

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ  
НАЦІОНАЛЬНИЙ БОТАНІЧНИЙ САД ІМЕНІ М.М. ГРИШКА

Кваліфікаційна наукова  
праця на правах рукопису

ГИРЕНКО ОЛЕКСАНДР ГРИГОРОВИЧ

УДК 582.594.2: 581.44./46: 57.084.1


**ДИСЕРТАЦІЯ**

**МОРФОЛОГІЧНА БУДОВА ТА ОСОБЛИВОСТІ РОЗВИТКУ  
ПРЕДСТАВНИКІВ РОДУ *COELOGYNE* LINDL. (*ORCHIDACEAE* JUSS.) В  
УМОВАХ ОРАНЖЕРЕЙНОЇ КУЛЬТУРИ**

03.00.05 – ботаніка  
біологічні науки

Подається на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело

  
\_\_\_\_\_ О. Г. Гиренко

Науковий керівник: Буюн Людмила Іванівна, доктор біологічних наук, старший науковий співробітник

## АНОТАЦІЯ

Гиренко О. Г. Морфологічна будова та особливості розвитку представників роду *Coelogyne* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.) в умовах оранжерейної культури. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.05 – ботаніка. Національний ботанічний сад імені М.М. Гришка НАН України, Київ, 2021.

У дисертаційній роботі викладено результати дослідження особливостей морфологічної будови і структурної організації пагонів і пагонових систем, систем репродукції, анатомічної структури листків, мікроморфології листової поверхні та біологічної активності вегетативних органів видів роду *Coelogyne* за умов захищеного ґрунту.

Об'єктами дослідження були дорослі рослини 18 видів роду *Coelogyne* Lindl., які належать до 11 секцій роду: *C. brachyptera* Rchb.f. (секція *Brachypterae* D.A.Clayton); *C. assamica* Linden & Rchb.f., *C. dichroantha* Gagner. (секція *Fuscescentes* Pfitzer); *C. cristata* Lindl., *C. cumingii* Lindl. (секція *Coelogyne*); *C. fimbriata* Lindl., *C. ovalis* Lindl. (секція *Fuliginosae* Lindl.); *C. flaccida* Lindl., *C. huettneriana* Rchb. f., *C. trinervis* Lindl., *C. viscosa* Rchb.f. (секція *Flaccidae* Lindl.); *C. lawrenceana* Rolfe (секція *Lawrenceanae* D.A.Clayton); *C. lentiginosa* Lindl. (секція *Lentiginosae* Pfitzer); *C. pandurata* Lindl. (секція *Verrucosae* Pfitzer); *C. rochussenii* de Vriese, *C. tomentosa* Lindl. (секція *Tomentosae* Pfitzer); *C. speciosa* (Blume) Lindl. (секція *Speciosae* Lindl.); *C. tenasserimensis* Seidenf. (секція *Elatae* Pfitzer), інтродуковані у Фондовій оранжереї Національного ботанічного саду імені М.М. Гришка НАН України.

Для порівняльного аналізу мікроморфології листка було використано також ювенільні рослини *C. lawrenceana*, розмножені в культурі *in vitro*.

У переважної більшості видів рослин суцвіття малоквіткове – від 1–2 (*C. fimbriata*, *C. ovalis*, *C. speciosa*) до 10 квіток (*C. flaccida*, *C. huettneriana*), а у

*C. tomentosa* (до 20 квіток) та у *C. rochussenii* (до 35 квіток) – багатоквіткові суцвіття, які розкриваються одночасно або послідовно.

З'ясовано, що цвітіння квіток в межах суцвіття дослідних видів *Coelogyne* відбувається в акропетальному напрямку. Тривалість цвітіння квіток в межах багатоквіткового суцвіття варіює: найбільша тривалість цвітіння характерна для квіток, розташованих при основі суцвіття, є проявом "архітектурного ефекту".

Рослини переважної більшості видів *Coelogyne* за умов культури цвітуть з вересня по червень, а деякі види – декілька разів протягом року. За умов оранжерей рослини різних видів *Coelogyne* переважно зберігають сезонність цвітіння, характерну для них *in situ*. Встановлено, що тривалість цвітіння, як правило, становить 2–3 тижні, у *C. speciosa* – до 6 тижнів.

Виявлено, що характерною особливістю репродуктивної біології у межах дослідної групи роду *Coelogyne* при застосування різних комбінацій штучного запилення (індукованої автогамії/ штучної ксеногамії), є облігатна самонесумісність. Отже, основним чинником, який визначає ефективність репродукції цього роду за умов культури, є система схрещування. З'ясовано, що плоди із життєздатним насінням при перехресному запиленні квіток було отримано лише у *C. speciosa*, *C. viscosa* та *C. ovalis*. Тривалість дозрівання плодів становить від 20 (*C. ovalis*) до 28 місяців (*C. viscosa*). Кількість насінин із зародками в плоді *C. ovalis* сягає майже 95%. При цьому зародок займає до 80% об'єму насінини, що характерно для епіфітів.

Встановлено, що у життєвому циклі рослин *Coelogyne* обмежену здатність до статевої репродукції компенсує висока інтенсивність галуження та тривале існування безлистих пагонів (псевдобульб) (максимально – до 10-12 років у *C. huettneriana*).

Виявлено, що у всіх дослідних видів пагін складається з плагіотропної (кореневищної) та ортотропної частин. Залежно від часу утворення суцвіття по відношенню до вегетативної частини, види *C. fimbriata* та *C. ovalis* мають гістерантне суцвіття; *C. huettneriana* та *C. speciosa* – синантне, *C. viscosa* –

протерантне. У всіх цих видів першою розвивається брунька, розташована при основі псевдобульби, яка дає початок пагону наступного порядку.

У *C. flaccida*, *C. cristata* та *C. tomentosa*, у яких суцвіття гетерантне, також першою розвивається брунька при основі псевдобульби, але вона утворює пагін, що складається з вегетативної та генеративної частин. Після закінчення цвітіння вегетативна частина цього пагона не розвивається, а відтак – він відмирає. Натомість із бруньки, розташованої нижче, розвивається пагін наступного порядку галуження, тобто у цих видів спостерігається диморфізм пагонів. У межах секції *Flaccidae* наявні різні типи розвитку суцвіть: гетерантне (*C. flaccida*), синантне (*C. huettneriana*) та протерантне у (*C. viscosa*). У всіх дослідних видів пагони вегетативно-генеративні. Встановлено, що всі досліджені види *Coelogyne* мають ди-, монохазіальний тип галуження пагонової системи.

Дослідження анатомічної будови листків показало, що всі дослідні види мають одношарову епідерму як на абаксіальній, так і на адаксіальній поверхнях. Встановлено, що у видів *C. cristata*, *C. flaccida*, *C. huettneriana* та *C. viscosa* наявна одношарова гіподерма. У *C. flaccida* та *C. huettneriana* вона розташована як на абаксіальній, так і на адаксіальній поверхнях; у *C. cristata* та *C. viscosa* – тільки на адаксіальній поверхні, що свідчить про зростання цих рослин за умов водного дефіциту.

Більшість дослідних видів мають мезофіл гомогенного типу, що може свідчити про високий ступінь адаптації до умов затінення, за винятком трьох видів (*C. flaccida*, *C. huettneriana* та *C. viscosa* – секція *Flaccidae*), у яких мезофіл диференційований на палісадну та губчасту паренхіму.

Частка мезофілу від загальної товщини листкової пластинки у дослідних видів становить від 23,21 до 76,61%. Встановлено, що мезоморфні ознаки найбільш виражені у *C. speciosa*, частка шару мезофілу від загальної товщини листкової пластинки складає 76,61%, *C. tomentosa* – 75,28%) та *C. pandurata* – 74,30%. За цим показником, вид *C. flaccida* (23,21%) та *C. huettneriana* (28,36%), можна віднести до групи ксеромезофітів.

Переважна більшість дослідних видів містить у листках клітинні включення – кристалічні або аморфні включення кремнію – та рафіди.

Виявлено, що за мікроморфологічними ознаками поверхні листка досліджені види *Coelogyne* складають досить однорідну групу. Найбільш характерними ознаками цих видів є: листок гіпостоматичного типу, продиховий апарат тетрацитного типу. В той же час у шести видів (*C. assamica*, *C. brachyptera*, *C. cumingii*, *C. fimbriata*, *C. lawrenceana* та *C. ovalis*) у поодиноких випадках були відмічені продихи циклоцитного типу. Варіювання кількості основних епідермальних клітин та щільності продихів як у різних видів роду *Coelogyne*, так і в межах одного виду, свідчить про високий адаптаційний потенціал, а також здатність до фенотипової мінливості, що проявляється у зміні форми клітин, їх розташування відносно поверхні листка, утворенні "продихових кластерів".

Продихи розташовані хаотично або поздовжніми рядами; поодинокі або у невеликих групах – по 2, рідше – 3-4 і навіть по 5 продихів. Інколи ми відмічали утворення кластерів, до яких входять від 2 до 4 продихів. Виявлено, що розміри продихів у досліджених видів *Coelogyne* варіюють у широких межах.

Представлені результати порівняльного анатомо-стоматографічного аналізу поверхні листків *C. lawrenceana* при зміні умов середовища *in vitro* → *ex vitro*. Встановлено, що ювенільні рослини відрізняються від дорослих рослин меншою кількістю основних епідермальних клітин на абаксіальній поверхні листків, а також меншим числом продихів. На розмножених *in vitro* рослинах було відмічено продихи на адаксіальній поверхні листка (амфістоматичність) листків, що, на нашу думку можна розглядати як адаптацію, яка забезпечує збільшення провідності листка для CO<sub>2</sub> при низькій концентрації цього газу в середовищі.

У результаті скринінгу біологічної активності екстрактів листків та псевдобульб різних видів *Coelogyne* встановлено, що етанольний екстракт із листків *Coelogyne* виявив високу антибактеріальну активність проти *P. aeruginosa*: (діаметр зони інгібування становить для *C. assamica* – 10,0–15,0

мм, для *C. brachyptera* – 16,5–18,3 мм); щодо *S. aureus* (*C. brachyptera* – 20,0–26,5 мм, *C. cristata* – 28,0 мм, *C. speciosa* – 27,0–21,5 мм); по відношенню до штаму *E. coli* екстракт *C. brachyptera* викликав зону інгібування, діаметр якої становив 18,2 мм). Етанольний екстракт із псевдобульб *C. cristata* і *C. flaccida* виявив активність проти штаму *S. aureus* з діаметром зони інгібування 20,0 мм та 18,0 мм, відповідно.

Дослідження антимікотичної активності етанольних екстрактів листків та псевдобульб *C. cristata*, *C. fimbriata*, *C. flaccida*, *C. huettnneriana*, *C. ovalis*, *C. speciosa*, *C. tomentosa* та *C. viscosa* проти *C. albicans* виявили яскраво виражену активність щодо цього патогена. Діаметр зони інгібування, спричиненого дією етанольних екстрактів листків, варіював від 16 до 20 мм, псевдобульб – від 17 до 21 мм.

Таким чином, види роду *Coelogyne* мають антимікробну та антимікотичну активність, а, відтак, ці рослини можна розглядати як потенційне джерело речовин, перспективних для застосування у медицині.

**Ключові слова:** *Coelogyne*, пагонова система, самонесумісність, суцвіття, мікроморфологія листка, гіподерма, мезофіл, продиховий апарат, антимікробна активність.

## SUMMARY

Gyrenko O.G. Morphological structure and developmental biology of the genus *Coelogyne* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.) plants under glasshouse conditions. - Manuscript.

The thesis for the degree of candidate of biology sciences, specialty 03.00.05 – botany. – The M.M. Grishko National Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 2021.

This dissertation presents the results of research of morphological structure and structural organization of shoots and shoot systems, reproduction systems, anatomical

structure of leaves, micromorphology of leaf surface and biological activity of vegetative organs of *Coelogyne* species under glasshouse conditions.

As objects of study the mature plants of 18 *Coelogyne* Lindl. species, belonging to 11 genus sections – *C. brachyptera* Rchb.f. (sect. *Brachypterae* D.A.Clayton); *C. assamica* Linden & Rchb.f., *C. dichroantha* Gagnep. (sect. *Fuscescentes* Pfitzer); *C. cristata* Lindl., *C. cumingii* Lindl. (sect. *Coelogyne*); *C. fimbriata* Lindl., *C. ovalis* Lindl. (section *Fuliginosae* Lindl.); *C. flaccida* Lindl., *C. huettneriana* Rchb. f., *C. trinervis* Lindl., *C. viscosa* Rchb.f. (sect. *Flaccidae* Lindl.); *C. lawrenceana* Rolfe (section *Lawrenceanae* D.A.Clayton); *C. lentiginosa* Lindl. (sect. *Lentiginosae* Pfitzer); *C. pandurata* Lindl. (sect. *Verrucosae* Pfitzer); *C. rochussenii* de Vriese, *C. tomentosa* Lindl. (sect. *Tomentosae* Pfitzer); *C. speciosa* (Blume) Lindl. (sect. *Speciosae* Lindl.); *C. tenasserimensis* Seidenf. (sect. *Elatae* Pfitzer), have been used. The plants have been cultivated in glasshouses at M.M. Gryshko National Botanic Garden of NAS of Ukraine.

For investigation of leaf micromorphology the juvenile plants of *C. lawrenceana*, propagated *in vitro*, have been employed, as well.

In the vast majority of plant species, the inflorescence is small-flowered – from 1-2 (*C. fimbriata*, *C. ovalis*, *C. speciosa*) to 10 flowers (*C. flaccida*, *C. huettneriana*), and in *C. tomentosa* (up to 20 flowers) and in *C. rochussenii* (up to 35 flowers) - multi-flowered inflorescences that open simultaneously or sequentially.

It was found that the flowering of flowers within the inflorescence of the studied *Coelogyne* species occurs in the acropetal direction. The duration of flowering of flowers within a multi-flowered inflorescence varies: the longest flowering longevity has been observed for flowers located at the base of the inflorescence, that could be interpreted as a manifestation of so-called "architectural effect".

