

**ОСОБЛИВОСТІ РЕПРОДУКТИВНОЇ БІОЛОГІЇ *GUARIANTHE BOWRINGIANA*
(J.H. VEITCH EX O'BRIEN) DRESSLER & W.E. HIGGINS (ORCHIDACEAE JUSS.)
ЗА УМОВ ОРАНЖЕРЕЙНОЇ КУЛЬТУРИ**

Л. Буюн

*Національний ботанічний сад ім. М.М. Гришка НАН України
вул. Тімірязєвська, 1, Київ 01014, Україна
e-mail: orchids.lyuda@gmail.com*

Наведено результати багаторічних досліджень особливостей репродуктивної біології *G. bowringiana* в умовах оранжерейної культури. Експериментальне самозапилення і перехресне запилення рослин показало, що *G. bowringiana* самосумісна, але не автогамна орхідея. Положення запилюваної квітки у суцвітті виявило вплив не стільки на масу плода і насінин, скільки на життєздатність насінин. Плоди з найбільшою кількістю насінин із зародками сформувались у нижній частині суцвіття. В умовах оранжерейної культури було показано позитивний вплив перехресного запилення на життєздатність насіння *G. bowringiana*.

Ключові слова: *Guarlanthe bowringiana*, самозапилення, перехресне запилення, самосумісність, самонесумісність, морфометрія, життєздатність насіння.

Основою будь-якого довгострокового природоохоронного проекту, спрямованого на збереження тропічних орхідних як *in situ*, так і *ex situ*, є вивчення особливостей репродуктивної біології [1, 19]. Утримання тропічних орхідей за умов штучного клімату й застосування методики експериментального запилення дають змогу знівелювати цілу низку чинників, які лімітують репродуктивний успіх рослин у природі, насамперед епіфітних видів, передусім таких, як наявність запилювачів [15], дефіцит ресурсів [14], пошкодження плодів личинками комах, конкуренцію з чужорідним пилюком [16]. Експериментальне запилення дає змогу маніпулювати такими показниками, як кількість і якість пилюку, час запилення квітки, її положення на квітконосі, щоб з'ясувати зв'язок між цими чинниками та якістю насіння за різних систем схрещування (індукована автогамія/штучна ксеногамія). У свою чергу, утримання рослин за умов оранжерейної культури дає змогу контролювати параметри (рівень вологості, температуру), які значною мірою впливають на репродуктивний успіх (кількість плодів і якість насіння) навіть після ефективного запилення.

Як модельний об'єкт дослідження нами було обрано один із видів нечисленного (3–4 види [18]) роду *Guarlanthe* Dressler & W.E. Higgins – *G. bowringiana* (J.H. Veitch ex O'Brien) Dressler & W.E. Higgins, який належить до однієї з найбільших підтриб *Epidendroideae* – *Laeliinae*, що налічує 1500 видів і 50 родів, поширених у межах Неотропісу [4]. Нещодавно на основі результатів молекулярно-філогенетичних досліджень рід *Guarlanthe* було відокремлено від роду *Cattleya* Lindl. [4, 18]. Рослини всіх видів *Guarlanthe* відзначаються високою декоративністю, внаслідок чого їхні природні популяції потерпають від надмірного збирання рослин із комерційною метою [13]. Тому дослідження особливостей репродуктивної біології цього виду й отримання життєздатного насіння є важливою передумовою опрацювання ефективних методів розмноження *G. bowringiana* в культурі *in vitro* з метою збереження рослин за умов штучного клімату, що є складовою комплексної охорони біорізноманіття тропікогенних орхідних *ex situ*.

Метою наших досліджень було дослідити особливості репродуктивної біології епі-

фітного виду орхідей *G. bowringiana* за умов оранжерейної культури. Для досягнення поставленої мети слід було з'ясувати: 1) чи впливає система схрещування (експериментальне самозапилення (індукована автогамія) та перехресне запилення) на масу плодів і насіння, розміри насіння та кількість насіння із зародками; 2) чи існує зв'язок між положенням запилюваної квітки на квітконосі та якістю насіння (розміри та відсоток насіння із зародками); 3) чи залежить вага плода та насіння від часу запилення (тривалість від початку цвітіння квітки до запилення); 4) чи існує кореляція між розвитком вегетативних (об'єм туберидія) і репродуктивних (кількість квіток у суцвітті) структур.

У дослідженні використовували рослини *G. bowringiana*, які утримуються у фондових оранжереях НБС ім. М.М. Гришка НАН України. Рослини цього виду, ареал якого охоплює Беліз і Гватемалу, мають широкий екологічний спектр. Вони можуть рости на висоті від 200 до 900 м н.р.м. як літофіти на прямовисних скелях, епіфіти - на високих деревах або як наземні рослини на піску [18].

При проведенні морфометричних досліджень квіток, що займають різне положення у суцвітті, частки оцвітини фіксували за допомогою двобічного скотчу [3], що забезпечувало належну точність вимірів. Гіностемій, пиляк, оперкулум і полінії фотографували з використанням стереоскопічного мікроскопа Stemi 2000 C (рис. 1).

Для з'ясування впливу системи схрещування (індукована автогамія, алогамія) на життєздатність насіння було проведено штучне перехресне запилення і самозапилення. При запиленні використовували всі 4 полінії. Якість насіння визначали за кількістю насінин із зародками (у %). Для того, щоб з'ясувати, чи впливає положення запилюваної квітки у суцвітті на життєздатність насіння, було запилено шість квіток у різних частинах суцвіття – від основи до апікальної частини. Для того, щоб зменшити вплив пилку з квіток інших особин, полінії переносили на приймочку гіностемія цієї ж квітки (індукована автогамія).

