



УДК 582.594.2:581.4

СУЧАСНІ ПОГЛЯДИ НА ЕКОЛОГІЧНУ СПЕЦІАЛІЗАЦІЮ РОДИНИ *ORCHIDACEAE* JUSS.

Л. І. Буюн

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

У статті наведено огляд публікацій, присвячених екологічним особливостям орхідних, насамперед, епіфітизму та структурно-функціональним адаптаціям епіфітів, обумовленим цим способом життя, а також взаємозв'язку із грибами-мікоризоутворювачами. З'ясування цих питань є теоретичним підґрунтям для інтерпретації результатів експериментальних досліджень тропічних орхідних за умов оранжерейної культури з метою збереження *ex situ*.

Ключові слова: *Orchidaceae*, екологічна спеціалізація, епіфітизм, життєві стратегії, адаптація, екологічна ніша.

ВСТУП

Родина *Orchidaceae*, яка налічує близько 25 тисяч видів [29], об'єднаних у п'ять підродин [65], є однією з найчисленніших серед квіткових рослин.

Надзвичайно складний і тривалий життєвий цикл орхідей, включаючи їхню взаємодію з грибами-мікоризоутворювачами і високоспеціалізованими запилювачами, робить їх дуже вразливими до змін клімату і наслідків діяльності людини [10, 11].

Розуміння складного характеру цієї взаємодії є надзвичайно суттєвим для організації системи природоохоронних заходів, включаючи проекти з інтродукції та реінтродукції [34, 77].

Метою цієї статті є аналіз публікацій, присвячених екологічним особливостям орхідних, передусім тропічних представників родини *Orchidaceae*, які відзначаються значно ширшим спектром життєвих стратегій порівняно з видами помірних широт, а отже, і значно сильніше потерпають від глобальної деградації вологих тропічних лісів, що є первинними місцями зростання орхідних.

Розуміння чинників, які лежать в основі диверсифікації та екологічної спеціалізації орхідних *in situ*, та закономірностей виникнення структурно-функціональних адаптацій, обумовлених епіфітизмом і мікотрофією, становить значний інтерес з точки зору збереження біотичного різноманіття тропічних орхідних у штучно створених умовах.

Поширення орхідних та екологічні групи в межах *Orchidaceae*

У межах родини *Orchidaceae* зазвичай виділяють три екологічні групи орхідей – наземні (геофіти), епіфільні (епіфіти) і літофільні (літофіти) [1, 65, 87]. За сприятливих умов екологічна диференціація „стирається” – рослини наземних видів можуть рости як епіфіти, а епіфіти – як наземні рослини. При високому рівні опадів епіфіти можуть рости як літофіти, а у порушених місцях епіфіти можуть переходити до наземного способу життя [12, 28].

У Європі, Австралії, Новій Зеландії, східній, центральній і південній частинах Африки та у Північній Америці переважна більшість орхідей – наземні [28], а центром їх видового різноманіття є південно-західна частина Західної Австралії [77, 87]. Найбільше різноманіття епіфітних орхідних характерне для Південної Америки (північна частина Анд), Мадагаскару, Суматри і Борнео [28], епіфітних і наземних видів – для Індокитаю [11, 12].

Незважаючи на те, що епіфітні орхідеї, як правило, поширені у тропічних і субтропічних областях, чотири роди (*Bulbophyllum* Thouars, *Drymoanthus* Nicholls, *Earina* Lindl., *Winika* M.A. Clem.) і щонайменше вісім видів епіфітних орхідей трапляються у помірних дощових лісах Нової Зеландії [46]. Очевидно, це південна межа поширення епіфітних орхідей у світі. У західній півкулі на північній межі поширення епіфітних орхідей трапляється *Epidendrum magnoliae* Muhl., який росте у кронах вічнозелених видів дерев, зокрема *Magnolia grandiflora* L. [16].

Різними авторами було відзначено існування зв'язку між таксономічною приналежністю видів орхідей і їхнім способом життя [1, 4, 10]. Так, усі представники підродини *Apostasioideae* – геофіти; переважна більшість представників *Cypripedioideae*, *Orchidoideae* (*Spiranθοideae* sensu Dressler, 1993 [28]) – наземні види, тоді як підродина *Epidendroideae*, навпаки, охоплює здебільшого епіфітні види [65]. Однак існує велика кількість винятків. Серед представників *Cypripedioideae* епіфітні види трапляються в межах родів *Paphiopedilum* Pfitz. і *Phragmipedium* Rolfe [12, 65]. Кілька видів *Orchidoideae* – *Stenoglottis fimbriata* Lindl., *Goodyera viridiflora* (Blume) Blume здебільшого ведуть епіфітний спосіб життя, хоча можуть рости як наземні рослини. Серед представників підродини *Epidendroideae* багато наземних видів трапляється в межах родів *Sobralia* Ruiz & Pav., *Elleanthus* C. Presl і *Epidendrum* L. [65]. У межах одного роду можуть бути види, які належать до двох екологічних груп – епіфітів і наземних рослин, що характерно для роду *Galeandra* Lindl. (*Pleurothallidinae: Epidendreae*) [52]. Однією з нечисленних груп, у межах яких зустрічаються як облигатно епіфітні, так і облигатно наземні види, є триба *Malaxideae* [4, 10, 22].

Незважаючи на припущення Н. Robinson & P. Burns-Balogh [69], що епіфітизм є анцестральною рисою у *Orchidaceae*, наразі ботаніки майже одноставно визнають, що наземний спосіб життя є плезіоморфною рисою в межах цієї родини і порядку *Asparagales* загалом [1, 58, 65]. Чотири з п'яти підродин *Orchidaceae* охоплюють майже виключно наземні види, включаючи базальні *Apostasioideae*, *Vanilloideae*, *Cypripedioideae*. Майже всі *Orchidoideae*, як і триби „нижчих” *Epidendroideae* (*Neottioideae*, *Triphoreae*, *Tropideae*, *Sobralieae*), теж є наземними. Лише в межах „вищих” *Epidendroideae*, які становлять приблизно 80% усієї родини, виявлено облигатно епіфітні клади. На думку К. Cameron [22], перехід від наземного до епіфітного способу життя, можливо, був головною рушійною силою адаптивної радіації та видоутворення в межах родини *Orchidaceae*.

Деякі види в межах *Vanilloideae* (наприклад, *Vanilla* sp.), *Cypripedioideae* (*Paphiopedilum parishii* (Rchb. f.) Stain), *Orchidoideae* (*Benthamia* spp.) можуть бути факультативними або навіть облігатними епіфітами, однак це лише винятки. У межах цих підродин відсутні кладви, яким властивий епіфітний спосіб життя. І, навпаки, в межах *Epidendroideae* цілі підтриби, які мають епіфітних предків, перейшли до вторинного наземного способу життя: *Oeceoclades* Lindl., *Eulophia* R. Br. ex Lindl., *Corallorhizinae*. Майже всі 300 видів *Malaxis* Sol. ex Sw. і, щонайменше, 50 видів *Liparis* Rich. також є облігатно наземними [10].

