

УДК 582.594.2:581.4

Т.М. ЧЕРЕВЧЕНКО, ЛІ. БУЮН, Л.А. КОВАЛЬСЬКА

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

НАДІЙНІСТЬ ПАГОНОВИХ СИСТЕМ ТРОПІЧНИХ ОРХІДНИХ (EPIDENDROIDEAE: ORCHIDACEAE JUSS.)

На прикладі представників підродини Epidendroideae родини Orchidaceae, в межах якої існує величезне різноманіття типів пагоноутворення і структури окремих пагонів, зроблено спробу продемонструвати закономірності функціонування пагонової системи тропічних орхідних як модульної або метамерної конструкції з позицій теорії надійності рослинних систем.

Виявлення різноманітності типів пагоноутворення (ЖФ) в межах конкретної систематичної групи дає змогу встановити шляхи адаптивної еволюції і типи життєвих стратегій представників цієї групи [19, 23]. Аналіз макроморфологічних ознак, таких як структура надземних та підземних органів, характер галуження пагонової системи, особливості просторової структури особи, дає можливість вирішити багато практичних завдань інтродукції рослин (опрацювання методів масового розмноження, проведення фенологічних спостережень, моніторинг стану інтродуцентів). Водночас такий підхід є теоретичною основою для інтерпретації результатів біоморфологічних досліджень із загальнобіологічних позицій, зокрема, з позицій теорії надійності рослинних систем.

Під "надійністю біологічних систем" розуміють їх здатність функціонувати у випадково варіюючих умовах середовища та в часі [12, 13, 17]. У процесі еволюції покритонасінних відбувалось удосконалення систем надійності, що сприяло підвищенню адаптаційної здатності рослин.

Серед покритонасінних особливий інтерес з погляду надійності виживання в несприятливих умовах становлять рослини різ-

них видів родини Orchidaceae — однієї з найчисленніших (близько 20 тис. видів [29]) та еволюційно успішних груп, поширеної практично по всій земній кулі в надзвичайно широкому діапазоні екологічних умов. Широкий ареал родини можна пояснити високою екологічною пластичністю та адаптаційною здатністю її видів.

Мета цієї роботи полягала в тому, щоб на прикладі різних представників родини Orchidaceae продемонструвати закономірності функціонування пагонової системи тропічних орхідних як модульної або метамерної конструкції з позицій теорії надійності рослинних систем, оскільки саме модульна організація орхідних дає їм величезні переваги при створенні енергетичної бази для відтворення виду.

Як об'єкти дослідження було використано рослини різних видів орхідних — представників підродини Epidendroideae [29], які відрізняються за приналежністю до певної екологічної групи (наземні рослини, епіфіти, літофіти), географічним походженням (Південна Америка, Південно-Східна Азія), типами галуження пагонової системи (моноподіальний, симподіальний).

Дослідження проводили як в умовах оранжерейної культури, так і під час експедиційних досліджень у місцях природ-

ного зростання тропічних видів орхідних (Південно-Східна Азія, Південна Америка).

З-поміж 20 тис. видів орхідних 15 тис. належать до епіфітів [27]. Аналіз поширення епіфітних видів орхідних виявив зв'язок між епіфітним способом життя та швидкою еволюцією нових видів [32]. Отже, цілком слушним є припущення, що орхідним саме цієї екологічної групи притаманна найдосконаліша в межах родини система надійності.

Найкращими моделями, які ілюструють різні типи пристосувань, що мають адаптивне значення, є тропічні епіфітні орхідні із симподіальним типом галуження пагонової системи. Будова рослини-епіфіта, функціонування її як системи в умовах постійного або тимчасового дефіциту вологи підпорядкована основній меті — ефективному поглинанню води, її нагромадженню та раціональному використанню [34]. Морфологічно це проявилось у формуванні у багатьох видів цілої низки ксероморфних ознак, насамперед видозмінених пагонів-туберидіїв (псевдобульб), утворених потовщеними міжвузлями, кількість яких у різних видів може бути неоднаковою. Суцвіття займає термінальне (субтермінальне) або латеральне положення.

У природних умовах надійність виживання орхідних залежить насамперед від особливостей їх репродуктивної системи, яка має безумовні переваги порівняно з такою інших родин покритонасінних. Ці питання досить повно висвітлено в науковій літературі [21, 22, 31]. Водночас усі ці пристосування, незважаючи на незаперечні переваги, роблять орхідеї за певних умов дуже вразливими — пилок у орхідей переноситься за принципом "все-або-нічого" [31]. В умовах оранжерейної культури за відсутності специфічного запилювача тривале виживання облігатно гетерогамних видів орхідних можливо передусім завдяки природній здатності цих видів до вегетативного розмноження.