For majority of *Coelogyne* species studied the flowering period of plants extended from September by the end of June. While for some species two flowering peaks per year have been observed. It was exhibited that under glasshouse conditions plants of various *Coelogyne* species mainly retain the same seasonality of flowering, characteristic for them *in situ*. Moreover, it was found that usually the duration of

anthesis of a single inflorescence did not exceed 3 weeks., in *C. speciosa* it extended up to 6 weeks.

Experimental pollination treatments (induced autogamy/induced xenogamy) within studied *Coelogyne* species indicated that all of them are self-incompatible. Thus, the main factor determining the effectiveness of reproduction of this genus under glasshouse condition is the breeding system. Fruits with viable seeds after cross pollination have been obtained only in *C. speciosa*, *C. viscosa* and *C. ovalis*. The duration of fruit maturation is from 20 (*C. ovalis*) to 28 months (*C. viscosa*). The number of seeds with embryos in the fruit of *C. ovalis* reaches almost 95%. The embryo occupies up to 80% of the seed volume, which is typical for epiphytes.

It is established that in the life cycle of *Coelogyne* plants the limited ability to sexual reproduction is compensated by high intensity of vegetative propagation due to profound branching and long existence of leafless shoots (pseudobulbs) (up to 10-12 years in *C. huettneriana*).

Therefore, the present investigation contributes for the knowledge of the diversity of reproductive strategies in tropical orchids under artificial condition *ex situ*. The results of our investigations will facilitate the elaboration of appropriate methods for long-time conservation of this plant under glasshouse conditions and in *in vitro* culture.

It was revealed that in all experimental species the shoot consists of plagiotropic (rhizome) and orthotropic parts. Furthermore, four inflorescence patterns have been categorized, based on the time of inflorescence formation in relation to the vegetative part of the shoot. *Coelogyne fimbriata* and *C. ovalis* species have a hysteroanthous inflorescence type; *C. huettneriana* and *C. speciosa* – synanthous inflorescence type, *C. viscosa* – proteranthous inflorescence type. In all of these species, the bud located at the base of the pseudobulb initiated to develop first, proliferating into shoot of the next branching order.

*C. flaccida*, *C. cristata* and *C. tomentosa* plants possess heteranthous inflorescence type, the bud at the base of the inflorescence also developed first, but it forms a shoot consisting of vegetative and generative parts. It was observed that after



flowering, the vegetative part of the shoot has not yet been proliferated and it died off. Additionally, from the bud located below, the shoot of the following branching order tended to develop. Thereby, in these species the shoot dimorphism has been exhibited. Within the section *Flaccidae* the various types of inflorescence development have been revealed, i.e. heteranthous (*C. flaccida*), synanthous (*C. huettneriana*) and proteranthous (*C. viscosa*). In all studied *Coelogyne* species, the shoots are vegetative and generative simultaneously. It is established that all species have di- or monochasial types of the shoot system branching.

The leaves of all *Coelogyne* species studied have one layer of epidermis both on abaxial and adaxial surfaces. It was found that *C. cristata*, *C. flaccida*, *C. huettneriana*, and *C. viscosa* have a one-layered hypodermis. In *C. flaccida* and *C. huettneriana* it is located on both abaxial and adaxial surfaces; in *C. cristata* and *C. viscosa* – only on the adaxial surface, signifying that these species occupy in the wild habitats with the fluctuating water availability.

Most experimental species have a homogenous mesophyll, which may indicate a high degree of adaptation to shading conditions, except for three species (*C. flaccida*, *C. huettneriana* and *C. viscosa* – section *Flaccidae*), in which the mesophyll is differentiated into palisade and spongy parenchyma.

The portion of mesophyll in the total thickness of the leaf blade in the studied species varied from 23,21 to 76,61%. It was found that mesomorphic traits are the most pronounced in *C. speciosa*, the portion of the mesophyll layer in the total thickness of the leaf blade is 76,61%, *C. tomentosa* – 75,28%, and *C. pandurata* – 74,30%. According to this indicator, the species *C. flaccida* (23,21%) and *C. huettneriana* (28,36%) can be attributed to the group of xeromesophytes.

It was revealed that the vast majority of experimental species contain cellular inclusions.

It could be concluded, that according to the leaf surface micromorphology, the studied *Coelogyne* species form a rather homogeneous group. The most characteristic features of these species are a hypostomatous leaf, stomatal apparatus of tetracytic type. At the same time, cyclocytic stomata were observed in *C. assamica*,

*C. brachyptera*, *C. cumingii*, *C. fimbriata*, *C. lawrenceana*, and *C. ovalis*. Variation in the number of pavement epidermal cells and the stomata density observed both in various *Coelogyne* species and within the same species, indicates a high adaptive potential, as well as the ability to phenotypic plasticity, manifested in changes in cell shape, location relative to leaf surface, “stomatal clusters” formation. The results of comparative anatomical and stomatographic analyses of the surface of *C. lawrenceana* leaves under altered conditions *in vitro* → *ex vitro* are presented. The formation of stomata on the adaxial leaf surface (amphistomaty) in *C. lawrenceana* seedlings propagated *in vitro* has revealed. It can be considered as an adaptation that increases the conductivity of the leaf for CO<sub>2</sub> at low concentrations of this gas in the environment. Stomata are usually scattered or distributed in longitudinal rows; singly or in small groups – 2, rarely – 3-4 and even up to 5 stomata. In some cases the formation of stomata clusters, including from 2 to 4 stomata, have been observed. It was found that the stomata dimensions in the studied *Coelogyne* species varied in wide range.

Investigation of leaf surfaces both *in vitro* propagated seedlings and mature plants of *C. lawrenceana* cultivated at glasshouse conditions has revealed that the number of epidermal cells in adult plants is smaller than the number of cells in juvenile plants per 1 mm<sup>2</sup>. The stomata density in *in vitro* propagated plants was smaller compared to adult plants.

It was found that ethanol extract from *Coelogyne* leaves showed high antibacterial activity against *P. aeruginosa*: (for *C. assamica* – diameter of the inhibition zone was 10,0–15,0 mm, for *C. brachyptera* – 16,5–18,3 mm); against *S. aureus* (for *C. brachyptera* – 20,0–26,5 mm, for *C. cristata* – 28,0 mm, for *C. speciosa* – 27,0–21,5 mm); against *E. coli* (*C. brachyptera* – 18,2 mm). Ethanol extract derived from pseudobulbs of *C. cristata* and *C. flaccida* showed activity against the strain *S. aureus* with a diameter of the inhibition zone of 20,0 mm and 18,0 mm, respectively.

Studies of the antifungal activity of ethanolic extracts of leaves and pseudobulbs of *C. cristata*, *C. fimbriata*, *C. flaccida*, *C. huettneriana*, *C. ovalis*, *C. speciosa*,

*C. tomentosa* and *C. viscosa* against *C. albicans* revealed pronounced activity against this pathogen. The diameter of the zone of inhibition caused by the action of ethanolic leaf extracts varied from 16 to 20 mm, pseudobulbs – from 17 to 21 mm.

**Key words:** *Coelogyne*, shoot system, self-incompatibility, inflorescence, hypodermis, leaf micromorphology, stomatal apparatus, antimicrobial activity.

## СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

### *Статті у наукових фахових виданнях та виданнях, що рецензуються міжнародними наукометричними базами*

1. Ковальська Л.А., Гиренко О.Г. Порівняльно-морфологічна характеристика будови квітки видів роду *Coelogyne* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.) з колекції національного ботанічного саду ім. М.М. Гришка НАН України. *Інтродукція рослин*. 2014. №1. С. 47–55. (*Особистий внесок дисертанта: аналіз літературних джерел, проведення досліджень, обробка даних, написання частини тексту*).
2. Гиренко О.Г., Ковальська Л.А., Ткаченко Г.М. Особливості будови елементарного пагона та пагонової системи чотирьох видів роду *Coelogyne* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.). *Інтродукція рослин*. 2017. №2. С. 42–48. (*Особистий внесок дисертанта: аналіз літературних джерел, проведення досліджень, зроблені рисунки, обробка даних, написання частини тексту*).
3. Гиренко О.Г. Особливості будови елементарного пагона та пагонової системи деяких видів роду *Coelogyne* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.). *Інтродукція рослин*. 2018. №4. С. 52–57.
4. Buyun L., Tkachenko H., Osadowski Z., Góralczyk A., Kovalska L., Gyrenko O. Antimicrobial screening of the various extracts derived from the leaves and pseudobulbs of *Coelogyne speciosa* (Blume) Lindl. (*Orchidaceae*). *Słupskie Prace Biologiczne*. 2016. №13. P. 37–54. (*Особистий внесок дисертанта: проведення досліджень зі співавторами, обробка даних*).
5. Buyun L., Tkachenko H., Osadowski Z., Kovalska L., Gyrenko O. Antimicrobial activity screening of extracts from leaves and pseudobulbs of *Coelogyne cristata* Lindl. (*Orchidaceae*). *Agr. bio. div. Impr. Nut., Health Life Qual*. Nitra, 2016. P. 40–44. (*Особистий внесок дисертанта: проведення досліджень зі співавторами, зроблені рисунки, обробка даних*).

6. Buyun L., Tkachenko H., Osadowski Z., Kovalska L., **Gyrenko O.** The antimicrobial properties of the various extracts derived from the pseudobulbs of *Coelogyne speciosa* (Blume) Lindl. (*Orchidaceae*) against *Staphylococcus aureus*. *Agr. bio. div. Impr. Nut., Health Life Qual.* Nitra, 2017. №1. P. 43–49. (Особистий внесок дисертанта: проведення досліджень зі співавторами, обробка даних).

7. Buyun L., Tkachenko H., Osadowski Z., Góralczyk A., Kovalska L., **Gyrenko O.** Evaluation of antifungal efficacy of ethanolic extracts obtained from vegetative organs of some epiphytic orchids from *Coelogyne* Lindl. Genus against *Candida albicans*. *Ślupskie Prace Biologiczne.* 2018. №15. P. 39–58. (Особистий внесок дисертанта: проведення досліджень зі співавторами, обробка даних).

8. Buyun L., Tkachenko H., Kurhaluk N., **Gyrenko O.**, Kovalska L., Góralczyk A., Tomin V., Osadowski Z. Antibacterial activity of the ethanolic extracts derived from leaves and pseudobulbs of some orchids belonging to *Coelogyne* genus against *Enterobacter cloacae* strain. *Agr. bio. div. Impr. Nut., Health Life Qual.* Nitra, 2019. P. 348–360. DOI: <https://doi.org/10.15414/agrobiodiversity.2019.2585-8246.348-360> (Особистий внесок: проведення досліджень зі співавторами, обробка даних).

### *Статті у інших наукових виданнях*

9. Гиренко О.Г. Мікроморфологія поверхні листка видів роду *Coelogyne* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.) за умов оранжерейної культури. *Modern Phytomorphology.* Львів, 2013. Т. 3. С. 287–292.

10. Buyun L., Tkachenko H., Osadowski Z., Kovalska L., **Gyrenko O.** The antimicrobial activity of ethanolic extract obtained from leaves of *Coelogyne brachyptera* Rchb. f. (*Orchidaceae*). *Агробіологія. Збірник наукових праць.* Біла Церква, 2017. №1. С. 171–177. (Особистий внесок дисертанта: проведення досліджень зі співавторами, обробка даних).

11. Buyun L., Kovalska L., **Gyrenko O.**, Tkachenko H., Kurhaluk N. The antimicrobial activity of ethanolic extracts derived from leaves and pseudobulbs of

*Coelogyne flaccida* Lindl. (Orchidaceae) against different *Staphylococcus aureus* strains. Науково-технічний бюлетень, ІТ НААН. Харків, 2020. №124. С. 4–14. (Особистий внесок: проведення досліджень зі співавторами, обробка даних).

12. Buyun L., **Gyrenko O.**, Opryshko M., Kovalska L., Tkachenko H., Kurhaluk N. Antioxidant activity of vegetative organs of *Dendrobium parishii* Rchb.f. in the muscle tissue of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum): *in vitro* model study. Науково-технічний бюлетень ІТ НААН. Харків, 2020. №123: С. 9–20. DOI 10.32900/2312-8402-2020-123-9-20. (Особистий внесок: проведення досліджень зі співавторами, обробка даних).

13. Ковальська Л.А., **Гиренко О.Г.** Морфологічна будова квітки деяких видів роду *Coelogyne* Lindl. *Фундаментальні та прикладні аспекти сучасної орхідології*. 2014. №1. С. 91–100. (Особистий внесок дисертанта: аналіз літературних джерел, проведення досліджень, обробка даних, написання частини тексту).

14. Góralczyk A., Tkachenko H., Buyun L., Kovalska L., **Gyrenko O.**, Osadowski Z. Ocena antybakteryjnych właściwości etanolowych wyciągów wybranych gatunków roślin z rodzaju *Coelogyne* Lindl. (Orchidaceae). *Nauka młodych: przeszłość, teraźniejszość, przyszłość*. / Red. A. Bobryk, M. Jasińska, M. Jastrzębska, M. Karczewska-Czapska, J. Sosnowski, E. Toczyńska. Siedlce: Wyd. naukowe Uniwersytetu Przyrodniczo-Humanistycznego w Siedlcach, 2019. P. 291–297. ISBN 978-83-7051-951-3. (Особистий внесок: проведення досліджень зі співавторами, обробка даних).

### ***Матеріали наукових конференцій***

15. Гиренко О.Г. Фенологія цвітіння *Coelogyne flaccida* Lindl. в умовах оранжерейної культури. *Актуальні проблеми ботаніки та екології*. Матеріали Міжнар. конф. мол. вч. (Березне, 9–13 серпня 2011 р). Березне, 2011. С. 242.

16. Гиренко О.Г. Фенологія цвітіння *Coelogyne huettniana* RCHB.f. в умовах оранжерейної культури. *Біологія: від молекули до біосфери*. Матеріали

VI Міжнар. конф. мол. науковців, 21–24 листопада 2011 р. Харків, 2011. С. 407–408.

17. Ковальська Л.А., **Гиренко А.Г.** Особенности цветения *Coelogyne tomentosa* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.) в условиях оранжерейной культуры. *Охрана и культивирование орхидей*: материалы IX Междунар. науч. конф. 26–30 сентября 2011 г. Санкт-Петербург, 2011. С. 224–227.

