

УДК 582.594.2[631.527.82+57.017.3]

ЛІ. БУЮН

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

ОСОБЛИВОСТІ СИСТЕМ РЕПРОДУКЦІЇ В ОРХІДНИХ

Наведено короткий огляд публікацій, присвячених особливостям систем репродукції у орхідних. Проаналізовано різноманіття репродуктивних стратегій у межах родини *Orchidaceae* та з'ясовано вплив різних чинників на ефективність репродукції *in situ* та *ex situ*. Для більшості досліджених видів відзначено позитивний вплив ксеногамного запилення на життєздатність насіння. Встановлено, що орхідні переважно є алогамними, але самосумісними, а облігатна самонесумісність, як і повна самосумісність, трапляються в межах родини рідко. Визначено перспективи подальших досліджень репродуктивної біології тропічних орхідних *ex situ*.

Ключові слова: *Orchidaceae*, репродуктивна біологія, системи схрещування, запилення, самосумісність, самонесумісність, інбредна депресія, життєздатність насіння, *ex situ*.

Дослідженню репродуктивної біології орхідних вчені завжди приділяли багато уваги [2, 3, 7, 71]. Незважаючи на це, протягом останніх років кількість робіт, присвячених вивченню різних аспектів репродуктивної біології у орхідних, стрімко зростає. Це можна пояснити складними високоспеціалізованими запилювальними синдромами, притаманними орхідним [52, 79], статусом багатьох представників родини як рідкісних та зникаючих рослин і необхідністю опрацювання охоронних заходів з метою збереження орхідних як *in situ*, так і *ex situ* [1, 3].

При опрацюванні методів масового розмноження тропічних орхідних з метою збереження *ex situ* важливе значення має отримання життєздатного насіння.

Основною метою цієї публікації є критичний аналіз літератури щодо особливостей репродуктивної біології орхідних та з'ясування чинників, які впливають на ефективність їх репродукції, передусім різноманіття систем репродукції в межах родини *Orchidaceae* та їх впливу на життєздатність насіння.

До найважливіших чинників, які визначають генетичне різноманіття у рослин, належать системи схрещування [46]. Статеве відтворення у представників *Orchidaceae* залежить переважно від запилювача, проте воно може успішно відбуватися також шляхом нестатевого утворення насіння (агамоспермії) або автоматичного самозапилення (автогамії), коли запліднення відбувається за відсутності вектора перенесення пилку [38].

Як свідчать літературні дані, автогамними є приблизно 10–15 % орхідних [25]. Автогамія в орхідних підтримується за певних умов, передусім — географічною ізоляцією, а також у разі зростання на межі ареалу, де активність запилювачів може бути обмеженою [2, 49].

Перші згадування про випадки самозапилення в орхідних можна знайти у Ч. Дарвіна [34]. Пізніше це питання було висвітлено в працях Н. Forbes [40], О. Hagerup [45], R. Dressler [37] та Р. Catling [25]. З'ясуванню поширення цієї системи схрещування в межах родини *Orchidaceae*, а також виявленню структурних адаптацій квітки, які сприяють реалізації цієї запи-

лювальної системи [33, 47], присвячено публікацію P. Catling [25].

Існують різні варіанти автогамії — від клейстогамії до хазмогамії [37, 38, 69]. У деяких видів варіант залежить від умов оточуючого середовища. Автогамні види краще адаптовані до виживання за умов змін клімату та здатні до ауткросингу, якщо умови стають сприятливими. І, навпаки, деякі види, які є перехреснозапильними, за відсутності запилювачів можуть утворювати насіння шляхом самозапилення [45, 69].

Відомо [50, 55], що перехресне запилення сприяє підвищенню життєздатності особин завдяки збільшенню генетичного різноманіття, тоді як самозапилення зменшує генетичне різноманіття і може призвести до інбредної депресії. Відповідно у багатьох видів еволюціонували складні механізми для запобігання самозапиленню, включаючи самонесумісність через спорофітні чи гаметофітні процеси або через механізми, які передують запиленню.

Показано, що крайні положення у спектрі запилювальних систем у межах родини Orchidaceae займають агамоспермія та дводомність, які трапляються рідко. Так, агамоспермію виявлено лише у представників триби Cranichidae [42]. M. Neiland і C. Wilcock [61] пояснюють це тим, що для утворення насінного зачатка потрібна наявність пилку на приймочці як стимулу для ініціювання розвитку насінного зачатка. Досі справжню дводомність не описано в межах родини Orchidaceae, однак, на думку D. Roberts [71], ця запилювальна система може перебувати у стані еволюції. Описано випадки диклінії, коли не всі особини в популяції регулярно є гермафродитними, можуть траплятися як маточкові, так і тичинкові квітки, або квітки обох типів. Зокрема Chen (1979) у *Satyrium nepalense* var. *ciliatum* (Lindl.) Hook. f. виявив рослини з тичинковими і маточковими квітками, а також двостатеві квітки, хоча чинник, який контролює експресію статі, залишається невідомим [29].

Найкраще диклінію досліджено в межах родів *Catasetum* Rich. ex Kunth. [44, 87], *Cycnoches* Lindl. [14, 44] і *Mormodes* Lindl. [15] із підтриби *Catasetinae* триби *Cymbidieae*. Вважають, що такі «квазіроздільно-статеві» форми контролюються чинниками середовища, а «перемикання» між статями відбувається під дією абіотичного стресу [41, 87]. Оскільки алокація ресурсів у підтриманні особини з плодами, що розвиваються, значно перевищує витрати на підтримання чоловічої особини, то за умов низької освітленості, значного віку особини чи низького ресурсного статусу відзначено тенденцію до продукування тичинкових квіток і, навпаки, за сприятливих умов формуються переважно маточкові квітки. Така форма нестійкості статі відома і в інших родин [41].