Розміри плодів, які знімали після повного дозрівання, вимірювали за допомогою цифрового штангенциркуля. Зважування плодів і насіння проводили на аналітичних вагах Kern ABS/AB (Kern & Sohn GmbH, Німеччина).

Для морфометричних досліджень насіння використовували світловий мікроскоп Primo Star (Carl Zeiss, Jena, Німеччина), обладнаний цифровим фотоапаратом Canon PowerShot A640. Вимірювання проводили з використанням ліцензійної програми AxioVision Rel. 4.7 (Carl Zeiss, Jena, Німеччина).

Визначали середню довжину та ширину насінної оболонки і зародка, а також відсоток насінин із зародками. Об'єм насінини і зародка визначали із застосуванням формул об'ємів фігур обертавання [2]:

$$V_s = 2 \times \left[\left(\frac{w}{2} \right)^2 \times \frac{l}{2} \times \frac{\pi}{3} \right],$$

де: V_s – об'єм насінини; w – ширина насінини; l – довжина насінини.

$$V_e = \frac{4}{3} \pi \times \frac{l}{2} \times \left(\frac{w}{2} \right)^2,$$

де: V_e – об'єм зародка; w – ширина зародка, l – довжина зародка.

$$A_s = \left(\frac{V_s - V_e}{V_s} \right) \times 100\%,$$

де: A_s – об'єм повітряного простору в насінині.

При дослідженні використовували 100 насінин кожного зразка.

Мікроморфологічні особливості поверхні насінини досліджували за допомогою сканувального електронного мікроскопа JSM-6700F (JEOL, Токіо, Японія). Підготовку зразків для СЕМ проводили за загальноприйнятою для растрової електронної мікроскопії схемою. Тип насіння визначали за класифікацією типів насіння орхідних R.L. Dressler [10].

При визначенні об'єму туберидія *G. bowringiana* його було представлено як суму об'ємів двох усічених конусів, що мають різну висоту (h_1 і h_2 , $h_1 < h_2$), з'єднаних основами. При цьому було використано відповідні формули:

$$V = \frac{1}{3} \pi \times \left\{ h_1 \times \left[\left(\frac{d_1}{2} \right)^2 + \left(\frac{d_1}{2} \right) \times \left(\frac{d_2}{2} \right) + \left(\frac{d_2}{2} \right)^2 \right] + h_2 \times \left[\left(\frac{d_2}{2} \right)^2 + \left(\frac{d_2}{2} \right) \times \left(\frac{d_3}{2} \right) + \left(\frac{d_3}{2} \right)^2 \right] \right\}$$

Математичну обробку результатів вимірів проводили за загальноприйнятими методиками з використанням програми Excel 2007.

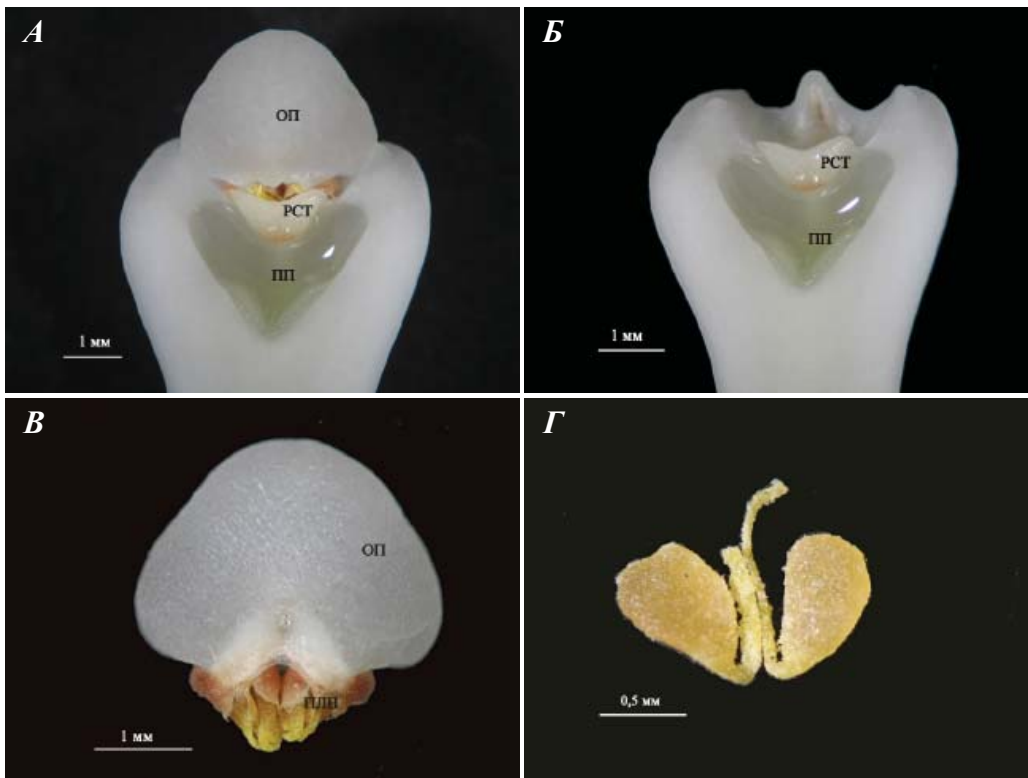


Рис. 1. Будова гіностемія (А, Б), пиляка (В) і полінів (Г): пп – приймочкова поверхня; оп – оперкулум; рст – ростелум; плн – полінії.