Схематично тропічні симподіальні орхідні можна представити як багатопорядкову систему багаторічних вегетативних і зазвичай однорічних генеративних пагонів. За рахунок вегетативних пагонів ця система щорічно наростає на один, рідше — два (*Cattleya aclandiae* Lindl., *Dendrobium phalaenopsis* Pfitzg., *Laelia sincorana* Schltr. тощо) порядки, при цьому стара частина відмирає. З погляду теорії надійності рослинних систем вегетативний пагін досліджуваних нами видів тропічних орхідних слід розглядати як систему метамерів (фітомерів), що відрізняються за місцем, часом виникнення, функціональним призначенням в онтогенезі, тобто як таку, що має достатній ступінь гетерогенності [5, 6]. Функціонування цієї системи спрямовано на забезпечення поновлення рослини.

Морфологічний аналіз бруньок, розташованих у різних вузлах пагонів досліджуваних видів, показав, що вони відрізняються за кількістю структурних елементів. Дослідження активності ауксинів і фенольних інгібіторів росту в різноярусних бруньках туберидіїв *Calanthe vestita* Lindl. виявили, що морфологічній різноякісності бруньок відповідає фізіологічна, що й зумовлює функціональну різноякісність бруньок в онтогенезі.

Дослідження корелятивних зв'язків між пагонами різних порядків галуження *Calanthe vestita*, *Cymbidium hybridum*, *Dendrobium phalaenopsis*, між бруньками в межах окремого пагона і всього клону показали різний ступінь їх корелятивного підпорядкування [8, 15, 24]. Бруньки поновлення наймолодшого пагона, перебуваючи в активному стані, гальмують розвиток бруньок на материнському пагоні і бруньок всієї системи пагонів. Пробудження сплячих бруньок, розташованих поза основною зоною поновлення, можливо лише за uszkodження бруньок поновлення основної зони або у разі їх експериментального видалення.

Для з'ясування кореляцій між бруньками в межах окремого пагона *Calanthe ves-*

tita як неспецифічний, лімітуючий виживання фактор було використано вплив знижених ($-3...0$ °C) температур на туберидії протягом періоду спокою, який синхронізований з посушливим періодом у місцях природного ареалу. Внаслідок цього ушкоджувалися бруньки, які були найбільш сформованими (мали найбільшу кількість листкових зачатків). Після загибелі основних бруньок поновлення, зумовленої впливом екстремального фактора, функцію поновлення виконували бруньки, які за відсутності дії фактора, лімітуючого виживання, залишаються резервними. Отримані результати не є підставою для висновку про низьку надійність систем *C. vestita*, оскільки параметри надійності мають значення лише щодо конкретних умов зовнішнього середовища [12, 13]. Проведені дослідження показали, що рослини *C. vestita* в умовах оранжерейної культури можуть адаптуватися до дії фактора, впливу якого вони не зазнають у природі, бо в місцях природного зростання цього виду орхідних (Південно-Східна Азія) середні значення температури ніколи не бувають нижче нуля.

Дослідження довели, що туберидії — це не лише органи для запасання поживних речовин і води, а й місце розташування резервних бруньок, тобто що вони є найважливішою ланкою в процесі забезпечення надійності виживання виду. Розвиток молодого пагона до утворення туберидія повністю залежить від поживних і фізіологічно активних речовин пагона попереднього року вегетації. Крім того, молодий пагін поновлення займає домінуюче положення в пагоновій системі і є акцептором, від якого залежить стан усіх складових системи. Він гальмує розвиток бруньок на всіх пагонах попередніх порядків галуження.

Взаємозв'язок між пагонами різних порядків у межах пагонової системи ми досліджували на модельних об'єктах (*Calanthe vestita* і *Cymbidium hybridum*) шляхом вивчення нагромадження і перерозподілу ендогенних регуляторів росту в туберидіях

на різних фазах розвитку. Встановлено, що перехід рослин *C. vestita* до стану спокою супроводжується зниженням вмісту речовин з ауксиноюю і гібереліноюю активністю і значним підвищенням рівня інгібіторів росту як у туберидії пагона поточного року вегетації, так і в пагонах кількох попередніх порядків. Безпосередньо перед пробудженням бруньки поновлення активність ауксинів підвищується в усій системі пагонів. Ослаблення активності ауксинів у старих туберидіях за інтенсивного росту молодих пагонів, очевидно, відбувається внаслідок активного транспорту ауксинів зі старих туберидіїв у точки росту молодих пагонів. Отже, можна зробити висновок, що старі туберидії в пагоновій системі досліджуваних видів є додатковим джерелом фітогормонів при активації росту молодих пагонів. Здатність туберидіїв протягом тривалого часу зберігати поживні речовини і продукувати гормони має важливе значення для підтримання систем надійності цього виду.

