ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ ГЛАВНЫЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД ИМ. Н.В. ЦИЦИНА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

Bleen

УДК 582.594.2+581.331.47+581.48

Коваль Владимир Анатольевич

РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ *COELOGYNE* LINDL. (ORCHIDACEAE JUSS.) В ОРАНЖЕРЕЙНОЙ КУЛЬТУРЕ

1.5.9. – Ботаника

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук

> Научный руководитель: доктор биологических наук, Коломейцева Галина Леонидовна

оглавление

| Введение | 4 |
|---|------|
| Основное содержание работы | 9 |
| Глава 1. Общая характеристика рода <i>Coelogyne</i> | 9 |
| Глава 2. Материалы и методы | . 15 |
| Глава 3. Первый этап репродукции – цветение | . 25 |
| 3.1. Экология опыления Coelogyne | . 25 |
| 3.2. Секционное деление и особенности цветения | . 34 |
| 3.3. Дифференциация спектров цветения в условиях интродукции | . 83 |
| 3.4. Типы взаимного развития вегетативной и генеративной частей вегетативно-генеративных побегов | . 86 |
| 3.5. Структурно-ритмологическая организация соцветий <i>Coelogyne</i> | . 89 |
| 3.5.1. Односезонные соцветия на примере <i>C. ovalis</i> | . 90 |
| 3.5.2. Морфоструктура соцветий <i>Coelogyne prolifera</i> с интеркалярным цветорасположением | . 92 |
| 3.5.3. Морфоструктура всесезонных соцветий Coelogyne monilirachis | . 94 |
| Глава 4. Второй этап репродукции – опыление | 102 |
| Глава 5. Третий этап репродукции – оплодотворение | 115 |
| 5.1. Мегаспорогенез и мегагаметогенез | 115 |
| 5.1.1. Секция Coelogyne. Модельный вид Coelogyne cristata | 119 |
| 5.1.2. Секция Fuliginosae. Модельный вид Coelogyne fimbriata | 121 |
| 5.1.3. Секция Lawrenceanae. Модельный вид Coelogyne lawrenceana | 122 |
| 5.1.4. Секция Speciosae. Модельный подвид Coelogyne speciosa subsp. fimbriata | 123 |
| 5.2. Оплодотворение как критический этап репродукции Coelogyne | 132 |
| 5.3. Эмбриогенез | 135 |
| 5.3.1. Секция Brachypterae. Coelogyne brachyptera | 139 |
| 5.3.2. Секция Coelogyne. Модельный вид Coelogyne cristata | 142 |
| 5.3.3. Секция Coelogyne. Модельный вид Coelogyne mooreana | 144 |
| 5.3.4. Секция Flaccidae. Модельный вид Coelogyne viscosa | 146 |
| 5.3.5. Секция Fuliginosae. Модельный вид Coelogyne fimbriata | 150 |
| 5.3.6. Секция Lawrenceanae. Модельный вид Coelogyne lawrenceana | 153 |
| 5.3.7. Секция Lawrenceanae. Модельный вид Coelogyne eberhardtii | 155 |
| 5.3.8. Секция Speciosae. Модельный вид Coelogyne speciosa subsp. fimbriata | 158 |

| Глава 6. Четвертый этап репродукции – образование плода и диссеминация |
|--|
| |
| 6.1. Строение и гистогенез стенки плода <i>Coelogyne</i> |
| 6.1.1. Секция <i>Brachypterae</i> . Строение и гистогенез стенки плода <i>Coelogyne brachyptera</i> 168 |
| 6.1.2. Секция <i>Flaccidae</i> . Строение и гистогенез стенки плода <i>Coelogyne</i> viscosa |
| 6.1.3. Секция <i>Coelogyne</i> . Строение и гистогенез стенки плода <i>Coelogyne cristata</i> |
| 6.1.4. Секция <i>Fuliginosae</i> 178 |
| 6.1.4.1. Строение и гистогенез стенки плода Coelogyne fimbriata 178 |
| 6.1.4.2. Строение и гистогенез стенки плода <i>Coelogyne ovalis</i> |
| 6.1.5. Секция Fuscescentes. Строение и гистогенез стенки плода Coelogyne assamica |
| 6.1.6. <i>Секция Lawrenceanae</i> . Строение и гистогенез стенки плода <i>Coelogyne lawrenceana</i> 187 |
| 6.1.7. Секция Ocellatae. Строение и гистогенез стенки плода Coelogyne nitida |
| 6.1.8. Секция Speciosae. Строение и гистогенез стенки плода Coelogyne speciosa subsp. fimbriata195 |
| 6.2. Особенности строения и развития стенки плода <i>Coelogyne</i> |
| Заключение |
| Выводы |
| Список литературы 213 |
| Список ресурсов сети «Интернет» |
| ПРИЛОЖЕНИЕ |

Введение

Orchidaceae Juss. является одним из самых крупных семейств цветковых растений (более 28000 видов из 736 родов) (Chase et al., 2015; Christenhusz, Byng, 2016), которое эволюционировало одновременно с насекомыми в позднем меловом периоде 100-76 млн лет до н.э. (Ramirez et al. 2007). В особом строении цветков и соцветий, облигатном микосимбиотрофизме, редукции отдельных стадий эмбриогенеза, протосомообразовании и других аспектах репродуктивной биологии отражены сложные биотические связи орхидных (энтомофилия, микосимбиотрофизм, эпифитизм) (Pridgeon et al., 1999). Многие виды орхидей находятся под угрозой вымирания из-за разрыва этих нарушенной человеком среде обитания, связей В a также из-за неконтролируемого сбора декоративных и лекарственных видов (Lavarack et al., 2000). Поэтому сохранение генофонда и размножение редких видов тропических и субтропических орхидей является одной из важнейших задач многих ботанических садов мира (Lavarack et al., 2000; Pritchard, Seaton, 1993). Среди способов охраны орхидных – разработка методов их культивирования ex situ и массового размножения in vitro (Pritchard, Seaton, 1993; Nikishina et al., 2001; Shiau et al., 2002; Nalawade et al., 2003; Basker, Bai, 2006; Pant et al., 2008; Hossain et al., 2013; Deswiniyanti, Lestari, 2015; Lestari, 2015; Astarini et al., Технологию семенного размножения орхидей в оранжерейных 2017). условиях можно разделить на три этапа: 1) получение жизнеспособных семян, 2) проращивание семян на искусственных питательных средах, 3) адаптация полученных сеянцев к оранжерейным условиям (Коломейцева и др., 2012). До сих пор наименее разработанным является репродукционный блок, связанный с получением жизнеспособных семян. Потенциал практического использования декоративно-ценных или лекарственных представителей семейства орхидных еще далеко не исчерпан, особенно это касается мало изученных эпифитных тропических видов, в том числе, из рода Coelogyne Lindl.

Наименее изученным аспектом в теории интродукции растений является репродуктивный барьер (Виноградова и др., 2020), связанный с образованием семян и особенностями развития плода. В данном исследовании род *Coelogyne* стал модельным объектом для изучения таких этапов репродукции орхидей в оранжерейной культуре таких как цветение, опыление, оплодотворение и диссеминация. Литературные данные по фенологии цветения, морфологии соцветий, особенностям опыления, развитию семязачатков, эмбриогенезу и образованию плодов *Coelogyne* фрагментарны либо полностью отсутствуют. Настоящая работа является первым комплексным исследованием репродуктивной биологии орхидей из рода Coelogyne и посвящена оценке успешности прохождения критических этапов репродукции в оранжерейной культуре, с исследованием особенностей цветения и искусственного опыления, а также полного цикла развития семязачатка, зародышевого мешка, зародыша и плода.

Цель исследования – выявление особенностей развития и строения репродуктивных структур представителей рода *Coelogyne* и определение критических этапов репродукции.

Задачи:

1. Оценить эффективность прохождения критических этапов репродукции Coelogyne в условиях оранжерейного культивирования при получении семенного материала;

2. Сопоставить фенологию цветения *in situ* и *ex situ*, установить эффективность автогамного, гейтоногамного и ксеногамного опыления;

3. Выявить структурно-ритмологические типы соцветий (односезонное, интеркалярное, всесезонное);

4. Описать особенности развития семязачатка, мегаспорогенеза и мегагаметогенеза;

5. Выявить особенности эмбриогенеза, в том числе, структуры и роста суспензора;

6. Проанализировать структуру плодов, выявить особенности их

вскрывания и сроки полного созревания.

Научная новизна. Настоящая работа является первым комплексным исследованием репродуктивной биологии орхидей на этапах цветения, опыления, оплодотворения и диссеминации. Проведена оценка критических этапов репродукции *Coelogyne* в оранжерейной культуре. Описан новый структурно-ритмологический соцветия ТИП всесезонное соцветие (непрерывно нарастающий открытый брактеозный колос). Впервые в роде Coelogyne выявлен коловантный тип образования соцветия с чередующимися фертильными и стерильными побегами. Впервые изучен полный цикл образования семязачатка, зародышевого мешка и зародыша Coelogyne, выявлены элементы редукции некоторых стадий, показано отсутствие двойного оплодотворения, описаны 3 варианта объединения полярных ядер и спермия, обнаружено партенокарпическое развитие плодов с неоплодотворенными яйцеклетками. Впервые в зародышевых мешках *Coelogyne* выявлена лабильность числа ядер от 4 до 8, сохранение синергид при оплодотворении вплоть до стадии многоклеточного зародыша; V образование зародыша выявлено многоклеточного суспензора с интеркалярным ростом и интраовулярным расположением, отсутствие деления клетки cb (базальной клетки двуклеточного зародыша) на всем протяжении эмбриогенеза, у суспензора впервые выявлено образование особых придаточных клеток-крючков. На основании этих признаков в семействе орхидных описан новый тип эмбриогенеза – Coelogyne-тип. Описан новый морфогенетический тип плода с одревесневающей эпидермой эпикарпия и выявлен механизм его вскрывания.

Теоретическая и практическая значимость. Работа носит теоретический и прикладной характер, ее результаты вносят существенный вклад в теорию интродукции, биоморфологию, эмбриологию и карпологию орхидных, в том числе, *Coelogyne*. Для управления технологическими операциями получения качественного семенного материала от оранжерейных орхидных, проведена оценка последовательных этапов репродукции,

выявлены 2 критических этапа репродукции– опыление и оплодотворение. Впервые к описанию соцветий орхидных применен структурно-Coelogyne ритмологический выявлено 3 подход, У структурноритмологических типа генеративных побегов (односезонные, интеркалярные, всесезонные). У представителей рода *Coelogyne* выявлен высокий уровень самонесовместимости, показано, что для получения полноценных семян необходимо ксеногамное опыление между разными клонами. Выявление нового типа эмбриогенеза с интраовулярным нитевидным многоклеточным суспензором и нового морфогенетического типа плода-коробочки, что вносит вклад в соответствующие разделы ботаники. Проведенное исследование имеет практическое значение при культивировании орхидей *ex situ*, в том числе для оптимизации семенного размножения *in vitro*, криосохранения и непрямого соматического эмбриогенеза. Полученные данные могут быть использованы для чтения вузовских курсов по морфологии, эмбриологии и карпологии растений.

Положения, выносимые на защиту

1. Новый для орхидных тип эмбриогенеза – Coelogyne-тип – характеризуется морфологическим сходством с зародышем Orchideae-типа, но существенно отличается от него генезисом, строением и интраовулярным расположением суспензора.

2. Плоды *Coelogyne* являются нижними трехмерными паракарпными коробочками. Эпидерма эпикарпия и 2–3 периферических слоя основной ткани эпикарпия представлены лигнифицированными клетками. Такой тип плода ранее не был описан для покрытосеменных. Это является поводом установления нового морфогенетического типа плода – коробочка Coelogyne-типа.

Апробация результатов

Результаты доложены на 3 международных и российских конференциях: XII Международной научной конференции «Охрана и культивирование орхидей» (Москва, 7–10 июня 2022 г.); Международной научной конференции

«Биоморфология растений: традиции и современность» (Киров, 19–21 октября 2022 г.); XXIV Международной научной конференции «Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России» (Магас, 17–20 ноября 2022 г.).

Публикации

По теме диссертации опубликовано 5 работ, из них 2 статьи, включённые в международную реферативную базу данных Scopus.

Структура и объём диссертации

Диссертация состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов, списка литературы. Работа изложена на 241 странице машинописного текста, содержит 89 рисунков и 28 таблиц. Список литературы включает 218 источников, в том числе 184 иностранных.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю, д.б.н. Г.Л. Коломейцевой за ценные консультации, помощь, разностороннюю поддержку и неизменно внимательное наставничество на всех этапах работы, без её поддержки и помощи эта работа не была бы написана. Также автор считает своим приятным долгом выразить признательность и поблагодарить за ценные методические советы д.б.н. А.В. Бабоше и профессору РАН, д.б.н. А.В. Боброву (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова). Автор также искренне благодарит за важные и необходимые замечания к.б.н. М.С. Романова. Автор признателен за ценные методические советы и помощь в обработке данных к.б.н. А.С. За методическую помощь в визуализации результатов и Рябченко. всестороннюю поддержку при проведении исследования благодарен Н.С. Здравчеву. Сердечно благодарю свою супругу за понимание, заботу, терпение и поддержку в ходе выполнения работы.

Основное содержание работы

Глава 1. Общая характеристика рода Coelogyne

1.1. Систематическое положение.

Род *Coelogyne* был установлен английским ботаником Джоном Линдли в 1821 г. (Lindley, 1821), позднее он разделил род на 5 секций (Lindley, 1854). Впоследствии Reichenbach f. (1861), Pfitzer and Kraenzlin (1907), Butzin (1992), Pradhan (1979), de Vogel (1992) и Clayton (2002) неоднократно пересматривали границы рода. В настоящее время род разделен на 4 подрода и 19 секций (Gravendeel et al., 2005; Pridgeon et al., 2005). Род *Coelogyne* неоднократно становился предметом региональных сводок, в том числе орхидной флоры Непала (Banerji, Thapa, 1969; Banerji, Pradhan, 1984), Индии (Pradhan, 1979; Das, Jain, 1980), Бутана, Камбоджи, Лаоса, Вьетнама, Таиланда, Малайского полуострова (Аверьянов, 1991, 1994; Averyanov, 2006, 2016; Pearce, Cribb, 2002; Schuiteman et al., 1008, 2015; Schuiteman , de Vogel, 2000; Seidenfaden, 1975a, b; Seidenfaden, Wood, 1992), Явы (Comber, 1990), Суматры (Comber, 2001), Филиппин (Cootes, 1999), Китая (Chen, Clayton, 2009; Chinqi, Clayton, 2010). Clayton (2002) впервые сделал полную ревизию рода с описанием видов, ключами, рисунками и фотографиями.

Последняя обработка рода *Coelogyne* с максимально расширенной интерпретацией его объема и включением близкородственных родов опубликована в 2021 г. (Chase et al., 2021). Филогенетический анализ показал, что род *Coelogyne* является полифилетичным (Gravendeel et al., 2001; 2005). К настоящему времени пересмотрены различные монофилетические секции *Coelogyne*, включая секцию *Fuliginosae* (Pelser et al., 2000), *Moniliformes* (Gravendeel, de Vogel, 2002), *Ocellatae* (Subedi, 2011), *Speciosae* (Gravendeel, de Vogel, 1999), *Tomentosae* (de Vogel, 1992), *Verrucosae* (Sierra et al., 2000). Ранее род *Coelogyne* относили к трибе Coelogyneae подтрибе Coelogyninae (Van den Berg, 2005), однако по результатам молекулярно-генетических исследований всю подтрибу Coelogyninae переметили в трибу Arethuseae (Chase et al., 2015) (рис. 1).



Рисунок 1. Филогения Coelogyninae (Chase et. al., 2015).

1.2. Ареал и местообитание

В род входят от 190 до 200 эпифитных и литофитных видов орхидей, представители рода распространены в горных регионах от Непала и северовостока Индии через Китай и Малайзию до Филиппин, Индонезии, Папуа Новой Гвинеи и островов Тихого океана (рис. 2).В Австралии *Coelogyne* не встречаются (Alrich, Higgins, 2008).



Рисунок 2. Ареал *Coelogyne* Lindl. (Orhidaceae Juss.) [https://powo.science.kew.org/].

Центр наибольшего видового разнообразия зафиксирован на острове Калимантан (Butzin, 1992; Clayton, 2002). *Coelogyne* произрастают в торфяноболотистых, смешанных диптерокарповых, вересковых и мшистых первичных горных лесах, предпочитают влажные, тенистые места на камнях и деревьях, а также растут на довольно открытых местах, на гранитных и карбонатных породах, некоторые виды, например, *C. cristata*, могут подниматься в горы до высоты 3300–4000 м над уровнем моря. Преимущественно род составляют эпифитные виды, но некоторые растут как литофиты в трещинах скал или как наземные растения (Comber, 1990; Clayton, 2002).

1.3. Практическое значение. Среди коммерческих орхидей наиболее ценными являются крупноцветковые виды и гибриды *Coelogyne*. В качестве культуры для срезки выращивают *Coelogyne cristata*, *C. flaccida*, *C. nitida* (Subedi, 2011). Помимо продолжительного сохранения в срезке, еще одним уникальным свойством *Coelogyne* является гипоаллергенность их цветков, поскольку пыльца собрана в твердые поллинии, которые не разносятся свободно по воздуху, а остаются на цветках в ожидании насекомых-

опылителей. К сожалению, при автогамном искусственном опылении *Coelogyne* проявляют строгую самонесовместимость (Антипина, 2009). По данным Cheng et al. (2009), в природных местах обитания *C. fimbriata* проявляет самонесовместимость даже при перекрестном опылении.

Известны работы по межвидовому скрещиванию *Coelogyne*, в том числе, из разных секций для получения красивоцветущих гибридов (Erfkamp, Grub, 1996). Curtis (1950) упоминает о *C.* × *colmanii*, гибриде между *C. speciosa* var. *major* и *C. cristata* var. *alba*, созданном в 1900 г. названном в честь автора. Butzin (1992) сообщает о *C.* × *gattonensis*, гибриде между *C. speciosa* и *C. sanderae*. Erfkamp, Grub (1996) и Gravendeel, de Vogel (1999) упоминают еще о нескольких гибридных культиварах: *C.* Speciosa-colmanii (*C. speciosa* × *C.* ×*colmanii*) (гибрид 1918 г., автор Colman); *C.* Shibata (*C. flaccida* × *C. speciosa* × *C. asperata* (гибрид 1976 г., автор Parnata); *C.* Neroli Cannon (*C. speciosa* × *C. fragrans*) (гибрид 1981 г., получен компанией Cannon); *C.* Green Magic (*C. parishii* × *C. speciosa*) (гибрид 1986 г., автор Stevenson); *C.* Andrée Millar (*C. beccarii* и *C. speciosa*) (гибрид 1996 г., автор Spence).

Сегодня осуществляются научные программы по семенному И микроклональному размножению *Coelogyne* (Basker, Bai, 2006; Lestari, 2015). Массовое лекарственных орхидей осуществляется размножение с использованием технологии культивирования in vitro (Nikishina et al., 2001; Shiau et al., 2002; Nalawade et al., 2003; Shrestha, 2005; Basker, Bai, 2006; Pant et al., 2008; Hossain et al., 2013; Deswiniyanti, Lestari, 2015; Astarini et al., 2017), известны опыты по трансформации развития протокормов C. pandurata с помощью бактерий (Semarti et al., 2010) и по инкапсулированию протокормов (Kamalakannan С. odoratissima для криосохранения et al., 1999). Разрабатываются методы неполного соматического эмбриогенеза (Naing et al., 2011), проращивания незрелых семян (Sungkumlong, Deb, 2008). Идет постоянное усовершенствование методов массового размножения лекарственных видов в культуре для выделения из них полезных

фитохимических веществ (Pant et al., 2008; Mazumder et al. 2010; Pant, 2013). Межвидовая гибридизация внутри рода пока еще показала скромные результаты, однако имеются опыты по получению первых декоративных гибридов с крупными ароматными цветками (Erfcamp, Grub, 1996).

Среди *Coelogyne* обнаружены виды с лекарственными свойствами (Lawler, 1984; Manandhar, 2002; Thakur et al, 2010; Gutiérrez, 2010; Pant, 2013; Teoh, 2016; Wati et al., 2021). Псевдобульбы этих видов используются в народной медицине для лечения широкого спектра заболеваний, в том числе центральной нервной, эндокринной, репродуктивной и дыхательной систем, желудочно-кишечного тракта, инфекционных заболеваний:

Из псевдобульб и листьев некоторых видов *Coelogyne* учеными (Suchdev, 1986; Subedi, 2011) выделены следующие фитохимические компоненты:

C. cristata, C. fimbriata, C. fuscescens: целогинантридин (coeloginanthridin), целогинантрин (coeloginanthrin), целогин (coelogin), целогинин (coeloginin) (Majumder et al., 1982a);

C. flaccida: стибеноиды изофлакцидин (isoflaccidinin), изооксофлакцидин (isooxoflaccidin), а также фенантрены флакцидин (flaccidinin), оксофлакцидин (oxoflaccidin) (Majumder, Maiti, 1988; 1989, 1991; Majumder et al., 1995);

C. nitida: целогин (coelogin), целонин (coelonin), хлорная кислота (chrolic acid), охрон (ochrone), охролон (ochrolone) (Majumder et al., 1982c; Bhaskar et al., 1991);

C. prolifera, C. punctulata: флавидин (flavidin) (Majumder et al., 1982b);

C. stricta: целогин (coelogin) (Majumder et al., 1982c);

C. uniflora: стероидный эфир (Majumder, Pal, 1990).

Антибактериальный скрининг выявил антимикробную активность экстрактов из вегетативных частей *C. flaccida*, *C. nitida*, *C. punctulata*, *C. stricta* (Subedi, 2011). Из листьев *C. speciosa* выделены вещества с бактерицидными и фунгицидными свойствами (Tkachenko et al., 2015; Buyun et al., 2017), причем

в нескольких независимых исследованиях было показано, что экстракты листьев более эффективны по сравнению с экстрактами из псевдобульб. Такие различия выявлены у *C. ovalis* (Buyun et al., 2016) и у *C. fimbriata* (Wathi et al., 2021). Полученные многими учеными результаты, показывают, что традиционное применение растений в медицинских целях может быть использовано для разработки современных лекарственных средств.

Сбор лекарственных орхидей В природных местообитаниях И незаконная торговля могут нанести значительный вред биоразнообразию тропиков. Например, экспорт природных орхидей из Непала в 2008–2009 годах составил 28 тонн (Subedi, 2011). Для продажи и вывоза в медицинских целях чаще всего собирали виды из родов Acampe, Aerides, Coelogyne, Dactylorhiza, Dendrobium, Gastrodia, Crepidium, Eulophia, Flickingeria, Otochilus, Pholidota, Satyrium и Vanda, а для целей цветоводства – крупноцветковые виды Coelogyne, Cymbidium, Dendrobium и Vanda. При этом всего несколько частных компаний в Непале занимаются культивированием орхидей *in vitro*, но ни одна из них не размножает местные виды, поскольку их коммерческий интерес состоит в массовом производстве декоративных гибридных орхидей для срезки (Subedi, 2011).

Разработка массового методов размножения декоративных И лекарственных видов рода *Coelogyne* в культуре *in vitro*, усовершенствование длительного хранения семенного материала, методов В том числе, работы гибридизации криоконсервация семян И протокормов, ПО декоративных видов указывают на растущий коммерческий интерес к этому роду орхидей (Erfcamp, Grub, 1996), Настоящее исследование посвящено изучению полного репродуктивного развития Coelogyne цикла В оранжерейной культуре – цветения, искусственного опыления, развития семязачатков, эмбриогенеза, развития плодов и диссеминации.

Глава 2. Материалы и методы

2.1. Растительный материал

Объектами исследования стали 38 таксонов *Coelogyne* из коллекции Фондовой оранжереи ГБС РАН (табл. 1). Растения были получены в разные годы из мест их естественного произрастания (Индия, 1961; Вьетнам, 1985– 2021; Калимантан, 2001; Таиланд, 2009; Непал, 2015), ботанических садов (Германия, 1947; Чехословакия, 1987) и специализированных цветоводческих хозяйств Европы (Англия, 1987).

Таблица 1.

Характеристика коллекции *Coelogyne* Фондовой оранжереи ГБС РАН (секционное деление, инвентарные номера, число клонов, температурные режимы выращивания)

| Секция | Вид | Инвентарные | Число | Температурный | | | | |
|--------------|---------------|-------------|--------|---------------|--|--|--|--|
| | | номера | клонов | режим | | | | |
| Bicellae | Coelogyne | 1985.00813 | 1 | теплый | | | | |
| | bicamerata | | | | | | | |
| Brachypterae | Coelogyne | 2009.00673 | 2 | теплый | | | | |
| | brachyptera | | | | | | | |
| Coelogyne | Coelogyne | 1947.00676; | 4 | холодный | | | | |
| | cristata | 1961.00677- | | | | | | |
| | | 1961.00679 | | | | | | |
| | Coelogyne | 1961.00680 | 1 | холодный | | | | |
| | cristata var. | | | | | | | |
| | hololeuca | | | | | | | |
| | Coelogyne | 1961.00681 | 1 | холодный | | | | |
| | cumingii | | | | | | | |
| | Coelogyne | 2002.00729- | 5 | холодный, | | | | |
| | mooreana | 2002.00733; | | промежуточный | | | | |
| | | 2021.16579 | | | | | | |

Продолжение таблицы 1

| Elatae | Coelogyne | 1985.00672 | 2 | промежуточный |
|-------------|--------------|-------------|---|---------------|
| | barbata | | | |
| | Coelogyne | 2006.00675 | 1 | холодный |
| | calcicola | | | |
| | Coelogyne | - | 1 | теплый |
| | filipeda | | | |
| | Coelogyne | 0000.00722 | 4 | холодный |
| | leucantha | | | |
| | Coelogyne | 2001.00723- | 3 | холодный |
| | lockii | 2001.00725 | | |
| | Coelogyne | 2002.00747 | 1 | промежуточный |
| | sanderae | | | |
| | Coelogyne | 1963.00750 | 1 | промежуточный |
| | stricta | | | |
| Flaccidae | Coelogyne | 1947.00697- | 5 | Холодный, |
| | flaccida | 1947.00704 | | промежуточный |
| | Coelogyne | 1947.00706- | 6 | промежуточный |
| | huettneriana | 1947.00714 | | |
| | Coelogyne | 1989.00759- | 5 | теплый |
| | trinervis | 1989.00775 | | |
| | Coelogyne | 0000.00776; | 6 | теплый |
| | viscosa | 2017.17199 | | |
| Fuliginosae | Coelogyne | 1947.00684- | 5 | теплый, |
| | fimbriata | 1947.00696 | | холодный |
| | Coelogyne | 0000.00739; | 1 | теплый, |
| | ovalis | 0000.00740 | | холодный |
| | Coelogyne | 2012.00741 | 1 | теплый |
| | pallens | | | |

Продолжение таблицы 1

| Lawrenceanae | Coelogyne | 2009.00834; | 1 | промежуточный |
|--------------|--------------|-------------|---|---------------|
| | eberchardtii | 2015.00861; | | |
| | | 2015.00841 | | |
| | Coelogyne | 2006.00717- | 4 | теплый, |
| | lawrenceana | 2006.00720; | | промежуточный |
| | | 2001.00682; | | |
| | | 0000.01504 | | |
| Lentiginosae | Coelogyne | 1998.00721 | 1 | промежуточный |
| | lentiginosa | | | |
| | Coelogyne | 0000.02313 | 1 | холодный |
| | odoratissima | | | |
| Moniliformes | Coelogyne | 0000.02312 | 1 | промежуточный |
| | monilirachis | | | |
| Ocellatae | Coelogyne | 2015.10856 | 1 | холодный |
| | corymbosa | | | |
| | Coelogyne | 1987.00734- | 2 | холодный |
| | nitida | 1987.00737 | | |
| Proliferae | Coelogyne | 1987.00743; | 2 | холодный |
| | prolifera | 1987.00744 | | |
| Speciosae | Coelogyne | 1947.00748 | 1 | холодный |
| | speciosa | | | |
| | subsp. | | | |
| | fimbriata | | | |
| | | | | |

Продолжение таблицы 1

| Tomentosae | Coelogyne | 2001.00705 | 1 | теплый |
|------------|-------------|-------------|---|--------|
| | hirtella | | | |
| | Coelogyne | 1987.00745 | 1 | теплый |
| | pulverula | | | |
| | Coelogyne | 1981.00746 | 1 | теплый |
| | rochussenii | | | |
| | Coelogyne | 2001.00751 | 1 | теплый |
| | swaniana | | | |
| | Coelogyne | 1947.00752- | 1 | теплый |
| | tomentosa | 1947.00758 | | |
| Verrucosae | Coelogyne | 1987.00727 | 1 | теплый |
| | mayeriana | | | |
| | Coelogyne | 1994.00742; | 2 | теплый |
| | pandurata | 1994.00863; | | |
| | | 1994.00864 | | |

При кратком описании видов *Coelogyne* использовали условные обозначения – nat. (собрано в природных местах обитания), cult. – введено из культуры.

Условия оранжерейного культивирования *Coelogyne* были разделены на следующие температурные зоны: 1) холодная оранжерея с зимними ночными температурами не ниже 6°C; 2) умеренный температурный режим с зимней ночной температурой 10° C; 3) теплый температурный режим с минимальными ночными температурами 16° С. Экспериментальные растения содержали в четырех оранжереях со следующими температурными режимами (табл. 2).

Таблица 2.

Температурные режимы для культивирования *Coelogyne* в условиях Фондовой оранжереи ГБС РАН

| N⁰ | Температурные режимы | | Лето | Зима | | | | |
|----|--------------------------|---------|---------|---------|---------|--|--|--|
| | | день | ночь | день | НОЧЬ | | | |
| | Теплый день+теплая ночь | 24–29°C | 18–20°C | 20–22°C | 18–20°C | | | |
| 1 | («теплый») | | | | | | | |
| | Прохладный день+холодная | 18–27°C | 14–16°C | 12–14°C | 10–12°C | | | |
| 2 | ночь (умеренный) | | | | | | | |
| | Холодный день+холодная | 16–18°C | 14–16°C | 8–10°C | 6–10°C | | | |
| 3 | ночь («холодный») | | | | | | | |

Растения выращивали в условиях естественной освещенности (на широте г. Москвы: зимой 1500 люкс, летом более 23000 люкс) при относительной влажности воздуха 70–80%. Растения выращивали в горшечной и блочной культуре, а также в больших корзинах, субстратом служила кора сосны или смесь из коры сосны и сфагнового мха. Подкормки жидкими комплесными минеральными удобрениями проводили один раз в неделю.

2.2. Фенологические наблюдения

Фенологические наблюдения в оранжереях проводили на протяжении 4 лет (2020–2023 гг.). На основании сравнения амплитуд цветения растений в природе и в условиях интродукции (Аврорин, 1948; Гаевская, 1974; Коломейцева, Кузнецов, 2006 и др.) у *Coelogyne* выделяли следующие спектры цветения:

(A-0) – спектр устойчивого цветения (практически не отличается от фаз цветения вида в природе);

(A-1) – спектр однократного волнообразно-устойчивого цветения (запаздывающее цветение чередуется с опережающим, незначительно

отличается от фаз цветения вида в природе);

(A-2) – спектр однократного опережающего цветения (более ранние, чем на родине, сроки цветения);

(A-3) – спектр однократного запаздывающего цветения (более поздние, чем на родине, сроки цветения);

(А-4) – спектр двукратного цветения (два раза в год);

(A-5) – спектр повторного цветения (неустойчивое цветение в течение всего года);

(A-6) – спектр постоянного цветения (нарастание и развитие бутонов на каждом соцветии постоянно в течение нескольких лет).

2.3. Методы опыления

В условиях интродукции периоды цветения разных клонов или разных образцов одного вида часто не совпадали, что являлось препятствием для осуществления перекрестного опыления. Опыление проводили ручным способом с помощью стального пинцета. Перенос пыльцы в пределах одного цветка принимали за автогамное опыление (самоопыление). Перенос пыльцы в пределах одного соцветия или в пределах одного образца считали гейтоногамным опылением (соседственное опыление). Опыление между цветками разных клонов одного (образцы из разных популяций) считали ксеногамным (перекрестным). Техника искусственного опыления Coelogyne подразумевает подготовку цветка материнского растения, а именно освобождение области клинандрия, удаление оперкулума и пыльника. Для успешного опыления необходимо взять пинцетом поллинарий целиком или часть поллиниев из цветка отцовского растения и поместить их на липкую поверхность рыльцевой ямки, которая находится с обратной стороны ростеллума, в завершении надавливающим движением на ростеллум, прижать его к рыльцу, тем самым надежно закрепив поллинарий (рис. 3).



Рисунок 3. Техника опыления *Coelogyne*.

В результате эксперимента по опылению были получены плоды от 20 видов из 10 секций, всего было опылено 2573 цветка разными способами, было получено 740 плодов. На этом этапе учитывали все образовавшиеся плоды как полноценные, способные дать всхожие семена, так и абортивные и партенокарпические. Однако дальнейшие эмбриологические исследования показали, что не все полученные плоды развивались нормально и образовывали всхожие семена.

2.4. Методы конфокального микроскопирования

Для изучения развития примордия семязачатка, мегаспорогенеза, мегагаметогенеза, оплодотворения и эмбриогенеза у *Coelogyne* нами были собраны плоды 8 видов из 7 секций на разных стадиях развития (табл. 3). Плоды разной степени зрелости, завязанные посредством искусственного опыления, фиксировали в 2% параформальдегиде на 0,05 М фосфатном буфере pH 7.4 и хранили до момента использования в холодильной камере при 4°C.

Семязачатки окрашивали на предметном стекле в течение 2–3 часов во влажной камере одним из следующих флуоресцентных красителей: водными растворами калькофлуора (1–5 мг/мл) (СF), берберина (0,01%) (BRB),

пропидиум йодидом (0,05 мг/мл) (PI), а также смесью водных растворов калькофлуора (CF) и пропидиум йодида (PI). По окончании инкубации препараты на предметном стекле несколько раз отмывали дистиллированной водой или 50%-ным глицерином (при окраске дипиридамолом), помещали в 50%-ный глицерин, накрывали покровным стеклом и хранили при 4°С до момента использования (обычно 1-2 нед.). Для изучения автофлуоресценции использовали фиксированные неокрашенные препараты, заключенные в 50%ный глицерин. Полученные препараты просматривали на конфокальном микроскопе Olympus FV1000D при возбуждении фиолетовым лазером 405 нм или с дополнительным освещением лазерами 473 и 560 нм. При исследовании окрашенных препаратов использовали 5-20% мощности соответствующего лазера, а при изучении автофлуоресценции интенсивность увеличивали до 50%. Сигнал регистрировали в синем (425-460 нм), зеленом (485-530 нм) и красном (560-660 нм) каналах, что соответствовало стандартам для данного микроскопа. Для получения эмбриологических фото высокого качества с расширенной глубиной резкости, исходные фото были объединены в стеки с помощью программ Imaris Viewer и Helicon Focus. При описании результатов используется терминология, предложенная В. А. Поддубной-Арнольди (1976) и И.И. Шамровым (2008).

Таблица 3.

Виды *Coelogyne*, участвующие в экспериментах по изучению развития примордия семязачатка, мегаспорогенеза, мегагаметогенеза, оплодотворения и эмбриогенеза

| | | Стадия развития | | | | | | | | | | | |
|--------------------|----------------|-----------------|-------------|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|
| Вид | Мегаспорогенез | Мегагаметогенез | Эмбриогенез | | | | | | | | | | |
| C. brachyptera | + | + | + | | | | | | | | | | |
| C. cristata | + | + | + | | | | | | | | | | |
| C. mooreana | + | + | + | | | | | | | | | | |
| C. viscosa | + | + | + | | | | | | | | | | |
| C. fimbriata | + | + | + | | | | | | | | | | |
| C. eberhardtii | + | + | + | | | | | | | | | | |
| C. lawrenceana | + | + | + | | | | | | | | | | |
| C. speciosa subsp. | | | | | | | | | | | | | |
| fimbriata | + | + | + | | | | | | | | | | |

2.5. Методы светового микроскопирования

Для изучения анатомического строения стенки плода, особенности вскрывания и установления морфогенетического типа плода *Coelogyne*, нами были собраны плоды 9 видов из 8 секций на трех стадиях развития (табл. 4). Материал был собран в Главном ботаническом саду имени Н. В. Цицина РАН, зафиксированы в 70%-м растворе этанола. Изготовление постоянных препаратов поперечных срезов плодов, в средней части производилось, с использованием стандартных методик (Прозина, 1960; O'Brien, McCully, 1981) MC-2. салазочного микротома с подключенным при помоши замораживающим столиком ОМТ-2802Е. Толщина полученных срезов – 30-50 мкм. Препараты, для выявления зон лигнификации были окрашены сафранином и альциановым синим. Изучение препаратов производилось с помощью светового микроскопа Olympus CX41. Микрофотографирование произведено при помощи, подключенной к микроскопу через адаптер цифровой камеры Canon EOS 7D Mark II. Для получения анатомического фото высокого качества с расширенной глубиной резкости, исходный фото были объединены в стеки и панорамы, с помощью программ Adobe Photoshop CC и Helicon Focus. При описании результатов используется терминология, предложенная H.H. Каденом, C.A. Смирновой (1974) и A.V. F.Ch. Bobrov, M.S. Romanov (2019).

Таблица 4.

Виды *Coelogyne*, участвующие в изучении анатомического строения стенки плода, вскрывания и установления морфогенетического типа плода

| | Стадия развития | | | | | | | | | |
|---------------------------------|-------------------|------------------------------|-----------------------------|--|--|--|--|--|--|--|
| Виды Coelogyne | Стадия I (завязь) | Стадия II (незрелый плод) | Стадия III (зрелый плод) | | | | | | | |
| C. brachyptera | + | + | + | | | | | | | |
| C.viscosa | + | + | + | | | | | | | |
| C.cristata | + | + | + | | | | | | | |
| C. fimbriata | + | + | + | | | | | | | |
| C. ovalis | + | + | + | | | | | | | |
| C.assamica | + | + | + | | | | | | | |
| C.lawrenceana | + | + | + | | | | | | | |
| C. nitida | + | + | + | | | | | | | |
| C. speciosa subsp. fimbriata | + | + | + | | | | | | | |

Глава 3. Первый этап репродукции – цветение

3.1. Экология опыления Coelogyne

Многие виды *Coelogyne* имеют крупные, ароматные и причудливо окрашенные цветки (Gravendeel, 2000). Существует гипотеза, что к цветкам большинства видов *Coelogyne* опылителей привлекают форма, желто-белая окраска, удобная посадочная площадка (губа), аромат и наличие нектара (van der Pijl, Dodson, 1966). Биология опыления *Coelogyne* в природе недостаточно подробно изучена, но среди опылителей рода выявлены пчелы (Van der Pijl, Dodson, 1966; Subedi et al., 2011) и осы (Carr, 1928; Dressler, 1981; Cheng et al., 2009). Например, Cheng et al. (2009) обнаружили, что *C. fimbriata* опыляется единственным видом ос из рода Vespula Thomson. Subedi (2011) наблюдал, как C. flaccida и C. nitida опыляются пчелами Apis cerana Fabricius. Успешное опыление цветков *Coelogyne* в природе явление довольно редкое, поскольку стратегия опыления основана на обмане: цветки не выделяют нектара, поэтому опылители быстро учатся их избегать. Полевые наблюдения Subedi (2011) в Непале за дикими пчелами Apis cerana (Hymenoptera, Apoidea), которые посещали цветки Coelogyne flaccida и C. nitida, являются уникальными. Автор наблюдал пчел на распустившихся цветках C. flaccida с 8 часов утра до средины дня в 2008 и 2009 гг. Пчелы садились на среднюю лопасть губы, а затем ползли к ее основанию вглубь цветка. При узком проходе, образованном вертикальными боковыми лопастями губы и нависающим гиностемием, пчелы могли выползать из цветков только назад, при этом их головогрудь касалась пыльника. При посещении соседнего цветка поллинии прилипали к рыльцевой ямке. При этом пчелам требовалось 40-60 секунд для освобождения от поллиниев, которые не сразу отрывались после прикрепления висцидия к липкому рыльцу. Дикие пчелы этого же вида опыляли цветки C. nitida аналогичным образом (Subedi, 2011).

Не имея нектара в цветках, многие Coelogyninae выделяют экстрафлоральный нектар, как в естественной среде обитания, так и при культивировании (Darwin, 1885; Jeffrey et al., 1970; Bentley, 1977). Их соцветия

имеют специальные устьица, расположенные на цветоносной части оси соцветия (рахисе), чуть ниже цветоножки каждого отдельного цветка или в основании чашелистиков. Было обнаружено, что внефлоральный нектар вытекает из флоэмы к модифицированным нектарным устьицам по межклетникам в наружном паренхимном слое соцветия (Subedi, 2011). Экстрафлоральный нектар был обнаружен на соцветиях C. fimbriata, C. flaccida, C. nitida, C. prolifera и в основании чашелистиков C. flaccida. Выявлено, что нектарно-модифицированные устьица имеются не по всей длине соцветия, а лишь на ограниченном участке рахиса. Нектарномодифицированные устьица увеличены в размерах и несколько возвышаются над эпидермой по сравнению с устьицами листьев. В субэпидермальной ткани ниже нектарно-модифицированных устьиц наблюдали хорошо развитые межклетники. Выделение экстрафлорального нектара у различных непальских Coelogyninae в полевых условиях сильно варьировало, иногда нектар на соцветии вообще не выделялся. Обычно выделение наблюдали во время резких перепадов температуры, непосредственно перед сильным дождем (Subedi, 2011).

Экстрафлоральный нектар не привлекает пчел-опылителей, зато привлекает муравьев, которые иногда способны защитить орхидеи от жесткокрылых (Rico-Gray and Thien, 1989). Так, например, было обнаружено, что муравьи защищают *C. nitida* от жуков, питающихся ее цветками и листьями. Кроме того, на примере *C. prolifera*, растущей в больших муравейниках на стволах деревьев в Непале, было показано, что муравьи, получая пищу в виде экстрафлорального нектара, в свою очередь поддерживают структуру гнезда, обеспечивая дополнительное питание корням орхидеи (Subedi, 2011).

Таким образом, немногочисленные опубликованные данные об опылителях Coelogyninae в целом подтверждают гипотезу о том, что насекомые, привлеченные светом, проникающим через основание губы, заползают в цветок, а затем пятятся назад, отрывая и унося с собой поллинии

(Van der Cingel, 2001). Аромат цветков, по-видимому, является основным аттрактантом для привлечения опылителей *C. flaccida* и *C. nitida* (Subedi, 2011). Дополнительными визуальными приманками для опылителей могут быть ярко-желтые пятна на белой губе некоторых видов *Coelogyne*. Для дальнейшей проверки этих гипотез необходимы дополнительные полевые эксперименты (Cheng et al., 2009).

Околоцветник. Имеются разночтения в определении околоцветника орхидей – является ли он простым или двойным. Сегмент простого околоцветника часто обозначается термином «листочек околоцветника». В латинской ботанической терминологии существует более удачный и морфологически нейтральный термин – тепалий (tepatum), который ввел в ботанику Декандоль, как анаграмму французского слова petale, что в применении к двойному околоцветнику означает «лепесток» (Жизнь растений, 1980). В подавляющем большинстве иностранных работ, посвященных орхидных семейству орхидных, по отношению К околоцветнику употребляются термины сепалий (для листочков наружного круга околоцветника) и петалий (для листочков внутреннего круга околоцветника). Во многих российских изданиях (Жизнь растений, 1982) листочки наружного околоцветника называют круга орхидей чашелистиками, листочки внутреннего круга околоцветника – лепестками и губой. Несмотря на то, что некоторые авторы считают природу губы некоторых таксонов орхидных более сложной, включающей также части модифицированных стерильных тычинок (Жизнь растений, 1980), в большинстве работ срединный лепесток (medianpetal), противостоящий гиностемию, называют губой (labellum, lip) (Fischer et al., 2008).

Околоцветник *Coelogyne* мы также считаем двойным, поскольку размер и форма листочков наружного и внутреннего кругов околоцветника значительно отличаются друг от друга. Чашелистики (листочки наружного круга, сепалии) *Coelogyne* почти всегда одинаковой формы, размера и окраски, широко расставленные. Лепестки (листочки внутреннего круга, петалии)

обычно имеют разную форму и окраску. Боковые лепестки обычно сильно суженные, часто направлены назад, иногда имеют волнистые края. Противостоящиая гиностемию (колонке) губа обычно более крупная и ярко окрашенная, трехлопастная, с продольными каллусами или папиллозными выростами на средней лопасти (рис. 4).



Рисунок 4. Цветок *Coelogyne ovalis*. А – вид в профиль; Б – вид в анфас. Сокращения: з – завязь, Л – лепесток, Ч – чашелистик, Г – губа (лепесток), ги – гиностемий (колонка). Масштабные линейки: А = 0,5 мм; Б= 1 см.

Цветки ресупинантные, по мере раскрывания цветка основание завязи перекручивается и поворачивает губу в нижнее положение относительно гиностемия. Окраска и структура околоцветника хорошо приспособлены к опылению перепончатокрылыми насекомыми – пчелами и осами. Гиностемий прямой или изогнутый в передней части, с крыловидными краями, обычно расширен немного ниже вершины и постепенно сужается к основанию. Поллиниев 4, они соединены каудикулой и расположены на конце гиностемия. Ростеллум отделяет край рыльца от расположенных сверху поллиниев, он предотвращает спонтанное самоопыление цветка.

Цветоножка и завязь. Предметом нашего особого интереса стала завязь цветка, ранее мало изученная. У ресупинантных цветков *Coelogyne* она

скручена на 180°, на поперечном срезе 6-гранная, голая или с короткими волосками. После опыления в процессе развития плода завязь постепенно раскручивается в обратном направлении.

Морфологические части цветка имеют стеблевое и листовое происхождение. Стеблевая часть цветка представлена цветоножкой и цветоложем, листовая часть – это околоцветник, тычинки и пестик. Цветоножка – это участок побега между цветком и прицветником. Если цветоножка укорочена или отсутствует, цветок называют сидячим (Жизнь растений, 1980).

У большинства орхидных цветки не имеют явно выраженной цветоножки, однако некоторые исследователи считают цветоножкой часть завязи от места соединения цветоносной части оси соцветия (рахиса) до локулы (семенной камеры) (Subedi A. et al., 2011). Ресупинацию цветка орхидных объясняют скручиванием именно этого участка, то есть цветоножки, входящей в состав цветка (pedicellate ovary) на 180 или 360 градусов (Ernst, Arditti, 1994).

Одним из немногих таксонов орхидных с явно выраженной цветоножкой считается подтриба Pleurothallidinae Lindl., где имеется разделительный слой между цветоножкой и завязью (Dressler, 1981, 1993). У видов рода *Scaphosepalum* из этой подтрибы цветоножка имеется, но ресупинация цветка отсутствует.

Внешне (морфологически) цветоножка у *Coelogyne* не выражена, однако некоторые авторы считают, что у цветков орхидей цветоножкой является часть завязи от места соединения стеблевого участка оси до локулы плода (Mondragon-Palomino, 2009).

На поперечных срезах *C. ovalis* сравнивали распределение сосудистых пучков в цветоносном участке оси, в основании завязи и вблизи локулы. Выявлено, что в цветоносном участке оси закрытые коллатеральные проводящие пучки распределяются более-менее равномерно, с одной небольшой зоной концентрации на периферии. Поперечные срезы места

соединения цветоносного участка оси и цветка имеют более выраженную зону концентрации проводящих пучков. Число проводящих пучков в основании завязи почти всегда полностью соответствует числу проводящих пучков завязи вблизи локулы с плацентами. Эти наблюдение свидетельствуют о том, что цветки орхидей из рода *Coelogyne* не имеют цветоножек (рис. 5).