За умов оранжерейної культури рослини *G. bowringiana* відрізняються регулярним цвітінням – цвітуть один раз щороку. Цвітіння триває зі середини жовтня до кінця листопада. Тривалість цвітіння окремого суцвіття, здебільшого, не перевищує 3–4 тижнів. Квітки, як правило, розкриваються в акропетальному напрямку, хоча інколи цей порядок порушується – перша квітка зацвітає дещо пізніше порівняно із розташованими вище квітками. Суцвіття – китиця, яка несе від 4 до 22 ($10,80 \pm 0,72$) квіток, що мають бузкове забарвлення.

Квітка ресупінована, її діаметр становить близько 10 см. Дорсальний чашолисток овальної форми, бічні чашолистки – дещо асиметричні. Пелюстки овально-яйцеподібні. Медіанна частка внутрішнього кола оцвіттини – лабелум – лійкоподібна, не розділена на чітко виражені лопаті. Гіностемій булавоподібний, з серцеподібною увігнутою приймочкою (рис. 1, А, Б). Висота гіностемія, як правило, не перевищує 10 мм. Ростелум добре виражений (рис. 1, А, Б). Пиляк термінальний (рис. 1, А, Б). Поліній – 4; їхня довжина варіює від 860 до 920 мкм; ширина – 515–520 мкм; полінії та каудикли сплюснені з боків (рис. 1, Г). Зав'язь нижня, з паріетальною плацентацією. Плід – коробочка – утворений 3-ма плодолистками.

Суцвіття термінальне, розвивається на монокарпічному вегетативному пагоні поточного року вегетації (рис. 2). Від початку розвитку пагона до початку цвітіння минає близько 5 місяців. Було показано, що кількість квіток у суцвітті позитивно корелює з віком і, відповідно, з розміром рослини.

Дослідження показали, що *G. bowringiana* – вид самосумісний, але не автогамний. Для *G. bowringiana* індекс самосумісності (співвідношення плодів, які утворилися при перекресному запиленні, до плодів, що зав'язалися при самозапиленні [12]) сягає одиниці. Протягом багаторічних спостережень нами не було відзначено жодного випадку спонтанної автогамії.

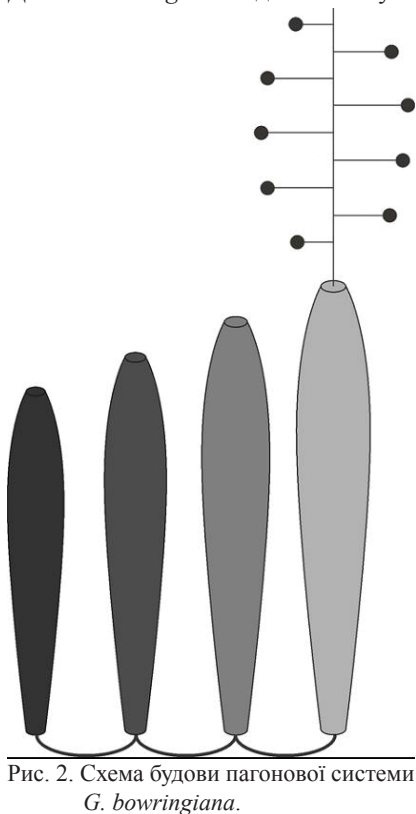


Рис. 2. Схема будови пагонової системи *G. bowringiana*.

Як свідчать наші дослідження, приймочка квітки залишається рецептивною майже впродовж усього періоду цвітіння. Порівняно з періодом рецептивності приймочки, пилок зберігає свою життєздатність довше, що є характерним для багатьох видів покритонасінних, в т.ч. і для орхідей [7]. Запилення квітки у бутоні не дало позитивного результату, як це було відзначено у *Platanthera chlorantha* Custer [23]. Було виявлено, що на вагу плодів і насіння впливає час від початку цвітіння до запилення. Нами була встановлена негативна залежність між тривалістю цвітіння квітки до запилення і масою плодів/насіння. Ймовірність зав'язування плодів істотно зменшувалася зі збільшенням віку квітки. Запилення квітки на 10-й день після початку цвітіння зменшувало ймовірність утворення плодів порівняно із запиленням квітки на 1–2-й день після початку цвітіння майже втричі (від 87 до 31%, відповідно). Наприкінці періоду цвітіння інтактною (незапиленою) квіткою її губа згортається у “трубочку”, що, очевидно, свідчить про втрату рецептивності. Інші сегменти оцвіттини залишаються роз-

критими ще протягом кількох днів. Перенесення полініїв на стигматичну поверхню істотно скорочує час цвітіння квіток *G. bowringiana*. Перші ознаки в'янення квітки після запилення (згортання лабелума в "трубочку") проявляються менше ніж через добу (рис. 3, Б).

Дозрівання плодів триває 6–6,5 місяців. Плід розкривається трьома стулками, які залишаються з'єднаними в апікальній частині плода.