Видалення експериментальним шляхом бруньок на безлистих туберидіях дало змогу встановити, що тривалість життя цих туберидіїв залежить від кількості розташованих на них життєздатних бруньок. Після завершення плодоношення та відмирання генеративного пагона вегетативний існує ще досить тривалий час. Різну тривалість життєвого циклу розвитку вегетативного і генеративного пагонів досліджуваних видів також можна пояснити з позицій теорії надійності рослинних систем. Існування вегетативного пагона ще протягом кількох років після відмирання генеративного можна розглядати як один з дублюючих механізмів у системі надійності виду. У *C. vestita* різниця між тривалістю малого циклу розвитку (МЦР) репродуктивного і вегетативного пагонів становить 2 роки [8], у *C. hybridum* — 5—7 [24], у *Dendrobium phalaenopsis* — 6—8 (15) років. За результатами наших досліджень можна зробити припущення, що у видів орхідних з тривалим періодом досягання плода (*Coeloc-*

гуне spp. — до 1,5 року) різниця між тривалістю МЦР генеративного і вегетативного пагонів значно більша, ніж у видів, яким притаманний відносно короткий період досягання плода (*C. vestita* — 2,5—3 міс). Це цілком логічно, оскільки, що довше достигає плід, то тривалішим є період, протягом якого генеративний пагін є вразливим до дії негативних чинників навколишнього середовища, а отже, значно зростає ризик порушення саме цієї ланки в системі надійності.

У рослин багатьох тропікогенних видів *Dendrobium* Sw. (*D. phalaenopsis*, *D. lomatocentrum* Seidenf., *D. moschatum* (Will.) Sw.), *Calanthe vestita*, *Thunia alba* (Lindl.) Rchb. f. ми спостерігали формування в апікальній частині пагона із резервних бруньок як генеративних, так і вегетативних ("повітряних") пагонів [9]. Ці пагони можна розглядати як спеціалізовані органи вегетативного розмноження, оскільки утворення таких пагонів, принаймні у *C. vestita*, не є звичайним явищем. Можна припустити, що в умовах природних місцезростань (сезонно-вологі листопадні ліси Південно-Східної Азії) це явище могло мати певне значення для збереження виду. Отже, на прикладі досліджуваних видів було встановлено, що, незважаючи на чітку генетичну детермінованість спеціалізації і певне положення в пагоновій системі вегетативних і генеративних пагонів, практично всі бруньки мають потенційну здатність до вегетативного або репродуктивного органогенезу. Це явище, зумовлене тотипотентністю меристем цих бруньок, можна розглядати як "вмикання" компенсаторних механізмів біологічної системи, які спрацьовують у разі відхилення значення факторів середовища (у даному випадку — температури) від оптимального.

Як пристосування до вегетативного розмноження у деяких так званих листопадних видів *Calanthe* (*C. cardioglossa* Schltr., *C. succedanea* Gagnep.) можна також розглядати і наявність чітко вираженої перетяжки в середній частині туберидія. Саме в

цій ділянці дуже часто відбувається фрагментація пагона на кілька частин, що сприяє вегетативному розмноженню і розселенню виду.

У представників триби Vandeeae з моноподіальним типом галуження (*Angraecum* Bory, *Arachnis* Blume, *Vanda* Jones) пагонова система представлена одним пагоном, гомологічним пагоновій системі симподіальних орхідей. Забезпечення надійності поновлення в цьому випадку досягається наявністю пазушних бруньок та розвитком великої кількості додаткових коренів, що утворюються вздовж пагона. Таким чином, у моноподіальних орхідей кожен метамер має всі елементи, необхідні для поновлення системи у випадку порушення її цілісності. Слід зазначити, що пазушні бруньки моноподіальних орхідних також мають альтернативну здатність як до вегетативного, так і до генеративного органогенезу.

Вивчення малого циклу розвитку вегетативних пагонів *Calanthe vestita* і *Cymbidium hybridum* показало, що ці види мають однакову тривалість внутрішньобрунькової фази розвитку (2 роки), що притаманне багатьом видам покритонасінних, тоді як тривалість позабрунькової фази розвитку пагонів *C. vestita* і *C. hybridum* істотно відрізняється [8, 24]. Це можна розглядати як вияв універсальних властивостей, які можна спостерігати на всіх етапах еволюції рослин і на всіх ієрархічних рівнях, — мінливості та стійкості [2].

