

УДК 582.594.2[631.527.82+57.017.3]

Т.М. ЧЕРЕВЧЕНКО, Л.І. БУЮН, Л.А. КОВАЛЬСЬКА

Національний ботанічний сад ім. М.М. Гришка НАН України
Україна, 01014 м. Київ, вул. Тімірязєвська, 1

ПРИСТОСУВАННЯ ОРХІДНИХ (ORCHIDACEAE JUSS.) ДО ЗАПИЛЕННЯ

Наведено короткий огляд публікацій, присвячених особливостям систем запилення у орхідних. Для представників родини *Orchidaceae* характерні надзвичайно спеціалізовані запилювальні синдроми — переважна більшість видів орхідних мають лише одного запилювача. Спеціалізація забезпечує високу ефективність запилення, однак через це репродукція орхідних у природі строго лімітована наявністю спеціалізованих запилювачів. Висвітлено особливості будови квітки в ентомофільних (мелітофільних, міофільних, кантарофільних, сфінгофільних/психофільних) і орнітофільних видів орхідних.

Відомості про запилювальні стратегії орхідних (особливості будови квітки, наявність/відсутність флоральної винагороди, особливості поведінки запилювача, репродуктивний успіх) мають важливе значення при опрацюванні ефективних методів розмноження орхідних в умовах оранжерейної культури, насамперед для отримання життєздатного насіння.

Перші дослідження зв'язку між особливостями будови різних частин квітки орхідей, їхнім забарвленням, наявністю/відсутністю винагороди (нектару) та запиленням комахами провели С. Sprengel (1793), Н. Müller (1873) і С. Robertson (1895). Інший концептуальний підхід — з'ясування еволюційних аспектів запилення орхідних, безумовно, пов'язаний з роботами Ч. Дарвіна (1862, 1876, 1877) [34]. Ці питання і дотепер залишаються предметом жвавої дискусії вчених.

У 1966 р., до 100-річчя опублікування книги Ч. Дарвіна "Orchids flower, their pollination and evolution", вийшла книга L. van der Pijl & С. Н. Dodson, яка досі є однією з найчастіше цитованих праць у статтях, присвячених дослідженню різних аспектів репродуктивної біології орхідних. У 1995 р. вийшов з друку "An Atlas of Orchid Pollination: European Orchids", у 2001 р. — "An Atlas of Orchid Pollination: America, Africa, Asia and Australia" [9].

Основною метою цієї публікації є короткий огляд праць, присвячених особливостям запилювальних стратегій у орхідних тропікогенних флор. Головну увагу ми приділили публікаціям останніх років, тому що саме протягом останніх 10–15 років були отримані нові факти та запропоновані нові концепції, які істотно поповнили і збагатили уявлення про еволюцію систем запилення у квіткових рослин і, зокрема, у орхідних.

Вченими, які досліджували біологію запилення у орхідних (Vogel, 1954; Faegri & van der Pijl, 1966; Proctor & Yeo, 1973), було запропоновано концепцію "запилювального синдрому", що є сукупністю морфологічних особливостей будови квітки, яка адаптована до запилення певним класом запилювачів (у випадку зоофілії) [9, 23].

Найпоширенішим запилювальним синдромом серед родини орхідних є мелітофілія — запилення перетинчастокрилими (Hymenoptera): осаами, бджолами, джмелями, мурахами [9]. Деякі автори термін "мелітофілія" тлумачать значно вужче (лише

коли йдеться про запилення бджолами) і виділяють окремі запилювальні синдроми — "сфекофілію" (запилення осами), "мірмекофілію" (запилення мурахами) [23].

До мелітофільних орхідей, які мають строго зигоморфні, яскраві (рожеві, бузкові, жовті, білі або блакитні) квітки, належать представники різних підтриб підродина Epidendroideae: Laeliinae (*Cattleya* Lindl., *Laelia* Lindl., *Sophranitis* Lindl., *Encyclia* Lindl.), Coelogyninae — *Coelogyne* Lindl., *Pholidota* Lindl. ex Hooker; Dendrobinae — деякі види *Dendrobium* Sw.; Cyrtopodiinae — *Ansellia* Lindl., *Cymbidium* Sw., *Eulophia* R.Br. ex Lindl., *Oeceoclades* Lindl., *Maxillariinae* — *Maxillaria* Ruiz. & Pavon, *Mormolyca* Fenzl, *Trigonidium* Lindl.; Zygopetalinae — *Chondrorhyncha* Lindl., *Cochleanthes* Raf.; Stanhopeinae — *Cynoches* Lindl., *Coryanthes* Hooker, *Gongora* Ruiz & Pavon, *Stanhopea* [9, 19, 35, 43]. Так, *Mirmecophila tibicinis* (Bateman) Rolfe [44] та *Leporella fimbriata* Lindl. [38] запилюють мурахи; *Sophranitis sincorana* (Schltr.) Van den Berg & M.W. Chase, *S. pfisteri* (Pabst & Senghas) Van den Berg & M.W. Chase — трутні джмеля *Bombus brevivillus* Franklin [46]. Переважна більшість видів *Cymbidium* запилюються джмелями (*Bombinae*), бджолами-теслярами (*Xylocorinae*), медоносниками (*Apis mellifera* L.) або безжалючими (*Melipona* Illiger) бджолами, значно рідше — осами (*Vispidae*) [18, 55]. Мелітофілія також притаманна для *Dendrobium speciosum* Smith [51].