Рисунок 5. Строение завязи *Coelogyne ovalis*. А – поперечный срез завязи (апикальная часть), красная стрелка – локула; Б – поперечный срез завязи (медиальная часть); В – поперечный срез завязи (базальная часть); Г – морфология завязи с обозначением зон срезов; Д – продольный срез завязи с обозначением зон срезов; Д – продольный срез завязи с обозначением зон срезов; Д – покула. Масштабные линейки: А, Б, В = 0,2 мм; Г = 0,5 см; Д = 1 см.

У многолетнего соцветия *Scaphosepalum* с интеркалярным расположением цветков имеются хорошо морфологически выраженные

цветоножки, несущие опадающие цветки. В основании цветоножек имеются морфологически преобразованные неопадающие и уплощенные с боков брактеи. Цветоножки *Scaphosepalum* на поперечных срезах имеют такое же количество проводящих пучков, как и основание завязи, однако имеется одревесневающий эпидермальный слой. На цветоносном участке оси закрытые коллатеральные проводящие пучки распределяются более-менее равномерно (рис. 6).



Рисунок 6. Строение завязи и цветоножки *Scaphosepalum antenniferum*. А – поперечный срез в области соединения завязи и цветоножки, фиолетовая

стрелка – разделительный слой; Б – поперечный срез завязи (апикальная часть), красная стрелка – локула; В – поперечный срез завязи (базальная часть); Г – поперечный срез цветоножки; Д – цветки с обозначением зон срезов, фиолетовый квадрат – зона соединения цветка и цветоножки; Е – поперечный срез завязи и цветоножки с обозначением зон срезов, красная стрелка – локула, фиолетовая стрелка – разделительный слой. Сокращения: з – завязь, ц – цветоножка, ч – чашелистик, г – губа (срединный лепесток), б –

брактея, п – поллиний, р – рыльце (стигма), к – канал прорастания пыльцевых трубок. Масштабные линейки: А, Б, В, Г = 0,2 мм; Д= 0,5 см; Е = 0.5 см.

В соответствии с классическим определением (Жизнь растений, 1980), мы считаем, что если цветоножка имеет стеблевую природу, то проводящие пучки должны быть подобны и распределяться по типу атактостелы. Однако во всех исследованных образцах *Coelogyne* проводящие пучки соответствуют числу пучков в створках завязи и сразу же группируются для распределения в них. Значит, у *Coelogyne* цветоножка отсутствует, а цветок сидячий. Таким образом нами показано, что у всех исследованных нами видов *Coelogyne* цветоножка и плодоножка отсутствуют, а цветки и плоды являются сидячими.

Соцветие. Структурные исследования соцветий в огромном семействе орхидных немногочисленны, хотя эти генеративные органы сильно различаются по форме, размеру, направлению роста и продолжительности жизни. У орхидей выявлены открытые и закрытые, прямостоячие и поникающие, многоцветковые и одноцветковые, однолетние и многолетние соцветия (Dressler, 1981). Морфологическое разнообразие открытых соцветий орхидных включает простую кисть, зонтиковидную кисть, одноцветковую кисть, метелку и колос (Raab,1983), в некоторых таксонах обнаружены закрытые соцветия извилина (*Lokhartia*) и головка (*Rhizanthella gardneri* R.S.Rogers) (Arditti, 1990).

В большинстве работ, посвященных исследованию орхидей из

подсемейства Orchidoideae, прямостоячие многоцветковые однолетние соцветия считаются колосом (Averyanov, 2008; Кузнецова и др., 1992), а более рыхлые, прямостоячие, аркообразно изогнутые или поникающие однолетние соцветия тропических орхидных из подсемейства Epidendroideae – кистью (Смирнова, 1990, Stewart, Griffiths, 1995). Оба типа соцветий открытые, отличия состоят в том, что у цветков соцветия «кисть» имеется цветоножка, а у соцветия «колос» цветки сидячие. Причем обычно аргументом наличия цветоножки являются не анатомические различия между завязью и цветоножкой у цветка, а морфологически выраженное сужение в основании зрелого плода. Некоторые авторы одним из признаков соцветия «колос» у орхидных также считают не поникающее, а направленное вертикально вверх положение плода (Raab, 1983). У орхидей с соцветием «кисть» наличие цветоножки часто настолько неочевидно, что введено расплывчатое понятие pedicelate ovary или ovary pedicel (цветоножка в завязи) (Jakubska-Busse et al., 2020). В работе Nyman et al., (1984), посвященной ресупинации цветков гибридных Dendrobium, понятия цветоножка и завязь смешаны и считаются синонимами. Кузнецова и др. (1992) считают, что у ятрышников цветоножку имитирует удлиненная нижняя завязь цветка, а сам цветок следует считать сидячим.

Традиционно считается, что главная ось соцветия *Coelogyne* открытая, не заканчивается цветком, но образует абортивную верхушку, либо апикальную меристему вместе с несколькими недоразвитыми цветоносными брактеями и зачатками боковых цветков (Смирнова, 1990). Физиономически односезонные соцветия большинства видов Coelogyne выглядят как заканчивающиеся неразвитым бутоном (рис. 5). Это соответствует классическому определению открытого соцветия (Weberling, 1982). Однако внутри последней брактеи односезонного соцветия C. ovalis мы обнаружили неразвитый иветок с дифференцированными зачатками гиностемия. чашелистиков и лепестков, к тому же без признаков меристемы, что указывает на закрытое соцветие. Вероятно, в данном случае степень закрытости соцветия

зависит от точки зрения автора. Морфологи посчитают такое соцветие открытым (присутствует неразвитый бутон), анатомы посчитают такое соцветие закрытым (внутри бутона имеется зачаточный верхушечный цветок).

3.2. Секционное деление и особенности цветения

Род *Coelogyne* разделен на 4 подрода и 19 секций (Gravendeel et al., 2005), в коллекции Фондовой оранжереи ГБС РАН содержится 38 таксонов из 15 секций (*Bicellae*, *Brachypterae*, *Coelogyne*, *Elatae*, *Flaccidae*, *Fuliginosae*, *Fuscescentes*, *Lawrenceanae*, *Lentiginosae*, *Moniliformes*, *Ocellatae*, *Proliferae*, *Speciosae*, *Tomentosae*, *Verrucosae*). Единственным клоном представлены секции *Bicellae*, *Lentiginosae*, *Moniliformes*, *Speciosae*, *Tomentosae*. Общее число видов, представленных в коллекции только одним клоном – 23. Если рассматривать акклиматизацию *Coelogyne*, как череду адаптивных реакций растений на комплекс внешних и внутренних воздействий (Коломейцева, 2004), то первым этапом репродукции можно считать индукцию цветения.

Фенологические наблюдения, проведенные для разных видов в течение 4 лет, показали, что в условиях интродукции у *Coelogyne* проявляются разнообразные спектры цветения, носящие видоспецифический характер. Данные фенологических наблюдений в природе и культуре, с указанием типов цветения, приведены в таблицах 5-25.

Секция Bicellae

В секцию входит 2 вида, в коллекции Фондовой оранжереи ГБС РАН один вид. Псевдобульбы тесно сближены, с двумя листьями на конце. Тип образования соцветия синантный. Цветки на соцветии раскрываются последовательно снизу-вверх. Губа срослась с основанием колонки. Некоторые авторы считают *Bicellae* не секцией, а подродом (Pridgeon et al., 2005).

Coelogyne bicamerata J.J.Sm. (рис. 7).

Эпифит небольшого размера, со сближенными, продолговато-

обратнояйцвидными двулистными псевдобульбами. Тип образования соцветия – синантный. Стеблевая часть соцветия (педанкл) немного уплощена, длиной 4–10 см, цветоносная часть соцветия (рахис) неявно зигзагообразный, длиной до 8,5 см. Цветки диаметром 2 см, зеленовато-белые, не полностью раскрытые.



Рисунок 7. Coelogyne bicamerata J.J.Sm.

Губа срослась с основанием колонки, передняя лопасть губы несет 3 параллельных киля. Родина – Южная и Юго-Восточная Азия, о. Сулавеси. Растет в низкогорных лесах (1100–2000 м над уровнем моря) в затененных местах на покрытых мхом стволах деревьев на высоте 1–2 м от земли. Цветет в мае-июне. В коллекции один образец, представленный одним клоном (Вьетнам, nat., 2000-е гг.).

Секция Brachypterae Clayton

В секцию входит 3 вида, в коллекции Фондовой оранжереи ГБС РАН один вид.

<u>Coelogyne brachyptera Rchb.f. (рис. 8).</u>

Эпифит среднего размера с продолговатыми прямостоячими двулистными псевдобульбами. Тип образования соцветий – гистерантный, соцветия прямостоячие или аркообразно изогнутые, несут 5–7 ароматных одновременно раскрывающихся цветков. Цветки диаметром 5 см, светлозеленые, губа с 3 продольными гребнями и несколькими черными отметинами. Растет в первичных горных лесах Мьянмы, Таиланда Камбоджи, Лаоса и Вьетнама (1000–1500 м н.у.м.). Цветет в феврале-апреле (табл. 5). Растет в горшечной и блочной культуре в оранжерее с теплым температурным режимом. В коллекции два клона, каждый из которых представлен одним образцом (Вьетнам, nat., 2009).



Рисунок 8. *Coelogyne brachyptera*

Таблица 5.

Спектр цветения *C. brachyptera*: однократное волнообразно-устойчивое (A-1). Тип образования соцветий: гистерантный (Clayton, 2002)

| Месяц | Месяц Январь | | Февраль | | | Март | | | | Апрель | | | | Май | | | | Июнь | | | | | | |
|------------------------|--------------|----|---------|---|--------|------|---|----------|---|--------|---------|---|---|-----|--------|---|---|------|---------|--|--|---|--|--|
| | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | - | | |
| Цветение in | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | |
| situ | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | |
| | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | |
| Цветение ех | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | |
| situ (2020- 2023г.) | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | |
| , | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | |
| Месяц | | Ик |)ЛЬ | | Август | | | Сентябрь | | | Октябрь | | | > | Ноябрь | | | | Декабрь | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Цветение in | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| situ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Цветение ех | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| situ (2020- 2023г.) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
Секция Coelogyne

В секцию входит 13 эпифитных видов, в коллекции Фондовой оранжереи 3 вида и одна разновидность. Соцветия в основном синантные или гетерантные, редко гистерантные или коловантные. Нет стерильных брактей между зонами рахиса и стеблевого участка соцветия. Цветки белые, длина чашелистиков 2–4,5 см, губа с продольными пластинчатыми гребнями или папиллозными выростами. Завязь голая или покрыта короткими волосками. Родина – Южная и Юго-Восточная Азия.

Coelogyne cristata Lindl. (рис. 9).

Эпифит, в природе поднимается высоко в горы (иногда до уровня снегов) и растет на стволах деревьев, покрытых слоем мхов и лишайников. Однометамерные округлые или слегка вытянутые псевдобульбы с парными кожистыми листьями на вершине, которые обычно держатся 2–4 года. Длина корневищного участка у разных клонов варьирует от 2–4 см до 10–20 см. Поникающий цветонос длиной 15–30 см, несет от 3 до 10 снежно-белых ароматных цветков диаметром 8–10 см, губа с 5 желтыми гребенчатыми выростами. Родина – Северо-Восточная Индия, Непал, Бутан, Вьетнам, о. Ява, растет в низкогорных и высокогорных лесах на высоте 1500–2600 м над уровнем моря. Время цветения – февраль-апрель (табл. 6), продолжительность цветения от 2 до 6 недель. В коллекции четыре клона, более 20 образцов (Германия, cult., 1947; Индия, nat., 1961; Вьетнам, nat., 2002, 2010).



Рисунок 9. Coelogyne cristata

Таблица 6.

| Спектр цветения C. cristata: | однократное опере | ежающее (А-2). |
|------------------------------|-------------------|----------------|
|------------------------------|-------------------|----------------|

| Месяц | | Яні | зарь | es - | | Фев | рал | Ь | | Ma | арт | | | Ап | эель | | | М | ай | | | Ин | онь | |
|------------------------|---|-----|------|------|---|-----|------|---|---|------|-----|---|---|-----|------|---|---|-----|-----|----|---|-----|------|----------|
| | | | | | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| Цветение in | | | | | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| situ | | | | | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | ÷ |
| | | | | | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| | | | | | | + | + | + | | | + | + | + | + | + | | | | | | | | | |
| Цветение ех | | | | | + | + | + | + | + | | + | + | + | + | | | | | | | | | | |
| situ (2020- 2023г.) | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | |
| 2 | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | |
| Месяц | | Ин | оль | | | Ав | густ | | (| Сент | ябр | ь | | Окт | ябр | Ь | | Hos | брь | e. | | Дек | абри | , |
| | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Цветение in | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | | | | | | | | |
| situ | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Цветение ех | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| situ (2020- 2023г.) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 18 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |

Г

Тип образования соцветий: гетерантный (Clayton, 2002)

Coelogyne cristata Lindl. var. hololeuca Rchb.f. (рис. 10).

От типичной формы отличается отсутствием желтого пятна на губе, более длинным корневищным участком побега и коловантным типом развития соцветий. Развивает систему побегов с чередующимися стерильными двулистными и фертильными безлистными побегами. Цветет в февралеапреле. Растет в горшечной культуре в оранжерее с холодным температурным режимом. В коллекции один клон, представленный двумя образцами (от частного лица, cult., 1990, 1994). Предположительно был привезен в ГБС РАН в 1947 г. из Германии, погиб в оранжерее, но был восстановлен из любительских коллекций.



Рисунок 10. Coelogyne cristata var. hololeuca.

Coelogyne cumingii Lindl. (рис. 11).

Эпифит или литофит среднего размера со слабо ребристыми овальными псевдобульбами. Соцветие развивается по генеративно-опережающему типу, несет 3–5 белых ароматных цветков диаметром ~ 6 см. Трехлопастная белая губа с 3 гребенчатыми выростами и несколькими желтыми пятнами в центре. Произрастает в низинных и низкогорных лесах Таиланда, Малайского п-ова, Суматры и Калимантана (300–2500 м). Цветет с марта по июнь. Растет в горшечной культуре в оранжерее с холодным температурным режимом. В коллекции один образец неизвестного происхождения.



Рисунок 11. Coelogyne cumingii.

Coelogyne mooreana Sander ex Rolfe (рис. 12).

Псевдобульбы овальные или вытянутые, веретеновидные, несут на вершине два кожистых листа. Тип образования соцветия – протерантный или синантный. Стеблевая часть оси соцветия прямостоячая или аркообразная, длиной до 9 см, цветоносная часть соцветия длиной до 11 см, цветоносные брактеи опадают.

Цветки открываются одновременно. Соцветие прямостоячее, высотой до 20 см, несет 4–8 крупных белых цветков с желтым или оранжевым пятном на губе. Губа трехлопастная, с густо расположенными в районе желтого пятна папиллозными выростами. Во Вьетнаме цветет в мае (Averyanov, Averyanova, 2005) и в октябре-ноябре (Averyanov, Averyanova, 2006). В оранжерее цветет трижды в год – весной, летом и осенью (табл. 7). Эндемик горных районов Вьетнама (1300 м над уровнем моря). В коллекции несколько клонов из природных местообитаний (Вьетнам, nat., 2001, 2002, 2003, 2008, 2009).



Рисунок 12. Coelogyne mooreana.

Таблица 7.

Спектр цветения *С. mooreana*: повторное (А-5). Тип образования соцветий: синантный или протерантный (Clayton, 2002; Averyanov, Averyanova, 2006)

| Месяц | | Янн | арь | | | Фев | рали | 5 | | Ma | арт | | | Апр | оель | Ĺ, | | M | ай | | | Ию | онь | |
|---|----|--------------|--------------------|-------|---|-----|------|---|----|----------------|--------------------|-------------|---|--|--|---|-----------------|--|---|-------------|---|-----|------|------------|
| | | | | | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | |
| Цветение in | | | | | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | |
| situ | | | | | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | + | + | + | | | | |
| Цветение ех | | | | | | | | | | | | | | | | + | + | + | + | + | | | | |
| situ (2020- 2023г.) | | | | | | | | | | | | | | | | + | + | + | + | ÷ | + | | | |
| 2 | | | | | | | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Месяц | | Ин | оль | | | Аві | уст | | (| Сент | ябр | ь | | Окт | ябрі | > | | Ноя | брь | | | Дек | абрн | , , |
| Месяц | | Ин | оль | | | Аві | уст | | • | Сент | ябр | ь | + | Окт + | ябрі + | , + | + | Ноя + | ібрь + | + | | Дек | абрн | , , |
| Месяц Цветение in | | Ин | оль | | | Аві | уст | | (| Сент | ябр | ь | +++ | Окт + + | ябрі + + | +++++ | + | Ноя + + | брь + + | + | | Дек | абри | • • |
| Месяц Цветение in situ | | Ин | оль | | | Аві | уст | | | Сент | ябр | Ь | + + + + | Окт + + + | ябрі + + + | + + + | + + + | H09 + + + | юрь + + + | + + + | | Дек | абри | , , |
| Месяц Цветение in situ | | Ин | оль | | | Аві | уст | | | Сент | ябр | Ь | + + + + + | Окт + + + | ябрі + + + | + + + + | + + + + + | Hos + + + + | юрь + + + + | + + + + | | Дек | абрн | > |
| Месяц Цветение in situ | | Ин | рль + | + | + | ABI | уст | | | Сент | тябр + | + | + + + + + + | OKT. + + + + | ябрі + + + + | + + + + + | + + + + + | H09 + + + + | тбрь + + + + + | + + + + | | Дек | абрн | |
| Месяц Цветение in situ Цветение ex | + | Ин + + | рль + + | + + | + | | уст | | + | Сент + + | ябр + + | ь + + | + + + + + + + + | Окт + + + + + | ябрі + + + + + + + | + + + + + | + + + + + + + | H09 + + + + + + | брь + + + + + + + | + + + + + | | Дек | абрн | |
| Месяц Цветение in situ Цветение ex situ (2020- 2023г.) | ++ | Ин + + | рль + + + | + + + | + | | Густ | | ++ | Сент + + | ябр + + + | ++++++ | + | Окт + + + + + + + | ябрі + + + + + + + + | + | + + + + + + + + | H09 + + + + + + + | ібрь + + + + + + + + + | + + + + + + | | Дек | абри | |

Секция Elatae Pfitz. & Kraenzl.

В секцию входит 15 видов, в коллекции Фондовой оранжереи ГБС РАН 7 видов.

Эпифиты среднего или крупного размера. Соцветия гистерантные за исключением двух видов, стеблевая часть оси соцветия в основании голая. Кожистые опадающие брактеи имеются между стеблевой и цветоносной частями оси соцветия, цветоносная часть соцветия развивает только один кластер цветков. Цветки открываются одновременно, у некоторых видов последовательно.

Coelogyne barbata Lindl. Ex Griff. (рис. 13).

Крупная целогина с гладкими яйцевидными псевдобульбами, суживающимися в верхней части. Соцветие терминальное, длиной 40–50 см, прямостоячее, с крупными прицветными брактеями. Рахис образует только один кластер цветков. Цветки белые, диаметром 5–8 см, раскрываются постепенно, начиная снизу. Губа с шоколадно-коричневым основанием, бахромчатая по краю. Растет как эпифит или литофит в низкогорных лесах Северо-Восточной Индии, Бутана, Непала, Мьянмы и Китая (1000–1800 м над уровнем моря). В природе цветет осенью и зимой (сентябрь-декабрь) (Clayton, 2002), в оранжерее – дважды в год – весной и осенью (табл. 8). Растет в горшечной культуре в оранжерее с теплым температурным режимом. В коллекции два клона, каждый из которых представлен одним образцом (Франция, cult.,1980 г.).



Рисунок 13. *Coelogyne barbata*. 42

Таблица 8.

Спектр цветения C. barbata: двукратное (А-4). Тип образования

| Месяц | Ян | варь | | Φ | евј | ралі | Ь | | M | арт | | | Апј | рель | | | М | ай | | | Ин | онь | |
|---|------------|---|---|---|-----|------|---|----------------------------|--|--|---|---|--|--|---|------------------|-------------------------|--------------------------|------------------|------------------|--------------------|--------------------------|------------------|
| | | | | | | | | | | 4 | | | | | | | | | | | | | |
| Цветение in | | | | | | | | | | | | | | | 34 | | | | | | | | |
| situ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | | | | | |
| Цветение ex | | | | | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | | | | |
| situ (2020- 2023г.) | | | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | |
| - 421 | | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | |
| | | - | - | | | | | | | | - | | | | | | | | | | | | 10 V |
| Месяц | И | оль | | Æ | Авг | уст | | | Сент | ябр | Ь | | Окт | ябр | Ь | | Hos | брь | | | Дек | абрі | 6 |
| Месяц | <u>И</u> і | оль | | Æ | Авг | уст | | + | Сент + | гябр + | ь + | + | Окт + | ябрі + | 6 + | + | Hos + | юрь + | + | + | Дек + | абрі + | 6 + |
| Месяц Цветение in | | оль | | | Авг | уст | | +++ | Сент + + | ябр + + | ь + + | + | Окт + + | ябр + + | 6 + + | + + | Hos + + | юрь + + | + + | + + | Дек + + | абрі + + | + + + |
| Месяц Цветение in situ | | оль | | | Авг | уст | | + + + | Сент + + + | ябр + + + | ь + + + | + + + | Окт + + + | ябр) + + + | + + + | + + + | Hos + + + | ю́рь + + + | + + + | + + + | Дек + + + | абрі + + + | + + + |
| Месяц Цветение in situ | | оль | | | АВГ | уст | | + + + + | Ceht + + + | ябр + + + + | ь + + + | + + + + | Окт + + + | н + + + + + | 6 + + + + | + + + + | Hos + + + + | ю́рь + + + | + + + + | + + + | Дек + + + | абри + + + | + + + + |
| Месяц Цветение in situ | | оль | | | АВГ | уст | | + + + + + | CeH1 + + + + + | на + + + + + + + | ь + + + + + + | + + + + | Окт + + + + + | ябр) + + + + + + | 6 + + + + + | + + + + + | Hos + + + + | ю́рь + + + | + + + + | + + + + | Дек + + + | абрт + + + + | + + + + |
| Месяц Цветение in situ Цветение ex | | оль | | | Авг | уст | | + + + + + + | CeH1 + + + + + + + | нарана + + + + + + + + + + | ь + + + + + + + + | + + + + + + | OKT + + + + + + + | ябр) + + + + + + + + + | + + + + + | + + + + | Hos + + + + | ю́рь + + + + | + + + + | + + + + | Дек + + + | абрт + + + | + + + + |
| Месяц Цветение in situ Цветение ex situ (2020- 2023г.) | | оль ———————————————————————————————————— | | | | уст | + | + + + + + + | CeHT + + + + + + + + + + | ябр + + + + + + + + + + | ь + + + + + + + + + + | + + + + + + + + + | OKT + + + + + + + + + | ябр) + + + + + + + + + + | + + + + + + + + + + | + + + + | Hos + + + + | ю́рь + + + + | + + + + | + + + + | Дек + + + | абрт + + + | + + + + |

соцветий: гистерантный (Clayton, 2002)

Coelogyne calcicola Kerr. (рис. 14).

Эпифит среднего размера с овальными, вытянутыми на вершине псевдобульбами. Малоцветковые терминальные соцветия развиваются по генеративно-запаздывающему типу, прямостоячие. Рахис образует только один кластер цветков и несет 6–7 наложенных друг на друга крупных брактей, в пазухах которых одновременно раскрываются цветки. Цветки диаметром 3 см, белые, с крупным оранжево-желтым пятном на губе. Растет в низкогорных лесах или как литофит в районах выхода известняков в Мьянме, Китае (Юньнань), Таиланде, Лаосе и Вьетнаме (900–1500 м над уровнем моря). Цветет с марта по июнь. Растет в горшечной и блочной культуре в оранжерее с теплым температурным режимом. В коллекции один клон, представленный одним образцом (Вьетнам, nat., 1990).



Рисунок 14. Coelogyne calcicola.

Coelogyne filipeda Gagnep. (рис. 15).

Эпифит или литофит среднего размера с коническими псевдобульбами и длинными корневищными участками побегов. Соцветия верхушечные, 4–9цветковые, с крупными прицветными брактеями, прямостоячие, развиваются по гистерантному типу. Рахис образует только один кластер цветков. Цветки диаметром 3 см, коричнево-белые. Эндемик Вьетнама. Цветет с января по март. Растет в горшечно-блочной культуре в оранжерее, с теплым температурным режимом. В коллекции один клон, представленный одним образцом (Вьетнам, nat., 2000-е гг.).



Рисунок 15. Coelogyne filipeda.

Coelogyne leucantha W.W.Sm. (рис. 16).

Эпифитная орхидея с длинными корневищными участками побегов, ребристыми, овально-продолговатыми, 4-гранными, двулистными псевдобульбами. Тип образования соцветий – гистерантный. Стеблевая часть оси соцветия прямая, цветоносная часть оси соцветия зигзагообразная, образует только один кластер цветков. Соцветия длиной 15-32 см, развивает 3-11 белых цветков с белой губой, несущей в центре бледно-желтое пятно. Цветки диаметром 2,5-3,0 см, развиваются в пазухах крупных, легко брактей (прицветников) опадающих цветоносных И раскрываются постепенно, начиная от основания. Родина – север Мьянмы, Вьетнам и юговосток Китая. Растет на лесных деревьях или как литофит вдоль речных берегов на высоте 1500–2600 м над уровнем моря. Цветет весной. В коллекции несколько клонов из природных местообитаний Вьетнама (Вьетнам, nat., 2000-2020-е гг.).



Рисунок 16. Coelogyne leucantha.

Coelogyne lockii Aver. (рис. 17).

Эпифит или литофит с цилиндрическими или овальными двулистными псевдобульбами длиной 2–5 см, листья с длинным черешковидным основанием (3–12 см). Тип образования соцветия – гистерантный. Соцветие прямостоячее, брактеи образуются между стеблевой и цветоносной частями оси соцветия. Цветоносная часть оси соцветия зигзагообразная, цветоносные брактеи опадают во время цветения. Цветки раскрываются одновременно, они широко раскрытые, белые, с желтым пятном и тремя продольными пластинчатыми килями на губе. Родина – Вьетнам, возможно Китай. Растет на деревьях или камнях во влажных мшистых первичных лесах на высоте 1100– 2200 м над уровнем моря. Цветет в апреле-мае (Clayton, 2002). Сбор и определение растений этого вида во Вьетнаме отмечено также в феврале (Аверьянов, Аверьянова, 2005) и в октябре (Аверьянов, Аверьянова, 2002). В коллекции несколько клонов из природных местообитаний Вьетнама (Вьетнам, nat., 2000–2020-е гг.).



Рисунок 17. Coelogyne lockii.

Coelogyne sanderae Kraenzl. ex O'Brien (рис. 18).

Эпифит или литофит среднего размера с продолговато-овальными 2листными псевдобульбами. Листья эллиптическо-ланцетные, складчатые. Соцветия верхушечные, 4–7-цветковые, с крупными прицветными брактеями, прямостоячие, развиваются по гистерантному типу. Цветки ароматные, диаметром 7,5 см, белые с желто-коричневым бахромчатым каллусом на губе. Вечнозеленые леса Мьянмы, Вьетнама и Южного Китая (1000–2000 м над уровнем моря). Цветет с апреля по июнь. Растет в горшечно-блочной культуре в оранжерее с теплым температурным режимом. В коллекции один клон, представленный одним образцом (Вьетнам, nat., 2002).



Рисунок 18. Coelogyne sanderae.

Coelogyne stricta (D. Don) Schltr. (рис. 19).

Эпифит крупного размера с овальными ребристыми псевдобульбами и прямостоячими терминальными соцветиями, развивающимися по генеративно-запаздывающему типу. Каждое соцветие несет 7–10 белых цветков с желто-белой губой. Цветки диаметром 2–3 см, развиваются в пазухах крупных брактей и раскрываются постепенно, начиная с основания. Растет на стволах широколиственных деревьев в первичных горных лесах, по берегам рек в Северо-Восточной Индии и Индокитае (900–2100 м над уровнем моря). Цветет с середины января до начала мая (табл. 9). В отличие от

двукратного цветения весной и осенью в природных местообитаниях, в оранжерее цветение этого вида стало однократным зимне-весенним, хотя и более растянутым. Растет в корзинах в оранжерее с холодным температурным режимом. В коллекции один клон, представленный тремя образцами (Вьетнам, nat., 1963).



Рисунок 19. Coelogyne stricta.

Таблица 9.

Спектр цветения C. stricta: однократное запаздывающее (А-3). Тип

образования соцветий: гистерантный (Clayton, 2002)

| Месяц | Я | нв | арь | g. | | Фев | рали | > | | Ma | прт | | | Апр | оель | | | Μ | ай | | | Ию | нь | |
|--|-------------|----|-----|----|---|-----|-------|---|---|------|-----|---|-------------|-------------|------------------|---------|-------------|---------|-------------|-------------|---|------|-----|--|
| | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | | | | |
| Цветение in | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | | | | |
| situ | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | | | | |
| | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | |
| Цветение ех | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | |
| situ (2020- 2023г.) | 13 | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | |
| | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | |
| Месяц | I | Лю | ль | | | Ав | уст | | (| Сент | ябр | Ь | | Окт | ябрі | > | | Ноя | брь | 8 | , | Дека | брь | |
| | | | | 1 | | | · · · | | _ | | | | | | | | | | | | | | _ | |
| | 1: | | | | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | |
| Цветение in | | | | | | | | | | | | | + | + + | + + | + + | + | + | + | + | | | | |
| Цветение in situ | 1 1 1 | | | | | | | | | | | | + + + | + + + | + + + | + + + + | + + + | ++++++ | ++++++ | + + + + | | | | |
| Цветение in situ | | | | | | | | | | | | | + + + + + | + + + | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + | + + + | + + + | | | | |
| Цветение in situ | | | | | | | | | | | | | + + + + | + + + | + + + | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + | | | | |
| Цветение in situ Цветение ex | | | | | | | | | | | | | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + | | | | |
| Цветение in situ Цветение ех situ (2020- 2023г.) | | | | | | | | | | | | | + + + + | + + + | + + + | + + + + | + + + | + + + + | + + + | + + + + | | | | |

Секция Flaccidae Lindl.

В секцию входит 9 видов, в коллекции Фондовой оранжереи ГБС РАН 4 вида.

Coelogyne flaccida Lindl. (рис. 20).

Эпифит или литофит среднего размера со слегка ребристыми псевдобульбами. Корневищный участок побега несет несколько коричневатосерых мертвых чешуй. Соцветие боковое, несет 5–12 ароматных кремовых цветков диаметром 4 см. Трехлопастная белая губа на боковых лопастях имеет желтые отметины, расписанные коричнево-пурпурными полосками. Растет в дождевых лесах Северо-Восточной. Индии и Индокитая (900–2000 м над уровнем моря). Цветет января до конца апреля (табл. 10). Растет в горшечной культуре в оранжерее с умеренным температурным режимом. В коллекции несколько клонов, представленных несколькими образцами (Германия, cult., 1947; Индия, nat., 1961; Вьетнам, nat., 1989, 1990, 1993, 1994).



Рисунок 20. Coelogyne flaccida.

Таблица 10.

Спектр цветения C. flaccida: однократное опережающее (А-2) Тип

образования соцветий: гетерантный (Clayton, 2002; Averyanov et al., 2016)

| Месяц | | Яне | варь | | 1 | Фев | ралі | ь | | Ma | арт | | | Ап | оель | | | Μ | ай | | Ию | онь | |
|------------------------|---|-----|------|---|---|-----|------|---|---|------|-----|---|---|-----|------|---|---|-----|-----|---|------|------|---|
| | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | |
| Цветение in | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | |
| situ | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | |
| | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | |
| | | | + | + | + | + | | | | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | |
| Цветение ех | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | |
| situ (2020- 2023г.) | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | |
| 1277 | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | |
| Месяц | | Ин | оль | | | Аві | густ | | (| Сент | ябр | Ь | | Окт | ябрі | 5 | | Hog | брь | a | Дека | абрн | > |
| ~ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Цветение in | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| situ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Цветение ex | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 2023г.) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |

Coelogyne huettneriana Rchb.f. (рис. 21).

Эпифит или литофит среднего размера с удлиненно-овальными псевдобульбами. Корневищный участок побега короткий и несет несколько коричневато-серых мертвых чешуй. Соцветие боковое, несет 4–8 цветков диаметром 5 см. Цветки белые, с желтым зевом губы, открываются одновременно и имеют мускусный запах. Растет в открытых вечнозеленых лесах Мьянмы, Таиланда, Лаоса и Вьетнама (1100–1200 м над уровнем моря). По данным Clayton (2002) цветет дважды в год с января по апрель и с конца октября по начало декабря (табл. 11). Во Вьетнаме цветет только в марте (Averyanov, Averyanova, 2002; 2005). В наших условиях повторность цветения вьетнамских растений стала двукратной, но осеннее цветение сместилось на период с более коротким днем. Растет в горшечной культуре в оранжерее с умеренным температурным режимом. В коллекции несколько клонов, представленных несколькими образцами (Германия, cult., 1947; Вьетнам, паt., 1990, 1994, 2001, 2013, 2014).



Рисунок 21. Coelogyne huettneriana.

Таблица 11.

Спектр цветения *С. huettneriana*: двукратное (А-4). Тип образования

|--|

| Месяц | | Январь Февраль 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1< | | | | | 5 | | Ma | ърт | | | Апр | эель | 1.111 1.111 | | Μ | ай | | | Ию | ЭНЬ | | |
|------------------------|---|---|-----|---|---|-----|-----|---|----|------|-----|---|-----|------|----------------|---|---|-----|-----|---|----|------|------|---|
| | | | | | | | | | + | + | + | + | | | | | | | | | | | | |
| Цветение in | | | | | | | | | + | + | + | + | | | | | | | | | | | | |
| situ | | | | | | | | | + | + | + | + | | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | + | + | + | + | | | | | | | | | | | | |
| | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | | | | | |
| Цветение ех | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | | | | |
| situ (2020- 2023г.) | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | | | |
| | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | | |
| Месяц | | Ин | оль | | | Abi | уст | | (| Сент | ябр | Ь | | Окт | ябрі | 6 | | Ноя | брь | | | Дека | абрь | , |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Цветение in | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| situ | | | | 4 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | + | + | + | | | | | |
| Цветение ex | | | | | | | | | | | | | | | | | + | + | + | + | | | | |
| situ (2020- 2023г.) | | | | | | | | | | | | | | | | + | + | + | + | + | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | | | |

Coelogyne trinervis Lindl. (рис. 22).

Крупный эпифит или литофит с удлиненно-грушевидными псевдобульбами. четырехгранными Тип образования соцветий протерантный или синантный. Соцветия аркообразные, несут 5-12 кремовокоричневых цветков диаметром 4 см с коричневыми полосами на боковых лопастях губы. Равнинные и низкогорные леса Индокитая и Юго-Восточной Азии (100-1600 м над уровнем моря). Цветет с сентября по декабрь, по сравнению со сроками цветения в природе, продолжительность однократного осеннего цветения практически не увеличилась, что явилось редким примером волнообразно-устойчивого цветения (А-1) в оранжерее умеренного климата (табл. 12). Растет в блочной культуре в оранжерее с теплым температурным режимом. В коллекции несколько клонов, представленных несколькими образцами (Вьетнам, nat., 1990, 1993, 1994, 1998; Таиланд, nat., 2009).



Рисунок 22. Coelogyne trinervis.

Таблица 12.

Спектр цветения *C. trinervis*: однократное, волнообразно-устойчивое (А-1). Тип образования соцветий: протерантный (Clayton, 2002; Averyanov et al., 2016)

| Месяц | | Янн | зарь | | Фев | ралі | Ь | | M | арт | | | Апр | оель | | | Μ | ай | | | Ин | онь | |
|---|---|-----|------|--|-----|------|---|---|----------------|--------------------|-------|-------|---------|----------------|-------|-----------------------|-----------------------------------|--|---------------------------------|----------------------------|--|---|---|
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Цветение in | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| situ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Цветение ех | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| situ (2020- 2023г.) | + | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| one de anacese vinterito 🕶 | + | + | + | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Месяц | | Ин | оль | | Аві | уст | | | Сент | ябр | ь | | Окт | ябрі | > | | Hos | брь | | | Дек | абри | 5 |
| Месяц | | Ин | оль | | Аві | уст | | (| Сент | ябр | ь | | Окт | ябрі | > | + | Hos + | брь + | + | + | Дек + | абри + | + |
| Месяц Цветение in | | Ин | оль | | Аві | уст | | | Сент | ябр | ь | | Окт | ябрі | > | + + | Hos + + | брь + + | + | + + | Дек + + | абри + + | +++ |
| Месяц Цветение in situ | | Ин | оль | | Аві | уст | | (| Сент | ябр | ь | | Окт | ябрі | > | + + + | Hos + + + | юрь + + + | ++++++ | + + + | Дек + + + | абри + + + | + + + + |
| Месяц Цветение in situ | | Ин | оль | | Аві | уст | | | Сент | ябр | ь | | Окт | ябрі | | + + + + | Hos + + + + | юрь + + + + | + + + + | + + + + | Дек + + + | абрт + + + | + + + + |
| Месяц Цветение in situ | | Ин | оль | | Аві | уст | | | Сент | ябр | ь | + | Окт. | ябрі | > | + + + | Hos + + + | юрь + + + + + | + + + + | + + + + | Дек + + + + | абрн + + + + | + + + + + + |
| Месяц Цветение in situ Цветение ex | | | оль | | Аві | уст | | + | Сент + + | ябр | ь | + | Окт | ябрі | + | + + + + + | Hos + + + + | юрь + + + + + + + + | + + + + + | + + + + + | Дек + + + + + + | абрн + + + + + + + | + + + + + + |
| Месяц Цветение in situ Цветение ex situ (2020- 2023г.) | | | | | | | | + | Сент + + | ябр + + + | ь | +++++ | Окт | ябрі + + | + | + + + + + | Hos + + + + + + | брь + + + + + + + + + | + + + + + + + | + + + + + + | Дек + + + + + + + + + | aбря + + + + + + + + + | + + + + + + + + + |

Coelogyne viscosa Rchb.f. (рис. 23).

Эпифит с узкоовальными или веретенообразными желобчатыми, глянцевыми двулистными псевдобульбми и узкими линейными листьями длиной 30–40 см, шириной 0,8–1,2 см. Тип образования соцветий – гистерантный. Соцветия прямостоячие, длиной 10–15 см, 2–4-цветковые. Цветки ароматные, диаметром до 4 см, белые или цвета слоновой кости, с желтыми и коричневыми отметинами на губе. Губа 3-лопастная, с 3 продольными коричневыми килями, идущими от её основания до кончика и с коричневыми прожилками на боковых лопастях. Родина – северо-восток Индии, Мьянма, Таиланд, п-ов Малайзия, Лаос, Вьетнам, юг Китая. Растет в вечнозеленых равнинных и первичных горных лесах на высоте 700–1000 м над уровнем моря. Цветет с января до апреля (табл. 13), а в Китае еще и в июле (Clayton, 2002). В оранжерее цветение более короткое, летнего цветения не наблюдали. В коллекции несколько клонов, представленных несколькими образцами (Вьетнам, nat., 1990, 1994, 2001, 2013, 2014).



Рисунок 23. Coelogyne viscosa.

Таблица 13.

Спектр цветения C. viscosa: однократное волнообразно-устойчивое (А-

| 1): Thi oopusoballin coubernin rerepairingin (Chayton, 2002 | 1) | . Тип | образования | соцветий: | гетерантный | (Clayton, | 2002) |
|---|----|-------|-------------|-----------|-------------|-----------|-------|
|---|----|-------|-------------|-----------|-------------|-----------|-------|

| Месяц | | Яні | зарь | • | 1 | Фев | рал | Ь | | Ma | арт | | | Апј | рель | ł | Μ | ай | | Ию |)НЬ | |
|------------------------|---|-----|------|---|---|-----|------|---|---|------|-----|---|---|-----|------|---|-----|-----|--|-----|------|--|
| | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | |
| Цветение in | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | |
| situ | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | |
| | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | |
| | | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | | | | | | | |
| Цветение ех | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | | | | | | |
| situ (2020- 2023r.) | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | | | | |
| ~ | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | | | | |
| Месяц | | Ин | ОЛЬ | | | Ав | густ | | (| Сент | ябр | Ь | | Окт | ябрі | ь | Ноя | брь | | Дек | абрь | |
| | + | + | + | + | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Цветение in | + | + | + | + | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| situ | + | + | + | + | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | + | + | + | + | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Цветение ех | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| situ (2020- 2023г.) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Notecter 761-943 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |

Секция Fuliginosae Pfitz. & Kraenzl.

В секцию входит 9 видов, в коллекции Фондовой оранжереи ГБС РАН 3 вида. Корневищные участки побегов обычно тонкие и длинные. Псевдобульбы овальные или обратнояйцевидные, двулистные. Тип развития соцветий – гистерантный или от протерантного до синантного. В основании стеблевой части соцветия имеются черепитчато сложенные брактеи.

Coelogyne fimbriata Lindl. (рис. 24).

Эпифит или литофит маленького размера с округлыми или овальными псевдобульбами. Тип развития соцветия – гистерантный, соцветие короткое, прямостоячее, несет от 1–2 золотисто-желтых или беловатых цветка. Цветки диаметром 2,5 см, лепестки очень узкие, почти шиловидные, губа трехлопастная, по краю бахромчатая, средняя лопасть несет 2 волнистых киля. Растет на стволах деревьев и на камнях вдоль речных потоков или вдоль опушек, на Северо-Востоке Индии, в Индокитае и Индонезии (500–2300 м над уровнем моря). Цветет с июля по ноябрь (Clayton, 2022), во Вьетнаме отмечено как зимнее (декабрь), так и весеннее (март, май) цветние (Averyanov, Averyanova, 2002, 2005, 2006) (табл. 14). Растет в горшечной культуре в оранжерее с теплым и холодным температурным режимами. В коллекции 5 клонов, представленных 20 образцами (Германия, cult., 1947; Непал, паt., 1959; Вьетнам, пat., 1983, 1990, 1993).



Рисунок 24. *Coelogyne fimbriata*. 55

Таблица 14.

Спектр цветения *С. fimbriata*: повторное (А-5). Тип образования

| Месяц | | Янв | варь | | | Фев | ралі | 6 | | M | арт | | | Aпj | эель | 0 | | Μ | ай | | | Ин | онь | |
|---|-----------------|---|--|---|----------------------------|-----------------------------------|-----------------------|---|---|-------------------------------|---|---|----------------------------|---|---|--|-----------------|--|---|---|---|---------------------|----------|--------|
| | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | |
| Цветение in | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | |
| situ | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | |
| | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | |
| | | | + | + | | | | + | + | | | | | | | | | | | | | | | + |
| Цветение ех | | + | + | + | + | | + | + | + | + | | | | | | | | | | | | | + | + |
| situ (2020- 2023г.) | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | + | + | + | + |
| | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | + | + | + | + |
| | | | | | | | | | | | | 2 · · · · · · · · · · · · · · · · · · · | | | | | | | | | | | | 1 m m |
| Месяц | | Ин | оль | | | Аві | уст | | (| Сент | ябр | ь | | Окт | ябрі | Ь | | Ноя | брь | | | Дек | абрь | , |
| Месяц | + | Ин + | оль + | + | + | Аві + | уст + | + | + | Сент + | тябр + | ь + | + | Окт + | ябрі + | ь + | + | Hos + | ібрь + | + | 6 | Дек | абрн | , , |
| Месяц Цветение in | +++ | Ин + + | оль + + | ++ | ++ | Аві + + | уст + + | ++ | +++ | Сент + + | ябр + + | Ь + + | ++ | Окт + + | ябрі + + | 6 + + | + | Hos + + | ібрь + + | ++ | | Дек | абрн | > |
| Месяц Цветение in situ | +++++++ | Ин + + | оль + + + | ++++++ | + + + + | ABI + + | уст + + | +++++++ | + + + | Сент + + | тябр + + + | ь + + + | +++++++ | Окт + + + | ябрі + + + | b + + + | + + + | Hos + + + | ю́рь + + + | +++++++ | | Дек | абрі | > |
| Месяц Цветение in situ | + + + + | Ин + + + | рль + + + | +++++++++++++++++++++++++++++++++++++++ | + + + + + | ABI + + + | уст + + + | +++++++++++++++++++++++++++++++++++++++ | + + + + | Сент + + + | тябр + + + | ь + + + | + + + + + | Окт + + + | ябрі + + + | + + + + | + + + + | Hos + + + | ю́рь + + + + | +++++++++++++++++++++++++++++++++++++++ | | Дек | абри | |
| Месяц Цветение in situ | + + + + + | Ин + + + + | оль + + + + + | + + + + + | + + + + + + | ABI + + + | уст + + + | + + + + | + + + + | Сент + + + | тябр + + + + | ь + + + + | + + + + + | Окт + + + + | ябрі + + + + | + + + + | + + + + + | Hos + + + + | брь + + + + | +++++++++++++++++++++++++++++++++++++++ | + | Дек: + | абрі | |
| Месяц Цветение in situ Цветение ex | + + + + + + | Ин + + + + + + | DJIB + + + + + + + + + + + | + + + + + + | + + + + + + + | ABI + + + + | + + + + | + + + + | + + + + + | Сент + + + | тябр + + + + + + | b + + + + + + | + + + + + + | Окт + + + + + + | ябр) + + + + + + + | b + + + + + + + + | + + + + + + | Hos + + + + + + + | брь + + + + + + | + + + + + + | + | Дек: + + | абрн | |
| Месяц Цветение in situ Цветение ex situ (2020- 2023г.) | + + + + + + + + | Ин + + + + + + + + + | DJIb + + + + + + + + + | + + + + + + + | + + + + + + | ABI + + + + + + | + + + + + | + + + + + | +++++++++++++++++++++++++++++++++++++++ | CeH1 + + + + + | ябр + + + + + + + + + + | ь + + + + + + + | + + + + + + | Окт + + + + + + + + | ябрі + + + + + + + + + | 6 + + + + + + + + + | + + + + + + + + | Hos + + + + + + + + + | тбрь + + + + + + + + + | + + + + + + | +++++++++++++++++++++++++++++++++++++++ | Дека + + + | абрн | + |

соцветий: гистерантный (Clayton, 2002)

Coelogyne ovalis Lindl. (рис. 25).

Эпифит или литофит небольшого размера с овальными или веретеновидными псевдобульбами. Соцветие терминальное, развивается по генеративно-запаздывающему типу, 1-2-цветковые. Цветки диаметром 3-4см, зеленовато-желтые с расписной коричневатой губой, бахромчатой по краю и заостренной на конце. Основное отличие цветка от *C. fimbriata* наблюдается в форме губы - менее рассеченной по краю и заостренной на конце, кроме того, в зеве губы имеется красное пятно. Растет в горных долинах северо-восточной Индии и Индокитая (600–2100 м над уровнем моря). Цветет с сентября по март (табл. 15). В природе цветет в августе-ноябре (Averyanov et al., 2016), в условиях оранжереи продолжительность цветения значительно увеличена, цветущие растения можно встретить в течение всего года, заисключением апреля и мая. Растет в корзинах, в оранжерее с холодным температурным режимом. В коллекции один клон, представленный десятью образцами (Индия, nat., 1961).



Рисунок 25. Coelogyne ovalis.

Таблица 15.