18. Буюн Л.И., Ковальська Л.А., **Гиренко О.Г.** Особенности строения поверхности листа *Coelogyne lawrenceana* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.) *in vitro* и *in vivo*. *Растительный мир и его охрана*: Матеріали Міжнар. наук. конф. присвяченої 80-річчю Інституту ботаніки та фітоінтродукції. 5–7 вересня 2012 р. Алмати, 2012. С. 347–349.

19. Гиренко О.Г. Морфологія і фенологія цвітіння *Coelogyne speciosa* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.) в умовах оранжерейної культури. *Сучасна фітоморфологія*. Матеріали I Міжнар. конф. 24–26 квітня 2012 р. Львів, 2012. С. 47–48.

20. Ковальська Л. А., **Гиренко А.Г.** Строение репродуктивной сферы и фенология цветения *Coelogyne flaccida* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.). *Растения в муссонном климате*. Матеріали конф. с Международным участием, 16–20 октября 2013 г. Владивосток. Россия, 2013. С. 99.

21. Ковальська Л.А., **Гиренко А.Г.** Строение цветка *Coelogyne speciosa* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.). *Роль ботанических садов в сохранении разнообразия растений*. Матеріали юбилейной Междунар. научно-практической конф., посвященной 100-летию Батумского ботанического сада, 8–10 мая 2013 г. Батуми. Грузия, 2013. С. 148–149.

22. Ковальська Л.А., **Гиренко О.Г.** Строение репродуктивной сферы и фенология цветения видов *Coelogyne* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.). Матеріали X Междунар. науч.-практ. конф., 1–5 июня 2015 г. Минск. Беларусь, 2015. С. 89–91.

23. Buyun L., Tkachenko H., Truchan M., Kovalska L., **Gyrenko O.** Antimicrobial screening of ethanolic extract of *Coelogyne cristata* Lindl.

(*Orchidaceae*) leaves. *Proceedings of the Conference «Modern Approaches to Formation and Management of Anthropogenic and Natural Biocoenosis in the Countries of Eastern Europe»*. Kherson, 2015. P. 19–27.

24. Tkachenko H., Truchan M., Buyun L., Kovalska L., **Gyrenko A.** Antifungal efficacy of some orchids from *Coelogyne* Lindl. genus against *Candida albicans*. *Інтегрований захист та карантин рослин. Перспективи розвитку у XXI сторіччі. Тези доповідей Міжнар. наук.-практ. конф., 19–20 листопада, 2015 р. Київ, 2015. С.178–181.*

25. Буюн Л.И., Ткаченко Г.М., Осадовский З., **Гиренко А.Г.** Антибактериологическая активность этанольных экстрактов из псевдобульб видов рода *Coelogyne* (*Orchidaceae*) относительно роста золотистого стафилококка. *Инновационные разработки молодых ученых – развитию агропромышленного комплекса: сб. науч. трудов. Ставрополь, 2016. Т. 1, №. 9. С. 291–295.*

26. **Гиренко О.Г.**, Ковальська Л.А. Морфологічна будова елементарного пагона *Coelogyne fimbriata* Lindl. (*Orchidacea* Juss.). *Сучасні тенденції збереження, відновлення та збагачення фіторізноманіття ботанічних садів і дендропарків. Матеріали Міжнар. наук. конф. присвяченої 70-річчю дендрологічного парку «Олександрія», як наукової установи НАН України, 23–25 травня 2016 р. Біла Церква, 2016. С. 95–96.*

27. Буюн Л.И., Ткаченко Г.М., Осадовский З., Ковальская Л.А., **Гиренко А.Г.** Антимикробная активность различных экстрактов, выделенных из псевдобульб *Coelogyne flaccida* Lindl. (*Orchidaceae*) относительно *Staphylococcus Aureus*. *Перспективы развития науки и образования в современных экологических условиях. Материалы Междунар. науч.-практ. конф. мол. уч., посвящённая году экологии в России. с. Солёное Займище, 2017. С. 475–481.*

28. Буюн Л.И., Ткаченко Г.М., Осадовский З., Ковальская Л.А., **Гиренко А.Г.** Антимикробные свойства спиртового экстракта, полученного из листьев и псевдобульб *Coelogyne speciosa* (Blume) Lindl. (*Orchidaceae*). *Аграрная наука –*



сельскому хозяйству. Сб. ст. XII Междунар. науч.-практ. конф., 7–8 февраля 2017 г. Барнаул, 2017. Т.3. С. 248–251.

29. Buyun L., Tkachenko H., Osadowski Z., Góralczyk A., Kovalska L., **Gyrenko O.** Preliminary screening of antibacterial activity of crude extracts of *Coelogyne speciosa* (Blume) Lindl. (*Orchidaceae*) against opportunistic microorganisms. *Молодь і поступ біології*. Зб. тез XIII Міжнар. наук. конф. студ. і асп., 25–27 квітня 2017 р. Львів, 2017. С. 205–207.

30. Buyun L., Tkachenko H., Osadowski Z., Kovalska L., **Gyrenko O.** Antimicrobial properties of an epiphytic orchid *Coelogyne assamica* Linden & Rchb.f. against *Pseudomonas aeruginosa*. *Роль ботанических садов и дендрариев в сохранении, изучении и устойчивом использовании разнообразия растительного мира*. Материалы Междунар. науч. конф., посвященной 85-летию Центрального ботанического сада Национальной академии наук Беларуси, 6–8 июня 2017 г. Минск, 2017. Т.2. С. 359–363.

31. 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*. *Дерматология без границ*. Сб. материалов Республиканской науч.-практ. конф. с Междунар. уч. Гродно, 2017. С. 13–19.

32. Buyun L., Tkachenko H., Kovalska L., **Gyrenko O.**, Osadowski Z. The antimicrobial activity of ethanolic extract obtained from leaves of *Coelogyne lawrenceana* Rolfe (*Orchidaceae*). *Сьогодні біологічної науки*. Матеріали II Міжнар. наук. конф., 09–11 листопада 2018 р. Суми, 2018. С. 243–248.

33. Tkachenko H., Góralczyk A., Osadowski Z., Buyun L., **Gyrenko O.**, Kovalska L. The antimicrobial potency of ethanolic extract obtained from leaves of *Coelogyne brachyptera* Rchb. F. (*Orchidaceae*). *Youth and Progress of Biology*. Program and Abstracts of XIV International Scientific Conference for Students and PhD Students, dedicated to the 185<sup>th</sup> anniversary from the birthday of B. Dybowski April 10–12, 2018. Lviv, 2018. P. 224–226.

34. Tkachenko H., Buyun L., Góralczyk A., **Gyrenko O.**, Kovalska L., Osadowski Z. The antimicrobial activity of ethanolic extract obtained from leaves of *Coelogyne fimbriata* Lindl. (*Orchidaceae*). *Молодь і поступ біології*. XV Міжнар. наук. конф. студ. і асп., присвячена 135 річниці від дня народження Я. Парнаса, 9–11 квітня 2019 р. Львів, 2019. С. 109–110.

## ЗМІСТ

<b>ВСТУП</b> .....	23
<b>РОЗДІЛ 1. РІД <i>COELOGYNE</i> LINDL. (<i>ORCHIDACEAE</i> JUSS.): СИСТЕМАТИКА ТА ФІЛОГЕНІЯ, ПОРІВНЯЛЬНА МОРФОЛОГІЯ, АНАТОМІЯ, РЕПРОДУКТИВНА БІОЛОГІЯ</b> .....	29
1.1. Положення роду <i>Coelogyne</i> Lindl. в системі <i>Orchidaceae</i> Juss.....	29
1.2. Географічне поширення, екологія видів роду <i>Coelogyne</i> Lindl.....	35
1.3. Морфологічні особливості видів роду <i>Coelogyne</i> Lindl.....	39
1.3.1. Біоморфологічні особливості представників роду <i>Coelogyne</i> Lindl.....	42
1.4. Анатомічні особливості видів роду <i>Coelogyne</i> Lindl.....	43
1.5. Особливості репродуктивної біології видів роду <i>Coelogyne</i> Lindl..	47
1.5.1. Системи схрещування в межах роду <i>Coelogyne</i> Lindl..	47
1.5.2. Запилювальні стратегії <i>Coelogyne</i> Lindl.....	47
1.5.3. Фенологія цвітіння видів роду <i>Coelogyne</i> Lindl. <i>in situ</i> .	49
1.6. Созологічний статус та проблеми охорони видів роду <i>Coelogyne</i> Lindl.....	50
1.7. Фармакологічне значення видів роду <i>Coelogyne</i> Lindl.....	52
<b>РОЗДІЛ 2. ОБ'ЄКТИ, УМОВИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ</b> .....	57
<b>РОЗДІЛ 3. БУДОВА РЕПРОДУКТИВНИХ ОРГАНІВ ТА ОСОБЛИВОСТІ РЕПРОДУКЦІЇ ВИДІВ РОДУ <i>COELOGYNE</i> LINDL. ЗА УМОВ ОРАНЖЕРЕЙНОЇ КУЛЬТУРИ</b> .....	63
3.1. Морфологічні особливості репродуктивних органів видів роду <i>Coelogyne</i> Lindl.....	63
3.1.1. <i>Coelogyne fimbriata</i> Lindl.....	67
3.1.2. <i>Coelogyne ovalis</i> Lindl.....	68
3.1.3. <i>Coelogyne huettneriana</i> Rchb. f.....	71
3.1.4. <i>Coelogyne speciosa</i> (Blume) Lindl.....	73
3.1.5. <i>Coelogyne viscosa</i> Rchb. F.....	74

3.1.6. <i>Coelogyne cristata</i> Lindl.....	76
3.1.7. <i>Coelogyne flaccida</i> Lindl.....	78
3.1.8. <i>Coelogyne tomentosa</i> Lindl.....	79
3.1.9. <i>Coelogyne brachyptera</i> Rchb. f.....	81
3.1.10. <i>Coelogyne dichroantha</i> Gagnep.....	82
3.1.11. <i>Coelogyne trinervis</i> Lindl.....	83
3.2. Особливості репродукції видів роду <i>Coelogyne</i> за умов оранжерейної культури.....	85

#### **РОЗДІЛ 4. ПОРІВНЯЛЬНА МОРФОЛОГІЯ ЕЛЕМЕНТАРНОГО ПАГОНА ТА ТИПІВ ПАГОНОВОЇ СИСТЕМИ ВИДІВ РОДУ**

##### **COELOGYNE LINDL. ЗА УМОВ ОРАНЖЕРЕЙНОЇ КУЛЬТУРИ .....91**

4.1. Біоморфологічна характеристика <i>Coelogyne fimbriata</i> Lindl.....	93
4.2. Біоморфологічна характеристика <i>Coelogyne ovalis</i> Lindl.....	95
4.3. Біоморфологічна характеристика <i>Coelogyne huettneriana</i> Rchb. f. .97	
4.4. Біоморфологічна характеристика <i>Coelogyne speciosa</i> (Blume) Lindl.....	100
4.5. Біоморфологічна характеристика <i>Coelogyne viscosa</i> Rchb. f.....	102
4.6. Біоморфологічна характеристика <i>Coelogyne cristata</i> Lindl.....	104
4.7. Біоморфологічна характеристика <i>Coelogyne flaccida</i> Lindl.....	107
4.8. Біоморфологічна характеристика <i>Coelogyne tomentosa</i> Lindl.....	109
4.9. Узагальнення отриманих результатів.....	112

#### **РОЗДІЛ 5. АНАТОМІЧНА СТРУКТУРА ЛИСТКОВОЇ ПЛАСТИНКИ**

##### **ВИДІВ РОДУ COELOGYNE LINDL.....118**

5.1. <i>Coelogyne assamica</i> Linden & Rchb.f.....	118
5.2. <i>Coelogyne cristata</i> Lindl.....	120
5.3. <i>Coelogyne flaccida</i> Lindl.....	122
5.4. <i>Coelogyne huettneriana</i> Rchb. f.....	124
5.5. <i>Coelogyne lawrenceana</i> Rolfe.....	126
5.6. <i>Coelogyne pandurata</i> Lindl.....	128
5.7. <i>Coelogyne speciosa</i> (Blume) Lindl.....	129

5.8. <i>Coelogyne tomentosa</i> Lindl.....	131
5.9. <i>Coelogyne viscosa</i> Rchb. f.....	133
5.10. Узагальнення отриманих результатів.....	135

## **РОЗДІЛ 6. МІКРОМОРФОЛОГІЧНА СТРУКТУРА ПОВЕРХНІ ЛИСТКА ВИДІВ РОДУ *COELOGYNE* LINDL.....**

6.1. Анатомо-стоматографічна характеристика поверхні листка дослідних видів <i>Coelogyne</i> Lindl. ....	146
6.1.1. <i>Coelogyne assamica</i> Linden & Rchb.f.....	146
6.1.2. <i>Coelogyne brachyptera</i> Rchb.f.....	148
6.1.3. <i>Coelogyne cristata</i> Lindl.....	149
6.1.4. <i>Coelogyne cumingii</i> Lindl.....	150
6.1.5. <i>Coelogyne fimbriata</i> Lindl.....	151
6.1.6. <i>Coelogyne flaccida</i> Lindl.....	153
6.1.7. <i>Coelogyne huettneriana</i> Rchb.f.....	154
6.1.8. <i>Coelogyne lawrenceana</i> Rolfe.....	155
6.1.8.1. Ультраструктура поверхні листка <i>Coelogyne lawrenceana</i> Rolfe у двох експериментальних моделях ( <i>in vitro</i> → <i>ex vitro</i> ).....	156
6.1.9. <i>Coelogyne lentiginosa</i> Lindl.....	158
6.1.10. <i>Coelogyne ovalis</i> Lindl.....	159
6.1.11. <i>Coelogyne pandurata</i> Lindl.....	160
6.1.12. <i>Coelogyne rochussenii</i> de Vriese.....	161
6.1.13. <i>Coelogyne speciosa</i> (Blume) Lindl.....	162
6.1.14. <i>Coelogyne tenasserimensis</i> Seidenf.....	163
6.1.15. <i>Coelogyne tomentosa</i> Lindl.....	164
6.1.16. <i>Coelogyne trinervis</i> Lindl.....	165
6.1.17. <i>Coelogyne viscosa</i> Rchb. f.....	166
6.2. Мікроморфологія поверхні листка як маркер адаптаційної здатності дослідних видів <i>Coelogyne</i> Lindl.....	167

<b>РОЗДІЛ 7. БІОЛОГІЧНА АКТИВНІСТЬ ЕКСТРАКТІВ ВЕГЕТАТИВНИХ ОРГАНІВ РОСЛИН ВИДІВ РОДУ <i>COELOGYNE LINDL</i>.....</b>	<b>178</b>
7.1. Оцінка антимікотичної активності етанольних екстрактів з листків та псевдобульб епіфітних видів роду <i>Coelogyne Lindl.</i> щодо <i>Candida.albicans</i> .....	178
7.2. Оцінка антибактеріальної активності екстрактів з листків та псевдобульб видів роду <i>Coelogyne Lindl.</i> ....	183
<b>ВИСНОВКИ.....</b>	<b>191</b>
<b>СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ.....</b>	<b>194</b>

## ВСТУП

**Актуальність теми.** Ботанічні сади завдяки наявним ресурсам – таксономічно репрезентативним колекціям живих рослин, банкам насіння, широкій географії зразків, контрольованим умовам вирощування рослин, наявності багаторічних фенологічних спостережень – є унікальним місцем для проведення дослідницьких проектів, пов'язаних зі збереженням біорізноманітності *ex situ* та раціональним використанням ресурсного потенціалу. Колекційні фонди, депоновані у ботанічних садах світу, наразі є важливою складовою міжнародних природоохоронних програм, відіграючи важливу роль у процесі інтеграції стратегій охорони рослин *in situ* та *ex situ* [140; 175; 286; 369].