Другу за чисельністю групу запилювачів орхідних утворюють двокрили (Diptera). Як окремі типи міофілії виділяють: власне (просту) міофілію і сапроміофілію [8] або сапроміофілію і міцетоміофілію [9]. Флоральними адаптивними рисами міофілії є наявність світлих (жовтувато-білих), запашних (інколи запах доволі неприємний), більшою чи меншою мірою актиноморфних квіток з легким доступом до нектарників і невеликою кількістю нектару. Репродуктивні структури добре експоновані.

Другий міофільний синдром — сапроміофілія — зустрічається серед еволюційно просунутих таксономічних груп, таких як *Araceae*, *Aristolochiaceae*, *Asclepiadaceae*, *Taccaseae*, *Orchidaceae* тощо. Квітки сапроміофільних видів орхідей приваблюють запилювачів, імітуючи (за допомогою запаху і забарвлення) органічну речовину, що розкладається. У сапроміофільних видів оцвітина має коричнево-червоне забарвлення і добре виражені осмофори. Їхніми запилювачами є представники родин *Diptera* — *Calliphoridae*, *Sarcophagidae*, *Muscidae* і *Drosophilidae*.

D. Christensen [8] вважає за доцільне в межах сапроміофілії виділити три підсиндроми: проста сапроміофілія (квітки більшою чи меншою мірою актиноморфні з відкритими нектарниками), складна сапроміофілія (репродуктивні структури розташовані всередині "квітки-пастки", яка має трубчасту форму) і міцетоміофілія. Квітки міцетоміофільних видів імітують поверхню плодових тіл грибів і зазвичай розташовані близько до субстрату [8].

За винятком деяких "вищих" родин *Diptera*, таких як *Syrphidae*, *Bombyliidae*, *Tachinidae* і *Nemestrinidae*, мухи є неспеціалізованими і, як наслідок, неефективними запилювачами. Тому для міофільних видів є характерним високе значення співвідношення пилоквітки зерна/насінні зачатки [36]. Міофільні види орхідних зростають зазвичай високо в горах, де перетинчастокрилі відсутні.

До останнього часу міофільні орхідеї були описані переважно на прикладі тропічних і виключно епіфітних видів, які є представниками триби *Dendrobieae* (підтриба *Bulbophyllinae*) — *Bulbophyllum* Thou. і *Epidendreae* (підтриба *Pleurothallidinae*) — *Pleurothallis* R.Br. [5, 6]. У останніх (безнектарних) видів зв'язок орхідея-запилювач був описаний як видоспецифічний [5].

Нещодавно було виявлено міофільні види серед епіфітних орхідей Нової Зеландії.

дії, які належать до підтриб Dendrobiinae (Winika M.A. Clem., D.L. Jones & Mollow) і Glomerinae (Earina Lindl.) [29]. Внаслідок запилення квіток орхідей неспеціалізованими запилювачами, такими як мухи, що запилюють велику кількість видів, відбувається втрата пилку і нектару. Так, у дослідних видів [29] кількість полінів, які потрапляють на приймочку, не перевищує 1 % від кількості видалених.

При запиленні лускокрилими (Lepidoptera) виділяють два запилювальних синдроми — сфінгофілію і психофілію. Переважна більшість Lepidoptera живиться за допомогою довгого тонкого хоботка. У представників Ditrysia Vorner хоботок ретрактильний, що дає змогу комасі отримувати їжу з віддаленого джерела [23].

При сфінгофілії запилення здійснюють нічні метелики — бражники (Sphingidae), які не потребують "посадкового майданчика", тому губа у сфінгофільних видів часто займає верхнє положення у квітці (нересупінована). Квітки мають переважно біле або світле забарвлення, секретують рідкий нектар та мають запах, який посилюється ввечері. Встановлено, що у *Mystacidium venosum* Harv. ex Rolfe — епіфітної орхідеї південної Африки — довга (до 4,5 см) шпорка містить рідкий нектар, секреція якого відбувається опівдні та надвечір [30].

З часів Ч. Дарвіна класичним прикладом "сфінгофільного синдрому" є запилення представників роду *Angraecum* Vory, що мають білі квітки з довгою (до 30 см завдовжки) шпоркою і ввечері продукують сильний запах [1]. Коли у 1862 р. Ч. Дарвін отримав орхідею *Angraecum sesquipedale* Thouars, він висловив припущення, що квітки цієї рослини має запилювати метелик з надзвичайно довгим хоботком, за допомогою якого комаха може дістати нектар з дна довгої шпорки. Однак на той час така комаха не була відома науці, тому сучасники відреагували на це припущення скептично. Ч. Дарвіна було "реабілітовано" лише 41 рік потому, коли у первинних лісах

Мадагаскару у 1903 р. було відкрито бражника *Xanthopan morgani praedicta* Rothschild & Jordan, довжина хоботка якого відповідала довжині шпорки квітки ангрекума. А сам факт ефективного запилення *A. sesquipedale* в природі вперше було зафіксовано лише у 1997 р. — через 135 років після припущення Ч. Дарвіна. Це стало можливим завдяки появі нових технічних засобів, які дають змогу проводити нічну відеозйомку [55].

Психофільні види запилюються денними метеликами. Квітки таких видів орхідей мають велику губу — "посадковий майданчик" (як, наприклад, у *Psychopsis krameriana* (Rchb. f.) H.G. Jones).

