



Тетяна Червченко
доктор біол. наук, професор,
член-кореспондент
НАН України,
почесний директор
Національного ботанічного саду
ім. М.М. Гришка НАН України.
Голова Ради
ботанічних садів та
дендропарків України,
м. Київ



Людмила Ковальська
канд. біол. наук,
провідний науковий співробітник
відділу тропічних та субтропічних
рослин Національного ботанічного
саду ім.М.М.Гришка НАН України,
м. Київ



Людмила Буюн
доктор біол. наук,
завідувач відділу тропічних та
субтропічних рослин
Національного ботанічного саду
ім. М.М. Гришка НАН України,
м. Київ

ДИВОСВІТ ЧАРІВНИХ ОРХІДЕЙ



Орхідеї з давніх-давен привертали увагу людини своїми квітками, що мають неперевершену красу та чудернацьку форму, розмаїттям їхніх кольорів та вишуканим ароматом.

Назву цим рослинам дав грецький філософ *Теофраст* у своєму манускрипті "Дослідження рослин" у 370—285 роках до н.е. Назва "*орхідея*" походить від грецького слова "*яечко*", адже у деяких видів наземних орхідей підземні корені потовшені та мають форму, що нагадує сім'яники тварин.

З орхідеями пов'язано багато легенд та забобонів. Ацтеки із квіток орхідей готували косметичні препарати. Жителі Борнео використовували квітки орхідей в ритуальних обрядах з приводу свята посівної. Букети орхідей клали на купки рису, підготовленого для посіву, вважаючи, що вони сприятимуть гарному урожаю. Ще до Теофраста *Конфуцій* говорив, що ці квіти мають найкращий, гідний короля, аромат. В Японії вважали, що деякі види орхідей продовжують життя людини. В Мексиці орхідея лелія (*Laelia*) отримала назву "*квітка Ісуса*". В Індонезії, Малайзії та на Філіппінах орхідеї стали обов'язковим атрибутом багатьох обрядів. Вважалось, що ці рослини роблять людину сильнішою, піднімають дух і підтримують вояків, гоять рани. В Америці передусім цінували красу епіфітних орхідей, тобто тих, що оселяються на деревах, називали їх "*доньками повітря*", які захищають людину від злих чар. Натомість у деяких народів орхідеї викликали страх, що, очевидно, було пов'язано з тим, що квітки деяких видів орхідей мають доволі неприємний запах. Це викликало побоювання, що це запах якогось небезпечного для людини чудовиська. Та й сам спосіб існування цих рослин — будова та різноманітні пристосування до життя — викликали певні побоювання, які підсилювались чутками, що орхідеї — це паразити дерев, які висмоктують соки дерева.

Насправді ж орхідеї-епіфіти (*epi* — "*на*", *fiton* — "*рослина*") використовують дерево як опору, розміщуючись на ньому так, щоб вистачило світла для їхньої життєдіяльності. Адже відомо, що світло є одним з основних факторів життєдіяльності у боротьбі рослин за виживання в тропічному лісі. Шкоди дереву вони не завдають, на відміну від омели, яка живиться соками дерева.

До Європи тропічні орхідеї потрапили на початку 18 ст. завдяки мандрівникам, які на вітрильниках відвідували тропічні регіони Землі. Першу орхідею — *блецію пурпурову* — привезли до Європи з Багамських островів.

Розпочалося полювання на орхідеї, яке більше нагадувало грабїж, адже з кожної, надто ризикованої експедиції, привозили десятки тисяч орхідей. Більшість із них гинули в трюмах вітрильників під час тривалих переходів і виживали лише поодинокі рослини, які цінувалися на вагу золота.

Разом із тим нерозуміння біології та екології орхідних не давало змоги успішно їх вирощувати. Навіть ті рослини, які витримали транспортування, в більшості випадків гинули в теплицях. І тільки на початку 18 ст., коли садівники стали краще розуміти ці рослини, умови їх вирощування, з'явилися наукові праці з прекрасними кольоровими ілюстраціями, орхідеї стали успішніше вирощувати в теплицях помірної зони.

У середині 18 ст. вони спричинили справжній квітковий бум — "*орхідеїну лихоманку*". Багато питань із біології орхідних стали відомими, що позитивно вплинуло на їх культивування. За орхідеї платили шалені гроші. На деякий час вони затьмарили жіночі дорогоцінні прикраси. На бали жінки прикрашали вечірні сукні квітками орхідей, що було ознакою шляхетності та вишуканого смаку гості.

*Звідки ж походять ці чарівні тасмичні красуні?
Де їхня батьківщина?*

Coelogyne cristata



По-перше, в зоні вічнозелених лісів, яка розміщена впродовж екватора зі сталим температурним режимом протягом усього року як вночі, так і вдень (24-33°C). Тривалість дня постійна — 12 годин. Оподи рясні, річна сума яких коливається від 2000 до 5000 мм. У цих лісах процвітає розкішна рослинність, серед якої панує царство надзвичайно вологолюбних і теплолюбних орхідей.

Із поступовим віддаленням від екватору кількість опадів зменшується і вічнозелений ліс поступово замінюється на-

Coelogyne pandurata



Cycnoches barthiorum



півлистопадним лісом, який перебуває під впливом мусонного клімату з черговими змінами посушливого і дощового періодів. Цей пояс простягається на північ і південь на межі 10° широти. Типовими представниками цього лісу є види цимбідіума (*Cymbidium*) з вічнозеленими м'ясистими листками та грушоподібними стеблами (туберидіями), в яких зберігається волога і поживні речовини на період посухи.

Варто нагадати, що загальний вигляд тропічного лісу змінюється не тільки в площині, а й зі зміною висоти місцевості над рівнем моря. Відповідно змінюється й видовий

Cymbidium Burgundian Chateau



Cymbidium dayanum



склад орхідних. У гірських районах тропіків, розпочинаючи з 1000 м н.р.м., на зміну дощовому тропічному лісу приходять гірські тропічні ліси, які ще називають "туманними", в яких постійна мряка. Якраз ці ліси й є неперевершеним царством орхідей, в них виявлено найбільше видове різноманіття епіфітних і епілітних орхідей. У гірських лісах Колумбії, Венесуели, Перу відомо до 250 видів роду орхідей масдевалія (*Masdevallia*), до 500 видів роду епідендрум (*Epidendrum*). В таких умовах стебла орхідей не мають потовщень, адже волога і поживні речовини доступні їм увесь час. Це, зокрема, фаленопсиси (*Phalaenopsis*), які закріплюються повітряними коренями на корі та в тріщинах стовбура чи просто в розгалуженнях дерева. Пафіопедиліуми (*Paphiopedilum*), які занурюють свої корені в глибокий шар гумусу, що утворюється в розщелинах з опалого листя, тоненьких гілочок або в тріщинах скель. Про такий ліс

влучно сказано в книзі *Ф. Флоса* "Мисливці за орхідеями". Автор цієї книги пише, що коли хлопець, який збирав орхідеї, піднявся на верхівку дерева в тропічному лісі, то побачив навколо себе сотні квітів найрізноманітніших форм та відтінків. Спочатку він подумав, що то метелики, мухи, павуки або інші велетенські комахи. Але, уважно придивившись, він зрозумів, що то цвітуть орхідеї таких чудернацьких форм. А навколо них літають чарівні птахи — колібрі, які, ширяючи у повітрі, занурювали свої тоненькі дзьобики в ніжні чашечки квітів, щоб напитися з них солодкого нектару чи поласувати пилком.