Оскільки багато біологічних особливостей орхідних, насамперед особливості репродуктивної біології [5, 55, 83], морфологічної будови [2, 4], екофізіологічні [47, 94] й анатомічні особливості [37, 91] опосередковані епіфітним способом життя, ми значну увагу приділили аналізу доступної літератури, що висвітлює роль епіфітів у різноманітні тропічних екосистем, просторової структури рослинних угруповань, до складу яких входять епіфіти, аналізу чинників диверсифікації цієї численної та різноманітної групи, специфічності зв'язку орхідея–форофіт. Саме з'ясування цих питань є теоретичним підґрунтям для інтерпретації результатів наших експериментальних досліджень тропічних орхідних (співвідношення різних типів репродукції: вегетативного і генеративного розмноження, різноманіття типів пагонових систем, ефективності різних систем схрещування, особливостей адаптації) за умов оранжерейної культури.

Значну частку (близько 10%) рослинного різноманіття у світовій флорі становлять судинні епіфіти [15, 33], 80% яких належать до чотирьох родин – *Araceae*, *Bromeliaceae*, *Orchidaceae*, *Polypodiaceae* [47]. У межах родини *Orchidaceae* ця екологічна група становить понад 60% [30, 33].

Епіфіти є характерним компонентом багатьох тропічних екосистем [38, 70], однак найповніше вони репрезентовані у вологих тропічних лісах. Перша ґрунтова монографія з біології епіфітів була опублікована А. Schimper у 1888 році. Переважна більшість дослідження епіфітних угруповань проведена в тропіках Центральної та Південної Америки [50, 51, 56, 57, 79, 96], тоді як тропічні вологі ліси Південно-Східної Азії в цьому аспекті не отримали належної уваги [11, 12, 59, 85].

Протягом останніх 20 років було досягнуто значного прогресу в дослідженні просторового розподілу епіфітів, що пов'язано як з унікальним значенням епіфітів у підтриманні біотичного різноманіття тропічних екосистем, так і з запровадженням нових методик відбору зразків і багаторічного моніторингу епіфітних угруповань за допомогою потужного устаткування (зокрема, висотних кранів) [56, 57, 70].

Критичне значення для підтримання популяції епіфітного виду має наявність відповідного місця – мікроекологічної ніші – на рослині-господареві. Крона дерева чітко структурована завдяки різним „архітектурним моделям” (різний розмір гілок, різний кут, під яким розташовані гілки) [54, 56, 57, 70, 73].

Концепція вертикального зонування епіфітів у межах форофіта, запропонована понад 30 років тому назад D. Johansson [40], широко застосовується у дослідженнях біотичного різноманіття судинних епіфітів і їхнього просторового розподілу в межах форофіта. На думку цього автора, вертикальний розподіл епіфітів обумовлений диверсифікацією екологічних ніш у межах окремого дерева-форофіта. На форофіті D. Johansson [40] виділив п'ять зон, які заселяються епіфітами, що отримали назву зон Йохансона (ZJ): 1) стовбурові епіфіти, що займають нижню частину стовбура; 2) корові епіфіти, що займають основну частину стовбура, від

зони ZJ 1 до розгалуження великих гілок; 3) епіфіти, що колонізують зону розгалуження великих гілок; 4) епіфіти, що колонізують середню частину крони; 5) „гілочкові” епіфіти, що заселяють зовнішню частину крони. Ця концепція набула подальшого розвитку в роботах L. Averyanov et al. [12], B. Gravendeel et al. [33], J. Nieder [56], однак запропоновані цими авторами схеми вертикального розподілу епіфітів у межах форофіта є більш-менш модифікованою схемою Johansson [40].

Видоспецифічність зв'язку рослина-господар неодноразово підкреслили різні вчені не лише для орхідних, але й для представників інших систематичних груп [16, 82, 85, 92, 96]. Кожне дерево-господар несе свій специфічний набір видів, який визначається сукупністю особливостей дерева-господаря: фізико-хімічними властивостями кори (рівнем рН та її водоутримувальною здатністю), швидкістю її злущування, „архітектурною моделлю” дерева, що визначає рівень освітленості, фенологічними особливостями (сезонність падолисту) [85, 89].

Авторами, які досліджували особливості розподілу різних видів епіфітних орхідей щодо дерев-господарів, було встановлено, що цей розподіл є неоднозначний. Незважаючи на те, що багато видів орхідей виявляють чітку асоційованість із певними видами дерев, жоден вид не був обмежений одним видом форофіта [44].

Рівень опадів, проникнення світла крізь крону дерева, стабільність кори не пояснюють загального характеру специфічності форофіта, однак корелюють із видоспецифічністю зв'язку епіфіт–дерево-господар. Так, незважаючи на те, що *Epidendrum magnoliae* трапляється як епіфіт на листяних деревах восьми видів, найчастіше він віддає перевагу *Magnolia grandiflora*, і дещо рідше – *Quercus virginiana* P. Mill. [16].

До переліку дерев-господарів *Laelia rubescens* Lindl. входять понад 30 видів дерев [81]. Крім того, рослини цього виду можуть оселятися на виходах скельних порід. F. Pupulin et al. (1995) виявили 39 видів і 504 особини орхідей на одному дереві в San Ramón Forest Reserve у Коста-Риці на висоті 1350 м над рівнем моря (цит. за [60]).

У Таїланді *Dendrobium scabrilingue* Lindl. поширений на деревах дев'яти видів, що належать до семи родин [85].

Поряд із видами орхідей, які не виявляють вузької спеціалізації щодо субстрату, є види орхідних, облігатно асоційовані з певними видами дерев або іншим субстратом, що є необхідним для проходження життєвого циклу.

У східній частині Мадагаскару трапляється ендемічний вид *Cymbidiella pardalina* (Rchb. f.) Garay, який асоційований з *Platyserium madagascariense* Baker. Цей зв'язок, очевидно, має істотне значення для розвитку орхідеї *C. pardalina*. Її корені проникають у розетку, утворену стерильними вайями папороті, які захищають рослину від спекотного сонця і висушування. Здебільшого орхідея і папороть ростуть разом на стовбурі *Albizia* sp. (*Fabaceae*). Цим, очевидно, можна пояснити той факт, що фактично всі види *Cymbidiella* Rolfe важко адаптуються до умов культури і рідко трапляються в оранжерейних колекціях [25].

Спеціалізована група мангрових орхідей поширена на представниках родини *Rhizophoraceae* [27, 53]. Як приклад можна навести розповсюджений у Мексиці вид орхідних *Myrmecophila christinae* Carnevali & Gómez Juárez, що трапляється серед мангрової рослинності на *Rhizophora mangle* L. [27]. У порожнинах псевдобульб цієї орхідеї оселяються терміти (*Nasutitermes* sp.) і мурахи (*Dolichoderus bispinosus*), тоді як мурахи із родів *Cephalotes* і *Pseudomyrmex* частіше оселяються

у порожнинах мертвих гілок дерева-господаря. Авторами було встановлено існування чіткого зв'язку між діаметром гілок *R. mangle* і діаметром псевдобульби та складом мірмекофауни [68]. Присутність мурах і термітів у порожнинах псевдобульби, очевидно, обумовлює й розвиток мікроміцетів. Приналежність орхідеї до складної високодиференційованої багаторівневої еконіші *in situ* може бути поясненням того, що представники роду *Myrmecophila* Rolfe загалом рідко квітують в оранжерейних колекціях, де відсутні симбіонти.