Кантарофілія — запилення жуками (Coleoptera) — одна з найдавніших форм ентомофілії [23]. Квітки кантарофільних видів білі або неяскраво забарвлені, зазвичай мають характерну чашоподібну або плоску форму. Крім того, такі орхідеї часто мають головчасті або вкорочені густоквіткові суцвіття, наприклад, *Ceratandra grandiflora* (Lindl.) Rolfe [53] і *Pterglossaspis ruwenzoriensis* (Rendle) Rolfe [48]. Загалом запилення жуками досліджено недостатньо. Найґрунтовніший огляд цього запилювального синдрому виконано Р. Bernhardt [4], який виявив випадки кантарофілії у 184 видів покритонасінних, що належать до 34 родин.

У спеціальній літературі трапляються лише поодинокі посилання на запилення представників Orchidaceae жорсткокрилими. У більшості випадків ці комахи входять до "конгломерату" запилювачів. Наприклад, *Listera ovata* (L.) R. Br. відвідують комахи 283 видів, переважно представники родин перетинчастокрилих (Ichneumonidae і Tenthredinidae) та жорсткокрилих (Elateridae, Cantharididae і Bruchidae). Ще одна європейська орхідея — *Coeloglossum viride* (L.) C. Hartm. — запилюється як осами, так і жуками. Запилення жуками виявлено і у *Dactylorhiza fuschii* (Druce) Soó в лісах північно-східної частини Польщі, однак в

інших частинах Європи цей вид орхідеї запилюють джмелі і бджоли [41].

Спеціалізоване запилення невеликими жуками з родини Elateridae виявлено у *Eulophia foliosa* (Lindl.) Bolus. При цьому було відзначено, що ковпачок, який вкриває полінію, зберігається протягом тривалого часу, а не відпадає як у інших орхідей, що, очевидно, є пристосуванням для обмеження самозапилення у рослин, спеціалізованих до запилення комахами, які повільно рухаються [41].

Літературних даних, які документально підтверджують факти орнітофільного запилювального синдрому у орхідей, не багато. Запилення птахами відомо для 3 % видів орхідей [9, 45, 49]. Поодинокі приклади запилювачів виявлені виключно серед птахів, які живляться нектаром і належать переважно до колибри (*Trochilidae*) у Південній Америці [45, 49] і нектарниць (*Nectariniidae*) у Південній Африці [26, 27].

Орнітофільні орхідеї виявляють конвергентні адаптації, які можна спостерігати серед інших родин, що запилюються птахами, — багатоквіткові суцвіття, яскраві (від червоних до рожевих) трубчасті квітки з короткими шпорками, відсутність запаху [9, 20, 22, 31]. Переважна більшість видів мають добре виражену складку (кіль) на епіхилі губи, що змушує птаха притискати дзьоб до колонки, для того щоб дістатися до нектару на дні шпорки. На відміну від інших покритонасінних, борошнистий пилок яких птахи переносять здебільшого на пір'ї, найпридатнішими місцями для прикріплення полінаріїв орхідних є гладенька поверхня дзьоба [49] або навіть ніг [27], що забезпечує щільну фіксацію великого клейкого вісцидія, типового для орнітофільних орхідей. Орнітофілія особливо часто трапляється на значних висотах в Андах, де рідко зустрічаються комахи, а колибри досягли максимального розквіту [10].

R. Singer & M. Sazima [49] з'ясували, що запилення орхідеї *Stenorrhynchos lanceo-*
ISSN 1605-6574. Інтродукція рослин, 2010, № 1

latus Aublet. L. C. Rich., яка зростає в штаті Ріо-де-Жанейро (південна Бразилія), здійснюють 3 види колибри — *Phaethornis eurynome* Lesson (*Phaethorninae*), *Thalurania glaucopis* Gmellin (лише самки) і *Leucochloris albicollis* Vieillot (*Trochilinae*). Квітки пропонують нектар як винагороду, полінарії прикріплюються до поверхні дзьоба птахів під час живлення. Запилення птахами надзвичайно ефективно: незважаючи на те, що популяцію відвідують не більше 4 особин протягом дня, вони запилюють близько 83 % квіток. Гранулярна структура полінаріума і поведінка основних запилювачів, які намагаються відвідати кожен свіжий квітку на кожному суцвітті, забезпечують високий репродуктивний успіх. Експериментально підтверджено, що полінарії можуть залишатися на дзьобі птахів до 6,5 год, що сприяє перенесенню пилку на значну відстань і забезпечує перехресне запилення [49].

Квітки орхідних запилюють також представники інших родин птахів, такі як нектарниці, медососи (*Meliphaga* Lewin), квітковососи (*Dicaeum* Cuvier), лорикети (*Trichoglossus* Stephens) [9].

Найпоширенішим видом винагороду у орхідних, за допомогою якої ці рослини приваблюють своїх запилювачів, є нектар, рідше — пилок. Натомість багато видів орхідей не пропонують своїм запилювачам жодної винагороду [20, 25, 39]. Родина орхідних відзначається надзвичайно великою, порівняно з іншими родинами, часткою невинагороджувальних видів. На основі обману відбувається запилення приблизно у третини відомих видів *Orchidaceae* [20, 39]. Механізми обману у орхідних включають генералізований харчовий обман, флоральну мімікрію, основу на харчовому обмані, імітацію місця для розмноження та укриття, псевдоантагонізм і статевий обман [20, 25]. Найпоширенішою стратегією запилення є генералізований харчовий обман, на другому місці — статевий обман. Флоральний обман у орхідних інтенсивно

досліджується з часів Ч. Дарвіна [1], однак еволюція невінагороджувальних квіток залишається однією з найбільших таємниць еволюційної біології.