При запиленні в одному суцвітті шести квіток було відзначено статистично достовірне зменшення кількості насінин із зародками по мірі зростання порядкового номера плода в акропетальному напрямку (табл. 1). Найбільший відсоток життєздатного насіння притаманний базальному плоду, незважаючи на те, що його маса, як і маса насіння, були меншими порівняно з плодами, що сформувались із квіток, які у суцвітті розташовані вище.

Таблиця 1

Морфометричні показники плодів і насінин *Guarianthe bowringiana* залежно від положення запилюваної квітки у суцвітті (нумерація від основи суцвіття)

№ з/п	Довжина плода, мм	Ширина плода, мм	Маса плода, г	Маса насіння, г	Кількість насіння із зародками, %
1	64,27±0,82	20,34±0,64	1,3510±0,03	0,1955±0,0051	63,71
2	66,24±0,86	21,69±0,65	1,5130±0,06	0,2182±0,0058	61,29
3	63,82±0,71	20,24±0,64	1,6199±0,05	0,2204±0,0061	54,43
4	65,81±0,83	23,60±0,71	1,4820±0,03	0,2111±0,0056	49,12
5	64,24±0,79	22,31±0,64	1,4220±0,04	0,2023±0,0053	46,68
6	60,87±0,69	19,54±0,59	1,3923±0,03	0,1887±0,0049	43,95

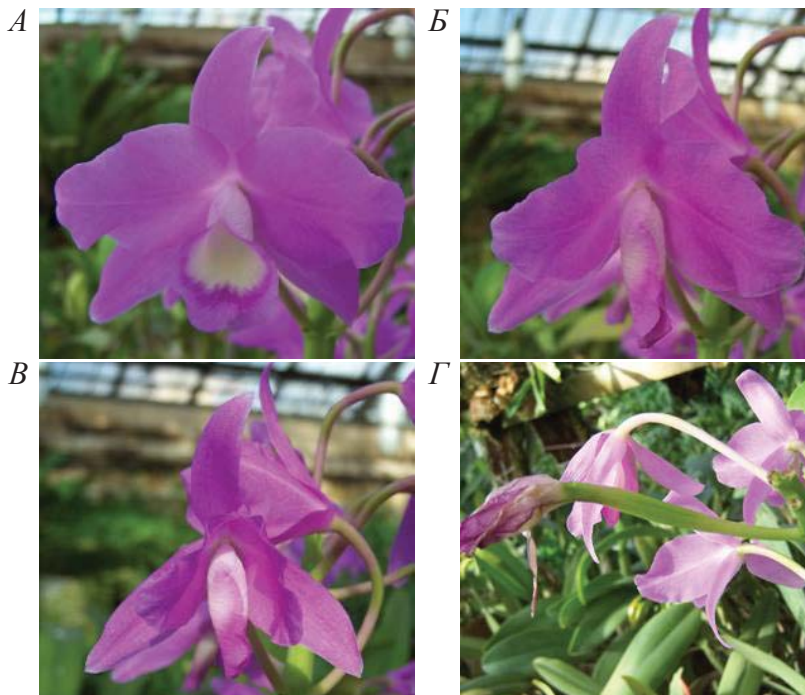


Рис. 3. Візуальні зміни у квітці *G. bowringiana* після запилення: А – до запилення; Б – 1 день після запилення; В – 2 дні після запилення; Г – 12 днів після запилення.

Результати морфометричного аналізу насінин і зародків із плодів, які відрізняються за положенням на квітконосі, представлено у табл. 2. Слід відзначити, що найбільший об'єм мали насінини у 1-му, 2-му і 3-му плодах (табл. 2). Об'єм зародка був найбільшим у насінинах другого і третього плодів. У цих же плодах зародки займали більше місце в об'ємі насінини – 62,16 і 60,61%, відповідно.

Система схрещування виявила вплив на розміри плодів і на масу насіння. Маса плодів, які утворилися при перехресному запиленні, була більшою в 1,3 разу, ніж при експериментальному самозапиленні. Кількість насіння із зародками у цих плодах сягала 83%, тоді як у плодах, отриманих унаслідок самозапилення, цей показник не перевищував 65%, що свідчить про часткову самонесумісність.

Дослідження мікроморфологічних особливостей насінин *G. bowringiana* показало, що для даного виду характерні насінини *Epidendrum*-типу [10] (рис. 4, А). Найхарактернішою ознакою цього типу насінин є наявність дугоподібно вигнутих поперечних антиклінальних стінок насінної оболонки (рис. 4, Б). На антиклінальних і периклінальних стінках є яскраво виражені епікутикулярні вирости. Для насінин *G. bowringiana* є характерною наявність суспензора, який помітний через мікропілярний отвір насінини (рис. 4, В).

Для того щоб з'ясувати, чи існують відмінності між розмірами квіток у межах суцвіття, було проведено регресійний аналіз морфометричних показників різних частин квіток (пелюсток, лабелума, гіностемія) залежно від їхнього положення у суцвітті (рис. 5). Було показано, що зміна розмірів різних частин оцвіттини залежно від положення у суцвітті може бути описана за допомогою рівнянь лінійної регресії. Отримані результати свідчать про те, що ці розміри варіюють у незначному інтервалі. Була виявлена тенденція до збільшення метричних параметрів у акропетальному напрямку, що певною мірою суперечить літературним даним [3, 8, 25].