Оскільки пошкоджуючими факторами для цієї групи рослин є знижені температури, механічний (витоптування) і термічний (пожежі) чинники, то важливим "еволюційним" надбанням орхідей з погляду надійності біологічної системи є підземне розташування бульб і кореневищ. Для коренів, кореневищ і бульб деяких видів орхідей характерна контрактильна здатність — вони можуть переміщувати свої підземні органи, розташовуючи їх на оптимальному рівні. Наприклад, *Eulophia nuda* Lindl. за несприятливих умов здатна занурювати корене-

вищні ділянки пагонів у ґрунт [16]. У *Cymbidium lancifolium* Sw. кожен наступний пагін розташований вище, ніж попередній. Цю особливість, яку ми спостерігали в умовах природного ареалу (Південно-Аннамська флористична провінція Індокитайської флористичної області), рослини зберігають і в мовах оранжерейної культури. Очевидно, пояснення цього явища слід шукати в способі життя рослин даного виду.

Дуже важливою для виживання орхідей, особливо в помірних широтах, є також їхня здатність за несприятливих зовнішніх умов переходити в стан вторинного спокою, іноді до 20% рослин популяції 2—5 і більше років ведуть підземний спосіб життя, зберігаючи життєздатність завдяки мікоризі [30].

Порівняно з тропічними епіфітними орхідними, пагонові системи орхідних помірних широт, на перший погляд, можуть здаватися вразливішими, що, однак, компенсується за рахунок підвищеної надійності інших систем і органів.

У деяких представників підродини Orchidoideae рослина, як правило, складається з одного (*Herminium* Hill, *Dactylorhiza* Necker, *Gymnadenia* R.Br., *Habenaria* Willdenow) або двох (*Comperia* C.Koch., *Platanthera* L.C.Richard, *Ophrys* L., *Orchis* L.) пагонів послідовних порядків галуження [21]. Гомеостаз цієї системи підтримується за рахунок щорічного наростання одного нового пагона і відмирання старого. У випадку пошкодження пагона поновлення рослина як система переходить у незбалансований стан, а у разі наявності несприятливих впливів на систему й у наступному році — гине.

Така "ненадійність" частково компенсується наявністю багатоквіткового суцвіття та кількох видів запилювачів. Слід зазначити, що для деяких видів цієї підродини (*Ophrys insectifera* L.) є характерним перехід до самозапилення, якщо з будь-якої причини вузькоспеціалізований запилювач відсутній [31].

Крім того, на прикладі бульбових орхідей помірних широт було виявлено ме-

ханізм подвійного заміщення материнської бульби, суть якого полягає в тому, що замість однієї пошкодженої дочірньої бульби виникає кілька дочірніх бульбочок [21].

Компенсаторні механізми, що сприяють збереженню біологічної системи, виявляються й у будові генеративної сфери орхідей. Так, загальновідомо, що у видів з одноквітковими суцвіттями квітки значно крупніші, ніж у видів з багатоквітковими. Наприклад, діаметр квіток у малоквіткових суцвіттях *Cattleya warscewiczii* Rehb.f. досягає 20 см і більше, а у багатоквіткових (до 20 шт.) суцвіттях *Cattleya bowringiana* Veitch — до 5 см [25].

Найголовнішим принципом підвищення надійності рослинної системи, на думку багатьох авторів [5, 6], є посилення гетерогенності її складових, а у випадку одного рослинного організму — гетерономності метамерів. Гетерогенність виявляється як у морфологічній будові рослини та її органів, так і в тривалості біологічних процесів. Пристосувальне значення має також варіювання рослин за розміром, оскільки різноманітність габітусу представників одного виду сприяє тому, що вони займають найвигідніше положення в рослинному покриві [12, 13].

Неодночасність цвітіння різних суцвіть і квіток, розтягнутість у часі досягання насіння і плодів, гетероспермія насіння [7] є властивістю, що забезпечує запилення квіток і поширення насіння. Вважають [13], що розтягнутість періоду цвітіння і досягання насіння виникла, очевидно, у результаті дії природного добору в умовах з частими і різкими коливаннями напруженості різних кліматичних факторів. Пролонгованість періода цвітіння має особливе значення для ентомофільних рослин, для яких важливо, щоб запилення відбувалося в той момент, коли з'являються агенти, що переносять пилок. Якщо розташувати досліджувані нами види за тривалістю цвітіння, то в правій частині континууму опиняться деякі види та сорти *Cymbidium* Sw., *Dendrobium*, *Phalae-*