Так от все це свідчить про те, що в будові орхідей знайшов відбиток вплив зовнішніх умов, за яких ці рослини зростають у природі. А тому, щоб зрозуміти біологічну сутність та значення різних пристосувань, необхідно знати спосіб життя орхідей.

Передусім вони ростуть на стовбурах дерев, на їхніх верхівках, де спекотне сонце та наймовірніша сухість повітря створюють "спартанські" умови. Крім того, орхідеї можуть підніматися у такі місця, де інші рослини не витримують. Орхідеї — це надзвичайно "толерантні" рослини. Вони ніколи не конфліктують з іншими рослинами, які витісняють одна одну у боротьбі за зручне місце під сонцем, адже світло — це основний фактор для виживання рослин у тропічному лісі. Тобто орхідеї займають такі ніші, які непридатні для існування інших рослин.

Крім того, принципова різниця між орхідеями та іншими рослинами полягає в будові репродуктивного апарату та незвичайній біології насінневого розмноження. Існує також багато інших ознак, які роблять рослини напрочуд пристосованими до складних екологічних умов.



Є цікаве припущення, що родина орхідних знаходиться у розквіті своєї еволюції і перебуває в процесі інтенсивного видоутворення. Легко схрещуються між собою не лише різні види одного роду, але й різних родів, що майже не властиве іншим рослинам. Часто міжродові гібриди досить стійкі. На сьогодні існують сотні тисяч гібридів орхідей.

То якими вони є у повсякденному житті?

За характером росту орхідей поділяються на дві групи: *моноподіальні* та *симподіальні*. Рослини з моноподіальною формою росту протягом життя мають одиниць головний пагін, що необмежено росте своєю верхівкою. Молода частина, яка наростає на пагоні, дає молоді листки, які розміщуються дворядно, в нижній частині вони відмирають. Суцвіття у цьому разі завжди бічні — розвиваються в пазухах листків.

Більшості орхідей властива симподіальна форма росту; при цьому основна вісь наростає в горизонтальному напрямку і являє собою систему річних пагонів, кожен з яких протягом сезону досягає гранично максимальної висоти, а потім ріст припиняється, після чого формується верхівкове суцвіття. Якщо верхня брунька відмирає, то біля основи пагона прокидається резервна, з якої на наступний рік виростає новий пагін.

Річні пагони у симподіальних орхідей здебільшого потовщені. В різних видів вони мають різну форму й утворюють структури, які називають бульбами, псевдобульбами або туберидіями. Інколи вони мають грушовидну, овальну, циліндричну або кулясту форму. В них накопичується вода й поживні речовини на випадок посухи.



Повітряні корені в епіфітних орхідей, на відміну від наземних, товстіші, м'ястисті. Вони вкриті товстим шаром гігроскопічної тканини, яка складається з мертвих, заповнених повітрям, клітин, — веламену. Під час дощів і вночі, коли відбуваються перепади температури, веламен, як губка, всмоктує в себе вологу і поживні речовини для використання їх рослиною під час періоду посухи. Веламен захищає корені й від перегріву. Повітряні корені надійно утримують епіфіт на корі дерева та підтримують його життєдіяльність під час посухи. Ці своєрідні за будовою корені є оптимальним пристосуванням орхідей до незвичайного способу життя, який вони ведуть.

На будові листків та інших органів орхідей відбилися зовнішні умови, за яких вони зростають у природі. Бувають листки найрізноманітнішої форми: ланцетні, ременеподібні, циліндричні, овальні, яйцеподібні, серцеподібні. Розміри листків також дуже варіюють. Серед них є як надзвичайно малі (до 2—3 мм), так і великі (до 1 м завдовжки).



У межах мусонного клімату листки зазвичай потовщені, сукулентні, вкриті товстим шаром кутикули, яка захищає від випаровування вологи в період посухи. Більшість епіфітних орхідей мають багаторічні листки, які живуть від 3 до 8 років, а в деяких орхідей листки можуть зберігатись і до п'ятнадцяти років. Водночас у листопадних видів листки залишаються живими тільки декілька місяців.

Листки в орхідних здебільшого однотонні — зелені, хоча є види зі строкатими листками, так звані "дорогоцінні орхідей", які ростуть під пологом лісу, особливо в "туманному" лісі. Їхні листки тоненькі, ніжні, з різним жилкуванням. Воно створює красиву сіточку із жилок різноманітної форми і кольору — від рожевого до золотисто-жовтого. Коли промінь потрапляє на такий листок, то він виблискує немаче краплина золота.

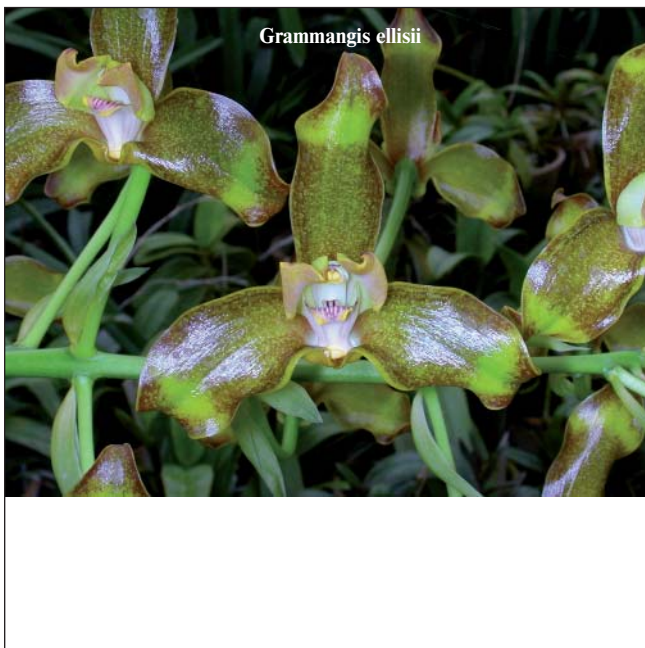
Навряд чи хоч одна родина рослинного світу має таку різноманітність форм, розмірів, забарвлення, малюнків та форми квіток, як у орхідних.

Розміри квіток — від 0,5 мм до 30 см. Деякі види мають поодинокі квітки, але здебільшого квітки зібрані в колосоподібні або китицеподібні суцвіття, що мають різну довжину — від 5 см до 3 м, як у онцидіума (*Oncidium*). А коли рослина має декілька таких суцвіть, то на ній може бути понад 5 тисяч квіток.

Тричленна оцвітнина орхідних складається з двох кіл. Три листочки зовнішнього кола — чашолистки, які часто за забарвленням не відрізняються від пелюсток, інколи середня частина дещо ширша, ніж бічні й може мати малюнок. Внутрішнє коло утворене трьома пелюстками, причому

середня пелюстка відрізняється від бічних — має своєрідну будову, забарвлення, малюнок і називається губою (*labellum*). Губа буває цілісною (*Paphiopedilum*), лопатевою (*Cymbidium*), торочкуватою (*Dendrobium*) або розсіченою на тоненькі ниточки (*Epidendrum*). Крім того, губа може мати різні вирости, волоски, потовщення, плями, малюнки найрізноманітнішого забарвлення та форми. Основа губи називається гіпохілій, середня частина — мезохілій, верхня — епіхілій. Співвідношення цих частин може бути різним. Залежно від цього губа має трубчасту, чашоподібну, шоломоподібну, язикоподібну форму. Часто губа має нектарник (*unopka*) від 3 — 4 см (*Calanthe vestita*) і до 35 см (*Angraecum sesquipedale*) завдовжки.

