



Т.М. ЧЕРЕВЧЕНКО, Л.І. БУЮН, Л.А. КОВАЛЬСЬКА
Національний ботанічний сад ім. М.М. Гришка НАН України
вул. Тімірязєвська, 1, м. Київ, 01014, Україна

ЗАПИЛЮВАЛЬНІ СТРАТЕГІЇ В ОРХІДНИХ (*ORCHIDACEAE*)

Ключові слова: Orchidaceae, запилювальні стратегії, адаптація, перехресне запилення, запилювачі

*«I was never more interested in any subject
in my life than in this of orchids»*

C.R. Darwin to J.D. Hooker,
13 October 1861 [18].

Дослідження різноманітних запилювальних стратегій у межах родини *Orchidaceae* Juss. становить значний інтерес як із еволюційної, так і природоохоронної точок зору, оскільки порушення в життєвому циклі видів орхідних саме ланки рослина↔запилювач за умов інтенсивного нераціонального природокористування і глобальних змін клімату спричиняє катастрофічне зубожіння природних популяцій орхідних як у помірних широтах, так і в тропічних регіонах земної кулі. У цьому контексті з'ясування мутуалістичних взаємовідносин між запилювачами та рослинами має велике значення з погляду збереження екосистем [69, 70].

Результати перших досліджень зв'язку між особливостями будови різних частин квітки орхідей, їх забарвленням, наявністю/відсутністю винагороди (нектару) та запиленням комахами висвітлено у працях С. Sprengel (1793 р.) [61], Н. Müller (1873 р.) [40] і С. Robertson (1895 р.) [53]. Проте однією з найвеличніших фігур в антекології орхідних уже майже півтора століття залишається Чарльз Дарвін. Цей видатний учений у своїй

книзі «On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects, and on good effects of intercrossing» [17] на прикладі орхідей проілюстрував, що надзвичайно складна морфологічна будова квітки еволюціонувала як пристосування до запилення, передусім перехресного, і показав, наскільки важливим для процесу еволюції покритонасінних, що відбувається шляхом природного добору, є ауткросинг.

Дослідженню особливостей запилення в орхідних присвячено багато монографій [12, 22, 26], оригінальних [4, 6—9, 19, 45] і оглядових [11, 16, 20, 28] статей, які містять величезний обсяг інформації з антекології орхідних та еволюції різноманітних запилювальних стратегій. Останніми роками внаслідок застосування новітніх методів отримання інформації про шляхи еволюції/ко-еволюції зв'язку орхідея—запилювач і зміни уявлень щодо філогенії *Orchidaceae* [48—51] кількість праць значно збільшилась [4, 13, 25, 31, 33—36, 55].

Метою цієї статті є короткий огляд публікацій, присвячених особливостям різноманітних систем запилення в орхідних. Основну увагу ми приділили працям останніх 10—15 років, оскільки саме в цей період були отримані нові факти, запропоновані нові концепції, які істотно поповнили та збагатили уявлення про еволюцію систем запилення у квіткових рослин, зокрема в орхідних.

Учені, котрі досліджували біологію запилення в орхідних (S. Vogel [66]; K. Faegri & L. van der Pijl [2]), запропонували концепцію «запилювального синдрому», що визначається як сукупність у будові квітки морфологічних особливостей, які виникли у процесі адаптації до запилення певним класом запилювача.

Найпоширенішим запилювальним синдромом серед видів родини орхідних є мелітофілія — запилення перетинчастокрилими (*Hymenoptera*): осами, бджолами, джмелями, мурахами. Деякі автори термін «мелітофілія» тлумачать значно вужче і вживають його лише тоді, коли йдеться про запилення бджолами, а також виділяють окремі запилювальні синдроми — сфекофілію (запилення осами), мірмекофілію (мурахами) [26].

Доведено, що бджоли здатні розпізнавати складні геометричні кореляції [12]. До групи мелітофільних орхідей, які мають чітко виявлені зігоморфні яскраві квітки — рожеві, бузкові, жовті, білі або блакитні, — належать представники різних підтриб *Epidendroideae*: *Laeliinae* (*Cattleya* Lindl., *Laelia* Lindl., *Sophranitis* Lindl.) [50], *Coelogyne* Lindl., *Pholidota* Lindl. ex Hook. [10, 50]; *Stanhopeinae* — *Cynoches* Lindl., *Coryanthes* Hook., *Gongora* Ruiz & Pavon [12, 21, 39, 50]. Мелітофілія властива переважній більшості видів *Cymbidium* Sw., які в основному запилюються джмелями (*Bombinae*), бджолами-теслярами (*Xylocopinae*), медоносними (*Apis mellifera* L.) або безжальними (*Melipona* Illiger) бджолами, значно рідше — осами [19]. Мурахи запилюють *Myrmecophila tibicinis* (Bateman) Rolfe [52]; трутні джмеля *Bombus brevivillus* Franklin — *Sophranitis sincorana* (Schltr.) Van den Berg & M.W. Chase [51].

Крім *Epidendroideae*, мелітофілія представлена і серед усіх інших підродин *Orchidaceae* — *Apostasioideae*, *Cypripedioideae* [48], *Orchidoideae* [49], *Vanilloideae* [50].

Другу за чисельністю групу запилювачів орхідних утворюють двокрилі (*Diptera*). Як окремі типи міофілії виділяють власне (просту) міофілію і сапроміофілію [11] або сапроміофілію і міцетоміофілію [12]. Флоральними адаптивними рисами міофілії є наявність світлих (жовтувато-білих), запашних (інколи запах доволі неприємний), більшою чи меншою мірою актиноморфних квіток із легким доступом до нектарників і невеликою кількістю нектару. Репродуктивні структури добре експоновані.

