

УДК [581.84+581.43]: 582.396.2

С.О.ВОЛГІН, А.С.ВЛАЩУК

Ботанічний сад Львівського національного університету імені Івана Франка,
47005 Львів, вул. Кирила і Мефодія

**РІД *COELOGYNE* LINDL. (*ORCHIDACEAE*) ЯК МОДЕЛЬНИЙ
ОБ'ЄКТ МОРФОЛОГІЧНОГО АНАЛІЗУ ПАГОНОВИХ
СИСТЕМ ОРХІДНИХ**

ключові слова: пагін, модель, орхіди

key words: shoot, model, orchids

S.A.VOLGIN, A.S.VLASTCHUK

**THE GENUS *COELOGYNE* LINDL. (*ORCHIDACEAE*) AS A MODEL FOR
THE MORPHOLOGICAL ANALYSIS OF THE ORCHIDS SHOOT
SYSTEMS**

Botanical Garden of the Ivan Franko Lviv National University
Kyrlo and Mefodij St., Lviv, 47005

The investigation of the morphology of the elementary (annual) shoots in *Coelogyne speciosa* (Blume) Lindl., *C. barbata* Griff. and *C. cristata* Lindl. has shown, that the main evolutionary trend in the genus lies in the progressive differentiation of the purely generative shoots by means of acceleration of the generative development of the primary omnifunctional shoot and its basal vegetative part reduction. The other tendency is the reduction of the synflorescence up to the main florescence. The best theoretical concept to explain the structure of the shoot system is the concept of the shoot formation models supplemented with the idea of shoots morphofunctional differentiation.

Центральне ядро екологічної морфології рослин останнього століття — вчення про життєві форми як про типи вегетативного тіла рослин, виділені за сукупністю габітуальних ознак, що визначають актуальну та історичну пристосованість видів до умов їх зростання [4]. Напрямок сучасного розвитку морфології рослин визначається поглибленням інтеграції її екологічного та порівняльного розділів. Детальну інформацію про стратегії структурних адаптацій шукають у різноманітності способів побудови вегетативного тіла рослин однієї життєвої форми, що призвело до формулювання концепції архітектурних моделей тропічних дерев [10] і похідної концепції — моделей пагоноутворення трав [5]. Традиційно система понять і теоретичних положень морфології рослин розвивається на об'єктах з позатропічних флор і нерідко стикається з істотними труднощами у випадку застосування до тропічних видів. Концепція архітектурних моделей демонструє яскравий виїняток. За допомогою моделей

пагоноутворення досі описували лише трави помірних широт, тому їх використання на “тропічному матеріалі” актуальне й важливе не лише для отримання нових фактів, але й для уточнення самої концепції.

Об'єктом дослідження стали три представники роду *Coelogyne* Lindl. родини *Orchidaceae*, який об'єднує понад 100 епіфітних і літофітних видів [11], поширених у тропіках сходу Азії. Морфологічному аналізу підлягали квітучі особини *Coelogyne speciosa* (Blume) Lindl., *C. barbata* Griff. і *C. cristata* Lindl., що культивуються в оранжереях Ботанічного саду Львівського національного університету імені Івана Франка. За життєвою формою вони належать до класу епіфітних трав'яних полікарпиків [3]. Наростання пагонової системи симподіальне. За сезон, як правило, формується лише один елемент симподія. Елементарний (річний) пагін складається з плагіотропної та ортотропної частин.

Плагіотропна частина елементарного пагону *C. cristata* — 3-5 см завдовжки, складена 9-12 міжвузлями і несе лускоподібні листки, що відмирають із завершенням циклу формування пагону. У зоні, перехідній до ортотропної, 2-3 лускоподібних листки більші за розмірами, охоплюють наступне ортотропне міжвузля. Останнє — видовжене, і в дорослому стані бульбоподібно потовщене — формує характерний для більшості епіфітних орхідей туберидій. Наступне міжвузля ортотропної частини пагона сильно вкорочене й не виконує функції запасання поживних речовин. Обидва її вузли несуть видовжено-ланцетні фотосинтезуючі листки, зближені парою на верхівці туберидія. Після їх утворення апікальна меристема пагону завжди відмирає. Фотосинтезуючі листки живуть 2-4 роки й опадають. Безлисті туберидії на наших екземплярах не відмирають до 10 років.