Із часу захисту докторської дисертації Т.М. Черевченко (1984) [76], з якої розпочалось різнопланове вивчення тропічних орхідних в Україні, в Національному ботанічному саду імені М.М. Гришка НАН України (НБС), було виконано низку робіт, які відзначались високим рівнем актуальності, наукової новизни, застосуванням інноваційних технологій (Лаврентьева, 1985; Буюн, 1986, 2011; Заїменко, 1987, 2007; Ковальська, 1992; Ярославська, 1999; Іванніков, 2001, 2012; Вахрушкін, 2010). Катастрофічне скорочення природних популяцій орхідних, спричинене змінами клімату та діяльністю людини, попитом на орхідеї як декоративні та лікарські рослини [170], не лише не зменшує актуальності цих досліджень, а робить їх ще більш невідкладними.

Через складний та тривалий життєвий цикл, високоспеціалізовані репродуктивні стратегії [139; 250], вузькі екологічні ніші, представники роду *Coelogyne* Lindl. належать до найбільш вразливих при зміні умов існування. Епіфітний спосіб життя, характерний для переважної більшості видів роду *Coelogyne*, пов'язаний із різноманітними обмеженнями, насамперед із тимчасовим/постійним водним стресом, передбачає існування особини на межі своїх функціональних можливостей [189; 391], підкреслюючи важливість дослідження цієї групи у зв'язку зі змінами клімату.

Зважаючи на це, ретельнішого дослідження потребують різні аспекти біології розвитку представників роду *Coelogyne* за умов культури, такі як будова елементарних пагонів та типів пагонових систем, системи репродукції, анатомічна структура та мікоморфологія поверхні листків, у т.ч. за умов *in vitro*, з'ясування яких слугуватиме теоретичним підґрунтям для розробки різноманітних стратегій збереження цих рослин за умов *ex situ*.

### **Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами.**

Дисертаційна робота була виконана у відділі тропічних та субтропічних рослин НБС імені М.М. Гришка НАН України відповідно з напрямками його науково-дослідних робіт, а саме за темами «Теоретичні та практичні аспекти комплексної охорони фітогенотипу тропічних та субтропічних рослин в Україні» (2008-2012 рр., № д/р 0108U001517); «Особливості репродукції та структурно-функціональні адаптації тропічних та субтропічних рослин за умов оранжерейної культури та культури *in vitro*» (2013-2017 рр., № д/р 0108U001517); «Збереження біорізноманіття тропічних рослин *ex situ* за умов глобальних змін клімату та оцінка можливості їх практичного використання» (з 2018 р. й дотепер; № д/р 0118U4223).

**Мета і завдання дослідження.** Мета – з'ясувати особливості репродукції та структурної організації пагонів і пагонових систем, анатомічної структури листка та мікоморфологічних особливостей його поверхні у різних видів роду *Coelogyne* з метою збереження *ex situ* та оцінити перспективи їх використання.

Для реалізації мети були поставлені такі завдання:

- здійснити аналіз літературних даних щодо сучасного положення роду *Coelogyne* в системі покритонасінних, поширення та екології, біоморфологічних особливостей, репродуктивної біології; оцінити перспективи охорони *ex situ* та практичного використання представників цього роду;
- дослідити особливості будови репродуктивних органів, фенологічних особливостей та впливу систем схрещування на життєздатність насіння модельних видів роду *Coelogyne*;



- з'ясувати особливості будови пагона та пагонової системи різних видів *Coelogyne*;
- виявити особливості анатомічної структури листків рослин видів *Coelogyne*;
- дослідити мікроморфологію поверхні листкової пластинки представників роду *Coelogyne*;
- здійснити порівняльний анатоμο-стоматографічний аналіз листків *C. lawrenceana* (як модельного виду) для виявлення структурних маркерів, що можуть бути використані для оцінки адаптаційного потенціалу та прогнозування ефективності акліматизації розмножених в культурі *in vitro* рослин до умов *ex vitro*;
- дослідити біологічну активність екстрактів вегетативних органів різних видів *Coelogyne* як потенційного джерела лікарських засобів рослинного походження.

*Об'єкт дослідження* – системи репродукції та структурна організація рослин видів роду *Coelogyne*.

*Предмет дослідження* – особливості морфологічної будови і структурної організації пагонів і пагонових систем; анатомічна структура листків та мікроморфологія листкової поверхні; особливості біологічної активності екстрактів вегетативних органів дослідних видів роду *Coelogyne*.

*Методи дослідження* – інтродукції рослин, фенологічні, порівняльно-морфологічні, світлової та сканувальної електронної мікроскопії, анатомічні, мікробіологічні, біометричні, статистичні.

**Наукова новизна отриманих результатів.** Проведений порівняльно-морфологічний аналіз пагонових систем дослідних видів *Coelogyne* (*C. cristata*, *C. fimbriata*, *C. flaccida*, *C. huettneriana*, *C. ovalis*, *C. speciosa*, *C. tomentosa*, *C. viscosa*) виявив, що всі види мають ди-, монохазіальний тип галуження пагонової системи і чотири типи розвитку суцвіття (синантний, гетерантний, протерантний та гістерантний). Для видів *C. flaccida*, *C. cristata* та *C. tomentosa* характерний диморфізм пагонів.

Істотно поглиблено уявлення щодо анатомічної структури листків та особливостей мікроморфології поверхні у різних екологічних груп *Coelogyne* – епіфітів та літофітів. Суттєво доповнено існуючі дані щодо гетероморфності типів продихового апарату як у різних видів *Coelogyne*, так і в межах одного виду. Підтверджено, що основним типом продихового апарату є тетрацитний, рідше трапляється циклоцитний тип. Разом з тим, наявність гіподерми та розвиток "продихових кластерів" у деяких видів *Coelogyne* (*C. cristata*, *C. flaccida*, *C. huettneriana* та *C. viscosa*) свідчить про те, що рослини цих видів за умов флуктуацій водного режиму реалізують стратегію «drought avoidance»; натомість мезофіл гомогенного типу у інших досліджених представників роду (*C. assamica*, *C. cristata*, *C. lawrenceana*, *C. pandurata*, *C. speciosa* та *C. tomentosa*), свідчить про існування цих рослин за умов недостатнього освітлення, хоча вони всі є епіфіти.

Встановлено, що облігатна самонесумісність, а, відтак, і знижена здатність до статевої репродукції у видів роду компенсується підвищеною здатністю рослин до вегетативного розмноження та значною тривалістю існування безлистих пагонів в системі пагонової системи.

Вперше у видів *Coelogyne*, зразки яких утримуються за умов штучного клімату, виявлено антимікробну та антимікотичну активність щодо широкого спектру патогенних мікроорганізмів.

**Практичне значення роботи.** Дані щодо анатомічної структури листка дослідних видів *Coelogyne* сприятимуть розробці оптимальної технології культивування, що забезпечить тривале збереження колекційних зразків за умов *ex situ*. Дані порівняльної морфології та анатомії можуть знайти застосування у фармакології при стандартизації лікарської сировини. Дані фенологічних спостережень будуть використані для оптимізації методів штучного запилення та отримання життєздатного насіння, а також при кріоконсервації полініїв.

У результаті виконання міжнародного проекту між НБС НАН України та Інститутом тропічної біології (ІТБ) Академії наук та технологій В'єтнаму (VAST) “Translocation, studying appropriate conditions for *ex situ* conservation of 45

Vietnam orchid species from NBG, Ukraine and *in vitro* propagation of some rare orchid species” (Project Code: VAST.ĐL.08/13-14) до Центру збереження біорізноманіття ІТВ (м. Хошимін) передано рослини чотирьох видів роду *Coelogyne* (*C. fimbriata*, *C. huettneriana*, *C. ovalis*, *C. viscosa*), які були розмножені в НБС.

**Особистий внесок здобувача.** Разом з керівником поставлені мета та завдання дисертаційного дослідження. Дисертантом самостійно опрацьована література, проведено морфологічні, анатомічні дослідження, фенологічні спостереження. Здійснено обробку та аналіз отриманих результатів та сформульовано висновки. Дослідження антимікробної активності виконано в Інституті біології та наук про Землю Поморської академії в Слупську під керівництвом д.б.н. (dr hab), професора Г.М. Ткаченко (Польща) і були підтримані грантами Польського комітету у справах ЮНЕСКО (The Polish National Commission for UNESCO) "The antimicrobial screening of the various extracts derived from the leaves and pseudobulbs of *Coelogyne* spp. (*Orchidaceae*)" та Вишеградського фонду (Visegrad Scholarship Program /V4EaP, the application # 51910272). Матеріали, опубліковані у співавторстві, містять пропорційний внесок здобувача.

**Апробація результатів дисертації.** Результати та основні положення дисертації доповідались і обговорювались на засіданнях відділу тропічних та субтропічних рослин, на вчених радах НБС імені М.М. Гришка НАН України, а також були представлені на національних та міжнародних форумах: IX Міжнародній науковій конференції “Охрана и культивирование орхидей” (Санкт-Петербург, 2011), VI Міжнародній науковій конференції “Біологія: від молекули до біосфери” (Харків, 2011), Міжнародній науковій конференції “Растительный мир и его охрана” (Алмати, 2012), I Міжнародній науковій конференції “Сучасна фітоморфологія” (Львів, 2013), Міжнародній науково-практичній конференції “Роль ботанических садов в сохранении разнообразия растений” (Батуми, 2013), Міжнародній науковій конференції “Растения в муссонном климате-VI” (Владивосток, 2013), Міжнародній науковій

конференції “Сучасні підходи до формування і управління антропогенними та природними біоценозами в країнах Східної Європи” (Херсон, 2015), Міжнародній науково-практичній конференції “Інтегрований захист та карантин рослин. Перспективи розвитку в XXI столітті” (Київ, 2015), Міжнародній науковій конференції “Сучасні тенденції збереження, відновлення та збагачення фіторізноманіття ботанічних садів і дендропарків” (Біла Церква, 2016), V Міжнародній науковій конференції “Инновационные разработки молодых ученых – развитию агропромышленного комплекса” (Ставрополь, 2016), VI Міжнародній науково-практичній конференції “Перспективы развития науки и образования в современных экологических условиях” (Солёное Займище, 2017), Міжнародній науковій конференції “Роль ботанических садов и дендрариев в сохранении, изучении и устойчивом использовании разнообразия растительного мира” (Минск, 2017), II Міжнародній науковій конференції “Съогодення біологічної науки” (Суми, 2018), III Міжнародній науково-практичній конференції “Methodology, Theory and Practice of Modern Biology” (Kostanay, 2018), на XIII-XV Міжнародних наукових конференціях “Молодь і поступ біології” (Львів, 2017, 2018, 2019) та ін.

**Публікації.** За матеріалами дисертації опубліковано 34 публікації, серед яких 3 у фахових виданнях; 4 – у виданнях, які індексуються в міжнародних наукометричних базах, 5 статей – в інших наукових періодичних виданнях. 22 публікації містяться у збірниках матеріалів наукових конференцій.

**Структура та обсяг дисертації.** Дисертація складається зі вступу, 7 розділів, висновків, переліку використаних джерел. Загальний обсяг роботи становить 226 сторінок. Список використаних джерел нараховує 395 найменувань, з них 79 – кирилицею, а 316 – латиницею. Дисертація містить 9 таблиць та ілюстрована 106 рисунками.

## РОЗДІЛ 1

### РІД *COELOGYNE* LINDL. (*ORCHIDACEAE* JUSS.): СИСТЕМАТИКА ТА ФІЛОГЕНІЯ, ПОРІВНЯЛЬНА МОРФОЛОГІЯ, АНАТОМІЯ, РЕПРОДУКТИВНА БІОЛОГІЯ.

#### 1.1. Положення роду *Coelogyne* Lindl. в системі *Orchidaceae* Juss.

У сучасному обсязі родина *Orchidaceae* нараховує понад 28000 видів, що належать до 763 родів, об'єднаних у 5 підродин – *Apostasioideae*, *Vanilloideae*, *Cypripedioideae*, *Orchidoideae*, *Epidendroideae* [132; 143; 173; 392]. Підродина *Epidendroideae*, найбільша серед п'яти підродин, включає близько 21160 видів, що складає 76 % родини *Orchidaceae* [183]. На думку вчених, розуміння процесів диверсифікації в межах підродини *Epidendroideae*, для представників якої характерні багато особливостей, притаманних представникам орхідних загалом, є серед найголовніших завдань сучасної систематики *Orchidaceae* [173].

Історія таксономічних досліджень родини *Orchidaceae* вміщена у відомих узагальнюючих джерелах [48; 64; 78; 164; 336], тому ми вважаємо за необхідне здійснити історичний огляд систем орхідних, в яких було зроблено спроби визначити положення роду *Coelogyne* Lindl. в межах *Orchidaceae*.