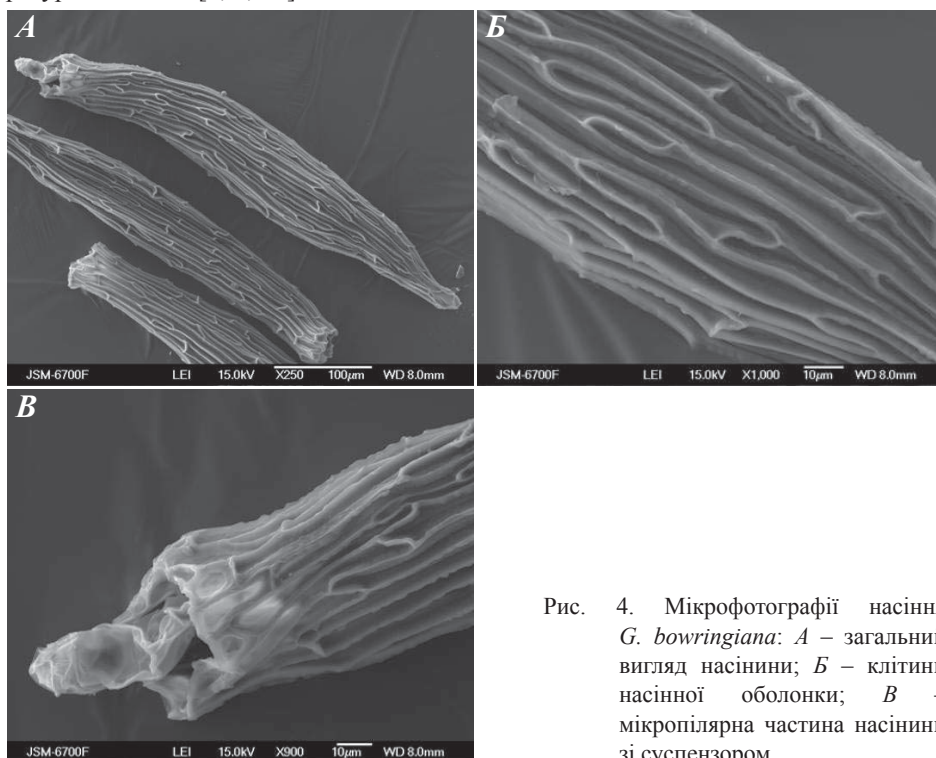


Рис. 4. Мікрофотографії насіння *G. bowringiana*: А – загальний вигляд насінини; Б – клітини насінної оболонки; В – мікропілярна частина насінини зі суспензором.

Таблиця 2

Морфометричні показники насінин *Guarantia bowringiana* залежно від положення запилюваної квітки на квітконосі

Положення плода, № з/п	Насінина						Зародок						Об'єм повітряного простору, %	
	Довжина, мкм		Ширина, мкм		Об'єм, $\times 10^{-3}$ мм		Довжина, мкм		Ширина, мкм		Об'єм, $\times 10^{-4}$ мм		Cv, %	Cv, %
	Min-max M \pm m	Cv, %	Min-max M \pm m	Cv, %	Min-max M \pm m	Cv, %	Min-max M \pm m	Cv, %	Min-max M \pm m	Cv, %	Min-max M \pm m	Cv, %		
1	650,04–889,16 778,67 \pm 6,66	6,05	92,83–136,04 116,54 \pm 1,70	10,33	1,65–4,31 2,80 \pm 0,09	22,14	237,13–366,03 299,69 \pm 4,32	10,20	71,06–130,80 102,55 \pm 1,77	12,20	7,30–27,63 16,73 \pm 0,59	25,10	18,22–59,67 40,05 \pm 1,40	24,71
2	682,94–912,88 796,82 \pm 8,15	7,24	92,65–156,23 118,05 \pm 1,75	10,48	1,81–4,67 2,92 \pm 0,08	19,83	241,67–393,62 310,14 \pm 5,08	11,60	69,05–128,88 105,18 \pm 1,60	10,77	8,16–27,03 18,09 \pm 0,57	22,20	18,04–62,36 37,84 \pm 1,29	24,08
3	675,85–955,26 814,12 \pm 8,38	7,28	86,54–145,79 115,77 \pm 1,85	11,32	1,63–4,63 2,88 \pm 0,09	22,90	254,62–431,31 317,88 \pm 4,90	10,89	75,40–132,98 101,71 \pm 1,75	12,20	10,19–32,22 17,46 \pm 0,67	27,30	14,73–58,23 39,39 \pm 1,27	22,83
4	699,22–926,04 818,72 \pm 8,01	6,92	91,43–141,52 112,77 \pm 1,75	10,96	1,77–4,61 2,77 \pm 0,10	25,12	162,19–346,33 276,54 \pm 5,55	14,19	74,16–125,74 98,35 \pm 1,69	12,17	5,18–26,79 14,26 \pm 0,60	29,86	23,53–73,46 48,10 \pm 1,50	22,03
5	736,34–951,31 811,25 \pm 6,54	5,70	82,22–145,16 107,31 \pm 1,87	12,32	1,38–4,62 2,48 \pm 0,09	24,88	216,05–373,03 296,15 \pm 5,11	12,20	63,14–128,56 91,29 \pm 1,60	12,46	5,79–27,14 13,13 \pm 0,52	28,20	24,32–71,25 46,46 \pm 1,44	21,86
6	624,45–914,24 809,92 \pm 8,08	7,00	86,93–149,73 113,23 \pm 1,86	11,61	1,55–4,90 2,74 \pm 0,09	22,95	224,20–352,80 290,16 \pm 4,21	10,28	68,75–133,08 97,79 \pm 2,04	14,75	5,94–30,50 14,97 \pm 0,74	34,90	25,87–75,00 46,31 \pm 1,47	22,51