Залежно від кількості тичинок у квітці розрізняють дві групи орхідей: *двотичинкові* та *однотичинкові*. До цієї першої групи належить невелика група орхідей, зокрема, представники роду пафіопедиліум (*Paphiopedilum*), циприпедіум (*Cypripedium*), селеніпедіум (*Selenipedium*). Однотичинкові орхідеї мають одну фертильну тичинку. Ця група набагато численніша: включає такі роди родини орхідних як *Calanthe*, *Cattleya*, *Laelia*, *Vanda* тощо.



Grammangis ellisii

У більшості видів орхідей функціонує лише одна фертильна тичинка зовнішнього кола. Вона об'єднана з маточкою в структуру, що називається колонкою чи гіностемієм. У примітивних видів орхідей (*Apostasia*) квітка має 3 або 2 (+ стамінодій) фертильні пиляки. Така будова репродуктивних органів є найголовнішою ознакою родини орхідних.

У більшості представників родини орхідних пилок зібраний у тетради, які з'єднуються клейкою речовиною — вісцином — у полінії. Полінії деяких видів мають клейкий придаток, так звану ніжку, основа якої називається прилипальцем, яке забезпечує прикріплення полінарія до тіла запилювача.

Вченими, які досліджували біологію запилення в орхідних, було запропоновано концепцію "запилювального синдрому", який визначається як сукупність морфологічних особливостей будови квітки, що виникли в процесі адаптації до запилення певним класом запилювача.

Найпоширенішим запилювальним синдромом серед родини орхідних є мелітофілія — запилення перетинчастокрилими (*Hymenoptera*): бджолами, джмелями, осами та му-

рахами. До мелітофільних орхідей, які мають строго зигоморфні, яскраві — рожеві, бузкові, жовті, білі або блакитні квітки, належать представники родів *Sophronitis*, *Coelogyne*, *Pholidota*, *Dendrobium*, *Ansella*, *Cymbidium*, *Zygopetalum*, *Stanhopea* та багато інших. Другу за численністю групу запилювачів орхідних утворюють двокрилі (*Diptera*) — міофілія. Як окремі типи міофілії виділяють — власне (просту) міофілію і сапроміофілію або сапроміофілію і міцетоміофілію. Флоральними адаптивними рисами міофілії є наявність світлих (жовтувато-білих), запашних (інколи запах доволі неприємний), більшою чи меншою мірою актиноморфних квіток з легким доступом до нектарників і невеликою кількістю нектару. Репродуктивні структури добре експоновані.

Квітки сапроміофільних видів орхідей мають, як правило, коричнево-червоне забарвлення та добре виражені осмофори, що приваблюють запилювачів, імітуючи (за допомогою запаху та забарвлення) органічну речовину, що розпадається. Міофільні види орхідних трапляються переважно високо в горах, де перетинчастокрилі відсутні.



Dendrobium phalaenopsis



Dendrobium phalaenopsis



Phalaenopsis pulcherrima



При запиленні лускокрилими (*Lepidoptera*) виділяють два запилювальних синдроми — сфінгофілію і психофілію.

При сфінгофілії запилення здійснюють нічні метелики — бражники (*Sphingidae*), які не потребують "посадкового майданчика", тому лабеллум у сфінгофільних видів часто займає верхнє положення у квітці. Квітки зазвичай білі або забарвлені у світлі кольори, секретують рідкий нектар та мають запах, який посилюється надвечір.

З часів *Ч. Дарвіна* класичним прикладом "сфінгофільного синдрому" є запилення представників роду ангрекум (*Angraecum*), що мають білі квітки з довгою (до 30 см завдовжки) шпоркою і продукують сильний запах надвечір та вночі. Бражника *Xanthopan morgani praedicta* — запилювача *Angraecum sesquipedale*, існування якого *Ч. Дарвін* передбачив у 1862 р., було відкрито лише через 41 рік потому — у 1903 р. на Мадагаскарі. А сам факт ефективного запилення вперше було зафіксовано лише 1997 р. — через 135 років після припущення *Ч. Дарвіна*, що стало можливим лише завдяки появі нових технічних засобів.

Психофільні види запилюють денні метелики. Квітки таких видів орхідей мають велику губу — "посадковий майданчик", як, наприклад, у *Psychopsis krameriana*.

Кантарофілія — запилення жуками (*Coleoptera*) — одна з найдавніших форм ентомофілії. Квітки кантарофільних видів білі або неясково забарвлені, як правило, мають характерну чашоподібну або плоску форму. В літературі трапляються лише поодинокі посилення на запилення жорсткокрилими. У більшості ж випадків ці комахи входять до "конгломерату" запилювачів. Наприклад, *Listera ovata* відвідують комахи 283 видів, переважно представники родин перетинчатокрылих та жорсткокрылих. Ще одна європейська орхідея — *Coeloglossum viride* — запилюється як осами,

так і жуками. Запилення жуками було виявлено й у *Dactylorhiza fuschii* в лісах північно-східної частини Польщі, однак в інших частинах Європи цей вид орхідей запилюють джмелі та бджоли. Спеціалізоване запилення невеликими жуками з родини *Elateridae* було виявлено в *Eulophia foliosa* (*Lindl.*) *Bolus*.

Особливістю кантарофільних видів орхідних є те, що часто вони мають головчасті (*Ceratandra grandiflora*) або вкорочені (*Pteroglossaspis ruwenzoriensis*) густоквіткові суцвіття).

Орнітофільний синдром — запилення птахами — відомий для 3% орхідей. Квітки орнітофільних видів орхідей, що найчастіше запилюються колібрі або нектарницями, виявляють конвергентні адаптації, які можна спостерігати й серед інших родин, — багатоквіткові суцвіття, яскраві трубчасті квітки з короткими шпорками (<2,5 см завдовжки), велика кількість рідкого нектару та відсутність запаху.

На відміну від інших покритонасінних, борошнистий пилок яких птахи переносять в основному на пір'ї, найпридатнішими місцями для прикріплення полінаріїв орхідних є гладенькі поверхні дзьоба або навіть ніг. Щільну фіксацію полінаріїв забезпечують типові для орнітофільних орхідей великі клейкі вісцидії. Орнітофілія особливо часто трапляється на значних висотах в Андах, де рідко бувають комахи, а колібрі досягли максимального розквіту.

Орнітофільні види, як правило, мають кілька запилювачів. Квітки *Stenorrhynchos lanceolatus* запилюють 3 види колібрі, два або більше видів нектарниць.

Найпоширенішим видом винагородою в орхідних, за допомогою якої ці рослини приваблюють своїх запилювачів, є нектар, рідше — пилок. Натомість багато видів орхідей не пропонують своїм запилювачам жодної винагородою.

Родина орхідних відзначається надзвичайно великою, порівняно з іншими родинами, часткою невінагороджувальних видів, що становить приблизно третину відомих видів *Orchidaceae*.