Як свідчить аналіз літературних джерел, самонесумісність у межах Orchidaceae трапляється доволі рідко [75, 82]. Орхідеї здебільшого є самосумісними, а бар'єри, які перешкоджають автогамному запиленню, є переважно механічними і діють зазвичай до запилення (презиготичні бар'єри) [21, 37, 38, 69]. У перехреснозапильних видів найважливіший фізичний бар'єр, який запобігає самозапиленню, створює ростелум [19]. У більшості автогамних орхідних ця структура або недорозвинена, або в процесі цвітіння відбувається її дезінтеграція [1, 5, 25].

У багатьох видів орхідних також виявлено «постзиготичні» генетичні бар'єри (тобто самонесумісність), які діють здебільшого у видів, що запилюються комахами, поведінка яких може сприяти гейтогамії (наприклад, мухами) [22, 31]. Тому система, яка найефективніше запобігає самозапиленню у орхідних, це самонесумісність.

Самонесумісність у рослин виявляється зменшенням кількості насіння, яке утворюється при самозапиленні порівняно з перехресним запиленням. Визнають [4] дві основні причини самостерильності: фізіологічну самонесумісність, коли генетичні системи саморозпізнавання зменшують

частоту самозапилення, та інбредну депресію, яка виявляється в тому, що зигота, яка утворилася внаслідок самозапилення і є гомозиготою за летальними рецесивними алелями, абортуються [28, 48].

На думку D. Schemske та R. Lande (1985), класична самосумісність і самонесумісність рідко трапляються серед покритонасінних [73]. Для порівняння ефективності різних систем схрещування (автогамії та алогамії) і з'ясування ступеня самосумісності автори здебільшого використовують різні індекси [76]. Залежно від критерію, що використовується, різні види можуть розглядатись як самосумісні або самонесумісні.

У межах Orchidaceae самонесумісність відома серед Dendrobiinae [53], Oncidiinae [27], Vandeae [13], Maxillariinae [74]. Так, у роді *Dendrobium* самонесумісними є 72 % видів, що зумовлено утворенням приймочною етилену, який призводить до передчасного старіння квітки або її опадання протягом періоду росту пилкових трубок [53]. Аналогічну ситуацію U. Charanasri та H. Kamemoto (1977) спостерігали у Oncidiinae: 73 % досліджених цими авторами видів виявили повну або часткову самонесумісність [27].

Як свідчать аналіз літературних джерел та результати власних досліджень, облігатно самонесумісними є представники роду *Coelogyne* Lindl. [1, 3, 5, 7, 30]. У Vandeae щонайменше 30 % видів виявилися самонесумісними, тоді як інші 30 % потребують подальшого дослідження [13]. Самонесумісність виявлено в усіх представників Pleurothallidinae, які було досліджено, — *Asiandra*, *Anathallis*, *Masdevallia* Ruiz. et Pav., *Myoxanthus* Poepp. et Endl., *Octomeria* D. Don., *Stelis* Sw., *Specklinia* Lindl. [16]. Вони представляють усі основні клади міофільних орхідних [43]. Таким чином, самонесумісність і міофілію Pleurothallidinae можна розглядати як біологічні синапоморфії.

E. Borba et al. [23], які досліджували особливості репродуктивної біології п'яти видів Pleurothallis, зафіксували варіювання сту-

пеня самосумісності у цих видів. Так, *P. johannensis* Rabr. Rodr., *P. ochreatea* Lindl., *P. teres* Lindl. виявляли слабку або часткову самонесумісність, тоді як *P. adamantinensis* Brade і *P. fabriobarrisi* Borba et Semir були строго самонесумісними.

Незважаючи на те, що самонесумісність притаманна щонайменше 10 % усіх видів орхідних [38], генетична основа [13], а також поширення в межах родини цієї системи остаточно не з'ясовані. Самонесумісність у Orchidaceae разом із високою спеціалізацією щодо запилювача можуть зумовити повне зникнення виду внаслідок змін у щільності популяції рослин або запилювача [13, 27, 53].

Як показали результати аналізу літературних джерел щодо впливу системи схрещування на життєздатність насіння, більшість авторів відзначають позитивний вплив перехресного запилення на кількість плодів і життєздатність насіння. Зокрема R. Tremblay та співавт. (2005) наводять дані щодо кількості плодів, отриманих унаслідок самозапилення і перехресного запилення у 69 видів Orchidaceae [82]. У 29 % випадків кількість плодів при обох системах схрещування не відрізнялась. У решти видів кількість плодів, які утворилися при перехресному запиленні, була дещо вищою порівняно із самозапиленням (81 і 72 % відповідно). Отже, якщо рослині не притаманні механізми самонесумісності, то самозапилення істотно не впливає на ефективність репродукції [82].

Разом з тим, у багатьох експериментальних дослідженнях виявлено, що самозапилення впливає на такі показники, як маса плода і насіння та кількість насінин із зародками, зокрема, у *Eulophia graminea* Lindl. [67]. Більшу кількість плодів при перехресному запиленні зафіксовано у *Eulophia alta* (L.) Fawc. & Rendle [54], причому репродуктивний успіх зростав зі збільшенням відстані, на яку переносили пилок. При експериментальному самозапиленні квіток *Corymborkis flava* (Sw.) Kuntze кількість насінин із зародками була вдвічі меншою порівняно із ксеногамним запиленням [85].

Різницю між плодами, отриманими внаслідок автогамного і штучного перехресного запилення, у кількості насіння із зародками, відзначено й іншими авторами [51, 82]. Механізм цього явища остаточно не досліджено, однак, на думку С. Peter і S. Johnson (2009), зменшення кількості насіння із зародками у випадку індукованої автогамії може бути виявом інбредної депресії на стадії ембріогенезу [68].

Усупереч численним експериментальним даним, які свідчать про позитивний вплив ксеногамного запилення порівняно з автогамним на ефективність репродукції орхідних, у деяких видів ці відмінності були відсутні або статистично недостовірні. Зокрема, не виявлено істотних відмінностей між автогамним, гейтоногамним і алогамним запиленням у *Orchis italica* Poir., *Anacamptis papilionacea* (L.) R.M. Bateman [66]. У *Acrolophia cochlearis* (Lindl.) Schltr. & Bolus різниці в утворенні плодів між індукованою автогамією і ксеногамією не відзначено [68], тоді як за кількістю насіння із зародками між варіантами схрещування виявлено істотні відмінності. У *Chloraea lamellata* Lindl. (ендемичний вид флори Чилі) істотної відмінності у життєздатності насіння при самозапиленні і перехресному запиленні не зафіксовано [56].