Спектр цветения *C. ovalis*: однократное запаздывающее (А-3). Тип образования соцветий: гистерантный (Clayton, 2002; Averyanov et al., 2016)

| Месяц | | Янв | зарь | 0 | | Фев | рали | 5 | | Ma | ърт | | | Апр | оель | | | Μ | ай | | | Ин | ЭНЬ | |
|---|-------|--------------|--------------------|-------|---|--|--|-------------|---|--------------------------|--|---------------------------------|-------------|------------------------------|------------------------------------|---|-------------------|--|--|-----------------|-------|----------------|----------------|---|
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Цветение in | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| situ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | | | | | | + | + | + | + |
| Цветение ех | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | | | | | + | + | + | + |
| situ (2020- 2023г.) | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | | | + | + | + | + |
| <i>,</i> | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | | | + | + | + | + |
| | | 5 × 1 | | 1 M M | 1. C. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Месяц | | Ин | оль | | | Аві | уст | | (| Сент | ябр | Ь | (| Окт | ябрі | , | | Ноя | брь | | | Дека | абрь | |
| Месяц | | Ин | оль | | + | Аві + | уст + | + | + | Сент + | ябр: + | ь + | + | Окт + | ябри + | + | + | Ноя + | брь + | + | | Дек | абрь | |
| Месяц Цветение in | | Ин | оль | | +++ | Аві + + | уст + + | +++ | (+ + | Сент + + | ябр + + | ь + + | + + | Окт + + | ябрі + + | ++++ | ++ | Ноя + + | брь + + | ++++ | , | Дек | абрь | |
| Месяц Цветение in situ | | Ин | оль | | + + + | ABI + + | yct + + | + + + + | + + + | Сент + + + | ябр + + + | ь + + + | + + + + | Окт + + + | ябри + + + | + + + + | + + + | Hos + + + | брь + + + | + + + | | Дек | абрь | · |
| Месяц Цветение in situ | | Ин | оль | | + + + + | ABI + + + + + | + + + + | + + + + | + + + + | Сент + + + | ябр + + + + | ь + + + + | + + + + | Окт + + + | ябри + + + | + + + + | + + + + + | Hos + + + + | брь + + + | + + + + | | Дек | абрь | |
| Месяц Цветение in situ | + | Ин | рль + | + | + + + + | ABI + + + + | yct + + + + + + | + + + + + | + + + + | Сент + + + | ябр + + + + + | b + + + + | + + + + + | Окт + + + | ябри + + + + | + + + + | + + + + + | Hos + + + + | брь + + + + | + + + + + | + | Дек | абрь | |
| Месяц Цветение in situ Цветение ex | + | Ин + + | рль + + | + | + + + + + | ABI + + + + + + | yct + + + + + + + | + + + + + + | + + + + + + | Сент + + + + | ябр + + + + + + + | b + + + + + + | + + + + + | Окт + + + | ябри + + + + | + + + + + + | + + + + + + + | Hos + + + + + + | брь + + + + + + | + + + + + + + | + + | Дек : | абрь | + |
| Месяц Цветение in situ Цветение ex situ (2020- 2023г.) | + + + | Ин + + | рль + + + | + + + | + + + + + + | ABI + + + + + + + | yct + + + + + + + + + + | + + + + + + | + | CeH1 + + + + | ябр + + + + + + + + + | b + + + + + + + + | + + + + + + | Окт + + + + + | ября + + + + + + | + | + + + + + + + + + | Hos + + + + + + + | брь + + + + + + + + + | + + + + + + + + | + + + | Дек: + + | абрь + + | + |

Coelogyne pallens Ridl. (рис. 26).

Эпифит среднего размера с овальными двулистными псевдобульбами и длинными И тонкими корневищными участками побегов. Соцветие терминальное, развивается по гистерантному типу и несет 1-2 золотистожелтых или беловатых цветка. Цветки диаметром 2,5-3,5 см, петалии узкие, почти шиловидные, губа трехлопастная, по краю бахромчатая. C. pallens отличается от *C. fimbriata* более крупными цветками, собранными в малоцветковую кисть, а также числом килей на губе: в отличие от *C. fimbriata* она имеет всего два длинных (боковых) и один короткий (центральный) киль. Родина – среднегорные леса Мьянмы, Таиланда, Малайзии, Вьетнама и Калимантана (1000–1600 м над уровнем моря). Цветет с октября по декабрь. Растет в горшечной культуре в оранжерее с теплым температурным режимом. В коллекции один клон, представленный двумя образцами (Вьетнам, nat., 2012).



Рисунок 26. Coelogyne pallens.

Секция Fuscescentes Linden et Rchb.f.

В секцию входит 7 видов, в коллекции Фондовой оранжереи ГБС РАН 3 вида. Псевдобулбы двулистные, тесно расположены, овальные, веретеновидные или цилиндрические. Тип образования соцветий – протерантный или синантный. В основании стеблевой части оси соцветия

имеется несколько брактей, рахис несет несколько цветков. Цветки тонкой текстуры с полупрозрачными лепестками и чашелистиками. Спинной чашелистик образует капюшон над колонкой, он крупнее боковых чашелистиков.

Coelogyne assamica Linden et Rchb.f. (рис. 27).

Эпифит среднего размера грушевидными двулистными с псевдобульбами. Соцветие малоцветковое, развивается по генеративноопережающему типу. Цветки диаметром 3,5 см, палево-желтые, губа окрашена более интенсивно, с параллельными красно-коричневыми полосками на боковых лопастях и оранжево-коричневым пятном в середине. Растет в первичных горных лесах или в прибрежных лесах Северо-Восточной Индии и Индокитая (700–1500 м над уровнем моря). По данным Clayton (2002) цветет в январе. В природных местах обитания Вьетнама цветет в ноябре-декабре (Averyanov et al., 2016). В оранжерее цветет с октября по начало апреля, по сравнению с цветением в природных местах обитания продолжительность цветения увеличена (табл. 16). Растет в горшечной культуре в оранжерее с теплым температурным режимом. В коллекции три клона, представленных несколькими образцами (от частного лица, cult., 1990; Вьетнам, nat., 1998, 1999).



Рисунок 27. Coelogyne assamica.

Таблица 16.

Спектр цветения *С. assamica*: однократное волнообразно-устойчивое (А-1). Тип образования соцветий: гетерантный (Clayton, 2002; Averyanov et al., 2016)



Coelogyne brunnea Lindl. (рис. 28).

Псевдобульбы двулистные, от веретеновидных до цилиндрических. Тип образования соцветия – синантный. Соцветие прямостоячее, с 4–5 короткими, черепитчато расположенными брактеями в районе стеблевой части оси соцветия и слабо зигзагообразной цветоносной частью оси соцветия, несущей 2-7 цветков. Цветки диаметром 3,5–5,0 см, желтые или желто-коричневые, на соцветии раскрываются постепенно, одновременно можно наблюдать открытыми 1-3 цветка. Губа с округлыми боковыми лопастями и широкой овальной или сердцевидной передней лопастью и тремя продольными прямыми килями. Родина – Северо-Восточная Индия, Мьянма, Китай, Таиланд, Лаос, Вьетнам. Эпифит на деревьях в вечнозеленых горных лесах и затененных долинах, поднимается на высоту 910–1200 м над уровнем моря. В природе цветет в марте и в октябре-декабре, в оранжерее тоже цветет дважды

в год, но, по сравнению с природными местообитаниями, продолжительность весеннего цветения увеличена, а осеннего, наоборот, сокращена (табл. 17). В коллекции один клон, представленный одним образцом (Вьетнам, nat., 2015).



Рисунок 28. Coelogyne brunnea.

Таблица 17.

Спектр цветения С. brunnea: двукратное (А-4). Тип образования

соцветий: гетерантный (Clayton, 2002)

| Месяц | | Яне | зарь | 0 | | Фев | ралн | , | | Ma | рт | | | Апр | оель | | | Μ | ай | | | Ию | энь | |
|---------------------------------------|-----|-------|---|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|-------|-----|-------|-------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| Цветение in situ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Цветение ех situ (2020- 2023г.) | + + | + + + | +++++++++++++++++++++++++++++++++++++++ | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + | + + + | + + | | | | | | | | | | | |
| Месяц | | Ин | оль | | | Аві | уст | | (| Сент | ябр | Ь | (| Окт | ябрі | , | | Ноя | брь | | , | Дека | абрь | |
| Цветение in situ | | | | | | | | | | | | | | | | | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + |
| Цветение ex situ (2020- 2023г.) | | | | | | | | | | | | | | + + + | + + + | + + + + | + + + + | + + + + | +++++++ | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + | + + |

Coelogyne fuscescens Lindl. (рис. 29).

Псевдобульбы двулистные, от веретеновидных до цилиндрических, при старении сморщиваются. Тип образования соцветия – протерантный, иногда – Соцветие прямостоячее, с 4-5 синантный. короткими, черепитчато расположенными брактеями в районе стеблевой части соцветия и слабо зигзагообразной цветоносной частью соцветия, несущей 2–10 цветков. Цветки открываются одновременно, цветоносные брактеи опадают. Цветки желтые или желтовато-зеленые, диаметром 5-6 см. Губа имеет округлые боковые лопасти и широкую овальную или сердцевидную переднюю лопасть, которая несет 3 продольных волнистых киля. Родина – Непал, Северо-Восточная Индия, Бутан, Мьянма, Китай, Таиланд. Растет как эпифит на замшелых стволах во влажных горных лесах на высоте 600–1800 м над уровнем моря. Цветет с октября до декабря. В коллекции один клон, представленный одним образцом.



Рисунок 29. Coelogyne fuscescens.

Секция Lawrenceanae Clayton

В секцию входит 2 вида, в коллекции Фондовой оранжереи ГБС РАН 2 вида. Эпифиты с довольно крупными, тесно расположенными двулистными псевдобульбами. Соцветия малоцветковые. Тип образования соцветий – гистерантный, стерильные брактеи образуются между стеблевой частью соцветия и рахисом. Сепалии длиной около 7 см, губа трехлопастная, с несколькими продольными килями. Родина – Таиланд и Вьетнам.

Coelogyne eberhardtii Gagnep. (рис. 30).

Эпифит яйцевидными среднего размера с или продолговатоверетеновидными ребристыми псевдобульбами, несущими на вершине два широколанцетных кожистых листа. Терминальное соцветие развивается по генеративно-запаздывающему типу и несет 1-2 цветка диаметром 10 см. Цветки бледно-желтые, с трехлопастной губой, имеющей три крупных центральных гребня и коричнево-охряную роспись внутри зева. Растет в первичных горных лесах Таиланда и Вьетнама (до 1500 м над уровнем моря). В природе цветет дважды в год – весной и осенью (Clayton, 2002), во Вьетнаме – только осенью (сентябрь-октябрь) (Averyanov et al., 2016). В культуре цветет с января по начало апреля и в ноябре, зимне-весеннее цветение более растянуто (табл. 18). Растет в горшечной культуре в оранжерее с теплым температурным режимом. В коллекции один клон, представленный одним образцом (Вьетнам, nat., 2001).



Рисунок 30. Coelogyne eberhardtii.

Таблица 18.

Спектр цветения C. eberhardtii: двукратное (А-4). Тип образования

| Месяц | | Яне | варь | | | Фев | ралі | 5 | | Ma | рт | | | Апр | оель | | | М | ай | | | Ин | онь | |
|--|---|-----|------|---|---|-----------|------|---|---------|-----------|---------|---------|---------|---------|-----------|---|---|---------------|---|---------------|---|------|------|-----------|
| | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | |
| Цветение in | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | |
| situ | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | |
| | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | |
| | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | | | | | |
| Цветение ех | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | | | | |
| stu (2020- 2023г.) | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | | | |
| 32 | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | | |
| Месяц | | Ин | оль | | | Ав | тост | | (| Сент | ябр | Ь | | Окт | ябрі | | | Ноя | брь | | | Пек | ոնու | |
| | | | | | | 201220120 | | | | | mol. | | | | F | · | | | . P.S | | 1 | цека | tohn | · · · · · |
| | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | цека | topb | |
| Цветение in | | | | | 2 | | | | + + | + + | + + | + + | ++ | + + | + + | + + | + | ++ | + + | + | , | | 1000 | |
| Цветение in situ | | | | | | | | | + + + | + + + | + + + | + + + | + + + | + + + | + + + + | + + + | + + + | + + + | + + + | + + + | | | | |
| Цветение in situ | | | | | | | | | + + + + | + + + + + | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + + | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + + | + + + + | | | | |
| Цветение in situ | | | | | | | | | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + + + | + + + + + + | +++++++++++++++++++++++++++++++++++++++ | + + + + | | | | |
| Цветение in situ Цветение ex situ (2020 | | | | | | | | | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + + | +++++++++++++++++++++++++++++++++++++++ | + + + + + | | | | |
| Цветение in situ Цветение ex situ (2020- 2023г.) | | | | | | | | | + + + | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + | + + + + | + | + | + + + + + + + | + | + + + + + + + | | | | |

соцветий: гистерантный (Clayton, 2002)

Coelogyne lawrenceana Rolfe. (рис. 31).

Эпифит среднего размера с яйцевидными ИЛИ продолговатопсевдобульбами, веретеновидными несущими на вершине два широколанцетных кожистых листа. Соцветие терминальное, развивается по генеративно-запаздывающему типу и несет до 6 довольно крупных цветков диаметром 8–10 см. Цветки бледно-желтые, с трехлопастной губой, имеющей три крупных центральных гребня и коричнево-охряную роспись внутри зева. Растет в первичных горных лесах в Гималаях и во Вьетнаме (до 2500 м над уровнем моря). По данным Clayton (2002), в природе цветет в феврале-марте, во Вьетнаме – в декабре-январе (Averyanov et al., 2002). В оранжерее цветет с января по апрель и в сентябре (табл. 19). Растет в горшечной и блочной культуре в оранжерее с теплым температурным режимом. В коллекции несколько клонов, представленных несколькими образцами (Вьетнам, nat., 1982, 2001, 2013, cult. 2006).



Рисунок 31. Coelogyne lawrenceana.

Таблица 19.

Спектр цветения *С. lawrenceana*: двукратное (А-4). Тип образования соцветий: гистерантный (Clayton, 2002)

| Месяц | a. | Янв | зарь | i. | | Февј | ралі | Ь | | Ma | ърт | | | Апј | рель | 0 | | Μ | ай | | | Ию | онь | |
|---|----|-----|------|----|---|------|------|--------------|---|-------------|-------------|-------------|----|-----|------|-------|---|-----|-----|---|-----------|-------------------------|----------------------------|-------------|
| | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | | | | |
| Цветение in | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | | | | |
| situ | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | | | | |
| | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | _ | | | | | | | | | | | |
| | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | |
| Цветение ех | | + | + | + | + | + | + | | | | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | |
| situ (2020- 2023г.) | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | |
| | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | |
| Maar | - | 77 | | | | | | | | - | - | | | | - | | | | - | ÷ | | | | 10 |
| месяц | | Ин | оль | | | ABI | густ | 9 010 - 1 | • | сент | яор | ь | 10 | Окт | ябрі | Ь | 1 | Hos | юрь | | | Дек | абри | > |
| месяц | | Ин | оль | | | ABI | густ | | (| сент | яор | ь | | Окт | пора | 5 | | Hos | юрь | | + | Дек: + | абрн + | + |
| цветение in | | Ин | оль | | | Аві | густ | | | ент | gob. | ь | | Окт | ябрі | | | Hos | юрь | | +++ | Дек: + + | абрн + + | ++++ |
| Месяц Цветение in situ | | | | | | | уст | | | ент | aop | ь | | | ябрі | | | Hos | юрь | | + + + | Дек: + + + | абрн + + + | + + + |
| месяц Цветение in situ | | | | | | | Густ | | | ент | | ь | | | ябрі | | | | юрь | | + + + + + | Цек: + + + | абрн + + + | + + + + + |
| месяц Цветение in situ | | | | | | | | | + | + | + | + | | | | | | | | | + + + + + | Цек: + + + | абрн + + + | + + + + + |
| иветение in situ Цветение ex | | | | | | | | | ++ | + + | + + | ++ | | | | | | | юрь | | + + + + | цек: + + + | 46 p F + + + + | + + + + |
| Месяц Цветение in situ Цветение ex situ (2020- 2023г.) | | | | | | | | + | +++++++++++++++++++++++++++++++++++++++ | + + + | + + + | ь + + | + | | | | | | | | + + + + | <u>+</u> + + + | абрн + + + + | + + + + |

Секция Lentiginosae Pfitz. & Kraenzl.

В секцию входит 19 видов, в коллекции Фондовой оранжереи ГБС РАН 2 вида.

Coelogyne lentiginosa Lindl. (рис. 32).

Эпифит или литофит маленького, или среднего размера с эллипсоидными продолговато-овальными или четырехгранными, суживающимися на конце псевдобульбами. Тип образования соцветия – гистерантный. Соцветие несет 4–5 цветков диаметром 4 см. Цветки ароматные, зеленовато-желтые, с трехлопастной губой, имеющей три крупных центральных гребня и коричнево-охряную роспись внутри зева. Растет в вечнозеленых полулистопадных или сухих равнинных лесах, а также в саванно подобных местообитаниях в Мьянме, Таиланде и Вьетнаме (500–1300 м над уровнем моря). В культуре цветет раньше, чем в природе (с конца октября до конца января) (табл. 20). Растет в горшечной культуре в оранжерее с теплым температурным режимом. В коллекции один клон, представлен одним образцом (Вьетнам, nat., 1998).



Рисунок 32. Coelogyne lentiginosa.

Таблица 20.

Спектр цветения *C. lentiginosa*: однократное опережающее (А-2). Тип образования соцветий: протерантный (Clayton, 2002; Averyanov, Averyanova, 2002)

| Месяц | | Яне | зарь | c | | Фев | рали | 5 | | Ma | ърт | | Апр | эель | 0 | | Μ | ай | | | Ин | онь | |
|------------------------|---|-----|------|---|---|-----|------|---|---|------|-----|---|-----|------|---|---|-----|-----|---|---|-----|------|---|
| | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | | | |
| Цветение in | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | | | |
| situ | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | | | |
| | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Цветение ех | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| situ (2020- 2023г.) | + | + | + | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | + | + | + | + | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Месяц | | Ин | оль | | | Аві | густ | | (| Сент | ябр | Ь | Окт | ябрі | 5 | | Ноя | брь | | | Дек | абрь | , |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Цветение in | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| situ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | | |
| Цветение ех | | | | | | | | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | _ | |
| Situ (2020- 2023г.) | | | | | | | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| | | | | | | | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + |

Coelogyne odoratissima Lindl. (рис. 33).

Эпифит с овальными или почти округлыми двулистными псевдобульбы. Соцветие верхушечное, длиной 5–10 см, прямостоячее, 2–5 цветковое, развивается одновременно с молодым побегом. В основании соцветия имеются крупные влагалищные чешуи. Прицветники продолговато-овальные, вогнутые. Цветки белые, широко раскрытые, восковидные, очень ароматные, диаметром 4 см. Губа 3-лопастная, белая со светло-желтым пятном в середине и тремя продольными складчатыми каллусами. Родина – юг Индии, о. Шри Ланка. Растет в субтропических низкогорных и высокогорных лесах на высоте 1000–2700 м над уровнем моря. В природе цветет летом и поздней осенью. В коллекции один клон, представлен одним образцом.



Рисунок 33. Coelogyne odoratissima.

Секция Moniliformes Carr.

В секцию входит 10 видов, в коллекции Фондовой оранжереи ГБС РАН 1 вид. Тип образования соцветий – гистерантный или синантный, стеблевая часть оси соцветия состоит всего из одого удлиненного междоузлия, без брактей в основании, цветоносная часть оси соцветия с короткими сближенными междоузлиями. Каждое соцветие может цвести в течение нескольких лет подряд. Родина – Ява, Суматра, Калимантан.

Coelogyne monilirachis Carr. (рис. 34).

Эпифит среднего размера с зеленовато-пурпурными побегами и соцветиями. Псевдобульбы овально-конические, однолистные. Листья эллиптические, заостренные, с выраженным черешковидным основанием. Тип образования соцветия – гистерантный, соцветие вначале горизонтальное, затем поникающее, оно постоянно нарастает и образует бутоны в течение всего года. Цветоносные брактеи опадают вовремя ресупинации цветка. Соцветие с утолщенными междоузлиями цветоносной части оси (рахиса), многоцветковое, способно образовать более 40 цветков. Цветки белые с легким розоватым оттенком, губа с тремя продольными килями, колонка розовая. Цветки раскрываются постепенно, обычно на соцветии можно видеть только один полностью сформированный и раскрытый цветок. Родина – о.

Калимантан, растет как эпифит в тенистых низкогорных лесах на высоте 1200– 1700 м над уровнем моря. В природных местах обитания цветет в течение всего года (февраль, май, август, ноябрь) (Clayton, 2002), в условиях культуры соцветие нарастает постоянно и образует бутоны, которые в зимнее время года обычно опадают, цветки раскрываются только в условиях длинного дня (с марта по июнь) (табл. 21). В коллекции один клон, представленный одним образцом (Калимантан, nat., 2000-е годы).



Рисунок 34. Coelogyne monilirachis в оранжерее.

Таблица 21.

Спектр цветения *С. monilirachis*: постоянное (А-6). Тип образования

| Месяц | 5 | Янв | арь | | Февј | ралі | Ь | | Ma | арт | | | Апј | эель | 23 | | М | ай | | | Ин | онь | |
|---|---|-----|-----|---------|-------------------------|---------------------------|---|---|------|-----|-------|---|-----|------|----|-----------|-------------------------|--------------------------|-----------|--|-----|------|--------|
| | | | | + | + | + | + | | | | | | | | | + | + | + | + | | | | |
| Цветение in | | | | + | + | + | + | | | | | | | | | + | + | + | + | | | | |
| situ | | | | + | + | + | + | | | | | | | | | + | + | + | + | | | | |
| | | | | + | + | + | + | | | | | | | | _ | + | + | + | + | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | | | | | |
| Цветение ex | | | | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | |
| 2023г.) | | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | |
| | | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | |
| | | - | | _ | | _ | | | - | | | | | _ | | | | | | | | | |
| Месяц | | Ию |)ЛЬ | | Аві | уст | | (| Сент | ябр | Ь | | Окт | ябрі | 6 | | Hos | брь | | | Дек | абрн | , , |
| Месяц | | Ию |)ЛЬ | + | Аві + | уст + | + | • | Сент | ябр | ь | | Окт | ябрі | 5 | + | Hos + | ю́рь + | + | | Дек | абрн | , |
| Месяц Цветение in | | Ию | оль | + + | Аві + + | уст + + | ++ | | Сент | ябр | Ь | | Окт | ябрі | 5 | ++ | Hos + + | брь + + | + | The second secon | Дек | абрн | |
| Месяц Цветение in situ | | Ию | оль | + + + | ABI + + | + + + | +++++++ | | Сент | ябр | Ь | | Окт | ябрі | | + + + + | Hos + + + | ю́рь + + + | +++++++ | | Дек | абрн | |
| Месяц Цветение in situ | | Ию | ль | + + + + | ABI + + + + | yct + + + | +++++++++++++++++++++++++++++++++++++++ | | Сент | ябр | ь | | Окт | ябрі | | + + + + + | Hos + + + + | ю́рь + + + + | + + + + + | | Дек | абрн | |
| Месяц Цветение in situ | | Ию | оль | + + + + | ABI + + + + | + + + + | +++++++ | | Сент | ябр | ь | | Окт | ябрі | | + + + + + | Hos + + + | юрь + + + | + + + + | | Дек | абрн | |
| Месяц Цветение in situ Цветение ex | | Ию | оль | + + + | ABI + + + | + + + + | + + + + | | Сент | ябр | ь | | Окт | ябрі | | + + + + | Hos + + + | ібрь + + + | + + + + | | Дек | абрн | |
| Месяц Цветение in situ Цветение ex situ (2020- 2023г.) | | | | + + + | ABI + + + | + + + + | + + + + | | Сент | ябр | ь | | Окт | ябрі | | + + + + | Hos + + + | ю́рь + + + + | + + + + | | Дек | абрн | |

соцветий: гистерантный (Clayton, 2002)

Секция Ocellatae Pfitz. & Kraenzl.

В секцию входит 5 видов, в коллекции Фондовой оранжереи ГБС РАН 2 вида. Псевдобульбы тесно сближены, овальные, обратно-яйцевидные или грушевидные. Тип образования соцветий – гистерантный, протерантный, синантный или гетерантный. Стеблевая часть оси соцветия может иметь брактеи или оставаться голой. Цветоносная часть оси соцветия одно- или многоцветковая, цветоносные брактеи опадающие. Цветки белые, лепестки и чашелистики почти одинаковой длины, губа белая с четкими ярко-желтыми пятнами на боковых лопастях и/или на передней лопасти. Губа несет городчатые или папиллозные выросты. Родина – горные районы Северо-Восточной Индии и Индокитая.

Coelogyne corymbosa Lindl. (рис. 35).

Миниатюрный эпифит с овальными ИЛИ ромбоидальными псевдобульбами и коричневатыми корневищными брактеями. Соцветия терминальные, развиваются по генеративно-опережающему типу, прямостоячие или изогнутые, несут 2–5 снежно-белых или слегка зеленоватых цветков. Цветки диаметром 7 см, восковидные, ароматные, раскрываются одновременно. Губа несет 4 охряно-желтых окаймленных пятна. Встречается на деревьях, растущих у края леса или на влажных крутых склонах гор Северо-Восточной Индии, Бутана, Непала, Китая и Вьетнама (1400-3000 м над уровнем моря). Цветет с июня по сентябрь. Растет в горшечно-блочной культуре в оранжерее с холодным температурным режимом. В коллекции один клон, представленный одним образцом (Вьетнам, nat., 1998).



Рисунок 35. Coelogyne corymbosa.

Coelogyne nitida Lindl. (рис. 36).

Эпифит или литофит небольшого размера с овальными или слегка вытянутыми псевдобульбами. Соцветие терминальное, развивается по генеративно-опережающему типу, прямостоячее или слегка изогнутое, несет 3–8 белых цветков диаметром 4 см. Губа с охряно-желтыми пятнами в центре. Растет как эпифит на деревьях и как литофит на покрытых мхом камнях на северо-востоке Индии и в Индокитае (1300–2600 м над уровнем моря). В природе цветет осенью (октябрь-ноябрь), а в оранжерее - с января по май (табл. 22). Растет в блочной культуре в оранжерее с умеренным температурным режимом. В коллекции два клона, несколько образцов (Англия, cult., 1987; Непал, nat., 2015).



Рисунок 36. *Coelogyne nitida*.

Таблица 22.

Спектр цветения C. nitida: однократное опережающее (А-2). Тип

образования соцветий: протерантный (Clayton, 2002)

| 8 | Янв | варь | | | Фев | рали | | | Ma | ърт | | | Апр | оель | | | М | ай | | | Ию | онь | |
|----|-----|--------|--|---|---|--|--|---|---|---|---|---|---|--|--|--|--|---|---|--|---|---|---|
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | + | + | ++ | | | | | | + | + | + | + | + | + | ++ | + | ++ | + | | | | | |
| ++ | + | + | ++ | ++ | ++ | + | + | + | ++ | ++ | ++ | ++ | + | + | ++ | + | + | + | + | | | | |
| | Ин | оль | | | Аві | уст | | (| Сент | ябр | Ь | | Окт | ябрн | ` | | Ноя | брь | | , | Дека | абрь | , |
| | | | | | | | | | | | | ++ | +++ | + | + + | + + | +++ | + | ++ | | | | |
| | | | | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | |
| | | | | | | | | | | | | , | | 1 | 1 | 1 | | | , | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | + | нн | Январь I I <tdi< td=""> <</tdi<> | Унвари I I I I </th <th>Январь О I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I<!--</th--><th>Унварь Февр I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I <tdi< th=""><th>Январь Феврали I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I</th><th>Февраль I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I</th><th>Январь Февраль I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I<</th><th>Январь Февраль Ма I</th><th>Январь Февраль Март I</th><th>Январь Февраль Март I</th><th>Январь Февраль Март I</th><th>Январь Февраль $Mapt$ Апр I<th>Январь Февраль Март Апрель 1<!--</th--><th>Январь Февраль Март Апрель 1<!--</th--><th>Январь Февраль Март Апрель Опрель Парт Апрель Парт Апрель Парт П</th><th>Январь Февраль Март Апрель <math>Mapr $Mapr$</math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></th><th>Январь Февраль Март Апрель Марть Апрель Май 1</th><th>Январь Февраль Март Апрель Март Апрель Март Карт Март Карт Карт</th><th>$HBapb$ \PhieBparb $Mapr$ $Arr perb$ $Ma\ddot{r}$ $Ma\bar{r}$ 1 <t< th=""><th>$H H B I P I$ $P C B B P I P I$ $M P I$ $A \Pi P I I$ $A \Pi P I I$ $M I I I I$ $M I I I I I I I$ $M I I I I I I I I I I I I I I I I I I I$</th><th></th></t<></th></th></th></th></tdi<></th></th> | Январь О I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I </th <th>Унварь Февр I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I <tdi< th=""><th>Январь Феврали I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I</th><th>Февраль I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I</th><th>Январь Февраль I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I<</th><th>Январь Февраль Ма I</th><th>Январь Февраль Март I</th><th>Январь Февраль Март I</th><th>Январь Февраль Март I</th><th>Январь Февраль $Mapt$ Апр I<th>Январь Февраль Март Апрель 1<!--</th--><th>Январь Февраль Март Апрель 1<!--</th--><th>Январь Февраль Март Апрель Опрель Парт Апрель Парт Апрель Парт П</th><th>Январь Февраль Март Апрель <math>Mapr $Mapr$</math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></th><th>Январь Февраль Март Апрель Марть Апрель Май 1</th><th>Январь Февраль Март Апрель Март Апрель Март Карт Март Карт Карт</th><th>$HBapb$ \PhieBparb $Mapr$ $Arr perb$ $Ma\ddot{r}$ $Ma\bar{r}$ 1 <t< th=""><th>$H H B I P I$ $P C B B P I P I$ $M P I$ $A \Pi P I I$ $A \Pi P I I$ $M I I I I$ $M I I I I I I I$ $M I I I I I I I I I I I I I I I I I I I$</th><th></th></t<></th></th></th></th></tdi<></th> | Унварь Февр I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I <tdi< th=""><th>Январь Феврали I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I</th><th>Февраль I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I</th><th>Январь Февраль I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I<</th><th>Январь Февраль Ма I</th><th>Январь Февраль Март I</th><th>Январь Февраль Март I</th><th>Январь Февраль Март I</th><th>Январь Февраль $Mapt$ Апр I<th>Январь Февраль Март Апрель 1<!--</th--><th>Январь Февраль Март Апрель 1<!--</th--><th>Январь Февраль Март Апрель Опрель Парт Апрель Парт Апрель Парт П</th><th>Январь Февраль Март Апрель <math>Mapr $Mapr$</math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></th><th>Январь Февраль Март Апрель Марть Апрель Май 1</th><th>Январь Февраль Март Апрель Март Апрель Март Карт Март Карт Карт</th><th>$HBapb$ \PhieBparb $Mapr$ $Arr perb$ $Ma\ddot{r}$ $Ma\bar{r}$ 1 <t< th=""><th>$H H B I P I$ $P C B B P I P I$ $M P I$ $A \Pi P I I$ $A \Pi P I I$ $M I I I I$ $M I I I I I I I$ $M I I I I I I I I I I I I I I I I I I I$</th><th></th></t<></th></th></th></th></tdi<> | Январь Феврали I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I | Февраль I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I | Январь Февраль I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I I< | Январь Февраль Ма I | Январь Февраль Март I | Январь Февраль Март I | Январь Февраль Март I | Январь Февраль $Mapt$ Апр I <th>Январь Февраль Март Апрель 1<!--</th--><th>Январь Февраль Март Апрель 1<!--</th--><th>Январь Февраль Март Апрель Опрель Парт Апрель Парт Апрель Парт П</th><th>Январь Февраль Март Апрель <math>Mapr $Mapr$</math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></th><th>Январь Февраль Март Апрель Марть Апрель Май 1</th><th>Январь Февраль Март Апрель Март Апрель Март Карт Март Карт Карт</th><th>$HBapb$ \PhieBparb $Mapr$ $Arr perb$ $Ma\ddot{r}$ $Ma\bar{r}$ 1 <t< th=""><th>$H H B I P I$ $P C B B P I P I$ $M P I$ $A \Pi P I I$ $A \Pi P I I$ $M I I I I$ $M I I I I I I I$ $M I I I I I I I I I I I I I I I I I I I$</th><th></th></t<></th></th></th> | Январь Февраль Март Апрель 1 </th <th>Январь Февраль Март Апрель 1<!--</th--><th>Январь Февраль Март Апрель Опрель Парт Апрель Парт Апрель Парт П</th><th>Январь Февраль Март Апрель <math>Mapr $Mapr$</math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></th><th>Январь Февраль Март Апрель Марть Апрель Май 1</th><th>Январь Февраль Март Апрель Март Апрель Март Карт Март Карт Карт</th><th>$HBapb$ \PhieBparb $Mapr$ $Arr perb$ $Ma\ddot{r}$ $Ma\bar{r}$ 1 <t< th=""><th>$H H B I P I$ $P C B B P I P I$ $M P I$ $A \Pi P I I$ $A \Pi P I I$ $M I I I I$ $M I I I I I I I$ $M I I I I I I I I I I I I I I I I I I I$</th><th></th></t<></th></th> | Январь Февраль Март Апрель 1 </th <th>Январь Февраль Март Апрель Опрель Парт Апрель Парт Апрель Парт П</th> <th>Январь Февраль Март Апрель <math>Mapr $Mapr$</math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></math></th> <th>Январь Февраль Март Апрель Марть Апрель Май 1</th> <th>Январь Февраль Март Апрель Март Апрель Март Карт Март Карт Карт</th> <th>$HBapb$ \PhieBparb $Mapr$ $Arr perb$ $Ma\ddot{r}$ $Ma\bar{r}$ 1 <t< th=""><th>$H H B I P I$ $P C B B P I P I$ $M P I$ $A \Pi P I I$ $A \Pi P I I$ $M I I I I$ $M I I I I I I I$ $M I I I I I I I I I I I I I I I I I I I$</th><th></th></t<></th> | Январь Февраль Март Апрель Опрель Парт Апрель Парт Апрель Парт П | Январь Февраль Март Апрель $Mapr Mapr Mapr $ | Январь Февраль Март Апрель Марть Апрель Май 1 | Январь Февраль Март Апрель Март Апрель Март Карт Март Карт Карт | $HBapb$ \PhieBparb $Mapr$ $Arr perb$ $Ma\ddot{r}$ $Ma\bar{r}$ 1 1 <t< th=""><th>$H H B I P I$ $P C B B P I P I$ $M P I$ $A \Pi P I I$ $A \Pi P I I$ $M I I I I$ $M I I I I I I I$ $M I I I I I I I I I I I I I I I I I I I$</th><th></th></t<> | $H H B I P I$ $P C B B P I P I$ $M P I$ $A \Pi P I I$ $A \Pi P I I$ $M I I I I$ $M I I I I I I I$ $M I I I I I I I I I I I I I I I I I I I$ | |
Секция Prolifirae Lindl.

В секцию входит 6 видов, в коллекции Фондовой оранжереи ГБС РАН 1 вид. Эпифиты или литофиты среднего размера с продолговато-коническими или продолговато-овальными двулистными псевдобульбами и длинными и тонкими малоцветковыми верхушечными соцветиями, с зигзагообразным рахисом и крупными брактеями. Соцветия гистерантные, с интеркалярным цветорасположением, нарастают и цветут в течение нескольких сезонов, цветоносные брактеи во время цветения опадают. Каждый кластер развивает от 3 до 10 цветков. Цветки маленькие, диаметром 1–2 см, раскрываются одновременно. Родина – влажные горные леса Южной Азии от Непала до Малайского полуострова.

Coelogyne prolifera Lindl. (рис. 37).

Эпифит маленького или среднего размера, с продолговатыми сжатыми с боков псевдобульбами, продолговато-ланцетными складчатыми листьями. Соцветие терминальное, развивается по генеративно-запаздывающему типу, способно к повторному цветению в течение нескольких сезонов, несет 3–10 цветков. Цветки диаметром 1,0–1,5 см, желтые или зеленоватые, с сильно завернутой назад губой. Растет в холодных горных лесах С.-В. Индии и Индокитая (900–2300 м над уровнем моря). Цветет с марта по май. Растет в блочной культуре в оранжерее с холодным температурным режимом. В коллекции два клона, каждый из которых представлен одним образцом (Англия, cult., 1987).



Рисунок 37. Coelogyne prolifera.

Секция Speciosae Pfitz. & Kraenzl.

В секцию входит 19 видов, в коллекции Фондовой оранжереи ГБС РАН один вид, представленный подвидом (Коломейцева, Коваль, 2022).

Coelogyne speciosa subsp. fimbriata (J.J.Sm.) Gravendeel. (рис. 38).

Эпифит среднего размера с яйцевидными слегка ребристыми псевдобульбами длиной около 6 см. Соцветия терминальные, развиваются по генеративно-опережающему типу, поникающие, довольно тонкие и короткие, несут 2–3 крупных цветка. Цветки диаметром 8 см, золотисто-желтые или желтовато-зеленые с бело-коричневой бахромчатой губой. Родина – Малайский арх., о-ва Суматра и Ява. В природе цветет в течение всего года (январь, март, май, июнь), в оранжерее цветущие растения можно также встретить в течение всего года, чаще – с марта по май и с сентября по ноябрь (табл. 23), но цветущие растения можно встретить в оранжерее в любое время года. Растет в корзинах в оранжерее с холодным температурным режимом. В коллекции один клон, представленный несколькими образцами (Германия, cult., 1947).



Рисунок 38. Coelogyne speciosa subsp. fimbriata

Таблица 23.

Спектр цветения C. speciosa subsp. fimbriata: повторное (А-5). Тип

образования соцветий: синантный или протерантный (Clayton, 2002)

| Месяц | | Яш | варь | | 3 | Фев | ралі | Ь | | M | арт | | | Апј | оель | 0 | | Μ | ай | | | Ин | онь | |
|---|---|---|---|--------------------------------------|-------|-----|-------------|-----------|--------|----------------|----------|-------------|-------|--------------------|---------------------|-------------|---|---------------|--------------------|-------|-------|---------------|---------------------|--|
| | + | + | + | + | | | | | + | + | + | + | | | | | + | + | + | + | | | | |
| Цветение in | + | + | + | + | | | | | + | + | + | + | | | | | + | + | + | + | | | | |
| situ | + | + | + | + | | | | | + | + | + | + | | | | | + | + | + | + | | | | |
| | + | + | + | + | | | | | + | + | + | + | | | | | + | + | + | + | | | | |
| | + | + | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Цветение ех | + | + | + | | | | | · · · · · | | | | | | | | | | | | | | | | |
| situ (2020- 2023г.) | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | | | | | | | | | | + |
| , | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | | | | | | | | | + |
| | | | | | | | | | | _ | | | | | | | | _ | | | | | | 1. · · · · · · · · · · · · · · · · · · · |
| Месяц | | Ин | оль | | | Ав | густ | | | Сент | ябр | ь | | Окт | ябр | Ь | | Hos | ібрь | | ŝ | Дек | абрі | > |
| Месяц | + | Ин + | оль + | + | | Ав | уст | 0 | • | Сент | гябр | ь | | Окт | ябрі | ь | | Hos | брь | | | Дек | абрі | , , [|
| Месяц Цветение in | + + | Ин + + | оль + + | + + | | Ав | уст | è | (| Сент | ябр | ь | | Окт | ябр | 6 | | Hos | брь | | 2 | Дек | абрі | |
| Месяц Цветение in situ | + + + | Ин + + + | оль + + + | + + + + | | Ав | уст | | | Сент | гябр | ь | | Окт | ябр | 6 | | Hos | брь | | 8 | Дек | абрі | |
| Месяц Цветение in situ | +++++++++++++++++++++++++++++++++++++++ | Ин + + + | оль + + + + | + + + | | AB | уст | | | Сент | ябр | Ь | | Окт | ябр | 6 | | Hos | брь | | | Дек | абрі | |
| Месяц Цветение in situ | + + + + | Ин + + + + | оль + + + + + + + | + + + + | + | AB | уст + | + | + | Сент | гябр | ь + | + | Окт | ябр) | + | | Hos | юрь + | + | + | Дек + | абрі | + |
| Месяц Цветение in situ Цветение ex | + + + + + | Ин + + + + + + + | оль + + + + + + + + + + | + + + + + + | + | AB | + + | + | + | Сен 1 | сябр | ь + + | + | Окт + + | ябр) + + | + | + | Hos + | юрь + + | + | + | Дек + + | абрі | ++ |
| Месяц Цветение in situ Цветение ех situ (2020- 2023г.) | + + + + + | Ин + + + + + + + + + | • + + + + + + + + + + + + + + + + + | + + + + + + + + | +++++ | AB | + + + | + + + | ++++++ | Сент + + | тябр | ь + + | + + + | Окт + + + | ябр) + + + | + + + | + | Hos + + | юрь + + + | +++++ | +++++ | Дек + + | абрі + + + | +++++ |

Секция Tomentosae Pfitz. & Kraenzl.

В секцию входит 26 видов, в коллекции Фондовой оранжереи ГБС РАН 4 вида. Эпифиты. Псевдобульбы тесно сближенные, короткие или удлиненные, обратнояйцевидные или грушевидные, иногда явно ребристые, двулистные. Тип образования соцветий гетерантный, протерантный или синантный. Стеблевая часть соцветия короткая, с несколькими брактеями в основании, цветоносная часть соцветия слабо зигзагообразная, поникающая, многоцветковая. Цветоносные брактеи не опадают при цветении. Цветки раскрываются почти одновременно и сохраняют декоративность 1–2 недели. Число килей на губе варьируется у разных видов. Родина – о. Ява, Суматра, Калимантан и Филиппинские острова.

<u>Coelogyne hirtella J.J.Sm. (рис. 39).</u>

Эпифит, литофит, редко – наземное растение среднего и крупного сближенными яйцевидными желобчатыми размера co двулистными псевдобульбами. Листья жесткие, от ланцетных до линейных, с хорошо заметной срединной жилкой, постепенно сужаются к основанию. Соцветия протерантные или синантные, прямостоячие или изогнутые, длиной 7–18 см, 5-10 цветковые с редко расставленными, последовательно открывающимися ароматными цветками. Цветки диаметром 5–7 см, белые с желто-коричневой губой, средняя лопасть которой несет 4 хорошо заметных продольных киля. Цветет зимой, весной и летом (декабрь-май, июль-август). Встречается в Брунее, Калимантане, Сабахе и Борнео, растет в густых открытых вересковых и моховых низкогорных лесах на высоте от 600 до 2350 м над уровнем моря. Растет в горшке в оранжерее с теплым температурным режимом. В коллекции один клон, представлен одним образцом (Калимантан, nat., 2001).



Рисунок 39. Coelogyne hirtella.

Coelogyne pulverula Teijsm. & Binn. (рис. 40).

Довольно крупный эпифит с удлиненно-грушевидными ребристыми псевдобульбами. Соцветия боковые, поникающие, многоцветковые, слегка зигзагообразные, длиной иногда более 60 см, цветков иногда более 30. Цветки диаметром 3–5 см, кремово-коричневые, с широкими коричневыми полосами на боковых лопастях губы и с белой полосой на передней лопасти. Губа с широкими коричневыми полосами на боковых лопастях и с белой полосой на передней лопасти. Равнинные и низкогорные леса Таиланда, Малайского пова, о-вов Калимантан и Суматра (300–1900 м над уровнем моря). В природных местах обитания цветет в течение всего года, за исключением июня. В оранжерее чаще цветет весной, с марта по май (табл. 24), но отдельные цветущие растения можно встретить в течение всего года. Растет в подвешенном кашпо в оранжерее с теплым температурным режимом. В коллекции один клон, представленный одним образцом (Чехословакия, cult., 1987).



Рисунок 40. Coelogyne pulverula.

Таблица 24.

Спектр цветения С. pulverula: повторное (А-5). Тип образования

| Месяц | | Янв | варь | | | Февј | ралі | Ь | | Ma | арт | | | Апр | оель | ġ. | | Μ | ай | | | Ию | онь | |
|---|-----------|-------------------|-------------------------|---------|---------|--------------------------------|------------------|-----------|------------------|---------------------|-------------------------|------------------|-----------|---------------------|--------------------------|-----------|-----------|-------------------------|--------------------------|---------|---------|----------------------------|--------------------------|---------|
| | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | ÷ | + | + | + | + | + | + | + | | | | |
| Цветение in | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | |
| situ | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | |
| | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | + | + | + | + | | | | | | | | |
| Цветение ex | | | | | | | | | | | | | + | + | + | + | | | | | | | | |
| situ (2020- 2023г.) | 2 | | | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | |
| 8663 | | | | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Месяц | | Ин | оль | | | Аві | уст | l. | (| Сент | ябр | Ь | | Окт | ябрі | 5 | | Hos | брь | | | Дека | абрн | , |
| Месяц | + | Ин + | оль + | + | + | Аві + | туст + | + | + | Сент + | ябр + | ь + | + | Окт + | ябри + | + | + | Hos + | ю́рь + | + | + | Дек: + | абрн + | • |
| Месяц Цветение in | ++ | Ин + + | оль + + | + + | + + | Аві + + | туст + + | +++ | ++++ | Сент + + | ябр + + | ь + + | ++ | Окт + + | ябрі + + | +++ | ++ | Hos + + | ю́рь + + | +++ | + + | Дек: + + | абрн + + | + + |
| Месяц Цветение in situ | + + + | Ин + + | рль + + + | + + + | + + + | ABI + + | туст + + | +++++++ | + + + | Сент + + + | тябр + + + | ь + + + | + + + + | Окт + + | ябрі + + + | + + + + | + + + | Hos + + + | ю́рь + + + | + + + + | + + + | Дек: + + + | абрн + + + | + + + |
| Месяц Цветение in situ | + + + + + | Ин + + + | рль + + + + | + + + + | + + + + | ABI + + + + + | + + + + | + + + + + | + + + + | сент + + + | ябр + + + + | ь + + + | + + + + + | Окт. + + + | ябри + + + + | + + + + + | + + + + + | Hos + + + + | ю́рь + + + + | + + + + | + + + + | Дек: + + + + | абрн + + + + | + + + + |
| Месяц Цветение in situ | + + + + | Ин + + + | рль + + + | + + + + | + + + + | ABI + + + + | + + + | + + + + + | + + + + | Сент + + + | ябр + + + + | ь + + + | + + + + + | Окт + + + | ябрі + + + | + + + + | + + + + | Hos + + + + | ібрь + + + + | + + + + | + + + | Дек: + + + + | абрн + + + | + + + + |
| Месяц Цветение in situ Цветение ex | + + + + | Ин + + + | рль + + + | + + + + | + + + | ABI + + + + + | + + + | + + + + | + + + + | Сент + + + | ябр + + + | ь + + + | + + + + | Окт + + + | ябрт + + + | + + + + | + + + + | Hos + + + | ібрь + + + + | + + + + | + + + | Дек: + + + | абрн + + + | + + + + |
| Месяц Цветение in situ Цветение ex situ (2020- 2023г.) | + + + + | Ин + + + | рль + + + | + + + + | + + + + | ABI + + + | + + + + | + + + + | + + + + | Сент + + + | ябр + + + + | ь + + + | + + + + | Окт + + + | ябрт + + + | + + + + | + + + + | Hos + + + + | ю́рь + + + + | + + + + | + + + + | Дек: + + + | абрн + + + | + + + + |

соцветий: гистерантный (Clayton, 2002)

Coelogyne rochussenii De Vriese (рис. 41).

