasica* как в одном, так и в другом пункте ее произрастания в Крыму являются относительно высокими для вида, использующего обманное привлечение опылителей.

Список литературы

- Вахрамеева М. Г., Денисова В. Д. Орхидеи и их охрана // Природа. – 1988. – № 6. – С. 44–55.
- Волокитин Ю. С., Алексеев А. А., Назаров В. В. Козволюционные аспекты взаимоотношений в системе «опылитель – цветок» на примере различных популяций *Orchis picta* Loisel. // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 1992. – Вып. 74. – С. 16–22.
- Дарвин Ч. Опыление орхидей насекомыми. Перекрестное опыление и самоопыление. Т. 6. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – 696 с.
- Ена А. В. Природная флора Крымского полуострова. – Симферополь: Н. Оріанда, 2012. – 232 с.
- Иванов С. П., Фатерыга А. В., Тягнирядно В. В. Сравнительная оценка эффективности опыления орхидей в урочище Аян // Бюллетень Никитского ботанического сада. – 2008. – Вып. 97. – С. 10–14.
- Иванов С. П., Фатерыга А. В., Тягнирядно В. В. Эффективность опыления орхидей (Orchidaceae), цветущих одиночно и группами // Бюллетень Никитского ботанического сада. – 2009а. – Вып. 98. – С. 22–26.
- Иванов С. П., Холодов В. В., Фатерыга А. В. Орхидеи Крыма: состав опылителей, разнообразие систем и способов опыления и их эффективность // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология, химия». – Симферополь: ТНУ, 2009б. – Т. 22, № 1. – С. 24–34.
- Иванов С. П., Холодов В. В. Экология опыления орхидеи *Orchis picta* Loisel. (Orchidaceae) в Крыму // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. – 1999. – № 2. – С. 7–9.
- Иванов С. П., Холодов В. В. Сравнительный анализ видового состава и эффективности работы пчел-опылителей орхидеи *Orchis picta* Loisel. на охраняемых и не охраняемых территориях в Крыму // Заповедники Крыма на рубеже тысячелетий (Материалы республиканской конференции). – Симферополь, 2001. – С. 45–48.
- Иванов С. П., Холодов В. В. Антэкология опыления орхидеи *Orchis picta* (Orchidaceae) в Крыму // Тезисы докладов II международной конференции по анатомии и морфологии растений. – СПб, 2002. – С. 147–148.
- Иванов С. П., Холодов В. В. Анализ характера опыления безнектарных орхидей (Orchidaceae) в зависимости от их пространственного размещения // Вопросы развития Крыма (Научно-практический дискуссионно-аналитический сборник). – Симферополь, 2004. – Вып. 15: Проблемы инвентаризации крымской биоты. – С. 57–65.
- Коммонер Б. Замыкающийся круг. – Л.: Гидрометеиздат, 1974. – 280 с.
- Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы. Издание второе, исправленное. – Симферополь: Ариал, 2016. – 480 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 855 с.
- Рубцов Н. И. Определитель высших растений Крым. – Л.: Наука, 1972. – 550 с.
- Тягнирядно В. В., Фатерыга А. В. Особенности опыления орхидеи *Orchis picta* (Orchidaceae) в урочище Аян // Заповедники Крыма: Заповедное дело. Биоразнообразие. Экообразование (Материалы III научной конференции, Симферополь, 22 апреля 2005 г.). – Часть 1: География. Заповедное дело. Ботаника. Лесоведение. – Симферополь, 2005. – С. 277–279.
- Фатерыга А. В. Новый чеклист орхидных (Orchidaceae) флоры Крыма // Экосистемы. – 2019. – Вып. 17. – С. 38–43.
- Холодов В. В., Иванов С. П. Экология опыления ятрышника раскрашенного в Крыму // Морські біотехнічні системи. Збірник наукових статей. – Севастополь, 2002. – С. 263–268.
- Холодов В. В., Назаров В. В., Иванов С. П. Видовой состав пчел (Hymenoptera, Apoidea) опылителей некоторых видов орхидей в Крыму // Экосистемы Крыма их оптимизация и охрана (Тематич. сб. научн. тр.). – Симферополь: СГУ, 1998. – Вып. 10. – С. 81–86.
- Ackerman J. D. Mechanisms and evolution of food-deceptive pollination systems in orchids // Lindleyana. – 1986. – N 1. – P. 108–113.
- Dafni A. Mimicry and deception in pollination // Annual Review of Ecology and Systematics. – 1984. – 15. – P. 259–278.
- Claessens J., Kleynen J. The flower of the European orchid. Form and function. – Netherlands: Schrijen-Lippertz, 2011. – 440 p.
- Efimov P. G. Orchids of Russia: annotated checklist and geographic distribution // Nature Conservation Research. – 2020. – Vol. 5 (Suppl.1). <https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2020.018>