Сапроміофілія, крім *Orchidaceae*, виявлена також у представників еволюційно просунутих або спеціалізованих таксономічних груп, зокрема *Araceae*, *Aristolochiaceae*, *Asclepiadaceae*, *Taccaceae* тощо. Квітки сапроміофільних видів орхідей мають, як правило, коричнево-червоне забарвлення та добре виражені осмофори, які приваблюють запилювачів, імітуючи за допомогою запаху і забарвлення органічну речовину, що розкладається [11, 12].

Dorte E. Christensen вважає за доцільне в межах сапроміофілії виділити три типи стратегій: просту сапроміофілію (квітки більшою чи меншою мірою актиноморфні з відкритими нектарниками), складну сапроміофілію (репродуктивні структури містяться всередині «квітки-пастки», яка має трубчасту форму) і міцетоміофілію [11]. Квітки міцетоміофільних видів імітують поверхню плодкових тіл грибів і, як правило, розташовані близько до субстрату [7, 11].

За винятком деяких «вищих» родин *Diptera* — таких, як антофільні *Syrphidae*, *Bombyliidae*, *Tachinidae* і *Nemestrinidae*, — мухи є неспеціалізованими не ефективними запилювачами, тому для міофільних видів характерне високе значення співвідношення *пилкові зерна/насінні зачатки* [41].

Досі міофільні орхідеї описували переважно на прикладі тропічних і виключно епіфітних видів, які є представниками триби *Dendrobieae* (підтриба *Bulbophyllinae*) — *Bulbophyllum* Thou. [7] і *Epidendreae* (підтриба *Pleurothallidinae*) — *Pleurothallis* R. Br. [8, 11]. В останніх (безнектарних) видів зв'язок орхідея—запилювач описаний як видоспецифічний [8]. Нещодавно виявили міофільні види серед епіфітних орхідей Нової Зеландії, які належать до підтриб *Dendrobiinae* (*Winika* M.A. Clem., D.L. Jones & Mollow) і *Glomerinae* (*Earina* Lindl.) [34].

При запиленні лускокрилими (*Lepidoptera*) виокремлюють два запилювальні синдроми — сфінгофілію і психофілію [12].

У разі сфінгофілії запилення здійснюють здебільшого нічні метелики-бражники (*Sphingidae*), які не потребують «посадкового майданчика», тому лабелум у сфінгофільних видів часто займає верхнє положення у квітці. Квітки, переважно білі або забарвлені у світлі кольори, секретують рідкий нектар і виділяють запах, що надвечір підсилюється [35, 37, 68].

Від часів Ч. Дарвіна класичним прикладом «сфінгофільного синдрому» є запилення видів роду *Angraecum* Вору, які мають білі квітки з довгою (до 30 см завдовжки) шпоркою і продукують сильний запах надвечір і вночі [17]. Бражника *Xanthopan morgani praedicta* Rothschild & Jordan — запилювача *Angraecum sesquipedale* Thouars, існування якого Ч. Дарвін передбачив у 1862 р., було знайдено лише через 41 рік по тому — в 1903 р. на Мадагаскарі. А факт ефективного запилен-

ня вперше зафіксували лише в 1997 р. — через 135 років після припущення Ч. Дарвіна, що стало можливим тільки завдяки появі нових технічних засобів [68].

Крім вищезазначених видів *Angraecum*, запилення нічними метеликами характерне для багатьох інших таксонів орхідних: *Angraecum infundibulare* Lindl., *Bonatea steudneri* Rchb. f., *Habenaria altior* Rendle, *H. armatissima* Rchb. f., *H. attenuata* Hook. f., *H. cavatibrachia* Summerh., *H. cirrhata* Lindl., *H. egregia* Summerh., *H. macrura* Kraenzl., *H. macruroides* Summerh., *H. walleri* (Rchb. f.) [37].

Психофільні види запилюють денні метелики. Квітки таких видів орхідей мають велику губу — «посадковий майданчик», як, наприклад, *Psychopsis kraemeriana* (Rchb. f.) H.G. Jones.

Кантарофілія — запилення жуками (*Coleoptera*) — одна з найдавніших форм ентомофілії [1, 26]. Квітки в кантарофільних видів білі або неяскраво забарвлені, як правило, мають характерну чашоподібну або плоску форму. Загалом запилення жуками досліджено недостатньо. Найгрунтовніший огляд цього запилювального синдрому здійснив Р. Bernhardt [5], який виявив випадки кантарофілії у 184 видів покритонасінних, котрі належать до 34-х родин.

Щодо представників *Orchidaceae*, то у спеціальній літературі є лише поодинокі посилання на запилення їх жорсткокрилими. У більшості ж випадків ці комахи належать до «конгломерату» запилювачів. Наприклад, *Listera ovata* (L.) R. Br. відвідують комахи 283-х 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 й у *Dactylorhiza fuschii* (Druce) Soó в лісах північно-східної частини Польщі, однак в інших частинах Європи цей вид орхідеї запилюють джмелі та бджоли [45].

Спеціалізоване запилення невеликими жуками з родини *Elateridae* виявлено в орхідеї *Eulophia foliosa* (Lindl.) Bolus [45].

Особливістю кантарофільних видів орхідних є те, що вони часто мають головчасті (*Ceratandra grandiflora* (Lindl.) Rolfe) [62] або вкорочені (*Pteroglossaspis ruwenzoriensis* (Rendle) Rolfe) густоквіткові суцвіття [58].