popsis Blume, *Oncidium* Sw., тривалість цвітіння яких становить 1,5—3 міс, а в лівій — *Sobralia* Ruiz & Pav., *Stanhopea* Frost ex Hook., *Dendrobium crumenatum*, тривалість цвітіння яких не перевищує 1—5 днів. Цілком очевидно, що за такого короткого періода цвітіння ймовірність запилення квітки досить незначна порівняно з тими видами, які цвітуть тривалий час. Цілком слушним у цьому випадку є припущення про існування відповідного компенсаторного механізму, який забезпечує збереження виду. У *Flickingeria fimbriata* Lindl. тривалість цвітіння однієї квітки становить менше 1 доби, а плід досягає вже через 2—2,5 міс після запилення. Рослини цього виду цвітуть 4—5 разів на рік, тобто циклічність цвітіння, зумовлена коливанням кліматичних факторів, і нетривалий період досягання плодів мають забезпечувати підтримання популяції.

У процесі еволюції квіткових рослин виникли способи перенесення пилку і типи запилення, що не потребують великої кількості пилку. У результаті сформувався найдосконаліший спосіб перехресного запилення рослин за допомогою комах, що забезпечується особливими морфологічними особливостями квіток і деякими біохімічними властивостями рослин, завдяки яким квіткі приваблюють певні види комах [29, 31].

Перше місце за різноманіттям таких властивостей, безумовно, посідають орхідеї. Причому серед них трапляються як види, що запилюються за участю багатьох видів запилювачів, так і вузькоспеціалізовані види (*Angraecum sesquipedale* Thou.). Разом з тим, якщо умови зростання рослин такі, що перехресне запилення неможливе, рослини, що зазвичай перехресно запилюються (*Eriactis palustris* (L.) Crantz), можуть вдаватися до самозапилення [21]. Серед тропічних орхідей самозапилення характерне для багатьох видів (понад 450), серед яких переважають наземні. Перелік цих видів, складений P. Catling [28], є далеко неповним і по-

повнюватиметься з розширенням уявлень про антекологію орхідних.

В основі забезпечення високої надійності складних систем лежить висока надійність елементів, тотипотентність клітин, ефективні системи відновлення і різноманітні способи формування надмірності, тобто структурне, часове й інформаційне резервування [3, 12].

Надмірність структур біологічних систем або їх функціональної здатності є надзвичайно важливим елементом, що забезпечує надійність системи. В теорії надійності введення надлишкових елементів називають резервуванням. Розрізняють постійне (навантажене) резервування, коли всі елементи перебувають в однаковому робочому режимі, і ненавантажене, або резервування заміщенням, за якого елемент, що відмовив, заміщується резервним елементом, який до того не функціонував. Якщо дублюючі елементи однакові, то резерв є однорідним, якщо різні — неоднорідним [13].

Як приклад навантаженого однорідного резервування можна розглядати величезну кількість насіння у орхідних. До ненавантаженого резервування в орхідей ми відносимо розвиток пагонів зі сплячих бруньок після загибелі бруньок поновлення або пагонів, що з них утворилися. Наприклад, при штучному видаленні бруньок поновлення у *Cymbidium hybridum*, *Dendrobium phalaenopsis*, *Calanthe vestita* та ін. ми спостерігали проростання всіх сплячих бруньок, що закладаються на їхніх пагонах [8, 15, 24].

Найпростішим випадком резервування невідновлюваної системи є постійне резервування при послідовному з'єднанні резервних елементів, суть якого полягає в тому, що у разі відмови чергового елемента починає функціонувати наступний, резервний [12]. Прикладом послідовного з'єднання резервних елементів у орхідей є наявність сплячих латеральних бруньок при апікальному домінуванні. Так, ушкодження верхівок меристем у досліджуваних видів *Cymbidium* та *Dendrobium* спричиняло проліферацію латеральних бруньок [15, 24].