У разі харчового обману квітки певних видів орхідей мають різноманітні вирости на губі, які імітують пилок, — так звані "псевдопилки". "Псевдопилки" є борошнистою речовиною, яка утворюється внаслідок фрагментації багатоклітинних трихомів, що вкривають губу, на окремі клітини або групи (ланцюжки) клітин. Види, які продукують "псевдопилки", виявлено серед родів *Maxillaria* Ruiz & Pavon [12, 13, 15], *Eria* Lindl. (секція *Mycaranthes*) [17], *Polystachia* Hooker (секція *Polystachia*) [14], *Dendrobium*, зокрема у *D. unicum* Seidenf [16]. Основною речовиною, яка міститься у "псевдопилку", є білок. Часто він також включає крохмаль і рідше — незначну кількість ліпідів. Винятком є *D. unicum*, у якого основним типом поживних речовин є крохмаль.

На сьогодні відомо лише 2 види орхідей, квітки яких на основі використання харчового обману запилюють самки-оси — *Coelogyne fimbriata* Lindl. і *Stenopogon satyrioides* (Spreng.) Schltr. У *C. fimbriata* запах квітки, очевидно, є основним атрактантом. Для цих орхідей характерний дуже низький репродуктивний успіх, незалежно від наявності запилювачів під час цвітіння, оскільки дуже рідко облігатний запилювач переносить полінії між сумісними генетами [7].

Ще однією запилювальною стратегією орхідних є флоральна мімікрія — імітація квітками невінагороджувальних видів орхідей квіток інших видів покритонасінних, які цвітуть одночасно з орхідеями і продукують велику кількість нектару або пилку [11]. Наприклад, облігатним запилювачем орхідей *Dendrobium infundibulum* Lindl. і *Cymbidium insigne* (Lindl.) Rolfe, які зростають на північному сході Таїланду, є джміль *Bombus eximius* Smith. Ця комаха запилює також *Rhododendron luyi* Leveille,

квітки якого продукують велику кількість нектару і пилку. У цьому випадку, очевидно, запилення квіток орхідей забезпечується флоральним обманом, оскільки рослини всіх трьох видів зростають разом, мають подібні за формою, розміром та забарвленням квітки і фенофази їхнього розвитку збігаються [цит. за 18]. Ще одним прикладом флоральної мімікрії є *Cochleanthes lipscombiae* (Rolfe) Garay — епіфітна орхідея, що імітує квітки *Cassia fruticosa* Mill. (Fabaceae) — симпатричного виду, який цвіте одночасно з орхідеєю. Обидва види запилюються бджолами-евглоссидами (Euglossinae) [2].

Дві стратегії приваблювання запилювачів — харчовий і статевий обман — використовують різні види роду *Caladenia* R. Br. з флори Австралії. Показано, що зазвичай у межах популяції орхідеї запилюються одним видом ос (Thynnine). Запилення видів *Caladenia* на основі харчового обману здійснює в пошуках їжі група видів спеціалізованих комах. За таких умов репродуктивний успіх вищий, ніж у разі статевого обману [42].

Комахи відвідують квітки багатьох представників підродини Epidendroideae в пошуках нектару, олії або краплин ароматичних речовин [20]. Показано, що наявність винагороди подвоює репродуктивний успіх [36].

Серед величезного різноманіття запилювальних синдромів у орхідних одним з найбільш вражаючих є стратегія запилення, основана на статевому обмані, яка відома лише серед представників Orchidaceae. Вважають, що вона еволюціонувала в межах родини кілька разів [20]. Відомо щонайменше 400 видів орхідей, у яких запилення відбувається внаслідок статевого обману. Це представники роду *Ophrys* L. у Європі [3], *Disa* Bergius у Південній Африці [9], 8 родів орхідей Австралії [56] і кількох південноамериканських родів [47, 50].

Більшість орхідей, для яких притаманне явище "псевдокопуляції", мають багато-

квіткове суцвіття, яке розпочинає цвісти саме тоді, коли з'являються чоловічі особини комах переважно представників перетинчастокрилих. Квітки характеризуються наявністю вкритої трихомами губи, яка нагадує самку комах-запилювача. Крім того, вони секретують запавні речовини, що імітують статеві феромони жіночих особин комах [3, 9].

Орхідеї роду *Ophrys* запилюються самцями поодиноких бджіл та ос шляхом статевого обману. Квітки імітують запах рецептивної самки і у такий спосіб спонукають самців до копуляції. Встановлено, що у багатьох випадках головну роль у приваблюванні самців відіграють саме візуальні стимули [52].

На прикладі деяких європейських видів *Ophrys* [3] експериментально було підтверджено, що вміст і склад сполук-атрактантів варіює у різних особин і навіть в межах однієї рослини у різні періоди. Це забезпечує досить тривалий (у деяких випадках — до 2 міс) період, протягом якого запилювачі можуть відвідувати невінагороджувальні види орхідей роду *Ophrys*, що сприяє перехресному запиленню. Так, квітки *Ophrys sphegodes* Miller запилюють самці поодиноких бджіл *Andrena nigroaenea* Kirby (Apidae), яких приваблюють візуальні сигнали і леткі феромоноподібні речовини.