Стволовой эпифит с крупными, суживающимися кверху ребристыми двулистными псевдобульбами. Соцветия боковые, поникающие, длиной до 70 см, многоцветковые, иногда каждое соцветие развивает более 40 цветков. Цветки коричнево-желтые, диаметром 3–5 см. Все цветки на соцветии открываются почти одновременно, сохраняют свежесть около недели и издают тонкий приятный аромат. Родина - влажные леса Малайзии, о-ва Суматра и Филиппинские, растет на высоте 0–1500 м над уровнем моря. Цветет в октябре и ноябре. Растет в корзинах в оранжерее с теплым температурным режимом. В коллекции один клон, представлен одним образцом (Сингапур, cult., 1981).



Рисунок 41. Coelogyne rochussenii.

Coelogyne swaniana Rolfe. (рис. 42).

Побеги с длинными корневищными участками (2-5)CM) И однометамерными гранеными, двулистными псевдобульбами высотой до 14,5 образования соцветий – гетерантный (боковой). Соцветие Тип CM. поникающее, мнгоцветковое. Стеблевая часть соцветия сравнительно короткая, в ее основании имеются брактеи, цветоносная часть соцветия длинная, слабо зигзагообразная, длиной до 30 см, развивает до 17 цветков. Цветки на соцветии раскрываются одновременно, цветоносные брактеи не опадают, завязь с редкими короткими волосками. Цветки диаметром 5-7 см, белые или кремовые, губа трехлопастная с коричневыми продольными полосками и 2-4 продольными коричневыми килями на передней лопасти. Родина – Малайский п-ов, о. Суматра и Калимантан (от уровня моря до 2000 м). Растет как эпифит крон деревьев, в густых или открытых лесах, иногда как наземное растение в слое гумуса или как литофит на скалах. В природных местах обитания цветение может наблюдаться в течение всего года. В коллекции один клон, представленный одним образцом (Калимантан, nat., 2001 г.).



Рисунок 42. Coelogyne swaniana.

Coelogyne tomentosa Lindl. (рис. 43).

Крупный эпифит со слегка ребристыми продолговатыми ИЛИ псевдобульбами. коническими, двулистными Соцветия боковые, поникающие, длиной около 45 см, развивают до 20 желтоватых цветков диаметром 5–7 см, которые раскрываются одновременно. Трехлопастная губа красно-коричневыми боковыми лопастями и тремя гребневидными с продольными валиками, переходящими в центре передней лопасти в бахромчатые выросты. Встречается на небольших высотах от Таиланда до Индонезии. В природе цветет в течение всего года, максимальное цветение наблюдается с апреля по октябрь. В оранжерее цветущие растения можно также можно встретить в течение всего года, но чаще с января по май (табл. 25). В культуре может зацвести в любое время года, но наиболее часто цветет летом и осенью (ноябрь). Растет в корзинах в оранжерее с теплым температурным режимом. В коллекции один клон, представленный 20 образцами (Германия, cult., 1947).



Рисунок 43. Coelogyne tomentosa.

Таблица 25.

Спектр цветения *С. tomentosa*: однократное опережающее (А-2). Тип

образования соцветий: гетерантный (Clayton, 2002)

| Месяц | | Яне | варь | | | Фев | ралі | 6 | | Ma | прт | | | Апј | оель | | | Μ | ай | | | Ию | ЭНЬ | |
|---|---------------|--|---|---------------|-----------------|--|--|---|------------------|---------------------|-------------------------|-----------------------|---------|--------------------|-------------------------------|---|-------|-----|---------------|---|---------------------------------------|------|------|---|
| | | | | | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| Цветение in | | | | | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| situ | | | | | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| | | | | | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | + | + | + | + |
| Цветение ех | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | + | + | + | + |
| situ (2020- 2023г.) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | + | + | + | + |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | + | + | + | + |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Месяц | | Ин | р оль | <u> </u> | | Аві | уст | | (| Сент | ябр | Ь | | Окт | ябрі | | | Ноя | брь | | | Дек | абрь | |
| Месяц | + | Ин + | оль + | + | + | Аві + | уст + | + | (| Сент + | ябр + | Ь + | + | Окт + | ябри + | + | | Ноя | брь | | , | Дек | абрь | |
| Месяц Цветение in | + + | Ин + + | оль + + | + + | + + | Аві + + | туст + + | +++ | +++ | Сент + + | ябр + + | ь + + | + | Окт + + | ябри + + | +++ | | Ноя | брь | | · · · · · · · · · · · · · · · · · · · | Дек | абрь | |
| Месяц Цветение in situ | + + + + | Ин + + + | оль + + + | + + + | + + + + | A BI + + | уст + + | + + + | + + + | Сент + + + | ябр + + + | ь + + + | + + + | Окт + + | ябри + + + | + + + + | | Ноя | брь | | , , , , , , , , , , , , , , , , , , , | Дек: | абрь | |
| Месяц Цветение in situ | + + + + | Ин + + + | оль + + + | + + + + | + + + + | ABI + + + | -yct + + + | + + + + + | + + + + | Сент + + + | ябр + + + + | b + + + + | + + + + | Окт + + + | ябрн + + + + | + + + + + | | Ноя | брь | | | Дек: | абрь | • |
| Месяц Цветение in situ | + + + + + + | Ин + + + + | оль + + + + | + + + + + | + + + + + | ABI + + + + | yct + + + + | + + + + | + + + + + | Сент + + + | ябр + + + | b + + + | + + + + | Окт + + + | ябри + + + | + + + + + | + | H05 | брь | | , , , | Дек: | абрь | |
| Месяц Цветение in situ Цветение ex | + + + + + + | Ин + + + + + + + | DJIB + + + + + + + | + + + + + + | + + + + + + + | ABI + + + + + + | yct + + + | + + + + | + + + + | Сент + + + | ябр + + + + | ь + + + | + + + + | Окт + + + | ябрн + + + + | + + + + + + | + + | Hos | брь + | | | Дек: | абры | |
| Месяц Цветение in situ Цветение ex situ (2020- 2023г.) | + + + + + + + | Ик + + + + + + + + | DJIB + + + + + + + + + | + + + + + + + | + + + + + + + + | ABI + + + + + + + | yct + + + + + + + + + + + + + + + + + + + | + | + + + + | Сент + + + | ябр + + + + | ь + + + | + + + + | Окт + + + | ября + + + + + | + | + + + | H09 | брь + + | + | | Дек | абрь | |

Секция Verrucosae Pfitz. & Kraenzl.

В секцию входит 9 видов, в коллекции Фондовой оранжереи ГБС РАН 2 вида.

Coelogyne mayeriana Rchb.f. (рис. 44).

Эпифитная овальными ребристыми или наземная орхидея, с псевдобульбами побегов. корневищными И длинными участками Терминальное соцветие развивается по генеративно-опережающему типу и несет 5-12 цветков, диаметром 7 см. Цветки яблочно-зеленые, с лимонным запахом, губа с черными отметинами в зеве. Растет на стволах деревьев, в гумусной подстилке, а также в мангровых зарослях в Малайзии, на о-вах Суматра, Ява и Калимантан (до 100 м над уровнем моря). Цветет с июня по октябрь. Растет в блочной культуре в оранжерее с теплым температурным режимом. В коллекции один клон, представленный одним образцом (Чехословакия, hort., 1987).



Рисунок 44. Coelogyne mayeriana.

Coelogyne pandurata Lindl. (рис. 45).

Довольно крупный эпифит с яйцевидными, неявно четырехгранными псевдобульбами. Тип образования соцветий – протерантный. Соцветия

аркообразные или поникающие, несут 10–15 крупных ароматных зеленых цветков диаметром 7,5 см. Губа трехлопастная, с черными бархатистыми гребешками и бородавочками. Растет на крупных деревьях в жарких речных долинах, иногда встречается в наземных местообитаниях от Малайского п-ова до о. Калимантан. Цветет с марта по июль. Растет в корзинах в оранжерее с теплым температурным режимом. В коллекции два клона, представленных тремя образцами (Вьетнам, nat., 1994).



Рисунок 45. Coelogyne pandurata.

3.3. Дифференциация спектров цветения в условиях интродукции

Выращивание в оранжерейной культуре выявило потенциальные способности некоторых видов *Coelogyne* к изменению времени цветения в течение года, что не было характерно для них в природных местах обитания. Например, в одном из горных регионов Вьетнама выявлены орхидные, с различной периодичностью цветения и активного роста, причем, некоторые виды использовали вегетационный период в месте своего произрастания частично. Климатический полностью, а другие ритм местности модифицировался внутри биотопов, которые имели свои собственные формационные ритмы, отличающиеся по времени вегетационного периода от усредненного климатического ритма местности (Коломейцева, Кузнецов, 2006). Наши исследования показали, что адаптивные реакции большинства видов *Coelogyne*, интродуцированных из районов Юго-Восточной Азии в условия Фондовой оранжереи ГБС РАН, способствовали более или менее успешному совмещению самых ответственных этапов индивидуального развития с наиболее благоприятными сезонами в течение года. В то же время, периодичность развития некоторых видов *Coelogyne* в условиях Фондовой оранжереи ГБС РАН подчиняется не только экзогенным ритмам, зависящим от действия внешних факторов и следующим за изменениями окружающей среды, но и их эндогенным ритмам.

Проявление экзогенных ритмов растений, зависящих от действия внешних факторов и следующих за изменениями, происходящими во внешней среде и их эндогенных ритмов, контролируемых внутренними факторами, проявлялись в различных формах покоя. Так же, как и в природе, сроки колебались годам, цветения Coelogyne В оранжерее ПО отражая метеорологические особенности текущего года и предыдущих лет. Приняв колебания фенологических ритмов растений в природных местах обитания за исходный «тип устойчивого цветения» (Аврорин, 1953), в условиях интродукции мы всегда наблюдали спектр цветения, который отклонялся в ту или другую сторону от природного спектра. Спектр устойчивого цветения, строго повторяющего фазы цветения в природе, не продемонстрировал ни один из экспериментальных видов Coelogyne.

Нами было установлено, что спектр волнообразно-устойчивого цветения, при котором запаздывающее цветение чередуется с опережающим и при этом незначительно отличается от фаз цветения вида в природе, продемонстрировали всего четыре вида – *C. assamica, C. brachyptera, C. trinervis, C. viscosa.* Цветение остальных видов отклонялось от природного ритма в ту или другую сторону.

При выращивании в оранжерее сохранили природные ритмы двукратного цветения *C. barbata, C. brunnea, C. eberhardtii, C. huettneriana*. А однократно цветущая в природе *C. lawrenceana* в оранжерее стала цвести два раза в год. *C. nitida*, в природе обычно цветущая осенью, в культуре стала развивать соцветия в зимне-весенний период.

Повторное цветение в течение года – широко распространенное явление у *Coelogyne*. В условиях культуры некоторые виды способны цвести не только по два раза в год, но и спонтанно в течение всего года. Причем это не только островные виды из секций Speciosae и Tomentosae, но и горные виды, например, эндемик Вьетнама *Coelogyne mooreana*. По нашим наблюдениям, повторное цветение связано не только образованием нескольких С последовательных побегов в течение года, но и с типом формирования соцветий. Например, два близкородственных вида C. cristata и C. mooreana развивают гетерантное (боковое) и синантное (верхушечное) соцветие соответственно. Из этих двух видов значительно чаще цветет C. mooreana, встретить растения этого вида цветущими в оранжерее можно весной, летом и осенью. По сравнению с *C. cristata*, которой необходим период покоя сразу же после цветения, *С. тоогеана* быстрее нарастает вегетативно, поскольку характерный для нее синантный тип образования терминального соцветия сопряжен с побегообразованием.

При культивировании оранжерейных В условиях некоторые генеративные особи орхидей в течение десятков лет наращивают вегетативные побеги, но никогда не цветут из-за неподходящих климатических условий (низкий уровень освещенности, отсутствие периода покоя и др.). Как холодолюбивые горные растения, почти все континентальные *Coelogyne* нуждаются в стимулировании цветения с помощью понижения температуры и сокращения полива, но теплолюбивые островные виды негативно реагируют на понижение температуры ниже 10° С и недостаточную влажность воздуха. В тоже время некоторые островные виды из секции Moniliforme в фазе цветения находятся постоянно, а развитие одного соцветия продолжается непрерывно в течение нескольких лет.

Среди ежегодно цветущих в оранжерее *Coelogyne* оказалось несколько видов (в основном, представленных единственным образцом), цветения которых мы ни разу не наблюдали. Это *C. hirtella, C. lentiginosa, C. odoratissima, C. pandurata, C. prolifera.* У очень интересного с точки зрения

длительности и периодичности цветения вида *С. prolifera*, представленного в коллекции двумя клонами, моменты цветения 2000–2023 гг. были нами пропущены, однако результаты изучения его многолетних интеркалярных соцветий вошли в настоящее исследование.

3.4. Типы взаимного развития вегетативной и генеративной частей вегетативно-генеративных побегов

согласно Жизненной формой Coelogyne, классификации E.C. Смирновой (1990), является корневищное растение с дихазиальной, монохазиальной или ди-, монохазиальной системой побегов, каждый побег имеет одно бульбовидно утолщенное междоузлие, непосредственно под ним узлы сближены. Соцветие верхушечное или боковое, состоящее из нескольких или многих цветков, часто зацветающее до разрастания псевдобульбы. Соцветие большинства видов *Coelogyne* обычно определяется как простая брактеозная кисть с акропетально распускающимися цветками (Смирнова, 1990), однако наши анатомические исследования это не подтверждают – нижняя завязь *Coelogyne* не имеет цветоножки и цветки являются сидячими. Ввиду отсутствия цветоножки у цветка мы считаем соцветия большинства представителей рода *Coelogyne* брактеозным колосом.



Рисунок 46. Типы развития соцветий *Coelogyne*: а – протерантный; б – синантный; в – гистерантный; г – гетерантный (боковое соцветие); д – коловантный.

У многих видов *Coelogyne* рост соцветия и цветение явно опережает полное развитие листьев и утолщение псевдобульб (протерантный тип развития, рис. 46а). Наиболее часто встречается тип развития верхушечного соцветия, при котором элементы вегетативной и генеративной сферы развиваются одновременно (синантный тип развития, рис. 466). Имеются виды, у которых сначала полностью разворачивается лист и дорастает до конечных размеров вегетативный участок побега, и лишь тогда начинается рост соцветия и цветение (гистерантный тип развития, рис. 46в). У некоторых видов *Coelogyne* образуются не верхушечные, а боковые (гетерантные) соцветия, которые развиваются из 1-3 корневищных почек в основании псевдобульбы (рис. 46г). После цветения такие боковые соцветия полностью отмирают, но иногда, при сбое ритма развития, в основании бокового соцветия наблюдается присутствие недоразвитой псевдобульбы (Коломейцева, 2004, 2005). В системе побегов с чередующимися стерильными (никогда не развивающими соцветий) и фертильными недоразвитыми побегами нами выявлен особый тип образования верхушечного соцветия – коловантный (рис. 46д).

Среди представителя рода *Coelogyne* коловантный тип образования верхушечного соцветия выявлен нами впервые у C. cristata var. hololeuca (Коваль, Коломейцева, 2022). Эта орхидея, обитающая на больших высотах (1600-2000 м над уровнем моря) в восточных Гималаях, Тибете, Непале, Китае, является симподиально нарастающим длиннокорневищным эпифитом среднего размера с ди-, монохазальной, двупорядковой, многометамерной системой побегов. Псебдобульбы гладкие, яйцевидные. Листья эллиптическоланцетные, острые, слегка волнистые, без ярко выраженного черешка. Соцветие верхушечное, рост и развитие генеративного побега происходит по генеративно-опережающему (гистерантному) типу с образованием недоразвитых псевдобульб, которые чередуются с нормальными, полноразмерными, но стерильными побегами. Постоянное чередование стерильного и фертильного побегов дает основание считать этот тип

образования соцветия коловантным (от греч. коловос – поврежденный, ущербный и антос – цветок) (Коломейцева, 2004, 2005).

Нами было установлено, что у *Coelogyne* секционное деление коррелирует с типом развития соцветий, но в секциях Coelogyne, Flaccidae, Lentiginosae, Ocellatae имеются виды с разными типами развития соцветий. Теневыносливые виды демонстрируют многократное повторное цветение в течение года. Появление аномальных вегетативно-генеративных побегов с терминальными соцветиями происхождение боковых указывает на корневищных соцветий *Coelogyne cristata* от предков с терминальными соцветиями. Наряду с вертикально направленными соцветиями некоторые *Coelogyne* развивают поникающие соцветия, хорошо приспособленные к эпифитному образу жизни в кроне дерева. Кроме того, *Coelogyne* представляют особый интерес из-за наличия у них не только односезонных, но и многосезонных соцветий, что делает род отличной моделью для изучения их строения. Сведения о морфологических особенностях образования таких соцветий, их структуре и ритмах развития в литературе отсутствуют.

3.5. Структурно-ритмологическая организация соцветий Coelogyne

Ритмологическая трактовка понятия «соцветие» включает только одну фазу видимого роста репродуктивного органа, образованного в результате силлепсиса (одновременного роста материнского и боковых побегов без периода покоя) (Нухимовский, 1986). Таким образом, соцветия, живущие не больше одного сезона, соответствуют одной конструкционной единице (или одному модулю, или одной флоральной единице). С точки зрения структурного подхода соцветие всегда представляет собой однолетний побег (Troll, 1964). Попытка ввести в систему Тролля терминологию для генеративного побега, сохраняющегося в течение нескольких сезонов, привели к появлению терминов «последовательное цветение» (Cremers, 1986), «многолетнее соцветие» (Weberling, 1982), «соцветие с пролепсисом» (то есть развитие осей второго порядка после периода покоя) (Cremers, 1986),

«интеркалярное цветорасположение» (Кузнецова, 1991; Костина и др., 2022). Концептуальные и терминологические разночтения в морфологии соцветий привели к разработке нового представления о соцветиях, основанных на их онтогенезе, с учетом различных типов меристем и особенностей развития (Tucker, Grimes, 1999). Сравнительный анализ морфологических и анатомических особенностей соцветий *Coelogyne* из разных секций выявил 3 структурно-ритмологических типа соцветий – односезонные, интеркалярные и всесезонные.

3.5.1. Односезонные соцветия на примере C. ovalis

C. ovalis характеризуется следующими взаимными ритмами развития вегетативного и генеративного участков побега: вегетативный участок побега развивается с октября до августа следующего года, формирование соцветия – с апреля до сентября – октября. Соцветие длиной 5–9 см, прямостоячее или изогнутое, появляется на вершине аркообразно зрелой утолщенной псевдобульбы. Тип образования соцветия – гистерантный, то есть вегетативно-опережающий, особенность состоит в том, что завершение утолщения псевдобульбы идет одновременно с началом роста генеративного участка на ее вершине. Генеративный участок вегетативно-генеративного побега развивается без периода покоя (силлептически) и несет от одного до четырех цветков. Цветки ресупинантные (рис. 47А), без выраженных цветоножек (сидячие), на соцветии чередуются, образуя двурядную слабо зигзагообразную короткую ось.



Рисунок 47. Соцветие *C. ovalis* и *C. prolifera*. А – односезонное соцветие и цветок *C. ovalis*, зеленая вставка – последняя неразвитая почка с зачатком верхушечного цветка; Б – рудиментарный верхушечный цветок *C. ovalis*, красная стрелка – зачатки чашелистиков, желтая стрелка – зачаток

гиностемии, зеленая стрелка – брактея; В – соцветие *C. prolifera* с двумя интеркалрными вставками; Г – структура апикальной цветочной зоны *C. prolifera* с зачатками цветков в пазухах прицветных брактей, красная стрелка – апикальная меристема. Масштабные линейки: А = 2 см (зеленая вставка = 0,5 см); С = 1,5 см; Б, Д = 0,6 мм.

Стеблевой участок оси соцветия (peduncle) несет три стерильных брактеи на коротких междоузлиях. Цветоносный участок оси соцветия (rachis) развивает 2–5 цветоносных брактей (pherophyll), в пазухах которых развиваются по цветку. Последняя замкнутая цветоносная брактея окружает зачаточный верхушечный цветок, который впоследствии не развивается. На рис. 47Б показан продольный срез зачаточного верхушечного цветка внутри последней цветоносной брактеи.

Таким образом, генеративный побег C. ovalis развивается в течение одного сезона, состоит из двух морфологически хорошо выраженных участков - очень короткого стеблевого участка, со сближенными междоузлиями и малоцветкового цветоносного участка оси соцветия с более длинными междоузлиями, имеет сидячие цветки И завершается зачаточным верхушечным цветком. Флоральная единица – брактеозный колос, который можно считать открытым (соцветие завершается неразвитым бутоном) или закрытым (в этом бутоне имеется детерминированный зачаточный цветок) (рис. 47В, Г). В терминах структурно-ритмологического подхода такое соцветие с удлиненной осью первого порядка и короткими осями второго порядка называется соответственно стахиумом (открытое соцветие) или стахиоидом (закрытое соцветие) (Endress, 2010).

3.5.2. Морфоструктура соцветий *Coelogyne prolifera* с интеркалярным цветорасположением

Ритмологический тип взаимного развития вегетативной и генеративной сферы *C. prolifera* определен как вегетативно-опережающий (гистерантный).

Соцветие прямостоячее, длиной 15–30 см, характеризуется периодичным ростом в течение 2–4 сезонов. В оранжерее на широте Москвы цветет с конца весны до начала лета. У крупного взрослого растения обычно наблюдается одновременное цветение нескольких соцветий с интеркалярным цветорасположением, принадлежащих разновозрастным вегетативногенеративным побегам.

Главная ось генеративного побега нарастает сезонными кластерами с двумя типами брактей – стерильными и цветоносными. Эти кластеры морфологически хорошо вычленяются на главной оси, их называют флоральными зонами интеркалярного соцветия. Стеблевая часть главной оси (участок от основания до первого укороченного междоузлия первой флоральной зоны) полностью голый, он не несет ни одной почки и ни одной стерильной брактеи. Стеблевой участок оси имеет атактостелическое строение. Перед первой флоральной зоной стеблевая часть главной оси немного утолщается. Первая и каждая последующая флоральная зона разделена на 2 участка – нижний, с короткими междоузлиями и стерильными маленькими брактеями без пазушных почек, и верхний, с более длинными междоузлиями и цветоносными брактеями с зачатками пазушных цветков. Цветоносные брактеи флоральной зоны более крупные по сравнению со стерильными брактеями. Каждая флоральная зона может развивать от 3 до 10 ресупинантных цветков, раскрывающихся акропетально. Она имеет структуру простого колоса с пазушными цветками. Все брактеи цветоносного участка генеративного побега расположены двурядно и черепитчато наложены друг на друга. Во время цветения цветоносные брактеи обычно опадают, стерильные брактеи остаются на оси вплоть до гибели всего соцветия. Каждая последующая флоральная зона закладывается на главной оси за год до цветения предыдущей флоральной зоны. После окончания первого цветения активность генеративного побега не прекращается, он продолжает медленно нарастать, образует короткие междоузлия со стерильными брактеями без зачатков цветков. Цветение второй флоральной зоны вновь сопровождается

удлинением междоузлий, несущих цветоносные брактеи и пазушные цветки, затем процесс повторяется.

В физиономическом смысле наиболее похож на настоящее соцветие самый последний, конечный участок оси прироста последнего года. Каждую пока нереализованную флоральную зону на конце главной оси C. prolifera можно представить, как верхушечную покоящуюся цветочную почку, с помощью брактей длительное время защищающую зачаточные цветки от неблагоприятных условий. То есть это ось, развивающаяся с неявно выраженным периодом покоя (пролептически). Каждая флоральная зона на главной оси интеркалярного соцветия состоит из двух участков – фертильного, с зачатками цветков, длинными междоузлиями (ауксибластами), опадающими во время цветения цветоносными брактеями, и стерильного, без зачатков цветков, с короткими междоузлиями (брахибластами) и неопадающими стерильными брактеями. Стерильные брактеи остаются на соцветии вплоть до его гибели. Цветоносные брактеи опадают во время цветения из-за механического давления, увеличивающихся в размере и переворачивающихся на 180 градусов цветков (ресупинация). Присутствие развитых зачатков цветков, вероятно, связано с проявлением зигзагообразной структуры фертильного участка флоральной зоны. Таким образом, соцветие C. prolifera характеризуется интеркалярным цветорасположением, а каждая флоральная зона является открытым брактеозным колосом, паракладии отсутствуют.

3.5.3. Морфоструктура всесезонных соцветий Coelogyne monilirachis

Ритмологический тип взаимного развития вегетативной и генеративной сферы *C. monilirachis* гистерантный, к началу формирования первого цветка псевдобульба и единственный верхушечный лист уже полностью сформированы. Генеративные побеги пурпурного цвета, неопределенной длины, с характерным утолщением междоузлий цветоносного участка оси (рахиса). В наших условиях выявлен непрерывный рост генеративных побегов *C. monilirachis* в течение минимум пяти лет с образованием более 40 зачатков

цветков. Первоначально соцветие направлено аркообразно, либо развивается в горизонтальном направлении параллельно листовой пластинке, затем из-за увеличивающего веса дистального участка соцветие становится поникающим, его кончик направлен вертикально вниз. Цветки ресупинантные (рис. 48А). Цветоносные брактеи недолговечные, опадают до полного формирования и раскрытия цветков.

У соцветий *С. monilirachis* нами выявлен 1 элемент листовой серии – прицветные листовидные брактеи. Стеблевой участок соцветия (педанкл) не имеет междоузлий, почек и брактей, цветоносный участок (рахис) непрерывно нарастает в течение многих лет (не менее 5 лет) (рис. 48Б, В). Единственная апикальная меристема локализуется на кончике соцветия, а поскольку других почек или меристем на соцветии не имеется, декапитация кончика приводит к остановке его нарастания, но не к гибели. Очень редко апикальная меристема кончика соцветия может поделиться надвое, тогда соцветие раздваивается и продолжает моноподиально нарастать двумя вершинами.



Рисунок 48. Соцветие *С. monilirachis*. А – стадия формирование первого ресупинантного цветка, красная стрелка – основание главной оси соцветия, желтая стрелка – главная ось соцветия (педанкл); зеленая стрелка – ресупинантный цветок; Б– рахис 5-летнего генеративного побега (врезка:

морфологическое строение верхушки соцветия без прицветников и с не ресупинированными цветочными почками); В – продольный срез верхушки соцветия (вставка – шаровидная меристема двух цветков). Масштабные линейки: A=1 см; B=1 см; C=1 мм (вставка=0,2 мм).

Наряду с многолетним нарастанием, интерес представляет также необычная форма цветоносного участка главной оси (рахиса) (рис. 49Б), ранее не изученная и выявленная только у видов из секции *Moniliformes*. Проведенный нами сравнительный анализ анатомических срезов междоузлий рахиса показал, что проводящие пучки концентрируются в центральной зоне на всем протяжении цветоносного участка.



Рисунок 49. Анатомическое строение главной оси соцветия *C*. *monilirachis*. А – поперечное сечение; Б – продольное сечение; В – закрытые

коллатеральные проводящие пучки; Г – поперечное сечение периферической зоны с гипертрофированными клетками паренхимы и лигнифицированной эпидермой. Сокращения: пк – первичная ксилема, пф – первичная флоэма, св – склеренхимное волокно, пот – паренхиматозная основная ткань, le – лигнифицированный однослойный эпидермис, сц – сосудистый цилиндр. Масштабные линейки: А, В = 0,25 см; С=0,05 мм; Д=0,04 мм.



Рисунок 50. Анатомическое строение утолщенного междоузлия рахиса *C. monilirachis*. А – поперечное сечение; Б – продольный срез с удаленными прицветниками и рудиментарными цветками, красная стрелка – место прикрепления удаленного прицветника, желтая стрелка – основание завязи удаленного цветка; В – закрытые коллатеральные проводящие пучки; Г – поперечное сечение периферической зоны с гипертрофированными клетками

паренхимы. Сокращения: пк – первичная ксилема, пф – первичная флоэма, св

- склеренхимное волокно, пот – паренхиматозная основная ткань, э –

лигнифицированный однослойный эпидермис, сц – сосудистый цилиндр.

Масштабные линейки: A, B = 1 см; Б=0,2 мм; Д = 0,1 мм.

Их расположение не соответствует атактостелическому строению стебля однодольных. На поперечных срезах, в зоне стеблевого участка соцветия закрытые, коллатеральные проводящие пучки, образуют окружность с хорошо выраженной механической обкладкой (рис. 49А, Б, В). Эпидерма состоит из одного ряда лигнифицированных клеток (рис. 49Г). Паренхима 7– 8 слойная, с гипертрофированными клетками в 3–5 слоях.

На поперечных срезах расположение проводящих пучков в зоне утолщенных междоузлий генеративного побега почти такое же, но без общей механической обкладки проводящих пучков (рис. 50А). Медианные пучки, входящие в стебель из цветоносных брактей, очень короткие, они почти сразу сливаются с пучками цветков (рис. 50Б). Проводящие же пучки коллатеральные (рис. 50В). Утолщение междоузлий соцветия происходит за счет увеличенного числа клеточных слоев паренхимы (до 10–11 слоев) и чаще гипертрофированных Эпидерма расположенных клеток. тонкая, лигнифицированная (рис. 50Г).

Опираясь на физиономические признаки соцветия, мы считаем его простым брактеозным колосом с открытой вершиной, сидячими цветками и необычно утолщенными междоузлиями цветоносного участка оси. По аналогии с односезонным соцветием, соцветие *C. monilirachis* с непрерывным многолетним нарастанием и регулярным цветением мы предложили называть всесезонным соцветием.

Метаморфоз цветоносного участка оси у *Coelogyne* из секции *Moniliforme* был отмечен ранее (Clayton, 2002; Bell, 2008), но особенности его развития описаны нами впервые. Среди модификаций цветоносного участка оси орхидных подобное почти шаровидное утолщение каждого междоузлия

больше не встречается ни у одного рода. Ранее в семействе орхидных были обнаружены метаморфизированные участки осей другой конфигурации. Это уплощение и разрастание цветоносного участка оси в вертикальном направлении, например, у представленных в нашей коллекции некоторых африканских видов из рода Bulbophyllum Thou. (B. falcatum (Lindl. Rchb.f., B. maximum (Lindl.) Rchb.f.), или его бульбовидное утолщение, напоминающее (*B*. saurocephalum Rchb.f.) или головку (*B*. Griff.). початок repens Морфологический подход к описанию соцветий учитывает утолщение цветоносного участка оси только для соцветий «початок» и «головка», но не учитывает листоподобные или ожерельеподобные метаморфозы соцветия изза их исключительной редкости. Тем не менее, сведения о подобных метаморфозах соцветий полезны при изучении их альтернативных функций, окрашенные утолщенные например, цветоносные участки пурпурно генеративных побегов могут иметь дополнительную привлекательность для сапротрофных насекомых-опылителей (sapromyophily) (Van der Cingel, 2001). Возможно, у эпифитных орхидей, опыляемых не мясными мухами, а пчелами, утяжеление дистальной половины соцветия способствует опусканию кончика вертикально вниз. Совокупность климатических факторов первого этапа репродукции (цветения) уменьшает С. шансы успешного опыления monilirachis. Это связано с недоразвитием и преждевременным опадением зачаточных цветков в осеннее-зимний период.

Таким образом, в роде *Coelogyne* нами описан новый тип многолетнего соцветия – всесезонное соцветие. Особенности всесезонного соцветия: неопределенно долгое моноподиальное нарастание цветоносной оси и утолщение всех междоузлий рахиса. Флоральная единица *C. monilirachis* представлена открытым брактеозным колосом с непрерывным многолетним нарастанием. Верхняя флоральная зона интеркалярного соцветия *Coelogyne prolifera* имитирует открытую верхушечную почку и разделена на два участка – генеративный с цветками, удлиненными междоузлиями и опадающими брактеями и вегетативный, без зачатков цветков, с короткими междоузлиями

(брахибластами) и неопадающими брактеями. Флоральная зона интеркалярный брактеозный колос.

Факторы, влияющие на успешность опыления, можно разделить на две группы – климатические и биотические. К первой группе относится климатических факторов (температура, совокупность освещенность, влажность), влияющих на раскрытие цветков всесезонных соцветий С. monilirachis, зачатки (бутоны) которых в осенне-зимний период постоянно появляются, но опадают, так и не раскрывшись. Преодолеть этот этап репродукции можно с помощью правильно подобранного режима искусственной подсветки и корректировки температурно-влажностных режимов. К группе биотических факторов относятся отсутствие в оранжереях естественных опылителей и скудное генетическое разнообразие имеющихся в наличии оранжерейных образцов Coelogyne.

Глава 4. Второй этап репродукции – опыление

Длительность жизни цветка, его опыление И оплодотворение регулируется передачей и усилением сигналов первичного опыления от рыльца ко всем органам посредством экспрессии генов биосинтеза этилена и транспорта гормонов, а также их предшественников (O'Neill, 1997). Начиная с момента переноса пыльцы, цветок подвергается изменениям, которые подготавливают его к оплодотворению и эмбриогенезу, но вызывают при этом потерю органов, завершивших свою функцию по рассеиванию и приему пыльцы. Процесс опыления сопровождается изменением пигментации цветка, старением и отмиранием некоторых органов, ростом и развитием завязи, а также развитием семязачатка и женского гаметофита В ожидании оплодотворения. Регулируемое опылением развитие плода начинается с момента попадания пыльцы на поверхность рыльца, но поскольку процессы развития происходят в дистальных органах цветка, задействуется активность химических веществ, которые усиливают и передают сигнал первичного опыления органам цветка (O'Neill, 1997). Изменение цветка после опыления (синдром постопыления) и индуцирование партенокарпических плодов содержимым пыльцевых трубок показано в ряде работ начала прошлого века (Fitting, 1909, 1910; Morita, 1918; Laibach, 1932; Gustafson, 1937). Первая попытка выяснить, что заставляет завязи орхидей развиваться в плоды без зародышей, принадлежит Massart (1902), впервые поместившему мертвую пыльцу на рыльце орхидеи и заметившему небольшое увеличение завязи.

Синдром постопыления (postpollination phenomena) в цветках орхидей может проявляться в изменении завязи, околоцветника и гиностемия (Yam et al., 2009). Наиболее заметны смещение частей околоцветника относительно друг друга, старение и увядание лепестков и чашелистиков вскоре после опыления (у многих орхидей, в том числе, *Coelogyne*), позеленение и изменение консистенции частей околоцветника *Dendrobium startiotes, Zygopetalum* (Коломейцева и др, 2012). Изменение завязи после опыления выражается в ее набухании и дересупинации (раскручивания завязи в

обратном направлении). Третья группа признаков касается видоизменения гиностемия (набухание, например, у *Cymbidium*) и стягивания краев рыльца (Cattleya, Cymbidium). К. Morita (1918) обнаружил, что водные, спиртовые и эфирные экстракты пыльцы орхидеи Cymbidium virens вызывали закрытие рыльца, небольшое увеличение гиностемия, но не повлияли на развитие завязи. Laibach (1932) показал, что экстракт поллиниев орхидей, полученный в горячей воде, вызывает вздутие гиностемия у орхидей. К тому же было показано, что спиртовая и эфирная вытяжки менее эффективны по сравнению с экстрактами, полученными с применение холодной и горячей воды. Fitting (1909, 1910) попытался выяснить, можно ли индуцировать эти явления отдельно друг от друга. Он опылял цветки Cattleya, Odontoglossum, *Zygopetalum* автогамным, гейтоногамным и ксеногамии способами и показал, что в большинстве случаев опыление сокращает срок жизни цветков и вызывает утолщение гиностемия (колонки) и завязи вскоре после нанесения пыльцы на рыльце пестика. Он заметил, что после удаления поллиниев происходит старение сегментов цветка, однако если цветок опылен, старение сегментов околоцветника замедляется. Увядание околоцветника, старение и сокращение времени цветения было замечено также после повреждения рыльца (стигмы) (Strauss, Arditti, 1984). Удаление различных сегментов цветка выявило, что синдром постопыления контролируется через часть гиностемиума ростеллум-стигма (Arditti, 1966).

Fitting (1909, 1910) не обнаружил различий между воздействием на цветки орхидей внутривидового и межвидового опылений, эффект бы одинаковым независимо от того, были ли цветки опылены пыльцой из (1) собственного гиностемия (самоопыление), (2) другого цветка того же вида (внутривидовое опыление), (3) между цветками разных видов орхидей (межвидовое опыление), или (4) между видами из разных родов орхидей (межродовое опыление). Кроме того, он обнаружил, что пыльца растений, не относящихся к Orchidaceae, также вызывает увядание и старение цветков орхидей, но не вызывает вздутия гиностемия и закрытия стигмы. В результате

был сделан вывод что «действующими веществами поллиниев являются 1910). гормоны» (Fitting, Автор назвал гормон пыльцы орхидей «полленгормоном» (pollenhormon). Впоследствии было выявлено, что пыльца орхидей содержит ауксин, АСС, гиббереллины и цитокинины (Avadhani et al., 1994). Первым гормоном, идентифицированным в пыльце орхидей, был ауксин (Laibach, 1929, 1933; Laibach and Maschmann, 1933; Mai, 1934). Впоследствии почти забытые работы H. Fitting были продолжены J. Arditti и его соавторами (Arditti, Knauft, 1969; Arditti, 1971, 1979; Arditti, Flick, 1976; Arditti et al., 1971, 1973; Strauss, 1976, Strauss, Arditti, 1984; Stead, 1992; Yam et al., 2009).

После опыления, в условиях оранжереи мы наблюдали 3 варианта образования плодов *Coelogyne*: нормально развитого плода с полноценными семенами, плода с семенами без зародыша и партенокарпического плода без семязачатков. В природных популяциях другие авторы также отмечали проблемы с получением полноценных плодов. Например, в полевых опытах по искусственному опылению *C. flaccida* и *C. nitida* в Непале, ни один цветок не завязал плодов при гейтоногамном скрещивании. Было высказано предположение, что эти виды являются строго перекрестноопыляемыми (Subedi, 2011). По данным Cheng et al. (2009), в природных местах обитания *C. fimbriata* также проявляет строгую самонесовместимость. Другие опыты по контролируемому скрещиванию *Coelogyne* в природных местах обитания не проводились.

Ранее работы по искусственному опылению *Coelogyne* в оранжерейных условиях проводили на базе Фондовой оранжереи ГБС РАН (Антипина, Коломейцева, 2008; Антипина, 2009). Была изучена эффективность ксеногамного, гейтоногамного и автогамного опыления *Coelogyne* из 6 секций: *Fuliginosae* (*C. fimbriata*), *Speciosae* (*C. speciosa* subsp. *fimbriata*), *Flaccidae* (*C. trinervis*), *Coelogyne* (*C. mooreana*), *Tomentosae* (*C. massangeana*), *Verrucosae* (*C. mayeriana*).

По данным В.А. Антипиной (2009), эффективность автогамного

искусственного опыления C. fimbriata в культуре составила 13%. При автогамном опылении C. speciosa subsp. fimbriata – из 5 опыленных цветков 2 цветка (40%) завязали плод. Все остальные изученные виды проявляли строгую несовместимость при опылении внутри одного клона. В этом опыте плодов от *C. massangeana* и *C. mayeriana*, не удалось получить представленных в коллекции единственным клоном (было опылено 30 и 24 цветка соответственно) и при опылении автогамным и гейтоногамным способом С. mooreana (13 цветков), С. rochussenii (103 цветка) и С. trinervis цветок) (Антипина, Коломейцева, 2008). Наибольшего значения (61 эффективность искусственного опыления достигала при ксеногамном опылении C. fimbriata (32%), C. mooreana (83%), C. speciosa subsp. fimbriata (100%) и C. trinervis (64%). При этом у C. mooreana сроки цветения разных клонов не совпадали и перекрестное опыление осуществляли сохраненной в холодильной камере, Апри +5°С пыльцой (срок хранения 10 дней) (Антипина, 2009).

Опыты по искусственному опылению и созданию межвидовых гибридов Coelogyne Индии. Например, проводят В для получения красивых зеленоцветковых гибридов использовали *С. pandurata* в качестве мужского родителя и *C. asperata* в качестве женского родителя. Опыляли растения через 2-5 дней после начала цветения, завязывание плодов наблюдали через 2 дня после опыления. Незрелые плоды собирали через 3 месяца после опыления. Семена проращивали in vitro на среде Vacin & Went (VW) и на модифицированной среде VW с добавление 0,1 мг/л ауксина и 0,1 мг/л цитокинина. Было показано, что незрелые семена C. pandurata \times C. asperata способны прорастать на средах VW через 9 недель после посева (Deswiniyanti, Lestari, 2017).

Обычно при культивировании орхидей *ex situ* проводят искусственное опыление цветков путем переноса поллиниев с одного цветка на рыльце другого цветка. Для успешного преодоления этого этапа репродукции более предпочтительным является ксеногамное опыление между цветками разных

При наличии в оранжерее только одного клона проводят клонов. искусственное опыление между разными цветками внутри одного соцветия или между цветками разных растений одного клона (Антипина, Коломейцева, 2009). Наши опыты показали, что для различных видов *Coelogyne* характерен разный уровень самонесовместимости (табл. 26). Так, например, ни у одного из образцов секции Tomentosae (C. pulverula, C. rochussenii, C. tomentosa), каждый ИЗ которых представлен В коллекции одним вегетативно размноженным клоном, не было зафиксировано ни одного успешного опыления как автогамным, так и гейтоногамным способами.

Таблица 26.

Эффективность искусственного опыления Coelogyne (%) по числу

завязавшихся плодов в условиях Фондовой оранжереи ГБС РАН (2019–2023

гг.)

| Секция | Вид | Способ | Число | Число | Эффективность |
|--------------|---------------|---------------|----------|------------|---------------|
| | | опыления | опылений | завязанных | (%) |
| | | | | плодов | |
| Bicellae | Coelogyne | Автогамный | 3 | 0 | 0 |
| | bicamerata | | | | |
| Brachypterae | Coelogyne | Ксеногамный | 60 | 24 | 40 |
| | brachyptera | Гейтоногамный | 24 | 8 | 33 |
| | | Автогамный | 27 | 4 | 15 |
| Coelogyne | Coelogyne | Ксеногамный | 277 | 200 | 72 |
| | cristata | Гейтоногамный | 62 | 34 | 55 |
| | | Автогамный | 39 | 11 | 28 |
| | Coelogyne | Автогамный | 10 | 0 | 0 |
| | cristata var. | | | | |
| | hololeuca | | | | |
| | Coelogyne | Автогамный | 8 | 0 | 0 |
| | cumingii | | | | |
| | Coelogyne | Ксеногамный | 143 | 108 | 76 |
| | mooreana | Гейтоногамный | 31 | 17 | 55 |
| | | Автогамный | 29 | 6 | 21 |

Продолжение таблицы 26

| Elatae | Coelogyne | Ксеногамный | 52 | 10 | 19 |
|-----------|--------------|---------------|-----|----|----|
| | barbata | Гейтоногамный | 37 | 5 | 14 |
| | | Автогамный | 21 | 2 | 10 |
| | Coelogyne | Гейтоногамный | 29 | 4 | 14 |
| | calcicola | Автогамный | 19 | 0 | 0 |
| | Coelogyne | Автогамный | 6 | 0 | 0 |
| | filipeda | | | | |
| | Coelogyne | Автогамный | 5 | 0 | 0 |
| | leucantha | | | | |
| | Coelogyne | Автогамный | 12 | 0 | 0 |
| | lockii | | | | |
| | Coelogyne | Автогамный | 3 | 0 | 0 |
| | sanderae | | | | |
| | Coelogyne | Гейтоногамный | 40 | 2 | 5 |
| | stricta | Автогамный | 21 | 0 | 0 |
| Flaccidae | Coelogyne | Ксеногамный | 23 | 3 | 13 |
| | flaccida | Гейтоногамный | 22 | 1 | 5 |
| | | Автогамный | 17 | 0 | 0 |
| | Coelogyne | Ксеногамный | 26 | 2 | 8 |
| | huettneriana | Гейтоногамный | 34 | 3 | 9 |
| | | Автогамный | 27 | 0 | 0 |
| | Coelogyne | Ксеногамный | 57 | 14 | 25 |
| | trinervis | Гейтоногамный | 21 | 3 | 14 |
| | | Автогамный | 18 | 0 | 0 |
| | Coelogyne | Ксеногамный | 118 | 46 | 39 |
| | viscosa | Гейтоногамный | 36 | 8 | 22 |
| | | Автогамный | 36 | 5 | 14 |

Продолжение таблицы 26

| Fuliginosae | Coelogyne | Ксеногамный | 87 | 30 | 34 |
|--------------|--------------|---------------|----|----|----|
| | fimbriata | Гейтоногамный | 13 | 5 | 38 |
| | | Автогамный | 22 | 3 | 14 |
| | Coelogyne | Гейтоногамный | 56 | 9 | 16 |
| | ovalis | Автогамный | 56 | 2 | 4 |
| | Coelogyne | Автогамный | 2 | 0 | 0 |
| | pallens | | | | |
| Fuscescentes | Coelogyne | Ксеногамный | 33 | 21 | 64 |
| | assamica | Гейтоногамный | 26 | 7 | 27 |
| | | Автогамный | 21 | 4 | 19 |
| | Coelogyne | Автогамный | 4 | 0 | 0 |
| | brunnea | | | | |
| | Coelogyne | Автогамный | 4 | 0 | 0 |
| | fuscescens | | | | |
| Lawrenceanae | Coelogyne | Автогамный | 6 | 4 | 15 |
| | eberchardtii | | | | |
| | Coelogyne | Ксеногамный | 82 | 43 | 52 |
| | lawrenceana | Гейтоногамный | 25 | 9 | 36 |
| | | Автогамный | 15 | 0 | 0 |
| Lentiginosae | Coelogyne | Автогамный | - | - | - |
| | lentiginosa | | | | |
| | Coelogyne | Автогамный | _ | - | - |
| | odoratissima | | | | |
| Moniliformes | Coelogyne | Гейтоногамный | 24 | 6 | 25 |
| | monilirachis | Автогамный | 29 | 3 | 10 |
| Ocellatae | Coelogyne | Автогамный | 3 | 0 | 0 |
| | corymbosa | | | | |
| | Coelogyne | Ксеногамный | 54 | 8 | 15 |
| | nitida | Гейтоногамный | 46 | 4 | 9 |
| | | Автогамный | 27 | 0 | 0 |
| Proliferae | Coelogyne | - | - | - | - |
| | prolifera | | | | |
Продолжение таблицы 26

| Proliferae | Coelogyne prolifera | - | - | - | - |
|------------|------------------------|---------------|-----|----|----|
| Speciosae | Coelogyne | Ксеногамный | 58 | 43 | 74 |
| | speciosa | Гейтоногамный | 21 | 13 | 62 |
| | subsp. | Автогамный | | | |
| | fimbriata | | 24 | 10 | 42 |
| Tomentosae | Coelogyne | - | - | - | - |
| | hirtella | | | | |
| | Coelogyne | Гейтоногамный | 41 | 0 | 0 |
| | pulverula | Автогамный | 17 | 0 | 0 |
| | Coelogyne | Гейтоногамный | 209 | 0 | 0 |
| | rochussenii | Автогамный | 21 | 0 | 0 |
| | Coelogyne | Автогамный | 4 | 0 | 0 |
| | swaniana | | | | |
| | Coelogyne | Гейтоногамный | 143 | 0 | 0 |
| | tomentosa | Автогамный | 76 | 0 | 0 |
| Verrucosae | Coelogyne | Автогамный | 4 | 0 | 0 |
| | mayeriana | | | | |
| | Coelogyne | - | - | - | - |
| | pandurata | | | | |

Среди ежегодно цветущих в оранжерее *Coelogyne* оказалось несколько видов (в основном, представленных единственным образцом), цветения которых мы ни разу не наблюдали. Это *C. lentiginosa, C. odoratissima, C. hirtella, C. pandurata.* Хотя оценка эффективности плодообразования этих видов в работе отсутствует, мы предполагаем заведомо низкую (или нулевую) эффективность при опылении автогамным способом между цветками одного соцветия. Это предположение подтверждают другие виды, представленные в коллекции единственным образцом и не завязавшие ни одного плода при автогамном опылении (*C. bicamerata, C. cristata* var. *hololeuca, C. cumingii, C. filipeda, C. leucantha, C. lockii, C. sanderae, C. brunnea, C. fuscescens, C.* lentiginosa, C. corymbosa, C. mayeriana). Как показано в таблице 26, ни одного плода при гейтоногамном опылении между разными образцами одного клона не завязали Coelogyne из секции Tomentosae (C. pulverula, C. rochussenii, C. tomentosa). Автогамным способом опыления также не удалось получить плоды от C. flaccida, C. huettneriana, C. lawrenceana, C. nitida, C. trinervis. Максимальная эффективность ксеногамного и гейтоногамного способов опыления выявлена у C. mooreana (76 и 55% соответственно), C. speciosa susp. fimbriata (74 и 62% соответственно), C. cristata (72 и 55% соответственно), C. assamica (64 и 27% соответственно).