Значну увагу приділено вивченню інбредної депресії або самонесумісності на пізніших етапах, насамперед у разі постзиготичного відторгнення. Велику кількість насіння без зародків або з недорозвиненими зародками у видів *Pleurothallis* пояснюють саме дією інбредної депресії [24]. Це припущення ґрунтується на великій варіабельності кількості насіння із зародками у плодах, отриманих унаслідок самозапилення, разом зі значною варіабельністю розміру абортіваного зародку. Припинення розвитку зародків унаслідок гаметофітної самонесумісності, очевидно, відбувається одночасно, внаслідок чого вони повинні мати однаковий розмір. І навпаки, при дії інбредної депресії відторгнення зародків відбувається

здебільшого у кілька етапів, що зумовлює більшу варіабельність кількості насіння з добре розвиненими зародками [72].

Інбредна депресія на ранніх стадіях розвитку відзначена у кількох видів орхідних [78], проте, на думку різних авторів [21, 23, 24], вона може бути поширена в межах родини *Orchidaceae*. У покритонасінних інбредна депресія виявляється здебільшого на стадії утворення зиготи і розвитку зародка, вона може також виявлятися протягом усього великого циклу розвитку особини [48].

Порівняльне дослідження впливу системи схрещування на репродуктивний успіх проведено Stort і Martins (1980) на прикладі 15 видів *Cattleya* (цит. за [78]). За винятком *Cattleya aurantiaca* (= *Guarianthe aurantiaca*), яка утворює насіння шляхом самозапилення, в усіх видів *Cattleya* виявлено часткову самонесумісність — усі вони утворювали меншу кількість насіння із зародками при самозапиленні, ніж при перехресному запиленні. Аналогічні дані отримано при дослідженні роду *Laelia* [78]. Для шести видів *Laelia* — *L. milleri* Blumensh., *L. longipes* (Rchb. f.) Cogn., *L. ostermayerii* Hoehne, *L. crispa* (Lindl.) Rchb. f., *L. xanthina* Lindl., *L. grandis* (за даними сучасних молекулярно-філогенетичних досліджень ці види розглядають у межах роду *Cattleya*) — характерна дуже низька частка насіння із зародками при самозапиленні, яка не перевищувала 10 %. Найнижчу кількість фертильного насіння відзначено у *L. longipes* і *L. milleri* як при самозапиленні, так і при перехресному запиленні. З іншого боку, *L. perrinii* (Lindl.) Bateman і *L. caulescens* Lindl. мали найвищий відсоток насіння із зародками при обох системах схрещування. Якщо розташувати види у міру зростання кількості насіння із зародками, то можна помітити певну закономірність — у видів з найбільшою кількістю насіння із зародками при перехресному запиленні спостерігалась аналогічна тенденція і при самозапиленні. Частка насіння із зародками у середньому становила 17,62 % при самозапиленні і 48,08 % — при перехресному запиленні.

Аналогічні дані отримано для *Cattleya* [цит. за 78]: 19,59 % насінин із зародками при самозапиленні і 44,44 % при перехресному запиленні. Найбільшу кількість насінин із зародками при перехресному запиленні відзначено у *C. loddigesii* Lindl. [77]. На відміну від даних Stort et Martins (1980), які виявили вищий відсоток насінин із зародками у *C. aurantiaca* при самозапиленні, ніж при перехресному запиленні, у жодного з видів *Laelia* не зафіксували такої особливості.

М. Stort і G. Gardino (1984) встановлено, що серед досліджених видів *Laelia flava* Lindl. (= *Cattleya crispata* (Thunb.) Van den Berg) і *L. longipes* мали найвищий репродуктивний успіх як в умовах оранжереї, так і *in situ* [78]. Автори припустили, що у *L. flava* і *L. longipes* за відсутності запилювачів відбувається самозапилення, як відзначено в інших досліджених видів [45].

Аналіз літератури свідчить про існування кількох репродуктивних стратегій у межах окремих родів: автогамії та алогамії — у *Gavilea* Poepp. (*Chloraeinae*) [83] та *Serapias* L. [18], апоміксису, автогамії і алогамії — у *Liparis* Rich. [64]. У *Eripactis* Zinn. [81], *Cyrtopodium polyphyllum* (Vell.) Pabst ex F. Vargas [65] поряд з алогамією описано випадки факультативної автогамії. P. Delforge (1996) виявив автогамні та алогамні квітки в межах однієї рослини *E. helleborine* (L.) Crantz [35]. Варіювання ступеня самосумісності зафіксовано не лише в межах одного роду, а і в межах одного виду. Зокрема у *Chloraea bletioides* Lindl. виявлено фактично протилежні типи систем схрещування, що свідчить про внутрішньовидову мінливість систем схрещування [83]. Відомості про наявність автогамної та гетерогамної форм у *Epidendrum nocturnum* Jacq. і *Prosthechea cochleata* (L.) W.E. Higgins наведено Г.Л. Колмейцевою і В.А. Антипіною [1, 5].

С. Wilcock і R. Neiland (2002) визначили п'ять стадій, на яких можуть виникнути порушення у запиленні рослин: 1) втрата пилку між донором та реципієнтом і/або неспроможність запилювачів видалити пилко;

2) обмежена кількість запилювачів; 3) втрата пилком життєздатності до потрапляння на приймочку гіностемія; 4) недостатня кількість пилку та низька його життєздатність; 5) наявність чужорідного пилку, що зумовлює хімічне інгібування [86]. Зазначені обмеження репродуктивного успіху досить часто трапляються в межах родини *Orchidaceae* [12]. Ці стадії розпочинаються після розкриття квітки, з перенесенням полініїв на поверхню приймочки, проростанням пилку і ростом пилкових трубок, заплідненням насінних зачатків, формуванням насіння і його перенесенням.