Надзвичайно високоспеціалізовану групу становлять орхідні, поширені на виходах гірських порід, утворених гранітами або гнейсами (inselberg). Площа таких виходів варіює від кількох до сотень квадратних метрів [64]. „Inselberg” поширені в усіх основних кліматичних зонах, однак особливо багато їх у тропічних ділянках. На відкритих скелястих схилах температура і рівень освітленості набагато вищі, порівняно з оточуючим середовищем. Поряд із тим, для них характерна низька відносна вологість повітря, яка часто падає протягом дня нижче 20%. Унаслідок такої екологічної ізоляції рослинність „inselberg” значно відрізняється від рослинності навколишньої території. Серед покритонасінних рослин, що ростуть за таких суворих умов, трапляються представники неотропічних родів орхідних – *Cyrtopodium* spp. і *Laelia* Lindl., які здатні накопичувати воду у псевдобульбах (туберидіях) або сукулентних листках [64].

До групи високоспеціалізованих щодо субстрату орхідних належать також види родів *Polystachya* Hook. (тропічна Африка), *Constantia* Barb. Rodr. (Бразилія), *Pseudolaelia* Porto & Brade, які оселяються на представниках *Cyperaceae* і *Velloziaceae* [63].

Склад, структура і екологія епіфітних рослинних угруповань інтенсивно досліджуються у тропічних дощових лісах [80]. Епіфіти відіграють надзвичайно важливу роль у функціонуванні первинного тропічного лісу, однак їхня роль у вторинних лісах лише нещодавно привернула увагу науковців.

Знищення первинних тропічних лісів у деяких випадках призводить до того, що орхідеї, які росли у цих лісах, разом із іншою лісовою біотою стають елементами агроекосистем, зокрема таких, як плантації какао, кавового дерева або цитрусових [6, 75].

Було показано, що такі агроекосистеми здатні підтримувати високий рівень флористичного різноманіття. Про це свідчить дослідження структури популяцій епіфітних орхідей *Jacquinilla teretifolia* (Sw.) Britton & Willson, *Scaphyglottis livida* (Lindl.) Schltr. і *Maxillaria densa* Lindl. на комерційних плантаціях кавового дерева у центральному Веракрузі (Мексика). Щільність популяції цих видів орхідних становила понад 800 рослин на гектар, причому ювенільні й іматурні особини налічували від 50 до 68% [75]. Пізні види *Bulbophyllum* sp., *Angraecum birrimense* Rolfe, а також папороті *Platyserium stemaria* (P. Beauv.) Desv. і *Asplenium africanum* Desv. оселяються в Африці на плантаціях *Theobroma cacao* L. [6].

Як свідчать дослідження вікової структури популяцій трьох видів орхідей, агроекосистеми (напр., плантації разом із деревами-емергентями, що залишилися від первинного тропічного лісу) здатні підтримувати просторову та вікову структуру популяцій. Ці плантації не є аналогами первинного тропічного лісу, але створюють мікроклімат, що є сприятливим для самопідтримання популяцій орхідей, включаючи і наявність необхідних запилювачів [6, 75].

N. Köster висловив припущення, що збереження навіть невеликих фрагментів первинного лісу в межах агроєкосистем є важливим для довгострокового підтримання високого різноманіття епіфітів у тропічних гірських лісах. Окремі дерева, які залишились після знищення первинного лісу, мають велике значення для реколонізації вторинного лісу, однак лише протягом відносно короткого часу, оскільки поряд із такими деревами відсутні інші дерева, на яких могло б прорости насіння орхідей [42].

Аналіз літератури показав, що найчастіше епіфіти трапляються на представниках родин *Fagaceae*, *Fabaceae*, *Myrtaceae*, *Ericaceae*, *Casuarinaceae*, *Rutaceae*, *Theaceae*, *Dipterocarpaceae*, *Meliaceae*, *Solanaceae*, *Nyctaginaceae*. Орхідеї зазвичай трапляються на деревах із шорсткою корою, таких як *Guarea guidonia* (L.) Sleumer (*Meliaceae*) і *Dacryodes excelsa* Vahl (*Burseraceae*) [38].

Не всі дерева є прийнятними господарями для епіфітів. Дослідження показали, що орхідеї рідко оселяються на *Bursera simaruba* (L.) Sarg., гладенька кора якої злущується. Рідко колонізуються епіфітами представники роду *Pinus* sp., можливо, через вміст у корі фенольних сполук або смоли (Hiets & Hietz-Seifert, 1995, цит. за [38]). Незважаючи на зауваження цих авторів про те, що представники родини *Anacardiaceae* рідко бувають форофітами через наявність у корі танінів і фенольних сполук, S. Wattana and H. Pedersen [85] виявили екземпляри *Dendrobium scabrilingue* на *Gluta usitata* (Wall.) Ding Hou. з родини *Anacardiaceae*.

Колонізацію форофітів пов'язують насамперед із віком дерева-господаря. Багато авторів відзначають наявність істотної позитивної кореляції між кількістю епіфітів і розміром/віком дерева-форофіта. Цей зв'язок є очевидним, тому що у процесі росту дерева відбувається вертикальна диверсифікація екологічних ніш [35]. Великі дерева здатні підтримувати більшу кількість епіфітів [35, 89, 93, 96]. Така закономірність була встановлена для *Lepanthes caritensis* Tremblay & Ackerman (форофіт *Micropholis guyanensis* (A. DC.) Pierre, (*Sapotaceae*) [82], *Epidendrum magnoliae* (*Magnolia grandiflora*, *Magnoliaceae*) [16]. Поряд із тим, R. Tremblay & J. Castro-Velasquez [84] встановлено, що вік дерева не виявляв істотного впливу на кількість особин *Lepanthes eltoroensis* Stimson.

Багатьма авторами була відзначена позитивна кореляція між діаметром гілок і чисельністю епіфітів [39, 72].

На думку S. Sillet & M. Bailey [73], гілки більшого діаметра являють собою платформу для накопичення гумусу, для колонізації епіфітів тропічного лісу, з точки зору як видового різноманіття, так і біомаси. Наявність гумусу важлива для утримання вологи і поживних речовин, а також як середовище для укорінення епіфітів [16]. Чим більше накопичується гумусу, тим більша його водоутримувальна здатність.

S. Ingram & N. Nadkarni [39] було досліджено характер розподілу епіфітної органічної речовини (ЕОР) у межах крони дерева *Ocotea tonduzii* Standl. (*Lauraceae*) – виду дерева-домінанта в неотропічному низинному гірському лісі в Коста-Риці. Було виявлено істотну позитивну кореляцію між ЕОР (грам/квадратний дециметр площі поверхні гілки) і периметром гілок, а також негативну кореляцію між цим показником і кутом нахилу гілки. На 10 дослідних рослинах виду-форофіта було виявлено 65 видів, які належать до 18 родин покритонасінних (без чітко вираженого домінування будь-якого з видів). Близько 75% біомаси покритонасінних епіфітів становили представники *Araceae*, *Bromeliaceae*, *Ericaceae*, *Melastomataceae* і *Orchidaceae*.

Найбільше різноманіття епіфітів спостерігалось на гілках, периметр яких становив більше 50 см, тоді як найвища щільність ювенільних особин була відзначена на менших, переважно молодих гілках невеликого діаметра [39].

Незважаючи на те, що колонізація дерев-форофітів судинними епіфітами відбувається повільно, особливо це характерно для представників родини *Arecaceae*. Було відзначено, що перші епіфіти оселяються на пальмі *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl. у віці 20 років, коли рослина досягає 5 м заввишки [86, 96].