Таким образом, второй этап репродукции прошли виды *Coelogyne*, представленные в коллекции несколькими образцами или несколькими клонами, у всех видов эффективность ксеногамного опыления была выше по сравнению с гейтоногамным опылением. Попарное сравнение эффективности способов опыления показало, что при опылении цветков внутри одного клона (автогамным или гейтоногамным способами) достоверные различия в пользу опыления гейтоногамным способом имеются у видов *C. cristata, C. mooreana, C. lawrenceana, C. ovalis.* Достоверность эффективности способа переноса пыльцы внутри одного клона для остальных видов нами не подтверждена (табл. 27).

Таблица 27.

Попарное сравнение эффективности разных способов опыления *Coelogyne* и критерий точности Фишера (%)

| Секция | Вид | Способ | Критерий | Достоверность |
|--------------|-------------|----------|----------|---------------|
| | | опыления | Фишера | различных |
| | | | | способов |
| | | | | опыления |
| Brachypterae | Coelogyne | К/Г | 0,62643 | - |
| | brachyptera | K/A | 0,025498 | + |
| | | Γ/Α | 0,18668 | - |

Продолжение таблицы 27

| Coelogyne | Coelogyne | К/Г | 0,00973 | + |
|-----------|--------------|-----|----------|---|
| | cristata | К/А | 0,00019 | + |
| | | Γ/Α | 0,013212 | + |
| | Coelogyne | К/Г | 0,027404 | + |
| | mooreana | К/А | 0,000004 | + |
| | | Γ/Α | 0,008505 | + |
| Elatae | Coelogyne | К/Г | 0,57286 | - |
| | barbata | К/А | 0,4888 | - |
| | | Γ/Α | 1 | - |
| | Coelogyne | Γ/Α | | |
| | calcicola | | 0,14156 | - |
| | Coelogyne | Γ/Α | | |
| | stricta | | 0,54098 | - |
| Flaccidae | Coelogyne | К/Г | 0,60775 | - |
| | flaccida | К/А | 0,24808 | - |
| | | Γ/Α | 1 | - |
| | Coelogyne | К/Г | 1 | + |
| | huettneriana | K/A | 0,234 | - |
| | | Γ/Α | 0,24754 | - |
| | Coelogyne | К/Г | 0,53693 | - |
| | trinervis | К/А | 0,01698 | + |
| | | Γ/Α | 0.23482 | - |
| | Coelogyne | К/Г | 0,074575 | - |
| | viscosa | К/А | 0,00456 | + |
| | | Γ/Α | 0,54139 | - |

Продолжение таблицы 27

| Fuliginosae | Coelogyne | К/Г | 0,76461 | - |
|--------------|--------------|-----|-----------|---|
| | fimbriata | K/A | 0,07078 | + |
| | | Γ/Α | 0,1163 | - |
| | Coelogyne | Γ/Α | | |
| | ovalis | | 0,04876 | + |
| Fuscescentes | Coelogyne | К/Г | 0,008268 | + |
| | assamica | K/A | 0,0019457 | + |
| | | Γ/Α | 0,73121 | - |
| Lawrenceanae | Coelogyne | К/Г | 0,17516 | - |
| | lawrenceana | K/A | 0,000611 | + |
| | | Γ/Α | 0,01513 | + |
| Moniliformes | Coelogyne | Γ/Α | | |
| | monilirachis | | 0,2765 | - |
| Ocellatae | Coelogyne | К/Г | 0,53678 | - |
| | nitida | K/A | 0,047078 | + |
| | | Γ/Α | 0,26785 | - |
| Speciosae | Coelogyne | К/Г | 0,40059 | - |
| | speciosa | K/A | 0,01013 | - |
| | subsp. | Γ/Α | | |
| | fimbriata | | 0,23619 | - |
| Tomentosae | Coelogyne | Γ/Α | | |
| | pulverula | | 1 | - |
| | Coelogyne | Γ/Α | | |
| | rochussenii | | 1 | - |
| | Coelogyne | Γ/Α | | |
| | tomentosa | | 1 | - |
| | 1 | 1 | | 1 |

Таким образом, второй этап репродукции (опыление), в наших экспериментах отсеивает часть видов, представленных в коллекции либо одним растением, либо несколькими растениями, размноженными от одного клона. Всего второй этап репродукции прошли 20 видов из 10 секций. Плоды лучше завязывались при наличии нескольких клонов, а способ опыления достоверно влиял на завязываемость плодов.

Гейтоногамный и автогамный способы опыления достоверно различаются по эффективности у видов *C. lawrenceana*, *C. cristata*, *C. mooreana* (гейтоногамный более эффективный), а у видов *C. speciosa* subsp. *fimbriata*, *C. fimbriata*, *C. viscosa*, *C. barbata*, *C. brachyptera*, *C. trinervis*, *C. huettneriana*, *C. flaccida*, *C. assamica*, *C. nitida*, *C. calcicola*, *C. stricta*, *C. monilirachis*, *C. tomentosa*, *C. rochussenii*, *C. dayana*, *C. ovalis* достоверных отличий в эффективности опыления гейтоногамным и автогамным способами не обнаружено.

Ксеногамный и автогамный способы опыления достоверно различаются по эффективности у видов *C. lawrenceana*, *C. cristata*, *C. mooreana*, *C. fimbriata*, *C. viscosa*, *C. trinervis*, *C. assamica*, *C. nitida*, а такие виды как *C. barbata*, *C. brachyptera*, *C. huettneriana*, *C. flaccida*, *C. calcicola*, *C. stricta*, *C. monilirachis*, *C. tomentosa*, *C. rochussenii*, *C. dayana*, *C. ovalis* не проявляют достоверных различий при этих способах опыления.

При сравнении ксеногамного и гейтоногамного способов опыления достоверные различия обнаружены у *C. cristata, C. mooreana, C. huettneriana, C. assamica,* эти виды более эффективно опыляются ксеногамным способом. Для видов *C. spesioca, C. lawrenceana, C. fimbriata, C. viscosa, C. barbata, C. brachyptera, C. trinervis, C. huettneriana, C. flaccida, C. nitida* разницы в данных способах опыления не установлена.

Из участвовавших в эксперименте представителей 15 секций, от представителей 5 секций (*Bicellae, Lentiginosae, Proliferae, Tomentosae, Verrucosae*) не было получено ни одного плода. Максимальное число плодов было получено от представителей секций *Speciosae, Coelogyne, Fuscescentes*

(рис. 51). В секциях *Lawrenceanae* и *Ocellatae* ни одного плода не было получено при автогамном опылении, в то время как представители других секций опылялись автогамно, хотя и с низкими показателями эффективности. Исключительно интересным оказался опыт с автогамным опылением *C. monilirachis* – у этого вида образовывались нормально развивающиеся плоды, в которых не было не только абортивных семязачатков, но даже плацентарных примордиев.



Рисунок 51. Эффективность автогамного, гейтоногамного и ксеногамного опыления (%) у *Coelogyne* из 15 секций (по числу завязавшихся плодов).

Глава 5. Третий этап репродукции – оплодотворение

5.1. Мегаспорогенез и мегагаметогенез

Особенностью репродуктивной стратегии орхидных является образование большого числа мелких семян, что достигается редукцией некоторых стадий развития семязачатка (Поддубная-Арнольди, 1958, 1976). Орхидные характеризуются морфогенетическими преобразованиями плацентарных структур, мегаспорангия и женского гаметофита, связанных с микосимбиотрофным образом жизни. Ряд особенностей эмбрионального развития отличают их от других цветковых растений. Редукция некоторых стадий образования женского гаметофита включает уменьшение массы мегаспорангия, отсутствие или недоразвитие эндосперма (Навашин, 1900; Swamy, 1948), утрату проводящей ткани в фуникулусе (Clements, 1999), упрощение структуры интегументов (Терехин, 1977), отсутствие семядолей и зародышевого корня (Поддубная-Арнольди, 1976).

Опыление регулирует начало развития и созревания семязачатка и женского гаметофита для подготовки к последующему оплодотворению и развитию зародыша (O'Neill, 1997). До сих пор исследование процессов мегаспорогенеза и мегагаметогенеза у орхидных подробно рассмотрены на примере сравнительно небольшого числа видов (Maheshwari, 1950; Шамров, 2008). В неопыленных завязях орхидей из родов Cattleya, Dendrobium, Doritis, Epidendrum, Phalaenopsis семязачатки полностью отсутствуют, а их развитие начинается только после опыления (Duncan, Curtis, 1942; Israel, Sagawa, 1965; Sagawa, Israel, 1964; Yasugi, 1983; Yeung, Law, 1989; Zhang, O'Neill, 1993). V многих других родов орхидей, таких как *Cypripedium*, *Paphiopedilum*, Phragmipedium, Herminium, *Epipactis* И *Platanthera* слабо дифференцированные семязачатки присутствуют на плацентах до опыления, но их развитие приостанавливается на стадии мейоза и возобновляется только после опыления (Duncan, Curtis, 1942; Fredrikson, 1991, 1992; Sood, Mohana Rao, 1986). Выявлены виды, у которых в завязях цветков присутствуют незрелые семязачатки, которые еще не достигли дифференцировки до стадии

археспориальных клеток (Fredrikson et al., 1988; Law, Yeung, 1989).

Большинство видов орхидных формирует трехкарпелльную одногнездную паракарпную завязь, плацентарные гребни завязи (меристемы) обычно активизируются только после опыления цветка (Swamy, 1949a; Rasmussen, Johansen, 2006; Dirks-Mulder et al., 2019). Примордий семязачатка начинает развиваться после первого периклинального деления одной из субэпидермальных клеток плаценты. Верхняя из двух образующихся клеток становится археспориальной, а из нижней клетки путем еще нескольких периклинальных делений образуется осевой ряд клеток. Таким образом, клетки осевого ряда дифференцируются позже археспориальной клетки (Шамров, 2008).

Развитие осевого ряда клеток орхидей изучены, в основном, у видов умеренного климата (Шамров, 2008; Fredrikson, 1992; Fredrikson et al., 1988), тропическим видам уделялось меньше внимания. Интересным исследованием является работа Ochora (2000), в которой подсчитано число клеток осевого ряда (нуцеллярного филамента) у различных видов орхидных из тропической Африки. Автор выявил, что наиболее короткий осевой ряд составляет 7 клеток (трибы Cymbidieae, Malaxideae и Vandeae, подтриба Disinae Sw.). У некоторых моноподиально нарастающих орхидей, а также в подтрибе Polystachyiinae и у *Ansellia africana* Lindl. он обнаружил по 9 клеток осевого ряда. 13 клеток осевого ряда выявлено у *Vanilla polylepis* Summerh. У примитивного наземного вида орхидных *Neuwiedia veratrifolia* Blume выявлено 6 клеток осевого ряда (Gurudeva, 2019). Согласно нашим данным, у *Coelogyne speciosa* subsp. *fimbriata* осевой ряд состоит всего из 3 клеток, верхняя из которых становится археспориальной клеткой.

Вопрос о преобразования археспория в материнскую клетку мегаспор ранее дискутировался в эмбриологической литературе (Поддубная-Арнольди, 1976; Ochora, 2000). Некоторые авторы считают, что орхидеи минуют стадию археспория, а субэпидермальная клетка осевого ряда сразу же становится мегаспороцитом (Swamy, 1949a; Ochora, 2000). Однако большинство

исследователей считает, что субэпидермальная клетка нуцеллуса орхидных вначале превращается в археспориальную клетку, что сопровождается увеличением размеров и физиологическими преобразованиями, и только потом в материнскую клетку мегаспор (Поддубная-Арнольди, 1976).

Продуктом двух последовательных делений мейоза является структура, тетрадой мегаспор. Из называемая четырех клеток мегаспор функционирующей становится лишь одна, остальные отмирают. В разных зародышевый семействах цветковых растений В мешок могут преобразовываться халазальная, микропилярная, субхалазальная или даже любая из четырех мегаспор (Терехин, 1996). В семействе орхидных, помимо тетрад также обнаружено образование триад мегаспор. Формирование триад происходит у представителей многих родов орхидей, например, у *Dendrobium* Sw. (Kolomeitseva et al., 2021), Calanthe R.Br. (Поддубная-Арнольди, 1976), *Cymbidium* Sw. (Attri et al., 2007). Образование триады мегаспор обусловлено подавлением цитокинеза в микропилярной клетке диады. В этом случае мейоз II происходит только в халазальной клетке диады. Халазальная дочерняя становится функциональной клетка OT этого деления мегаспорой. Дегенерирующие микропилярные мегаспоры, вероятно, препятствуют преждевременному проникновению пыльцевых трубок внутрь еще не готового к оплодотворению семязачатка (Attri et al., 2007). Их дегенерация происходит одновременно с митотическими делениями ядер зародышевого мешка и элиминацией микропилярной части эпидермы нуцеллуса, что открывает пыльцевым трубкам вход в зародышевый мешок.

Семязачаток орхидей традиционно определяется как тенуинуцеллятный, т.е. нуцеллус состоит только из эпидермы, окружающей материнскую клетку мегаспор (Arekal, 1981). Однако у некоторых орхидных выявлены и крассинуцеллятные семязачатки с латеральной областью нуцеллуса (нуцеллус массивный, многослойный, долго сохраняющийся) (Шамров, 2008). Было предложено различать еще один тип семязачатков – медионуцеллятный, для которого характерно сохранение постамента

(нуцеллярной колонки) и части эпидермы нуцеллуса на стадии женского гаметофита и на начальных стадиях эмбриогенеза (Шамров, 2008). Две клетки, подстилающие археспорий, а затем мегаспороцит не окружены эпидермой нуцеллуса, поэтому мы считаем их клетками гипостазы. Таким образом, мы не нашли постамент у семязачатка C. speciosa subsp. fimbriata. На стадии мегаспорогенеза клетки гипостазы хорошо выражены топографически, они имеют более крупные ядра по сравнению с другими клетками оболочек зародышевого мешка. Отсутствие в составе нуцеллуса постамента, а также относительно короткое (до стадии раннего эмбриогенеза) существование халазальных клеток нуцеллуса, позволяет считать семязачаток C. speciosa subsp. fimbriata тенуинуцеллятным. Гистохимические исследования показали, что клетки гипостазы И эпидермы нуцеллуса орхидей являются физиологически активными тканями со значительным содержанием в них белков и декстринов, особенно в период мегагаметогенеза (Шамров, 2008). Например, клетки гипостазы Cymbidium sinense Willd. позитивны при ШИКокраске (Tung et al, 1999).

Сокращение числа ядер в зародышевых мешках орхидей наблюдали неоднократно (Arekal, Karanth, 1981; Tung et al., 1999; Shamrov, Anisimova, 2003). В.А. Поддубная-Арнольди (1958, 1959) нашла у *D. nobile* Lindl. зародышевые мешки с 5-6 ядрами. Sundara Rajan (1971) обнаружил у *D. macrostachyum* Lindl. Polygonum-тип и Allium-тип развития зародышевых мешков. Govindappa, Karanth (1980) выявили у *Dendrobium aqueum* Lindl. 8ядерные зародышевые мешки. Gurudeva (2016) обнаружила у *D. ovatum* (L.) Кгаеnzl. 6-ядерные зародышевые мешки.

Обычно в результате 3-х последовательных митозов функциональной мегаспоры образуется биполярный 8-ядерный зародышевый мешок. При редукции одного из митотических делений формируются 6–7-ядерные зародышевые мешки. Yeung, Law (1997) предположили, что уменьшение числа ядер внутри зародышевого мешка орхидей может быть вызвано аномалиями митоза, слиянием митотических веретен или дегенерацией

образовавшихся халазальных ядер. В единственном проведенном ранее исследовании мегаспорогенеза рода *Coelogyne* (Sharp, 1912) в зародышевых мешках *C. tomentosa* (синоним *C. massangeana* Rchb.f.) было обнаружено 8 ядер. Обычно мы наблюдали развитие зародышевого мешка *C. speciosa* subsp. *fimbriata* по классической схеме, с образованием биполярного 8-ядерного зародышевого мешка. Но иногда наблюдали редукцию третьего митотического деления с уменьшением числа ядер в халазальной и/или микропилярной зонах и образованием 6-ядерных зародышевых мешков.

Безусловно, мегаспорогенез и мегагаметогенез разных видов орхидных имеет много общих черт редукции, таких как преобразование археспориальной клетки в материнскую клетку мегаспор без дополнительных делений, образование зародышевых мешков с неполным набором ядер и др. Во избежание повторений, в этом разделе приведены результаты изучения 4 модельных видов *Coelogyne* из секций *Coelogyne, Fuliginosae, Lawrenceanae, Speciosae*, у которых нами обнаружены некоторые специфические черты мегаспорогенеза и мегагаметогенеза.

5.1.1. Секция Coelogyne. Модельный вид Coelogyne cristata

В завязи семязачатки обособлены, но недоразвиты. После опыления примордии семязачатков на плацентах постепенно удлиняются, ИХ субтерминальные клетки преобразуются в археспориальные клетки. На стадии 6 недель после опыления (НПО) археспориальная клетка преобразуется в мегаспороцит с более густой цитоплазмой и крупным ядром. На стадии 8 НПО происходит первое мейотическое деление мегаспороцита, образуется неравная мегспор. Затем халазальная мегаспора претерпевает второе диада мейотическое деление, в клеточной стенке второй дегенерирующей мегаспоры. В результате двух мейотических делений на стадии 9 НПО наблюдается триада, состоящая из одной функциональной мегаспоры и двух деградировавших микропилярных мегаспор.

На стадии 10 НПО в семязачатке начинается образование женского

гаметофита. Нуцеллус, окружавший мегаспороцит, к началу образования зародышевого мешка полностью дегенерирует. Две клетки гипостазы сохраняются до стадии зрелого зародышевого мешка. Два первых митотических деления приводят к образованию четырех ядер, попарно расходящихся к микропилярному и халазальному концам зародышевого мешка. Обычно у этого вида дальнейшего митотического деления не происходит, образуется предельно редуцированный 4-ядерный зародышевый мешок с распределением ядер 2+2. (рис. 52)



Рисунок 52. Мегаспорогенез и мегагаметогенез Coelogyne cristata

Сливания или соединения полярных ядер в зародышевых мешках мы не наблюдали. Два халазальных ядра всегда оставались прижатыми к стенке зародышевого мешка, в районе халазы. Ядра микропилярной части зародышевого мешка преобразовывались в яйцеклетку и синергиду, причем яйцеклетка обычно расположена в районе выхода в микропилярное отверстие, а синергида немного выдвинута к центру зародышевого мешка. Образования эндосперма не наблюдали. В возрасте 14 НПО на фоне увеличения размера семязачатков выявлены первые стадии оплодотворения. При проникновении содержимого пыльцевой трубки в зародышевый мешок единственная синергида всегда полностью сохраняется. К моменту оплодотворения оболочка зародышевого мешка отделяется от внутреннего слоя внутреннего интегумента, в районе халазы. При этом полностью обрывается связь между зародышем и гипостазой.

5.1.2. Секция Fuliginosae. Модельный вид Coelogyne fimbriata

В завязи семязачатки обособлены, но недоразвиты. После опыления примордии семязачатков на плацентах постепенно удлиняются, ИХ субтерминальные клетки преобразуются в археспориальные клетки. На стадии 6 недель после опыления (НПО) археспориальная клетка преобразуется в мегаспороцит с более густой цитоплазмой и крупным ядром. На стадии 8 НПО происходит первое мейотическое деление мегаспороцита, образуется неравная мегаспора претерпевает диада мегаспор, затем халазальная второе мейотическое деление. В результате двух мейотических делений на стадии 9 НПО образуется триада, состоящая из одной функциональной мегаспоры и двух деградировавших микропилярных мегаспор.

На стадии 10 НПО в семязачатке начинается образование женского гаметофита. Нуцеллус, окружавший мегаспороцит, к началу образования зародышевого мешка полностью дегенерирует. Два первых митотических деления приводят к образованию четырех ядер, попарно расходящихся к микропилярному и халазальному концам зародышевого мешка. Обычно у этого вида образуются нормально развитые 8-ядерные зародышевые мешки (рис. 53).

| Мегаспорогенез — — — — — — — — — — — — — — — — — — — | | | | — Мегага | метогенез | |
|--|---------|----------|---------|----------|-----------|------------------------|
| мкм | Мейоз I | Мейоз II | Митоз I | Митоз II | Митоз III | Зрелый зарод. мешок |
| | | | | | | |

Рисунок 53. Мегаспорогенез и мегагаметогенез Coelogyne fimbriata

Сливания или соединения полярных ядер в зародышевых мешках мы не наблюдали. Два халазальных ядра всегда оставались прижатыми к стенке зародышевого мешка в районе халазы. Ядра микропилярной части зародышевого мешка преобразовывались в яйцеклетку и синергиду, причем яйцеклетка обычно расположена в районе выхода в микропилярное отверстие, а синергида немного выдвинута к центру зародышевого мешка. Образования эндосперма не наблюдали. В возрасте 14 НПО на фоне увеличения размера семязачатков выявлены первые стадии оплодотворения. При проникновении содержимого пыльцевой трубки в зародышевый мешок единственная синергида всегда полностью сохранялась.

5.1.3. Секция Lawrenceanae. Модельный вид Coelogyne lawrenceana

В завязи неопыленного цветка семязачатки обособлены, но недоразвиты. После опыления примордии семязачатков на плацентах постепенно удлиняются, их субтерминальные клетки преобразуются в археспориальные клетки. На стадии 6 недель после опыления (НПО) археспориальная клетка преобразуется в мегаспороцит с более густой цитоплазмой и крупным ядром. На стадии 8 НПО происходит первое мейотическое деление мегаспороцита, образуется неравная диада мегаспор. Затем халазальная мегаспора претерпевает второе мейотическое деление, образуется триада мегаспор.

На стадии 10 НПО в семязачатке начинается образование женского гаметофита. Нуцеллус, окружавший мегаспороцит, к началу образования зародышевого мешка полностью дегенерирует. Два первых митотических деления приводят к образованию четырех ядер, попарно расходящихся к микропилярному и халазальному концам зародышевого мешка. У этого вида обычно развивается 6-ядерный зародышевый мешок с распределением ядер 4+2 или 3+3, редко наблюдали образование 8- или 4-ядерных зародышевых мешков. Обычно у этого вида сливания полярных ядер не было замечено, но один раз был обнаружен зародышевый мешок с тремя соединенными (но не

слившимися) ядрами (одно микропилярное ядро + два халазальных ядра) (рис. 54).



Рисунок 54. Мегаспорогенез и мегагаметогенез Coelogyne lawrenceana

Ядра микропилярной части зародышевого мешка преобразовывались в яйцеклетку и две синергиды, при этом синергиды по сравнению с яйцеклеткой были расположены ближе к центру зародышевого мешка. По сравнению с яйцеклеткой они также имеют более крупные ядра. Яйцеклетка обычно расположена в районе выхода в микропилярное отверстие. Образования эндосперма не наблюдали. В возрасте 14 НПО на фоне увеличения размера семязачатков выявлены первые стадии оплодотворения. При проникновении содержимого пыльцевой трубки в зародышевый мешок синергиды никогда не разрушаются и полностью сохраняются вплоть до стадии многоклеточного зародыша. К моменту оплодотворения оболочка зародышевого мешка отделяется от внутреннего слоя внутреннего интегумента в районе халазы. В интегументах наблюдали гипертрофированные клетки с рафидами.

5.1.4. Секция Speciosae. Модельный подвид Coelogyne speciosa subsp. *fimbriata*

В завязи неопыленного цветка семязачатки недоразвиты. После опыления примордии семязачатков на плацентах постепенно удлиняются и

разветвляются. Субэпидермальный осевой ряд клеток (нуцеллярный филамент) примордиев семязачатков короткий, состоит из 3 клеток (рис. 55А).



Рисунок 55. Мегаспорогенез *Coelogyne speciosa* subsp. *fimbriata*. А – осевой ряд клеток; Б – материнская мегаспора и начало развития внутреннего 124

интегумента; В – первое деление материнской мегаспоры; Г – диада мегаспор; Д – второе мейотическое деление халазальной диады; Е – функциональная мегаспора. Сокращения: хд – халазальная диада, г – гипостаза, э – эпидермальный слой, фм – функциональная мегаспора, вви – внутренний слой внутреннего интигумента, вни – внутренний слой наружного интигумента, м – материнская клетка мегаспоры, мк – микропиле, мм – микропилярная мегаспора, мд – микропилярная диада, мдм – медиальная мегаспора, я – ядро, нэ – нуцеллярный эпидермис, нви – наружный слой внутреннего интигумента, ни – наружный интигумент, нвш – наружный слой внешнего интигумента, ор – осевой ряд клеток. Масштабные линейки = 10 µm.

Верхняя субэпидермальная клетка увеличивается в размерах и преобразуется в археспориальную клетку. Две нижние клетки нуцеллярного филамента становятся клетками гипостазы. Через 45–50 дней после опыления (ДПО) археспориальная клетка преобразуется в мегаспороцит с более густой цитоплазмой и крупным ядром. Рисунок 55Б показывает крупную субэпидермальную клетку археспория и под ней 2 клетки гипостазы. Число клеток нуцеллуса на продольном срезе равно 6. Внутренний интегумент наполовину окружает клетку археспория (мегаспороцита). В эпидермальном слое заметны 2-клеточные агрегаты инициалей наружного интегумента.

Первыми закладываются инициали внутреннего интегумента путем периклинальных делений одной из клеток эпидермы нуцеллуса, немного позже закладываются инициали наружного интегумента. Рост покровов семязачатка происходит в том же порядке – вначале удлиняется внутренний интегумент, затем – наружный. Оба интегумента, постепенно удлиняясь, окружают мегаспороцит, а семязачаток принимает анатропное положение относительно плаценты. Внутренний и наружный интегументы семязачатка состоят каждый из 2 слоев клеток, за исключением 3-слойного края наружного интегумента со стороны фуникулуса.

ДПО происходит Через 58-60 первое мейотическое деление мегаспороцита (рис. 55В), в результате образуется неравная диада мегаспор. Дистальная мегаспора диады отмирает (рис. 55Г), более яркое свечение ее каллозных оболочек наблюдается при конфокальном микроскопировании (рис. 48Д). Затем халазальная мегаспора претерпевает второе мейотическое деление, в клеточной стенке второй дегенерирующей мегаспоры также присутствует каллоза. На стадии мейотических делений интегументы полностью окружают нуцеллус семязачатка. В результате двух мейотических делений на стадии 63-65 ДПО образуется линейная триада, состоящая из одной функциональной халазальной мегаспоры и двух дегенерирующих микропилярных мегаспор (рис. 55Е). Нуцеллус и две клетки гипостазы сохраняются до стадии дегенерации микропилярной и срединной мегаспор. В результате образуется моноспорический зародышевый мешок.

С 65–70 ДПО из функциональной мегаспоры происходит образование женского гаметофита. Нуцеллус, окружавший мегаспороцит, начинает дегенерировать к моменту первого деления ядра функциональной мегаспоры (рис. 56А).



Рисунок 56. Мегагаметогенез и образование зрелого зародышевого мешка *Coelogyne speciosa* subsp. *fimbriata*. А – первое митотическое деление ядра функциональной мегаспоры; Б – второе митотическое деление ядер

зародышевого мешка; В – 6-ядерный зародышевый мешок; Г – 8-ядерный зародышевый мешок с крупной вакуолью; Д – 8-ядерный зародышевый мешок на стадии оплодотворения; Е – зародышевый мешок на стадии раннего эмбриогенеза. Сокращения: ця – центральное ядро, хя – халазальные ядра, дм – дегенерирующие мегаспоры, як – яйцеклетка, зм – зародышевый мешок, г – гипостаза, вви – внутренний слой внутреннего интигумента, вни –

внутренний слой наружного интигумента, мк – микропиле, мя – микропилярные ядра, я – ядра, нэ – нуцеллярный эпидермис, нви – наружный слой внутреннего интигумента, нвш – наружный слой внешнего интигумента, пя – полярные ядра, с – спермий, сг – синергиды, в – вакуоль.

Масштабные линейки = 10 µm.

Однако самый нижний, халазальный ряд эпидермы нуцеллуса, примыкающий к верхней клетке гипостазы, сохраняется. Два первых митотических деления образуют четыре ядра, попарно расходящихся к микропилярному и халазальному концам зародышевого мешка (рис. 56Б). Третье митотическое деление каждого из этих ядер приводит к образованию 8-ядерных (рис. 56Г, Д, Е) зародышевых мешков, которые составляют большинство. У меньшего числа зародышевых мешков третье митотическое деление происходит только у одного из двух халазальных и микропилярных ядер, что приводит к образованию зрелых 6-ядерных зародышевых мешков с редукцией ядер, микропилярного и халазального концов (рис. 56В). В большинстве зародышевых мешков образуется крупная вакуоль, которая препятствует продвижению и соединению полярных ядер в центре зародышевого мешка (рис. 56В, Г), либо оттесняет полярные ядра от стенок халазальной зоны к центру зародышевого мешка. Таким образом, нами выявлено, что у Coelogyne speciosa subsp. fimbriata зародышевый мешок 8ядерный, с нормальным распределением ядер (3+2+3) или 6-ядерный с редукцией ядер в халазальном и микропилярном концах (рис. 57).

| Мегаспорогенез — — — — — — — — — — — — — — — — — — — | | | | - Мегагаметогенез | | |
|--|---------|----------|---------|-------------------|-----------|------------------------|
| мкм | Мейоз I | Мейоз II | Митоз I | Митоз II | Митоз III | Зрелый зарод. мешок |
| • | | | | | | |

Рисунок 57. Мегаспорогенез и мегагаметогенез *Coelogyne speciosa* subsp. *fimbriata*

Образование зрелых зародышевых мешков наблюдали через 85 ДПО (рис. 49Е). В 8-ядерных зародышевых мешках одно из микропилярных ядер формирует яйцеклетку, два других преобразуются в две синергиды, а четвертое (верхнее полярное ядро) остается свободным ядром без клеточной мембраны. Халазальный комплекс ядер не формирует клеточных оболочек и содержит одно нижнее полярное ядро и 3 халазальных ядра. Соединение микропилярного и халазального полярных ядер может происходить в разном положении относительно крупной центральной вакуоли. Обычно это происходит в центре зародышевого мешка или ближе к его микропилярной половине, но иногда – в халазальной части зародышевого мешка. В одних случаях происходило слияние полярных ядер с формированием диплоидного центрального ядра, в других полярные ядра просто сближались и оставались соединенными, но не слившимися. Образование эндосперма не происходит. В возрасте 85–100 дней после опыления происходит оплодотворение и увеличение размеров семязачатков. На этом этапе эпидерма нуцеллуса полностью разрушена, а внутренний слой внутреннего интегумента сильно утончен.

Таким образом, выявлены следующие особенности мегаспорогенеза и мегагаметогенеза модельных видов *Coelogyne*:

семязачаток имеет широкое микропиле, повернутое к плаценте (т.е.
 семязачаток анатропный);

– нуцеллус элиминируется на стадии зрелого зародышевого мешка (т.е.
 семязачаток тенуинуцеллятный);

семязачаток с двумя двойными интегументами (т.е. семязачаток битегмальный);

- фуникулус образуется (т.е. семязачаток фуникулярный);

- зародышевый мешок моноспорический, Polygonum-типа;

 – лабильность числа ядер в зародышевых мешках экспериментальных видов – от 4 до 8;

вариативность распределения ядер в зародышевых мешках (4+4; 4+2; 3+3; 3+2; 2+2) (рис. 58).



мегагаметогенеза у Coelogyne.

Даже в 4-ядерных зародышевых мешках, где распределение ядер обычно остается стабильным (2+2), наблюдали случай депрессии в халазальном конце, когда после первого митоза халазальное ядро не поделилось. В результате образовался 3-ядерный зародышевый мешок с очень крупным халазальным ядром и двумя более мелкими микропилярными ядрами.

Технологии семенного размножения *in vitro*, криосохранения и непрямого соматического эмбриогенеза орхидей нуждаются в рациональном отборе растительного материала, с учетом критических периодов образования

семязачатков, продолжительности развития женского гаметофита и сроков начала эмбриогенеза. Полученные данные необходимы для технологий семенного размножения *in vitro*, криосохранения и непрямого соматического эмбриогенеза орхидей. Рациональный отбор растительного материала должен проходить с учетом критических периодов образования семязачатков, продолжительности развития женского гаметофита и сроков начала эмбриогенеза.

Например, нами выявлено, что вскрытие плодов *C. speciosa* subsp. fimbriata происходит в период от 600 до 750 ДПО (Коломейцева, Коваль 2022). Мегаспорогенез происходит через 65–70 ДПО и характеризуется подавлением цитокинеза у халазальной клетки диады макроспор на стадии мейоза II. Образование нормального моноспорического 8-ядерного ИЛИ 6-ядерного редуцированного зародышевого последующее мешка И оплодотворение происходит через 85-100 ДПО. Известно, что зародыши орхидей можно успешно культивировать in vitro не только в зрелом состоянии, но и в стадии образования нескольких клеток и даже зиготы (Поддубная-Арнольди, 1976). В случае *C. speciosa* subsp. *fimbriata* время созревания плода для культуры *in vitro* можно сократить с 600–750 до 90–100 ДПО.

5.2. Оплодотворение как критический этап репродукции Coelogyne

Из 20 экспериментальных видов третий этап репродукции (оплодотворение) успешно прошли всего 11 видов из 8 секций. После опыления цветок *Coelogyne* увядает, а его нижняя завязь по мере развития семязачатков постепенно удлиняется и утолщается. Пыльца *Coelogyne* собрана в тетрады, которые соединены в большие массы (поллинии). Каждая пылинка после попадания на рыльце дает пыльцевую трубку. Огромная масса пыльцевых трубок прорастает через стилярную полость гиностемия в полость локуны, где разделяется на 6 субплацентарных подушек. Пыльцевые трубки

У всех исследованных видов *Coelogyne* опыление порогамное

(пыльцевая трубка проходит к зародышевому мешку через микропилярное отверстие). После опыления в рыльцевой ямке гиностемия мы наблюдали массовое прорастание пыльцевых трубок. Пыльцевые трубки плотными субплацентарными подушками проходили через стилярные каналы в полость завязи к семязачаткам. Наиболее массовое скопление пыльцевых трубок наблюдали на стадии археспориальной клетки и материнской клетки мегаспор. С помощью флуоресцентных красителей нам удалось получить фотографии оплодотворения, где спермии были хорошо видны, поскольку по окраске отличаются от других ядер зародышевого мешка (рис. 59А). На рисунках 59 Б, В, Е видно, как пыльцевая трубка входит в микропилярное отверстие. В зародышевом мешке *Coelogyne* (на примере *C. cristata*) спермии флуоресцируют красно-оранжевым или ярко-желтым (рис. 59Г, Е).



Рисунок 59. Оплодотворение *Coelogyne cristata*. А – кончик пыльцевой трубки вблизи примордиев семязачатка; Б, В – зародышевый мешок с пыльцевой трубкой; Г – проникновение спермия в зародышевый мешок; Д – оплодотворение; Е – зародышевый мешок с пыльцевой трубкой.

Сокращения: я – яйцеклетка, мк – микропиле, пт – пыльцевая трубка, с – спермий, сг – синергида. Масштабные линейки: А, В, Д = 10 µm; Б = 9 µm; Г,

 $E = 10 \ \mu m.$

Спермии проникают в зародышевый мешок вместе с содержимым

пыльцевых трубок. Поскольку сохранение ядер синергид мы наблюдали на протяжении начальных стадий эмбриогенеза, у всех экспериментальных видов *Coelogyne*, первоначально мы предположили, что спермии не внедряются в синергиды, а поэтому и не разрушают их. Однако последующие наблюдения показали, что на некоторых снимках часть микропилярных ядер имеет клеточные оболочки, а часть – не имеет. При этом число ядер в зародышевом мешке остается стабильным и характерным для вида, как до оплодотворения, так и после него. В связи с этим мы сделали вывод, что спермий может внедриться в оболочку синергиды и разрушить её оболочку, но не способен разрушить её ядро.

Еще одно наблюдение касается локализации спермиев относительно халазальных ядер. Оказалось, что спермии могут проникать вглубь зародышевого мешка вплоть до его халазальной части и локализоваться вблизи халазальных ядер, но не могут с ними соединиться.

5.3. Эмбриогенез

наиболее подробными Основополагающими И исследованиями, посвященными непосредственно эмбриогенезу орхидей, следует считать работы Навашина (1900), Swamy (1949a, б), Johansen, 1950; Поддубной-Арнольди (1958, 1959, 1976), Veyret (1974); Терехина (1977; 1996); Андроновой (1988, 1997), Clements (1999), Шамрова (2008), Kolomeitseva et al. (2021). Однако сегодня проанализирован эмбриогенез незначительного числа видов орхидей по сравнению с объемом всего семейства. Случайная выборка исследованных объектов позволила лишь приблизительно составить картину соответствия эмбриологических процессов определенным таксономическим рангам внутри семейства. Кроме того, несовершенство применяемой прежде микротехники и невозможность документального подтверждения результатов с помощью фотографий привело к возникновению множества несоответствий при повторном исследовании тех же объектов (Fredrixon, 1991, 1992). В связи

с этим можно считать, что эмбриология орхидей изучена еще недостаточно подробно, а классификация типов эмбриогенеза находится только в начале своего развития.

Swamy (1949b) разделил зародыши орхидей на три группы: группу А (тип Астерад), группу Б (тип Онаград) и группу С (тип Cymbidium). В группе А все клетки (базальная клетка (ci), средняя клетка (m), а терминальная клетка (*ca*)) принимают участие в формирование собственно зародыша. В группе В базальная клетка (cb) дает начало суспензору, в то время как собственно зародыш развивается только из производных срединной и терминальной клеток. В группе С деления базальных и терминальных клеток двуклеточного зародыша происходят произвольно. Однако разделение зародышей огромного семейства орхидных всего на три группы – без суспензора, co структурированным суспензором и с суспензором, состоящим из нескольких отростков, оказалось весьма приблизительным. Более поздние классификации эмбриогенеза орхидных дополнительно разделили зародыши с суспензорами на несколько групп – от 5 типов по Swamy (1949b) до 17 типов по Clements (1999).

Тип развития зародыша орхидей из рода *Coelogyne* принадлежит к группе В или Onagrad типу (по Swamy, 1949b). По характеру развития и строения суспензора (Swamy, 1949b) зародыши *Coelogyne* напоминают тип II с однорядным многоклеточным суспензором, но за исключением одной существенной особенности – длинный суспензор *Coelogyne* не выходит за пределы зародышевого мешка, то есть является интраовулярным в то время как суспензоры II типа, которые в основном и характерны для орхидей из подсемейства Orchidoideae, проникают из семенной оболочки наружу к плаценте, то есть являются экстраовулярными (Swamy, 1949b).

Согласно классификации Clements (1999) эмбриологический тип *Coelogyne* соответствует Cypripedioid-типу (или плезиоморфному типу). Однако из представленного Clements (1999) описания не совсем понятно, какими именно критериями в строении зародыша воспользовался автор при

определении этого типа эмбриогенеза, поскольку к нему одновременно были причислены зародыши без суспензора и зародыши с суспензорами, развивающими от 1 (*Calanthe* Veitchii) до 8 (*Coelogyne parishii* Hook.f.) клеток.

Ранее эмбриология орхидей из рода *Coelogyne* была рассмотрена двумя авторами (Swamy, 1942b; Veyret, 1965, 1974). К сожалению, эти работы были сделаны на основании изучения всего двух видов Coelogyne, задокументированы только с помощью рисунков, а другие представители рода до настоящего времени не подвергались подробному исследованию. О начальных стадиях развития зародыша у *Coelogyne* в эмбриологической литературе имеется очень мало сведений. Мы можем ссылаться всего на три работы, которые характеризуются разной степенью проработанности темы. Самое первое упоминание о строении зародыша *Coelogyne breviscapa* Lindl. встречается в работе Swamy (1942b), где имеется рисунок с удлиненным одноклеточным суспензором (рис. 60А).



Рисунок 60. Строение зародышей Coelogyne. А – С. breviscapa (Swamy,

1942); Б – С. parishii (Veyret, 1965); В – микрофотография зародыша С. speciosa subsp. fimbriata (конфокальная лазерная микроскопия); Г – схема деления клеток зародыша С. speciosa subsp. fimbriata. Масштабная линейка:
B = 20 μm.

При этом было отмечено, что, наряду с *Coelogyne*, такой же тип зародыша имеют представители родов *Spathoglottis* Blume, *Bulbophyllum* Thou., *Peristeria* Hook., *Dendrobium* Sw. (Swamy, 1949b), но с небольшими вариациями в структуре суспензора. В частности, у *Coelogyne breviscapa* и *Peristeria elata* Hook. суспензор трубчатой формы, у *Spathoglottis plicata* Blume и *Bulbophyllum mysoense* J.J.Sm. он имеет перетяжку в месте соединения с собственно зародышем, причем у *Spathoglottis* ядро клетки суспензора всегда расположено в месте этого сужения. У *Dendrobium barbatulum* Lindl. линейный размер суспензора менее выражен, зато перетяжка очень узкая. У всех исследованных видов базальная клетка *cb* делится на стадии двуклеточного зародыша. Поскольку это исследование опиралось только на финальную морфоструктуру зародыша, порядок деления клеток и природа клетки суспензора оставались неясными. Наши исследования не подтвердили наличие одноклеточного суспензора у *Coelogyne*, наоборот, у этого рода мы обнаружили очень длинный многоклеточный суспензор (рис. 60B).

Особый интерес и ценность для нас представляют две работы Veyret (1965, 1974), в которых показана не только структура зрелого зародыша *Coelogyne*, но приведены рисунки порядка деления клеток на ранних стадиях эмбриогенеза. Veyret (1965) отметила, что первые клеточные деления *C. parishii* происходят без деления базальной клетки *cb* и эта клетка в дальнейшем не делится на всем протяжении эмбриогенеза. Во второй клеточной генерации было отмечено образование т-образной тетрады, в третьей клеточной генерации - образование квадранта, путем продольного деления клетки *m*, в четвертой клеточной генерации — образование октанта с формулой l+l'+m+n+n'+cb (Veyret, 1965). Вторая работа Veyret (1974) вышла с

существенными исправлениями. Здесь уже было отмечено образование двух типов тетрад – линейной и т-образной, показано одно- или двукратное деление клетки *cb*, отсутствие продольного деления клетки *m*, расширение дистального кончика последней клетки суспензора (Veyret, 1974) (рис. 60Б). Все три приведенных выше исследования сходятся на том, что собственно зародыш происходит от клеток *cc* и m (*cc*+m). Наиболее существенным противоречием между ними является представление о строении и особенностях развития суспензора. У зародыша Coelogyne выявлено образование нами многоклеточного нитевидного суспензора, у разных видов включающего от 14 до 25 клеток. У суспензора выделено три зоны интеркалярного роста (субапикальная, медиальная и суббазальная) (рис. 60Г).

Эмбриогенез Coelogyne изучали у 8 модельных видов из 6 разных секций: Brachypterae (C. brachyptera), Coelogyne (C. cristata, C. mooreana), Flaccidae (C. viscosa), Fuliginosae (C. fimbriata), Lawrenceanae (C. lawrenceana, C. eberhardtii), Speciosae (C. speciosa subsp. fimbriata).

5.3.1. Секция Brachypterae. Coelogyne brachyptera

Согласно нашим исследованиям, зародышевый мешок C. brachyptera почти всегда 4-6-ядерный, с распределением ядер 2+2 или 4+2. В каждом конце 4-ядерных зародышевых мешков локализуется по 2 ядра – в микропилярном конце начинается цитокинез и образуется 1 яйцеклетка и 1 синергида, а в халазальном конце сохраняются 2 халазальных ядра. Синергиды (или синергида) обычно находятся ближе к центру зародышевого мешка, а яйцеклетка – ближе к микропиле, такое расположение клеток является необычным для цветковых растений. Зигота делится поперечной перегородкой, в результате чего образуется 2-клеточный зародыш апикальная клетка (*ca*) которого, дает начало собственно зародышу и большей части суспензора, а базальная клетка (cb) – в дальнейшем не делится. Ядра в образовавшихся клетках сразу же дифференцируются по размеру – ядро апикальной клетки са более крупное. Ядро базальной клетки сb достигает в

диаметре 8–12 мкм и остается хорошо заметным при всех способах окрашивания на протяжении всего эмбриогенеза. Место локализации клетки *cb* – почти всегда у микропиле (рис. 61 А, Б).



Рисунок 61. Эмбриогенез *Coelogyne brachyptera*. А – двуклеточный зародыш; Б – зародыш с 6-клеточным суспензером; В – зародыш с 7-клеточным суспензором; Г – зрелый зародыш без семенной кожуры; Д –

базальная часть суспензора и клетка *cb*, крупный план от г; Е - семя с двумя зародышами. Сокращения: ca – клетка *ca*, cb – клетка *cb*, cз – собственно зародыш, м – микропилярное ядро, c – суспензор, скс – специальные клетка суспензора. Масштабные линейки: A = 5 μm; Б, B = 10 μm; Γ, E= 50 μm; Д = 20 μm.

После деления зиготы синергида обычно теряет оболочку и остается в зародышевом мешке в форме крупного микропилярного ядра. На рисунке 61 А виден микропилярный конец 4-ядерного зародышевого мешка с 2клеточным зародышем и одним микропилярным ядром.

Поскольку клетка *cb* в дальнейшем не участвует в процессе построения остальной части суспензора и собственно зародыша, последующий рост зародыша происходит за счет деления производных клетки *ca*. Линейная тетрада (стадия 4-клеточного зародыша) образуется благодаря апикальному делению производных клетки *ca*. Апикальная клетка образовавшегося зародыша делится поперечно еще 2–3 раза до стадии 5–6-клеточного линейного зародыша. На стадии квадрантов наблюдали циркумаксиальное деление апикальной клетки, а дальнейшее удлинение суспензора происходит благодаря интеркалярному делению ряда внутренних клеток. Свободные микропилярные ядра зародышевого мешка (обычно одно или два ядра бывших синергид) соприкасаются с внутренними клетками суспензора ближе к его дистальному концу (рис. 61Б). В дальнейшем они слипаются с клетками суспензора и теряют свою округлую форму (рис. 61В).