Механізми обману в орхідних включають генералізований харчовий обман, флоральну мімікрію, ґрунтовану на харчовому обмані, імітацію місця для розмноження чи укриття, псевдоантагонізм і статевий обман. Генералізований харчовий обман є найпоширенішим механізмом запилення, на наступному місці — статевий обман. Флоральний обман в орхідних інтенсивно досліджується з часів *Ч. Дарвіна*, однак еволюція невінагороджувальних квіток залишається однією з найбільших загадок еволюційної біології.

Одним із найпростіших видів обману є харчовий. У цьому разі квітки орхідей мають різноманітні вирости на лабеллумі, що імітують пилок. "Псевдопилок" — це борошнеста речовина, яка утворюється внаслідок фрагментації багатоклітинних трихомів, що вкривають губу, на окремі клітини або групи ("ланцюжки") клітин. Види, які продукують "псевдопилок", виявлено серед родів *Maxillaria*, *Eria*, *Polystachia*, *Dendrobium*.

Ще однією запилювальною стратегією орхідних є флоральна мімікрія — імітація квітками невінагороджувальних видів орхідей квіток інших видів покритонасінних, які цвітуть одночасно з орхідеями і продукують велику кількість нектару або пилку. Наприклад, облігатним запилювачем орхідей *Dendrobium infundibulum* і *Cymbidium insigne* є джміль *Bombus eximius*. Ця комаха запилює також і симпатричний вид *Rhododendron lyi*, квітки якого продукують велику кількість нектару й пилку. Ще одним прикладом флоральної мімікрії у орхідних є запилення тропічної епіфітної орхідей *Cochleanthes lipscombiae*, що імітує квітки симпатричного виду *Cassia fruticosa* (*Fabaceae*), який цвіте одночасно з орхідеєю. Обидва види запилюють бджоли-евглоссини.

Серед величезного різноманіття запилювальних синдромів у орхідних одним із найбільш вражаючих є запилення, ґрунтоване на статевому обмані, що відомо лише серед представників *Orchidaceae*. Вважають, що ця стратегія еволюціонувала в межах родини кілька разів. Відомо щонайменше 400 видів орхідей із кількох родів, у яких запилення відбувається внаслідок "статевого обману", включаючи

Ophrys у Європі, *Disa* в південній Африці, 8 родів у флорі орхідей Австралії і кілька південноамериканських родів — *Mormolyca ringens*, *Trigonidium obtusum*; *Lepanthes* spp.

Серед видів *Ophrys* значну роль у приваблюванні самців ос та бджіл, відіграють візуальні (імітація зовнішнього вигляду самки комах-запилювача) і тактильні (наявність різноманітних виростів та щетинок на лабеллумі) стимули, а також виділення феромоноподібних речовин, які імітують запах рецептивної самки, що спонукає самців до копуляції.

Запилювальні стратегії орхідних відрізняються надзвичайним різноманіттям, що є відображенням адаптивної радіації під селективним тиском різних груп запилювачів. За умов оранжерейної культури, де відсутній симбіотичний зв'язок рослина-запилювач, штучне запилення здійснює експериментатор. Дані щодо особливостей систем запилення, поведінки запилювача — вектора перенесення полінів (полінаріїв), систем схрещування на репродуктивний успіх мають важливе значення для інтерпретації результатів дослідження систем репродукції орхідних в умовах культури та при опрацюванні методів розмноження цих рослин за умов штучного клімату *ex situ*.

Зав'язь орхідних, яка складається з 3 плодолистків, нижня, переважно 1-камерна, з парієтальною плацентацією. Однак у відносно примітивних родів — *Apostasia*, *Neuwiedia* (*Apostasioideae*), *Phragmipedium* — зберігається 3-камерна зав'язь з аксіальною плацентацією. Характерним для орхідних є наявність у зав'язі величезної кількості насінних зачатків. Насінні зачатки анатропні, тенуїнуцелятні, як правило, бітегмальні, дуже рідко (*Epipogium*, *Gastrodia*, *Paphiopedilum*) унітегмальні. Зав'язь у більшості орхідних на час функціонування квітки скручується на 180°. Адаптивне значення цього явища, яке називається ресупінацією квітки, остаточно не з'ясовано, хоча внаслідок скручування зав'язі губа займає нижнє положення, найбільш зручне для потенційних запилювачів. Іноді в ресупінації квітки частково бере участь і квітконіжка, яка у більшості випадків зливається із зав'яззю. Відомі випадки, коли при дозріванні насіння квітконіжка подовжується (*Corybas*, *Nervilia*), що очевидно, сприяє розсіюванню насіння у низькорослих видів.

Орхідея *Phalaenopsis* hybrid белый

Плід орхідей — коробочки різної величини: від мініатюрних, ледь помітних до розміру курячого яйця. У одних видів плоди прямостоячі, в інших — звисаючі. Форма плодів подовжена, яйцеподібна або грушоподібна. Як правило, на коробочці три-шість борізодок, які при дозріванні плода розтріскуються, після чого через них висипається насіння. У деяких видів, зокрема *Vanilla*, плід не розтріскується, а тому насіння вивільняється з коробочки лише після того, як її стінки згниють. В середині коробочки у деяких видів є довгі гігроскопічні волоски, які сприяють вивільненню та розсіюванню насіння. Кількість насінин у плодах різних видів становить від декількох тисяч до мільйона і більше.

Насінини орхідей дрібні як пил, їх можна розгледіти лише під мікроскопом, а їхня вага становить близько 0,001 мг. Попри те, що насінини такі малі, їхні розміри, форма та забарвлення у різних видів значно варіюють. Зародки в насінинах недорозвинені — недиференційовані тіла.

Для представників *Orchidaceae* характерна поліембріонія. Майже завжди вона пов'язана з апоміксисом, коли розвиток зародка відбувається з внутрішнього інтегумента. У неапоміктичних видів другий зародок утворюється внаслідок поділу зиготи.

Попри те, що в плодах орхідей міститься величезна кількість насіння, лише невелика частина потрапляє в сприятливі для проростання умови. Насіння декількох видів (*Bletilla*, *Sobralia*) має диференційовані зародки і може проростати й без участі грибів-мікоризоутворювачів.

На початку введення орхідей в культуру їх розмножували вегетативним способом — поділом куща, живцюванням тих видів, які мають видовжені стебла з великою кількістю сплячих бруньок, у рослин деяких видів можна відокремлювати молоді паростки, які утворюються на стеблах.

Розмножують їх після цвітіння — для цього використовують тільки сильні, добре розвинені рослини з молодими коренями та добре сформованими молодими бруньками. Як правило, такий метод можна використовувати один раз на 3 — 5 років, що дає змогу отримувати лише поодинокі рослини.

Тривалий час вчені не могли зрозуміти, чому в природних умовах трапляються сіянці орхідей, тоді як за умов оранжерейної культури проростити насіння не вдавалось. І лише в 1899 році вчений *Н. Бернар* вперше виявив, що у природі проростання насіння орхідей відбувається під впливом симбіотичних грибів, гіфи яких проникають у насінину. Пізніше вчений *Г. Бургефф* розробив методику пророщування насіння орхідей на штучному живильному середовищі у присутності симбіотичних грибів. Але цей метод насінневого розмноження не набув широкого застосування, оскільки виділяти і культивувати гриби було досить складно. З часом, у 1922 р., *Л. Кюдсон* запропонував метод асимбіотичного пророщування насіння в стерильних умовах на живильному середовищі з додаванням сахарози. В таких умовах на живильному середовищі насіння орхідей проростає без гриба. Цей метод дав можливість масово розмножувати орхідеї. Але серед сіянців було багато рослин, що за деякими ознаками різко відрізнялися від материнських особин.