На думку D. Roberts (2003), на сьогоднішній день у репродуктивній біології орхідних недостатньо досліджено стадію від рецепції пилку поверхнею приймочки до диференціації насінних зачатків [71]. На успіх статевої репродукції впливають такі чинники, як якість і кількість пилку, стан приймочки [47]. Крім того, низьку насінневу продуктивність та припинення розвитку плодів описано в орхідних як при самозапиленні, так і при перехресному запиленні через варіювання якості пилку [21], конкуренцію з чужорідним пилком [63], наявність рецесивних летальних алелів [21, 53], обмеження ресурсів [8, 9, 22, 58].

Для представників *Orchidaceae* характерна поліембріонія, яка майже завжди пов'язана з апоміксисом, коли розвиток зародка відбувається з внутрішнього інтегумента [26].

У деяких орхідних існують пристосування для оптимізації репродуктивного успіху за умов недостатньої кількості запилювачів: тривалий час для ефективного відкладання пилку і підвищення якості пилку шляхом його конкуренції [61]. Т. Bartareua (1995), який досліджував у польових умовах особливості плодоношення *Dendrobium monophyllum* F. Muell., встановив, що з-поміж 71,5% плодів, які починають розвиток, дозрівають лише 6,9 % [17].

М. Neiland та С. Wilcock (1999) вперше з'ясували вплив чужорідного пилку на

приймочках орхідних на ефективність їх репродукції. Цими авторами встановлено, що у 6 з 7 досліджених видів 85 % приймочок було контаміновано, що призвело (за середнього та високого рівня контамінації) до зниження ефективності репродукції у середньому на 10 % [63].

Існує низка публікацій, в яких відзначено істотний вплив наявності ресурсів на статеву репродукцію орхідних. Так, E. Meléndez-Askerman та співавт. [58] зазначають, що репродукція орхідних може бути лімітована наявністю ресурсів протягом усього життєвого циклу особини, тоді як вплив запилювачів у різні роки варіює [11]. Про це яскраво свідчить зв'язок між наявністю ресурсів та експресію статі («квазідводомністю») у представників підтриби *Catasetinae*.

Статева репродукція енергетично є надзвичайно витратним процесом. Збільшення кількості плодів протягом одного року пригнічує ріст рослини і репродукцію протягом наступних років, що, як виявлено у численних дослідженнях [11, 57–59, 88], чітко проявляється в епіфітних орхідних. T. Bartareau (1995) висловив припущення, що збільшення кількості плодів у австралійського епіфітного виду *Dendrobium monophyllum* лише на 10 % істотно збільшує витрати на процес репродукції [17]. У *Cypripedium acaule* Aiton ефективність репродукції була помітною лише після кількох сезонів повторної репродукції [70], тоді як у *Cyclopogon cranichoides* Griseb.) Schltr. не зафіксовано жодного впливу репродукції на життєздатність особини.

Про наявність зв'язку між ресурсним статусом рослини і репродукцією свідчить різна тривалість цвітіння квіток у суцвітті [35]. Так, тривалість цвітіння нижніх і середніх квіток у суцвітті зазвичай більша порівняно з верхніми квітками, що пояснюють [32] тим, що останні лімітовані ресурсами.

У деяких видів наземних орхідних (*Neotinea ustulata* (L.) R.M. Bateman, Pridgeon et M.W. Chase, види роду *Cypripedium* L.) рослина після цвітіння переходить у стан спокою.

Крім того, встановлено, що нектароносні види лімітовані наявністю як запилювачів, так і ресурсів, тоді як невинагороджувальні види — лише наявністю запилювачів [57].

На сьогодні найбільш глибокий аналіз насінневої продуктивності орхідних проведено M. Neiland та C. Wilcock [62] і R. Tremblay та співавт. [82], які узагальнили літературні дані і результати власних досліджень різних аспектів репродуктивної біології орхідних. Встановлено, що в цілому в межах родини спостерігається низький відсоток зав'язування плодів. На думку Tremblay та співавт. [82], твердження, що репродукція орхідних лімітована передусім наявністю запилювачів і ресурсів, є надмірним спрощенням.

За даними M. Neiland і R. Wilcock [62], нектароносні орхідні мають вищий відсоток зав'язування плодів, ніж безнектарні види: 49,3 і 19,5 % відповідно для Північної Америки, 63,1 і 27,7 % — для Європи, 74,4 і 41,4 % — для помірної зони південної півкулі, 24,9 і 11,5 % — для тропіків, що свідчить про наявність чіткої «дихотомії» для всіх географічних областей. Показано, що наявність нектару в середньому подвоює можливість зав'язування плодів як у помірній, так і в тропічній зоні, однак для всіх тропічних орхідних (незалежно від наявності чи відсутності нектару, способу життя) характерний низький рівень утворення плодів (< 50 %). У тропіках низький рівень зав'язування плодів збалансований більшою кількістю насінин в одному плоді, оскільки плід тропічних орхідних містить у середньому у 150 разів більше насінин, ніж орхідні помірних широт. Частка високо успішних безнектарних орхідних в усіх географічних областях є дуже низькою, що свідчить про те, що високий репродуктивний успіх пов'язаний лише з наявністю нектару як винагороди (53 % видів). M. Neiland і C. Wilcock висловили припущення, що еволюція продукування нектару в межах родини *Orchidaceae* була засобом уникнути репродуктивних обмежень унаслідок низької частоти

відвідування запилювачами [62]. Низький рівень зав'язування плодів у багатьох видів рослин є наслідком недостатньої кількості запилювачів або самонесумісності, яку можна розглядати як механізм, що сприяє перехресному запиленню [24, 61].

У Orchidaceae головним чинником, що лімітує репродуктивний успіх, є недостатня кількість запилювачів, однак у самосумісних видів низький рівень зав'язування плодів може мати місце у зв'язку із несумісним само- і гейтеногамним запиленням, що призводить до абортів квітки або плода, який розвивається [82].