Все деления клеток суспензора происходили поперечными перегородками, за исключением единственного косого деления суббазальной клетки, расположенной под клеткой *cb*. Эта клетка делится косой перегородкой, образуя небольшую клетку с треугольным основанием. Она удлиняется вбок и образует на конце суспензора своеобразную развилку. Обычно эта удлиненная придаточная клетка ориентирована по направлению, к собственно зародышу и напоминает крючок (рис. 61Г, Д). Внутренний

интегумент семязачатка на этой стадии еще сохраняется, но его халазальная часть отслаивается от наружного интегумента. Крупный собственно зародыш имеет не глобулярную, а вытянутую форму, суспензор насчитывает от 20 до 23 клеток, он может произвольно сворачиваться и изгибаться, но никогда не выходит за пределы зародышевого мешка. На рисунке 61Е представлен редкий случай развития двух зародышей в одном зародышевом мешке.

5.3.2. Секция Coelogyne. Модельный вид Coelogyne cristata

Зародышевые мешки *C. cristata* предельно редуцированные, 4-ядерные. В каждом конце 4-ядерных зародышевых мешков локализуется по 2 ядра – в микропилярном конце начинается цитокинез и образуется 1 яйцеклетка и 1 синергида, а в халазальном конце сохраняются 2 халазальных ядра. Синергида находятся ближе к центру зародышевого мешка, а яйцеклетка – ближе к микропиле. Зигота делится поперечной перегородкой, в результате чего образуется 2-клеточный зародыш. Также, как и у *C. brachyptera*, апикальная клетка (*ca*), которая, дает начало собственно зародышу и большей части суспензора, а базальная клетка (*cb*) – в дальнейшем не делится. По сравнению с ядром летки *cb* ядро апикальной клетки *ca* более крупное (рис. 62А).



Рисунок 62. Эмбриогенез *Coelogyne cristata*. *А* – двуклеточный зародыш; Б – зародыш с 5-клеточным суспензером; В – зародыш с 7-клеточным суспензором; Г – зрелый зародыш без семенной облочки; Д – базальная часть суспензора, крупный план от г; Е – семена с зародышами. Сокращения: са – клетка *са*, сb – клетка *cb*, сз – собственно зародыш, м –

микропилярное ядро, с – суспензор, скс – специальные клетка суспензора. Масштабные линейки: $A = 8 \ \mu m$; $B, B = 10 \ \mu m$; $\Gamma = 90 \ \mu m$; $\Xi = 20 \ \mu m$; $E = 100 \ \mu m$

Последующий рост зародыша происходит за счет апикального деления производных клетки са, в результате вначале образуется линейная тетрада (стадия 4-клеточного зародыша). На стадии квадранта суспензор обычно состоит из одной ни разу не делившейся клетки cb и ряда, состоящего из 5 клеток (рис. 62Б). Ядро единственной синергиды обычно локализуется вблизи суспензора либо прилипает к нему. На стадии октантов (рис. 62В) суспензор состоит из клетки cb и еще из 7 клеток, расположенных в один ряд. По мере развития собственно зародыша, внутренние клетки суспензора постепенно делятся интеркалярно и удлиняются. У зрелого зародыша суспензор состоит из 26–28 клеток (рис. 62Γ), он не выходит за пределы зародышевого мешка. Кончик суспензора имеет удлиненную придаточную клетку, направленную в сторону собственно зародыша (рис. 62Д). Помимо ядра синергиды, в зародышевом мешке сохраняется 2 халазальных ядра. Из-за ограниченного числа ядер, которых в зародышевом мешке изначально было всего 4, ядро центральной клетки не образуется, а 2 халазальных ядра локализуются вблизи халазального конца. Внутренний интегумент семязачатка на этой стадии еще сохраняется, но его халазальная часть отслаивается от наружного интегумента. В зрелых семязачатках рассмотреть суспензор затруднительно. На рисунке 62Е показаны нормально развитые семена, в которых крупный собственно зародыш хорошо виден сквозь клетки семенной оболочки, а также семена без зародыша.

5.3.3. Секция Coelogyne. Модельный вид Coelogyne mooreana

Эмбриогенез еще одного вида из секции *Coelogyne* имеет несколько специфических черт, отличающих его от эмбриогенеза *C. cristata*. Прежде всего, это не такая ярко выраженная редукция числа ядер в зародышевом
мешке. У *С. mooreana* мы обнаружили мало 4-ядерных зародышевых мешков, обычно в зародышевых мешках наблюдали 6–8 ядер. В результате первого деления зиготы образуется 2-клеточный зародыш, у которого ядро апикальной клети *са* крупнее ядра базальной клетки *cb* (рис. 63а).



Рисунок 63. Эмбриогенез Coelogyne mooreana. А – двуклеточный

зародыш; Б – зародыш с 9-клеточным суспензером; В – зрелый зародыш без семенной оболочки, суспензор с двумя придаточныи клетками-крючками; Г – придаточная клетка-крючок, крупный план от в; Д – базальная часть суспензора с придаточной клеткой-крючком; Е – семя с зародышем. Сокращения: са – клетка *ca*, cb – клетка *cb*, сз – собственно зародыш, м – микропилярное ядро, с – суспензор, скс – специальные клетка суспензора. Масштабные линейки: A = 4 µm; Б = 10 µm; B = 70 µm; Г= 20 µm; Д= 30 µm; E = 100 µm.

Клетка св не делится на протяжении всего эмбриогенеза. Деление клеток, производных от са, происходит в той же последовательности, как и у *C. cristata*, но вблизи суспензора обычно локализуется не только одно ядро синергиды (в случае 4-ядерного зародышевого мешка), но часто 2 (в случае 6ядерного зародышевого мешка) или даже 3 (в случае 8-ядерного зародышевого мешка) крупных свободных ядра (рис. 63Б). Второй отличительной особенностью эмбриогенеза C. mooreana является образование не одной, а нескольких удлиненных придаточных клеток-крючков, которые располагаются не только на конце суспензора, но и в его средней части (рис. 63В, Г, Д). Основной ряд клеток суспензора зрелого зародыша насчитывает 15-18 клеток и 2-3 придаточные клетки-крючка. Суспензор не выходит за пределы зародышевого мешка, сквозь семенную кожуру его трудно рассмотреть не только при помощи светового микроскопа, но даже при флуоресцентном окрашивании для конфокальной микроскопии (рис. 63Е).

5.3.4. Секция Flaccidae. Модельный вид Coelogyne viscosa

Зародышевый мешок *C. viscosa* обычно 4- или 6-ядерный, с распределением ядер 2+2, 4+2, иногда 3+3. В каждом конце 4-ядерных зародышевых мешков локализуется по 2 ядра – в микропилярном конце начинается цитокинез и образуется 1 яйцеклетка и 1 синергида, а в халазальном конце сохраняются 2 халазальных ядра. Так же, как и у

предыдущих видов, синергиды (или синергида) обычно находятся ближе к центру зародышевого мешка, а яйцеклетка – ближе к микропиле. Базальная клетка *cb* 2-клеточного зародыша в дальнейшем не делится. Ядра в образовавшихся клетках сразу же дифференцируются по размеру – ядро апикальной клетки *ca* более крупное. Место локализации клетки *cb* – почти всегда у выхода в микропиле. После деления зиготы синергида обычно теряет оболочку и остается в зародышевом мешке в форме крупного микропилярного ядра. Клетка *cb* не делится и не участвует в процессе построения остальной части суспензора и собственно зародыша, рост зародыша происходит за счет деления производных клетки *ca*, удлинение суспензора происходит благодаря интеркалярному делению его внутренних клеток. На рисунке 64А показан микропилярный конец 6-ядерного зародышевого мешка с 7-клеточным зародышем на стадии квадранта и двумя микропилярными ядрами, прилегающими к дистальному концу суспензора.



Рисунок 64. Эмбриогенез *Coelogyne viscosa*. А – зародыш с 6клеточным суспензером; Б – зародыш с 11-клеточным суспензером; В – семязачаток с двумя зародышами; Г – зрелый зародыш без семенной оболочки; Д – базальная часть суспензора; Е – семя с зародышем. Сокращения: са – клетка *са*, сb – клетка *cb*, х – халазальные ядра, сз – собственно зародыш, м – микропилярное ядро, с – суспензор. Масштабные линейки: А, Б, $Д = 10 \ \mu m$; B = 15 μm ; $\mu m \ \Gamma = 30 \ \mu m$; E = 50 μm .

Иногда можно наблюдать, что свободные микропилярные ядра зародышевого мешка и одно или два ядра бывших синергид соприкасаются с внутренними клетками суспензора, ближе к собственно зародышу (рис. 64Б). В дальнейшем они слипаются с клетками суспензора и теряют свою округлую форму.

Единственный раз мы наблюдали в зародышевом мешке *C. viscosa* образование не одного, а сразу двух зародышей (рис. 64В). Такие случаи полиэмбрионии в семействе орхидных были описаны ранее (Maheshwari, 1950; Поддубная-Арнольди, 1976). Образование дополнительных зародышей из оплодотворенных клеток синергид отмечено у *Calanthe* Veitchii, *Phalaenopsis schilleriana* Rchb.f., *Stanhopea tigrina* Batem. ex Lindl., *Neottia nidus-avis* (L.) Rich. и др. (Коломейцева и др., 2012). На рисунке очень хорошо видно, что основной зародыш имеет клетку *cb*, локализованную в основании микропилярного отверстия, в то время как дополнительный зародыш располагается сбоку, он гораздо меньшего размера по сравнению с основным зародышем. При этом зародышевый мешок сильно редуцирован: помимо двух зародышей, в его халазальном конце имеется всего два халазальных ядра.

У нормально развитого зрелого зародыша суспензор, состоит из 13 клеток, хотя их число не так велико, как, например, у *C. speciosa* subsp. *fimbriata* (24 клетки), все внутренние клетки суспензора, кроме короткой конечной клетки *cb*, сильно вытянуты (рис. 64Г, Д). Благодаря этому общая длина суспензора *C. viscosa* сравнима с длиной остальных экспериментальных видов *Coelogyne* и достигает 600 мкм.

На рисунке 64Е показан общий вид семени и находящегося в нем зрелого зародыша. Здесь видно, что суспензор вышел за пределы семенной кожуры. Однако это не естественное состояние суспензора – он был принудительно извлечен из зародышевого мешка и семенной оболочки. Тело собственно

зародыша имеет вытянутую форму, суспензор насчитывает от 12 до 14 клеток, он может произвольно сворачиваться и изгибаться, в естественном состоянии он не выходит за пределы зародышевого мешка. На рисунке 64В представлен редкий случай развития двух зародышей в одном зародышевом мешке (суспензоральная полиэмбриония).

5.3.5. Секция Fuliginosae. Модельный вид Coelogyne fimbriata

В отличие от предыдущих видов, у *C. fimbriata* мы обнаружили в основном нормальные 8-ядерные зародышевые мешки. В каждом конце зародышевых мешков локализуется по 4 ядра – в микропилярном конце начинается цитокинез и образуется 1 яйцеклетка, 2 синергиды и одно свободное микропилярное ядро, а в халазальном конце сохраняются 4 свободных халазальных ядра. Как и у других видов *Coelogyne*, синергиды находятся ближе к центру зародышевого мешка, а яйцеклетка – ближе к микропиле. Зигота делится поперечной перегородкой, в результате чего образуется 2-клеточный зародыш, его апикальная клетка (*ca*) дает начало собственно зародышу и большей части суспензора, а базальная клетка (*cb*) в дальнейшем не делится. Клетка *cb* локализуется строго перед выходом в микропиле (рис. 65А).



Рисунок 65. Эмбриогенез *Coelogyne fimbriata*. А – двуклеточный зародыш; Б – зародыш с 5-клеточным суспензером; В – зародыш с 8-клеточным суспензером; Γ – зрелый зародыш без семенной оболочки; Д – базальная часть суспензора; Е – семя с зародышем. Сокращения: са – клетка *ca*, cb – клетка *cb*, х – халазальные ядра, cз – собственно зародыш, м – микропилярное ядро, с – суспензор. Масштабные линейки: A, B = 5 µm; Б = 8 µm; Г = 20 µm; Д = 15 µm; E = 50 µm.

Ядра в образовавшихся клетках сразу же дифференцируются по размеру – ядро апикальной клетки са более крупное. Ядро базальной клетки сb достигает в диаметре 10-12 мкм и остается хорошо заметным при всех способах окрашивания на протяжении всего эмбриогенеза. После деления зиготы синергида обычно теряет оболочку и остается в зародышевом мешке, В форме крупного микропилярного ядра. Вместе двумя другими микропилярными ядрами эти 3 крупных ядра локализуются в районе суспензора, удлиняющегося за счет деления внутренних клеток (рис. 65А, Б). Иногда к зародышу приближаются не только микропилярные, но и все халазальные ядра (рис. 65В). В зародышевых мешках *С. fimbriata* мы ни разу не наблюдали сближения полярных ядер, их соединения или слияния. Это свидетельствует об отсутствии в этих зародышевых мешках не только зачатка эндосперма, но даже ядра центральной клетки.

Так же, как и у других исследованных видов *Coelogyne*, клетка *cb* в дальнейшем не участвует в процессе построения остальной части суспензора и собственно зародыша, последующий рост зародыша происходит за счет деления производных клетки *са*. Все деления клеток суспензора происходили поперечными перегородками, за исключением единственного косого деления суббазальной клетки, расположенной под клеткой cb. Эта клетка делится косой перегородкой, образуя небольшую клетку с треугольным основанием. Она удлиняется вбок и образует на конце суспензора своеобразный крючок (рис. 65Г, Д). Внутренний интегумент семязачатка на этой стадии еще сохраняется, халазальная НО его часть отслаивается OT наружного интегумента. Крупный собственно зародыш имеет не глобулярную, а вытянутую форму, суспензор насчитывает от 14 до 16 клеток, он может произвольно сворачиваться и изгибаться, но никогда не выходит за пределы зародышевого мешка. Выходящий за пределы семени суспензор (рис. 55Е) – принудительно извлечен из зародышевого мешка для наглядности.

5.3.6. Секция Lawrenceanae. Модельный вид Coelogyne lawrenceana

Зародышевый мешок *С. lawrenceana* обычно 4- или 6-ядерный, с распределением ядер 2+2, 4+2, иногда 3+3. В каждом конце 4-ядерных зародышевых мешков локализуется по 2 ядра – в микропилярном конце начинается цитокинез и образуется 1 яйцеклетка и 1 синергида, а в халазальном конце сохраняются 2 халазальных ядра. Так же, как и у предыдущих видов, синергиды (или синергида) обычно находятся ближе к центру зародышевого мешка, а яйцеклетка – ближе к микропиле (рис. 66А).



Рисунок 66. Эмбриогенез Coelogyne lawrenceana. А – двуклеточный

зародыш; Б – 4-клеточный зародыш; В – 8-клеточный зародыш; Г – зрелый зародыш, извлеченный из семенной оболочки; Д – базальная часть суспензора; Е – семязачатки. Сокращения: са – клетка *ca*, cb – клетка *cb*, сз – собственно зародыш, м – микропилярное ядро, с – суспензор. Масштабные линейки: А, Б = 4 μm; B = 5 μm; Γ = 100 μm; Д = 10 μm; E = 90 μm.

Базальная клетка *cb* 2-клеточного зародыша в дальнейшем не делится. Ядра в образовавшихся клетках сразу же дифференцируются по размеру – ядро апикальной клетки *са* более крупное. Место локализации клетки *cb* – почти всегда у выхода в микропиле. После деления зиготы синергида (или обе синергиды) обычно теряет оболочку и остается в зародышвом мешке в форме крупного микропилярного ядра (или двух крупных микропилярных ядер). Клетка *cb* не делится и не участвует в процессе построения остальной части суспензора и собственно зародыша, рост зародыша происходит за счет деления производных клетки са. удлинение суспензора происходит благодаря интеркалярному делению его внутренних клеток. На рисунке 66Б показан микропилярный конец 6-ядерного зародышевого мешка с 4-клеточным зародышем на стадии тетрады И двумя микропилярными ядрами, прилегающими к двум средним клеткам будущего суспензора. На рисунке 56В При показан зародыш на стадии квадранта. некоторых способах флуоресцентного окрашивания на ранних стадиях развития зародыша хорошо видна клеточная стенка клетки cb, хорошо выделяющейся на фоне нефлуоресцирующих клеток зародыша, производных от клетки са (рис. 56В). У нормально развитого зрелого зародыша *С. lawrenceana* суспензор состоит из 22–25 клеток, все его внутренние клетки сильно вытянуты (рис. 56Г), общая длина суспензора достигает 1,6–2,2 мм. Самой короткой клеткой суспензора является клетка *cb* (рис. 66Д).

На рисунке 66Е показаны семязачатки на стадии раннего эмбриогенеза. Хорошо видно, что наряду с развитыми зародышевыми мешками с зародышем и еще не разрушенным внутренним интегументом, имеются семязачатки с

пустым зародышевым мешком и сильно отставшие в развитии. Эти абортивные семязачатки, по-видимому, успешно прошли стадии мегаспорогенеза И мегагаметогенеза, но ИХ яйцеклетки не были оплодотворены. То есть этап оплодотворения явился для них критическим.

5.3.7. Секция Lawrenceanae. Модельный вид Coelogyne eberhardtii

Зародышевый мешок *C. eberhardtii* обычно 4- или 6-ядерный, с распределением ядер 2+2, 4+2, иногда 3+3. В каждом конце 4-ядерных зародышевых мешков локализуется по 2 ядра – в микропилярном конце начинается цитокинез и образуется 1 яйцеклетка и 1 синергида, а в халазальном конце сохраняются 2 халазальных ядра. Синергиды (или синергида) обычно находятся ближе к центру зародышевого мешка, а яйцеклетка – ближе к микропиле (рис. 67А).



Рисунок 67. Эмбриогенез *Coelogyne eberhardtii*. А – двуклеточный зародыш; Б – 6-клеточный зародыш; В – зародыш с 6-клеточным суспензором, Г – зрелый зародыш; Д – зародыш в районе переходной клетки, крупный план от

г; Е – семязачаток с гипертрофированными клетками внутреннего и наружного интегументов, содержащих рафиды. Сокращения: са – клетка *са*,

cb – клетка *cb*, cз – собственно зародыш, м – микропилярное ядро, р – рифиды, с – суспензор. Масштабные линейки: A = 5 μ m; Б, B, Д = 10 μ m; Γ = 100 μ m; E = 15 μ m.

Базальная клетка *cb* 2-клеточного зародыша в дальнейшем не делится. Ядра в образовавшихся клетках сразу же дифференцируются по размеру – ядро апикальной клетки *са* более крупное. Место локализации клетки *cb* – почти всегда у выхода в микропиле. После деления зиготы синергида (или обе синергиды) обычно теряет оболочку и остается в зародышевом мешке в форме крупного микропилярного ядра (или двух крупных микропилярных ядер). Клетка *cb* не делится и не участвует в процессе построения остальной части суспензора и собственно зародыша, рост зародыша происходит за счет деления производных клетки са. удлинение суспензора происходит благодаря интеркалярному делению его внутренних клеток. На рисунке 67Б показан микропилярный конец 6-ядерного зародышевого мешка с 4-клеточным зародышем стадии тетрады микропилярными на И двумя ядрами, прилегающими к двум средним клеткам будущего суспензора. На рисунке 67В показан зародыш на стадии квадранта. При некоторых способах флуоресцентного окрашивания на ранних стадиях развития зародыша хорошо видна клеточная стенка клетки cb, хорошо выделяющейся на фоне нефлуоресцирующих клеток зародыша, производных от клетки са (рис. 67В). У нормально развитого зрелого зародыша *C. eberhardtii* суспензор состоит из 25–27 клеток, все его внутренние клетки сильно вытянуты (рис. 57Г), общая длина суспензора достигает 1,5-2 мм. Самой короткой клеткой суспензора является клетка cb (рис. 67Д). Иногда в клетках семенной оболочки можно наблюдать скопление рафидов оксалата кальция, обычно эти клетки сильно увеличены в объеме (рис. 67Е).

5.3.8. Секция Speciosae. Модельный вид Coelogyne speciosa subsp. fimbriata

Зародышевый мешок *C. speciosa* subsp. *fimbriata* обычно 6- или 8ядерный, с распределением ядер 4+4 или 4+2. Редко наблюдали образование 4-ядерных зародышевых мешков с образованием 1 яйцеклетки и 1 синергиды в микропилярном конце и 2 халазальных ядер в халазальном конце. Яйцеклетка обычно располагается перед выходом в микропиле (рис. 68А).



Рисунок 68. Эмбриогенез Coelogyne speciosa subsp. fimbriata. А – зигота; Б –

двуклеточный зародыш; В – 3-клеточный зародыш; Г – 4-клеточный зародыш; Д – 5-клеточный зародыш; Е – 6-клеточный зародыш. Сокращения: ca – клетка *ca*, cb – клетка *cb*, м – микропилярное ядро, з – зигота. Масштабные линейки: A = 5 μm; Б = 7 μm; B, Γ, E = 10 μm; Д = 8 μm.

Синергиды (или синергида) обычно находятся ближе к центру зародышевого мешка. После оплодотворения зигота делится поперечной перегородкой, в результате чего образуется 2-клеточный зародыш (рис. 68Б), апикальная клетка (*ca*) которий дает начало собственно зародышу и большей части суспензора, а базальная клетка (*cb*) в дальнейшем не делится. Ядра в образовавшихся клетках сразу же дифференцируются по размеру – ядро апикальной клетки *ca* более крупное. Ядро базальной клетки *cb* достигает в диаметре 4–6 мкм и остается хорошо заметным у малоклеточного зародыша при всех способах окрашивания. После деления зиготы синергиды обычно теряют оболочку и остаются в зародышевом мешке в форме крупных микропилярных ядер.

Клетка *cb* в дальнейшем не участвует в процессе построения остальной части суспензора и собственно зародыша, последующий рост зародыша происходит за счет деления производных клетки *ca*. На рисунке 68В показано образование 3-клеточного зародыша путем деления клетки *ca*, а также локализация клетки *cb* в районе выхода в микопиле и сближение микропилярных ядер с зародышем в районе средней клетки. Линейная тетрада (стадия 4-клеточного зародыша) образуется благодаря следующему делению апикальной производной клетки *ca* (рис. 68Г). На стадии 5-клеточного зародыша видно, что микропилярные ядра не просто соприкасаются, а слипаются с супензором и деформируются (рис. 68Д). Апикальное деление клеток наблюдается до стадии 6-клеточного зародыша (рис. 68Е).



Рисунок 69. Эмбриогенез *C. speciosa* subsp. *fimbriata*. A – 7-клеточный зародыш; Б – 12-клеточный зародыш (стадия квадранта); В – зародыш с 8-клеточным суспензером; Γ – зрелый зародыш; Д – базальная часть суспензора, крупный план от г; Е – семена с зародышами. Сокращения: са – клетка *ca*, cb – клетка *cb*, c3 – собственно зародыш, м – микропилярное ядро, с – суспензор, скс – специальные клетки суспензора. Масштабные линейки: A, Б, B = 10 µm; Г, E = 100 µm; Д= 20 µm.

Образование квадранта происходит благодаря циркумаксимальному делению апикальной клетки 6-клеточного зародыша (рис. 69А). Все деления клеток суспензора происходили поперечными перегородками, причем место деления внутренних клеток суспензора оказалось спонтанным: мы наблюдали делящиеся клетки как вблизи базальной клетки са, так и вблизи тела собственно зародыша (рис. 69Б). Косое деление наблюдали у суббазальной клетки, расположенной под клеткой cb. Эта клетка делилась косой перегородкой, образуя довольно крупную клетку с треугольным основанием (рис. 69В). Она удлинялась вбок, образуя вблизи кончика суспензора своеобразную развилку с клеткой *cb* (рис. 69Г). Деление косой перегородкой и образование такой же клетки-крючка наблюдали и при делении других клеток суспензора (рис. 69Д). Крупный собственно зародыш имеет вытянутую форму, суспензор насчитывает от 20 до 24 клеток, он может произвольно сворачиваться и изгибаться, но никогда не выходит за пределы зародышевого мешка. Также, как и у предыдущих видов *Coelogyne*, часть семязачатков не имела зародышей (рис. 69Е). Эти семязачатки успешно прошли стадии яйцеклетки были мегаспорогенеза И мегагаметогенеза, НО ИХ не оплодотворены.

У разных видов *Coelogyne* от момента опыления до оплодотворения проходит от 4 до 5 месяцев. Выявлено необычное взаимное расположение яйцеклетки и синергид в зародышевом мешке, при котором синергиды расположены ближе к центру зародышевого мешка по сравнению с яйцеклеткой. Показано, что при оплодотворении ядра синергид (или ядро единственной синергиды) не разрушаются содержимым пыльцевой трубки, они длительное время сохраняются, соприкасаясь только с клетками суспензора, но не с другими ядрами зародышевого мешка. У зародыша *Coelogyne* выявлено образование многоклеточного нитевидного суспензора, у разных видов включающего от 14 до 25 клеток. У суспензора выделено три зоны интеркалярного роста (субапикальная, медиальная и суббазальная) и отсутствие деления клетки cb (базальная клетка) на всем протяжении

эмбриогенеза.

Также нами впервые было обнаружено, что периклинальные деления клеток в суббазальной зоне суспензора *Coelogyne* могут инициировать монозиготическую суспензоральную полиэмбрионию с образованием дополнительного полового зародыша. Этот факт подтверждает гипотезу о том, что такая эмбриональная структура как суспензор, не только снабжает собственно зародыш питательными веществами, но и может функционировать как банк эмбриогенных клеток.

Все выявленные нами эмбриологические особенности дают основание для выделения особого типа эмбриогенеза у рода *Coelogyne*, наиболее сходного с эмбриогенезом Orchideae-типа, но имеющего несколько принципиально отличительных особенностей. Отличительные черты этого типа эмбриогенеза, не описанного ранее в семействе орхидных, следующие:

 Интраовулярное расположеие зародыша, без выхода суспензора за пределы наружного интегумента и без внедрения его кончика в ткань плаценты;

2. У зародыша выявлено отсутствие деления базальной клетки *cb* на всем протяжении эмбриогенеза и образование многоклеточного нитевидного суспензора с интеркалярным ростом;

3. Базальная клетка *cb* не имеет гаусториальных отростков, характерных для зародышей Orchideae-типа;

4. В составе нитевидного суспензора имеются особые придаточные клетки-крючки, образованные путем косого деления его нескольких внутренних клеток.

Первоначально мы хотели назвать такой тип эмбриогенеза Orchideaeтип Coelogyne-вариант, однако обнаруженные нами 4 отличительных особенности, а особенно отсутствие деления клетки *cb* и интраовулярное расположение зародыша позволили нам выделить новый тип эмбриогенеза, который мы назвали Coelogyne-типом.

Глава 6. Четвертый этап репродукции – образование плода и диссеминация

Интерпретация анатомического строения завязи и плодов семейства Orchidaceae до сих пор является дискуссионной (Mayer, 2011), что затрудняет анализ развития плодов и процесса их вскрывания. В настоящее время принято считать, что завязь орхидей состоит из трех карпелл, на что указывал еще Brown (1831). Duncan, Curtis (1943), Swamy (1949), Cribb (1999), Rasmussen, Johansen (2006), Mayer (2011), Mulder-Dirks, Gravendeel (2019) поддержали интерпретацию Brown (1831), выявив, что плод образован тремя карпеллами и состоит из шести «створок», трех стерильных, соответствующих основаниям чашелистиков, и трех фертильных, соответствующих основаниям лепестков. Плацента при этом является структурой, возникшей путем пролиферации краевой части каждой из карпелл (Rasmussen, Johansen, 2006). Но даже новейшие исследования не дают окончательного ответа на вопрос о границах структурных элементов и тканей плода орхидей.

В некоторых работах часть завязи орхидей называют гипантием Rasmussen, Johansen, 2006; Mayer et al., 2011; Alves et al., 2021). Гипантий – структура нижней части покрова и андроцея, которая образуетя в результате срастания чашечки (чашелистики), венчика (лепестки), тычинки. Гипантий предохраняет плод от неблагоприятных внешних воздействие. По функции экстракарпеллярную часть плода орхидей можно сравнить с гипантием, но структурно он отличается отсутствием срастания с тычинками, которые, как известно, вынесены в гиностемий. Поэтому мы выбираем нейтральный термин и называем эту структуру экстракарпеллярной тканью (Bobrov et al., 2019).

Основываясь на статье Swamy (1949b), посвящённой сосудистой анатомии орхидей, а также на результатах наших оригинальных исследований, мы определили, что срастание карпеллярных и экстракарпеллярных тканей у *Coelogyne* в дорзальной части карпелл происходит по условной границе между проводящим пучком, васкуляризирующим чашелистик, и дорзальным проводящим пучком карпеллы, снабжающим рыльце гиностемия, а граница

между тканями латеральных и вентральных частей соседних карпелл и лепестка определена между проводящим пучком, васкуляризирующим лепесток, и вентральными проводящими пучками соседних карпелл (рис 71А).

Низкие показатели завязываемости плодов у большинства орхидей в естественных местах обитания (особенно у эпифитных тропических видов) что обычно считаются следствием ограничений опыления и доступности ресурсов. В частности, ограничения опыления связаны с числом опылителей и их поведением, типом и числом поллиниев, а также количеством пыльцы на соцветии (Ackerman, Montalvo, 1990). При этом мало внимания уделялось особенностям развития самих плодов орхидей.

Первые анатомические исследования, посвященные строению и развитию завязи и плода орхидей, были связаны с интересом к двойному оплодотворению и гибридизации орхидных (Hildebrand, 1863). Впервые развитие завязи и плода орхидеи было проиллюстрировано в английской серии книг, посвященной тропическим орхидеям, культивируемым в Англии (Veitch and Sons, 1887–1894), где приведены рисунки поперечных срезов плодов *Cattleya mossiae* Hook. через 14, 30, 55, 72, 90 ДПО. Впоследствии было показано, что пролиферацию семязачатков на плацентах, отмирание долей околоцветника (либо утолщение и позеленение долей околоцветника у некоторых таксонов) и разрастание стенок плода вызывают ауксины, выделяемые пыльцой (Avadhani et al., 1994).

Изучение плодов орхидей оказалось востребовано и при филогенетических исследованиях. Было показано, что у более примитивных орхидных из подсемейств Apostasioideae (у всех видов), Cypripedioideae (у представителей родов *Selenipedium* Rchb.f., *Phragmipedium* Rolfe) и Vanilloideae (у представителей родов *Eriaxis* Rchb.f., *Lecanorchis* Blume) завязь трехгнездная (синкарпная), а у остальных таксонов, в том числе, у *Coelogyne*, завязь одногнездная (паракарпная) (Garay, 1960).

Плоды эпифитных орхидей, произрастающих в дождевых тропических лесах, содержат огромное количество мелких семян. Например, в одном плоде

Maxillaria sp. содержится 1756440 семян (Avadhani et al, 1994). Однако энтомофилия (зависимость завязывания плодов от наличия насекомыхопылителей) и микосимбиотрофизм (обязательное прорастание с помощью эндомикоризных грибов) являются тем своеобразным фильтром, который не позволяет появиться такому огромному числу проростков орхидей в природных популяциях. Кроме того, реальная семенная продуктивность растений всегда значительно меньше потенциальной. Обычно часть семязачатков в плоде по разным причинам остается недоразвитой. И чем более лабильны окружающие условия (например, при содержании растения, с плодами в оранжерее с неустойчивым температурным режимом), тем меньший процент семян с зародышем может быть получен (Коломейцева и др., 2012).

6.1. Строение и гистогенез стенки плода Coelogyne

Плод *Coelogyne* – нижняя многосемянная коробочка, развивающаяся из трехкарпелльного одногнездного паракарпного гинецея и вскрывающаяся ламинально шестью неравными створками. Плоды эллипсоидные, довольно крупные, длиной от 2–3 см до 10–13 см, диаметром от 0.8–1 до 3,5–4.5 см (см. приложения); неравноребристые, клювовидные, из-за сохраняющегося после опыления гиностемия (рис. 70).



Рисунок 70. Морфология плодов Coelogyne.

1, 2 – C. brachyptera. 3 – C. viscosa. 4, 5, 6 – C. cristata. 7, 8 – C. fimbriata. 9, 10 – C. ovalis. 11, 12 – C. assamica. 13 – C. lawrenceana. 14, 15 – C. nitida. 16 – C. speciosa subsp. fimbriata. К дорзальной части каждой карпеллы прирастает чашелистик, а к вентральным частям соседних карпелл, несущих по одной краевой плаценте от каждой, прирастает лепесток. Таким образом, стенка плода в дорзальной части карпеллы представлена тканями чашелистика (эпикарпия) и тканями карпеллы (перикарпия), а в вентральных частях – тканями лепестка (эпикарпия) и тканями карпеллы (перикарпия) (рис 71А).



Рисунок 71. Схемы строения завязи (А) и зрелого плода (Б) *Coelogyne*. А – схема завязи, серый цвет – карпеллы (карпеллярная ткань), синий цвет –

ткани лепестка (экстракарпеллярная ткань), зеленый цвет – ткани чашелистика (экстракарпеллярная ткань); Б–схема зрелого (вскрывшегося) плода, черные стрелки –щели вскрывания. Сокращения: вчк – вентральная часть двух соседних карпелл (топографическая зона стенки плода), ппч – проводящий пучок чашелистика, дпк – дорзальный пучок карпеллы, л – локула, ппл – проводящий пучок лепестка, впк – вентральный пучок карпеллы, дчк – дорзальная часть карпеллы (топографическая зона стенки

плода).

Плацентация париетальная, плацента является структурой, возникшей путем пролиферации краевой части каждой из карпелл; плаценты интрузивные, свободные или сросшиеся (двураздельные в дистальной части). Стенка плода *Coelogyne* дифференцирована на эпикарпий, состоящий из наружной эпидермы и основной ткани, мезокарпий и эндокарпий. Эпидерма эпикарпия состоит из одного слоя склерифицированных, тангентально вытянутых клеток (в латеральных частях карпелл) и округлых в поперечном сечении (в вентральных и дорзальных частях карпелл).

6.1.1. Секция Brachypterae. Строение и гистогенез стенки плода Coelogyne brachyptera



Рисунок 72. Анатомия стенки плода *C. brachyptera*. А-Е – стадия 1 (неопыленная завязь). А – неопыленная завязь. Б– локула, крупный план (А). В, внешняя часть стенки завязи, чашелистик (сверху), лепесток (снизу). Г – основная ткань эпикарпия в дорзальной части (чашелистик). Д – основная ткань эпикарпия в вентральных частях карпелл (лепесток). Е – внутренняя 168

часть стенки завязи. Ж – внешняя часть стенки завязи, чашелистик, крупный план (Г). З – внешняя часть стенки завязи, лепесток крупный план (Д). И – внутренняя часть стенки завязи (зона вскрывания). Сокращения: ээ – эпидерма эпикарпия, отэ – основная ткань эпикарпия, мз – мезофилл, вэ – внутренняя эпидерма карпеллы. Масштабные линейки: А = 100 μm; Б = 50 μm; B = 5 μm; Γ = 20 μm; Д= 20 μm; E = 5 μm; Ж = 5 μm; З = 5 μm; И = 20 μm.



Рисунок 73. Анатомия стенки плода С. brachyptera. А-М – стадия 3 (зрелый

плод). А – стенка плода в дорзальной части (чашелистик). Б –внутренняя часть стенки плода (зона вскрывания). В – внутренняя часть стенки плода (щели вскрывания). Г– внешняя часть стенки плода, чашелистик (сверху),

лепесток (снизу). Д – стенка плода в вентральной части (лепесток). Е – латеральная часть стенки плода. Ж – внешняя часть стенки плода, крупный план (Е). З – внутренняя часть стенки плода, крупный план (Е). И – плацента. К – стенка плода в дорзальной части (этап процесса вскрывания). Л – стенка плода в дорзальной части (этап процесса вскрывания). М – стенка плода в дорзальной части (этап процесса вскрывания). М – стенка плода в дорзальной части (этап процесса вскрывания). М – стенка плода в дорзальной части (этап процесса вскрывания). М – стенка плода в дорзальной части (этап процесса вскрывания). М – стенка плода в дорзальной части (этап процесса вскрывания). М – стенка плода в дорзальной части (этап процесса вскрывания). М – стенка плода в дорзальной части (этап процесса вскрывания). М – стенка плода в дорзальной части (этап процесса вскрывания). М – стенка плода в дорзальной части (этап процесса вскрывания). М – стенка плода в дорзальной части (этап процесса вскрывания). М – стенка плода в дорзальной части (этап процесса вскрывания). М – стенка плода в дорзальной части (этап процесса вскрывания). М – стенка плода в дорзальной части (этап процесса вскрывания). М – стенка плода в дорзальной части (этап процесса вскрывания). М – стенка плода в дорзальной части (этап процесса вскрывания). Сокращения: ээ – эпидерма эпикарпия, отэ – основная ткань эпикарпия, м – мезокарпий, эн – эндокарпий. Масштабные линейки: А = 100 µm; Б = 50 µm; В = 5 µm; Г = 20 µm; Д = 20 µm; Е = 5 µm; Ж = 5 µm; М = 5 µm; М = 60

μm.

Эпидерма эпикарпия стенки плода *C. brachyptera* состоит из одного слоя склерифицированных, округлых в поперечном сечении клеток (рис. 72Ж, 723, 72В, 73Г, 73Ж).

Основная ткань эпикарпия в дорзальной части (чашелистик) на поперечном срезе напоминает трулат с закругленной суженной вершиной. В месте срастания с тканями карпелл, в тангентальной плоскости эпикарпий сложен 25–30 слоями тонкостенных изодиаметрических клеток (стадия 1) (рис. 72Г). На стадии 3, представлен 30–35 слоями округлых клеток разного размера (рис.73А). В радиальном направлении основная ткань эпикарпия представлена 26–32 слоями тонкостенных изодиаметрических клеток (стадия 1) и 30–35 слоями на стадии зрелого плода. Мезокарпий в дорзальной части состоит из 18–25 слоев довольно крупных изодиаметрических тонкостенных клеток, уплощающихся на условной границе с основной тканью эпикарпия (стадия 1) (рис. 72Е). На стадии 3, представлен 45–50 слоями округлых клеток разного размера (рис. 73А). Эндокарпий представлен одним слоем тонкостенных клеток, на поперечном срезе округлой формы (рис. 72Е, 73А). Основная ткань эпикарпия в латеральных частях карпелл представлена 10–15 слоями тангентально вытянутых, слегка смятых клеток (рис. 73Е), из которых 2–4 самых периферических слоя склерифицируются (рис. 73Ж). В латеральной части карпелл мезокарпий состоит из 21–27 слоев клеток, схожих по форме с таковыми в основной ткани эпикарпия, этот факт препятствует определению четкой границы между тканями карпеллы и тканями эпикарпия в этой части. Эндокарпий в латеральных частях представлен одним слоем тонкостенных клеток, клетки уплощенные, тангентально вытянутые, сильно смятые (рис. 733).

Основная ткань эпикарпия в вентральной части карпеллы (лепесток) имеет экстракарпеллярную природу, килевидную форму и является приросшим лепестком, в тангентальном направлении внутренняя часть которого представлена 21–27 слоями тонкостенных клеток (стадия 1) (рис. 72Д). И 35–40 слоями на стадии 3 (рис. 73Д). В радиальном направлении основная ткань эпикарпия представлена 32–37 слоями клеток (стадия 1) (рис. 72Д). На стадии 3, 45–50 слоями тонкостенных изодиаметрических клеток (рис. 73Д). Клетки внутренних слоев крупные, эллипсовидные, плотно прижатые, в дистальной части – более мелкие, округлые на поперечном срезе. Мезокарпий в вентральной части состоит из 8–12 слоев тонкостенных клеток разного размера, округлых на поперечном срезе (рис. 72Б). У зрелого плода эта зона представлена 20–25 слоями тонкостенных клеток разного размера. Эндокарпий представлен одним слоем тонкостенных клеток, относительно крупных, на поперечном срезе округлой формы, слегка смятых (рис. 72Е).

6.1.2. Секция Flaccidae. Строение и гистогенез стенки плода Coelogyne viscosa



Рисунок 74. Анатомия стенки плода *С. viscosa*. А - Д – стадия 1 (завязь), Е - Л – стадия 3 (зрелый плод). А – завязь. Б – локула, крупный план (А). В – стенка завязи в дорзальной части (чашелистик). Г – внешняя часть стенки завязи, чашелистик (сверху), лепесток (снизу). Д – внутренняя часть стенки завязи. Е – зрелый плод. Ж – стенка плода в дорзальной части (чашелистик).

3, гистология стенки плода (латеральная часть). И – внешняя часть стенки плода, крупный план (3). К – внутренняя часть стенки плода, крупный план (3). Л – стенка плода в вентральной части (лепесток). Сокращения: ээ – эпидерма эпикарпия, отэ – основная ткань эпикарпия, мз – мезофилл, м – мезокарпий, вэ – внутренняя эпидерма карпеллы, эн – эндокарпий.
Масштабные линейки: А = 100 µm; Б = 50 µm; B = 5 µm; Г = 20 µm; Д = 20 µm; E = 100 µm; Ж = 5 µm; З = 20 µm; И = 5 µm; К = 50 µm; Л = 50 µm.

Эпидерма эпикарпия стенки плода *C. viscosa* состоит из одного слоя склерифицированных округлых в поперечном сечении клеток (рис. 62Г, 1И).

Основная ткань эпикарпия в дорзальной части (чашелистик) на поперечном срезе напоминает гриб с уплощенной вершиной. В месте срастания с тканями карпелл, в тангентальной плоскости эпикарпий сложен 40-45 слоями тонкостенных изодиаметрических клеток (стадия 1) (рис. 74В). На стадии 3, представлен 45–50 слоями округлых клеток разного размера (рис. 74Ж). В радиальном направлении основная ткань эпикарпия представлена 20-25 слоями тонкостенных изодиаметрических клеток (стадия 1) и 25–30 слоями на стадии зрелого плода. Мезокарпий в дорзальной части состоит из 20-25 слоев довольно крупных изодиаметрических тонкостенных клеток, уплощающихся на условной границе с основной тканью эпикарпия (стадия 1) (рис. 74В). На стадии 3, представлен 22–27 слоями округлых клеток разного размера (рис. 74Ж). Эндокарпий представлен одним слоем тонкостенных клеток, на поперечном срезе округлой формы (рис. 74Б, Д).

Основная ткань эпикарпия в латеральных частях карпелл представлена 5–7 слоями тангентально вытянутых, слегка смятых клеток (рис. 623), из которых 2–4 периферических слоя склерифицируются (рис. 62И). В латеральной части карпелл мезокарпий состоит из 13–17 слоев клеток, схожих по форме с таковыми в основной ткани эпикарпия, этот факт препятствует определению четкой границы между тканями карпеллы и тканями эпикарпия в этой части. Эндокарпий в латеральных частях

представлен одним слоем тонкостенных клеток, клетки уплощенные, тангентально вытянутые (рис. 74К).

Основная ткань эпикарпия в вентральной части карпеллы (лепесток) имеет экстракарпеллярную природу, килевидную форму и является приросшим лепестком, в тангентальном направлении внутренняя часть которого представлена 56-65 слоями тонкостенных клеток (стадия 1) (рис. 74А) и 56–65 слоями на стадии 3 (рис. 74Л). В радиальном направлении основная ткань эпикарпия представлена 60–70 слоями клеток (стадия 1) (рис. 74А)., на стадии 3 – 60–70 слоями тонкостенных изодиаметрических клеток (рис. 74Д). Клетки внутренних слоев крупные, эллипсовидные, плотно прижатые, в дистальной части – более мелкие, округлые на поперечном срезе. Мезокарпий в вентральной части состоит из 8–12 слоев тонкостенных клеток разного размера, округлых на поперечном срезе (рис. 74Б). У зрелого плода эта зоне представлена 20-25 слоями тонкостенных клеток разного размера (рис. 74Л). Эндокарпий представлен одним слоем тонкостенных, относительно крупных клеток, на поперечном срезе клетки уплощенные, тангентально вытянутые (рис. 74Е).

6.1.3. Секция Coelogyne. Строение и гистогенез стенки плода Coelogyne cristata



Рисунок 75. Анатомия стенки плода *С. cristata*. А-Е – стадия 1 (завязь), Ж-М – стадия 3 (зрелый плод). А – завязь. Б – локула, крупный план (А). В – внешняя часть стенки завязи, чашелистик (сверху), лепесток (снизу). Г –

стенка завязи в вентральной части (лепесток). Д – внешняя часть стенки завязи, лепесток крупный план (Г). Е – внутренняя часть стенки завязи (механизм вскрывания). Ж – стенка плода в дорзальной части (чашелистик). З – гистология стенки плода (латеральная часть). И – внешняя часть стенки плода, крупный план (3). К – внутренняя часть стенки плода, крупный план (3). Л – стенка плода в вентральной части (лепесток). М – внешняя часть

стенки плода, лепесток, крупный план (Л). Сокращения: ээ – эпидерма эпикарпия, отэ – основная ткань эпикарпия, мз – мезофилл, м – мезокарпий, вэ – внутренняя эпидерма карпеллы, эн – эндокарпий. Масштабные линейки: A = 100 μm; Б = 50 μm; B = 5 μm; Γ = 20 μm; Д = 20 μm; E = 5 μm; Ж = 100 μm; З = 50 μm; И = 5 μm; K = 10 μm; Л = 70 μm; M = 10 μm.

Эпидерма эпикарпия стенки плода *C. cristata* состоит из одного слоя склерифицированных округлых в поперечном сечении клеток (рис. 63В, 63И, 63М).

Основная ткань эпикарпия в дорзальной части (чашелистик) на поперечном срезе имеет грибовидную форму. В месте срастания с тканями карпелл, в тангентальной плоскости эпикарпий сложен 75–85 слоями тонкостенных изодиаметрических клеток (стадия 1) (рис. 75А). На стадии 3, представлен 75–85 слоями округлых клеток разного размера (рис. 75Ж). В радиальном направлении основная ткань эпикарпия представлена 30-40 слоями тонкостенных изодиаметрических клеток (стадия 1) и 35–45 слоями на стадии зрелого плода. Мезокарпий в дорзальной части состоит из 25–35 слоев довольно крупных изодиаметрических тонкостенных клеток, уплощающихся на условной границе с основной тканью эпикарпия (стадия 1) (рис. 75Е). На стадии 3 представлен 22–27 слоями округлых клеток разного размера (рис. 75Ж). Эндокарпий представлен одним слоем тонкостенных клеток, на поперечном срезе округлой формы (рис. 75Е, Ж).

Основная ткань эпикарпия в латеральных частях карпелл представлена 5–7 слоями тангентально вытянутых, слегка смятых клеток (рис.

753), из которых 3 самых периферических слоя склерифицируются (рис. 75И). В латеральной части карпелл **мезокарпий** состоит из 12–15 слоев клеток, схожих по форме с таковыми в основной ткани эпикарпия, этот факт препятствует определению четкой границы между тканями карпеллы и тканями эпикарпия в этой части. Эндокарпий в латеральных частях представлен одним слоем тонкостенных клеток, клетки уплощенные, тангентально вытянутые (рис. 75К).

Основная ткань эпикарпия в вентральной части карпеллы (лепесток) имеет экстракарпеллярную природу, округлую форму и является приросшим лепестком, в тангентальном направлении внутренняя часть которого представлена 45–50 слоями тонкостенных клеток (стадия 1) (рис. 75Г) и 60–65 слоями на стадии 3 (рис. 75Л). В радиальном направлении основная ткань эпикарпия представлена 25–30 слоями клеток (стадия 1) (рис. 75Г). На стадии 3, 25–30 слоями тонкостенных изодиаметрических клеток (рис. 75Л). Клетки внутренних слоев крупные, эллипсовидные, плотно прижатые, в дистальной части – более мелкие, округлые на поперечном срезе. Мезокарпий в вентральной части состоит из 20–25 слоев тонкостенных клеток разного размера, округлых на поперечном срезе (рис. 75Г). У зрелого плода эта зоне представлена 20–25 слоями тонкостенных клеток разного размера (рис. 75Л). Эндокарпий представлен одним слоем тонкостенных клеток, относительно крупных, на поперечном срезе клетки уплощенные, тангентально вытянутые (рис. 75К).