У досліджуваних видів тропічних орхідних ми спостерігали приклади резервування репродуктивних органів. Так, було встановлено, що загальна кількість недорозвинених квіток у суцвіттях *Calanthe vestita*, *Dendrobium phalaenopsis*, *Phalaenopsis amabilis* дорівнює 20—25% загальної кількості тих, що закладаються [8, 15, 24, 25]. Це можна розглядати як втрати в процесі реалізації морфогенетичних потенцій організму. Аналогічну редукцію останніх квіток у суцвітті *Cymbidium hybridum* Є.О. Седова і Т.М. Червеченко [20] пояснюють асинхронністю закладання та розвитку квіток: апікальна меристема осі суцвіття закладає нові квіткові горбики, тоді як у розташованих нижче квітках диференційовані практично всі органи. Явище редукції органів, які відстають у розвитку від більш розвинених на II і III етапах органогенезу, притаманне й багатьом іншим видам і описано як одне з правил органогенезу квіткових рослин. З позицій теорії надійності рослинних систем недорозвинення квіток у суцвітті можна вважати прикладом запрограмованої відмови, яка зменшує споживання асимілятів. Ще одним прикладом запрограмованих відмов є опадання асимілюючих листків у рослин видів орхідних, поширених в умовах сезонного клімату (*Calanthe vestita*, *Lycaste aromatica* (Graham ex Hook.) Lindl., *Thunia alba*), усихання лускоподібних листків на пагонах орхідних після розвитку пагона поновлення із бруньки, розташованої в пазухах цих листків, опадання брактей після розвитку квіток із пуп'янків. Яскравим прикладом відмови систем рослини, що відкриває широкі можливості для інтерпретації, є формування веламену, який утворюється внаслідок омертвіння клітин екзодермісу коренів орхідних.

Усі наведені вище приклади відмов систем рослини є виявом пристосувальних реакцій організму, необхідних для підтримання оптимального варіанта розвитку. На думку академіка НАН України Д.М. Гродзинського, ці відмови слід розглядати в ме-

жах норми реакції організму. Запрограмовані відмови є такими лише для тих структур, що "відмовляють", а не для організму в цілому [12].

Відомий зоолог В.О. Догель ввів у біологію поняття "полімеризація органів", розуміючи під ним розвиток гомологічних і рівноцінних органодів у клітині найпростіших. Згодом термін "полімеризація" набув ширшого змісту, його почали застосовувати до тварин і вищих рослин. Імовірно, полімеризація не може відбуватися безмежно, оскільки зі збільшенням кількості і неоднорідності складових елементів системи зростає ймовірність катастрофічних неузгодженостей між ними [10, 12]. Тому поряд з полімеризацією органів у ході еволюції кількість гомологічних органів і органодів клітини може зменшуватися. Цей процес називається олігомеризацією [13]. Таке явище характерне й для багатьох представників родини *Orchidaceae* [1], у яких одним з напрямів еволюції була прогресуюча олігомеризація туберидіїв, їх сильне потовщення з одночасним зменшенням кількості міжвузлів до одного, а також поступове зменшення кількості квіток у суцвітті [1, 11, 26, 33].

Ритміка розвитку вегетативних і генеративних пагонів, притаманна кожному виду, відіграє важливу роль у його поновленні. Серед досліджених нами видів, є такі, що формують протягом року один елементарний пагін, але є й такі, що утворюють два послідовні пагони (*Cattleya aclandiae* Lindl., деякі види *Coelogyne* Lindl., *Laelia* Lindl.) [8, 14, 25].

Поліваріантність шляхів морфогенезу в культурі *in vitro* можна розглядати як один з резервів системи відтворення і розмноження у орхідних. Вегетативне розмноження орхідних в асимбіотичній культурі може відбуватися або "брунькуванням" протокорма, або закладанням кількох точок росту на одному протокормі [4, 7, 14]. Здатність до вегетативного розмноження шляхом геморизогенезу властива орхідним уже на по-

чаткових етапах морфогенезу і є таксоно-специфічною ознакою [4, 10, 25].

Слід зазначити, що під час вивчення пагонових систем тропічних орхідних, будови окремих органів цих рослин було встановлено особливості, які важко інтерпретувати з позицій теорії надійності. Наприклад, зміщення бруньки з пазухи покривного листка [26, 33] (тобто в цьому випадку ми спостерігаємо порушення гемаксиларності). Ці явища потребують додаткових ретельних досліджень (як у природі, так і в оранжерейній культурі), оскільки пряме адаптивне навантаження цих пристосувань важко інтерпретувати однозначно. У цьому випадку, очевидно, доречно навести думку А.А. Паутова [18], який вважає, що адаптивне значення тих чи інших перебудов будь-якого органа чи організму в цілому може полягати не лише в безпосередньому забезпеченні його стійкості до зовнішніх впливів, а й в інтеграції його тканин. Остання також підвищує адаптацію до зовнішніх умов, у той час як самі структурні перебудови можуть і не мати до них безпосереднього відношення [18].

Таким чином, наші багаторічні спостереження за розвитком орхідей в умовах оранжерейної культури показали, що цілісність та надійність пагонової системи орхідних як біологічної системи значною мірою визначається вже на макроморфологічному рівні. Цілісна взаємопов'язана структурна організація рослини забезпечує певну автономність частин організму, створює найбільшу незалежність пагонових і кореневих систем, коли відчленування або природне відмирання не призводить до загибелі всієї рослини.