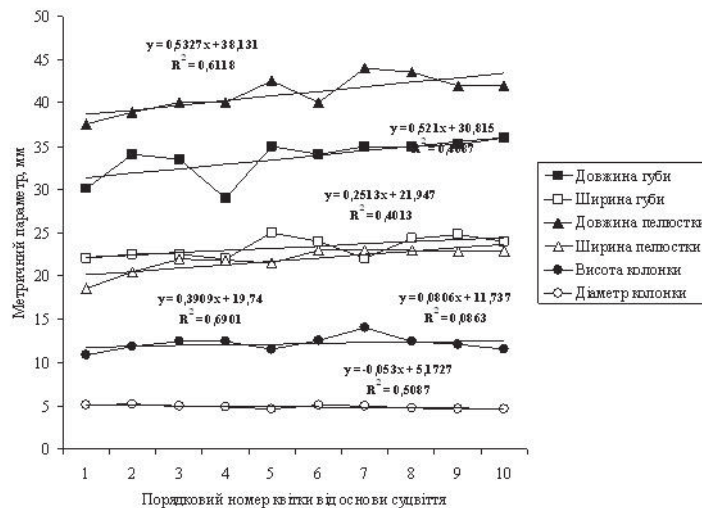


Рис. 5. Регресійний аналіз морфометричних показників квіток *G. bowringiana* залежно від положення квітки у суцвітті.

Результати кореляційного аналізу між кількістю квіток у суцвітті й об'ємом туберидія (вегетативної частини пагона, на якому розвивається репродуктивний пагін) (рис. 2), показали істотну позитивну кореляцію між цими показниками. Крім того, був відзначений досить високий коефіцієнт кореляції між кількістю квіток у суцвітті й об'ємом туберидія як поточного ($r=0,87$), так і попереднього ($r=0,56$) років вегетації.

Запилення у представників підтриби *Laeliinae* відбувається на основі харчового обману [9, 18]. За допомогою цього механізму, щоби привабити запилювачів, орхідеї імітують квітку іншого – «винагороджувального» нектароносного виду. Основними запилювачами таких видів орхідей є перетинчастокрилі, які запилюють майже 60% видів *Orchidaceae* [6].

Загальний тип будови квітки, характерний для представників підтриби *Laeliinae*, був описаний R. Dressler [9] як “gullet flower” (квітка-стравохід). У представників цієї підтриби губа охоплює колонку, утворюючи «камеру», в яку потрапляє запилювач у пошуках винагороди. При цьому полінарії опиняється на дорсальній частині тораксу комахи. Запилення квіток представників *Laeliinae* великими перетинчастокрилими, очевидно, є плезіоморфною рисою підтриби [5]. Рослини дослідного виду виявилися самосумісними, що загалом є характерним для представників підтриби *Laeliinae* і було відзначено іншими авторами для *Broughtonia lindenii* (Lindl.) Dressler [24], *Cattleya* Lindl. [20], *Laelia* Lindl. [22], *Pseudolaelia corcovadensis* C. Porto & Brade [5], *Rhyncholaelia glauca* (Lindl.) Schltr. [11]. Всупереч даним D. Mondragun [13], якою було виявлено факт автогамного запилення у іншого представника роду *Guarianthe* – *G. aurantiaca* (Bateman ex Lindl.) Dressler & W.E. Higgins, нами випадків спонтанного самозапилення у *G. bowringiana* не було зафіксовано протягом багаторічних спостережень.

Скручування в “трубочку” лабелума інтактної квітки наприкінці періоду цвітіння, на нашу думку, свідчить про те, що квітка стала нерцептивною, однак її репродуктивні потенції у життєвому циклі рослини ще остаточно не реалізовані. Забезпечуючи привабливий вигляд суцвіття, в якому ще залишилися квітки з рцептивними приймочками, що можуть бути запиленими, ця квітка ще може зробити свій вклад у репродуктивний успіх рослини.

У епіфітних видів орхідних значну роль у підтриманні гомеостазу під дією різноманітних обмежень, пов'язаних із епіфітним способом життя – флуктуаціями у надходженні води і поживних речовин, – відіграє туберидій (псевдобульба) [21]. Коефіцієнти кореляції між кількістю квіток і об'ємом туберидія як поточного, так і попереднього років вегетації свідчать про істотний позитивний зв'язок між процесом репродукції у *G. bowringiana* та кількістю поживних речовин, акумульованих у туберидіях, що було відзначено різними авторами на прикладі інших видів орхідних – у *Catasetum viridiflavum* Hook. [26], *Dimerandra emarginata* (G. Meyer) Hoehne [27].

Різницю між розміром насіння у плодах, які відрізняються за положенням у суцвітті, з нашої точки зору, можна пояснити не стільки положенням запилюваної квітки на квітконосі, скільки функціональним станом квітки на момент запилення. При одночасному запиленні кількох квіток у межах суцвіття слід очікувати, що у найкращому положенні виявляться плоди, які розташовані ближче до джерела ресурсів. З іншого боку, існує «трейд-офф» (тип негативного зв'язку) між тривалістю цвітіння квітки і масою плода, що, очевидно, «урівноважує» ресурсний статус різних квіток.