У 1960 році *Д. Морель* запропонував метод клонального мікророзмноження орхідей *in vitro*. В основі цього методу лежить здатність меристематичних тканин утворювати каллус, протокормоподібні тіла, адвентивні бруньки, які здатні практично до безкінечного поділу на живильному середовищі. Таким чином, із меристеми однієї бруньки можна отримати необмежену кількість рослин, ідентичних материнській рослині. Цей метод дає можливість у сотні і тисячі раз збільшити коефіцієнт розмноження орхідей. Сьогодні це основний метод розмноження орхідей.

Серед розмаїття видів орхідей (24,5 — 30 тис.) є такі, що успішно вирощуються як у промисловому квітникуарстві, так і аматорами в помірній зоні. До них належать фаленопсис, дендробіум фаленопсисоподібний, пафіопедиліум, цимбідіум. Як природні види, так і гібриди цих орхідей широко культивуються у багатьох країнах. І це не дивно, адже вони мають надзвичайно красиві квітки, які тривалий час залишаються свіжими на рослині (до чотирьох



Brassolaelocattleya
Pastoral 'Doris'



Cattleya granulosa

місяців), та добре зберігаються у зрізаному вигляді (2–3 тижні), є транспортабельними.

Рід фаленопсис (*Phalaenopsis*) нараховує близько 50 епіфітних видів, поширених у Південно-Східній Азії. Назва роду походить від грецьких слів "*phalain*" — "метелик", "*opsis*" — подібний, тобто, схожий на метелика. В культурі вирощуються, в основному, міжвидові гібриди, що мають найрізноманітніше забарвлення та рисунок пелюсток квітки. Вони мають вкорочене стебло, вкрите дворядно розташованими піхвами листків. Листки шкірясті, м'ясисті, овально-еліптичної форми, 30–40 см завдовжки, 8–12 см завширшки. В суцвітті буває 10–25 квіток. У деяких сортів довжина суцвіття сягає до 80 см. Квітки до 16 см у діаметрі. Фаленопсис — теплолюбна рослина. Оптимальна температура — 25 °С вдень і до 18 °С вночі. Фаленопсис не має запасючих органів для накопичення вологи і поживних речовин, тому полив має бути помірним, але регулярним (2–3 рази на тиждень) без пересушування субстрату. Один раз на тиждень підживлюють мінеральними добривами, які легко можна придбати у квітничарських фірмах з детальними рекомендаціями для підживлення саме орхідей. Оптимальний для підживлення час — із лютого по травень і з вересня по листопад. Субстрат має бути пористим. Для цього використовують кору сосни (фракції 1 — 1,5 см), волокнистий або сфагновий мох (4:1). Фаленопсис — світлолюбна рослина. Оптимальний рівень освітлення — 4000 лк, тривалість світлового дня — 12 годин. Разом з тим світло має бути розсіяне, прямі сонячні промені можуть призвести до утворення на листках опіків. Вологість повітря має становити 75–80 %. У кімнатних умовах для підтримки відповідної вологості поряд з рослиною в пласкій посудині ставлять воду.

Королевою і символом орхідей вважають каттлею (*Cattleya*). Її великі (до 20 см в діаметрі) квітки вражають пишністю, ніжністю та витонченістю, а гібриди, які широко культивуються, — ще й надзвичайним різноманіттям кольорів частин оцвіттини. Рід нараховує близько 65 видів, поширених у Центральній і Південній Америці. Центрами видової різноманітності є ліси Бразилії. Названо рід *Дж. Лінделем* на честь садовода *Вільяма Каттлея*, власника першої колекції орхідних в Англії.

Види роду каттлея — епіфіти з повзучими міцними кореневищами, на яких на значній відстані одне від одного розміщені потовщені стебла-туберидії. Листки шкірясті, потовщені. Суцвіття — верхівкова одно- або малоквіткова китиця. Квітки яскраві, великі — до 20 см в діаметрі. Губа трубчаста або лійкоподібної форми з хвилястим краєм, що нагадує торочку, забарвлена вона інтенсивніше, ніж чашолистки та інші пелюстки. Деякі гібриди цвітуть протягом усього року, але масове цвітіння каттлеї припадає на кінець вересня-жовтень. Тривалість цвітіння від 7 до 20 днів.

Каттлеї — тепло- і світлолюбні рослини і вимагають високої вологості повітря (до 90 %). Полив помірний, необхідне надходження свіжого повітря. Мінімальна температура в осінньо-зимовий період 17–18 °С, оптимальна 24–25 °С. У спекотні літні дні потребує притінки від прямих сонячних променів. Оптимальний субстрат складається з кори шпилькових порід (фракція 2 — 2,5 см), напівперегнаних листків, пінопласту, деревного вугілля (2:1:1:0,5). Діленням рослини розмножують у безрезні-квітні після періоду відносного спокою, коли розпочинається ріст молодих коренів. Під час інтенсивного росту (травень–серпень) рослини підживлюють.

Пафіопедилум (*Paphiopedilum*) — венерин черевичок. Рід включає понад 60 видів, поширених у Південно-Схід-



ній Азії. Більшість із них ведуть наземний або літофітний спосіб життя, рідше представники цього роду трапляються як епіфіти. Літофіти оселяються на виходах доломітових порід в місцях накопичення гумусу, особливо поряд з водоспадами на висоті 2000 м н.р.м. Найпоширеніший в культурі вид — *Paphiopedilum insigne*. Листки у рослин цього виду зібрані в розетку, лінійно-ременеподібні, до 20 — 25 см завдовжки, 3 — 4 см завширшки. Квітконос прямий, до 40 см заввишки, зелений з червоно-коричневим опушенням. Квітки діаметром до 12 см. Верхній чашолисток прямий, яскраво забарвлений, а бічні — ланцетоподібні, як і пелюстки, жовто-зелені з блідо-коричневими жилками, краї хвилясті. Губа жовтувато-коричнева, мішкоподібна, нагадує черевичок, понад 5 см завдовжки, 3 см завширшки. Цвіте восени, а інколи й навесні. Утримується при 16 — 18°C; в осінньо-весняний період (вночі 12 — 14°C). У спекотні літні дні потрібно знижувати температуру притіненням.

Субстрат — глиниста земля, листяна підстилка, кора шпилькових порід, пісок (2:1:1:1). В період інтенсивного росту і цвітіння (грудень-березень) поливають рясно, при відносному спокої (літні місяці) — помірно, але вологу підтримують до 75 %. Підживлюють раз на тиждень, у період спокою — двічі на місяць. Тривалість цвітіння квітки 2,5 — 3 тижні, в зрізі 10 — 12 днів.

Рід цимбідіум (*Cymbidium*) нараховує близько 60 видів, поширених від Гімалайських гір до Австралії. Назва походить від грецького слова "*kymbes*" — "човен", що пов'язано з човноподібною формою губи. Це наземні рослини, рідше літофіти та епіфіти. В основному зростають на висоті 2000 м н.р.м., де температура 12 — 14°C, а вночі може опускатися до 8°C. У зв'язку з цим цимбідіум не потребує високої температури при культивуванні в помірних зонах. В культурі вирощуються в основному гібридні форми.