Запилювальний синдром, оснований на статевому обмані, притаманний також представникам великого роду австралійських орхідей *Chiloglottis* R.Br., квітки яких запилюють самці ос *Neozeleboria cryotoides* Smith. з родини ос-тифій (Tiphidae) [55]. Квітки *Leporella fimbriata* Lindl. — самосумісного виду орхідей із південної Австралії — запилюють самці крилатих мурах *Murme-cia urens* Lowne під час маніпуляцій, пов'язаних з "псевдокопуляцією". Незважаючи на те, що для невінагороджувальних орхідей зазвичай притаманний низький відсоток утворення плодів [36], що значною мірою залежить від конкретних умов сезону, у *L. fimbriata* кількість запилених квіток

може досягати 70 %. Ефективність запилення значною мірою визначається кількома чинниками — одночасністю настання окремих фаз життєвого циклу орхідеї і запилювача (початок цвітіння орхідеї збігається з періодом вильоту мурах) і перекриванням їхніх ареалів, особливостями будови квітки, наявністю однакових феромоноподібних речовин рослини і комах [38].

Незважаючи на асиметричний характер взаємодії орхідея—запилювач, для неї притаманна строга видоспецифічність. Показано, що споріднені орхідеї зазвичай запилюють споріднені види ос з підродини *Thynninae*. Аналогічна тенденція до запилення близькоспоріднених видів орхідей близькими у філогенетичному відношенні комахами — представниками одного роду ос *Thynninae* — була показана на прикладі ще одного австралійського роду орхідей — *Caladenia* R.Br. [42]. Висловлено припущення, що статева поведінка споріднених ос регулюється подібними статевими феромонами. Таким чином, консервативний характер зміни запилювача серед орхідей, які запилюються на основі статевого обману, може відображати філогенетичні зв'язки між статевими феромонами їхніх запилювачів [32, 40].

В Південній Америці аналогом "псевдокопуляторного" синдрому, який притаманний *Ophrys* в Європі, *Chiloglottis* і *Leporella* — в Австралії, є запилення *Mormolyca ringens* (Lindl.) Schltr. (Orchidaceae: Maxillariinae) [50]. Цей вид цвіте протягом усього року. Пояснюється це особливостями запилення рослин цього виду. Вони запилюються бджолами з родів *Nannotrigona* Cockerell і *Scaptotrigona* Moure (Apidae), що живуть у багаторічних роях, де велика кількість трутнів виводиться кілька разів на рік. Тривале цвітіння *M. ringens* має очевидні переваги, оскільки значна кількість чоловічих особин наявна протягом усього року. Подібний зв'язок між періодом цвітіння та утворенням трутнів припускають і для *Trigonidium obtusum*

Lindl., що також цвіте протягом усього року [47].

Виникнення запилення, оснований на обмані, є однією з головних загадок еволюційної біології. Цей запилювальний синдром притаманний майже третині видів орхідних. Біологи намагаються знайти пояснення, чому обман як запилювальна стратегія є надзвичайно поширеним серед орхідей.

Для пояснення цієї стратегії було висунуто кілька гіпотез, які ґрунтуються на тому, що така стратегія сприяє підвищенню життєздатності рослин внаслідок: 1) релокації ресурсів, пов'язаних з продукуванням винагороди, у цвітіння та утворення насіння; 2) забезпечення вищого рівня перехресного запилення, оскільки запилювачі відвідують меншу кількість квіток на рослинах невінагороджувальних видів, що сприяє ефективнішому перенесенню пилку та більшій гетерогенності потомства; 3) ефективного перенесення полінів лише за один візит запилювача (за принципом "все-або-нічого"), що не потребує підтримання постійної поведінки запилювачів наявністю винагороди [25].

Припускають, що флоральний обман сприяє ауткросингу у тому випадку, коли запилювачів багато, однак, якщо кількість запилювачів постійно є незначною, то добір повинен відбуватись у бік продукування винагороди або шифту до самозапилення. Невинагороджуваність є анцестральною рисою орхідних і являє собою "еволюційно стійку стратегію" [25].

Для обґрунтування гіпотези "ауткросингу" було висунуто припущення, що відсутність флоральної винагороди у багатьох видів орхідей змушує запилювачів відвідувати меншу кількість квіток у суцвітті, зменшуючи таким чином ймовірність гейтеногамного запилення, що призводить до інбредної депресії і зменшує можливість "експорту" пилку. Для того щоб перевірити цю гіпотезу, було проведено кілька досліджень, результати яких підтвердили, що

додавання нектару (розчину сахарози) до шпорок *Anacamptis morio* (L.) R.M. Bateman, Pridgeon & M.W. Chase істотно підвищувало кількість квіток, які відвідували джмелі, та час, проведений запилювачами на суцвітті. Маніпуляції з нектаром збільшили рівень гейтеногамного самозапилення з 10 до 40 % [28].

Репродукція перехреснозапилюваних рослин, насамперед невінагороджувальних видів, часто лімітована наявністю запилювачів [19, 36]. На частоту відвідування квіток запилювачами впливають різні чинники. Як свідчать результати досліджень різних авторів, репродуктивному успіху "невинагороджувальних" видів сприяють низька просторова щільність популяцій і асинхронність цвітіння, що було показано для різних видів, зокрема для *Surgipedium japonicum* Thunb. [24]. Установлено істотний негативний вплив синхронізованого цвітіння і позитивний вплив розміру суцвіття як на чоловічий, так і на жіночий успіх у *Myrmecophila christinae* Carnevali & Gómez Juárez [37].