Літературні посилання, які документально підтверджують факти орнітофільного запилювального синдрому в орхідей, нечисленні. Лише 3 % орхідей [12, 29, 54, 59] запилюються птахами, причому тільки тими, які живляться нектаром і належать здебільшого до колібрі (*Trochilidae*) [54, 59] і нектарниць (*Nectariniidae*) [29—31].

Незалежно від класу запилювача, способу життя, систематичної належності, географічного поширення орхідей, квітки їхніх орнітофільних видів виявляють конвергентні адаптації, які можна спостерігати й у інших родин [24], а саме: багатоквіткові суцвіття, яскраві трубчасті квітки з короткими шпорками (< 2,5 см завдовжки), велику кількість рідкого нектару, відсутність запаху [35, 38, 54, 59].

На відміну від інших покритонасінних, борошнистий пилок яких птахи переносять переважно на пір'ї, найприйнятнішими місцями для прикріплення

полінаріїв орхідних є гладенькі поверхні дзьоба [59] або навіть ніг [31]. Щільну фіксацію полінаріїв забезпечують типові для орнітофільних орхідей великі клейкі вісцидії. Орнітофілія найчастіше виявляється на значних висотах в Андах, де комахи трапляються рідко, а колібри досягли максимального розвитку [15].

Орнітофільні види, як правило, мають кілька запилювачів. Квітки *Stenorhynchos lanceolatus* (Aublet.) L.C. Rich. запилюють три види колібри — *Phaethornis eurynome* Lesson (Phaethorninae), *Thalurania glaucopis* Gmellin (лише самки) і *Leucochloris albicollis* Vieillot (Trochilinae) [59]; *Satyrium* Sw. — два або більше видів нектарниць [29]. Надзвичайно високий репродуктивний успіх в орнітофільних видів (наприклад, колібри запилюють близько 83 % квіток у *S. lanceolatus*), незважаючи на низьку частоту відвідування їх птахами-запилювачами, можна пояснити гранулярною структурою полінарія і поведінкою основних запилювачів, які намагаються відвідати свіжу квітку на всіх суцвіттях. Експериментально було підтверджено, що полінарії *S. lanceolatus* можуть залишатися на дзьобі птахів до 6 год 30 хв, що сприяє перенесенню пилку на значну відстань і забезпеченню перехресного запилення [59].

Нещодавно в Китаї виявлено випадок родентофілії (варіанта теріофілії) — запилення наземного виду *Cymbidium serratum* Schltr. щуром *Rattus fulvescens*. Це перше посилення на запилення орхідей ссавцями [67].

Найпоширенішою винагородою в орхідних, за допомогою якої ці рослини приваблюють своїх запилювачів, є нектар, рідше — пилок. Натомість багато видів орхідей не мають для своїх запилювачів жодної винагороди [13, 22, 28, 36]. У родини орхідних відзначається надзвичайно велика, порівняно з іншими родинами, частка невинагороджувальних видів, які становлять приблизно третину відомих видів *Orchidaceae* [22, 42].

Механізми обману в орхідних охоплюють генералізований харчовий, флоральну мімікрію (в основі якої — харчовий обман), імітацію місця для розмноження та укриття, псевдоантагонізм і статевий обман. Генералізований харчовий обман є найпоширенішим механізмом такого запилення, на другому місці — статевий обман. Флоральний обман в орхідних інтенсивно досліджується з часів Ч. Дарвіна [17], однак еволюція невинагороджувальних квіток залишається однією з найбільших загадок еволюційної біології [28].

Одним із найпростіших видів обману є харчовий. У цьому випадку квітки орхідей мають різноманітні вирости на лабелумі, які імітують пилок. «Псевдопилок» є борошнистою речовиною, яка утворюється внаслідок фрагментації багатоклітинних трихомів, що вкривають губу, на окремі клітини або групи (ланцюжки) клітин. Види, які продукують «псевдопилок», виявлено в роді *Maxillaria* Ruiz & Pavon, *Eria* Lindl. (секція *Mycaranthes*), *Polystachya* Hook. (секція *Polystachya*), *Dendrobium* Sw., зокрема у *D. unicum* Seidenf. «Псевдопилок» містить білки, рідше — крохмаль і незначну кількість ліпідів [20—22].

Ще однією запилювальною стратегією орхідних є флоральна мімікрія — імітація квітками невинагороджувальних видів орхідей квіток інших видів покритонасінних, які цвітуть одночасно з орхідеями і продукують велику кіль-

кість нектару або пилку [16]. Наприклад, облігатним запилювачем орхідей *Dendrobium infundibulum* Lindl. і *Cymbidium insigne* (Lindl.) Rolfe є джміль *Bombus eximius* Smith (цит. за [19]). Ця комаха запилює також симпатричний вид *Rhododendron lyi* Leveille, квітки якого продукують велику кількість нектару та пилку. Епіфітна орхідея *Cochleanthes lipscombiae* (Rolfe) Garay імітує квітки симпатричного виду *Cassia fruticosa* (Rolfe) Garay (*Fabaceae*). Обидва види, які цвітуть одночасно, запилюють бджоли-евглоссини (*Euglossine*) [3]. Ця форма мімікрії також широко представлена в межах південноафриканського роду *Disa* Bergius [32].