6.1.4. Секция Fuliginosae

6.1.4.1. Строение и гистогенез стенки плода Coelogyne fimbriata



Рисунок 76. Анатомия стенки плода *С. fimbriata*. А - Г – стадия 1 (завязь), Д-М – стадия 3 (зрелый плод). А – завязь. Б – внешняя часть стенки завязи, чашелистик (сверху), лепесток (снизу). В – локула, крупный план (А). Г –

внутренняя часть стенки завязи (механизм вскрывания). Д – зрелый плод. Е – стенка плода в дорзальной части (чашелистик). Ж – гистологическая
структура стенки плода (латеральная часть). З – внешняя часть стенки плода, крупный план (Е). И – зрелый плод. К – стенка плода в дорзальной части (этап процесса вскрывания). Л – гистология стенки плода (латеральная часть). М – внешняя часть стенки плода, крупный план (Л). Сокращения: ээ – эпидерма эпикарпия, отэ – основная ткань эпикарпия, мз – мезофилл, м – мезокарпий, вэ – внутренняя эпидерма карпеллы, эн – эндокарпий.
Масштабные линейки: А = 100 µm; Б = 10 µm; B = 10 µm; Г = 20 µm; Д = 100 µm; E = 50 µm; Ж = 50 µm; З = 10 µm; И = 150 µm; К = 100 µm; Л = 100 µm;

Эпидерма эпикарпия стенки плода *C. fimbriata* состоит из одного слоя склерифицированных округлых в поперечном сечении клеток (рис. 76В, 3, М).

Основная ткань эпикарпия в дорзальной части (чашелистик) на поперечном срезе имеет грибовидную форму с уплощенной вершиной. В месте срастания с тканями карпелл, в тангентальной плоскости эпикарпий сложен 25–30 слоями тонкостенных изодиаметрических клеток (стадия 1) (рис. 76А). На стадии 3, представлен 25–35 слоями округлых клеток разного размера (рис. 76Е, К). В радиальном направлении основная ткань эпикарпия представлена 17–23 слоями тонкостенных изодиаметрических клеток (стадия 1) и 25–28 слоями на стадии зрелого плода. Мезокарпий в дорзальной части состоит из 20–23 слоев довольно крупных изодиаметрических тонкостенных клеток, уплощающихся на условной границе с основной тканью эпикарпия (стадия 1) (рис. 76Г). На стадии 3 мезокарпий представлен 23–27 слоями округлых клеток разного размера (рис. 76Е). Эндокарпий представлен одним слоем тонкостенных клеток, на поперечном срезе округлой формы (рис. 76Г, 1Е).

Основная ткань эпикарпия в латеральных частях карпелл представлена 5–6 слоями тангентально вытянутых, слегка смятых клеток (рис.

76Ж), из которых 1 самый периферический слой склерифицируется (рис. 763, 76М). В латеральной части карпелл **мезокарпий** состоит из 9–11 слоев клеток, схожих по форме с таковыми в основной ткани эпикарпия. Эндокарпий в латеральных частях представлен одним слоем тонкостенных клеток, клетки уплощенные, тангентально вытянутые (рис. 76Ж, Л).

Основная ткань эпикарпия в вентральной части карпеллы (лепесток) имеет экстракарпеллярную природу, округлую форму и является приросшим лепестком, в тангентальном направлении внутренняя часть которого представлена 38–45 слоями тонкостенных клеток (стадия 1) (рис. 76А). И 40–45 слоями на стадии 3 (рис. 76Д). В радиальном направлении основная ткань эпикарпия представлена 15–21 слоями клеток (стадия 1) (рис. 76А). На стадии 3, 20–25 слоями тонкостенных изодиаметрических клеток (рис. 76Д). Клетки внутренних слоев крупные, эллипсовидные, плотно прижатые, в дистальной части – более мелкие, округлые на поперечном срезе. Мезокарпий в вентральной части состоит из 15–20 слоев тонкостенных клеток разного размера, округлых на поперечном срезе (рис. 76А). У зрелого плода эта зоне представлена тем же числом слоев тонкостенных клеток размого размера (рис. 76Л). Эндокарпий представлен одним слоем тонкостенных клеток, относительно крупных, на поперечном срезе клетки уплощенные, тангентально вытянутые (рис. 76Д).


6.1.4.2. Строение и гистогенез стенки плода Coelogyne ovalis

Рисунок 77. Анатомия стенки плода *C*. ovalis. А - Д, стадия 1 (завязь), Е - М – стадия 3 (зрелый плод). А – завязь. Б – стенка завязи в дорзальной части (чашелистик). В – внешняя часть стенки завязи (чашелистик), крупный план (Б). Г – внутренняя часть стенки завязи (механизм вскрывания). Д – стенка

завязи в вентральной части (лепесток). Е – зрелый плод. Ж – стенка плода в дорзальной части (чашелистик). З – стенка плода в вентральной части (лепесток). И – внешняя часть стенки плода, чашелистик, крупный план (Ж). К – гистология стенки плода (латеральная часть). Л – внешняя часть стенки плода, крупный план (К). М – внутренняя часть стенки плода, крупный план (К). Сокращения: ээ – эпидерма эпикарпия, отэ – основная ткань эпикарпия, мз – мезофилл, м – мезокарпий, вэ – внутренняя эпидерма карпеллы, эн – эндокарпий. Масштабные линейки: А = 100 µm; Б = 50 µm; B = 5 µm; Г = 10 µm; Д = 50 µm; E = 100 µm; Ж = 50 µm; З = 5 µm; И = 5 µm; K = 100 µm; Л = 10 µm; M = 10 µm.

Эпидерма эпикарпия стенки плода *C. ovalis* состоит из одного слоя склерифицированных, округлых в поперечном сечении клеток (рис. 77И).

Основная ткань эпикарпия в дорзальной части (чашелистик) на поперечном срезе имеет грибовидную форму с уплощенной вершиной. В месте срастания с тканями карпелл, в тангентальной плоскости эпикарпий сложен 31-35 слоями тонкостенных изодиаметрических клеток (стадия 1) (рис. 77Б). На стадии 3, представлен 35–40 слоями округлых клеток разного размера (рис. 77Ж). В радиальном направлении основная ткань эпикарпия представлена 18–25 слоями тонкостенных изодиаметрических клеток (стадия 1) и 25–28 слоями на стадии зрелого плода. Мезокарпий в дорзальной части состоит из 15–18 слоев довольно крупных изодиаметрических тонкостенных клеток, уплощающихся на условной границе с основной тканью эпикарпия (стадия 1) (рис. 77Б). На стадии 3, представлен 25–30 слоями округлых клеток разного размера (рис. 77Ж). Эндокарпий представлен одним слоем тонкостенных клеток, на поперечном срезе округлой, сильно помятой формы (рис. 77Г, Ж).

Основная ткань эпикарпия в латеральных частях карпелл представлена 5–6 слоями тангентально вытянутых, слегка смятых клеток (рис. 77К), из которых 2–3 самых периферических слоя склерифицируются (рис.

77И, 77Л). В латеральной части карпелл **мезокарпий** состоит из 13–15 слоев клеток, схожих по форме с таковыми в основной ткани эпикарпия. **Эндокарпий** в латеральных частях представлен одним слоем тонкостенных клеток, клетки уплощенные, тангентально вытянутые (рис. 77М).

Основная ткань эпикарпия в вентральной части карпеллы (лепесток) имеет экстракарпеллярную природу, округлую форму и является приросшим лепестком, в тангентальном направлении внутренняя часть которого представлена 33-38 слоями тонкостенных клеток (стадия 1) (рис. 77А) и 35–40 слоями на стадии 3 (рис. 773). В радиальном направлении основная ткань эпикарпия представлена 16–20 слоями клеток (стадия 1) (рис. 77Д), на стадии 3 – 18–23 слоями тонкостенных изодиаметрических клеток (рис. 773). Клетки внутренних слоев крупные, эллипсовидные, плотно прижатые, в дистальной части – более мелкие, округлые на поперечном срезе. Мезокарпий в вентральной части состоит из 15–20 слоев тонкстенных клеток разного размера, округлых на поперечном срезе (рис. 77Д). У зрелого плода эта зоне представлена тем же числом слоев тонкостенных клеток разного размера (рис.773). Эндокарпий представлен одним слоем тонкостенных клеток, относительно крупных, на поперечном срезе клетки уплощенные, тангентально вытянутые (рис. 773). 6.1.5. Секция Fuscescentes. Строение и гистогенез стенки плода Coelogyne assamica



Рисунок 78. Анатомия стенки плода *С. assamica*. А - И – стадия 1 (завязь). А – завязь. Б – локула, крупный план (А). В – внутренняя часть стенки завязи (механизм вскрывания), крупный план (Б). Г – внешняя часть стенки завязи

(чашелистик), крупный план (А). Д – внешняя часть стенки завязи
(чашелистик), крупный план (Г). Е – стенка завязи в вентральной части
(лепесток). Ж – внешняя часть стенки завязи (лепесток), крупный план (Е). З
– внешняя часть стенки завязи, чашелистик (сверху), лепесток (снизу).
внутренняя часть стенки завязи (механизм вскрывания), крупный план (Б).
Сокращения: ээ – эпидерма эпикарпия, отэ – основная ткань эпикарпия, мз –

мезофилл, вэ – внутренняя эпидерма карпеллы. Масштабные линейки: A = 100 μ m; Б = 50 μ m; B = 5 μ m; Γ = 20 μ m; Π = 5 μ m; E = 20 μ m; \mathcal{K} = 5 μ m; 3 = 5 μ m; \mathcal{H} = 5 μ m.



Рисунок 79. Анатомия стенки плода *C. ovalis*. А-Е, стадия 1 (зрелый плод). А – стенка плода в дорзальной части (чашелистик). Б – внутренняя часть стенки плода (зона вскрывания). В – гистология стенки плода (латеральная часть). Г – внешняя часть стенки плода, крупный план (В). Д – внутренняя часть стенки плода, крупный план (Е). Е – стенка плода в вентральной части (лепесток). Сокращения: ээ – эпидерма эпикарпия, отэ – основная ткань эпикарпия, м – мезокарпий, эн – эндокарпий. Масштабные линейки: A = 100 µm; Б = 50 µm; B = 50 µm; Г = 10 µm; Д = 10 µm; E = 150 µm.

Эпидерма эпикарпия стенки плода *C. assamica* состоит из одного слоя склерифицированных, округлых в поперечном сечении клеток (рис. 78Г, Д, Ж, 3).

Основная ткань эпикарпия в дорзальной части (чашелистик) на

поперечном срезе имеет округлую форму. В месте срастания с тканями карпелл, в тангентальной плоскости эпикарпий сложен 32–35 слоями тонкостенных изодиаметрических клеток (стадия 1) (рис. 78Г), на стадии 3, представлен 35–40 слоями округлых клеток разного размера (рис. 79А). В радиальном направлении основная ткань эпикарпия представлена 25–30 слоями тонкостенных изодиаметрических клеток (стадия 1) (рис. 78Г) и 25–28 слоями на стадии зрелого плода. Мезокарпий в дорзальной части состоит из 25–28 слоев довольно крупных изодиаметрических тонкостенных клеток, уплощающихся на условной границе с основной тканью эпикарпия (стадия 1) (рис. 78И). На стадии 3, представлен 25–30 слоями округлых клеток разного размера (рис. 79А). Эндокарпий представлен одним слоем тонкостенных клеток, на поперечном срезе округлой, помятой формы (рис. 79Д).

Основная ткань эпикарпия в латеральных частях карпелл представлена 4–5 слоями тангентально вытянутых, слегка смятых клеток (рис. 79В), из которых 2–3 самых периферических слоя склерифицируются (рис. 79Г). В латеральной части карпелл мезокарпий состоит из 12–14 слоев клеток, схожих по форме с таковыми в основной ткани эпикарпия. Эндокарпий в латеральных частях представлен одним слоем тонкостенных клеток, клетки уплощенные, тангентально вытянутые (рис. 79В).

Основная ткань эпикарпия в вентральной части карпеллы (лепесток) имеет экстракарпеллярную природу, эллепсовидную форму и является приросшим лепестком, в тангентальном направлении внутренняя часть которого представлена 28–30 слоями тонкостенных клеток (стадия 1) (рис. 79Е) и 30–34 слоями на стадии 3 (рис. 79Е). В радиальном направлении основная ткань эпикарпия представлена 34–40 слоями клеток (стадия 1) (рис. 78Е). На стадии 3: 34–40 слоями тонкостенных изодиаметрических клеток (рис. 79Е). Клетки внутренних слоев крупные, эллипсовидные, плотно прижатые, в дистальной части – более мелкие, округлые на поперечном срезе. Мезокарпий в вентральной части состоит из 15–20 слоев тонкостенных клеток разного размера, округлых на поперечном срезе (рис. 78Б). У зрелого

плода эта зоне представлена тем же числом слоев тонкостенных клеток разного размера (рис. 79Е). Эндокарпий представлен одним слоем тонкостенных клеток, относительно крупных, на поперечном срезе клетки уплощенные, тангентально вытянутые (рис. 79Е).

6.1.6. Секция Lawrenceanae. Строение и гистогенез стенки плода Coelogyne lawrenceana



Рисунок 80. Анатомия стенки плода *С. lawrenceana*. А - Γ – стадия 1 (завязь), 187

Д-М – стадия 3 (зрелый плод). А – завязь. Б – внешняя часть стенки завязи, чашелистик (сверху), лепесток (снизу). В – локула, крупный план (А). Г – внутренняя часть стенки завязи (механизм вскрывания). Д – стенка плода в дорзальной части (чашелистик). Е – гистология стенки плода (латеральная часть). Ж – внешняя часть стенки плода, крупный план (Е). З – внутренняя часть стенки плода, крупный план (Е). И – стенка плода в дорзальной части

(чашелистик). К – гистология стенки плода (латеральная часть). Л – гистология стенки плода (латеральная часть). М – внутренняя часть стенки

плода, крупный план (К). Сокращения: ээ – эпидерма эпикарпия, отэ – основная ткань эпикарпия, мз – мезофилл, м – мезокарпий, вэ – внутренняя эпидерма карпеллы, эн – эндокарпий. Масштабные линейки: A = 100 μ m; Б = 20 μ m; B = 50 μ m; Γ = 15 μ m; Д = 100 μ m; E = 70 μ m; \mathcal{K} = 5 μ m; 3 = 10 μ m; И = 100 μ m; K = 30 μ m; Π = 5 μ m; M = 5 μ m.

Эпидерма эпикарпия стенки плода *C. lawrenceana* состоит из одного слоя склерифицированных, округлых в поперечном сечении клеток (рис. 80Б, 1Ж).

Основная ткань эпикарпия в дорзальной части (чашелистик) на поперечном срезе имеет копьевидную форму с закругленной вершиной. В месте срастания с тканями карпелл, в тангентальной плоскости эпикарпий сложен 70–80 слоями тонкостенных, изодиаметрических клеток (стадия 1) (рис. 80А). На стадии 3, представлен 70–80 слоями округлых клеток разного размера (рис. 80Д). В радиальном направлении основная ткань эпикарпия представлена 35–40 слоями тонкостенных изодиаметрических клеток (стадия 1) и столько же слоев на стадии зрелого плода. Мезокарпий в дорзальной части состоит из 45–50 слоев довольно крупных изодиаметрических, тонкостенных клеток, уплощающихся на условной границе с основной тканью эпикарпия (стадия 3) (рис. 80Д). Эндокарпий представлен одним слоем тонкостенных клеток, на поперечном срезе округлой формы (рис. 80Г).

Основная ткань эпикарпия в латеральных частях карпелл

представлена 5–7 слоями тангентально вытянутых, слегка смятых клеток (рис. 80Е), из которых 2–3 самых периферических слоя склерифицируются (рис. 80Ж, 1Л). В латеральной части карпелл **мезокарпий** состоит из 14–18 слоев клеток, схожих по форме с таковыми в основной ткани эпикарпия, этот факт препятствует определению четкой границы между тканями карпеллы и тканями эпикарпия в этой части. Эндокарпий в латеральных частях представлен одним слоем тонкостенных клеток, клетки уплощенные, тангентально вытянутые (рис. 80М).

Основная ткань эпикарпия в вентральной части карпеллы (лепесток) имеет экстракарпеллярную природу, килевидную форму и является приросшим лепестком, в тангентальном направлении внутренняя часть которого представлена 55-65 слоями тонкостенных клеток (стадия 1) (рис. 80A). B радиальном направлении основная ткань эпикарпия представлена 70–80 слоями клеток (стадия 1) (рис. 80А). Клетки внутренних слоев крупные, эллипсовидные, плотно прижатые, в дистальной части – более мелкие, округлые на поперечном срезе. Мезокарпий в вентральной части состоит из 25-30 слоев тонкостенных клеток разного размера, округлых на поперечном срезе (рис. 80В). Эндокарпий представлен одним слоем тонкостенных клеток, относительно мелких, на поперечном срезе клетки уплощенные, тангентально вытянутые (рис. 80Г).

6.1.7. Секция Ocellatae. Строение и гистогенез стенки плода Coelogyne nitida



Рисунок 81. Анатомия стенки плода *С. nitida*. А - Л – стадия 1 (завязь). А – завязь. Б – локула, крупный план (А). В – стенка завязи в вентральной части (лепесток). Г – внешняя часть стенки завязи, лепесток, крупный план (В). Д – плацента. Е – внешняя часть стенки завязи (чашелистик). Ж – внешняя часть

стенки завязи, чашелистик, крупный план (Е). 3– внешняя часть стенки завязи, чашелистик (сверху), лепесток (снизу). И – внутренняя часть стенки завязи, крупный план (Е). К – внешняя часть стенки завязи (чашелистик). Л – внешняя часть стенки завязи (чашелистик). Сокращения: ээ – эпидерма эпикарпия, отэ – основная ткань эпикарпия, мз – мезофилл, вэ – внутренняя эпидерма карпеллы. Масштабные линейки: А = 100 µm; Б = 50 µm; B = 50 µm; Г = 10 µm; Д = 15 µm; E = 50 µm; Ж = 10 µm; З = 30 µm; И = 5 µm; K = 50 µm; Л = 50.



Рисунок 82. Анатомия стенки плода *С. nitida*. А - Л – стадия 2 (незрелый плод). А – незрелый плод. Б – стенка плода в вентральной части (лепесток), рафид (вставка). В – внешняя часть стенки плода, чашелистик

крупный план (Б). Г – гистология стенки плода (латеральная часть). Д – внешняя часть стенки плода, крупный план (Г). Е – внутренняя часть стенки плода, крупный план (Г). Ж – плацента. З – стенка плода в дорзальной части (чашелистик). И – внешняя часть стенки плода (чашелистик), крупный план (З). К – внешняя часть стенки плода, чашелистик (сверху), лепесток (снизу).

 Π – внутренняя часть стенки плода, крупный план (3). Сокращения: ээ – эпидерма эпикарпия, отэ – основная ткань эпикарпия, м – мезокарпий, эн – эндокарпий. Масштабные линейки: A = 100 µm; Б = 50 µm; B = 30 µm; Γ = 80 µm; Π = 10 µm; E = 10 µm; \mathcal{K} = 30 µm; 3 = 30 µm; Π = 20 µm; K = 20 µm; Π = 10.



Рисунок 83. Анатомия стенки плода *С. nitida*. А-Л – стадия 3 (зрелый плод). А – зрелый плод. Б – стенка плода в вентральной части (лепесток). В –

внешняя часть стенки плода, лепесток, крупный план (Б). Г – гистология стенки плода (латеральная часть). Д – внешняя часть стенки плода, крупный план (Г). Е – внутренняя часть стенки плода, крупный план (Г). Ж – стенка плода в дорзальной части (этап процесса вскрывания). З – внешняя часть стенки плода (чашелистик), крупный план (Ж). И – внешняя часть стенки плода, чашелистик (сверху), лепесток (снизу). К – внутренняя часть стенки плода, крупный план (Ж). Л – стенка плода в дорзальной части (этап процесса вскрывания). М – стенка плода в вентральной части (этап процесса вскрывания). Сокращения: ээ – эпидерма эпикарпия, отэ – основная ткань эпикарпия, м – мезокарпий, эн – эндокарпий. Масштабные линейки: A = 100 µm; Б = 50 µm; B = 5 µm; Г = 50 µm; Д = 15 µm; E = 15 µm; Ж = 30 µm; З = 20

 μ m; $H = 20 \mu$ m; $K = 20 \mu$ m; $\Pi = 100$; $M = 100 \mu$ m.

Эпидерма эпикарпия стенки плода *C. nitida* состоит из одного слоя склерифицированных, округлых в поперечном сечении клеток (рис. 81Г, 81Ж, 81З, 82В, 82Д, 82И, 82К, 83В, 83З).

Основная ткань эпикарпия в дорзальной части (чашелистик) на поперечном срезе имеет грибовидную форму с уплощенной верхушкой. В месте срастания с тканями карпелл, в тангентальной плоскости эпикарпий сложен 27–35 слоями тонкостенных изодиаметрических клеток (стадия 1) (рис. 81Е). На стадии 2 эпикарпий представлен 30–35 слоями округлых клеток разного размера (рис. 823), на стадии 3 – представлен тем же количеством клеточных слоев, что и на стадии 2 (рис. 83Ж). В радиальном направлении основная ткань эпикарпия представлена 17–25 слоями тонкостенных изодиаметрических клеток (рис. 81Е, 823, 83Ж) на всех стадиях гистогенеза. Мезокарпий в дорзальной части состоит из 35–40 слоев изодиаметрических тонкостенных клеток разного размера (стадия 1) (рис. 81Е). На стадии 2 представлен 40–50 слоями округлых клеток разного размера (рис. 823). На стадии 3 представлен тем же количеством клеточных слоев, что и на стадии 2 (рис. 83Ж). Эндокарпий представлен одним слоем тонкостенных клеток, на

поперечном срезе округлой, помятой формы (рис. 81И, 82Л, 83К). На стадиях 2 и 3 образуют рыхлую структуру.

Основная ткань эпикарпия в латеральных частях карпелл представлена 4–5 слоями тангентально вытягивающихся в процессе развития, слегка смятых клеток (рис. 82Д), из которых 2–3 самых периферических слоя склерифицируются (рис. 83Д). В латеральной части карпелл мезокарпий состоит из 17–20 слоев клеток, схожих по форме с таковыми в основной ткани эпикарпия. Эндокарпий в латеральных частях представлен одним слоем тонкостенных клеток, клетки уплощенные, тангентально вытянутые (рис. 82Е, 83Е).

Основная ткань эпикарпия в вентральной части карпеллы (лепесток) имеет экстракарпеллярную природу, округлую форму и является приросшим лепестком, в тангентальном направлении внутренняя часть которого представлена 40–45 слоями тонкостенных клеток (стадия 1) (рис. 81В). В радиальном направлении основная ткань эпикарпия представлена 15-20 слоями клеток (стадия 1) (рис. 81В). На стадии 2 и 3, тем же количеством слоев тонкостенных изодиаметрических клеток (рис. 82Б, 83Б). Клетки внутренних слоев крупные, эллипсовидные, в дистальной части – более мелкие, округлые на поперечном срезе. Мезокарпий в вентральной части состоит из 18–25 слоев тонкстенных клеток разного размера, округлых на поперечном срезе (рис. 82Б). Эндокарпий представлен одним слоем тонкостенных клеток, относительно крупных, на поперечном срезе клетки уплощенные, тангентально вытянутые (рис. 82Б, 83Б).

6.1.8. Секция Speciosae. Строение и гистогенез стенки плода Coelogyne speciosa subsp. fimbriata



Рисунок 84. Анатомия стенки плода *C. speciosa* subsp. *fimbriata*. А - К – стадия 1 (завязь). А – завязь. Б – локула, крупный план (А). В – стенка завязи в вентральной части (лепесток), рафид (вставка). Г – внешняя часть стенки завязи, лепесток, крупный план (В). Д – плацента. Е – внешняя часть стенки завязи (чашелистик). Ж – внешняя часть стенки завязи, чашелистик, крупный план (Е). З – внешняя часть стенки завязи, крупный план (Е), механизм

вскрывания. К – внутренняя часть стенки плода, крупный план (И). Сокращения: ээ – эпидерма эпикарпия, отэ – основная ткань эпикарпия, мз – мезофилл, вэ – внутренняя эпидерма карпеллы. Масштабные линейки: A = 100 μm; Б = 50 μm; B = 50 μm; Γ = 10 μm; Д= 15 μm; E = 50 μm; Ж = 10 μm; З = 10 μm; И = 20 μm; K = 10 μm.



Рисунок 85. Анатомия стенки плода C. speciosa subsp. fimbriata. А-Н – стадия

2 (незрелый плод). А – стенка плода в вентральной части (лепесток). Б – внешняя часть стенки плода, лепесток, крупный план (А). В – гистологическая структура стенки плода (латеральная часть). Г – внешняя часть стенки плода, крупный план (В). Д – внутренняя часть стенки плода, крупный план (Д). Е – плацента. Ж – стенка плода в дорзальной части (чашелистик). З – внешняя часть стенки плода (чашелистик), крупный план (Ж). И – внешняя часть стенки плода, чашелистик (сверху), лепесток (снизу). К – внешняя часть стенки завязи (чашелистик). Л – внешняя часть стенки завязи (чашелистик). Н – внешняя часть стенки завязи (чашелистик). Н – внешняя часть стенки завязи (чашелистик). Сокращения: ээ – эпидерма эпикарпия, отэ – основная ткань эпикарпия, м – мезокарпий, эн – эндокарпий. Масштабные линейки: А = 200 µm; Б = 30 µm; B = 50 µm; Г = 20 µm; Д = 25 µm; E = 50 µm; Ж = 30 µm; З = 20 µm; И = 30 µm; К = 50 µm; Л = 40; M = 40 µm; H = 40 µm.



Рисунок 86. Анатомия стенки плода *C. speciosa* subsp. *fimbriata* A - P – стадия
3 (зрелый плод). А – стенка плода в вентральной части (лепесток). Б – внешняя часть стенки плода, чашелистик, крупный план (А). В – гистологическая структура стенки плода (латеральная часть). Г – внешняя

часть стенки плода, крупный план (В). Д – внутренняя часть стенки плода, крупный план (Д). Е – плацента. Ж – стенка плода в дорзальной части (чашелистик). З – внешняя часть стенки плода, чашелистик, крупный план (Ж). И – внешняя часть стенки плода, чашелистик (сверху), лепесток (снизу). К – внешняя часть стенки завязи (чашелистик), крупный план (Ж). Л – стенка плода в дорзальной части (этап процесса вскрывания). М – стенка плода в дорзальной части (этап процесса вскрывания). М – стенка плода в дорзальной части (этап процесса вскрывания). О – стенка плода в дорзальной части (этап процесса вскрывания). О – стенка плода в дорзальной части (этап процесса вскрывания). О – стенка плода в дорзальной части (этап процесса вскрывания). С – стенка плода в дорзальной части (этап процесса вскрывания). Сокращения: ээ – эпидерма эпикарпия, отэ – основная ткань эпикарпия, м – мезокарпий, эн – эндокарпий. Масштабные линейки: А = 300 µm; Б = 50 µm; B = 70 µm; Г = 50 µm; Д = 45 µm; E = 80 µm; Ж = 50 µm; З = 30 µm; И = 30 µm; К = 30 µm; Л = 50; M = 20 µm; H = 20 µm; O = 60 µm; П = 40 µm; P = 300 µm.

Эпидерма эпикарпия стенки плода *C. speciosa* subsp. *fimbriata* состоит из одного слоя склерифицированных, округлых в поперечном сечении клеток (рис. 84Г, 85Ж, 843, 85Б, 85Г, 85З, 85И, 86Б, 86З).

Основная ткань эпикарпия в дорзальной части (чашелистик) на поперечном срезе напоминает трулат, с закругленной суженной вершиной. В месте срастания с тканями карпелл, в тангентальной плоскости эпикарпий сложен 33–37 слоями тонкостенных изодиаметрических клеток (стадия 1, 2, 3) (рис. 84E, 85Ж, 86Ж). В радиальном направлении основная ткань эпикарпия представлена 50–55 слоями тонкостенных изодиаметрических клеток (рис. 84E, 85A, 86A) на всех стадиях гистогенеза. Мезокарпий в дорзальной части состоит из 18–22 слоев довольно крупных изодиаметрических тонкостенных клеток, уплощающихся на условной границе с основной тканью эпикарпия (стадия 1) (рис. 84E). На стадии 2 представлен 40–50 слоями округлых клеток разного размера (рис. 853). На стадии 3 представлен тем же количеством клеточных слоев, что и на стадии 2 (рис. 86Ж). Эндокарпий представлен одним слоем тонкостенных клеток, относительно крупных, на поперечном срезе округлой формы, слегка смятых (рис. 84И, 85Л, 86И, 86К).

Основная ткань эпикарпия в латеральных частях карпелл представлена 5–8 слоями тангентально вытянутых, слегка смятых клеток (рис. 85В), из которых 2–4 самых периферических слоя склерифицируются (рис. 86Г). В латеральной части карпелл мезокарпий состоит из 17–20 слоев клеток, схожих по форме с таковыми в основной ткани эпикарпия. Эндокарпий в латеральных частях представлен одним слоем тонкостенных клеток, клетки уплощенные, тангентально вытянутые, сильно смятые. (рис. 85Д, 86Д).

Основная ткань эпикарпия в вентральной части карпеллы (лепесток) имеет экстракарпеллярную природу, килевидную форму и является приросшим лепестком, в тангентальном направлении внутренняя часть которого представлена 35-40 слоями тонкостенных клеток (стадия 1, 2, 3) (рис. 84В, 85А, 86А). В радиальном направлении основная ткань эпикарпия представлена 60-65 слоями клеток (стадия 1, 2, 3). Клетки внутренних слоев крупные, эллипсовидные, в дистальной части – более мелкие, округлые на поперечном срезе. Мезокарпий в вентральной части состоит из 18-21 слоев тонкостенных клеток разного размера, округлых на поперечном срезе (рис. 84В, 85А). Эндокарпий представлен одним слоем тонкостенных клеток, относительно крупных, на поперечном срезе клетки уплощенные, тангентально вытянутые (рис. 85Д, 86М, Н).

6.2. Особенности строения и развития стенки плода Coelogyne

Наиболее характерным признаком структуры вскрывающихся плодов является формирование зоны вскрывания (механизма вскрывания) (рис. 60И, 73Б, 74Ж, 75Е, 77Г, 78В, 78И, 79Б, 80Г, 81Е, 81К, 81Л, 82З, 84И, 85К). Анатомически у *Coelogyne* такие зоны представляют собой слои, более мелких по диаметру нелигнифицированных клеток, образующих особый, межклеточный кутикулярно-липидный слой, по которому и происходит

образование щели вскрывания.

У исследованных видов *Coelogyne* в дорзальной части каждой карпеллы формируются щели вскрывания (клеточные слои этой зоны не лигнифицируются) (рис. 73В, 73К, 73Л, 73М, 76И, 76К, 77Е, 77Ж, 80В, 83А, 83Ж, 83Л, 83М, 86М, 86И, 86О,86П, 86Р) по обе стороны от дорзальных пучков карпелл, образуя сначала три створки, каждая из которых объединяет два структурных элемента плода, одну широкую створку (с плацентой) и одну узкую створку (без плаценты), затем разрыв происходит и между ними, формируя шесть створок, три широких и три узких (рис. 71А, 77Е, 83А). Процесс отслоение клеток в зоне вскрывания и образования щели обеспечен ослаблением клеточной адгезии и нарастающим механическим напряжением в окружающих тканях. Эти напряжения исходят от створок коробочки, дифференциальными свойствами опосредованных механическими лигнифицированных и нелигнифицированных тканей, а также изменениями тургора, связанного с изменением химического состава в процессе созревания плодов.

Наши исследования показали, что у всех изучаемых видов *Coelogyne* зоны вскрывания створок плода (слои специфических мелких клеток) или механизм вскрывания формируются стадии образования завязи, причем эти клеточные слои хорошо различимы уже на стадии 1 (неопыленная завязь). Также было установлено, что у большинства исследованных видов *Coelogyne* нормально развитый плод вскрывается не ранее чем через 18 месяцев после опыления (табл.28).

| Вид | Размер зрелого плода | | Срок вскрывания |
|--------------------|----------------------|--------------|-----------------|
| | Длина (см) | Диаметр (см) | (месяцы) |
| C. brachyptera | 6,2±1,3 | 1,9±0,8 | 24±2 |
| C.viscosa | 5,9±0,7 | 1,1±0,3 | 19,6±1 |
| C.cristata | 7±2,7 | 1,9±0,5 | 23,8±2 |
| C. fimbriata | 3,7±0,8 | 1,3±0,2 | 22,4±1 |
| C. ovalis | 4,8±0,3 | 1,4±0,6 | 21±1 |
| C.assamica | 5,4±1 | 2,9±0,6 | 18,9±1 |
| C.lawrenceana | 10±2,1 | 5,8±1,3 | 19,6±2 |
| C. nitida | 5,1±0,7 | 1,3±0,5 | 21,7±1 |
| C. speciosa subsp. | 7,4±1,6 | 3,7±1,2 | 24,1±1 |
| fimbriata | | | |

Таблица 28. Итоговая таблица размеров плодов и сроков вскрывания.

Наряду с нормально развитыми плодами, у небольшого числа видов были обнаружены плоды, с семенами без зародышей (абортивные), либо плоды без семязачатков (партенокарпические). Например, нормально развитые плоды *C. cristata* вскрывались через 24 месяца после опыления, но плоды с семенами без зародышей преждевременно желтели (через 9 месяцев после опыления) и высыхали без вскрывания. Такой же эффект наблюдали у *C. nitida*, у которой часть плодов, полученных в результате гейтоногамного опыления, пожелтела задолго до времени созревания плодов с полноценными семенами, полученными в результате ксеногамного опыления. Некоторое число неполноценных плодов с семенами без зародышей были обнаружены у *C. speciosa* subsp. *fimbriata*, которые оставались на растениях около 2 лет и визуально не отличались от плодов с полноценными семенами (рис 87).



Рисунок 87. Стадии развития плода *C. speciosa* subsp. *fimbriata* (от завязи до вскрывания).

Партенокарпические плоды со стерильными плацентами, которые мы обнаружили у C. monilirachis, полученные в результате опыления гейтоногамным и автогамным способами, оставались на растениях более двух лет и визуально их ущербность никак не проявлялась. Однако, вовремя карпологических исследований мы обнаружили, что все они несут плаценты без семязачатков. Таким образом, было показано, что различить нормальные и партенокарпические плоды можно уже на очень ранних стадиях, начиная со стадии заложения семязачатков на плаценте, а различить нормальные и неполноценные плоды с семенами без зародышей можно на стадии образования зародышевого мешка и оплодотворения. Поскольку у разных видов Coelogyne сроки образования женского гаметофита (3-4 МПО) и MΠO) видоспецифичны, оплодотворения (5-6)раннее выявление неполноценных и партенокарпических плодов должно опираться на эмбриологические и карпологические исследования.

Bobrov, Romanov (2019) описали семь морфогенетических типов коробочек (рис. 88):

1. Коробочка Eriocoelum-типа. В этом типе коробочки непрерывная зона склеренхимы локализована как в экзокарпии (или, для нижних плодов, в

эпидерме эпикарпия), так и в периферической зоне мезокарпия (или, для нижних плодов, в основной ткани эпикарпия), а также во внутренней зоне мезокарпия и эндокарпии (только средняя зона мезокарпия остается паренхимной);

2. Коробочка Hamamelis-типа. В этом типе коробочки непрерывная зона склеренхимы локализована во внутренней зоне мезокарпия и эндокарпия;

3. Коробочка Nepenthes-типа. В этом типе коробочки непрерывная зона склеренхимы локализована только в экзокарпии;

4. Коробочка Bombax-типа. В этом типе коробочки непрерывная зона склеренхимы локализована в периферической зоне мезокарпия (или основной ткани эпикарпия). Он отделен от экзокарпия тонкостенными клетками наружного гиподермисамезокарпия;

5. Коробочка Forsythia-типа. В этом типе коробочки непрерывная зона склеренхимы локализована во внутренней зоне мезокарпия (эндокарпий остается паренхимной);

6. Коробочка Lilium-типа. В этом типе коробочки непрерывная зона склеренхимы локализована только в эндокарпии;

7. Коробочка Galanthus-типа. В этом типе коробочки склеренхима не образует непрерывной топографической зоны в любой гистогенетической зоне стенки плода.

Полученные нами данные 0 гистологических изменениях (преобразованиях) в процессе развития стенки плода *Coelogyne* позволили выявить непрерывной зоны склеренхимы в эпидерме и периферической зоне эпикарпия. Подобная стратегия накопления лигнина в клетках эпидермы эпикарпия и 2–4 клеточных слоях основной ткани эпикарпия ранее не была описана для покрытосеменных. В связи с этим предлагается установить новый морфогенетический тип плода – коробочка Coelogyne-типа который является происходит Eriocoelum-типом, промежуточным между где полное одревеснение перикарпия и Nepenthes-типом, особенностью которого

является одревеснение только экзокарпия (рис. 88).



Рисунок 88. Схема морфогенеза коробочек покрытосеменных.

Заключение

В условиях оранжерейного культивирования каждый из последовательных этапов репродукции (цветение, опыление, оплодотворение и диссеминация) отсеивает часть видов *Coelogyne*, потенциально способных к семенному размножению *in vitro*. Из 38 таксонов *Coelogyne*, представленных в коллекции Фондовой оранжереи, 5 не цвели в течение 4 лет, 13 видов не прошли этап опыления, 9 не прошли этап оплодотворения, 2 вида завязали партенокарпические плоды без семян. Полноценные семена удалось получить у 11 таксонов (рис. 89).



Рисунок 89. Итоговая схема прохождения 4 этапов репродукции орхидеями из рода *Coelogyne*.

На этапе цветения спектр волнообразно-устойчивого цветения, при котором запаздывающее цветение чередовалось с опережающим цветением и при этом незначительно отличалось от фаз развития соцветий в природе, продемонстрировали всего четыре вида – *C. assamica, C. brachyptera, C. trinervis, C. viscosa.* Цветение остальных видов отклонялось от природного ритма в ту или другую сторону. При выращивании в оранжерее сохранили

природные ритмы двукратного цветения *C. barbata, C. brunnea, C. eberhardtii, C. huettneriana*. Однократно цветущая в природе *C. lawrenceana* в оранжерее стала цвести два раза в год. *C. nitida*, в природе обычно цветущая осенью, в культуре стала развивать соцветия в зимне-весенний период.

У представителей рода *Coelogyne* выявлено 5 типов взаимного развития вегетативной и генеративной частей вегетативно-генеративного побега: протерантный (генеративно опережающий), синантный (одновременный), гистерантный (вегетативно опережающий), гетерантный (боковой), коловантный (чередование стерильных и фертильных побегов). В основном секционное деление коррелирует с типом развития соцветий, но в секциях *Coelogyne*, *Flaccidae*, *Lentiginosae*, *Ocellatae* имеются виды с разными типами развития соцветий. На примере *C. cristata* var. *hololeuca* редкий случай формирования коловантных соцветий в роде *Coelogyne* обнаружен нами впервые.

В роде *Coelogyne* выявлено три структурно-ритмологических типа соцветий – односезонные (большинство эксперименталных видов), всесезонные (*C. monilirachis*), соцветия с интеркалярным цветорасположением (*C. prolifera*). Всесезонное соцветие *C. monilirachis* является открытым брактеозным колосом с непрерывным многолетним нарастанием (в нашем случае – более 5 лет), постоянным образованием бутонов, но формированием полноценных цветков только при увеличении длины дня (с марта по июнь).

Второй этап репродукции (опыление) прошли 20 видов *Coelogyne* из 10 секций, представленные в коллекции несколькими образцами или несколькими клонами. Показан высокий уровень самонесовместимости *Coelogyne* в пределах одного клона. При искусственном опылении автогамным способом (в пределах одного цветка) и гейтоногамным способом (между цветками одного соцветия или цветками одного клона) достоверные различия в пользу опыления гейтоногамным способом выявлены у 4 видов – *C. cristata, C. mooreana, C. lawrenceana, C. ovalis.* У остальных экспериментальных видов, представленных в коллекции всего одним клоном, оба способа переноса

пыльцы имели одинаково низкую эффективность. Виды, представленные в коллекции единственным образцом и не завязавшие ни одного плода при автогамном опылении: *C. bicamerata, C. cristata* var. *hololeuca, C. cumingii, C. filipeda, C. leucantha, C. lockii, C. sanderae, C. brunnea, C. fuscescens, C. lentiginosa, C. corymbosa, C. mayeriana*. Ни одного плода при гейтоногамном опылении между разными образцами одного клона не завязали виды из секции *Tomentosae* (*C. pulverula, C. rochussenii, C. tomentosa*). Автогамным способом опыления также не удалось получить плоды от *C. flaccida, C. huettneriana, C. lawrenceana, C. nitida, C. trinervis*. Этот эксперимент показал, что для получения полноценного семенного материала *Coelogyne* в оранжерейных условиях необходимо иметь растения двух или более клонов. Максимальная эффективность ксеногамного способа опыления (между цветками разных клонов) выявлена у *C. mooreana* (76 %), *C. speciosa* susp. *fimbriata* (74 %), *C. cristata* (72 %), *C. assamica* (64 %).

В итоге из участвовавших в эксперименте представителей 15 секций, от представителей 5 секций (*Bicellae, Lentiginosae, Proliferae, Tomentosae, Verrucosae*) не было получено ни одного плода. Максимальное число плодов было получено от представителей секций *Speciosae, Coelogyne, Fuscescentes*. В секциях *Lawrenceanae* и *Ocellatae* ни одного плода не было получено при автогамном опылении, в то время как представители других секций опылялись автогамно, хотя и с низкими показателями эффективности. Исключительно интересным оказался опыт с автогамным опылением *C. monilirachis* – у этого вида образовывались нормально развивающиеся плоды, в которых не было не только абортивных семязачатков, но даже плацентарных примордиев. От представителей 8 секций удалось получить плоды с полноценными семязачатками.

Мегаспорогенез и мегаспорогенез разных видов орхидных, в том числе и *Coelogyne*, имеет общие черты редукции, такие как преобразование археспориальной клетки в материнскую клетку мегаспор без дополнительных делений, образование зародышевых мешков с неполным набором ядер,

отсутствием эндосперма и др. Мегаспорогенез *Coelogyne* характеризуется отсутствием второго деления мейоза в микропилярной диаде и образованием не тетрады, а триады мегаспор. Исследование мегагаметогенеза видов *Coelogyne* из 4 секций выявило разный уровень редукции митотических делений в микропилярном и халазальном концах зародышевого мешка и лабильность числа ядер от 8 (*C. speciosa* var. *fimbriata*, секция *Speciosae* и *C. fimbriata*, секция *Fuliginosae*) до 6 (*C. lawrenceanae*, секция *Lawrenceanae*) и даже до 4 (у *C. cristata*, секция *Coelogyne*). Вариативность распределения ядер в зародышевых мешках: 4+4, 4+2, 3+3, 3+2, 2+2.

Третий этап репродукции (оплодотворение) успешно прошли 11 видов Coelogyne из 8 секций. У разных видов Coelogyne от момента опыления до оплодотворения проходит от 4 до 5 месяцев. У зародыша выявлено образование многоклеточного нитевидного суспензора, у разных видов включающего от 14 до 25 клеток. У суспензора выделено три зоны интеркалярного роста (субапикальная, медиальная и суббазальная) и отсутствие деления базальной клетки сb на всем протяжении эмбриогенеза. Впервые в составе нитевидного суспензора выявлено образование особых придаточных клеток-крючков. Несмотря на морфологическое сходство зародышей Coelogyne с типом II эмбриогенеза по классификации Swamy (1949а) и Orchideae-типом по классификации Clements (1999), самым существенным отличием эмбриогенеза этого рода является интраовулярность зародыша *Coelogyne*, то есть отсутствие выхода кончика суспензора за пределы зародышевого мешка и семязачатка и, соответственно, отсутствие его внедрения в стенку плаценты. Эти особенности позволяют описать у представителей рода *Coelogyne* особый тип эмбриогенеза – Coelogyne-тип.

Четвертый этап репродукции (диссеминация) связан с особенностями формирвания, структуры и вскрывания стенок плода *Coelogyne*. Обычно от опыления до диссеминации проходит от полутора до двух лет и более. В некоторых случаях нормально развивающиеся плоды не имели семян. В работе показано, что различать нормально развитые и партенокарпические

плоды можно уже на очень ранних стадиях, начиная со стадии заложения семязачатков на плаценте, а различить нормальные и неполноценные плоды с семенами без зародышей можно только на стадии образования зародышевого мешка и оплодотворения. У разных видов *Coelogyne* сроки образования женского гаметофита и оплодотворения видоспецифичны, поэтому раннее выявление неполноценных и партенокарпических плодов должно опираться на эмбриологические и карпологические исследования. Также нами было обнаружено, что сроки склерификации эпикарпия совпадают со сроками образования женского гаметофита (2,5–3 месяца после опыления). Однако наше первоначальное предположение о корреляции между завершением образования женского гаметофита и склерификацией верхнего слоя эпикарпия у нормально развитых плодов не подтвердилось, поскольку склерификация эпикарпия у партенокарпических плодов без семязачатков начиналось в эти же сроки.

Проведенные карпологические исследования показали, что срастание карпеллярных и экстракарпеллярных тканей в дорзальной части карпелл проходит по условной границе между проводящим пучком чашелистика и дорзальным проводящим пучком карпеллы. Граница между тканями латеральных частей соседних карпелл и лепестка проходит между латеральными проводящими пучками соседних карпелл и дорзальным проводящим лепестка. На основании сравнительно-анатомических исследований нами предложен новый морфогенетический тип плода – коробочка Coelogyne-типа.

Выводы

1. В условиях оранжерейного культивирования каждый из последовательных этапов репродукции (цветение, опыление, оплодотворение и диссеминация) отсеивает часть видов, потенциально способных к семенному размножению. Из 38 таксонов *Coelogyne* только 10 видов и один подвид образовали полноценные семена, а также достигли стадии диссеминации. Наиболее критическими этапами являются опыление и оплодотворение.

2. Впервые описан новый для орхидных структурно-ритмологический тип многолетнего соцветия – всесезонное соцветие (открытый брактеозный колос с непрерывным многолетним нарастанием). Морфологические особенности всесезонного соцветия: неопределенно долгое моноподиальное нарастание главной оси соцветия и утолщение всех междоузлий цветоносной части оси соцветия.

3. Подтвержден высокий уровень самонесовместимости *Coelogyne* в пределах одного клона. Способ опыления достоверно влияет на завязываемость плодов, у всех экспериментальных видов. эффективность ксеногамного опыления была выше по сравнению с гейтоногамным опылением.

4. Семязачатки *Coelogyne* анатропные, тенуинуцеллятные, битегмальные, фуникулярные; зародышевые мешки моноспорические, Polygonum-типа; лабильность числа ядер в зародышевых мешках – от 4 до 8. В зрелом зародышевом мешке синергиды смещены к центру, при оплодотворении их ядра не разрушаются содержимым пыльцевой трубки, а прилегают к суспензору и длительное время сохраняются в зародышевом мешке; полярные ядра не сливаются.