Рід *Coelogyne* був уперше описаний J. Lindley в 1821 році на прикладі рослин *Coelogyne cristata* Lindl. та *Coelogyne punctulata* Lindl. в «Collectanea Botanica» [144; 187; 244]. Назва роду походить від грецьких слів «koilos» – «порожнистий» і «gyne» – «жінка», що пов'язано з наявністю великої заглибини на поверхні колонки [102].

Перша спроба систематизувати відомі види орхідних була здійснена у 1800 р. О. Schwartz, який у залежності від кількості фертильних тичинок розділив родину *Orchidaceae* на дві великі групи – *Diandrae* (мають дві тичинки) та *Monandrae* (мають одну тичинку) [78].

J. Lindley був першим, хто у своїй праці «*Orchidearum sceletos*» (1827) розділив родину *Orchidaceae* на 8 триб [166; 245]. Згодом, J. Lindley у відомій роботі «*The Genera and Species of Orchidaceous Plants*» (1830-1840) розділив орхідні на 7 триб: *Cypripedieae*, *Ophreae*, *Neottieae*, *Arethusae*, *Malaxeeae*, *Epidendreae* та *Vandeeae* [246]. Рід *Coelogyne* у цій класифікації було віднесено до триби *Epidendreae* (види мають постійну кількість твердих воскоподібних поллініїв) і виділив у роді 5 секцій [187].

У 1851 р. Н. Reichenbach запропонував власну класифікацію, в основі якої, як і у J. Lindley, лежав характер зчленування пиляка та колонки й відніс рід *Coelogyne* до групи *Euperculate* (пиляк вільний, опадає), триби *Epidendreae* (полінії тверді, воскоподібні) [102].

Першою систематичною обробкою родини орхідних, у якій було враховано морфологічні ознаки вегетативних органів рослин, вважають класифікацію Е. Pfitzer (1887) [290]. У цій класифікації одноквіткові орхідеї були розділені за місцем утворення суцвіття (суцвіття бічні – *Pleuranthe* або термінальні – *Acranthe*; за розташуванням листків у бруньці (*Convolutae-Duplicatae*); за кількістю міжвузлів у псевдобульбі (*Homoblastae-Heteroblastae*); за способом наростання пагонової системи (*Sympodiales-Monopodiales*) [48].

Е. Pfitzer та F. Kraenzlin в 1907 р. провели ревізію роду та розділили його на два ряди: *Succedaneae* (квітки в суцвітті розкриваються послідовно) та *Simultaneae* (квітки розкриваються одночасно) [291].

Наступна спроба класифікації орхідеї була здійснена R. Schlechter у 1927 р.: було виділено підродини *Diandrae* (з єдиною трибою *Cypripedioideae*) і *Monandrae* (розділеною на три триби – *Ophrydoideae*, *Polychondrae*, *Kerosphaereae*).

Автор відніс рід *Coelogyne* до підродини *Monandrae* (одна тичинка), триби *Kerasphaereae* (від двох до восьми воскоподібних поллініїв), ряду *Acranthe* (верхівкове суцвіття), група *Coelogyninae* [102].

P. Vermeulen у 1966 р. підняв статус родини *Orchidaceae* до рангу порядку *Orchidales*, виділивши в його межах не одну, а три родини: *Apostasiaceae* (орхідеї

з трьома тичинками), *Cypripediaceae* (з двома тичинками), *Orchidaceae* (з однією тичинкою). Рід *Coelogyne* було віднесено до родини *Orchidaceae*, підродини *Epidendroideae*, триби *Epidendreae*. У переважної більшості видів роду було відмічено наявність від двох до восьми полініїв. Також було відзначено, що для рослин цього роду характерна наявність потовщеного стебла [367].

Велике значення для розуміння внутрішньородових зв'язків *Coelogyne* має робота R. Holttum, який виділив у роді 5 секцій [164].

У 1972 р. L. Garay провів ревізію системи орхідних R. Schlechter, запропонувавши інший поділ на групи в межах *Epidendroideae*, а саме на триби *Vandaeae* та *Epidendreae*. До останньої і було віднесено рід *Coelogyne* [102].

У 1974 р. F. Butzin опублікував ключ для 80 видів *Coelogyne*, найбільш поширених в культурі. Він розділив рід на 5 підродів: *Coelogyne* (14 секцій), *Chelonistele*, *Hologyne*, *Ptychogyne* та *Syathogyne*. Останні чотири пізніше були виділені в окремі роди [102].

З часу опублікування ревізії E. Pfitzer та F. Kraenzlin було описано біля 140 нових видів, отже рід потребував нової обробки, що була проведена в 1975 р. G. Seidenfaden, який проаналізував 32 види, переважно флори Таїланду, та модифікував ключ для 10 секцій роду [320]. Оскільки в основу ключа покладено морфологічні ознаки, які є таксономічно значущими, вважаємо за необхідне його навести:

А. Квітки розкриваються неодноразово.

В. Вісь без лусок при основі.

С. Квітки маленькі. Губа з 2-3 цілісними або дрібнозубчастими кілями - **секція *Longifolia*** Pfitz. & Kraenzl. – *C. radicata* Ridl. Представники секції відсутні в колекції НБС.

СС. Квітки великі, часто білі. Килі бородавчасті або багатолопатеві - **секція *Speciosae*** Lindl. ex Pfitz. & Kraenzl.

ВВ. Вісь при основі з обгортаючими лусками, квітки великі, часто з жовтими або коричневими цяточками - **секція *Fuliginosae*** Lindl. ex Pfitz. & Kraenzl.

AA. Квітки розкриваються одночасно.

D. Вісь суцвіття гола або з однією або декількома брактелями.

E. Губа без кіля або з неперервними хвилястими або дрібнозубчастими кілями.

F. Дорсальний чашолисток більший за латеральні, закриває колонку - **секція *Fuscescentes*** Pfitzg. (*C. assamica*, *C. cynoches*, *C. integrilabia*).

G. Seidenfaden дотримувався тієї ж думки і розробив ключ для видів цієї секції. Деякі дослідники застосовують іншу назву для цієї секції – *Filiferae*.

FF. Дорсальний чашолисток однаковий за розміром або менший за латеральні. Колонка відкрита.

G. Губа із щільними крилами - **секція *Carinatae*** Pfitz. Деякі дослідники застосовують іншу назву для цієї секції – *Flaccida*. Включає 10 видів.

GG. Губа з тонкими плівчастими краями - **секція *Lentiginosae*** Lindl.  
Рослини з протерантними прямими суцвіттями

EE. Губа з вічками або з розсіченими чи бородавчастими кілями, рідко – з хвилястими або невиразними кілями.

H. Кілі дрібнозубчасті, розсічені або торочкуваті.

I. Губа з вічками, кілі дрібнозубчасті - **секція *Coelogyne***. Наявність “вічок” на губі.

II. Кілі більш-менш розсічені або торочкуваті - **секція *Cristatae*** Pfitz.

HH. Кілі більш-менш бородавчасті, крім того часто з бородавками, що розташовані окремо або щільно одна біля одної.

J. Рахіс, квітконіжка та зав’язь вкриті густим коричневим або чорним опушенням - **секція *Tomentosae*** Pfitz.

JJ. Рахіс, квітконіжка і зав’язь без опушення - **секція *Verrucosae*** Pfitz..

DD. Вісь має багато щільно розташованих дворядних лусок.

K. Рахіс з багатьма квітками, що цвітуть одночасно, немає дворядних лусок на верхівці рахіса - **секція *Elatae*** Pfitz.



КК. Одне й те ж саме суцвіття цвіте декілька років, на верхівці рахіса є дворядні щільні луски, з яких виростає нове суцвіття на наступний рік - **секція *Proliferae*** (Lindl.)

S. Das та S.K. Jain (1980) ідентифікували 34 види з 9 секцій за Pfitzer & Kraenzlin (1907) в Індії [153].

Ще одна ревізія роду *Coelogyne* була проведена R. Brieger в 1981 р., але її результати, на жаль, відсутні в доступній нам літературі.

Відповідно до класифікації R. Dressler (1981) родина *Orchidaceae* поділяється на 6 підродин, рід *Coelogyne* належить до підродини *Epidendroideae*, (характерні риси: епіфітизм, наявність псевдобульб, масивні воскові полінії); триби *Coelogyneae* Pfitzer (псевдобульби, утворені одним міжвузлям, 2 або 4 яйцеподібних з випуклою масивною каудиколою полінії, суцвіття термінальне); підтриби *Coelogyneinae* Bentham (суцвіття мало- або багатоквіткове) [144; 164; 165].

De Vogel у 1993 році провів ревізію роду, в результаті чого в його межах було виділено 22 секції. Цей автор запропонував виділити дві нові секції, одна з яких включає вид *C. brachyptera* Rchb. f. та подібні види, інша – вид *C. veitchii* Rolfe. Деяко пізніше він розробив ключ для 24 видів, що були віднесені до секції *Tomentosae* Pfitzer [155; 157].

У 1999 році B. Gravendeel & de Vogel провели ревізію секції *Speciosae*. Було запропоновано ключі для 16 таксонів, у т.ч. і для *C. speciosa* Lindl. з трьома підвидами [190]. Останнім часом проводиться перегляд секцій *Fuliginosae* [285] та *Verrucosae* [327].

Сучасні молекулярні дослідження свідчать, що рід *Coelogyne* є поліфілетичним і його має бути реорганізованою на основі генетичного аналізу видів. Так, з 17 секцій роду лише у трьох сильно підтримуються монофілетичні групи (серед них секція *Verrucosae*). Секційні розмежування засновані на морфологічних даних, інші – на недавно отриманих молекулярних даних. Поєднання цих двох типів даних є найбільш прийнятним при таксономічному та філогенетичному підходах. Проте форма основи губи, що використовується в

традиційній таксономії, меншою мірою використовується у філогенетичних реконструкціях [184; 185; 186; 187; 188].

Основними комплексними систематичними узагальненнями молекулярної філогенії покритонасінних на даний момент є чотири варіанти системи Групи з філогенії покритонасінних (Angiosperm Phylogeny Group) (APG I (1998), APG II (2003), APG III (2009), APG IV (2016) [83; 84; 85; 86]. Орхідні в цій системі належать до порядку *Asparagales* Bromhead у широкому розумінні (включаючи *Amaryllidales* Bromhead, *Iridales* Raf., *Orchidales*, *Tecophilaeales* Traub ex Reveal, *Xanthorrhoeales* Takht. ex Reveal & Doweld тощо). Аналіз сучасних поглядів на макросистематику порядку *Asparagales* sensu APG як ключової групи однодольних було здійснено С.Л. Мосякіним та Л.І. Буюн (2006). На думку цих авторів, вивчення морфологічних ознак повинно залишатись джерелом важливої інформації для еволюційно-морфологічного обґрунтування тих клад і груп, які вже були виділені на основі молекулярно-філогенетичних досліджень [55].

*Coelogyne* є одним із 21 родів підтриби *Coelogyntinae* (триба *Arethuseae*, підродина *Epidendroideae*) [313]. Основною відмінністю *Coelogyne* від інших представників *Coelogyntinae* є відсутність мішкоподібної основи губи, характерної для інших представників підтриби [109].

Філогенетичний аналіз підтриби *Coelogyntinae*, здійснений Gravendeel et al. (2001) свідчить, що ця підтриба є монофілетичною, в межах якої можна виділити три клади: види *Coelogyne*, разом з видами родів *Bracisepalum*, *Chelonistele*, *Dendrochilum*, *Entomophobia*, *Geesinkorchis* та *Nabalua* належать до класу I; класу II об'єднує види *Coelogyne*, *Neogyne*, *Pholidota* і *Otochilus*. До класу III входять лише види роду *Pleione* [185; 186].

У свою чергу, рід *Coelogyne* розділений на 4 підроди (*Bicelleae* J.J. Smith, *Cyathogyne* Schltr., *Hologyne* (Pfitzer & Kraenzlin) Clayton, *Ptychogyne* (Pfitzer & Kraenzlin) Clayton і 19 секцій [299]. Наразі рід *Coelogyne* вважають поліфілетичним, в той час як підтрибу *Coelogyntinae* – монофілетичною [186]. Найсучасніше філогенетичне дослідження підтриби було проведено Li et al. (2015), внаслідок чого до підтриби було включено новий рід *Thuniopsis* [239].

Отже, дані сучасних молекулярно-генетичних досліджень свідчать, що рід *Coelogyne* є поліфілетичним і об'єднує види, які належать до двох неспоріднених клад [185; 186]. Не зважаючи на те, що упродовж останніх десятиліть були опубліковані результати ревізії кількох секцій *Coelogyne* [190; 239; 285; 313], автори зазначають, що остаточне внутрішньородове розмежування на основі морфологічних даних та результатів молекулярних досліджень й досі залишається актуальним, за умови залучення ширшого кола видів у межах роду [185; 327].

У найсучаснішій системі *Orchidaceae* [132] жодних таксономічних змін не було внесено в межах підтриби *Coelogyninae* з часу опублікування результатів дослідження Gravendeel et al. (2001), хоча залишається очевидним, що істотні зміни для делімітації *Coelogyne* та близьких таксонів є наразі необхідними [186].

## 1.2. Географічне поширення, екологія видів роду *Coelogyne* Lindl.

Рід *Coelogyne* Lindl., до складу якого входить понад 200 видів симподіальних орхідей, розповсюджений від Південно-Східної Азії до островів у південно-західній частині Тихого океану [109; 138; 144; 147; 154; 181; 277], з основними центрами різноманітності на Борнео, Папуа-Новій Гвінеї, Суматрі та у Гімалаях [131; 138; 144; 158; 178; 185; 186; 188; 284].

Близько 30 видів *Coelogyne* розповсюджені на Малазійському півострові [281; 322], переважно у гірських районах на висоті 1200 м над р.м.; 65 видів трапляються на Борнео, з яких 49 ендемічні [144; 209]; 31 вид поширений в Китаї, 6 з яких є ендемічними [135; 136; 138; 212; 240; 241]. Близько 50 видів роду описано в М'янмі [90; 231; 233]. До 30 видів *Coelogyne* входять до складу флори В'єтнаму [93; 94; 359]. Флора *Orchidaceae* Індії включає 39 видів та 7 міжвидових таксонів *Coelogyne* [323].