Johnson S. D., Peter C. I., Agren J. The effects of nectar addition on pollen removal and geitonogamy in the non-rewarding orchid *Anacamptis morio* // Proceedings of the Royal Society of London. Series B. – 2004. – 271. – P. 803–809.

Nilson L. A. Anthecology of *Orchis morio* (Oscidaceae) at its Outpost in the North // Nota Acta Regiae Societatis Societiarum Upsaliensis. – 1984. – Ser. V:C. – Vol. 3. – P. 167–179.

Vereecken N. J., Dafni A., Cozzolino S. Pollination Syndromes in Mediterranean Orchids – Implications for Speciation, Taxonomy and Conservation // Botanical Review. – 2010. – 76. – P. 220–240.

Kuramova V. V., Svolynskiy A. D., Ivanov S. P. Comparative analysis of the features of pollination of *Anacamptis morio caucasica* orchids in two habitats in the Foothill zone of Crimea // Ekosistemy. 2020. Iss. 22. P. 72–81.

The study of the features of pollination of the Orchid *Anacamptis morio caucasica* in two sites of the Foothill Crimea - in the Ayan tract (Simferopol district) and on the Bakla Mountain (Bakhchisarai district) assessed the relative number of orchid pollinators. The estimation of the relative number of orchid pollinators, the attractiveness of flowers for pollinators and the pollination level at each research site was conducted. Given indicators of the orchid pollination process were obtained as a result of the calculation of the ratio of the number of flowers in eight different conditions occurring after visit of pollinators to flowers. The estimation of the relative number of pollinators was based on the calculation of the percentage of “first date flowers”, i.e. the flowers that were visited by the pollinator for the first time. The attractiveness of flowers for pollinators was estimated by the value of a repeat flower visit coefficient that gave an average number of orchid flowers that were sequentially visited by one pollinator during forage at the orchid growth place. Slight excesses in the number of orchids pollinators and repeat flower visits were registered on Bakla mountain in comparison with Ayan tract: 25% and 23%, 2.6 and 2.5 respectively. These slight excesses together provided a higher pollination level of the orchid flowers on the Bakla mountain, i.e. 64% compared to 58%. The common similarity in the ratio of the number of pollinators visiting flowers more or less confidently indicates the similarity of the species composition of the orchid pollinators complex in two studied sites of the orchid growth. The great attractiveness of orchid flowers on the Bakla mountain presumably explained by the difference in the color gamut of flower plants that bloom simultaneously with the orchid in given habitat, as well as by a larger proportion of inflorescences of *Lamium purpureum* that is the main object of mimicry of the orchid *A. morio caucasica*. The revealed pollination levels of *A. morio caucasica* in both research sites are relatively high for a species using the deceptive attraction of pollinators that is characteristic for this kind of orchid.

Key words: *Anacamptis morio caucasica*, pollination level, attractiveness of flowers, efficiency of pollinators, Crimean Peninsula, Foothill Crimea.

Поступила в редакцию 15.01.20