У самосумісних орхідних виявлено низку особливостей, які запобігають самозапиленню: послідовне цвітіння, дихогамія/протандрія, варіювання в часі розмірів полінарія.

Авторами, які досліджували зв'язок між щільністю квітучих особин у популяції («floral display») і репродуктивним успіхом, отримано суперечливі результати.

Нечисленні дані літератури щодо зв'язку між кількістю квіток у суцвітті і репродуктивним успіхом не дають змоги виявити чітку кореляцію між цими показниками. При дослідженні зв'язку між розміром суцвіття і репродуктивним успіхом у орхідних не виявлено однозначних даних [39].

Для епіфітних орхідних втрата бар'єрів, які зумовлюють самонесумісність, є позитивною тенденцією через велику відстань між популяціями, тому в епіфітних орхідних, очевидно, можлива гейтеногамія [11].

Аналіз літературних даних виявив значне варіювання середньої тривалості цвітіння квіток у різних видів — від 1–2 днів у *Dendrobium* spp. [3, 7], 6–8 днів у межах роду *Lepanthes* до 9 міс. у *Grammatophyllum multiflorum* Lindl. [82].

Важливою характеристикою репродуктивної стратегії орхідних є співвідношення кількості пилкових зерен до кількості насінних зачатків (P/O). У наземних орхідних воно варіює від 10:1 до 24:1 [61], тоді як у епіфітних видів — значно менше. У *Coryanthes senghasiana* Gerlach [60] цей показник ста-

новить 1,2:1,0. Низьке значення співвідношення P/O характерне для орхідних, які запилюються спеціалізованими запилювачами, такими як перетинчастокрилі, тоді як високе — для орхідних, які мають неспеціалізованих запилювачів, зокрема, двокрилих. V. Nazarov та Y. Gerlach [59] установили, що в орхідних з твердими полініями лише апікальна частина полінії контактує із секретом приймочки, тоді як у видів з м'якими полініями — більша його частина, відповідно орхідні з твердими полініями мають вищу величину співвідношення P/O, ніж види з м'якими полініями.

У рослин різних систематичних груп, у яких квітки зібрані у суцвіття, відзначено існування певного зв'язку між репродуктивним успіхом і просторовим положенням квітки в межах суцвіття (проксимальне або дистальне) і/або часом розкриття квітки [19, 80]. Багатьма авторами встановлено, що квітки, які займають проксимальне положення у суцвітті, часто мають вищий рівень зав'язування плодів, ніж розташовані дистально, а при запиленні утворюють важчі плоди, які містять більшу кількість насінин із зародками.

Як свідчить аналіз літератури, емпіричні дані, отримані при дослідженні зв'язку між положенням запилюваної квітки у суцвітті та утворенням плодів у представників родини Orchidaceae, часто суперечливі. Так, E. Vallius [83] відзначив зменшення маси плодів у суцвітті в акропетальному напрямі, тоді як Y. Pellegrino та співавт. чіткого зв'язку між положенням квітки у суцвітті і утворенням плодів у шести видів орхідних флори Європи не виявили [65].

При дослідженні орхідних помірних широт для оцінювання репродуктивного успіху здебільшого застосовують такий показник, як репродуктивне зусилля (частка матеріально-енергетичних ресурсів, спрямованих на процес репродукції) [6]. Однак цей метод є деструктивним, а отже, на нашу думку, неприйнятним для аналізу ефективності репродукції тропікогенних

орхідних, які часто представлені в колекціях обмеженою кількістю зразків.

Таким чином, аналіз літератури виявив, що дослідження охоплюють широке коло питань — від екології запилення та особливостей плодоношення різних видів орхідних помірних і тропічних широт до міроморфологічних особливостей лабелума, ультраструктури нектарників, хімічного складу і динаміки секреції нектару. Велику кількість робіт присвячено аналізу чинників, що визначають ефективність репродукції орхідних *in situ*.

Однак низці питань не приділено належної уваги. Так, особливості репродуктивної біології орхідних за умов оранжерейної культури, де відсутні спеціалізовані запилювачі, досліджено у невеликій кількості робіт [1, 3, 5, 7].

Для отримання життєздатного насіння з метою опрацювання методів масового розмноження тропічних орхідних потрібно з'ясувати насамперед такі питання: чи впливає система схрещування (експериментальне самозапилення/індукована автогамія та перехресне запилення/штучна алогамія) на масу плодів і насіння, розміри та кількість насіння із зародками? Чи існує зв'язок між положенням запилюваної квітки на квітконосі та якістю насіння (розміри та відсоток насіння із зародками)? Чи залежить маса плода та насіння від дати запилення (тривалості періоду від початку цвітіння квітки до запилення)? З огляду на той факт, що одним з важливих чинників, які лімітують ефективність репродукції орхідних *in situ*, є наявність ресурсів, на нашу думку, потребує вивчення питання, чи лімітована ефективність репродукції орхідних ресурсами у штучно створених умовах, а також, чи існує кореляція між розвитком вегетативних (об'єм туберидія) і репродуктивних (кількість квіток у суцвітті) структур. З'ясування цих питань дасть змогу опрацювати теоретичне підґрунтя та методологічну основу для розмноження багатьох видів тропічних орхідних за умов оранжерейної культури і культури *in vitro*.

1. Антипина В.А. Особенности формирования банка вегетативных и генеративных диаспор орхидных для длительного хранения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: спец. 03.00.05 «Ботаника». — М., 2009. — 19 с.

2. Батыгина Т.Б. Воспроизведение, размножение и возобновление // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции: в 3 т. / Под ред. Т.Б. Батыгиной. — Спб.: Мир и семья, 2000. — Т. 3. Системы репродукции. — С. 35–39.

3. Буюн Л.І. Тропічні орхідні (Orchidaceae Juss.): репродуктивна біологія та структурно-функціональні адаптації за умов збереження *ex situ*: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук: спец. 03.00.05 «Ботаника». — К., 2011. — 46 с.