Процес інвентаризації видів роду *Coelogyne* триває й досі: упродовж останніх років нові види описані в М'янмі [90; 383]; у флорі В'єтнаму [94; 359]; в Індії [142; 159]; Тайланді [352] та Китаю [240].

При інтродукції рослин видів тропікогенних флор в умови оранжерей, основою якого є застосуванням методу еколого-кліматичних аналогів, надзвичайно важливим є з'ясування екологічних умов того регіону, з якого залучається рослина в процес інтродукції. Різними авторами був відмічений зв'язок між поширенням різних видів орхідей з певними кліматичними типами. Тому детальна характеристика клімату районів зростання певних груп цих рослин є важливою складовою описів природних умов їх зростання. Такі дані мають першочергове значення при введенні цих рослин в культуру.

Незважаючи на глобальний характер деградації первинних тропічних лісів Індокитаю, які є центром походження та видового різноманіття багатьох тропічних родів, таких як *Dendrobium* Sw., *Coelogyne* Lindl., *Eria* Lindl., *Paphiopedilum* Pfitz., точні описи місць природного зростання орхідей трапляються в літературі вкрай рідко і часто носять фрагментарний характер. Як виняток можна назвати цикл публікацій, присвячених екології в'єтнамських і китайських видів *Paphiopedilum* [91; 149].

Рослини роду *Coelogyne* епіфіти, рідше літофіти або наземні рослини з центрами видового різноманіття у Південно-Східній Азії, широко поширені в Індії, Індонезії, Китаї, на Малайському архіпелазі на Філіппінах, М'янмі, Камбоджі, Лаосі, В'єтнамі, Непалі, Малайзії, Тайланді, в Гімалаях, Тибеті на островах південно-західної частини тихоого океану Борнео, Суматрі, Яві, Сулавесі, Шрі-Ланці, Фіджі, Молукських островах (рис 1.2.1) [144; 322; 377; 385; 386].

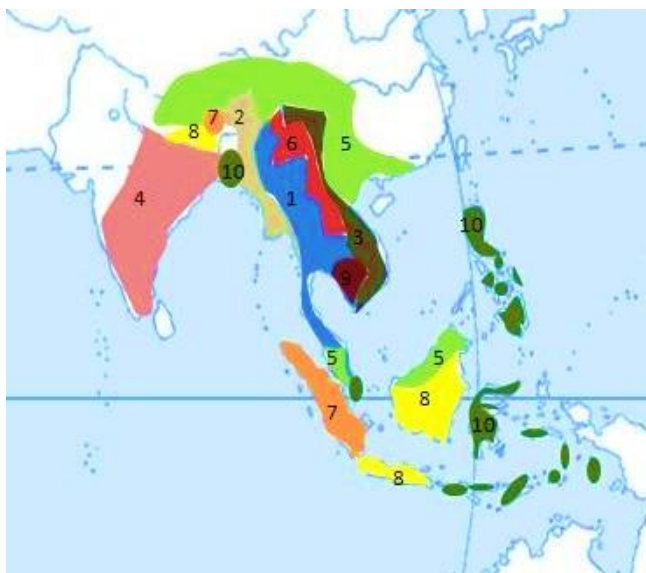


Рис.1.2.1. Ареал видів роду *Coelogyne* Lindl.: 1 – Таїланд; 2 – М'янма (Бірма); 3 – В'єтнам; 4 – Північно-Східна Індія; 5 – Китай, Малайзія; 6 – Лаос; 7 – Бутан, Суматра; 8 – Борнео, Непал, Ява; 9 – Камбоджа; 10 – Архіпелаг Ріау, Сінгапур, Бангладеш, Філіппіни, Малі Зондські о-ви, Молуккські – о-ви

Зростають представники роду здебільшого на північно-західних схилах на відкритому сонці або у світлих лісах на висоті 1600–2700 м, за даними В. Gravendeel (2000) від рівня моря до 3000 м над р.м. [185], за даними D. Clayton (2002) – від рівня моря до 3700 м над рівнем моря, в місцях з прохолодною та посушливою зимою [144]. На рисунку 1.2.2. наведено діапазон висот, на яких у природі трапляються представники роду *Coelogyne*, що були об'єктами нашого дослідження.

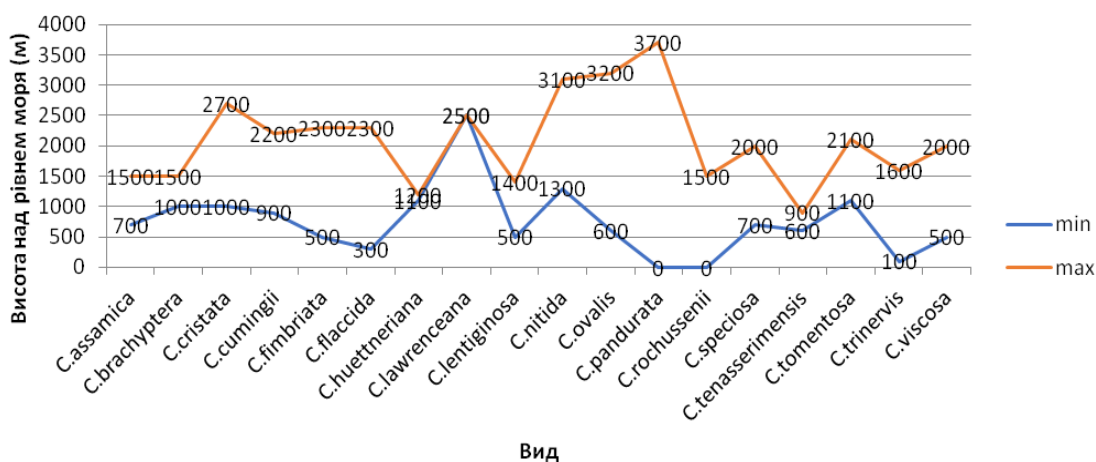


Рис. 1.2.2. Амплітуда поширення дослідних видів роду *Coelogyne* над рівнем моря

У гірських лісах Гімалайського хребта, де клімат сезонно сухий і температура відносно низька, такі види як *C. cristata*, *C. fimbriata* і *C. flaccida* трапляються на деревах, вкритих товстим шаром моху [335].

Екологічні спектри 27 видів роду *Coelogyne* із зазначенням природоохоронного статусу були наведені Averyanov, Averyanova (2002) [92]. Переважна більшість видів є епіфітами, лише 5 з-поміж них (*C. ecarinata* S. Schweinf., *C. fimbriata*, *C. huettneriana*, *C. lockii* Aver. і *C. sanderae* Kraenzl.) можуть вести як епіфітний, так і наземний спосіб життя. Виключно з літофітним способом життя асоційований один вид – *C. malipoense* Tsi [395].

Види роду, у яких переважає літофітний спосіб життя, рідше – епіфітний, були описані із субмонтанних вічнозелених широколистяних лісів, поширених на карстових вапняках, на висоті до 1000 м над р.м. [94].

*Coelogyne prolifera* трапляється у гірських дощових лісах або субтропічних вічнозелених широколистяних лісах на висоті 1100–2200 м у Південно-Східній Азії; *C. ustulata* – у гірському дощовому лісі на висоті 1700–1800 м у М'янмі та Таїланді; *C. schultesii* – зростає у субтропічному вічнозеленому широколистяному лісі на висоті 1700–2000 в Бутані, Індії, М'янмі, Непалі, Таїланді, В'єтнамі та Китаї; *C. ecarinata* – трапляється у гірських дощових лісах на висоті 1000–2600 м на півночі М'янми та у Китаї [213; 138].

Описаний з території М'янми вид *Coelogyne putaoensis* переважно веде епіфітний спосіб життя (росте на вкритих мохом гілках та стовбурах дерев); інколи – на скелях, у вологому, широколистяному, вічнозеленому гірському лісі, на висоті від 2500 до 3100 м над р.м.

Дані щодо виду дерева-форофіта, на якому ростуть *Coelogyne*, наводяться, швидше, як виняток. Зокрема, відомо, що особини *Coelogyne victoria-reginae*, нового виду, описаного в М'янмі [394], ростуть як епіфіти на гілках дерев у субтропічному широколистяному вічнозеленому лісі з домінуванням *Lithocarpus xylocarpus* (Kurz) Markg. (*Fagaceae*). Це, фактично, єдине посилання, виявлене нами в бібліографічних джерелах, стосовно вибірковості *Coelogyne* щодо дерева-господаря.

Високий рівень видового багатства епіфітів, загалом, у висотному поясі від 1000 до 2000 м пов'язаний, насамперед, з поєднанням рівня опадів і температури, що створюють сприятливі умови для розвитку епіфітної рослинності [103; 108].

*Coelogyne pseudoviscosa*, новий вид, нещодавно описаний з території Лаосу [179], веде літофітний спосіб життя: росте на висоті до 500 м над р.м. на плоских верхівках гір, на відкритих сонячних місцях.

Детальні дані щодо висотного градієнта, у якому поширені види роду *Coelogyne* у природі, надзвичайно важливі при інтродукції цих видів та розробці технології культивування, тому що дають змогу диференціювати їх за температурним режимом.

Оскільки види роду *Coelogyne* зростають в широкому температурному діапазоні, деякі види потребують прохолодних і холодних умов, у той час, як інші види – теплих умов. Більш холодолюбні види, такі як *C. fimbriata*, *C. ovalis*, *C. cristata*, *C. flaccida*, *C. nitida* потребують періоду спокою протягом зимового періоду. Це необхідно враховувати при культивуванні.

Не зважаючи на те що серед селекціонерів цей рід не дуже популярний (на сьогоднішній день зареєстровано близько 40 гібридів), ціла низка видів роду мають високі декоративні якості, зокрема, такі види як: *C. cristata*, *C. tomentosa*, *C. flaccida*, *C. pandurata*, *C. speciosa*, *C. rohussenii*, *C. ovalis*, *C. tomentosa*, *C. fimbriata* [96] і можуть бути в подальшому використані у селекційній роботі.

### 1.3. Морфологічні особливості видів роду *Coelogyne* Lindl.

Характерними особливостями представників підтриби *Coelogyoninae* є наявність псевдобульб, утворених одним міжвузлям, 2-ох або 4-ох яйцеподібних, з випуклою масивною каудиколюю, полініїв, термінальне суцвіття (мало- або багатоквіткове) [144; 164; 165].

Розмежування родів у межах підтриби *Coelogyoninae*, до якої належить і *Coelogyne*, традиційно здійснювалось на основі врахування комбінації п'яти характерних особливостей: форма чашолистків та пелюсток; форма бічних

лопатею та основи лабеллуму ("губи"); присутність калюсу на лабеллумі; присутність стелідіів [109; 156].

Синапоморфіями для цієї групи рослин є відносно багатоквіткові суцвіття з квітками, що відкриваються одночасно. Багато інших ознак, такі як невеликі розміри квіток, неоппадаючі квіткові брактеї, опушені зав'язі, овально-видовжені чашолистки, гіпохиль з невиразними лопатями, хоч і наявні у більшості представників Клади I, не завжди поєднуються разом, що можна пояснити конвергентною еволюцією цієї групи [299].

Для представників роду *Coelogyne* характерна вільна губа, яка ніколи не набуває мішкоподібної форми, з високими латеральними бічними лопатями уздовж всього гіпохилля і гладенькі, сосочкоподібні, зубчасті вирости на епіхиллі [322]. Аналіз літератури показав, що опис кожного нового виду *Coelogyne* супроводжується детальними описами вегетативних та репродуктивних органів.

**Псевдобульби** овальні, яйцеподібні, грушоподібні, конічні або циліндричні; гладенькі або ребристі; короткі або довгі; часто утворюють великі скупчення або розташовані одна від одної на певній відстані і, як правило, складаються з одного міжвузля та несуть 1 або 2 листки серединної формації. При основі, як правило, частково обгорнуті лускоподібними листками. Кореневищна частина пагона коротка або довга [75; 102; 138; 144].

Корені тонкі, розгалужені або нерозгалужені [144].

**Листки** прямі, великі або маленькі; вузькі або широкі, овальні або ланцетоподібні; гладенькі або складчасті, тонкі і м'які або шкірясті і жорсткі; сидячі або з жолобчастим черешком, загострені [144].

**Суцвіття** – пряма або звисаюча; одно-, мало- або багатоквіткова верхівкова китиця. Вісь суцвіття пряма, дугоподібна або зигзагоподібна, з довгими або короткими міжвузлями, опушена або гола [144].

**Квітки** від маленьких до великих, малопомітні або дуже яскраві – білі, жовті, зелені або коричневі, часто з жовтими, коричневими, чорними плямами і цяточками на губі, запашні [102; 144; 251], здебільшого широко відкриті [144],



розкриваються послідовно або одночасно. Квіткові брактеї ланцетоподібні, овальні або видовжені.

Квітконіжка, як правило, гола, або рідко опушена; зав'язь зазвичай звужується у ніжці, ребриста [251].

**Чашолистки** часто сильно увігнуті. Дорсальний чашолисток симетричний, як правило, нависає над колонкою, увігнутий, овальний, ланцетоподібний або еліптичний; загострений або тупий, гладенький, іноді з розкиданими волосками або щетинками. Жилок декілька, головна жилка більш-менш помітна. Бічні чашолистки більшою чи меншою мірою асиметричні; похилені; увігнуті; овальні, еліптичні; загострені або тупі; гладенькі, іноді з розкиданими волосками або щетинками. Жилок декілька, головна жилка більш-менш помітна.

**Пелюстки** здебільшого набагато вужчі, ніж чашолистки, симетричні, більш-менш серпоподібні, загнуті назад, еліптичні, лінійні, іноді ниткоподібні; загострені або тупі, як правило, з однією добре помітною центральною жилкою [144].

**Губа** сидяча, дещо відігнута при основі, переважно 3-лопатева, бічні лопаті високі, поступово розширюються від основи й розташовані вертикально з обох боків колонки. Середня лопать відігнута; з поздовжніми кілями, що мають, як правило, сосочки, зубчики або бородавки [144; 322].