З'ясування зв'язку між рослиною і запилювачем є одним із найзахоплюючих досліджень в еволюційній екології. Дослідження орнітофільного запилювального синдрому дає можливість з'ясувати наслідки зміни запилювача для еволюції характерних особливостей квітки (морфологія квітки, забарвлення, запах, наявність винагороди) [21], тому що випадки орнітофілії походять головним чином від різних форм ентомофілії [31].

У межах одного роду можуть існувати кілька запилювальних синдромів. Як приклад можна навести великий тропічний рід *Angraecum*, що нараховує близько 200 видів, переважна більшість яких зростає на Мадагаскарі. Основні дослідження були зосереджені виключно на малагасійських видах *Angraecum*, квітки яких мають довгі шпорки і для яких характерний типовий сфінгофільний синдром [55]. Однак будова квітки в межах цього роду надзвичайно

різноманітна, що дає підстави припустити існування різних запилювальних стратегій. Дослідженнями останніх років на островах Маскаренського архіпелагу (Реюньйон, Маврикій і Родригез) виявлено орнітофільний вид *A. striatum* Thouars, квітки якого позбавлені запаху і мають широку шпорку [33].

Таким чином, запилювальні синдроми серед орхідних відрізняються надзвичайним різноманіттям і високим ступенем видоспецифічності. За умов оранжерейної культури, де відсутній біотичний зв'язок рослина-запилювач, штучне запилення здійснює експериментатор. Однак відомості про особливості запилювальних синдромів мають важливе значення для отримання життєздатного насіння, а саме — визначення часу для запилення, місця запилюваної квітки у суцвітті, інтерпретації даних про біологію розвитку рослин в умовах оранжерейної культури.

1. Дарвін Ч. Приспособления орхидных к плодотворению насекомыми. — С.-Петербург: Контора изданий и книжный магазинъ О.Н. Поповой, 1901. — С. 1–112.
2. Ackerman J.D. Euglossine bee pollination of orchid, *Cochleanthes lipscombiae*: a food source mimic // *Am. J. Bot.* — 1983. — **70**, N 6. — P. 830–834.
3. Ayasse M., Schiestl F.P., Paulus H.F. et al. Evolution of reproductive strategies in the sexually deceptive orchid *Ophrys sphegodes*: how does flower-specific variation of odor signals influence reproductive success? // *Evolution.* — 2000. — **54**, N 6. — P. 1995–2006.
4. Bernhardt P. Convergent evolution and adaptive radiation of beetle-pollinated angiosperms // *Plant Syst. Evol.* — 2000. — **222**, N 1–4. — P. 293–320.
5. Borba E.L., Semir J. Pollinator specificity and convergence in fly-pollinated *Pleurothallis* (*Orchidaceae*) species: a multiple population approach // *Ann. Bot.* — 2001. — **88**. — P. 75–88.
6. Borba E.L., Shepherd G.J., van den Berg C., Semir J. Floral and vegetative morphometrics of five *Pleurothallis* (*Orchidaceae*) species: Correlation with taxonomy, phylogeny, genetic variability and pollination systems // *Ibid.* — 2002. — **90**. — P. 219–230.
7. Cheng J., Shi J., Shangguan F.Z. et al. The pollination of a self-incompatible, food-mimic orchid, *Coelogyne fimbriata* (*Orchidaceae*), by female

Vespula wasps // *Ibid.* — 2009. — **104**, N 3. — P. 565–571.

8. Christensen D.E. Fly pollination in the *Orchidaceae* // *Orchid Biology. Reviews and Perspectives. VI* / Ed. J. Arditti. — Portland, Oregon: Timber Press, 1994. — P. 415–454.

9. van der Cingel N.A. An atlas of orchid pollination: America, Africa, Asia and Australia. — Rotterdam: A.A. Balkema Publisher, 2001. — P. 1–22, 143–156, 252–254.

10. Cruden R.W. Pollinators in high-elevation ecosystems: relative effectiveness of birds and bees // *Science.* — 1972. — **176**, N 4042. — P. 1439–1440.

11. Dafni A. Mimicry and deception in pollination // *Annual Review of Ecology and Systematics.* — 1984. — **15**. — P. 259–278.

12. Davies K.L., Winters C. Ultrastructure of the labellar epidermis in selected *Maxillaria* species (*Orchidaceae*) // *Bot. J. Linn. Soc.* — 1998. — **126**. — P. 349–361.

13. Davies K.L., Winters C., Turner M.P. Pseudopollen: its structure and development in *Maxillaria* (*Orchidaceae*) // *Ann. Bot.* — 2000. — **85**. — P. 887–895.

14. Davies K.L., Roberts D.L., Turner M.P. Pseudopollen and food-hair diversity in *Polystachia* Hook. (*Orchidaceae*) // *Ibid.* — 2002. — **90**. — P. 887–895.

15. Davies K.L., Turner M.P. Morphology of floral papillae in *Maxillaria* Ruiz & Pav. (*Orchidaceae*) // *Ibid.* — 2004a. — **93**, N 5. — P. 75–86.

16. Davies K.L., Turner M.P. Pseudopollen in *Dendrobium unicum* Seidenf. (*Orchidaceae*): reward or deception? // *Ibid.* — 2004b. — **94**. — P. 129–132.

17. Davies K.L., Turner M.P. Pseudopollen in *Eria* Lindl. Section *Mycaranthes* Rchb. f. (*Orchidaceae*) // *Ibid.* — 2004c. — **94**, N 5. — P. 707–715.