Через постійний водний дефіцит і оліготрофію епіфіти переважно ростуть повільно. Дослідження показали, що тривалість онтогенезу епіфітних бромелієвих становить 10–20 років [49], а від проростання насіння до формування генеративної особини *Dimerandra emarginata* (G. Meyer) Hoehne минає 30 років [93]. Виняток становлять орхідеї, які ростуть у місцях, що часто порушуються, – так звані „гілочкові епіфіти” [23, 24]. При вирубуванні великих дерев у тропіках насамперед потерпають епіфіти, які зростають на великих гілках і мають тривалий життєвий цикл.

Відстань до екологічної ніші на іншому foroфіті, яка є прийнятною для колонізації сіянцями, досить значна, тому діаспори орхідних повинні мати пристосування, що допомагали б їм подолати цю відстань без втрати життєздатності [9, 61].

Запилення, у свою чергу, має здійснюватися високоспеціалізованими переносниками, які б забезпечували ефективне перенесення пилку [5, 83].

Усі ці обмеження, притаманні епіфітному способу життя, обумовили формування у рослин-епіфітів різноманітних пристосувань, які найбільш яскраво представлені у орхідних. Орхідеї-епіфіти, існуючи на межі своїх функціональних можливостей, виробили життєві стратегії, які становлять значний інтерес для вивчення [33].

Адаптивні пристосування (такі, як сукулентність, САМ тип асиміляції CO_2 , послідовне утворення окремих пагонів, що функціонують як фізіологічно незалежні одиниці, розвиток спеціалізованої адсорбуючої тканини – веламену, яка пролонгує контакт коренів з водою) дають можливість мінімізувати негативний вплив посухи [33, 56, 94].

Просторовий розподіл епіфітів на рослинах-господарях не є випадковим: епіфіти переважно зосереджені у верхній і середній частинах крони [21, 79]. Зокрема, цю зону колонізують орхідеї, тоді як бромелієві, папороті, представники *Ericaceae* оселяються в нижній частині стовбура. Орхідеї частіше трапляються на гілках, діаметр яких перевищує 2,5 см [92].

Мікрокліматичний градієнт, який існує від нижнього ярусу лісу до верхньої частини крони, з великою різницею в температурі повітря, відносній вологості, кількості та якості світла, концентрації CO_2 неодноразово докладно обговорювався у літературі [40, 41, 56].

Дослідження популяції *Lepanthes eltoroensis* Stimson показало, що рослини були зосереджені на північно-західній стороні, та займали тільки одну четверту частину стовбура [84].

Істотну роль у колонізації foroфітів і просторовому розподілі судинних епіфітів відіграють мохи, печіночники та лишайники, які безпосередньо покращують постачання водою епіфітів і створюють сприятливі умови для проростання насіння та розвитку сіянців епіфітів [43, 78, 88]. Незважаючи на те, що багато авторів [4, 49, 78, 82] підкреслюють позитивний вплив бріофітів на колонізацію потенційних foroфітів судинними епіфітами, для ювенільних рослин ця взаємодія може мати як

позитивні, так і негативні наслідки. Наприклад, G. Zotz & T. Schleicher [95] спостерігали, що таломи листових лишайників пригнічували ріст сіянців орхідей і, можливо, знищували їх.

Протягом останніх років була опублікована ціла низка публікацій, у яких висвітлено зв'язок між наявністю мохів та лишайників і орхідей. Реакція орхідних на наявність мохів і лишайників видоспецифічна – переважна більшість видів виявила спеціалізацію щодо субстрату. Так, було виявлено, що рівень смертності рослин *Lycaste aromatica* Lindl. позитивно корелює з інтенсивністю розвитку лишайників і негативно – з товщиною мохового покриття [73]. К. O'Maley, який досліджував розподіл епіфітів на *Paraschorea*, встановив, що види *Bulbophyllum* і *Dendrobium* здебільшого асоційовані з бріофітами, тоді як *Dendrochilum* sp. – з лишайниками, що є ідеальним субстратом для росту епіфітів [59]. У Пуерто-Рико поширення орхідеї *Lepanthes caritensis* асоційоване з добре розвиненим моховим покриттям на форофіті *Micropholis guyanensis* [82]. З іншого боку, наявність неідентифікованого виду гриба, виділеного з кори дерева цього виду, негативно корелювала з чисельністю епіфітів [82]. Поряд із тим, існують види орхідей, які, навпаки, рідко асоційовані з бріофітами, зокрема, *Scaphyglottis longicaulis* Sanford [95].

Бріофілія, притаманна багатьом орхідним, стала пристосуванням не лише до освоєння ними різних кліматичних зон, а й передумовою для освоєння різноманітних екологічних ніш – від наземних до літофітних і епіфітних та у зворотному напрямі. Освоєння орхідними епіфітних місцезростань сприяло розвитку багаторічних органів і збільшенню тривалості життя рослин [3, 4].

Існує чітка кореляція між видовим багатством епіфітів і рівнем опадів. Кількість епіфітів зростає зі збільшенням кількості опадів і різко зменшується з чітко вираженим сезонним кліматом [12, 14].

Найбільший рівень різноманіття епіфітів було відзначено у вологому гірському тропічному лісі на висоті від 2 000 до 2 400 м н.р.м. [20]. Для рівнинних лісів ці показники значно нижчі. Понад 60% орхідних Центральної Америки поширені на висоті понад 900 м н.р.м. [60].

Високий рівень видового багатства у висотному поясі від 1 000 до 2 000 м пов'язаний, насамперед, з поєднанням рівня опадів і температури, що створюють сприятливі умови для розвитку епіфітної рослинності [12, 20]. Всупереч цим даним, J. Wolf & A. Flamenko [89] встановили, що в Chiapas (Мексика) максимум видового різноманіття припадає на райони, що отримують від 2 000 до 2 500 мм опадів.

Нещодавні екофізіологічні дослідження епіфітів виявили, що рослини-епіфіти значно більше залежать від надходження води, ніж від наявності поживних речовин [94]. Особливо залежні рослини епіфітних видів від посухи протягом ювенільної стадії розвитку [8, 61].

Основними причинами загибелі рослини-епіфіта є висушування і втрата зв'язку з форофітом [20, 48]. У останньому випадку це може бути обумовлене різноманітними природними катаклізмами. Тому відомості про просторову структуру популяцій епіфітів можуть сприяти відновленню цих популяцій та організації заходів з реінтродукції.

Як свідчить аналіз літературних даних, поряд з орхідними, що є надзвичайно вразливими до змін умов росту, є ціла низка видів, які одними з перших осво-

юють порушені місцезростання, що пов'язують, передусім, з особливостями їхніх запилювальних систем. Цим видам зазвичай притаманна самосумісність, автогамія або здатність до апоміксису [7, 76].

Близько 70 видів орхідних входять до переліку інвазивних видів, наведених у Global Compendium of Weeds (GCW) species [32]. У межах цієї групи приблизно порівну представлені види, що мають тропікогенне поширення – *Arundina graminifolia* (D. Don) Hochr., *Bulbophyllum* sp., *Dendrobium* sp., *Oberonia* sp., *Phaius tankervilleae* (Banks) Blume, *Thrixspermum* sp., і види помірних широт – *Dactyloctenium* sp., *Ophrys* sp. Що стосується систем схрещування, то серед цих видів представлені як автогамні, так і алогамні види, а також орхідні, яким притаманний апоміксис [7].