Дві різні стратегії приваблювання запилювачів — харчовий і статевий обман — використовують різні види роду *Caladenia* R. Вр. флори Австралії. Показано, що, як правило, в межах популяції орхідеї запилюються одним видом ос (*Thynnine*). Запилення видів *Caladenia* на основі харчового обману здійснює в пошуках їжі ціла низка видів неспеціалізованих комах. Запилення неспеціалізованими запилювачами, в основі якого — харчовий обман, дає кращий репродуктивний ефект, ніж у разі статевого обману [13, 47].

Комахи відвідують квітки багатьох представників підродини *Epidendroideae* в пошуках нектару, олії або краплин ароматичних речовин [21, 22]. Доведено, що наявність винагороди подвоює репродуктивний успіх [41].

Серед величезного різноманіття запилювальних стратегій в орхідних одним із найбільш вражаючих є запилення, засноване на статевому обмані, яке достовірно відоме лише серед представників *Orchidaceae*. Вважають, що ця стратегія еволюціонувала в межах родини кілька разів [14]. Відомо якнайменше 400 видів орхідей, що належать до кількох родів, у яких запилення відбувається внаслідок статевого обману, включаючи *Ophrys* L. у флорі Європи [4], *Disa* — Південної Африки [30], 8 родів орхідей Австралії [56] і кілька південноамериканських родів: *Mormolyca ringens* (Lindl.) Schltr. [60], *Trigonidium obtusum* Lindl. [57], *Lepanthes* spp. [6].

Серед видів *Ophrys* значну роль у приваблюванні самців *Hymenoptera*, як правило, ос і бджіл, відіграють візуальні (імітація зовнішнього вигляду самки комах-запилювача) і тактильні (наявність різноманітних виростів і щетинок на лабелумі) стимули, а також виділення феромоноподібних речовин, котрі імітують запах рецептивної самки і в такий спосіб спонукають самців до копуляції [12, 14, 69].

Протягом останніх років для з'ясування ролі хімічних і візуальних сигналів у приваблюванні запилювачів невінагороджувальних орхідей проведено цілу низку експериментальних досліджень [4, 55, 65]. Так, за допомогою газової хроматографії-мас-спектрометрії (GC-MS) і електроантеннографічної детекції (GC-EAD) ідентифіковано понад 100 сполук, що входять до складу летких ароматичних речовин, які секретуються лабелумом квітки європейського виду *O. sphegodes* Mill., і визначено, що з-поміж них 24 сполуки виявляють біологічно активну дію на нюхові рецептори самців [4].

Було доведено, що вміст і склад феромоноподібних речовин-атрактантів варіюють між особинами і навіть у межах однієї рослини протягом певних проміжків

часу як в одній популяції, так і в кількох популяціях. Варіювання відносного вмісту насичених естерів і альдегідів між квітками, що займають неоднакове положення у суцвітті, мінімізує «запам'ятовування» запахів квіток комахами і підвищує можливість повторного відвідування ними рослин у популяції [4, 55]. Це забезпечує досить тривалий (у деяких випадках — до 2 міс) період, протягом якого квітки *O. sphegodes* здатні приваблювати самців поодиноких бджіл *Andrena nigroaenea* Kirby (*Apidae*). Проте гейтеногамного запилення не відбувається через те, що запилювач проводить на суцвітті час, достатній для фіксації полінія на тілі комахи, однак недостатній для «реконфігурації» полінія, щоб здійснити запилення.

«Реконфігурація» полінія (тимчасовий механічний бар'єр, який зменшує імовірність самозапилення) була описана ще Ч. Дарвіном [17]. Щоб цей механізм був ефективним, час, потрібний для «реконфігурації» полінія, має перевищувати час, який комаха проводить на рослині. С. Peter & S. Johnson [46] дослідили «реконфігурацію» полінарію в 19-ти видів орхідей і виявили істотну позитивну кореляцію між часом, необхідним для реконфігурації, і тривалістю «візиту» запилювача. В усіх випадках час, потрібний для «реконфігурації» полініїв, перевищує час перебування комахи на суцвітті.

Як приклад можна навести також *Bulbophyllum involutum* Borba, Semir & F. Barres і *B. ipanemense* Hoehne, у квітках яких діаметр полінарію вдвічі перевищує розмір стигматичної поверхні. Щоб полінії набули відповідної форми (внаслідок дегідратації), потрібно 105—135 хв [7]. У *Cymbidium lancifolium* Hook. цей час становить 40 хв [9]. Наявність таких механічних бар'єрів найчастіше спостерігається у міофільних і мелітофільних видів орхідей, що обумовлено поведінкою запилювачів, яка сприяє автогамному або гейтеногамному запиленню.

Ще одним механічним бар'єром, який запобігає самозапиленню, є утримування протягом тривалого часу «ковпачка», що вкриває полінії, на віддаленому запилювачем полінії. Такий механізм виявлено в кантарофільного виду *Eulophia foliosa*. Авторами статті висловлено припущення, що «утримування» ковпачка є механізмом для обмеження самозапилення в рослин, спеціалізованих до запилення комахами, які повільно рухаються, наприклад жуками [45].

Виникнення запилення, заснованого на обмані, — одна з головних «загадок» еволюційної біології. Для пояснення еволюції невинагороджувальних квіток було висунуто кілька гіпотез. Одна з них ґрунтується на тому, що ця запилювальна стратегія має сприяти підвищенню життєздатності рослин унаслідок: 1) реалокатії ресурсів, пов'язаних із продукуванням винагороди, у цвітіння та утворення насіння; 2) забезпечення перехресного запилення: відсутність флоральної винагороди в багатьох видів орхідей змушує запилювачів відвідувати меншу кількість квіток у суцвітті, знижуючи таким чином імовірність гейтеногамного запилення, що може спричинити інбредну депресію і зменшення експортування пилку [28]. Крім того, запропоновано гіпотезу «полінія», яка ґрунтується на тому, що ефективно перенесення полініїв відбувається лише за один візит запилювача (за принципом «все-або-нічого») і не потребує підтримування сталої поведінки запилювачів наявністю винагороди [42].