Отримані нами дані щодо залежності між положенням запилюваних квіток у суцвітті та якістю плодів і насіння узгоджуються з даними, наведеними іншими авторами. Так, було встановлено, що можливість дозрівання плодів і вага насіння, яке утворюється на рослині *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó, зменшується у суцвітті в акропетальному напрямку [25]. На думку E. Vallius [25], це зменшення може бути обумовлене як конкуренцією за поживні речовини між плодами, що розвиваються, так і особливостями поведінки запилювача, а також кількістю або якістю отриманого пилку. Крім того, існує тенденція до зменшення розмірів репродуктивних структур наприкінці часу цвітіння у зв'язку з «архітектурними особливостями» або обмеженими ресурсами [8]. Було встановлено, що багато видів запилювачів віддають перевагу великим квіткам, а у випадку, коли вид є невинагороджувальним (як, наприклад, *G. bowringiana*), розміри квітки набувають особливого значення для приваблювання запилювачів. Успіх запилення може також варіювати серед квіток, які займають різне положення у суцвітті, оскільки, якщо квітки розкриваються послідовно, рослина може бути привабливою для запилювача на певному етапі цвітіння, коли багато квіток є одночасно розкритими. Тобто деякі квітки можуть функціонувати лише для того, щоби приваблювати запилювачів [17].

Поряд із тим, часто квітки, які займають базальне й апікальне положення у суцвітті, відрізняються дещо іншими розмірами, що R. Bateman and P. Rudall [3] пояснюють перехідним станом меристем у нижній і верхній частинах суцвіття.

Отримані нами результати регресійного аналізу морфометричних показників квіток *G. bowringiana* залежно від положення у суцвітті певною мірою суперечать бібліографічним даним, наведеним іншими авторами, оскільки нами не було виявлено тенденції до зменшення метричних параметрів квіток у межах суцвіття в акропетальному напрямку. Поряд із тим, було встановлено, що нижня квітка відрізняється меншими розмірами. Її менші розміри та відставання від цвітіння можуть свідчити про те, що у разі мелітофільного запилювального синдрому [6], заснованого на обмані, надлишкові квітки, які мають менші розміри, могли еволюціонувати як пристосування для забезпечення привабливого вигляду суцвіття [25]. З огляду на це, найбільш прийнятними для запилення, очевидно, є квітки в нижній частині суцвіття, оскільки при запиленні квіток у середній і верхній частинах суцвіття значна кількість ресурсів буде витрачена для підтримання нижніх квіток, що може негативно позначитись на якості насіння, насамперед на кількості насіння із зародками.

Таким чином, основний вплив на якість плодів і насіння виявила система схрещування – при експериментальному самозапиленні було відзначено ознаки самонесумісності, яка проявляється не стільки через меншу вагу плодів, насіння та їхні розміри, скільки через частку фертильного насіння.

З нашої точки зору, результати цього дослідження є певним внеском у дослідження реалізації різноманітних репродуктивних стратегій за умов оранжерейної культури. Дане дослідження, яке можна розглядати як модельне, демонструє можливості експериментального запилення рослин тропікогенних видів щодо отримання життєздатного насіння та перспектив розробки методів масового розмноження і довготривалого підтримання колекційних зразків за умов оранжерейної культури.

1. Червченко Т. М., Кушнір Г. П. Орхідеї в культурі. К.: Наук. думка, 1986. 198 с.
2. Arditti J., Ghani A.K.A. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications // *New Phytology*. 2000. Vol. 145. P. 367–421.
3. Bateman R. M., Rudall P. J. Evolutionary and morphometric implications of morphological variation among flowers within an inflorescence: A case-study using european Orchids // *Ann. Bot.* 2006. Vol. 98. Iss. 5. P. 975–993.
4. Van den Berg C., Higgins W.E., Dressler R.L. et al. A phylogenetic study of *Laeliinae* (*Orchidaceae*) based on combined nuclear and plastid DNA sequences // *Ann. Bot.* 2009. Vol. 104. N 3. P. 417–430.
5. 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. Vol. 26/ N 4. doi: 10.1590/S0100-84042003000400013
6. 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.
7. Dafni A., Firmage D. Pollen viability and longevity: practical, ecological and evolutionary implication // *Plant Syst. Evol.* 2000. Vol. 222. P. 113–132.
8. Diggle P. K. Architectural effects and the interpretation of patterns of fruit and seed development // *Ann. Rev. Ecol. and Syst.* 1995. Vol. 26. P. 531–552.
9. Dressler R. L. The orchids. Natural history and classification. Cambridge, Massachusetts, London: Harvard University Press, 1981. 332 p.
10. Dressler R. L. Phylogeny and classification of the orchid family. Portland, Oregon: Dioscorides Press, 1993. 278 p.
11. Flores-Palacios A., Garcia-Franko J. G. Effects of floral display and plant abundance on fruit production of *Rhyncholaelia glauca* // *Rev. Biol. Trop.* 2003. Vol. 51. Nr. 1. P. 71–78.
12. Lehnebach C. A., Robertson A. W. Pollination ecology of four epiphytic orchids of New Zealand // *Ann. Bot.* 2004. Vol. 93. P. 773–781.
13. Mondragyn D. Population viability analysis for *Guarianthe aurantiaca*, an ornamental epiphytic orchid harvested in Southeast Mexico // *Plant species biology*. 2009. Vol. 24. Iss. 1. P. 35–41.
14. Meléndez-Ackerman E. J., Ackerman J. D., Rodríguez-Robles J. A. Reproduction in an orchid can be resource limited over its lifetime // *Biotropica*. 2000. Vol. 32. P. 282–290.
15. Neiland M. R., Wilcock C. C. Fruit-set, nectar reward and rarity in the *Orchidaceae* // *Amer. J. Bot.* 1998. Vol. 85. N 12. P. 1657–1671.
16. 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. Vol. 208. P. 65–75.