Подальше вивчення цієї проблеми потребує продовження досліджень на стику суміжних наук — морфології і фізіології рослин, зокрема, фітогормонології, екології та анатомії. З позицій охорони біорізноманіття тропічних орхідних *ex situ*, яка передбачає тривале утримання рослин в умовах оранжерейної культури, багато питань

біології орхідних досі залишаються вивченими недостатньо, зокрема модулярна будова орхідних, питання, пов'язані з епіфітизмом — будовою кореневої системи, структурні адаптації різних органів. Відсутні дані щодо великих життєвих циклів розвитку орхідних, а це питання безпосередньо пов'язане з проблемою старіння, яке відбувається внаслідок ослаблення функцій систем надійності.

Вивчення біоморфологічних особливостей різних представників родини *Orchidaceae* відкриває широкі можливості для вирішення цілої низки теоретичних питань адаптації інтродукованих видів орхідних до умов оранжерейної культури, що в контексті охорони біорізноманіття тропічних орхідних *ex situ* є особливо актуальним.

1. Аверьянов Л.В. Основные пути морфологической эволюции в семействе *Orchidaceae* // Ботан. журн. — 1991. — **76**, № 7. — С. 921—935.

2. Автомонов В.Г. Биологические механизмы надежности (эскиз). Надежность и гомеостаз биологических систем: Сб. науч. тр. — К.: Наук. думка, 1987. — С. 35—39.

3. Алексин А.А., Комир З.В. Теоретические предпосылки успешности интродукции растений природной флоры. Биологическое разнообразие. Интродукция растений // Материалы 3-й междунар. конф. — СПб., 2003. — С. 118—120.

4. Андропова Е.В., Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. Протокол // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Под ред. Т.Б. Батыгиной. — СПб.: Мир и семья, 2000. — Т. 3. — С. 329—334.

5. Барыкина Р.П., Гуленкова М.А. Элементарный метамер пагона цветкового растения // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1983. — **88**, вып. 4. — С. 114—124.

6. Батыгин Н.Ф. Системы надежности в онтогенезе высших растений // Системы надежности клетки. — К.: Наук. думка, 1977. — С. 136—144.

7. Батыгина Т.Б. Семязачаток и семя с позиций надежности биологических систем // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Под ред. Т.Б. Батыгиной. — СПб., 1994. — Т. 1. — С. 263—266.

8. Буюн Л.И. Биология развития *Calanthe vestita* Lindl. (*Orchidaceae*) в условиях культуры:

Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1986. — 16 с.

9. Буюн Л.И., Ковальская Л.А. Морфоструктура побеговой системы орхидей с позиций теории надежности // Материалы X школы по теоретической морфологии растений "Конструкционные единицы в морфологии растений", Киров, 2004. — С. 34—37.

10. Буюн Л.И., Ковальська Л.А., Іванніков Р.В., Вахрушкін В.С. Біологія розвитку *Paphiopedilum delenatii* Guillaum. (Orchidaceae Juss.) — рідкісного виду флори В'єтнаму — в умовах оранжерейної культури і культури *in vitro* // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. — 2004. — Вип. 36. — С. 207—214.

11. Ву Нгок Лонг. Род *Eria* Lindley (Orchidaceae Juss.) во флоре В'єтнаму: еволюція і таксономія. — Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 2002. — 24 с.

12. Гродзинский Д.М. Системы надежности растительных организмов // Системы надежности клетки. — К.: Наук. думка, 1977. — С. 17—29.

13. Гродзинский Д.М. Надежность растительных систем. — К.: Наук. думка, 1983. — 366 с.

14. Іванніков Р.В. Возможные варианты развития семян *Laelia* Lindl. (Orchidaceae Juss.) на начальных этапах онтоморфогенеза в условиях культуры *in vitro* // Биол. вестн. — 2003. — 7, № 1-2. — С. 75—78.

15. Ковальская Л.А. *Dendrobium phalaenopsis* Fitzg. (Orchidaceae Juss.). Биологические особенности и культура: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1985. — 25 с.

16. Коломейцева Г.Л. Морфологические типы орхидных // Бюл. ГБС. — М.: Наука, 2003. — Вып. 185. — С. 112—137.

17. Кутлахмедов Ю.А. Иерархическая организация гомеостаза и иерархия доз облучения // Надежность и гомеостаз биологических систем: Сб. науч. тр. — К.: Наук. думка, 1987. — С. 40—47.