4. Вишнякова М.А. Эволюционная преемственность структурных механизмов гаметофитного и спорофитного типов реакции самонесовместимости // Ботан. журн. — 1997. — 82, № 8. — С. 1–11.

5. Коломейцева Г.Л., Антипина В.А. Эффективность автоопыления и искусственного опыления тропических орхидных в оранжерейных условиях // Вестн. Твер. Гос. ун-та. — 2007. — № 7. — С. 193–197.

6. Злобин Ю.А. Репродуктивный успех // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции: в 3 т. / Под ред. Т.Б. Батыгиной. — Спб.: Мир и семья, 2000. — Т. 3. Системы репродукции. — С. 251–258.

7. Червченко Т.М., Кушнир Г.П. Орхидеи в культуре. — К.: Наук. думка, 1986. — 198 с.

8. Abdala-Roberts L., Parra-Tabla V., Navarro J. Is floral longevity influenced by reproductive costs and pollination success in *Cohniella ascendens* (Orchidaceae)? // Ann. Bot. — 2007. — 100. — P. 1367–1371.

9. Ackerman J.D. Limitation to sexual reproduction in *Encyclia krugii* (Orchidaceae) // Syst. Bot. — 1989. — 14. — P. 101–109.

10. Ackerman J.D. Short- and long-term limitations to fruit production in a tropical orchid // Ecology. — 1990. — 71. — P. 263–272.

11. Ackerman J.D., Montalvo A.M. Bottleneck in the life histories of orchids: resources, pollination, population structure and seedling establishment // Proc. the 14th World Orchid Conf. (Edinburgh, 1994). — Edinburgh: HMSO, 1994. — P. 125–129.

12. Agnew J.D. Self-compatibility/incompatibility in some orchids of the subfamily Vandoideae // Pl. Breed. — 1986. — 97. — P. 183–186.

13. Allen P.H. The swan orchids, a revision of the genus *Cycnoches* // Orchid J. — 1952. — Vol. 1. — P. 173–184, 225–230, 249–254, 273–276, 297–303.

14. Allen P.H. *Mormodes lineatum*: a species in transition // Am. Orchid Soc. Bull. — 1959. — **15**. — P. 127–137.
15. Barbosa A.R., De Melo M.C., Borba E.L. Self-incompatibility and myophilia in *Octomeria* (Orchidaceae, Pleurothallidinae) species // Plant Syst. Evol. — 2009. — **283**. — P. 1–8.
16. Bartareau T. Pollination and breeding systems in varieties of *Dendrobium canaliculatum* and their implications on the taxonomic status of the group // Orchadian. — 1995. — **11**. — P. 381–387.
17. Belusci F., Pellegrino G., Musacchio A. Different levels of inbreeding depression between outcrossing and selfing *Serapias* species // Biologia Plantarum. — 2009. — **53**, N 1. — P. 175–178.
18. Berry P.E., Calvo R.N. Pollinator limitation and position dependent fruit set in the high Andean orchid *Myrosmodus cochleare* (Orchidaceae) // Plant Syst. Evol. — 1991. — **174**, N 1–2. — P. 93–101.
19. Bonatti M.P., Sgarbi E., Prete C.D. Gynostemium micromorphology and pollination in *Epipactis microphylla* (Orchidaceae) // J. Plant Res. — 2006. — **119**. — P. 431–437.
20. Borba E.L., Braga P.I.S. Reproductive biology of *Pseudolaelia corcovadensis* Porto & Brade (Orchidaceae): melittophily and self-compatibility in a basal Laeliinae // Rev. Bras. Bot. — 2003. — **26**, N 4. — P. 343–351.
21. 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.
22. 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.
23. Borba E.L., Semir J., Shepherd G.J. Self-incompatibility, inbreeding depression and crossing potential in five Brazilian *Pleurothallis* (Orchidaceae) species // Ann. Bot. — 2001. — **88**. — P. 89–99.
24. Catling P.M. Auto-pollination in the Orchidaceae // Orchid biology: reviews and perspectives / Ed. by J. Arditti. — Oregon: Timber Press, 1990. — **5**. — P. 121–158.
25. Catling P.M., Catling V.R. A synopsis of breeding system and pollination of North American orchids // Lindleyana. — 1991. — **6**. — P. 187–210.
26. Charanasri U., Kamemoto H. Self-incompatibility in the *Oncidium* alliance // Hawaii Orchid J. — 1977. — **6**. — P. 12–15.
27. Charlesworth D., Charlesworth B. Inbreeding depression and its evolutionary consequences // Ann. Rev. Ecol. Syst. — 1987. — **18**. — P. 237–268.
28. Chen S.C. Notes on the bisexual and unisexual forms of *Satyrium ciliatum* Lindl. // Acta Phytotaxonomica Sinica. — 1979. — **17**. — P. 54–60.
29. 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 // Ann. Bot. — 2009. — **104**, N 3. — P. 565–571.
30. Christensen D.E. Fly pollination in the Orchidaceae // Orchid Biology. Reviews and Perspectives / Ed. by J. Arditti. — Portland, Oregon: Timber Press, 1994. — **6**. — P. 415–454.
31. Clayton S., Aizen M.A. Effects of pollinia removal and insertion on flower longevity in *Chloraea alpina* (Orchidaceae) // Evol. Ecol. — 1996. — **10**. — P. 653–660.
32. Dannenbaum C., Wolter M., Schill R. Stigma morphology of the orchids // Botanische Jahrbucher fur Systematic, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. — 1989. — Bd. 110. — S. 441–460.
33. Darwin C. The effects of cross- and self-fertilisation in the vegetable kingdom. — London, England: Murray, 1876. — 482 p.
34. Delforge P. Orchids of Britain and Europe. — London: Harper Collins, 1995. — 480 p.
35. van Doorn W.G. Effects of pollination on floral attraction and longevity // J. Exp. Bot. — 1997. — **48**. — P. 1615–1622.
36. Dressler R.L. The orchids. Natural history and classification. — Cambridge, Massachusetts, London: Harvard University Press, 1981. — 332 p.
37. Dressler R.L. Phylogeny and classification of the orchid family. — Portland, Oregon: Dioscorides Press, 1993. — 278 p.
38. Firmage D.H., Cole F.R. Reproductive success and inflorescences size of *Calopogon tuberosus* (Orchidaceae) // Am. J. Bot. — 1988. — **75**. — P. 1371–1377.
39. Forbes H.O. On the contrivances self-fertilization in some tropical orchids // J. Linn. Soc. — 1884. — **21**. — P. 538–550.
40. Freeman D.C., Harper K.T., Charnov E.L. Sex change in plants: old and new observations and new hypotheses // Oecologia. — 1980. — **47**. — P. 222–232.
41. Fryxell P.A. Mode of reproduction of higher plants // Bot. Review. — 1957. — **100**. — P. 451–462.
42. *Genera Orchidacearum*: in 5 v. / Ed. by A.M. Pridgeon, Ph.J. Cribb, M.W. Chase et al. — New York: Oxford University Press, 1999. — Vol. 4. — 2009. — 588 p.
43. Gregg K.B. The effect of light intensity on sex expression in species of *Cynoches* and *Catasetum* (Orchidaceae) // Selbyana. — 1975. — **1**. — P. 101–113.
44. Hagerup O. Bud autogamy in some northern orchids // Phytomorphology. — 1952. — **2**. — P. 51–60.
45. Hamrick J.L., Godt M.J.M. Plant population genetics and evolution // Am. J. Bot. — 1982. — **69**. — P. 1685–1693.