На думку J. Jersáková et al. [28], аргументи на користь того, що стратегія запилення, яка ґрунтується на обмані, еволюціонувала через високу ресурсну «вартість» винагороди, зокрема нектару, є сумнівними, оскільки продукування незначної кількості нектару, очевидно, суттєво не впливає на енергетичний баланс орхідей, бо репродукція в орхідних значно частіше лімітована саме нестачею пилку, а не наявністю ресурсів [25, 64].

Для підтвердження (чи спростування) гіпотези «ауткросингу» була проведена ціла низка експериментальних досліджень [27, 33]. Так, коли вносили штучний нектар (розчин сахарози) до шпорок квіток мелітофільного виду *Anacamptis morio* (L.) R.M. Bateman, Pridgeon & M.W. Chase, підвищувався рівень гейтеногамного самозапилення з 10 до 40 % [33]. Додавання розчину сахарози до шпорок невінагороджувального міофільного виду *Disa pulchra* Sond. істотно збільшувало кількість квіток, які відвідували мухи (у 2,6 раза); час, проведений запилювачами на квітці (у 5,4 раза), кількість видалених з одного суцвіття поліній (у 4,8 раза). Автори цього дослідження відзначили високий рівень самозапилення, що, у свою чергу, обумовило зменшення вдвічі кількості насіння із зародками, порівняно з плодами, які утворилися внаслідок ксеногамного запилення. Крім того, при відвідуванні невінагороджувальних квіток, збільшується відстань, на яку запилювачі переносять полінії. Отже, результати цих досліджень підтверджують гіпотезу про те, що відсутність винагороди сприяє зменшенню рівня самозапилення, опосередкованого запилювачами [27].

Репродукція перехресно запилюваних рослин, насамперед невінагороджувальних видів, часто лімітована наявністю запилювачів [21, 41]. На частоту відвідування квіток запилювачами впливають різноманітні чинники. Як свідчать результати досліджень різних авторів, репродуктивному успіху невінагороджувальних видів сприяють низька просторова щільність популяцій і асинхронність цвітіння, що було показано для різних видів, зокрема для *Cypripedium japonicum* Thunb. [63]. Виявлено істотний негативний вплив синхронізованого цвітіння і позитивний — розміру суцвіття як на кількість запилених квіток, так і на вилучення поліній у *Myrmecophila christinae* Carnevali & Gómez Juárez [44].

У межах одного роду можуть реалізуватися кілька запилювальних стратегій. Прикладом може бути великий тропічний рід *Angraecum*, що налічує близько 200 видів, переважна більшість яких розповсюджені на Мадагаскарі. Основні дослідження були зосереджені виключно на малагасійських видах роду *Angraecum*, квітки яких мають довгі шпорки і виявляють типовий сфінгофільний синдром [68]. Однак будова квітки в межах цього роду надзвичайно різноманітна, що свідчить про існування різних запилювальних стратегій. Це підтверджено дослідженнями Micheneau et al. [38], котрі виявили на островах Маскаренського архіпелагу орнітофільний вид *A. striatum* Thouars, квітки якого без запаху, але мають коротку і широку шпорку. На думку Micheneau et al. [38], така нетипова морфологія квітки обумовлена специфічною адаптацією до місцевої ентомофауни.

Перехід від однієї запилювальної системи до іншої є головною рисою еволюційної диверсифікації великого південноафриканського роду *Disa*. Серед 27

досліджених видів цього роду виявлено 19 різних запилювальних систем, зокрема міофілію, мелітофілію, сфінгофілію, орнітофілію; деяким видам роду *Disa* притаманне самозапилення [30].

Надзвичайне різноманіття запилювальних стратегій характерне для флори Південної Африки. Жуки, довгохоботкові мухи, сатириди (*Satyridae*), бражники, птахи та гризуни відіграють тут значно більшу роль як запилювачі, ніж в інших регіонах помірного клімату земної кулі. Ці «альтернативні» запилювальні стратегії могли виникнути тому, що для фауни перетинчастокрилих Південної Африки нехарактерне різноманіття. Стратегії запилення тут відносно спеціалізовані, і перехід від одних запилювачів до інших (pollinator shift) є важливою рушійною силою в диверсифікації рослин і видоутворенні [29].

У 1992 р. R. Trembley [64] встановив, що з-поміж 456 видів орхідей, для яких на той час були відомі запилювачі, 67 % видів мають лише одного запилювача, 14 % — двох; частина видів із генералізованими запилювальними стратегіями перевищувала 5 %. Однак відтоді завдяки застосуванню новітніх методів експериментальних досліджень, зокрема спостереження за поведінкою запилювачів, обсяг інформації про видоспецифічність зв'язку орхідея—запилювач значно зріс, унаслідок чого переглянуто певні уявлення про спеціалізацію/генералізацію запилювальних стратегій в орхідних, включаючи перехід між системами запилення.

Останніми роками висловлювалися припущення, які певною мірою суперечать загальноприйнятій думці про високий ступінь спеціалізації запилювальних стратегій в орхідних (орхідеї є менш спеціалізованими, ніж це вважалося раніше), — переважна більшість видів мають більше одного запилювача [23, 25, 43].