**Колонка** довга; пряма або дугоподібна; вільна або зросла з основою колонки, з округлими крилами та дещо вигнута на верхівці [75; 144; 297; 322].

Полініїв 4, у 2-ох парах, воскоподібні. Приймочкова поверхня увігнута. Ковпачок від майже округлого до серпоподібного, часто – ребристий [138].

Цвітуть у сухий період року [312]. S. Das у 1979 р. спостерігав за цвітінням видів *Coelogyne* в Shillong протягом тривалого періоду. Він повідомляє, що різні види цвітуть всюди протягом року, багато видів починають цвісти навесні, причому деякі цвітуть менше місяця, натомість інші – до 6 місяців [165].

### 1.3.1. Біоморфологічні особливості представників роду *Coelogyne* Lindl.

Біоморфологічний аналіз є обов'язковою складовою системного дослідження різних таксонів орхідних незалежно від їх географічного походження [11; 107; 164; 165; 174; 189].

Кількість робіт, присвячених вивченню закономірностей модульної будови орхідних, з кожним роком зростає, що обумовлено морфологічним різноманіттям цієї групи рослин та природоохоронним статусом орхідних як рідкісних і зникаючих. Аналіз цих робіт показав, що біоморфологічними дослідженнями охоплені як орхідні помірних широт [11; 64; 65; 310], так і тропічні орхідні [22; 40; 47; 52; 63; 66; 67; 76; 82; 311].

У залежності від часу утворення суцвіття по відношенню до вегетативної частини у орхідних, як правило, розрізняють чотири типи суцвіть:

- а) гістерантний тип – суцвіття утворюється на верхівці сформованої псевдобульби;
- б) синантний тип – суцвіття утворюється на псевдобульбі, яка лише формується і має вже розвинені молоді листки;
- в) протерантний – суцвіття утворюється до формування псевдобульби і листків;
- г) гетерантний – генеративний пагін взагалі не утворює ні псевдобульб, ні розвинених листків і має вигляд бічного [2].

Крім цих чотирьох основних типів суцвіття, Г. Л. Коломейцева виділила також "коловантний тип" – термінальне суцвіття, яке відрізняється від вищеописаних наявністю недорозвинених елементів пагона або листків вегетативної ділянки вегетативно-генеративного пагона [47]. Слід зазначити, що у деяких видів орхідних може розвиватися два різні типи суцвіття.

О. С. Смирнова розділила целогіни за ритмом розвитку пагона, запропонувавши два терміни: "вегетативно випереджуючий" та "генеративно випереджуючий" ритми розвитку. У першому випадку спочатку повністю формується вегетативна ділянка пагона, а потім відбувається цвітіння; у другому

випадку – цвітіння передує повному дозріванню вегетативної частини, та виділила три групи: 1) суцвіття верхівкове, ритм генеративно випереджуючий – *C. speciosa*, *C. cumingii*, *C. corrugate*, *C. odoratissima*, *C. fuscencens* var. *brunnea*, *C. ochracea*; 2) суцвіття верхівкове, ритм вегетативно випереджуючий – *C. ocellata*, *C. lawrenciana*, *C. barbata*, *C. pulchella*, *C. fuliginosa*, *C. ovalis*, *C. elata*, *C. fimbriata*; 3) суцвіття бічне, ритм вегетативно випереджуючий – *C. tomentosa*, *C. flaccida*, *C. venusta*, *C. swaniana*, *C. rochussenii*, *C. cristata* [63].

На думку Г. Л. Коломейцевої (2006), родина орхідних є складнішим об'єктом для морфологічних досліджень, ніж інші види трав'янистих покритонасінних, оскільки більша його частина (понад 70% епіфітних видів) не пов'язана із горизонтально розташованим субстратом, має в онтоморфогенезі метаморфозний синдром. Описуючи біоморфи епіфітних орхідних часто не можливо застосувати загальноприйнятні морфологічні критерії, зокрема, такі як напрямок та сезонність росту пагонів, довжина міжвузлів кореневищних ділянок пагонів [47]. У запропонованій раніше біоморфологічній системі орхідних [63] ці особливості враховані не були.

Натомість у своїй класифікації морфологічних типів орхідних Г.Л. Коломейцева (2006) віднесла рід *Coelogyne* до «архітектурної моделі» (АМ) Serebryakova (кореневищні (ризомоутворюючі) рослини з одномомерними псевдобульбами) [47].

#### **1.4. Анатомічні особливості видів роду *Coelogyne* Lindl.**

Характерними рисами епіфітних орхідей є м'ясисті листки з потовщеними клітинними стінками, кутикулою та зануреними продихами [314]. Більшість з них є САМ-рослинами і за умов дефіциту води можуть адаптуватися до засухи та високої температури [219; 328].

Не зважаючи на велике видове різноманіття у межах роду *Coelogyne*, наявність яскраво вираженої екологічної спеціалізації – епіфіти, літофіти, наземні рослини, популярність целогін як декоративних та лікарських рослин, їх анатомічні дослідження проводяться рідко, як і представників підтриби

*Coelogyninae* загалом [151; 333]. Лише кілька досліджень епідермальної поверхні листка та продихового апарату було здійснено в межах підтриби *Coelogyninae*. Так, Rao and Khasim (1987) проаналізували еволюційні тенденції типів життєвих форм та вегетативної анатомії 43 видів орхідей флори Індії. Цими авторами було відзначено наявність циклоцитного продихового апарату в межах підтриби *Coelogyninae*, у т.ч. і у п'яти досліджених видів *Coelogyne* – *C. cristata*, *C. elata*, *C. fuscescens*, *C. nitida* і *C. ochracea*. Крім того, було висловлено припущення, що еволюція типів продихового апарату в межах *Coelogyninae* відбувалась у напрямку: аномоцитний→діацитний→циклоцитний→парацитний [304]. Далі, Singh, Singh (1974) [330] досліджували організацію продихового комплексу у деяких видів *Orchidaceae*, включаючи види *Coelogyne* та *Pholidota*, у яких було виявлено наявність тетрацитних продихів. Kaushik (1983) [217] було здійснене порівняльне анатомо-екологічне дослідження орхідних Гімалаїв і запропоновано нову класифікації родини, ґрунтуючись на даних анатомічної будови. Mohana Rao et al. (1987) [303; 305] досліджували вегетативну анатомію *Panisea uniflora*, в результаті чого було виявлено певні відмінності у порівнянні з родом *Coelogyne*. Mohana Rao et al. (1991) [306] було проведено дослідження вегетативної анатомії деяких видів підродини *Epidendroideae*, в результаті чого було виявлено певні відмінності щодо будови продихового апарату, присутності/відсутності трихомів, целюлозних потовщень стінок клітин мезофілу та волокнистих пучків. Порівняльний аналіз особливостей анатомічної будови виявив близьку спорідненість між *Bulbophyllum fischeri* та *Coelogyne odoratissima*. Нещодавно було проведено дослідження анатомічної структури листків та коренів представників п'яти родів підтриби *Coelogyninae*, підкреслена таксономічна значущість цих ознак [151]. В межах цього дослідження було розглянуто анатомічну структуру 8 видів *Coelogyne*. Продихи у всіх досліджених видів – тетрацитні; їх розміри варіюють у доволі широкому діапазоні – від 28,33 мкм (*C. corymbosa*) до 61,77 (*C. stricta*). При цьому слід зазначити, щільність продихів варіювала в межах від 75,23 (*C. corymbosa*) до 141,05 шт./1мм<sup>2</sup> (*C. fuscescens* Lindl., *C. nitida* (Wall. ex D. Don) Lindl.). Серед досліджених родів

наявність гіподерми було виявлено лише у видів *Coelogyne*, зокрема, у *C. flaccida*. У представників *Epidendroideae* гіподерма наявна лише у епіфітів, в той час, як у наземних видів вона трапляється рідко [336; 339].

В іншому дослідженні епідермальної поверхні листка, яким було охоплено 21 вид орхідей Північно-Східної Індії, у т.ч. і 3 види *Coelogyne* (*C. barbata* Griffith, *C. flaccida*, *C. micrantha* Lindl.), тип продихового апарату у останніх було визначено як циклоцитний, з чотирма побічними клітинами. У *C. barbata* було виявлено найбільші серед всіх досліджених об'єктів продихи ( $80,67 \times 58,17$  мкм). Циклоцитний тип продихового апарату визначається як продих з чотирма або більше побічними клітинами, які утворюють кільце навколо замикаючих клітин [221].

Banerjee & Rao (1977) досліджували епідермальну поверхню листка 10 видів *Coelogyne*. Цими авторами було виявлено продихи декількох типів в межах дослідженої групи: парацитні у *C. angustifolia*; анізоцитні – у *C. flaccida* та *C. ochracea*; тетрацитні – у *C. lentiginosa*, *C. cristata*, *C. ovalis*, *C. elata* та *C. occultata*; «плаваючі» продихи – у *C. nervosa* і *C. mossiae* [98].

Таким чином, аналіз літератури виявив протиріччя у визначенні типів продихового апарату різними авторами в межах всього роду *Coelogyne* і у його окремих видів. Зокрема, Banerjee & Rao (1977) вважають, що у *C. cristata* та *C. elata* продихи тетрацитного типу [98], тоді як Rao & Khasim (1987) продихи у цих двох видів розглядають як циклоцитні [304]. Аналогічно, такі ж протиріччя виникли і щодо визначення типу продихового апарату у ще одного виду роду, а саме *C. ochracea*, оскільки Banerjee & Rao (1977) вважають його анізоцитним [98], натомість Rao & Khasim (1987) – циклоцитним [304].

Значну увагу було приділено дослідженню коренів наземних і епіфітних орхідних [293; 316]. Poremski та Barthlott (1988) було досліджено корені 344 видів орхідних з 262 родів, в результаті чого, виходячи з кількості шарів веламену, наявності вторинних потовщень клітинних стінок екзодерми і спеціалізованих клітин (тилосом, ідіобластів), було описано дванадцять його типів [293].

Перші дослідження загальної анатомії листка і особливостей будови продихового апарату орхідних були проведені ще у другій половині XIX ст. [232; 266], цит. за Rasmussen (1987) [308]. Ще одним вичерпним джерелом даних з анатомії орхідних, яке цитують автори багатьох сучасних робіт, є робота Solereder та Meyer (1930), які дослідили структуру продихового апарату 73 видів орхідних [332].

У критичному огляді, присвяченому термінології, класифікації та розвитку продихів, Н. Rasmussen (1981, 1987) підкреслює, що розвиток продихового комплексу і його дефінітивна форма повинні розглядатись як незалежні ознаки, тому визначення побічних і сусідніх клітин не повинні бути ґрунтовані на поєднанні морфологічних і онтогенетичних критеріїв [308; 309].

Екстравааскулярні волокнисті пучки були відмічені у всіх епіфітів *Epidendroideae*, включаючи й рід *Coelogyne* [204; 280; 315; 336; 337; 338; 340; 341; 342; 375; 388]. Волокнисті пучки можуть бути розміщеними в будь-якій комбінації: чергуватися з судинними пучками, або бути розміщеними як вище, так і нижче під ними [336]. Судинні пучки, зазвичай, розташовані в один ряд, але відомо, що два або більше рядів пучків зустрічаються у деяких видів триб *Aeridinae*, *Dendrobieae*, *Maxillariinae*, *Oncidiinae*, *Eriinae*, *Laeliinae*, *Pleurothallidinae*, у тому числі й *Coelogyne* [204; 298; 315; 336; 337; 338; 343]. Флоема, зазвичай, більш розвинута, ніж ксилема [336].

Включення – стегмати, які у *Coelogyne* мають конусоподібну форму, в листках рослин цього роду супроводжують волокнисті та провідні пучки і розташовані поруч зі склеренхімою. Також найбільш поширеними включеннями у представників *Coelogyne* є рафіди, у вигляді кристалів. Вперше стегмати або "кремнієві тільця" у орхідей були описані Link (1849) як "виступи" на склеренхімі [247]. Стегмати трапляються лише у представників однодольних рослин серед родин *Orchidaceae*, *Arecaceae* та *Musaceae* і не описані у дводольних [222]. У орхідних найповніший огляд поширення цих кремнієвих включень в межах *Orchidaceae* було здійснено Moller та Rasmussen (1984), які розглядають ці включення як атрибут епіфітного способу життя [268].

## 1.5. Особливості репродуктивної біології видів роду *Coelogyne* Lindl.

Орхідні характеризуються цілою низкою ознак високої спеціалізації, з-поміж яких найбільш відомими є унікальні видозміни генеративних структур [174].

### 1.5.1. Системи схрещування в межах роду *Coelogyne* Lindl.

Представники роду *Coelogyne*, як правило, є облігатно самонесумісними [139; 250]. За даними Huda та Wilcock (2008) рівень зав'язування плодів у епіфітних видів нижчий, ніж у наземних [207]. Загалом відомості щодо репродуктивної біології видів роду *Coelogyne* дуже фрагментарні. Дані щодо часу цвітіння в природі та час плодоношення наводяться швидше, як виняток, при описах нових видів роду. Зазначається, що найчастіше у природі ці рослини цвітуть у квітні-травні, наприкінці посушливого періоду, до настання мусонного періоду [213; 383]. Дані щодо тривалості дозрівання плодів у видів роду *Coelogyne* наводяться ще рідше, переважно у дослідженнях з розробки біотехнологічних методів розмноження з метою визначення часу дозрівання плода, що забезпечує масову регенерацію експлантів. Зокрема, було встановлено, що висів насіння з плода *C. asperata* через 4,5 місяця після запилення забезпечує максимальний вихід експлантів [236].

У природі у *C. rigida* зав'язування плодів становить  $26,33\% \pm 19,06\%$ ; при штучному перехресному запиленні кількість плодів, які зав'язуються сягає  $74,73\%$  [250].

**1.5.2. Запилювальні стратегії *Coelogyne* Lindl.** З часу появи робіт Чарльза Дарвіна, присвячених особливостям запилення орхідних, ці питання і дотепер залишаються предметом жвавої дискусії вчених. Не зважаючи на те, що досить багато видів роду *Coelogyne* є популярними декоративними рослинами, відносно мало відомо про запилення целогін. З метою з'ясування особливостей запилювальних синдромів в межах роду *Coelogyne* нами було проаналізовано низку публікацій, присвячену особливостям запилення.