Стебло у них потовщене, грушоподібної форми, густо покрите піхвами листків. Листки лінійні, загострені, шкірясті. Суцвіття вертикальне, до 80 см заввишки, несе 9 — 15 рідко розмішених квіток, діаметром до 10 см. Чашолистки і пелюстки однаково забарвлені — від чисто білого, жовтого — до червоного. Губа трилопатева з різнокольоровими плямами, рисками, краї хвилясті. Бічні сегменти губи розміщені вертикально по боках колонки. Цвіте в зимовий період (грудень-березень). Цвітіння рослини, що складається з 3 — 4 зрілих туберидіїв і одного молодого триває 1 — 2 місяці. У зрізі суцвіття залишаються свіжими протягом двох тижнів і більше.

Цимбідіум має періоди росту і спокою. В період спокою (січень — березень) температура повітря має становити 10 — 4°C, вологість субстрату — 30 — 5%, поливають раз на тиждень. Після закінчення періоду спокою температуру підвищують до 20°C, рясно поливають. У цей час активно наростає коренева система та молоді пагони, а тому рослини підживлюють щотижня. З червня по серпень формуються генеративні органи. Для індукції генеративних бруньок температуру знижують до 14 — 16°C. Полив помірний. Пересаджують рослини в квітні. При поділі рослини відокремлена частина повинна мати декілька туберидіїв з резервними бруньками при основі (щонайменше, одною з них). Субстрат складається з кори шпилькових порід, листяної землі та піску (2:1:0,5).

Цимбідіум — переважно промислова культура. В кімнатних умовах добре сформовані рослини займають багато місця, тому краще їх вирощувати в оранжереях чи в саду (влітку).

Вид дендробіум фаленопсисоподібний (*Dendrobium phalaenopsis*) поширений у Східній та Північній Австралії, де багато опадів і середня річна температура повітря становить 25 — 28°C, а в нічні години знижується до 20°C. Епіфіт,

який поселяється на деревах густих галерейних тропічних лісів, які тягнуться впродовж річок.

Туберидії веретеноподібні, в середній частині потовщені, до 90 см заввишки, діаметром 2,5 — 3 см. Листки широко ланцетні, шкірясті, почергово розміщені на верхній частині пагона; нижня частина туберидії вкрита піхвами листків. Суцвіття до 70 см заввишки з 7 — 12 квітками, міститься в пазухах листків. Забарвлення квіток — від чисто білого до темно-вишневого, інколи на пелюстках є плями темнішого кольору. Теплолюбна рослина, вдень оптимальна температура становить 25 — 28°C, в нічні години 20 — 22°C. Висаджують рослини в пухкий субстрат, який складається з кори шпилькових порід (фракція 2 — 2,5 см) та листяної землі (4:1). Важливо підтримувати високу вологість повітря (75 — 80%). В кімнатних умовах вологу підтримують, наливаючи воду в пласку посудину, яку розташовують поряд з рослиною.

Цвіте дендробіум фаленопсисоподібний з вересня по січень. У цей період рослини підживлюють двічі на тиждень, а після цвітіння, коли наростають нові пагони, достатньо підживлювати один раз на тиждень. Використовують добрива, які завжди є в асортименті квітникарських фірм. Вони спеціально збалансовані для орхідей з рекомендаціями щодо застосування. У зрізі суцвіття залишаються свіжими до місяця.

Наші орхідеї — "вихованці" стали посланцями у Всесвіт не випадково. Чому вони стали об'єктом вивчення особливостей росту і розвитку рослин в умовах відсутності гравітації на космічній станції?

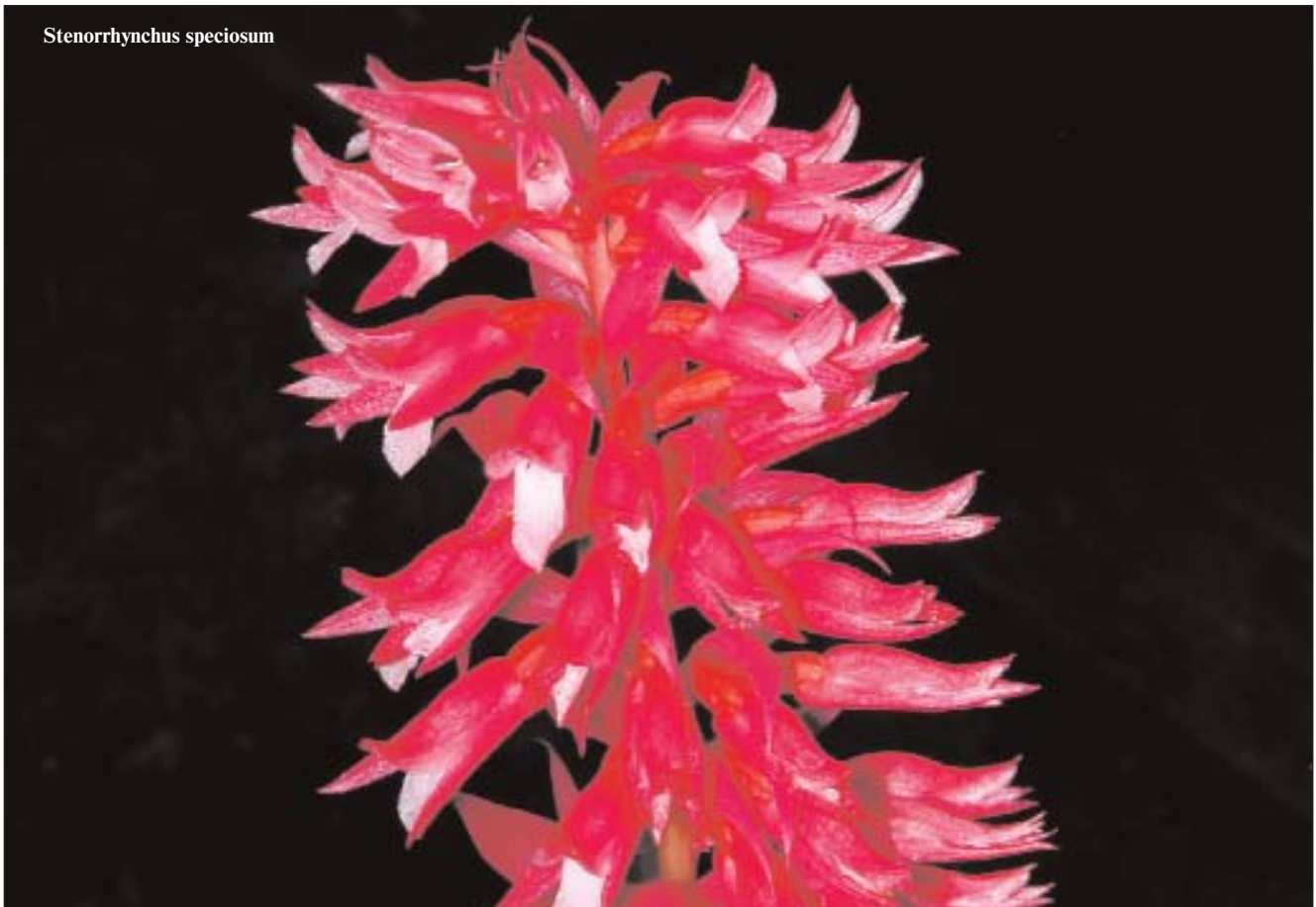
Однією з основних біологічних особливостей тропічних орхідей (епіфітів — ростуть на деревах) є ослаблена геотропічна реакція, що має важливе значення при відсутності гравітації в умовах космічного польоту. Адже корені епіфітних орхідей закріплюються на корі дерева в будь-якому на-

прямку під впливом гідро- і геліотропізму, тобто там, де є волога та живлення, незважаючи на орієнтацію у просторі, на відміну від інших рослин, для яких важливий геотропізм. Важливим моментом для замкнутого простору є те, що пилок орхідних, зібраний у полінії, не розсипається. Крім того, вони в природі перебувають у "спартанських умовах", поселяються на тонькому шарі субстрату, їхні стебла і листки, як правило, потовщені, в них накопичується волога та поживні речовини, а тому тривалий час орхідеї можуть рости без зволоження (до 2-х тижнів).