Термін “бруньки відновлення” для трав тропічного клімату з існуючими багато років річними пагонами не зовсім вдалих. Бруньки, з яких розвиваються річні пагони наступного порядку галуження, не виконують, як у трав помірних широт, функцію відновлення відмерлої на зиму системи надземних пагонів, а поступово оновлюють її, і тому названі нами бруньками оновлення. Бруньки оновлення у *C. cristata* закладаються в пазухах лускоподібних листків при основі туберидія. З них 1-2 пробуджуються щорічно й утворюють нові елементи симподія.

Генеративні бруньки *C. cristata* також закладаються в основі туберидія й пробуджуються майже одночасно з бруньками оновлення. Генеративний пагін майже ортотропний, в основі з короткими міжвузлями і 8-12 лускоподібними листками, у верхній частині — з видовженими міжвузлями і 2-10 дрібними брактєями з квітками в пазухах. Суцвіття відкрите, монокарпічне. Генеративні пагони завершують цикл розвитку цвітінням одночасно з початком виходу

пари фотосинтезуючих листків зі складених лускоподібних листків вегетативного пагона оновлення.

Плагіотропна частина елементарного пагона *C. barbata* значно коротша й несе меншу кількість лускоподібних листків [7]. Його ортотропна частина різниться від такої у *C. cristata* формою й розмірами туберидія та фотосинтезуючих листків. Істотною відмінністю є потенційна здатність верхівкової меристеми кожного пагона після формування туберидія переходити до утворення суцвіття. В умовах культури цю здатність реалізує дуже невелика частина елементарних пагонів: у більшості з них верхівкова точка росту відмирає. Багатоквіткове суцвіття відкрите, монокарпічне, виноситься догори на сильно витягнутому міжвузлі. Інші міжвузля зони стерильних брактей, у пазухах яких розміщені лише зачаткові бруньки, значно коротші, у тому числі і в порівнянні з міжвузлями квітконосної зони. Спосіб утворення суцвіття в *C. barbata* зумовлює те, що в основі туберидіїв цього виду закладаються лише бруньки оновлення. Можливість завершення циклу розвитку елементарних пагонів утворенням суцвіття, мабуть, визначається фізіологічним станом, потужністю як пагона, так і цілої рослини.

Елементарні пагони *C. speciosa* різняться від пагонів попередньо описаних видів не тільки формою та абсолютними розмірами туберидіїв і фотосинтезуючих листків. Їх плагіотропна частина відносно коротша, несе меншу кількість (до шести) лускоподібних листків [7]. На верхівці туберидія розвивається лише один фотосинтезуючий листок. Як і в *C. barbata*, апікальна меристема всіх пагонів цього виду потенційно здатна завершувати цикл свого розвитку утворенням суцвіття й відмирає, якщо пагін не переходить до цвітіння. Істотна відмінність *C. speciosa* полягає в тому, що перехід точки росту елементарного пагона до формування суцвіття відбувається задовго до завершення розвитку його вегетативної частини. Суцвіття відкрите, монокарпічне, 1-2 квіткове, з видовженими міжвузлями, без стерильних брактей. Фаза цвітіння настає з початком потовщення туберидія, який завершує свій розвиток після відцвітання.

Загальні риси організації пагової системи видів роду *Coelogyne* описані нашими попередниками [7, 8]. Однак спосіб їх інтерпретації потребує обговорення. Є.С.Смірнова [7] виділяє в роді *Coelogyne* дві основні групи видів: з випередженням генеративного або вегетативного розвитку пагонів. Така класифікація логічна лише у випадку зіставлення квітучих пагонів *C. barbata* та *C. speciosa*. У випадку аналізу генеративних пагонів *C. cristata* концепція випередження генеративного або вегетативного розвитку втрачає логічний зміст — ці пагони не належать вегетативній частині тіла й ніколи, на жодній фазі розвитку не беруть участі у виконанні