Нещодавно зазнала критики сама концепція «запилювального синдрому», оскільки квітки приваблюють ширший спектр запилювачів, ніж слід було б очікувати, виходячи з особливостей цієї запилювальної стратегії. Крім того, у квітках часто відбуваються дивергентні зміни, які, не виключаючи одного запилювача, сприяють запиленню їх іншим. Тому запропоновано об'єднати запилювачі у функціональні групи залежно від гіпотетичної подібності впливу, який вони виявляють [23].

Попри ці зауваження, автори публікацій визнають, що концепція «запилювальних синдромів» є надзвичайно важливою для розуміння механізмів флоральної диверсифікації, оскільки різні функціональні групи запилювачів виявляють різний селективний тиск на особливості будови квітки [23]. Незважаючи на протиріччя в поглядах різних авторів на видоспецифічність зв'язку орхідея—запилювач, усі вони відзначають, що біологія запилення є міждисциплінарною наукою, яка має об'єднувати еволюційний і екологічний аспекти [38, 69, 70].

Отже, слід зазначити, що запилювальні стратегії в орхідних характеризуються надзвичайно великим різноманіттям і високим ступенем видоспецифічності зв'язку орхідея↔запилювач. За умов оранжерейної культури, де біотичний зв'язок рослина—запилювач не реалізується, штучне запилення здійснює експериментатор.

Дані про вплив особливостей систем запилення, поведінки запилювача — вектора перенесення полініїв (полінаріїв), систем схрещування на репродуктивний успіх мають важливе значення для інтерпретації результатів дослідження систем репродукції орхідних в умовах культури та при відпрацюванні методів розмноження цих рослин за умов штучного клімату *ex situ*.

1. *Гринфельд Э.К.* Происхождение и развитие антофилии у насекомых. — Ленинград: Изд-во Ленинград. ун-та, 1978. — 208 с.
2. *Фегри К., ван дер Пейл Л.* Основы экологии опыления. — Москва: Мир, 1982. — 381 с.
3. *Ackerman J.D.* Euglossine bee pollination of orchid, *Cochleanthes lipscombiae*: a food source mimic // Amer. J. Bot. — 1983. — **70**, N 6. — P. 830—834.
4. *Ayasse M., Schiestl F.P., Paulus H.F., Lofstedt C., Hansson B., Ibarra F., Francke W.* 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.
5. *Bernhardt P.* Convergent evolution and adaptive radiation of beetle-pollinated angiosperms // Plant Syst. Evol. — 2000. — **222**, N 1—4. — P. 293—320.
6. *Blanco M.A., Barboza G.* Pseudocopulatory pollination in *Lepanthes (Orchidaceae: Pleurothallidinae)* by fungus gnats // Ann. Bot. — 2005. — **95**. — P. 763—772.
7. *Borba E.L., Semir J.* Temporal variation in pollinarium size after its removal in species of *Bulbophyllum*: A different mechanism preventing self-pollination in *Orchidaceae* // Plant Syst. Evol. — 1999. — **217**, N 3, 4. — P. 197—204.
8. *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.
9. *Cheng Jin, Liu Shiyong, He Rong, Wei Xinlian, Luo Yibo.* Food-deceptive pollination in *Cymbidium lancifolium (Orchidaceae)* in Guangxi, China // Biodiversity Science. — 2007. — **15**, N 6. — P. 608—617.
10. *Cheng J., Shi J., Shanguan F.Z., Dafni A., Deng Z.H., Luo Y.B.* The pollination of a self-incompatible, food-mimic orchid, *Coelogyne fimbriata (Orchidaceae)*, by female *Vespula wasps* // Ann. Bot. — 2009. — **104**, N 3. — P. 565—571.
11. *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.
12. *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.
13. *Cozzolino S., Scopece G.* Specificity in pollination and consequences for postmating reproductive isolation in deceptive Mediterranean orchids // Phil. Trans. R. Soc. B. — 2008. — **363**, N 1506. — P. 3037—3046.
14. *Cozzolino S., Widmer A.* Orchid diversity and evolutionary consequences of deception? // Trends in Ecology and Evolution. — 2005. — **20**. — P. 487—494.
15. *Cruden R.W.* Pollinators in high-elevation ecosystems: relative effectiveness of birds and bees // Science. — 1972. — **176**, N 4042. — P. 1439—1440.
16. *Dafni A.* Mimicry and deception in pollination // Annual Review of Ecology and Systematics. — 1984. — **15**. — P. 259—278.
17. *Darwin C.* On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects, and on good effects of intercrossing. — London: J. Murray, 1862. [http://www.darwinonline.org.uk; accessed 06 December 2009].
18. *Darwin C.* Letter 3285 — Darwin, C.R. to Hooker, J.D., 13 Oct. 1861. [http://www.darwinproject.ac.uk/entry-3285; accessed 06 December 2009].
19. *Davies K.L., Stpiczyska M., Turner M.P.* A rudimentary labellar speculum in *Cymbidium lowianum* (Rchb. f.) Rchb. f. and *Cymbidium devonianum* Paxton (*Orchidaceae*) // Ann. Bot. — 2006. — **97**, N 6. — P. 975—984.