18. Паутов А.А. Адаптации в системной организации листа цветковых растений // Материалы X школы по теоретической морфологии растений "Конструкционные единицы в морфологии растений". — Киров, 2004. — С. 87—88.

19. Савиных Н.П. Модели побегообразования и архитектурные модели растений с позиций модульной организации // Там же. — С. 89—96.

20. Седова Е.А., Черевченко Т.М. Биология развития *Cymbidium hybridum* hort. в условиях культуры // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биол. — 1985. — № 3. — С. 56—62.

21. Собко В.Г. Орхідеї України. — К.: Наук. думка, 1989. — 192 с.

22. Терехин Є.С. Репродуктивная биология // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Под ред. Т.Б. Батыгиной. — СПб.: Мир и семья, 2000. — Т. 3. — С. 21—24.

23. Цвелев Н.Н. Концепция фитомера и эволюция высших растений // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Под ред. Т.Б. Батыгиной. — СПб.: Мир и семья, 2000. — Т. 3. — С. 350—354.

24. Черевченко Т.М. Тропические орхидные. Морфобиологическое изучение и внедрение в культуру закрытого грунта: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — Киев, 1984. — 44 с.

25. Черевченко Т.М., Ковальська Л.А., Буюн Л.І. та ін. Особливості репродуктивної біології та початкових етапів розвитку деяких видів тропічних та субтропічних орхідей // Інтродукція рослин. — 2001. — № 3-4. — С. 58—63.

26. Andersen T.F., Johansen B., Lund I. et al. Vegetative architecture of *Eria* // *Lindleyana*. — 1988. — 3, N 3. — P. 117—132.

27. Benzing D.H. Vascular epiphytism: taxonomic participation and adaptive diversity // *Ann. Miss. Bot. Garden*. — 1987. — 74, N 2. — P. 182—204.

28. Catling P.M. Auto-pollination in the Orchidaceae In: *Orchid biology. Reviews and perspectives*. (Ed. J. Arditti). — Portland, Oregon: Timber Press, 1990. — Vol. 5. — P. 121—158.

29. Dressler R.L. Phylogeny and classification of the orchid family. — Portland, Oregon: Dioscorides Press, 1993. — 272 p.

30. Kull T. Population dynamics of nirth temperate orchids In: *Orchid biology. Reviews and perspectives* (Eds. T. Kull & J. Arditti). — Portland, Oregon: Timber Press, 2002. — Vol. 8. — P. 139—165.

31. Nazarov V.V., Gerlach G. The potential seed productivity of orchid flowers and peculiarities of their pollination systems // *Lindleyana*. — 1997. — 12, N 4. — P. 188—204.

32. Nieder J. Distribution patterns of epiphytic orchids — present research, past causes and future consequences In: *Preceedings European orchid conference and show* (Eds. J. Hermans & Ph. Cribb). — London, 2003. — P. 241—258.

33. Rasmussen H. Vegetative architecture of orchids // *Lindleyana*. — 1986. — 1, N 1. — P. 117—132.

34. Sinclair R. Water relations in Orchids In: *Orchid biology. Reviews and perspectives*. (Ed. J. Arditti). — Portland, Oregon: Timber Press, 1990. — Vol. 5. — P. 63—119.

Т.М. Черевченко, Л.И. Буюн, Л.А. Ковальская
Национальный ботанический сад им. Н.Н. Гришко
НАН Украины, Украина, г. Киев

НАДЕЖНОСТЬ ПОБЕГОВЫХ
СИСТЕМ ТРОПИЧЕСКИХ ОРХИДНЫХ
(EPIDENDROIDEAE: ORCHIDACEAE JUSS.)

На примере представителей подсемейства Epidendroideae семейства Orchidaceae, в пределах которого существует огромное разнообразие типов побегообразования и структуры отдельных побегов, предпринята попытка продемонстрировать закономерности функционирования побеговой системы тропических орхидных как модульной или метамерной конструкции с позиции теории надежности растительных систем.

T.M. Cherevchenko, L.I. Buyun, L.A. Kovalska
M.M. Gryshko National Botanical Gardens,
National Academy of Sciences of Ukraine,
Ukraine, Kyiv

RELIABILITY OF SHOOT
SYSTEMS OF TROPICAL ORCHIDS
(EPIDENDROIDEAE: ORCHIDACEAE JUSS.)

On the examples of different orchid species of Epidendroideae subfamily Orchidaceae family, representing both a great diversity of shoot types formation and the structure of separate shoots, an effort to demonstrate the patterns of functioning of shoot systems of tropical orchids as a modular or metamer construction from view point of plant system reliability theory has been undertaken.