Оптимальна температура для життєдіяльності орхідей приблизно відповідає температурі, що є комфортною для людини. А якщо говорити про естетичний бік, то орхідеї — чемпіони з тривалості цвітіння (до 3 — 4 місяців). Адже без рослин неможливо уявити життя людини в тривалих космічних польотах. Зелені "переселенці" мають давати кисень, оживляти повітря та приносити естетичну насолоду. А дослідження особливостей їхнього росту і розвитку за умов невагомості дають змогу вивчити багато питань при створенні оранжерей для вирощування інших рослин, які мають забезпечувати космонавтів продуктами харчування, особливо натуральними вітамінами.

На орбітальну станцію орхідеї відправлялися в кабіні космічного комплексу "Союз-36" — "Салют-6" в мікрооранжерей "Малахіт-2". Фенологічні спостереження проводили космонавти *В.В. Рюмін* та *Л.І. Попов*. Спостереження показали, що орхідеї витримали перенавантаження на орбіті без помітних змін. Суцвіття дорітиса (*Doritis*) і епідендрума (*Epidendrum*) повністю зберегли декоративність, але тривалість цвітіння значно зменшилася, порівняно з контролем на Землі. Бутони в суцвіттях зав'язали, але рослини через два тижні почали утворювати нові пагони, які давали приріст упродовж усього періоду перебування на орбіті (60 і 171 добу). Контролем були рослини в мікрооранжерей "Малахіт-2".

Stenorrhynchus speciosum





Дослідження рослин після повернення на Землю показали, що найбільш витривалим в умовах невагомості виявився епідендрум, який дав два бічні пагони, але інтенсивність їхнього росту була значно меншою, ніж у контролі на Землі. Анатомічні та біохімічні дослідження "орхідей-космонавтів" показали, що процеси диференціації тканин, пагонів і коріння відбувалися без особливих порушень. Але було відзначено деяке зменшення розмірів клітин та значна редукція перенхімної тканини. Останнє свідчить, що це і є причиною зменшення діаметра пагонів і повітряних коренів. Товщина листової пластинки кожного наступного листка в умовах космічного польоту зменшувалася за рахунок ослабленого розвитку листової паренхіми. Зменшились також розміри клітин епідермісу, що сприяло збіль-

шенню кількості продихів на одиницю поверхні листка, але розміри продихів залишились постійними.

Таким чином, умови тривалого космічного польоту виявили інгібуючу дію на розтягування клітин. Адже біохімічний аналіз показав, що в невагомості майже відсутній синтез гібереліну, що гальмує розтягування клітин, а синтез ауксинів проходив майже на рівні контролю. Вірогідно, що дефіцит гіберелінів у рослинах на орбіті є основною причиною редукції їх цвітіння.

Дослідження якісного і кількісного складу білків у епідендрума і дорітиса після повернення на Землю показали, що ці рослини стійкі до умов тривалого космічного польоту. У епідендрума спостерігалось деяке підвищення швидко-рухливих, легкорозчинних і структурних білків.

Література

1. Батыгина Т.Б. Размножение растений. — СПб: изд-во С.-Петербургского университета, 2002. — 232 с.
2. Буюн Л. И. Биология развития *Calanthe vestita* Lindl. (Orchidaceae) в условиях культуры: Автореф. дис. канд. биол. наук / Центральный ботанический сад АН Украины. — Киев, 1986. — 16 с.
3. Буюн Л.И. Тропичні орхідні (Orchidaceae Juss.): репродуктивна біологія та структурно-функціональні адаптації за умов збереження ex situ: Автореф. дис. доктора біол. наук / Національний ботанічний сад ім.М.М.Гришка НАН України. — К., 2011. — 46 с.
4. Вахрушкін В.С. Представники роду *Phaiopedilum* Pfitz. (Orchidaceae Juss.): морфологія, екологія, інтродукція: Автореф. дис. кандидата біол. наук / Національний ботанічний сад ім. М.М.Гришка НАН України. — К., 2010. — 21 с.
5. Гродзинский Д.М. Надежность растительных систем. — К.: Наук. думка, 1983. - 366 с.
6. Защенко Н.В. Физиологическое обоснование минерального удобрения тропических видов орхидных: Автореф. дис. канд. биол. наук / Центральный ботанический сад АН Украины. — К., 1987. — 20 с.
7. Іванніков Р.В. Біологія розвитку видів роду *Laelia* Lindl. (Orchidaceae Juss.) в умовах оранжерейної культури та культури in vitro: Автореф. дис. канд. біол. наук / Національний ботанічний сад ім.М.М.Гришка НАН України. — К., 2001. — 23 с.
8. Іванніков Р.В., Лаврентьєва А.Н. Использование биотехнологических приемов для поддержки и пополнения генофонда коллек-
9. Ковальская Л.А. *Dendrobium phalaenopsis* Fitzg. (Orchidaceae Juss.). Биологические особенности и культура: Автореф. дис. канд. биол. наук / Центральный ботанический сад АН Украины. — К., 1992. — 20 с.
10. Лаврентьєва А.Н. Оптимизация клонального микроразмножения *Cymbidium hybridum* в культуре тканей: Автореф. дис. канд. биол. наук. / Центральный ботанический сад АН Украины. — К., 1985. — 22 с.
11. Черевченко Т.М. Орхидеи в культуре. — К.: Наук. думка, 1986. — 198 с.
12. Черевченко Т.М. Тропические орхидные. Морфологическое изучение и внедрение в культуру закрытого грунта: Автореф. дис. доктора биол. наук / Центральный ботанический сад АН Украины. — К., 1984. — 44 с.
13. Черевченко Р.В., Буюн Л.И., Іванніков Р.В. Сучасні біотехнології в інтродукції видів тропікогенних флор як метод збереження їх генофонду ex situ та збагачення рослинних ресурсів України / Збереження та збагачення рослинних ресурсів шляхом інтродукції, селекції та біотехнології: монографія: Зб. наук. праць. — К.: Фітосоціоцентр, 2012. — 432 с.
14. Aveyanov L.V., Aveyanova A.L. Update checklist of the orchids of Vietnam. — Hanoi: Vietnam National University Publishing House, 2003. — 102 p.

А що стосується фотосинтезу, то обидва види характеризувалися стабільним значенням активності ферменту. Таким чином, була показана перспективність використання епіфітних орхідей як об'єкта для вивчення росту і розвитку в умовах тривалого космічного польоту.

Наземні види орхідей (черевички і анектохілюс) не витримали тривалого перебування на станції і загинули.