вегетативних функцій. Алогічність надто загального використання цієї концепції непомічена згаданим автором унаслідок помилкового підходу до виділення елементарної одиниці будови пагонової системи орхідних. В орхідей із симподіальним наростанням вона виділяє як елементарну одиницю або річний пагін з верхівковим суцвіттям, або річний пагін з генеративними пагонами, що розвиваються в його основі. Виділення елементарної одиниці першого типу сумнівів не викликає, а другого — не обґрунтоване морфологічно, оскільки комплекс вегетативного й генеративного пагона (пагонів) у орхідних не виникає як результат окремого кванту росту й не є сталим компонентом пагонової системи. Нелогічність такого підходу виявляється у випадку аналізу пагонових систем орхідних з моноподіальним наростанням. Їхній пагін хоч і несе бічні суцвіття, але гомологічний будь-якому пагону симподіальних орхідей — як з верхівковим суцвіттям, так і без нього.

Доцільніше у випадку аналізу пагонових систем видів роду *Coelogyne* та інших орхідних для виділення елементарних одиниць їхньої будови застосувати концепцію морфо-функціональної диференціації частин тіла. Тоді всі пагонові системи в родині орхідних можна поділити на дві групи: (1) без морфо-функціональної диференціації одно-порядкових пагонів на вегетативні й генеративні та (2) з морфо-функціональною диференціацією пагонів на вегетативні й генеративні. Такий підхід виявився плідним у випадку аналізу пагонових систем тирличів [2] і передбачає, що в одних пагонових системах наявні елементарні одиниці будови лише одного типу (наприклад, у *C. barbata* й *C. speciosa*), а в інших — щонайменше двох (вегетативні й генеративні пагони *C. cristata* та моноподіальних орхідей).

Квітконосні пагони *C. barbata*, *C. cristata* та *C. speciosa* утворюють чіткий морфогенетичний ряд, в якому можна прослідкувати редукцію вегетативної основи пагона (з двома фотосинтезуючими листками в *C. barbata*, з одним — у *C. speciosa*, без зелених листків — у *C. cristata*). Цей ряд відповідає загальній тенденції еволюції пагонової системи однодольних шляхом прискорення онтогенезу та утворення генеративних структур на досить ранніх його фазах [9]. У ньому зростає диференціація пагонів у пагоновій системі, отже цей ряд можна розглядати як еволюційний. Пояснити походження бічних суцвіть у моноподіальних орхідей можливо лише після спеціальних досліджень.

Диференціація пагонів у пагоновій системі видів роду *Coelogyne* може стати основою для зростання її інтегрованості й для становлення в ній структурних елементів вищого рівня організації на основі об'єднання вегетативних і генеративних пагонів у цілісний комплекс з власним циклом розвитку. Можливо такий шлях “полімеризації” [9]

реалізований у близькому до *Coelogyne* роді *Pleione*.

За ступенем розвитку суцвіття досліджені види *Coelogyne* утворюють інший ряд: *C. barbata* — *C. cristata* — *C. speciosa*, в якому зменшується відносна довжина осі суцвіття й кількість квіток. Звертає на себе увагу той факт, що квітконосний пагін *C. barbata* відповідає схемі будови пагона з політелічною синфлоресценцією В.Тролля [12]: він має зону оновлення — в основі туберидія; зону гальмування — від першого метамера туберидія до видовженого міжвузля суцвіття з брактеею на вузлі, яким воно завершується; можливо, зону збагачення з редукованими паракладіями в пазухах серединних брактей і головну флоресценцію. У *C. cristata* гомолог зони збагачення сильно вкорочений, а в *C. speciosa* — відсутній, що поєднується з крайньою редукцією числа квіток у головній флоресценції. Подальші дослідження квітконосних пагонів орхідних на основі типологічного підходу можуть створити основу для виділення їхніх гомологічних частин та уточнення морфологічної природи поодиноких квіток, що трапляються в різних представників родини. У цьому випадку рід *Coelogyne* цікавий наявністю видів з полікарпічними квітконосами та з моноподіальним наростанням.