20. *Davies K.L.* Food-hair form and diversification in orchids *Orchidaceae* // *Orchid Biology. Reviews and Perspectives*. X. (Ed. T. Kull, J. Arditti and Sek Man Wong). — Springer Netherlands, 2009. — P. 159—184.
21. *Dressler R.L.* The orchids. Natural history and classification. Cambridge, Massachusetts, London: Harvard University Press, 1981. — 332 p.
22. *Dressler R.L.* Phylogeny and classification of the orchid family. — Portland, Oregon: Dioscorides Press, 1993. — 278 p.
23. *Fenster C.B., Armbruster W.S., Wilson P., Dudash M.R., Thomson J.D.* Pollination syndromes and floral specialization // *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. — 2004. — **35**. — P. 375—403.
24. *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.
25. *Gravendeel B., Smithson A., Slik F.J.W., Schuiteman A.* Epiphytism and pollinator specialization: drivers for orchid diversity? // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* — 2004. — **359**. — P. 1523—1535.
26. *Gullan P.J., Cranston P.S.* The insects: an outline of entomology. 3rd ed. Blackwell Publishing Ltd., 2005. — 477 p.
27. *Jersáková J., Johnson S.D.* Lack of floral nectar reduces self-pollination in a fly-pollinated orchid // *Oecologia*. — 2006. — **147**. — P. 60—68.
28. *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.
29. *Johnson S.D.* Bird pollination in South African species of *Satyrium (Orchidaceae)* // *Plant Syst. Evol.* — 1996. — **203**. — P. 91—98.
30. *Johnson S.D., Linder H.P., Steiner K.E.* Phylogeny and radiation of pollination systems in *Disa (Orchidaceae)* // *Amer. J. Bot.* — 1998. — **85**, N 3. — P. 402—411.
31. *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.
32. *Johnson S.D., Morita S.* Lying to Pinocchio: floral deception in an orchids pollinated by long-proboscid flies // *Bot. J. Linn. Soc.* — 2006. — **152**. — P. 271—278.
33. *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.
34. *Lehnebach C.A., Robertson A.W.* Pollination ecology of four epiphytic orchids of New Zealand // *Ann. Bot.* — 2004. — **93**. — P. 773—781.
35. *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.
36. *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.
37. *Martins D.J., Johnson S.D.* Hawkmoth pollination of aerangoid orchids in Kenya, with special reference to nectar sugar concentration gradients in the floral spurs // *Amer. J. Bot.* — 2007. — **94**. — P. 650—659.
38. *Micheneau C., Fournel J., Pailler T.* Bird pollination in an angraecoid Orchid on Reunion Island (Mascarene Archipelago, Indian Ocean) // *Ann. Bot.* — 2006. — **97**, N 6. — P. 965—974.
39. *Mitchell R.J., Irwin R.E., Flanagan R.J., Karron J.D.* Ecology and evolution of plant — pollinator interactions // *Ann. Bot.* — 2009. — **103**, N 9. — P. 1355—1363.
40. *Müller H.* The fertilization of flowers. — London: Macmillan and Co., 1883. — 669 p. [<http://www.biodiversitylibrary.org/item/61049>; accessed 22 September 2010].
41. *Neiland M.R., Wilcock C.C.* Fruit-set, nectar reward and rarity in the *Orchidaceae* // *Amer. J. Bot.* — 1998. — **85**, N 12. — P. 1657—1671.
42. *Nilsson L.A.* Orchid pollination biology // *Trends in Ecology and Evolution*. — 1992. — **7**. — P. 255—259.
43. *Ollerton J., Cranmer L.* Latitudinal trends in plant-pollinator interactions: are tropical plants more specialised? // *Oikos*. — 2002. — **98**. — P. 340—350.