5. У зародыша выявлено образование многоклеточного нитевидного суспензора с интеркалярным ростом, отсутствие деления базальной клетки *cb* на всем протяжении эмбриогенеза; впервые в составе нитевидного суспензора выявлено образование особых придаточных клеток-крючков. Зародыш интраовулярный, его суспензор сворачивается и локализуется в пределах

зародышевого мешка, не выходит за его пределы и не внедряется в стенки плаценты. Выявленные особенности позволяют описать у представителей рода *Coelogyne* новый тип эмбриогенеза.

6. Плоды *Coelogyne* являются нижними трехмерными паракарпными коробочками. Эпидерма эпикарпия и 2–3 периферических слоя основной ткани эпикарпия представлены лигнифицированными клетками. Такой тип плода ранее не был описан для покрытосеменных, поэтому его предложено выделить в новый морфогенетический тип плода.

7. Род *Coelogyne* характеризуется существенной длительностью процессов образования семязачатка и женского гаметофита (3–5 месяцев между опылением и оплодотворением) и созревания плода (18–26 месяцев после опыления).

Список литературы

- Аверьянов Л.В. Орхидные Вьетнама: автрореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1991. 61 с.
- 2. Аверьянов Л.В. Определитель орхидных (*Orchidaceae* Juss.) Вьетнама. СПб.: Изд-во Мир и семья, 1994. 432 с.
- Аврорин Н.А. Акклиматизация и фенология // Бюлл. Гл. ботан. сада. 1953. Вып. 16. С. 20–25.
- Андронова Е. В. Эмбриогенез и постсеменное развитие орхидных (на примере Dactylorchiza baltica, D. incarnata, Thunia marshalliana, Bletilla strriata). Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1988. 225 с.
- Андронова Е.В. Эмбриогенез орхидных // Т.Б. Батыгина (ред.).
 Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т.2. Семя. СПб.: Изд-во Мир и семья-95' 1997. С.544–556.
- Антипина В.А. Особенности формирования банка вегетативных и генеративных диаспор орхидных для длительного хранения. Дис. ... канд. биол. наук. М., 2009. 360 с.
- Антипина В. А., Коломейцева Г. Л. Особенности опыления и семенного размножения эндемичной орхидеи Вьетнама *Coelogyne mooreana ex situ* // Биологический вестник. 2008. Т. 12. N 1. C. 66–69.
- Антипина В.А., Коломейцева Г.Л. Эффективность опыления тропических орхидных *ex situ* // Экспериментальные основы интродукции декоративных растений. Вып. 1. Москва, 2009. С.142–145.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Яценко И.О. Спонтанная флора территории Главного ботанического сада. М.: Изд-во Товарищество научных изданий КМК, 2020. 385 с.
- 10.Коваль В.А., Коломейцева Г.Л. Типы развития соцветий представииелей рода *Coelogyne* Lindl. (Orchidaceae Juss.) // Материалы Международной науч. конф. «Биоморфология растений: традиции и современность». Киров: Изд-во Вятского университета, 2022. С. 239–244.
- 11.Коломейцева Г.Л. Типы развития терминальных соцветий в семействе

Orchidaceae Juss. // Материалы X школы по теоретической морфологии растений «Конструкционные единицы в морфологии растений». Киров, 2004. С. 171–174.

- 12.Коломейцева Г.Л. Архитектурная модель с детерминированными и недетерминированными побегами в подсемействе Epidendroideae Lindl. (Orchidaceae Juss.) // Бюл. Гл. ботан. сада. 2005. Вып. 189. С. 151–187.
- 13.Коломейцева Г.Л. Морфо-экологические особенности адаптации тропических орхидных при интродукции. Дисс...докт. биол. наук. М., 2006. 377 с.
- 14.Коломейцева Г.Л. Применение интродукционного стресса в изучении биоморфологической эволюции тропических орхидных // Материалы XII Московского совещания по филогении растений, посвященное 250летию со дня рождения Георга-Франца Гофмана. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2010. С. 258–261.
- 15.Коломейцева Г.Л., Антипина В.А., Широков А.И., Хомутовский М.И., Бабоша А.В., Рябченко А.С. Семена орхидей: развитие, структура, прорастание. М.: Геос, 2012. 352 с.
- 16.Коломейцева Г.Л., Коваль В.А. *Coelogyne speciosa* subsp. *fimbriata* (J.J.Sm.) Gravendeel (Orchidaceae) в коллекции фондовой оранжереи ГБС РАН / XII Международная научная конференция «Охрана и культивирование орхидей». М. 2022. С. 12,13.
- 17.Коломейцева Г.Л., Кузнецов А.Н. Орхидная флора горных тропических лесов: распределение по высотным поясам и адаптивные реакции в интродукции / Сер. «Биоразнообразие Вьетнама». Материалы зоологоботанических исследований в горных массивах Би Дуп и Хон Ба, Далатское плато, Южный Вьетнам. М.-Ханой: Товарищество научных изданий КМК, 2006. С. 116–142.
- 18.Коломейцева Г.Л., Кузнецов А.Н., Кузнецова С.П. Род Coelogyne (Orchidaceae) в коллекции отдела тропических и субтропических растений Главного ботанического сада / Материалы VI Международной

научной конференции «Биологическое разнообразие. Интродукция растений». СПб.: Изд-во ООО «СИНЭЛ». 2016. С. 33–36.

- 19.Костина М.В., Барабанщикова Н.С., Недосеко О.Л., Ясинская О.И. Особенности конструктивной организации деревьев умеренной зоны, обусловленные строением и ритмом развития генеративных побегов // Ботанический журнал. 2022. Т. 107. С. 627–651. doi:10.31857/S0006813622070067
- 20.Кузнецова Т.В. Морфология соцветий: современное состояние // Итоги науки и техники (ВИНИТИ). Сер. Ботаника. 1991. Т. 12. С. 51–174.
- 21.Кузнецова Т.В., Пряхина Н.И., Яковлев Г.П. Соцветия. Морфологическая классификация / Под ред. Г.П. Яковлева. С.-Петербург: Изд-во химико-фармацевтического института, 1992. 126 с.
- 22. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. М.: Наука, 1981. 96 с.
- 23.Навашин С.Г. Об оплодотворении у сложноцветных и орхидных // Известия Императорской Академии Наук. 1900. Т.13. N 3. C. 335–340.
- 24.Нухимовский Е.Л. Особенности фенетической организации биоморф семенных растений // Успехи современной биологии. М. 1986. Т. 102. N 5. C. 289–306.
- 25.Поддубная-Арнольди В.А. Исследование процесса оплодотворения у некоторых покрытосеменных растений на живом материале // Ботанический журнал (Ленинград). 1958. Т. 43. N 2. C. 178–193.
- 26.Поддубная-Арнольди В.А. Исследование эмбриональных процессов у некоторых орхидей на живом материале // Эмбриологические исследования покрытосеменных. Труды Главного ботанического сада. 1959. М.: Изд-во Академии наук СССР. Т. 6. С. 49–89.
- 27.Поддубная-Арнольди В.А. Цитоэмбриология цветковых растений. М.: Наука, 1976. 508 с.
- 28.Прозина М.Н. Ботаническа микротехника. М.: Высшая школа, 1960. 207с.

- 29.Смирнова Е.С. Морфология побеговых систем орхидных. М.: Наука, 1990. С. 126–144.
- 30.Тахтаджян А.Л. (гл. ред). Жизнь растений. В 6-ти т. / Гл. ред. А.Л. Тахтаджян. Т. 6. Цветковые растения / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. М.: Просвещение, 1982. 543 с.
- З1. Терехин Э.С. Паразитные цветковые растения. Ленинград: Наука, 1977.
 220 с.
- 32. Терехин Э.С. Семя и семенное размножение. С-Пб: Мир и семья-95, 1996. 377 с.
- 33.Федоров А.А. (гл. ред), Тахтаджян А.Л. (под ред.) Жизнь растений. В 6ти т. /. Т. 5. Ч. 1. Цветковые растения / М.: Просвещение, 1980. 430 с.
- 34.Шамров И.И. Семязачаток цветковых растений. СПб.: Мир и семья-95, 2008. 350 с.
- 35.Ackerman J.D., Montalvo A.M. Short- and long-term limitations to fruit production in tropical orchid // Ecology. 1990. Vol. 71. P. 263–272.
- 36.Alrich P., Higgins W. The Marie Selby Botanical Gardens illustrated Dictionary of Orchid Genera / eds. D. Hansen et al. Ithaca, London: Cornell Univ. Press, 2008. 482 p.
- 37.Arditti J. Orchids // Scientific American. 1966. Vol. 214 (1). P. 70-78.
- 38.Arditti J. Orchids and the discovery of auxin // Amer. Orchid Soc. Bull. 1971. Vol. 40. P. 211–214.
- 39.Arditti J. Aspects of the physiology of orchids // Adv. Bot. Res. 1979. Vol. 7.P. 421–655.
- 40.Arditti J. Fundamentals of orchid biology. New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore: John Wiley & Sons. 1992. 691 p.
- 41.Arditti J., Flick B.H. Post-pollination phenomena in orchid flowers. VI. Excised floral segments of *Cymbidium //* Am. J. Bot. 1976. Vol. 63. P. 201–211.
- 42.Arditti J., Hogan N.M., Chadwick A.V. Post-pollination phenomena in orchid flowers. IV. Effects of ethylene // Am. J. Bot. 1973. Vol. 60. P. 883–888.
- 43.Arditti J, Jeffrey DC, Flick BH. Postpollination phenomena in orchid flowers.
 III. Effects and interactions of auxin, kinetin or gibberellin // New Phytol.
 1971. 70: 1125–1141.
- 44.Arditti J., Knauft R.L. The effects of auxin, actinomycin D, ethionine and puromycin on post-pollination behavior in *Cymbidium* (Orchidaceae) flowers // Am. J. Bot. 1969. Vol. 56. P. 620–628.
- 45.Arekal G.D., Karanth K.A. The embryology of *Epipogium roseum* (Orchidaceae) // Pl. Syst. Evol. 1981. Vol. 138. P. 1–7.
- 46.Astarini I.A., Claudia V., Adi N.K.A.P. et al. In vitro propagation of black orchid (*Coelogyne pandurata* Lindl.) // Acta Horticulturae. 2015. Vol. 1078.
 P. 155–158. doi: 10.17660/ActaHortic.2015.1078.21
- 47.Attri L.K., Bhanwra R.K., Nayyar H., Vij S.P. Post-pollination developmental changes in floral organs and ovules in an ornamental orchid *Cymbidium aloifolium* (L.) Sw. // J. Orchid Soc. India. 2007. Vol. 21(1–2). P. 20–34.
- 48.Attri L.K., Nayyar H., Bhanwra R.K., Vij S.P. Pollination controlled developmental alterations in an ornamental orchid i.e. *Cymbidium aloifolium* (L.) Sw. and its relationship to closely allied taxon *C. pendulum* // J. Orchid Soc. India. 2007. Vol. 21(1–2). P. 31–38.
- 49.Avadhani P.N., Nair H., Arditti J., Hew C.S. Physiology of orchid flowers.
 In: J. Arditti (ed.) Orchid biology, reviews and perspectives, vol. VI. Cornell University Press, Ithaca, New York. 1994. P. 189–362.
- 50.Averyanov L.V. Rare species of orchids (Orchidaceae) in the flora of Cambodia and Laos // Turczaninowia. 2016. Vol. 19(3). P. 5–58.
- 51.Averyanov L.V. New and rare orchids (Orchidaceae) in the flora of Vietnam // Turczaninowia. 2006. Vol. 9(3). P. 48–89.
- 52.Averyanov L., Averyanova A. Rare species of orchids (Orchidaceae) in the flora of Vietnam // Turczaninowia. 2002. Vol. 5(4). P. 49–108.
- 53. Averyanov L., Averyanova A. Rare species of orchids (Orchidaceae) in the flora of Vietnam // Turczaninowia. 2005. Vol. 8(1). P. 39–97.
- 54. Averyanov L.V., Khang Sinh Nguyen, Maisak T. V., Konstantinov E. L., Tien

Hiep Nguyen, Somchanh Bounphanmy. New and rare orchids (Orchidaceae) in the flora of Vietnam // Turczaninowia. 2016. Vol. 19(3). P. 5–58.

- 55.Averyanov L.V. The orchids of Vietnam. Illustrated survey. Turczaninowia.2008. Vol. 11. N 1. P. 5–168.
- 56.Banerji M.L., Thapa B.B. Orchids of Nepal. International Bioscience Series. New Delhi, India, 1969.
- 57.Banerji M.L., Pradhan P. The Orchids of Nepal Himalaya. J. Cramer, Germany, 1984.
- 58.Basker S., Bai V.N. Micropropagation of Coelogyne stricta (D.Don) Schltr. via pseudo bulb segment cultures // Trop. Subtrop. Agroecosyst. 2006. Vol. 6. P. 31–35.
- 59.Bell A.D. Plant form. An Illustrated Guide to Flowering plant Morphology. Timber Press: Portland, London, 2008. P.213–432.
- 60.Bentley B.L. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1977. Vol. 8. P. 407–427.
- 61.Bhaskar M.U., Rao L.J.M., Rao N.S.P., Rao P.R.M. Ochrone A, a novel 9,10dihydro-1,4-phenanthraquinone from *Coelogyne ochracea* // J. Natural Products. 1991. Vol. 54. P. 386–389.
- 62.Bobrov A. V., Romanov M. S. Morphogenesis of fruits and types of fruit of angiosperms // Bot. Let. 2019. P. 366–399. doi.org/10.1080/23818107.2019.1663448
- 63.Brown R. Observations on the Organs and Mode of Fecundation in Orchideae and Asclepiadeae. Richard Taylor: London, 1831.
- 64.Brundrett M.C., Enstone D.E., Peterson C.A. A berberine-aniline blue fluorescent staining procedure for suberin, lignin, and callose in plant tissue // Protoplasma. 1988. Vol. 146. P.133–142. https:// doi. org/ 10. 1007/ BF014 05922
- 65.Butzin F. *Coelogyne* Lindl. In: Brieger FG, Maatsch R, Senghas K. (eds.) Die Orchideen, Verlag Paul Parey: Berlin, 1992. P. 914–958.
- 66. Buyun L., Tkachenko H., Osadowski Z., Kovalska L., Gyrenko O. The

antimicrobial screening of the various extracts derived from the leaves of *Coelogyne speciosa* (Blume) Lindl. (Orchidaceae) against *Staphylococcus aureus* // Материалы V белорусско-польской конференции «Дерматология без границ». Гродно, 2017. С. 13–19.

- 67.Buyun L., Tkachenko H., Kovalska L., Osadowski Z. Preliminary screening of *Coelogyne ovalis* Lindl. (Orchidaceae) for antimicrobial activity against Staphylococcus aureus. In: Agrobiodiversity for improving Nutrition, health and life quality. 2017. P. 43–49. doi:10.15414/agrobiodiversity.2017.2585-8246
- 68.Carr C.E. *Coelogyne mayeriana* Rchb.f. // J. Malayan Branch Royal Asiatic Soc. 1928. Vol. 6. P. 61.
- 69.Chase M.W., Cameron K.M., Freudenstein J.V., Pridgeon A.M., Salazar G., Van den Berg C., Schuiteman A. An updated classification of Orchidaceae // Bot. J. Linn. Soc. 2015. Vol. 177. P. 151–174.
- 70.Chase M.W., Gravendeel B., Sulistyo B.P., Wati R.K., Schuiteman A. Expansion of the orchid genus *Coelogyne* (Arethuseae; Epidendroideae) to include *Bracisepalum*, *Bulleyia*, *Chelonistele*, *Dendrochilum*, *Dickasonia*, *Entomophobia*, *Geesinkorchis*, *Gynoglottis*, *Ischnogyne*, *Nabaluia*, *Neogyna*, *Otochilus*, *Panisea* and *Pholidota* // Phytotaxa. 2021. Vol. 510. N 2. DOI: https://doi.org/10.11646/phytotaxa.510.2.1
- 71.Chen X., Clayton D. *Coelogyne* Lindl. // Flora of China. 2009. Vol. 25. P. 315–325.
- 72.Cheng J., Shi J., Shangguan F.Z., Dafni A., Deng Z.H., Luo Z.H. The pollination of a self-incompatible, food mimic orchid *Coelogyne fimbriata* (Orchidaceae) by female *Vespula* wasps // Ann. Bot. 2009. Vol. 104. P. 565–571.
- 73. Chinqi C., Clayton D.A. *Coelogyne*. In: Zhengyi W., Raven P.H. (eds.) Flora of China 25, Orchidaceae. 2010. P. 315–325.
- 74.Christenhusz M.J.M., Byng J.W. The number of known plants species in the world and its annual increase // Phytotaxa. 2016. Vol. 261 (3). P. 201–217.

- 75.Clayton D. The genus *Coelogyne*. A Synopsis. Borneo: Natural History Publications; Kew: The Royal Botanic Gardens, 2002. 305 p.
- 76.Clements, M.A. Embryology In: Pridgeon A.M., Cribb J.C., Chase M.W., Rasmussen F.N. (eds.) Genera Orchidacearum. General Introduction, Apostasioideae, Cypripedioideae. Oxford University Press: New York, 1999. P. 38–58.
- 77.Comber J.B. Orchids of Java. Royal Botanic Gardens: Kew, 1990.
- 78.Comber J.B. Orchids of Sumatra. Natural History Publication (Borneo), Kota Kinabula, Sabah in association with the Royal Botanic Gardens, Kew; Singapore Botanic Gardens, Singapore. 2001.
- 79.Cootes J. The orchids of the Philippines. Timber Press: Portland, Oregon, 1999.
- 80.Cremers G. Architecture vegetative et structure inflorescentielle de quelques *Melastomacea eguyanaises*. Trav. et Doc. ORSTOM.: 1986.
- 81.Cribb P.J. Morphology. In: Pridgeon A.M., Cribb P.J., Chase M.W., Rasmussen F.N. (eds.) Genera Orchidacearum: Vol. 1. General Introduction, Apostasioideae, Cypripedioideae. Oxford University Press: Oxford, 1999. P. 13–23.
- 82.Crissman H.A., Steinkamp J.A. Rapid, simultaneous measurement of DNA, protein, and cell volume in single cells from large mammalian cell populations // J. Cell Biol. 1973. Vol. 59. P. 766.
- 83.Curtis C.H. Orchids: their description and cultivation. Putnam & Company Ltd: London, 1950.
- 84.Darwin C. On the various contrivances by which orchids are fertilised by insects. J. Murray: London, 1885.
- 85.Das S., Jain S.K. Orchidaceae: *Coelogyne //* Fascicles Flora India. 1980. Vol.
 5. P. 1–33.
- 86.Deswiniyanti N.W., Lestari N.K.D. Interspecsific hybridisation of Black Orchid (*Coelogyne pandurata*) and Pearl Orchid (*Coelogyne asperata*) // J. Metamorfosa. 2017. Vol. 4 (1). P. 102–107.

- 87.De Vogel E.F. Revisions in Coelogyninae (Orchidaceae) IV. *Coelogyne* section *Tomentosae*. Orchid Monograph 6, 1992. P. 1–42.
- 88.Dhanda S., Caromel A., Govaerts R., Pavitt A., Bullough L.-A., Hartley H. CITES Appendix II Orchid Checklist for the genera: Aerangis (not A. ellisii), Aerides, Angraecum, Bletilla, Brassavola, Bulbophyllum, Calanthe, Catasetum, Cattleya (not C. jongheana, C. lobata), Coelogyne, Comparettia, Cymbidium, Cypripedium, Dendrobium (not D. cruentum), Disa, Dracula, Encyclia, Laelia, Masdevallia, Miltonia, Miltoniopsis, Phalaenopsis, Pleione, Renanthera, Rhynchostylis, Rossioglossum, Vanda and Vandopsis. Royal Botanic Gardens, Kew, Surrey, and UNEP-WCMC, Cambridge. 2022.
- 89.Dirks-Mulder A., Ahmed I., Gravendeel B. Morphological and Molecular Characterization of Orchid Fruit Development // Frontiers in Plant Sci. 2019. Vol. 10. P. 137. doi.org/10.3389/fpls.2019.00137
- 90.Domingo M., Pardo J., Cebolla V., Galvez E. (2010) Berberine: a fluorescent alkaloid with a variety of applications from medicine to chemistry // Mini-Rev. Org. Chem. 2010. Vol. 7. P. 335–340. https:// doi. org/10. 2174/ 15701 93107 92246 445
- 91.Dressler R.L. Subtribus Coelogyninae Bentham. In: Die Orchideeen, Biologie und Systematik der Orchidaceae. Eugen Ulmen Verlag: Stuttgart, Germany. 1981. P. 252–253.
- 92.Dressler R.L. Phylogeny and classification of the orchid family. Cambridge: Cambridge University Press, 1993.
- 93.Duncan R.E., Curtis J.T. Intermittent growth of fruits of *Cypripedium* and *Paphiopedilum*. Acorrelation of the growth of orchid fruits with their internal development // Bull. Torrey Club. 1942. Vol. 69. P. 353–59.
- 94.Duncan R.E., Curtis J.T., Growth of fruits in *Cattleya* and allied genera in the Orchidaceae // Bull. Torrey Bot. Club. 1943. Vol. 70. P. 104–119.
- 95.Endress P.K. Disentangling confusions in inflorescence morphology: Patterns and diversity of reproductive shoot ramification in angiosperms // J. Syst. Evol. 2010. Vol. 48. P. 225–239. doi:10.1111/j.1759-6831.2010.00087.x.

- 96.Erfkamp O., Grub O. Die Hybriden der Gattung *Coelogyne //* Orchidee. 1996.Vol. 47. P. 285, 286.
- 97.Eskov A.K., Kolomeitseva G.L. Vascular Epiphytes: Plants That Have Broken Ties with the Ground // Biol. Bull. Rev. 2022. Vol. 12. N 3. P. 304–333. DOI: 10.1134/S2079086422030033
- 98.Fay M. Orchids on the IUCN Global Red List. Orchid Conservation News, 2020.
- 99.Fitting H. Die Beeinflussung der Orchideenblüten durch die. Bestäubung und durch andere Umstände // Zeitschr. f. Bot. 1909. T. 1. S. 1–86.
- Fitting H. Weitere entwicklungsphysiologische Untersuchungen an Orchideenblüten // Zeitschr. f. Bot. 1910. T. 2. S. 225–267.
- 101. Fredrikson M. An embryological study of *Platanthera bifolia* (Orchidaceae) // Plant Syst. Evol. 1991. Vol. 714. P. 213–220.
- 102. Fredrikson M. The development of the female gametophyte of *Epipactis* (Orchidaceae) and its inference for reproductive ecology // Am. J. Bot. 1992. Vol. 79. P. 61–68.
- 103. Fredrikson M., Carlsson K., Franksson O. Confocal scanning laser microscopy, a new technique used in an embryological study of *Dactylorhiza maculata* (Orchidaceae) // Nordic J. Bot. 1988. Vol. 8. P. 369–374.
- 104. Govindappa D.A., Karanth K.A. Contribution to the embryology of Orchidaceae. In: Nagaraj M., Malik C.P. (eds.) Current Trends in Botanical Research. Kalyani Publisher: New Delhi, India, 1980. P.19–33
- Garay L.A. On the origin of the Orchidaceae // Bot. Museum Leaflets, Harvard University.1960. Vol. 13. P. 57–96.
- 106. George É. & George J.-C. Les Coelogynes. Belin, Paris, 2011. 608 p.
- 107. Gravendeel B. Reorganising the orchid genus *Coelogyne* a phylogenetic classification based on molecules and morphology. Grafische Vormgeving Kanters: Sliedrecht, Netherlands, 2000.
- 108. Gravendeel B., Chase M.W., de Vogel E.F., Roos M.C., Mes T.H.M.,Bachmann K. Molecular phylogeny of *Coelogyne* (Epidendroideae:

Orchidaceae) based on plastid RFLPs, *matK* and nuclear ribosomal ITS sequences: evidence for polyphyly // Amer. J. Bot. 2001. Vol. 88. P. 1915–1927. https://doi.org/10.2307/3558367

- 109. Gravendeel B., de Vogel E.F. Revision of *Coelogyne* sect. *Speciosae* (Orchidaceae) // Blumea. 1999. Vol. 44. P. 253–273.
- Gravendeel B., de Vogel E.F. Revision of *Coelogyne* sect. *Moniliformes* (Orchidaceae) based on morphology, plastid and nrDNA ITS sequences // Blumea. 2002. Vol. 47. P. 409–462.
- 111. Gravendeel B., de Vogel E.F., Schuiteman A. Coelogyninae. In: Pridgeon A.M., Cribb P.J., Chase M.W., Rasmussen F.N. (eds.) Genera Orchidacearum. Vol. 4. Epidendroideae (Part one). New York, Oxford University Press, UK, 2005. P. 29–88.
- Gurudeva M.R. Development of Male and female gametophytes in *Dendrobium ovatum* (L.) Kraenzl. (Orchidaceae) // J. Orchid Soc. India. 2016.
 V. 30. P. 75–87.
- Gurudeva M.R. Ontogeny and organization of female gametophyte in triandrous orchid, *Neuwiedia veratrifolia* Blume (Orchidaceae) // J. Orchid Soc. India. 2019. Vol. 33. P. 49–53.
- 114. Gustafson F.G. Partenocarpy induced by pollen extracts // Amer. J. Bot.1937. Vol. 24. N 2. P. 102–107.
- Gutiérrez R.M.P. Orchids: A review of uses in traditional medicine, its phytochemistry and pharmacology // J. Med. Plants. Res. 2010. Vol. 4. P. 592–638.
- Hildebrand F. Die Fruchbildung der Orchideen, ein beweiss fur die doppelte wirkung des Pollens // Botanische Zeitung. 1863. Vol. 21. P. 329– 333; 337–345.
- Hoch H.C., Galvani C.D., Szarowski D.H., Turner J.N. Two new fluorescentdyes applicable for visualization of fungal cell walls // Mycologia. 2005. Vol. 97. P. 580–588. https:// doi. org/ 10. 1080/ 15572 536. 2006. 11832 788

- Hossain M.M., Kant R., Van P.T., Winarto B., Zeng S.-J., Teixeira da Silva J.A. The application of biotechnology to orchids // Critical Rev. Pl. Sci. 2013. Vol. 32 (2). P. 69–139.
- Israel H.W., Sagawa Y. Post-pollination ovule development in *Dendrobium* orchids III. Fine structure of meiotic prophase I // Caryologia. 1965. Vol. 18. P. 15–33.
- 120. Jakubska-Busse A., Zołubak E., Górniak M., Łobas Z., Tsiftsis S. Steiu
 C. A Revision of the Taxonomy and Identification of Epipactis greuteri
 (Orchidaceae, Neottieae) // Plants. 2020. Vol. 9. P. 783.
 doi:10.3390/plants9060783
- 121. Jeffrey D.C., Arditti J., Koopowitz H. Sugar content in floral and extrafloral exudates of orchids: pollination, myrmecology and chemotaxonomy implication // New Phytologist. 1970. Vol. 69. P. 187–195.
- 122. Johansen D.A. Plant Embryology. Waltham, MA.: Chronica Botanica, 1950. 305 p.
- 123. Kamalakannan R., Narmatha B.V., Jeyakodi L. Plant regeneration from encapsulated protocorms of the endemic orchid *Coelogyne ororatissima* var. *angustifolia* Lindl. // J. Phytol. Res. 1999. Vol. 12. P. 21–23
- Kolomeitseva G.L., Babosha A.V., Ryabchenko A.S., Tsavkelova E.A.
 Megasporogenesis, megagametogenesis, and embryogenesis in *Dendrobium nobile* (Orchidaceae) // Protoplasma. 2021. Vol. 258. P. 301–317 (DOI: 10.1007/s00709-020-01573-2)
- 125. Kolomeitseva G., Koval V., Ryabchenko A. The Structural– Rhythmological Organization of *Coelogyne* (Orchidaceae Juss.) Inflorescences // Int. J. Plant Biol. 2023. Vol. 14. P. 286–298. https:// doi.org/10.3390/ijpb14010024
- 126. Kolomeitseva G.L., Koval V.A., Ryabchenko A.S., Babosha A.V. Megasporogenesis and megagametogenesis in *Coelogyne speciosa* subsp. *fimbriata* (J.J.Sm.) Gravendeel (Orchidaceae Juss.) // Intern. J. Plant Biol. 2023. Vol. 14. P. 190–198. https://doi.org/10.3390/ijpb14010016

- 127. Laibach F. Untersuchungen über die Postfloration tropischer Orchideen // Planta. 1929. Vol 9. P. 341–387.
- Laibach F. Wuchstoffversuche mit lebenden Orchideenpollinien // Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft. 1933. Vol. 51. P. 336–340.
- 129. Laibach F. Pollenhormone und Wuchsstoff // Ber.Deutsch. Bot. Ges.1932. Vol. 50. P. 383–390.
- 130. Laibach F., Maschmann E. Über den Wuchstoff der Orchideenpollinien// Jahrbücher für Wissenschaftliche Botanik. 1933. Vol. 78. P. 399–430.
- 131. Lavarack B., Harris W., Stocker G. Dendrobiums and its relatives. Portland, Oregon: Timber Press, 2000. 288 p.
- Law S.K., Yeung E.C. Embryology of *Calypso bulbosa*. I. Ovule development // Am. J. Bot. 1989. Vol. 76. P. 1668–1674.
- Lawler L.J. Ethnobotany of the Orchidaceae. In: Orchid Biology and Perspectives, III. Arditti J. (ed.). Ithaca, New York: Cornell University Press. 1984. P. 27–149.
- 134. Lestari N.K.D. Determining Accurate Harvesting Times of *Coelogyne asperata* Lindl. // Acta Horticulturae. 2015. Vol. 1078. P. 49–52.
- 135. Lindley J. *Caelogyne*. Collectavea Botanica sub t. 33. London, 1821.
- 136. Lindley J. *Coelogyne*. Folia Orchidacea, *Coelogyne*. J. Matthews, London, 1854.
- 137. Maheshwari P. An Introduction to the Embryology of Angiosperms. New York: McGraw-Hill, 1950.
- 138. Mai G. Korrelationsuntersuchungen an entspreiteten Blattstielen mittels lebender Orchideenpollinien als Wuchstoffquelle // Jahrbücher für Wissenschaftliche Botanik. 1934. Vol. 79. P. 681–713.
- Majumbder P.L., Bandyopadyay D., Joarder S. Coelogin and Coeloginin: two novel 9,10-dihydrophenanthrene derivatives from the orchid *Coelogyne cristata* // J. Chemical Soc., Perkin Transactions. 1982a. Vol. 1. P. 1131–1136.
- 140. Majumder P.L., Banerjee S., Maiti D.C., Sen S. Stilbenoids from the

orchids *Agrostophyllum callosum* and *Coelogyne flaccid* // Phytochemistry. 1995. Vol. 39. P. 649–653

- Majumbder P.L., Datta N., Sarkar A.K., Chakranarti J. Flavidin, a novel
 9,10-dihydrophenanthrene derivative of the orchid *Coelogyne flavida*, *Pholidota articulata* and *Otochilus fuscus* // J. Nat.l Prod. 1982b. Vol. 45:
 730–732.
- 142. Majumbder P.L., Laha S., Datta N. Coelogin, a 9, 10dihydrophentherene from the orchids *Coelogyne ochracea* and *Coleogyne elata //* Phytochemistry. 1982c. Vol. 21. P. 478–480.
- Majumbder P.L., Maiti D.C. Flaccidin, a 9, 10-dihydophenanthropyran derivative from the orchids *Coelogyne flaccida* // Phytochemistry. 1988. Vol. 27. P. 899–901.
- 144. Majumbder P.L., Maiti D.C. Flaccidinin and Oxoflaccidin, two phenanthrene derivative of the orchid *Coelogyne flaccida* // Phytochemistry. 1989. Vol. 27. P. 899–901.
- Majumbder P.L., Maiti D.C. Isoflaccidinin and Isooxoflaccidin, stilbenoids from *Coelogyne flaccida* // Phytochemistry. 1991. Vol. 30. P. 971– 974.
- Majumder P.L., Pal S. A steroidal ester from *Coelogyne uniflora* // Phytochemistry. 1990. Vol. 29. P. 2717–2720
- 147. Maschmann E., Laibach F. Über Wuchstoffe // Biochemische Zeitung.1933. Vol. 255. P. 446–452.
- Massart J. Sur la pollination sans fecundation // Bull. Jard. Bot. de l'etat.Bruxelles. 1902. Vol. 1 (3). P. 89–95.
- 149. Mayer J.L.S., Carmello-Guerreiro S.M., Appezzato-da-Gloria B. Anatomical development of the pericarp and seed of *Oncidium flexuosum* Sims (Orchidaceae) // Flora. 2011. Vol. 206. P. 601–609.
- 150. Mazumder P.B., Sharma G.D., Dutta M., Choudhury D.N., Das T., Mazumder B. *In vitro* propagation and phytochemical screening of *Papilionanthe teres* (Roxb.) Schltr. // J. Sci. Technol. Biol. Environ. Sci.

2010. Vol. 5(1). P. 37-42.

- 151. Mulder-Dirks A., Gravendeel B. Morphological and Molecular Characterization of Orchid Fruit Development // Front. Plant Sci. 2019. doi.org/10.3389/fpls.2019.00137
- 152. Mondragón-Palomino M. Why are orchid flowers so diverse? Reduction of evolutionary constraints by paralogues of class B floral homeotic genes // Ann. Bot. 2009. Vol. 104. P. 583–594. doi:10.1111/j.1759-6831.2010.00087.x.
- 153. Morita K. Influences de la Pollinisation et D'Autres Actions Exterieures sur la Fleur de *Cymbidium virens //* Bot. Mag. 1918. Vol. 32. P. 39–52.
- 154. Naing A.H., Chung J.D., Lim K.B. Plant Regeneration through Indirect Somatic Embryogenesis in *Coelogyne cristata* Orchid // American Journal of Plant Sciences. 2011. Vol. 2. P. 262–267.
- 155. Nalawade S.M., Sagare A.P., Lee C.-Y., Kao C.-L., Tsay H.-S. Studies on tissue culture of Chinese medicinal plant resources in Taiwan and their sustainable utilization // Botanical Bulletin of Academia Sinica. 2003. Vol. 44. P. 79–98
- 156. Nikishina T.V., Popov A.S., Kolomeitseva G.L., Golovkin B.N. Effect of cryoconservation on seed germination of rare tropical orchids // Russian Journal of Plant Physiology. 2001. Vol. 48. P. 810–815
- 157. Nyman L.P., Soediono N., Arditti J. Opening and resupination in buds and flowers of Dendrobium (Orchidaceae) hybrids // Botanical Gazette. 1984.
 Vol. 145. N 2. P. 215–221.
- 158. Ochora J. The Embryology, Seed Coat, and Conservation of some Kenyan species of the Orchidaceae. Dissertation, University of Cape Town, South Africa, 2000. 207 pp.
- O'Neill S.D. Pollination regulation of flower development // Annu.
 Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1997. Vol. 48. P. 547–574.
- 160. Pant B. Medicinal orchids and their uses: tissue culture a potential alternative for conservation // African Journal of Plant Science. 2013. Vol.

7(10). P. 448–467.

- Pant B., Swar S., Karanjeet A. Micropropagation of *Coelogyne cristata* Lindl. // J. Orchid Soc. India. 2008. Vol. 22 (1,2). P. 45–48.
- Pant B., Shrestha S., Pradhan S. *In vitro* seed germination and seedling development of *Phaius tancarvilleae* (L'Her.) Blume // Sci. World. 2011. Vol. 9. P. 50–52.
- 163. Pearce N.R., Cribb P.J. Flora of Bhutan volume 3 part 3: The Orchids of Bhutan. Royal Botanic Garden Edinburgh; Royal Government of Bhutan. The Charlesworth Group: Huddersfield, 2002.
- Pelser P.B., Gravendeel B., de Vogel E.F. Revision of *Coelogyne* sect.
 Fuliginosae (Orchidaceae) // Blumea. 2000. Vol. 45. P. 253–273.
- Pfitzer E.H.H., Kraenzlin F.W.L. Orchidaceae-Monandrae 11.B. 7.
 Tribus Coelogyninae. In: Engler H.G.A. (ed.) Das Pflanzenreich. Englemann: Berlin, 1907. 169 p.
- 166. Pradhan U.C. Indian orchids: guide to identification and culture vol. 2.Thomson Press, Faridabad, India, 1979.
- 167. Pridgeon A.M., Cribb P.J., Chase M.W., Rasmussen F.N. Genera orchidacearum, volume 4, Epidendroideae (part one). Oxford University Press: Oxford, 2005. 672 pp.
- 168. Pritchard H.W., Seaton P.T. Orchid seed storage: hystorical perspective, current status, and future prospects for long-term conservation // Selbyana. 1993. Vol. 14. P. 89–104.
- 169. Raab H. The inflorescences of orchids. Orchid. Rev., 1983. 91: 276–280.
- 170. Ramirez S.R., Gravendeel B., Singer R.B., Marshall C.R., Pierce N. Dating the origin of the Orchidaceae from a fossil orchid with its pollinator // Nature. 2007. Vol. 448 (7157). P. 1042–1045. doi: 10.1038/nature06039.
- 171. Rasmussen F.N., Johansen B. Carpology of orchids // Selbyana. 2006.Vol. 27. P. 44–53.
- 172. Reichenbach H.G. Coelogyne. Ann. Bot. Syst. 1861. Vol. 6. P. 222-

239.

- 173. Reiser L., Fischer R.L. The ovule and embryo sac // Plant Cell. 1993.Vol. 5. P.1291–1301
- 174. Rico-Gray V., Thien L.B. 1989. Effect of different ant species on the reproductive fitness of *Schomburgkia tibicinis* (Orchidaceae) // Oecologia. 1989. Vol. 81. P. 487–489.
- 175. Sachdev K. Phenolic constituents of *Coelogyne ovalis* // Phytochemistry. 1986. Vol. 25. P. 499–502.
- 176. Sagawa Y., Israel H.W. Post-pollination ovule development in *Dendrobium* orchids. I. Introduction // Caryologia. 1964. Vol. 17. P. 53–64.
- Schuiteman A., Bonnet P., Svengsuksa B., Barthelemy D. An annotated checklist of the Orchidaceae of Laos // Nordic J. Bot. 2008. Vol. 26. P. 257–316.
- Schuiteman A., Ryani C., Nut M. New records of Orchidaceae from Cambodia I // Cambodian J. Nat. Hist. 2015. Vol. 2. P. 131–138.
- 179. Schuiteman A., de Vogel E.F. Orchid genera of Thailand, Laos, Cambodia and Vietnam. Nat. Herb. Nederlands: Leiden, 2000. 118 p.
- Seidenfaden G. Contributions to a revision of the orchid flora of Cambodia, Laos and Vietnam. Kai Olsen: Fredensborg, Denmark, 1975a.
- Seidenfaden G. Orchid genera in Thailand III-*Coelogyne //* Dansk Botanisk Arkiv, 1975b. Vol. 4. P. 7–94.
- 182. Seidenfaden G., Wood J.J. The orchids of peninsular Malaysia and Singapore. Royal botanic gardens, Kew; Botanic gardens, Singapore. Olsen and Olsen: Fredensborg, Denmark, 1992.
- 183. Semiarti E., Indriyanto A., Suyono E.A., Nurwulan R.L., Restiani R., Machida Y., Chiyoko. Genetic Transformation of the Indonesian Black Orchid (*Coelogyne pandurata* Lindley) through *Agrobacterium tumefaciens* for Micropropagation. Proceeding of NIOC. Nagoya Dome Japan, 2010.
- 184. Shamrov I.I., Anisimova G.M. Critical stages of ovule and seed development // Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica. 2003. Vol. 45.

P. 167–172.

- 185. Sharp L.W. The orchid embryo sac // Bot. Gaz. 1912. Vol. 54. P. 372–385.
- 186. Shiau Y.-J., Sagare A.P., Chen U.-C., Yang S.-R., Tsay H.-S. (2002) Conservation of *Anoectochilus formosanus* Hayata by artificial crosspollination and *in vitro* culture of seeds // Bot. Bull. Acad. Sinica. 2002. Vol. 43. P. 123–130.
- 187. Shrestha A. *Ex situ* conservation of *Coelogyne ovalis* Lindl. (Orchidaceae) through micropropagation. M.Sc. thesis Central Department of Botany, Tribhuvan University: Kathmandu, Nepal, 2005.
- 188. Sierra S.E.C., Gravendeel B., de Vogel E.F. Revision of *Coelogyne* sect. *Verrucosae* (Orchidaceae): a new sectional delimitation based on morphological and molecular evidence // Blumea. 2000. Vol. 45. P. 275–318.
- 189. Sood S.K., Mohana Rao P.R. Development of male and female gametophytes in *Herminium angustifolium* (Orchidaceae) // Phytomorphology. 1986. Vol. 36. P.11–15.
- Stead A.D. Pollination-induced flower senescence: A review // Plant Growth Regulation. 1992. Vol. 11. P. 13–20.
- 191. Strauss M.S. The physiology of pollination induced phenomena in the Orchidaceae. Ph.D. dissertation, University of California: Irvine, California, 1976.
- 192. Strauss M.S., Arditti J. Postpollination effects in orchid fl owers. XII. Effects of pollination, emasculation, and auxin treatment on fl owers of *Cattleya* Porcia 'Cannizaro' and the rostellum of *Phalaenopsis* // Bot. Gaz. (Chicago, Ill.). 1984. Vol. 145 (1). P. 43–49.
- 193. Subedi A. New species, pollinator interactions and pharmaceutical potential of Himalayan orchids. Doct. thesis. Leiden, Netherlands: Leiden University, 2011. 128 p. https://hdl.handle.net/1887/17943
- 194. Subedi A., Chaudhary R.P., van Achterberg C., Heijerman T., Lens F.,Van Dooren T.J.M., Gravendeel B. Pollination and protection against

herbivory of Nepalese Coelogyninae (Orchidaceae) // Amer. J. Bot. 2011. Vol. 98(7). P. 1095–1103.

- 195. Sungkumlong, Deb C.D. Effects of different factors on immature embryo culture, PLBs differentiation and rapid mass multiplication of *Coelogyne suaveolens* (Lindl.) Hook. // Indian J. Exp. Biol. 2008. Vol. 46(4). P. 243–248.
- 196. Swamy B.G.L. Vascular anatomy of orchid flower // Bot. Museum Leaflets, Harvard University. 1948. P. 61–95.
- 197. Swamy B.G.L. Embryological studies in the Orchidaceae. I. Gametophytes // Amer. Midland Naturalist. 1949a. Vol. 41. P. 184–201. https://doi.org/10.2307/2422025
- 198. Swamy B.G.L. Embryological studies in the Orchidaceae. II. Embryogeny // Amer. Midland Naturalist. 1949b. Vol. 41. P. 202–232.
- 199. Teoh E.S. Medicinal orchids of Asia. Switzerland: Springer, 2016. doi:10.1007/978-3-319-24274-3
- 200. Tucker S.C., Grimes J. The inflorescence: Introduction // The Botanical Review: Santa Barbara. 1999. Vol. 65. P. 303–316.
- Tung S.D.H., Ye X.L., Yeung E.S., Zee S.Y. Ultrastuctural aspect of megasporogenesis in *Cymbidium sinense* (Orchidaceae) // Lindleyana. 1999. Vol. 14. P. 178–192.
- 202. Tkachenko H., Truchan M., Buyun L., Kovalska L., Gyrenko O. Antifungal efficacy of some orchids from *Coelogyne* Lindl. genus against *Candida albicans* / Тези наук-практич. конф. «Інтегрований захист та карантин рослин. Перспективи розвитку в XXI столітті». Киів. 2015. 178–181.
- 203. Troll W. Die Infloreszenzen. Typologie und Stellungim Aufbau des Vegetationskörpers. Gustav Fischer Verlag: Jena, Germany, 1964. 615 s.
- 204. Tsering J., Tam N., Tag H., Goroi B.J., Apang O. Medicinal orchids of Arunachal Ptadesh: a Review // Bull. Arunachal Forest Res. 2017. Vol. 32 (1– 2). P. 1–16.

- 205. Vacin E., Went F.W. Some pH changes in nutrient solutions // Bot. Gaz.
 1949. Vol. 110. P. 605 613.
- 206. Van den Berg C. Artificial key to the subtribes of Epidendreae. In: Pridgeon A.M., Crib P., Chase M.W., Rasmussen F.N. (eds.) Genera Orchidacearum Volume 4 Epidendroideae (Part one). Oxford University Press, 2005. 164 p.
- 207. Van der Cingel N.A. An Atlas of Orchid Pollination. America, Africa, Asia and Australia. Rotterdam: A.A. Balkema Pablishers. 2001. 296 p.
- 208. Van der Pijl L., Dodson C.H. Orchid flowers: their pollination and evolution. University of Miama Press, Coral Gables, 1966.
- 209. Yam T.W., Arditti J., Cameron K.M. «The orchids have been a splendid sport» an alternative look at Charles Darwin's contribution to orchid biology
 // Amer. J. Bot. 2009. Vol. 96 (12). P. 2128–2154.
- 210. Yasugi S. Ovule and embryo development in *Doritis pulcherrima* (Orchidaceae) // Am. J. Bot. 1983. Vol. 70. P. 555–560.
- Yeung E.C., Law S.K. Embryology of *Epidendron ibaguense*. I. Ovule development // Can. J. Bot. 1989. Vol. 67. P. 2219–2226.
- 212. Yeung E.C.Y., Law S.K. Ovule and megagametophyte development in orchids. In: Arditti J., Pridgeon A.M. (eds) Orchid Biology: Reviews and Perspectives. Vol. 7. Kluwer Academic Publishers, 1997. P. 31–73.
- 213. Veitch J. and Sons. A manual of Orchidaceous plants, vol. I. Epidendreae. Royal Exotic Nursery, 514 King's Road, Chelsea, S.W., UK. 1887–1894. (Reprint 1963, A. Asher & Co., Amsterdam).
- 214. Veyret Y. Embryogénie comparée et blastogénie chez les Orchidaceae-Monandrae. Paris: *O.R.S.T.O.M.* (France), 1965.
- Veyret Y. 1974. Development of the Embryo and the Young Seedling Stages of Orchids. In: Withner C.L. (ed.) The Orchids: Scientific Studies. New York: John Wiley & Sons Inc, 1974. P. 223–265.
- 216. Wathi R.K., de Graaf E.F., Bogarin H.R., van Vugt R., Smets E.F., Gravendeel B. Antimicrobial activity of Necklace Orchids is Phylogenetically

Clustered and can be Predicted with a Biological Response Method. Frontiers in Phormacology. 2021. Vol. 11. doi: 10.3389/fphar.2020.586345

- 217. Weberling F. Current problems of modern inflorescence morphology // Austr. Syst. Bot. Soc. Newsletter. 1982. P. 3–21.
- 218. Zhang X.S., O'Neill S.D. Ovary and gametophyte development are coordinately regulated following pollination by auxin and ethylene // Plant Cell. 1993. Vol. 5. P. 403–418.

Список ресурсов сети «Интернет»

IUCN Red List. Orchidaceae. Available at:

https://www.iucnredlist.org/search?taxonomies=101295&searchType=species (Accessed: 21 October 2021).

IUCN Red List. Orchidaceae. Available at:

https://www.iucnredlist.org/search?taxonomies=101295&searchType=species (Accessed: 21 October 2021).

ПРИЛОЖЕНИЕ



^{°,1} Время (месяцы)

2,0 2,5 7,2

8,3 8,3

6,2

9,0 15,0 24,0

16,7

10

0

0,0

0,4 0,4 0,6

1,0 1,0 1,3

0,7

