18. Davies K.L., Stpiczyńska M., Turner M.P. A rudimentary labellar speculum in *Cymbidium lowianum* (Rchb. f.) Rchb. f. and *Cymbidium devonianum* Paxton (*Orchidaceae*) // *Ibid.* — 2006. — **97**, N 6. — P. 975–984.

19. Dressler R.L. The orchids. Natural history and classification. — Cambridge, Massachusetts, London: Harvard University Press, 1981. — 332 p.

20. Dressler R.L. Phylogeny and classification of the orchid family. — Portland, Oregon: Dioscorides Press, 1993. — 278 p.

21. Fenster C.B., Armbruster W.S., Wilson P. et al. Pollination syndromes and floral specialization // *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics.* — 2004. — **35**. — P. 375–403.

22. Goldblatt P., Manning J.C. Radiation of Pollination Systems in the *Iridaceae* of sub-Saharan Africa // *Ann. Bot.* — 2006. — **97**, N 3. — P. 317–344.

23. Gullan P.J., Cranston P.S. The insects: an outline of entomology. 3rd ed. Blackwell Publishing Ltd., 2005. — 477 p. — available on: <http://books.google.com.ua/books>.
24. Hai-Qin Sun, Jin Cheng, Fu-Min Zhang et al. Reproductive success of non-rewarding *Cypripedium japonicum* benefits from low spatial dispersion pattern and asynchronous flowering // *Ann. Bot.* — 2009. — **103**, N 8. — P. 1227–1237.
25. Jersáková J., Johnson S.D., Kindlmann P. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids // *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* — 2006. — **81**, N 2. — P. 219–235.
26. Johnson S.D. An overview of plant — pollinator relationships in southern Africa // *Intern. J. Tropic. Insect Sci.* — 2004. — **24**. — P. 45–54.
27. Johnson S.D., Brown M. Transfer of pollinaria on birds' feet: a new pollination system in orchids // *Plant Syst. Evol.* — 2004. — **244**. — P. 181–188.
28. 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* // *Proc. Biol. Sci.* — 2004. — **22**, N 271 (1541). — P.803–809.
29. Lehnebach C.A., Robertson A.W. Pollination ecology of four epiphytic orchids of New Zealand // *Ann. Bot.* — 2004. — **93**. — P. 773–781.
30. Luyt R., Johnson S.D. Hawkmoth pollination of the African epiphytic orchid *Mystacidium venosum*, with special reference to flower and pollen longevity // *Plant Syst. Evol.* — 2001. — **228**, N 1-2. — P. 49–62.
31. Manning J.C., Goldblatt P. Radiation of pollination systems in the cape genus *Tritoniopsis* (Iridaceae: Crocoideae) and the development of bimodal pollination strategies // *Int. J. Plant Sci.* — 2005. — **166**, N 3. — P. 459–474.
32. Mant J.G., Schiestl F.P., Peakall R., Weston P.H. A phylogenetic study of pollinator conservatism among sexually deceptive orchids // *Evolution*. — 2002. — **56**, N 5. — P. 888–898.
33. Micheneau C., Fournel J., Paillet T. Bird pollination in an angraecoid orchid on reunion island (Mascarene Archipelago, Indian Ocean) // *Ann. Bot.* — 2006. — **97**, N 6. — P. 965–974.
34. Mitchell R.J., Irwin R.E., Flanagan R.J., Karron J.D. Ecology and evolution of plant — pollinator interactions // *Ibid.* — 2009. — **103**, N 9. — P. 1355–1363.
35. Nazarov V.V., Gerlach G. The potential seed productivity of orchid flowers and peculiarities of their pollination systems // *Lindleyana*. — 1997. — **12**, N 4. — P. 188–204.
36. Neiland M.R., Wilcock C.C. Fruit-set, nectar reward and rarity in the Orchidaceae // *Am. J. Bot.* — 1998. — **85**, N 12. — P. 1657–1671.
37. Parra-Tabla V., Vargas C.F. Flowering synchrony and floral display size affect pollination success in a deceit-pollinated tropical orchid // *Acta Oecologica*. — 2007. — **32**, N 1. — P. 26–35.
38. Peakall R. The unique pollination of *Leporella fimbriata* (Orchidaceae): Pollination by pseudocopulating male ants (*Myrmecia urens*, Formicidae) // *Plant Syst. Evol.* — 1989. — **167**, N 3-4. — P. 137–148.
39. Peakall R. Speciation in the Orchidaceae: confronting the challenges // *Molecular Ecol.* — 2007. — **16**, N 14. — P. 2834–2837.
40. Peakall R., Handel S.N. Pollinators Discriminate among Floral Heights of a Sexually Deceptive Orchid: Implications for Selection // *Evolution*. — 1993. — **47**, N 6. — P. 1681–1687.
41. Peter C.I., Johnson S.D. Anther cap retention prevents self-pollination by elaterid beetles in the South African orchid *Eulophia foliosa* // *Ann. Bot.* — 2006. — **97**, N 3. — P. 345–355.
42. Phillips R.D., Faast R., Bower C.C. et al. Implications of pollination by food and sexual deception for pollinator specificity, fruit set, population genetics and conservation of *Caladenia* (Orchidaceae) // *Austr. J. Bot.* — **57**, N 4. — P. 287–306.
43. Pridgeon A.M., Cribb P.J., Chase M.W., Rasmussen F.N. (eds.) *Genera Orchidacearum*. Vol. 4. Epidendroideae (Part 1). — Oxford: Oxford University Press, 2005. — 672 p.
44. Rico-Gray V., Thien L.B. Effect of different ant species on reproductive fitness of *Schomburgkia tibicinis* (Orchidaceae) // *Oecologia*. — 1989. — **81**. — P. 487–489.
45. Rodriguez-Robles J.A., Meléndez E.J., Ackerman J.D. Effects of display size, flowering phenology, and nectar availability on effective visitation frequency in *Compartmentia falcata* (Orchidaceae) // *Am. J. Bot.* — 1992. — **79**. — P. 1009–1017.
46. Silva-Pereira E., Smidt E. de C., Borba E.L. Isolation mechanisms between two sympatric *Sophranitis* (Orchidaceae) species endemic to Northeastern Brazil // *Plant Syst. Evol.* — 2007. — **69**, N 3-4. — P. 171–182.
47. Singer R.B. The pollination mechanism in *Trigonidium obtusum* Lindl (Orchidaceae: Maxillariinae): Sexual mimicry and Trap-flowers // *Ann. Bot.* — 2002. — **89**. — P. 157–163.
48. Singer R.B., Cocucci AA. Pollination of *Pteroglossaspis ruwenzoriensis* (Rendle) Rolfe (Orchidaceae) by beetles in Argentina // *Bot. Acta*. — 1997. — **110**. — P. 338–342.
49. Singer R.B., Sazima M. The pollination of *Stenorrhynchos lanceolatus* (Aublet) L. C. Rich. (Orchidaceae: Spiranthinae) by hummingbirds in southeastern Brazil // *Plant Syst. Evol.* — 2000. — **223**, N 3-4. — P. 221–227.