Зв'язок орхідних із грибами-мікоризоутворювачами

Крім високоспеціалізованих зв'язків із запилювачами [5, 55, 83], взаємозв'язки орхідей із грибами-мікоризоутворювачами наразі визнані як критично важливі для еволюції орхідних [26, 72].

Унікальною особливістю життєвого циклу орхідних є те, що вони утворюють дрібне насіння, яке не містить таких запасних поживних речовин, як ендосперм, притаманний багатьом іншим видам покритонасінних [9]. Продукування великої кількості дрібного насіння сприяє його перенесенню на велику відстань і експресії генетичного різноманіття, мінімізуючи при цьому інвестування материнської особини у репродукцію [13]. Серед насіння, яке утворюється, проростає лише незначна частина, ще менша кількість ювенільних рослин доживає до генеративного стану. Дослідження A. Batty et al. [13] показали, що кожен плід *Caladenia arenicola* Horner & A.P.Br. містить $30\,000 \pm 2000$ насінин, однак проростає і розвивається до стадії ювенільної особини, яка здатна пережити критичний період літньої посухи, менше 1%.

Ця стратегія можлива тому, що орхідеї утворюють мікоризні асоціації дуже близько до часу проростання насіння і потребують надходження вуглеводних сполук від свого мікобіонта [66]. Спочатку ріст проростка орхідеї (протокорма) мікогетеротрофний. Можливо, що коли прокорми орхідних розвиваються і стають автотрофними, обмін вуглецем змінює напрям – вуглеводи спрямовуються від орхідеї до гриба. Однак у дорослих фотосинтезувальних особин кількох досліджених видів орхідних потік вуглеводів від орхідеї до гриба виявлено не було [36, 66, 67].

Відомо, що у природі насіння орхідей проростає лише при утворенні зв'язку з грибами-мікоризоутворювачами [74]. У природних умовах протокорм не розвивається без надходження екзогенних вуглеводів від сумісного мікобіонта. Тривалість цього зв'язку варіює відповідно до циклу розвитку кожного окремого виду [67].

Багато орхідей здатні самостійно фотосинтезувати органічні речовини, однак залишаються частково мікотрофними протягом усього життя. У автотрофних орхідей гриби-мікоризоутворювачі мають життєво важливе значення для утворення ювенільних фотосинтезувальних особин, оскільки насіння орхідних фізіологічно неспроможне зробити це за власний рахунок [9, 65, 79].

У межах родини *Orchidaceae* понад 100 видів не здатні до фотосинтезу і залежать від надходження вуглецю й азоту від асоційованих із ними грибів-мікоризоутворювачів [17, 45]. Переважна більшість цих мікогетеротрофних видів

ведуть підземний спосіб життя протягом усього свого життєвого циклу, а їхні органи добре адаптовані до такого способу життя. Наприклад, безхлорофільна орхідея *Rhizanthella slateri* (Rupp) M.A. Clem. & P.J. Cribb не здатна до фотосинтезу і повністю залежить від специфічного гриба-мікоризоутворювача [19].

Для переважної більшості наземних видів наявність і ефективність мікоризи у ґрунті навколо рослини виявляє більш істотний вплив на виживання рослин, ніж деякі інші чинники. Резервні речовини, накопичені в тубероїдах, дають змогу рослині вижити лише протягом кількох років після втрати зв'язку з ендоефітом [18].

Молекулярно-філогенетичний аналіз грибних ендоефітів мікогетеротрофних орхідей показав, що ці рослини колонізуються вищими базидіоміцетами (такими, як представники *Russelaceae* і *Thelophoraceae* [31]), а також гетеробазидіоміцетами з родини *Sebacinaceae* [71]. Оскільки ці групи грибів включають ектомікоризні види, очевидно, що мікогетеротрофні орхідеї опосередковано паразитують на деревах – господарях мікобіонтів [77].

Ідентифікація грибів-мікоризоутворювачів, асоційованих з коренями наземних орхідних, була проведена головним чином шляхом ізолювання на стерильних середовищах [66]. Однак відмінності між ендоефітними грибами, що лише населяють веламен або поверхню коренів, і власне грибами-мікоризоутворювачами, які колонізують тканину кортексу, не є очевидною [29]. У тому випадку, коли була отримана статева стадія, ізолювані гриби були визначені як базидіоміцети, що належать до *Sebacinales*, *Tulasnellales* або *Ceratobasidiales* [29]. Шляхом виділення і секвенування ДНК безпосередньо з мікоризи було показано, що мікобіонти, які утворюють ектомікоризу, характерні для нефотосинтезувальних наземних орхідей [18]. Застосування методик молекулярно-генетичного аналізу є необхідною передумовою цих досліджень, оскільки деякі групи грибів (напр., *Tulasnellales*) практично не можуть бути виявлені без застосування спеціальних праймерів [18].

Епіфітні місцезростання є „екстремальними” осередками, для яких притаманні значні коливання температури, надходження води і поживних речовин [14, 15]. Відповідно, логічно було б очікувати, що мікориза має бути корисним адаптивним надбанням епіфітів [43]. Однак відомості щодо специфічності мікоризних асоціацій тропічних орхідних із грибними симбіонтами мають суперечливий характер. Експериментальних даних, які б підтримували будь-яку точку зору, наразі є недостатньо. Натомість відомо, що ступінь видоспецифічності цього зв'язку у різних видів є різним.

Було встановлено, що здебільшого епіфітні види або не утворюють асоціативних зв'язків із грибами-мікоризоутворювачами, або ці зв'язки є факультативними (при наземному способі життя зв'язки утворюються, при епіфітному – ні), а за наявності арбускулярної мікоризи – рівень мікоризної колонізації низький [62]. Колонізація коренів епіфітних орхідних мікобіонтами обмежена лише коренями, що перебували у контакті зі субстратом, тоді як повітряні корені не колонізуються. Незважаючи на те, що проростання насіння і розвиток протокорма у епіфітних орхідних не було досліджено *in situ*, мікобіонти, здатні колонізувати кору живих дерев, можуть очікуватись у кліматі тропічних гірських лісів [62].

Порівняння видоспецифічності зв'язку орхідея – гриб-мікоризоутворювач у філогенетично споріднених видів тропічних орхідей з Пуерто-Рико (*Tolumnia variegata* (Sw.) Braem і *Lonopsis utricularioides* (Sw.) Lindl. (*Oncidiinae*) [62]) за допомогою

методики молекулярно-філогенетичного аналізу мікоризоутворюючих грибів, і симбіотичного пророщування насіння показало, що *T. variegata* є генералістом щодо його зв'язку з мікосимбіонтами, а *I. utricularioides*, навпаки, є більш спеціалізованим і ефективніше розвивається, експлуатуючи гриби специфічної кладі.

Періодичний/постійний водний дефіцит і постійна оліготрофія обумовлюють залежність епіфітних орхідей від грибів-мікоризоутворювачів [90]. З іншого боку, гриби можуть отримувати користь від водоутримувальної здатності веламену, який вкриває корені епіфітних орхідей. Специфічні умови епіфітних місцезростань, очевидно, сприяли формуванню певних адаптивних пристосувань у специфічних груп, якими є *Tulasnellales* і *Sebacinales* [69].

Деякі види численної родини *Orchidaceae* виявляють чітко виражену мікоризну специфічність стосовно конкретної таксономічної групи базидіоміцетів. Це дає змогу зробити припущення, що асоційованість орхідних з мікобіонтами, як і запилювальні синдроми, могла відіграти важливу роль у диверсифікації родини.