46. *Heslop-Harrison J., Shivanna K.R.* The receptive surface of the angiosperm stigma // *Ann. Bot.* — 1977. — **41**. — P. 1233–1258.
47. *Husband B.C., Schemske D.W.* Evolution of the magnitude and timing of inbreeding depression in plants // *Evolution.* — 1996. — **50**. — P. 54–70.
48. *Jacquemyn H., Brys R., Vandepitte K. et al.* A spatially explicit analysis of seedling recruitment in the terrestrial orchid *Orchis purpurea* // *New Phytol.* — 2007. — **176**. — P. 448–459.
49. *Jarne P., Charlesworth D.* The evolution of selfing rate in functionally hermaphrodite plants and animals // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* — 1993. — **24**. — P. 441–466.
50. *Jersáková J., Johnson S.D.* Lack of floral nectar reduces self-pollination in a fly-pollinated orchid // *Oecologia.* — 2006. — **147**. — P. 60–68.
51. *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.
52. *Johansen B.* Incompatibility in *Dendrobium* (Orchidaceae) // *Bot. J. Linn. Soc.* — 1990. — **103**. — P. 165–196.
53. *Johnson T.R., Stewarts S.L., Kauth P. et al.* Confronting assumptions about spontaneous autogamy in populations of *Eulophia alta* (Orchidaceae) in south Florida: assessing the effect of pollination treatments on seed formation, seed germination and seedling development // *Bot. J. Linn. Soc.* — 2009. — **161**, N 1. — P. 78–88.
54. *Lande R., Schemske D.W.* The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic models // *Evolution.* — 1985. — **39**. — P. 24–40.
55. *Lehnebach C.A., Riveros M.* Pollination biology of the Chilean endemic orchid *Chloraea lamellata* // *Methods.* — 2003. — 12. — P. 1741–1751.
56. *Matilla E., Kuitunen M.T.* Nutrient versus pollination limitation in *Platanthera bifolia* and *Dactylophiza incarnata* (Orchidaceae) // *Oikos.* — 2000. — **89**. — P. 360–366.
57. *Meléndez-Ackerman E.J., Ackerman J.D., Rodríguez-Robles J.A.* Reproduction in an orchid can be resource limited over its lifetime // *Biotropica.* — 2000. — **32**. — P. 282–290.
58. *Murren C.J., Ellison A.M.* Seed dispersal of *Brassavola nodosa* (Orchidaceae) // *Am. J. Bot.* — 1998. — **85**, N 5. — P. 675–680.
59. *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.
60. *Neiland M.R.M., Wilcock C.C.* Maximization of reproductive success by European Orchidaceae under conditions of infrequent pollination // *Protoplasma.* — 1995. — **187**. — P. 39–48.
61. *Neiland M.R.M., Wilcock C.C.* Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae // *Am. J. Bot.* — 1998. — Vol. 85. — P. 1657.
62. *Neiland M.R., Wilcock C.C.* The presence of heterospecific pollen on stigmas of nectariferous and nectarless orchids and its consequences for their reproductive success // *Protoplasma.* — 1999. — **208**. — P. 65–75.
63. *Oh G.S., Chung M.Y., Chung S.G. et al.* Contrasting breeding systems: *Liparis kumokiri* and *L. makinoana* (Orchidaceae) // *Ann. Botanici Fennici.* — 2001. — **38**. — P. 281–284.
64. *Pansarin L.M., Pansarin E.R., Sazima M.* Facultative autogamy in *Cyrtopodium polyphyllum* (Orchidaceae) through a rain-assisted pollination mechanism // *Austr. J. Bot.* — 2008. — **56**, N 4. — P. 363–367.
65. *Pellegrino G., Bellusci F., Vusacchio A.* The effects of inflorescence size and flower position on female reproductive success in three deceptive orchids // *Botanical Studies.* — 2010. — **51**. — P. 351–356.
66. *Pemberton R.W., Collins T.M., Koptur S.* An asian orchid, *Eulophia graminea* (Orchidaceae: Cymbidieae), naturalizes in Florida // *Lankesteriana.* — 2008. — **8** (1). — P. 5–14.
67. *Peter C.I., Johnson S.D.* Reproductive biology of *Acrolophia cochlearis* (Orchidaceae): estimating rates of cross-pollination in epidendroid orchids // *Ann. Bot.* — 2009. — **154**. — P. 573–581.
68. *van der Pijl L., Dodson C.* Orchid flowers: their pollination and evolution. — Coral Gables : USA, University of Miami Press, 1966. — 214 p.
69. *Primack R.B., Hall P.* Costs of reproduction in the pink lady's slipper orchid: a four-year experimental study // *Am. Naturalist.* — 1990. — **136**. — P. 638–656.
70. *Roberts D.L.* Pollination biology: the role of sexual reproduction in orchid conservation // *Orchid conservation* / Ed. by K.W. Dixon, S.P. Kell, R.L. Barrett et al. — Kota Kinabalu, Sabah: Natural History Publications, 2003. — P. 113–136.
71. *Sage T.L., Strumas F., Cole W.W. et al.* Differential ovule development following self- and cross-pollination: the basis of self-sterility in *Narcissus triandrus* (Amaryllidaceae) // *Am. J. Bot.* — 1999. — **86**. — P. 855–870.
72. *Schemske D.W., Lande R.S.* The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. II. Empirical observation // *Evolution.* — 1985. — **39**. — P. 41–52.
73. *Singer R.B., Koehler S.* Pollinarium morphology and floral rewards in Brazilian Maxillariinae // *Ann. Bot.* — 2004. — **93**, N 1. — P. 39–51.