Пагонові системи описаних видів роду *Coelogyne* важко описати за класичним варіантом концепції моделей пагоноутворення [5]. Укороченість міжвузля між фотосинтезуючими листками дволисткових видів дозволяє захувати їхні пагони до сильно редукованих напіврозеткових у *C. barbata* (з верхівковим квітконосом) або розеткових у *C. cristata* (з бічними відносно вегетативного пагона квітконосами). Своєрідність цих пагонів полягає в утворенні туберидія. Тоді однолисткову ортотропну вегетативну частину пагона *C. speciosa* можна розглядати як вкрай редуковану розетку напіврозеткового пагону. Т.І.Серебрякова [6] слушно зауважила, що наявність або відсутність розетки — істотна ознака власне для трав помірних широт. Але і в позатропічному роді *Gentiana* доведена необхідність, окрім розеткової і безрозеткової, виділяти столоноутворюючу симподіальну модель пагоноутворення [1]. Таке доповнення дозволяє зробити класифікацію моделей пагоноутворення трав універсальнішою, поширити її на симподіальні орхідні й захувати пагонові системи *C. barbata* і *C. speciosa* до симподіальної столоноутворюючої моделі. Потребує перевірки можливість називати плагіотропну частину річного пагона симподіальних орхідей кореневищем, адже вона, мабуть, позбавлена типової для кореневища функції запасання поживних речовин.

Своєрідність диференціації пагонів у пагоновій системі *C. cristata* підтверджує доцільність виділення двох основних груп моделей

пагоноутворення за наявністю або відсутністю диференціації пагонів у пагоновій системі [2]. Якщо не приймати такого виділення й користуватися класичною класифікацією моделей пагоноутворення [5], то за сукупністю ознак симподіальна система пагонів *C. cristata* повинна бути зарахована до варіанту моноподіально розеткової моделі з безлистими квітконосами в пазухах низових лускоподібних листків, як у *Galanthus nivalis* і *Convallaria majalis* [6], але з нетривалим наростанням розеткового пагона. Отже, виділення груп моделей пагоноутворення за ступенем морфо-функціональної диференціації пагонів [2] робить концепцію моделей пагоноутворення універсальнішою й дозволяє по-новому оцінювати структуру пагонових систем трав не тільки тропічних, але й помірних широт.

Таким чином, аналіз пагонових систем *Coelogyne barbata*, *C. speciosa* й *C. cristata* доводить плідність застосування універсальних морфологічних концепцій моделей пагоноутворення [5] та синфлоресценції [12] на противагу штучно-описовим підходам [7]. Класичну концепцію моделей пагоноутворення в подальшій роботі доцільно поєднувати з аналізом морфо-функціональної диференціації пагонів у пагоновій системі та аналізом закономірностей метамерної організації елементарних пагонів різних типів [2].

ЛІТЕРАТУРА

1. Прокопів А.І. Життєва форма та модель пагоноутворення *Gentiana laciniata* Kit. ex Kanitz. (*Gentianaceae*) // Укр. ботан. журн. – 1994. – 51, №5. – С. 56-63.
2. Прокопів А.І. Анатомічна організація коренів і структура пагонових систем тирличів // Автореф. дис. ... канд. біологіч. наук. – Київ, 1997. – 24 с.
3. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. – М.: Высшая школа, 1962. – 378 с.
4. Серебрякова Т.И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. Сер. Ботаника. – 1972. – Т. 1. – С. 84-169.
5. Серебрякова Т.И. Об основных “архитектурных моделях” травянистых многолетников и моделях их преобразования // Биол. Московского о-ва испытат. природы. Отдел биологич. – 1997. – 82, вып. 5. – С. 112-128.
6. Серебрякова Т.И. О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав // Морфогенез и ритм развития высших растений. – М., 1987. – С. 3-17.
7. Смирнова Е.С. Морфология побеговых систем орхидных. – М.: Наука, 1990. – 208 с.
8. Тихонова М.Н. Строение и формирование побегов у некоторых видов тропических орхидей рода *Coelogyne* Lindl. // Ботан. журн. – 1970. – 55, № 3. – С. 422-429.
9. Хохряков А. П. Соматическая эволюция однодольных. – М.: Наука, 1975. – 196 с.
10. Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson R. B. Tropical trees and forests: An architectural analysis. – Heidelberg: Springer, 1978. – 442 p.
11. Rasmussen F.N. Orchids // The families of the Monocotyledons: structure, evolution, taxonomy / R.T.M.Dahlgren, H.T.Clifford, P.F.Yeo. – Berlin: Springer, 1985. – XII, 520 p.
12. Weberling F. Morphology of flowers and inflorescences. – Cambridge : Univ. press, 1992. – 405 p.