17. Nilsson L. A. Orchid pollination biology // Trends Ecol. Evol. 1992. Vol. 7. 361–365.
18. 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.
19. Roberts D. L. Pollination biology: the role of sexual reproduction in orchid conservation // Orchid conservation (Eds K.W. Dixon, S.P. Kell, R.L. Barrett, P.J. Cribb). Natural History Publications, Kota Kinabalu, Sabah, 2003. P. 113–136.
20. Smidt E. C., Silva-Pereira V., Borba E. L. Reproductive biology of two *Cattleya* (*Orchidaceae*) species endemic to north-eastern Brazil // Plant Species Biol. 2006. Vol. 21. Iss. 2. P. 85–91.
21. Stancato G. C.; Mazzafera P., Buckeridge M.S. Effect of a drought period on the mobilisation of non-structural carbohydrates, photosynthetic efficiency and water status in an epiphytic orchid // Plant Physiol. Biochem. 2001. Vol. 39. N 11. P. 1009–1016.
22. Stort M. N. S., Galdino G. L. Self- and cross-pollination in some species of genus *Laelia* Lindl. (*Orchidaceae*) // Revista Brasileira de Genetica. 1984. Vol. 7. P. 671–676.
23. Stpiczyńska M. Stigma receptivity during the life span of *Platanthera chlorantha* Custer (Rchb. f.) flower // Acta Biol. Cracoviensia. Series Bot. 2003. Vol. 45. Nr. 1. P. 37–41.
24. Vale Á., Rojas D., Álvarez J. C., Navarro L. Breeding system and factors limiting fruit production in the nectarless orchid *Broughtonia lindenbergii* // Plant Biol. 2010. no. doi: 10.1111/j.1438-8677.2010.00366.x
25. Vallius E. Position-dependent reproductive success of flowers in *Dactylorhiza maculata* (*Orchidaceae*) // Functional Ecol. 2000. Vol. 14. P. 573–579.
26. Zimmermann J. K. Role of pseudobulbs in growth and flowering of *Catasetum viridiflavum* (*Orchidaceae*) // Am. J. Bot. 1990. Vol. 77. P. 533–542.
27. Zotz G. What are backshoots good for? Seasonal changes in mineral, carbohydrate and water content of different organs of the epiphytic orchids, *Dimerandra emarginata* // Ann. Bot. 1999. Vol. 84. P. 791–798.

Стаття: надійшла до редакції 12.11.10

доопрацьована 19.01.11

прийнята до друку 20.01.11

**REPRODUCTIVE BIOLOGY OF *GUARIANTHE BOWRINGIANA*
(J.H. VEITCH EX O'BRIEN) DRESSLER & W.E. HIGGINS (ORCHIDACEAE JUSS.)
UNDER GLASSHOUSE CONDITIONS**

L. Buyun

*M.M. Gryshko National Botanical Garden of NAS of Ukraine
1, Timiryazevska St., Kyiv 01014, Ukraine
e-mail: orchids.lyuda@gmail.com*

The results of long-term observations of reproductive biology of *G. bowringiana* under glasshouse conditions are represented. Experimental pollination treatments (artificial self- and cross-pollination) under glasshouse conditions indicated that *G. bowringiana* is self-compatible but not autogamous orchid. The position of pollinated flowers within inflorescence have had impact more upon the viability of seeds than on the mass of fruits and seeds. The fruits formed in the lowest position in inflorescence demonstrated the highest percentage of seeds with developed embryos. It was shown positive effect of cross-pollination on the seed viability of *G. bowringiana* under glasshouse conditions.

Key words: Guarianthe bowringiana, self-pollination, cross-pollination, self-compatibility, self-incompatibility, morphometry, seed viability.

**ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ
GUARIANTHE BOWRINGIANA (J.H. VEITCH EX O'BRIEN) DRESSLER & W.E.
HIGGINS (ORCHIDACEAE JUSS.) В УСЛОВИЯХ ОРАНЖЕРЕЙНОЙ КУЛЬТУРЫ**

Л. Буюн

*Национальный ботанический сад им. Н.Н. Гришко НАН Украины
ул. Тимирязевская, 1, Киев 01014, Украина
e-mail: orchids.lyuda@gmail.com*

Приведены результаты многолетних исследований особенностей репродуктивной биологии *G. bowringiana* в условиях оранжерейной культуры. Экспериментальное самоопыление и перекрестное опыление растений свидетельствует о том, что *G. bowringiana* самосовместимая, но не автогамная орхидея. Показано, что положение опыляемого цветка в соцветии влияет не столько на массу плода и семян, сколько на жизнеспособность семян. Наибольшее количество жизнеспособных семян с зародышами было отмечено в плодах, сформировавшихся в нижней части соцветия. В условиях оранжерейной культуры было показано положительное влияние перекрестного опыления на жизнеспособность семян *G. bowringiana*.

Ключевые слова: Guarianthe bowringiana, самоопыление, перекрестное опыление, самосовместимость, самонесовместимость, морфометрия, жизнеспособность семян.