Цікаво, що зрізані суцвіття дендробіума фаленопсисоподібного, відправлені в пробірках і целофані, які на Землі в зрізаному стані залишаються декоративними протягом місяця, витримали перенавантаження при виході на орбіту і залишалися свіжими до закінчення експедиції космонавтів. Французький космонавт *Жан-Лу Кретьєн*, який брав участь у складі міжнародного екіпажу, з усміхненим обличчям приймав цей букет, що зафіксовано на знімку в космосі. Суцвіття орхідей вперше в світі прикрашали орбітальну станцію протягом всієї експедиції — 10 днів, тобто орхідеї є перспективними об'єктами дизайну для оформлення інтер'єру космічних кораблів і орбітальних станцій, з успіхом можуть використовуватися для фітодизайну космічних літальних апаратів.

Прикладом того, що живі рослини відіграють велику роль у психологічному настрої космонавтів, свідчить вислів *Л. Попова* в розмові з кореспондентом газети "Известия" в 1980 році: "У нас була, наприклад, установка "Малахіт" з орхідеями, і коли ми її відправили на Землю, то відчували якусь втрату, на станції стало менш затишно".

Так от, через вишуканість і оригінальність квіток орхідей уже найближчим часом багато видів можуть зникнути з рослинного покриву Землі. Під впливом антропогенного чинника руйнуються природні екосистеми, рослинні угруповання, в яких зростають орхідеї. Крім того, хижацьке комерційне знищення цих унікальних рослин викликає стурбованість. Дещо зменшує тиск на ці рослини прийнята 1992 року на конференції ООН в Ріо-де-Жанейро "Конвенція про збереження рослинного і тваринного світу", присвячена питанням охорони навколишнього середовища. Адже проблема збереження різноманіття орхідних є складовою частиною загальної проблеми збереження біорізноманіття світу на основі екологічного обґрунтування соціально-економічного розвитку.

На підставі цієї Конвенції розроблено Міжнародну угоду про торгівлю зникаючими видами дикої флори і фауни (CITES), за якою всі види орхідних збирати і вивозити з природних місць, де вони зростають, категорично заборонено. До цієї угоди приєдналася й Україна, на території якої зростає 68 видів наземних орхідей.

Зібрана колекція тропічних і субтропічних орхідей розміщена в сучасному оранжерейному комплексі НБС і нараховує близько 500 таксонів, має вагоме значення для збереження рідкісних і зникаючих видів орхідей *ex situ*, є неоціненним матеріалом для глибокого вивчення їх біології і розробки технології культивування в культурі *in vitro*, з метою зменшення тиску на природні популяції, а також — на випадок потреби — репатріації в природні умови.

Родина орхідних має свої, лише їй притаманні біологічні особливості, що вирізняють її серед інших родин рослинного світу: будова пагонової системи, будова квітки, спосіб життя. Це зумовило використання при описі орхідей специфічної термінології. ■

Термінологічний словник:

Епіфіти — рослини, що оселяються на інших рослинах, але використовують їх лише як місце прикріплення, тобто не є паразитами у прямому сенсі, як, наприклад, омела.

Літофіти — рослини, що ростуть на камінні (оголеному чи вкритому мохом), у розщелинах скель.

Веламен — гігроскопічна губчаста багаточарова мертва тканина, що вкриває повітряні корені епіфітних рослин.

Туберидій — надземна бульба стеблового походження у представників родини Orchidaceae (має веретеноподібну, грушоподібну, кулясту форму).

Губа (лабелум) — середній листочок внутрішнього кола оцвіттини, який значно відрізняється за формою та забарвленням.

Колонка (гіностемія) — структура, утворена від злиття стовпчика маточки і тичинкових ниток.

Полінії — пилкові зерна, склеєні в одну воскоподібну масу.

Каудікула — "ніжка" полінія (утворена вісцином чи пилком).

Шпорка — виріст при основі губи, в якому накопичується нектар.

15. **Cherevchenko T.M., Kosakovskaya I.V.** Perspectives of Tropical Orchids in space Research // *Orchid Biology. Reviews and Perspectives* /ed. J. Arditti. — Portland, Oregon: Timber Press, 1990. — Vol. V. — P. 251—263.

16. **Cribb Ph.** The genus *Paphiopedilum*. — Borneo, Kota Kinabalu: R.B.G. Kew & Natural History. Publ., 1998. — 427 p.

17. **Cribb Ph., Roberts D., Hermans J.** Distribution, ecology, and threat to selected Madagascan Orchids // *Selbyana*. — 2005. — Vol. 26, N 1, 2. — P. 125—135.

18. **Dressler R.L.** How many orchid species? // *Selbyana*. — 2005. — Vol. 26, N 1, 2. — P. 155—158.

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

20. *Genera Orchidacearum*: in 5 v. / eds. A. M. Pridgeon, Ph. J. Cribb, M. W. Chase et al. — New York: Oxford University Press, 1999. — V. 4: Epidendroideae (Part 2). — 2009. — 588 p.

21. Global Strategy for Plant Conservation. 2002. Approved in Decision VI/9 of the Conference of the Parties (COP) to the Convention on the Biological Diversity, on 19 April. The Hague.

22. **Kull T., Hutchings M.J.** A comparative analysis of decline in the distribution ranges of orchid species in Estonia and the United Kingdom // *Biological Conservation*. — 2006. — Vol. 129. — P. 31—39.

23. **Melendez-Ackerman E.J., Ackerman J.D., Rodriguez-Robles J. A.** Reproduction in an orchid can be resource limited over its lifetime // *Biotropica*. — 2000. — Vol. 32. — P. 282—290.

24. **Neiland M.R.M., Wilcock C. C.** Fruit set, nectar reward, and

rarity in the Orchidaceae // *Amer. J. Bot.*—1998.—Vol. 85.—P. 1657.

25. **Pemberton R.W.** Biotic resource needs of specialist orchid pollinators // *Botanical review*. — 2010. — Vol. 76, N 2. — P. 33.

26. **Rasmussen H.N., Rasmussen F. N.** Trophic relationships in orchid mycorrhiza - diversity and implication // *Lankesteriana*. — 2007. — Vol. 7, N 1—2. — P. 334—341.

27. **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 et al. — Kota Kinabalu, Sabah: Natural History Publications, 2003. — P. 113—136.

28. **Seaton P. T.** Orchid conservation: where do we go from here? // *Lankesteriana*. — 2007. — Vol. 7, N 1—2. — P. 13—16.

29. **Seaton P.T., Hu Hong, Perner H., Pritchard H.W.** Ex situ conservation of orchids in a warming world // *The botanical review*. — 2010. — Vol. 76, N 2. — P. 193-203.

30. **Seaton P.T., Pritchard H. W.** Orchid germplasm collection, storage and exchange // *Orchid conservation*, eds. K.W. Dixon, S.P. Kell, R. L. Barrett et al. — Kota Kinabalu, Borneo: Natural history publications, 2003. — P. 227-258.

31. **Averyanov L., Cribb Ph., Phan Ke Lock et al.** Slipper Orchids of Vietnam — Portland, Oregon: Timber Press, 2003. — 308 p.

32. **Swarts N. D., Dixon K. W.** Terrestrial orchid conservation in the age of extinction // *Ann. Bot.*—2009 a.—Vol. 104, N 3.—P. 543—556.

33. **Swarts N. D., Dixon K. W.** Perspectives on orchid conservation in botanic gardens // *Trends in Plant Science*. — 2009 b. — Vol. 14. — P. 590—598.