ВИСНОВКИ

Аналіз літературних джерел показав, що в межах родини *Orchidaceae* наявний широкий спектр типів життєвих стратегій, обумовлених способом життя, біотичними зв'язками із запилювачами та грибами-мікоризоутворювачами.

Екологічна спеціалізація не лише обумовила надзвичайне різноманіття видів у межах родини *Orchidaceae*, але й призвела до того, що багато видів перебувають під загрозою зникнення, опосередкованою надзвичайним ступенем спеціалізації тих чи інших видів орхідних.

Комплексна охорона орхідних *in situ* має включати охорону не лише рослин, але й відповідних грибів-мікоризоутворювачів, тому що цей біотичний зв'язок є критичним у життєвому циклі орхідних, передусім видів помірних широт. Факультативна залежність (або взагалі її відсутність) тропічних представників *Orchidaceae* від мікобіонтів дає змогу культивувати зразки в оранжерейних умовах протягом практично необмеженого часу, оскільки довговічність – генетично детермінована особливість переважної більшості епіфітів.

Це визначає необхідність диференційованого підходу при опрацюванні системи заходів зі збереження рослин за умов оранжерейної культури на всіх ланках інтродукційного експерименту – від залучення зразків з природи, розробки принципів формування колекцій до опрацювання методів розмноження.

1. Аверьянов Л.В. Происхождение и некоторые особенности эволюции, биологии и экологии орхидных. **Ботанический журнал**, 1991; 76(1): 1345–1358.
2. Коломейцева Г.Л. Морфоэкологические особенности адаптации тропических орхидных при интродукции. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Москва, 2006. 38 с.
3. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Бриофилы – своеобразная экологическая группа растений. **Бюлл. МОИП. Отд. биологии**, 1989; 94(4): 64–73.
4. Татаренко И.В. **Биоморфология орхидных (*Orchidaceae* Juss.) России и Японии**. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Москва, 2007. 50 с.
5. Черевченко Т.М., Буюн Л.І., Ковальська Л.А. Запилювальні стратегії у орхідних (*Orchidaceae* Juss.). **Укр. ботан. журн**, 2010; 5: 637–649.
6. Acheampong K., Frimpong K.O. Use of sodium chloride to control epiphytes on cocoa in Ghana. **Tropical Science**, 2004; 44(1): 51–53.

7. *Ackerman J.D.* Invasive orchids: weeds we hate to love? **Lankesteriana**, 2007; 7(1–2): 19–21.
8. *Ackerman J.D., Sabat A., Zimmerman J.K.* Seedling establishment in an epiphytic orchid: an experimental study of seed limitation. **Oecologia**, 1996; 106(2): 192–198.
9. *Arditti J., Ghani A.K.A.* Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications. **New Phytol**, 2000; 145: 367–421.
10. *Atwood J.T.* The size of the *Orchidaceae* and the systematic distribution of epiphytic orchids. **Selbyana**, 1986; 9: 171–186.
11. *Averyanov L.V., Nguyen Tien Hiep, Phan Ke Loc, Averyanova A.L.* Preliminary orchid checklist of Cao Bang Province. **Lindleyana**, 2000; 15(3): 130–164.
12. *Averyanov L., Cribb Ph., Phan Ke Lock, Nguyen Tien Hiep.* **Slipper Orchids of Vietnam. With an introduction to the flora of Vietnam.** Portland, Oregon: Timber Press, 2003. 308 p.
13. *Batty A.L., Dixon K.W., Brundrett M.C.* et al. Long-term storage of mycorrhizal fungi and seed as a tool for the conservation of endangered Western Australian terrestrial orchids. **Aust. J. Bot.**, 2001; 49: 619–628.
14. *Benzing D.H.* **Vascular epiphytes: general biology and related biota.** Cambridge University Press, 1990. 359 p.
15. *Benzing D.H.* Vascular epiphytism: taxonomic participation and adaptive diversity. **Ann. Missouri Bot. Gard**, 1987; 74(2): 182–204.
16. *Bergstrom B.J., Carter R.* Host-tree Selection by an Epiphytic Orchid, *Epidendrum magnoliae* Muhl. (Green Fly Orchid), in an Inland Hardwood Hammock in Georgia. **Southeastern Naturalist**, 2008; 7(4): 571–580.
17. *Bidartondo M.I.* The evolution of myco-heterotrophy. **New Phytol**, 2005; 167: 335–352.
18. *Bonnardeaux Y., Brundett M., Batty A.* et al. Diversity of mycorrhizal fungi of terrestrial orchids: compatibility webs, brief encounters, lasting relationships and alien invasion. **Mycological Research**, 2007; III: 51–61.
19. *Bougoure J.J., Brundrett M.C., Grierson P.F.* Carbon and nitrogen supply to the underground orchid, *Rhizanthella gardneri*. **New Phytol**, 2010; 186(4): 947–956.
20. *Bussmann R.W.* Epiphyte diversity in a tropical Andean forest – Reserva biológica San Francisco, Zamora-Chinchipe, Ecuador. **Ecotropica**, 2002; 7: 43–59.
21. *Callaway R.M., Reinhard K.O., Moore G.W.* et al. Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions. **Oecologia**, 2002; 132(2): 221–230.
22. *Cameron K.M.* Leave it to the leaves: a molecular phylogenetic study of *Malaxideae* (*Epidendroideae*, *Orchidaceae*). **Amer. J. Bot.**, 2005; 92: 1025–1032.
23. *Chase M.W.* Obligate twig epiphytes: a distinct subset of Neotropical orchidaceous epiphytes. **Selbyana**, 1988; 10: 24–30.
24. *Chase M.W., Hanson L., Albert V.A.* et al. Life history and genome size in subtribe *Oncidiinae* (*Orchidaceae*). **Ann. Bot.**, 2005; 95: 191–199.
25. *Cribb Ph., Roberts D., Hermans J.* Distribution, ecology, and threat to selected Madagascan Orchids. **Selbyana**, 2005; 26(1–2): 125–135.
26. *Currah R.S., Zelmer C.D., Hambleton S., Richardson K.A.* Fungi from orchid mycorrhizas. In: *Arditti J., Pridgeon A.* (eds) **Orchid Biology: Reviews and Perspectives**, VII. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, 1997; 117–170.
27. *Dejean A., Drouot S., Olmsted I.* et al. Nest site selection by ants in a flooded Mexican mangrove, with special reference to the epiphytic orchid *Myrmecophila christinae*. **J. Trop. Ecol.**, 2003; 19: 325–331.
28. *Dressler R.L.* **Phylogeny and classification of the orchid family.** Portland, Oregon: Dioscorides Press, 1993. 278 p.
29. *Dressler R.L.* How many orchid species? **Selbyana**, 2005; 26(1–2): 155–158.
30. *Gentry A.H., Dodson C.H.* Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. **Ann. Missouri Bot. Gard**, 1987; 74(2): 205–233.