50. Singer R.B., Flach A., Koehler S. et al. Sexual Mimicry in *Mormolyca ringens* (Lindl.) Schltr. (Orchidaceae: Maxillariinae) // *Ann. Bot.* — 2004. — **93**. — P. 755–762.

51. Slater A.T., Calder D.M. The Pollination biology of *Dendrobium speciosum* Smith: A case of false advertising? // *Austral. J. Bot.* — 1988. — **36**, N 2. — P. 145–158.

52. Spaethe J., Moser W.H., Paulus H.F. Increase of pollinator attraction by means of a visual signal in the sexually deceptive orchid *Ophrys heldreichii* (Orchidaceae) // *Plant Syst. Evol.* — 2007. — **264**, N 1–2. — P. 31–40.

53. Steiner K.E. The evolution of beetle pollination in a South African orchid // *Am. J. Bot.* — 1998. — **85**. — P. 1180.

54. Wasserthal L.T. The pollinators of the Malagasy star orchids *Angraecum sesquipedale*, *A. sororium* and *A. compactum* and the evolution of extremely long spurs by pollinator shift // *Bot. Acta.* — 1997. — **110**, N 5. — P. 343–359.

55. Weston P.H., Perkins A.J., Entwistle T.J. More than symbioses: orchid ecology, with examples from the Sydney Region // *Cunninghamia.* — 2005. — **9**, N 1. — P. 1–15.

Рекомендувала до друку
А.І. Жила

Т.М. Черевченко, Л.І. Буюн, Л.А. Ковальська
Національний ботаничний сад ім. Н.Н. Гришко
НАН України, Україна, г. Київ

ПРИСПОСОБЛЕНИЯ ОРХИДНЫХ (ORCHIDACEAE JUSS.) К ОПЫЛЕНИЮ

Приведен краткий обзор публикаций, посвященных особенностям опылительных систем у орхидных. Для представителей семейства *Orchidaceae* характерны чрезвычайно специализированные опылительные синдромы — большинство видов орхидных имеют лишь одного опылителя. Специализация обеспечивает высокую эффективность

опыления, однако из-за этого репродукция орхидных в природе строго лимитирована наличием специализированных опылителей. Освещены особенности строения цветка у энтомофильных (меллитофильных, миофильных, кантарофильных, сфингофильных/психофильных) и орнитофильных видов орхидных.

Данные об опылительных стратегиях орхидных (особенности строения цветка, наличие/отсутствие вознаграждения, особенности поведения опылителя, репродуктивный успех) имеют важное значение при разработке эффективных методов размножения орхидных в условиях оранжерейной культуры, прежде всего для получения жизнеспособных семян.

Т.М. Cherevchenko, L.I. Buyun, L.A. Kovalska
M.M. Gryshko National Botanical Gardens,
National Academy of Sciences of Ukraine,
Ukraine, Kyiv

ADAPTATIONS OF ORCHIDS (ORCHIDACEAE JUSS.) FOR POLLINATION

The paper provides of overview of recent publications devoted to different pollination syndromes. The representatives of *Orchidaceae* family have an extraordinary specialised pollination syndromes — the most orchids are pollinated by only one specialised pollinator. That specialization maximizes the efficiency of pollination, but in such case orchid reproduction in the wild is strongly limited by pollinators availability. The floral traits of entomophilous (mellitophilous, myiophilous, cantharophilous, sphynophilous/psychophilous) as well as ornithophilous orchid species are highlighted.

The data available on pollination strategies of orchids (floral traits, availability/absence of reward, pollinators behaviour patterns, reproductive success) are of a great importance for elaboration of effective propagation methods, particularly, for viable seed obtaining.