44. *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.
45. *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.
46. *Peter C.I., Johnson S.D.* Doing the twist: a test of Darwin's cross-pollination hypothesis for pollinarium reconfiguration // *Biol. Lett.* — 2006. — **2**, N 1. — P. 65–68.
47. *Phillips R.D., Faast R., Bower C.C., Brown G.R., Peakall R.* Implications of pollination by food and sexual deception for pollinator specificity, fruit set, population genetics and conservation of *Caladenia* (*Orchidaceae*) // *Austr. J. Bot.* — 2008. — **57**, N 4. — P. 287–306.
48. *Pridgeon A.M., Cribb P.J., Chase M.W., Rasmussen F.N.* (eds.) *Genera Orchidacearum*. Volume 1. General introduction, *Apostasioideae*, *Cypripedioideae*. — Oxford: Oxford University Press, 1999. — 169 p.
49. *Pridgeon A.M., Cribb P.J., Chase M.W., Rasmussen F.N.* (eds.) *Genera Orchidacearum*. Volume 2. *Orchidoideae* (Part 1). — Oxford: Oxford University Press, 2001. — 416 p.
50. *Pridgeon A.M., Cribb P.J., Chase M.W., Rasmussen F.N.* (eds.) *Genera Orchidacearum*. Volume 3. *Orchidoideae* (Part 2), *Vanilloideae*. — Oxford: Oxford University Press, 2003. — 360 p.
51. *Pridgeon A.M., Cribb P.J., Chase M.W., Rasmussen F.N.* (eds.) *Genera Orchidacearum*. Volume 4. *Epidendroideae* (Part 1). — Oxford: Oxford University Press, 2005. — 672 p.
52. *Rico-Gray V., Thien L.B.* Effect of different ant species on reproductive fitness of *Schomburgkia tibicinis* (*Orchidaceae*) // *Oecologia*. — 1989. — **81**. — P. 487–489.
53. *Robertson C.* Flowers and insects. Lists of visitor of four hundred and fifty three flowers. — Carlinville, Illinois, 1928. — 221 p. [<http://www.biodiversitylibrary.org/item/43820>; accessed 22 September 2010].
54. *Rodríguez-Robles J.A., Meléndez E.J., Ackerman J.D.* Effects of display size, flowering phenology, and nectar availability on effective visitation frequency in *Comparettia falcata* (*Orchidaceae*) // *Amer. J. Bot.* — 1992. — **79**. — P. 1009–1017.
55. *Salzmann C.C., Nardella A.M., Cozzolino S., Schiestl F.P.* Variability in floral scent in rewarding and deceptive orchids: the signature of pollinator-imposed selection // *Ann. Bot.* — 2007. — **100**. — P. 757–765.
56. *Schiestl F.P.* Pollinator attraction and speciation in sexually deceptive orchids // *Proc. Eur. Orchid Conf. and Show, March 2003*. (eds. J. Hermans & P. Cribb). — London: British Orchid Council and the Royal Horticultural Society, 2003. — P. 348.
57. *Singer R.B.* The pollination mechanism in *Trigonidium obtusum* Lindl. (*Orchidaceae: Maxillariinae*): sexual mimicry and trap-flowers // *Ann. Bot.* — 2002. — **89**. — P. 157–163.
58. *Singer R.B., Cocucci A.A.* Pollination of *Pteroglossaspis ruwenzoriensis* (Rendle) Rolfe (*Orchidaceae*) by beetles in Argentina // *Bot. Acta*. — 1997. — **110**. — P. 338–342.
59. *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.
60. *Singer R.B., Flach A., Koehler S., Marsaioli A.J., Amaral M.C.E.* Sexual mimicry in *Mormolyca ringens* (Lindl.) Schltr. (*Orchidaceae: Maxillariinae*) // *Ann. Bot.* — 2004. — **93**. — P. 755–762.
61. *Sprengel C.K.* Das Entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. — Berlin: bei Friedrech Vieweg dem Aeltern, 1793. [<http://www.biodiversitylibrary.org/item/48512>; accessed 22 September 2010]
62. *Steiner K.E.* The evolution of beetle pollination in a South African orchid // *Amer. J. Bot.* — 1998. — **85**. — P. 1180–1187.
63. *Sun Hai-Qin, Cheng Jin, Zhang Fu-Min, Luo Yi-Bo, Ge Song.* 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.
64. *Trembley R.L.* Trends in the pollination ecology of the *Orchidaceae*: evolution and systematics // *Canad. J. Bot.* — 1992. — **70**. — P. 642–650.
65. *Vereecken N. J., Schiestl F. P.* On the roles of colour and scent in a specialized floral mimicry system // *Ann. Bot.* — 2009. — **104**, N 6. — P. 1077–1084.

66. Vogel S. Blütenbiologische Typen als Elemente der Sippengliederung, dargestellt anhand der Flora Sudafriukas // Bot. Stud. — 1954. — N 1. — P. 1—338.
67. Wang Y., Zhang Y., Ma X.-K., Dong L. The unique mouse-pollination in an orchid species // Nature Precedings: hdl: 10101/npre.2008.1824.1: Posted 22 Apr. 2008 [accessed 06 December 2009].
68. 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.
69. Waterman R.J., Bidartondo M.I. Deception above, deception below: linking pollination and mycorrhizal biology of orchids // J. Exp. Bot. — 2008. — **59**, N 5. — P. 1085—1096.
70. 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.

Рекомендує до друку
Є.Л. Кордюм

Надійшла 10.12.2009

Т.М. Черевченко, Л.И. Буюн, Л.А. Ковальская

Национальный ботанический сад им. Н.Н. Гришко НАН Украины, г. Киев

ОПЫЛИТЕЛЬНЫЕ СТРАТЕГИИ У ОРХИДНЫХ (*ORCHIDACEAE*)

В статье приведен краткий обзор публикаций, посвященных особенностям опылительных систем у орхидных. Для представителей семейства *Orchidaceae* характерны чрезвычайно специализированные опылительные синдромы. Специализация обеспечивает высокую эффективность опыления, однако в этом случае репродукция орхидных в природе строго лимитирована наличием специализированных опылителей. Освещены особенности строения цветка у энтомофильных (меллитофильных, миофильных, кантарофильных, сфингофильных/психофильных) и орнитофильных видов орхидных.

Наличие данных об опылительных стратегиях орхидных (особенностях строения цветка, наличии/отсутствии вознаграждения, особенностях поведения опылителя, репродуктивном успехе) имеют важное значение при разработке эффективных методов размножения орхидных в условиях оранжерейной культуры, прежде всего, при получении жизнеспособных семян.

Ключевые слова: Orchidaceae, опылительные стратегии, адаптация, перекрестное опыление, опылители.

Т.М. Cherevchenko, L.I. Buyun, L.A. Kovalska

M.M. Gryshko National Botanical Garden, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

POLLINATION STRATEGIES IN ORCHIDS (*ORCHIDACEAE*)

The article provides an overview of recent publications on pollination biology in orchids. Representatives of *Orchidaceae* have extraordinary specialized pollination strategies. This specialization is directed toward maximum efficiency of pollination; however, orchid reproduction in the wild is strongly limited by availability of pollinators. The floral traits of entomophilous (melittophilous, myophilous, cantharophilous, sphingophilous/psychophilous) as well as ornithophilous orchid species are highlighted. The data available on pollination strategies of orchids (floral features, availability/absence of reward, behavioral patterns of pollinators, reproductive success) are important for developing effective propagation methods, particularly, for obtaining viable seeds.

Key words: Orchidaceae, pollination strategies, adaptation, cross-pollination, pollinators.