31. *Girlanda M., Selosse M.A., Cafasso D. et al.* Inefficient photosynthesis in the Mediterranean orchid *Limodorum abortivum* is mirrored by specific association to ectomycorrhizal *Russulaceae*. **Molecular Ecology**, 2006; 15: 491–504.
32. **Global compendium of weeds** (www.hear.org/gcw/index.html, accessed 04 April 2011).
33. *Gravendeel B., Smithson A., Slik F.J.W., Schuitman A.* Epiphytism and pollinator specialization: drivers for orchid diversity? **Phil. Trans. R. Soc. Lond. B**, 2004; 359: 1523–1535.
34. *Fay M.F., Chase M.W.* Orchid biology: from Linneus via Darwin to the 21st century. **Ann. Bot.**, 2009; 104: 359–364.
35. *Flores-Palacios A., García-Franko J.G.* The relationship between tree size and epiphyte species richness: testing four different hypotheses. **J. Biogeogr.**, 2006; 33(2): 323–330.
36. *Hadley G., Purves S.* Movement of ¹⁴C from host to fungus in orchid mycorrhiza. **New Phytol.**, 1974; 73: 475–482.
37. *Helbsing S. M., Reiderer G., Zotz G.* Cuticles of vascular epiphytes: efficient barriers for water loss after stomatal closure? **Ann. Bot.**, 2000; 86: 765–769.
38. *Hietz P.* Diversity and Conservation of Epiphytes in a Changing Environment. **Pure Appl. Chem.**, 1998; 70(11): <http://www.iupac.org/symposia/proceedings/phuket98/hietz.html>.
39. *Ingram S.C., Nadkarni N.M.* Composition and distribution of epiphytic organic-matter in Neotropical cloud forest, Costa Rica. **Biotropica**, 1993; 25(4): 370–383.
40. *Johansson D.R.* Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. **Acta Phytogeogr. Suec.**, 1974; 59: 1–136.
41. *Kersten R.A., Silva S.M.* The floristic compositions of vascular epiphytes of a seasonally inundated forest on the coastal plain of Ilha do Mel Islands, Brazil. **Rev. Biol. Trop.**, 2006; 54(30): 935–942.
42. *Köster N., Friedrich K., Nieder J., Barthlott W.* Conservation of Epiphyte Diversity in an Andean Landscape Transformed by Human Land Use. **Conservation Biology**, 2009; 23(3): 911–919.
43. *Lasica P., Antibus R.K.* The occurrence of mycorrhizae in vascular epiphytes of two Costa Rican Rain Forests. **Biotropica**, 1990; 22(3): 250–258.
44. *Laube S., Zotz G.* Neither Host-specific nor Random: Vascular Epiphytes on Three Tree Species in a Panamanian Lowland Forest. **Ann. Bot.**, 2006a; 97(6): 1103–1114.
45. *Leake J.* Plant parasitic on fungi: unearthing the fungi in myco-heterotrophs and debunking the ‘saprophytic’ plant myth. **Mycologist**, 2005; 19(3): 113–122.
46. *Lehnebach C.A., Robertson A.W.* Pollination ecology of four epiphytic orchids of New Zealand. **Ann. Bot.**, 2004; 93: 773–781.
47. *Lorenzo N., Mantuano D.G., Mantovani A.* Comparative leaf ecophysiology and anatomy of seedlings, young and adult individuals of the aroid *Anthurium scandens* (Aubl.) Engl. **Environ. Experiment. Bot.**, 2010; 68(3): 314–322.
48. *Matelson T.J., Nadkarni N.M., Longino J.T.* Longevity of fallen epiphytes. In: **Monteverde: ecology and conservation of a tropical cloud forest** (Eds Nadkarni N., Wheelwright N.T.). Oxford University Press, 2000; 344–350.
49. *Merwin M.C., Rentmeester S.A., Nadkarni N.M.* The Influence of Host Tree Species on the Distribution of Epiphytic Bromeliads in Experimental Monospecific Plantations, La Selva, Costa Rica. **Biotropica**, 2003; 35(1): 37–47.
50. *Migenis, L.E., Ackerman J.D.* Orchid-epiphyte relationships in a forest watershed in Puerto Rico. **J. Trop. Ecol.**, 1993; 9(2): 231–240.
51. *Mondragon D., Calvo-Irabien L.M.* Seed dispersal and germination of the epiphyte *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in a tropical dry forest, Mexico. **Southwestern Naturalist**, 2006; 51(4): 462–470.
52. *Monteiro S. H. N., Selbach-Schnadelbach A., de Oliveira R. P., van den Berg C.* Molecular phylogenetics of *Galeandra* (Orchidaceae: *Catasetinae*) based on plastid and nuclear DNA sequences. **Syst. Bot.**, 2010; 35(3): 476–486.

53. Murren C.J., Ellison A.M. Seed dispersal of *Brassavola nodosa* (Orchidaceae). **Amer. J. Bot.**, 1998; 85(5): 675–680.
54. Nadkarni L.B., North M.P. Spatial distribution and succession of epiphytes on *Tsuga heterophylla* (western hemlock) in an old-growth Douglas-fir forest. **Canadian J. Bot.**, 2000; 78(7): 957–968.
55. Neiland M.R., Wilcock C.C. Fruit-set, nectar reward and rarity in the *Orchidaceae*. **Amer. J. Bot.**, 1998; 85(12): 1657–1671.
56. Nieder J. Distribution patterns of epiphytic orchids – present research, past causes and future consequences. **Proc. Eur. Orchid Conf. and Show** (eds Hermans J. & Cribb P.). London: The British Orchid Council and the Royal Horticultural Society, 2003: 241–258.
57. Nieder J., Engwald M., Klawun M., Barthlott W. Spatial distribution of vascular epiphytes in a lowland Amazonian forest in southern Venezuela. **Biotropica**, 2000; 32: 385–396.
58. Neyland R., Urbatsch L.E. A terrestrial origin for the *Orchidaceae* suggested by a phylogeny inferred from *ndhF* chloroplast gene sequences. **Lindleyana**, 1995; 10: 244–251.
59. O'Maley K. Patterns of abundance and diversity in epiphytic orchids of *Parashorea malaanonan* trees in Danun Valley, Sabah. **The Plymouth Student Scientist**, 2009; 2(2): 38–58.
60. Ossenbach C. Orchids and orchidology in Central America. 500 years of history. **Lankesteriana**, 2009; 9(1–2): 1–268.
61. Otero J.T., Aragón S., Ackerman J.D. Site Variation in Spatial Aggregation and Phorophyte Preference in *Psychilis monensis* (Orchidaceae). **Biotropica**, 2007; 39(2): 227–231.
62. Pereira O.L., Kasuya M.C.M., Borges A.C. et al. Morphological and molecular characterization of mycorrhizal fungi isolated from neotropical orchids in Brazil. **Can. J. Bot.**, 2005; 83(1): 54–65.
63. Porembski S. Epiphytic orchids on arborescent *Velloziaceae* and *Cyperaceae*: Extremes of phorophyte specialization. **Nord. J. Bot.**, 2005; 23: 505–513.
64. Porembski S. Tropical inselbergs: habitat types, adaptive strategies and diversity patterns. **Rev. Bras. Bot.**, 2007; 30(4): doi: 10.1590/S0100-84042007000400004
65. Pridgeon A.M., Cribb P.J., Chase M.W., Rasmussen F.N. (eds.) *Genera Orchidacearum*. V. 1. **General Introduction, Apostasioideae, Cyripedioideae**. Oxford: Oxford University Press, 1999. 169 p.
66. Rasmussen H.N. Recent development in the study of orchid mycorrhizas. **Plant and Soil**, 2002; 244: 149–163.
67. Rasmussen H.N., Rasmussen F.N. Trophic relationships in orchid mycorrhiza – diversity and implications for conservation. **Lankesteriana**, 2007; 7(1–2): 11–12.
68. Rico-Gray V., Thien L.B. Effect of different ant species on reproductive fitness of *Schomburgkia tibicinis* (Orchidaceae). **Oecologia**, 1989; 81: 487–489.
69. Robinson H., Burns-Balogh P. Evidence for a primitively habit in *Orchidaceae*. **Syst. Bot.**, 1982; 7: 353–358.
70. Rudolph D., Rauer G., Nieder J., Barthlott W. Distribution patterns of epiphytes in the canopy and phorophyte characteristics in a western Andean rain forest in Ecuador. **Selbyana**, 1998; 19(1): 27–33.
71. Scheffknecht S., Winkler M., Hülber K. et al. Seedling establishment of epiphytic orchids in forest and coffee plantations in Central Veracruz, Mexico. **Journ. Trop. Ecol.**, 2010; 26: 93–102.
72. Selosse M.A., Faccio A., Scappaticci G., Bongante P. Chlorophyllous and achlorophyllous specimens of *Epipactis microphylla* (Neottieae, Orchidaceae) are associated with ectomycorrhizal septomycetes, including truffles. **Microb. Ecology**, 2004; 47: 416–426.
73. Sillett S.C., Bailey M.G. Effects of tree crown structure on biomass of the epiphytic fern *Polypodium scolieri* (Polypodiaceae) in redwood forests. **Amer. J. Bot.**, 2003; 90: 255–261.
74. Smith S.E. Carbohydrate translocation in orchid mycorrhizas. **New Phytol.**, 1967; 154: 371–378.