74. *Smidt E.C., Silva-Pereira V., Borba E.L.* Reproductive biology of two *Cattleya* (Orchidaceae) species endemic to north-eastern Brazil // *Plant Species Biology*. — 2006. — **21**, N 2. — P. 85–91.

75. *Sobrevila C., Arroyo M.K.* Breeding system in a montane tropical cloud forest in Venezuela // *Pl. Syst. Evol.* — 1982. — **140**. — P. 19–37.

76. *Stort M.N.S.* Natural pollination in *Cattleya loggigesii* Lindl. // *Am. Orchid Soc. Bull.* — 1972. — **41**. — P. 606–608.

77. *Stort M.N.S., Galdino G.L.* Self- and cross-pollination in some species of genus *Laelia* (Orchidaceae) // *Revista Brasil. de Genetica*. — 1984. — **7**. — P. 671–676.

78. *Stpiczynska M.* Floral longevity and nectar secretion of *Platanthera chlorantha* (Custer) Rchb. (Orchidaceae) // *Ann. Bot.* — 2003. — **92**. — P. 191–197.

79. *Sutherland S.* Patterns of fruit set: what controls fruit-flower ratios in plants? // *Evolution*. — 1986. — **40**. — P. 117–128.

80. *Talalaj I., Brzosko E.* Selfing potential in *Epipactis palustris*, *E. helleborine* and *E. atrorubens* // *Plant Syst. Evol.* — 2008. — **276**. — P. 1–29.

81. *Tremblay R.L., Ackerman J.D., Zimmerman J.K. et al.* Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification // *Biol. J. Linn. Soc.* — 2005. — **84**. — P. 1–54.

82. *Valdivia C.E., Cisternas M.A., Verdugo G.S.* Reproductive biology aspects of two species of the genus *Gavilea* (Orchidaceae, Chloraeinae) in populations from Central Chile // *Gayana Bot.* — 2010. — **67**, N 1. — P. 44–51.

83. *Vallius E.* Position-dependent reproductive success of flowers in *Dactylorhiza maculata* (Orchidaceae) // *Functional Ecology*. — 2000. — **14**. — P. 573–579.

84. *Vieira M.F., Andrade M.R., Bittencourt N.S. et al.* Flowering phenology, nectary structure and breeding system in *Corymborkis flava* (Spiranthoideae : Tropicidae), a terrestrial orchid from a Neotropical forest // *Australian J. Bot.* — 2007. — **55** (6). — P. 635–642.

85. *Wilcock C.C., Neiland R.M.* Pollination failure in plants: why it happens and when it matters // *Trends in Plant Science*. — 2002. — **7**. — P. 270–277.

86. *Zimmerman J.K.* Ecological correlates of labile sex expression in the orchid *Catasetum viridiflavum* // *Ecology*. — 1980. — **72**. — P. 597–608.

87. *Zimmerman J.K., Aide T.M.* Patterns of fruit production in a neotropical orchids: pollinator vs. resource limitation // *Am. J. Bot.* — 1989. — **76**. — P. 67–73.

Рекомендувала до друку Т.М. Черевченко

Л.И. Буюн

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

ОСОБЕННОСТИ СИСТЕМ РЕПРОДУКЦИИ У ОРХИДНЫХ

Приведен краткий обзор публикаций, посвященных особенностям систем репродукции у орхидных. Проанализировано разнообразие репродуктивных стратегий в пределах семейства Orchidaceae и выяснено влияние разных факторов на эффективность репродукции *in situ* и *ex situ*. Для большинства исследованных видов отмечено положительное влияние ксеногамного опыления на жизнеспособность семян. Установлено, что орхидные преимущественно являются аллогамными, но самосовместимыми, а облигатная самонесовместимость, как и полная самосовместимость, в пределах семейства встречаются редко. Определены перспективы дальнейших исследований репродуктивной биологии тропических орхидных *ex situ*.

Ключевые слова: Orchidaceae, репродуктивная биология, системы скрещивания, опыление, самосовместимость, самонесовместимость, инбредная депрессия, жизнеспособность семян, *ex situ*.

L.I. Buyun

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

THE PECULIARITIES OF REPRODUCTION SYSTEMS IN ORCHIDS

The paper provides of overview of recent publications devoted to peculiarities of reproduction systems in orchids. The diversity of reproductive strategies within Orchidaceae family as well as impact of different factors on reproduction efficiency both *in situ* and *ex situ* are analyzed. For the most orchids species the positive effect of xenogamous pollination on the seed viability has been found. It was determined that the orchids predominately are allogamous, but self-compatible, whereas the obligate self-incompatibility, as well as full compatibility, within family was found rather rare. The perspectives of future investigation of reproductive biology of tropical orchids *ex situ* are determined.

Key words: Orchidaceae, reproductive biology, breeding systems, pollination, self-compatibility, self-incompatibility, inbreeding depression, seed viability, *ex situ*.