75. Solis-Montero L., Flores-Palacios A., Cruz-Angon A. Shade-Coffee Plantations as Refuges for Tropical Wild Orchids in Central Veracruz, Mexico. **Conserv. Biol**, 2005; 19(3): 908–916.
76. Sun M. Genetic Diversity in Three Colonizing Orchids with Contrasting Mating Systems. **Amer. J. Bot.**, 1997; 84(2): 224–232.
77. Swartz N.D., Dixon K.W. Terrestrial orchid conservation in the age of extinction. **Ann. Bot.**, 2009; 104(3): 543–556.
78. Tatarenko I.V., Kondo K. A population study in epiphytic *Sarcochilus japonicus* (Orchidaceae). **J. Phytogeogr. Taxonomy**, 2003; 51: 27–38.
79. Taylor D.L., Bruns T.D., Szaro T.M., Hodges S.A. Divergence in mycorrhizal specialization with *Hexaletris spicata* (Orchidaceae), a nonphotosynthetic desert orchid. **Amer. J. Bot.**, 2003; 90: 1168–1179.
80. ter Steege H., Cornelissen J.H.C. Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guayana. **Biotropica**, 1989; 214: 331–339.
81. Trapnell D.W., Hamrick J.L. Variety of phorophyte species colonized by the neotropical epiphyte, *Laelia rubescens* (Orchidaceae). **Selbyana**, 2006; 27(1): 60–64.
82. Tremblay R.L., Zimmerman J.K., Lebrón L. et al. Host specificity and low reproductive success in the rare endemic Puerto Rican orchid *Lepanthes caritensis*. **Biol. Conservation**, 1998; 85(3): 297–304.
83. Tremblay R.L., Ackerman J.D., Zimmerman J.K., Calvo R. Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. **Biol. J. Linnean Soc.**, 2005; 84: 1–54.
84. Tremblay R.L., Castro-Velasquez J. V. Circular distribution of an epiphytic herb on trees in a subtropical rain forest. **Tropical Ecology**, 2009; 50(2): 211–217.
85. Watthana S., Pedersen H.A. Phorophyte diversity, substrate requirement and fruit set in *Dendrobium scabrilingue* Lindl. (Asparagales: Orchidaceae): Basic observations for Re-introduction experiments. **Nat. Hist. J. Chulalongkorn Univ**, 2008; 8(2): 135–142.
86. Werneck M.S., Espírito-Santo M.M. Species Diversity and Abundance of Vascular Epiphytes on *Vellozia piresiana* in Brazil. **Biotropica**, 2002; 34(1): 51–57.
87. Weston P.H., Perkins A.J., Entwistle T.J. More than symbioses: orchid ecology, with examples from the Sydney Region. **Cunninghamia**, 2005; 9(1): 1–15.
88. Winkler M., Hulber K., Hietz P. Effect of canopy position on germination and seedling survival of bromeliads in a Mexican Humid Montane Forest. **Ann. Bot.**, 2005; 95: 1039–1047.
89. Wolf J.H.D., Flamenko A. Patterns in species richness and distribution of vascular epiphytes in Chiapas, Mexico. **J. Biogeogr.**, 2003; 30: 1689–1707.
90. Yoder J.A., Zettler J.A., Stewart S.L. Water requirement of terrestrial and epiphytic orchid seeds and seedlings, and evidence for water uptake by means of mycotrophy. **Plant Sci**, 2000; 156(2): 145–150.
91. Yukawa T., Stern W.L. Comparative vegetative anatomy and systematics of *Cymbidium* (Cymbidieae: Orchidaceae). **Botan. J. Linnean Soc.**, 2002; 138: 383–419.
92. Zimmerman J.K., Olmsted I.C. Host tree utilization by vascular epiphytes in a seasonally inundated forest (tintal) in Mexico. **Biotropica**, 1992; 24(3): 402–407.
93. Zotz G. Demography of the epiphytic orchid, *Dimerandra emarginata*. **J. Trop. Biol**, 1998; 14: 725–741.
94. Zotz G., Hietz P. The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open question. **J. Exp. Bot.**, 2001; 52: 2067–2078.
95. Zotz G., Schleicher T. Growth and survival of the foliose lichen *Parmotrema endosulphureum* in the lowland tropics of Panama. **Ecotropica**, 2003; 9: 39–44.
96. Zotz G., Vollrath B. The epiphyte vegetation of the palm *Socratea exorrhiza* – correlation with tree size, tree age and bryophyte cover. **J. Trop. Biol**, 2003; 19: 81–90.

СОВРЕМЕННЫЕ ВЗГЛЯДЫ НА ЭКОЛОГИЧЕСКУЮ СПЕЦИАЛИЗАЦИЮ СЕМЕЙСТВА *ORCHIDACEAE* JUSS.

Л. И. Буюн

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

В статье приведен обзор публикаций, посвященных экологическим особенностям орхидных, прежде всего эпифитизму и структурно-функциональным адаптациям эпифитов, обусловленным этим способом жизни, а также связи с микоризообразующими грибами. Выяснение этих вопросов является теоретической предпосылкой для интерпретации результатов экспериментальных исследований тропических орхидных в условиях оранжерейной культуры с целью сохранения *ex situ*.

Ключевые слова: *Orchidaceae*, экологическая специализация, эпифитизм, жизненные стратегии, адаптация, экологическая ниша.

MODERN CONCEPTS OF ECOLOGICAL SPECIALIZATION OF *ORCHIDACEAE* JUSS. FAMILY

L. I. Buyun

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

The review provides the results of publications devoted to ecological characteristics of orchids, particularly to epiphytism, structural and functional adaptations related with this life form, as well as to relationship of orchids with mycorrhizal fungi. Elucidation of this subject is a theoretical background for interpretation of the results of orchids investigation under glasshouse conditions aimed at *ex situ* conservation.

Key words: *Orchidaceae*, ecological specialization, epiphytism, life history strategies, adaptation, ecological niche.

Одержано: 07.04.2011