Згідно існуючої гіпотези [364], переважна більшість видів *Coelogyne* запилюються перетинчастокрилими (бджолами) завдяки зигоморфній квітці,

біло/жовтому забарвленню, наявності солодкого запаху та присутності «нектарних слідів». У забарвленні квіток різних видів *Coelogyne* переважно домінують зелено-жовті кольори [137; 144], а така пігментація, як правило, асоціюється у орхідних із запиленням іншими перетинчастокрилими – осами [214; 271]. Як свідчить аналіз літератури, секрецію нектару досі не було виявлено у жодного з-поміж досліджених видів *Coelogyne*. Разом з тим Clayton (2002) відзначив, що квітки 21 виду досліджених ним *Coelogyne* продукують відчутний запах [144]. Натомість van der Cingel (2001) зазначає, що квітки *Coelogyne fragrans* не мають запаху, запилюються осами, не пропонуючи комахам жодної винагороди [363].

Нещодавніми дослідженнями Cheng зі співавторами (2009) було детально досліджено запилювальну стратегію *C. fimbriata* [139]. Квітки цього виду не пропонують комахам «істинної винагороди» (нектару); натомість вони лише імітують харчову винагороду, яка приваблює виключно жіночі особини ос, що збирають їжу для вигодовування потомства. Запах при цьому є первинним аттрактантом, про що свідчить специфічна поведінка цих комах («зигзагоподібний політ»), яка інтерпретується як рух у напрямку емісії запаху [214]. Оскільки спіймані під час експерименту комахи були жіночими «робочими» особинами, можливість запилення квіток *C. fimbriata* на основі статевого обману («синдром псевдокопуляції»), як це було виявлено в інших кладах *Orchidaceae*, що запилюються осами, у даному випадку виключається [95; 319].

Попередніми дослідженнями було виявлено у представників *Coelogyne* існування екстрафлоральних нектарників, які виділяють ексудат як у природі, так і при культивуванні [152; 211]. Ексудат, який виділяється при основі квітконіжки, приваблює мурах, що захищають рослину від різноманітних комах-шкідників. Секреція нектару, яка відбувається через модифіковані пори з апопласту [168; 273] була виявлена на суцвіттях *C. fimbriata*, *C. flaccida*, *C. nitida*, *C. prolifera*, а також у інших представників підтриби *Coelogyne* –



*Chelonistele sulphurea*, *Otochhilus albus*, *Pholidota articulata*, *P. griffithii* та *P. pallida*, а у *C. flaccida* – при основі чашолистків [344; 345].

Разом з тим, Tremblay (1992) вважає, що зменшення кількості видів запилювачів на один вид рослини призводить до скорочення втрати пилку, тобто кількість видів запилювачів буде меншою у більш еволюційно розвинутих рослин [358].

**1.5.3. Фенологія цвітіння видів роду *Coelogyne* Lindl. *in situ*.** Тривалість цвітіння відіграє центральну роль у репродуктивній екології рослин, оскільки впливає на кількість візитів запилювачів, кількість та якість отриманого та перенесеного пилку, а також на розмір суцвіття загалом [194; 300], що визначає репродуктивний успіх за конкретних умов. Інші автори також зазначають [61], що для аналізу репродуктивного циклу доцільно дослідити фенологію сезонного розвитку рослин, оскільки сезонні біоритми є одними з найважливіших показників, які характеризують біологічні особливості і ступінь адаптації рослин до абіотичних чинників довкілля. Кількість часу, протягом якого квітка залишається відкритою, залежить від біотичних та абіотичних чинників середовища, які мають місце за даних конкретних умов (напр., доступність води, достатня кількість запилювачів [88; 89], а також від генетично обумовлених видоспецифічних особливостей виду, що визначають шлях, яким рослини реагують на ці чинники (напр., форма росту, особливості життєвого циклу [300]).

До групи мелітофільних орхідей, які мають чітко виявлені зигоморфні яскраві квітки — рожеві, бузкові, жовті, білі або блакитні, — належать представники різних підтриб *Epidendroideae*: *Laeliinae* (*Cattleya* Lindl., *Laelia* Lindl., *Sophranitis* Lindl.), *Coelogyneinae* — *Coelogyne* Lindl., *Pholidota* Lindl. ex Hook. [363].

Відносно нещодавно у *C. rigida* було виявлено бімодальну запилювальну систему (орнітофілія і ентомофілія), при цьому птахи забезпечують перехресне запилення, а комахи – гейтеногамію як варіант самозапилення [250]. Це нове відкриття є вражаючим прикладом структурної ("нефлоральної") адаптації, що

забезпечує перехресне запилення у покритонасінних. Ця структурна адаптація може пояснити еволюцію багатоквіткового суцвіття у багатьох видів.

У досліджених видів *Coelogyne* цвітіння суцвіття відбувається, як правило, в акропетальному напрямку. На противагу, у *C. rigida*, було виявлено, що цвітіння суцвіття, розпочинається із середньої частини: квітки розкриваються рівномірно в акропетальному і базипетальному напрямках із інтервалом, що становить 2 дні [250].

Адаптація структури суцвіття до орнітофілії може являти собою еволюційний тренд у межах роду *Coelogyne*. Подібні лускоподібні листки при основі суцвіття були виявлені і в інших видів *Coelogyne*, зокрема в секціях *Elatae* та *Proliferae*. Лускоподібні листки було виявлено у всіх представників цих секцій при основі звисаючого суцвіття або на верхівці прямостоячого, тобто механічна опора для потенційного птаха-запилювача неодмінно буде розташована над всіма квітками у суцвітті, що забезпечить ефективне перенесення пилку птахами, як це відбувається у *C. rigida* [250].

Дані щодо фенологічних особливостей представників роду *Coelogyne* є доволі фрагментарними і, як правило, містяться в описах нових видів з центрів видової різноманітності роду [90; 383]. Час цвітіння представників роду в природі припадає на квітень-травень [394] або на серпень-жовтень [159].

### **1.6. Созологічний статус та проблеми охорони видів роду *Coelogyne* Lindl.**

Упродовж ХХ століття найбільший ріст кількості населення відбувся у регіонах з найвищим рівнем біорізноманітності, що супроводжувалось безпрецедентним тиском на природні екосистеми [218]. Майже у всіх випадках процеси, які негативно впливають на чисельність природних популяцій орхідних, пов'язані з діяльністю людини, включаючи вирубку лісів для сільськогосподарських угідь, видобування корисних копалин, урбанізація, інвазії чужорідних видів рослин, випасання худоби, зміни клімату та збирання рослин для використання у квітникарстві та з етноботанічною метою. Орхідеї,

разом з іншими «культовими» групами рослин, такими як кактуси та саговики, найбільше потерпають від нерегламентованого вилучення з природи. Фрагментація природних оселищ, видалення видів-ефікаторів робить неможливим існування екосистем, підвищує загрозу розповсюдження пожеж, призводить до зменшення кількості запилювачів, і, як результат, до катастрофічних втрат популяцій орхідних та фіторізноманітності загалом [146; 163; 334; 347; 348]. Історично, збір орхідей в природі призвів до того, що багато з них перебувають на межі зникнення [150]. На думку Кооровітц et al. (2003) «золотий вік» збирання орхідей тривав з середини ХІХ ст. до кінця Першої світової війни [224]. Тропічні ліси Бразилії, Колумбії, Бірми, Борнео, Нової Гвінеї стали місцем знахідок багатьох видів орхідей з родів *Cattleya*, *Oncidium*, *Paphiopedilum*, *Phalaenopsis*, *Dendrobium* та інших родів, які мали значення для квітникарства. Міжнародні правові акти в галузі охорони рослин, зокрема такі як Конвенція з міжнародної торгівлі загрожуваними видами природної фауни та флори [148], значно зменшили нераціональний збір рослин у природі, забезпечуючи новий рівень охорони.

Значущу роль по збереженню рослин відіграють і ботанічні сади світу, які є важливим елементом природоохоронних програм та займають чільне місце в процесі інтеграції стратегій охорони рослин *in situ* та *ex situ* [191; 229; 264; 270; 279].

Останнім часом ведеться розробка видоспецифічних SCAR-маркерів для швидкого ідентифікування рідкісних видів *Coelogyne* [205].

Разом з тим, збір рослин у природі триває; часто він супроводжується іншими негативними чинниками, такими як втрати місць природного зростання, зокрема в районах з високим рівнем біорізноманітності видів орхідних [224].

На жаль, природоохоронний статус орхідних в межах родини, у порівнянні з іншими родинами, зокрема *Cactaceae*, оцінений недостатньо. Наразі природоохоронний статус видів *Orchidaceae* оцінюється на основі критеріїв, запропонованих IUCN [210]. До кінця 2017, до IUCN Global Red List було

занесено 948 видів орхідних, серед яких 56,5% становили види із статусом "загрожуваний" [210].

На рис. 1.6.1. узагальнено дані щодо природоохоронного статусу видів *Coelogyne*, які були об'єктами даного дослідження. Слід зазначити, що всі види роду *Coelogyne* включено до Додатку II (CITES, Appendix II) (рис. 1.6.1) [331].

Секція	Вид	Життєва форма	Природоохоронний статус		
			Частота трапляння	IUCN Red List Categories	CITES
<i>Brachypterae</i>	<i>C. brachyptera</i>	епіфіт	рідко	вразливий	Appendix II
<i>Coelogyne</i>	<i>C. cristata</i>	епіфіт, літофіт			Appendix II
<i>Coelogyne</i>	<i>C. cumingii</i>	епіфіт, літофіт			Appendix II
<i>Elatae</i>	<i>C. tenasserimensis</i>	епіфіт	дуже рідко	зникаючий	Appendix II
<i>Flaccidae</i>	<i>C. flaccida</i>	епіфіт, літофіт			Appendix II
<i>Flaccidae</i>	<i>C. huettneriana</i>	епіфіт, літофіт	іноді	вразливий	Appendix II
<i>Flaccidae</i>	<i>C. trinervis</i>	епіфіт, літофіт	рідко		Appendix II
<i>Flaccidae</i>	<i>C. viscosa</i>	епіфіт	рідко	вразливий	Appendix II
<i>Fuliginosae</i>	<i>C. fimbriata</i>	епіфіт, літофіт	дуже поширений	знижений ризик	Appendix II
<i>Fuliginosae</i>	<i>C. ovalis</i>	епіфіт, літофіт			Appendix II
<i>Fuscescentes</i>	<i>C. assamica</i>	епіфіт	рідко	вразливий	Appendix II
<i>Fuscescentes</i>	<i>C. dichroantha</i>	епіфіт	дуже рідко	зникаючий	Appendix II
<i>Lawrenceanae</i>	<i>C. lawrenceana</i>	епіфіт	іноді	знижений ризик	Appendix II
<i>Lentiginosae</i>	<i>C. lentiginosa</i>	епіфіт	іноді	знижений ризик	Appendix II
<i>Ocellatae</i>	<i>C. nitida</i>	епіфіт, літофіт			Appendix II
<i>Speciosae</i>	<i>C. speciosa</i>	епіфіт, рідко наземна			Appendix II
<i>Tomentosae</i>	<i>C. rochussenii</i>	епіфіт, літофіт			Appendix II
<i>Tomentosae</i>	<i>C. tomentosa</i>	епіфіт, літофіт			Appendix II
<i>Verrucosae</i>	<i>C. pandurata</i>	епіфіт, літофіт, рідко наземна			Appendix II

**Частота трапляння**

- дуже рідко
- рідко
- іноді
- дуже поширений
- невизначений

**IUCN Red List Categories**

- зникаючий
- вразливий
- знижений ризик
- невизначений

Рис. 1.6.1. Охоронний статус видів *Coelogyne* згідно критеріїв IUCN Red List та CITES Appendix II.

### 1.7. Фармакологічне значення видів роду *Coelogyne* Lindl.

Родина *Orchidaceae* є не лише найчисельнішою, екологічно та морфологічно різноманітною серед покритонасінних, однак і найбільш "загрожуваним" таксоном [391]. У всьому світі орхідеї широко і нелегально збираються для локальної, регіональної та міжнародної торгівлі як декоративні та лікарські рослини. Попит на орхідеї з лікувальними властивостями надзвичайно зростає по мірі того як міжнародна торгівля лікарськими рослинами стає вагомим сектором у світовій економіці [201; 249; 253].

Разом з тим, природні ресурси цих рослин істотно скорочуються через безпрецедентні масштаби збору рослин, глобальні зміни клімату, специфіку

життєвих стратегій, включаючи спеціалізовані запилювальні синдроми та асоційованість з мікоризоутворюючими грибами [171; 189].

Було виявлено, що орхідеї з лікувальними властивостями належать до таких родів, як *Acanthephippium* Blume, *Anoectochilus* Blume, *Bletilla* Rchb. f., *Bulbophyllum* Thouars, *Calanthe* R. Br., *Coelogyne* Lindl., *Cymbidium* Sw., *Cypripedium* L., *Dendrobium* Sw., *Eria* Lindl., *Galeola* Lour., *Gastrodia* R. Br., *Gymnadenia* R. Br., *Habenaria* Willd., *Ludisia* A. Rich., *Luisia* Gaudich., *Nervilia* Comm. ex Gaudich., *Pholidota* Lindl., *Thunia* Rchb. f. і *Vanda* Jones ex R. Br. [80; 97; 100; 133; 169; 202; 228; 243; 248; 261; 265; 283; 295; 325; 349; 350; 360; 370; 371; 373; 379; 380; 381; 382; 387]. Спектр біологічної активності орхідей включає протипухлинну, гіпоглікемічну, антимікробну, імуномодулюючу, гепатопротекторну, антиоксидантну і нейропротекторну активність [105; 106; 216; 220; 252; 296; 302; 318; 326; 361]. Вважають, що фармацевтичні властивості цих рослин пов'язані із вмістом хімічних сполук, включаючи алкалоїди, флавоноїди, фенантрени, терпеноїди, стероїди та їх похідні, які присутні у різних органах рослин [104; 161; 176; 193; 195; 197; 198; 199; 242; 269; 274; 287; 288; 374; 390].

В останні роки оцінка антибактеріальних властивостей орхідних отримала значну увагу [110; 114; 116; 120; 329; 355; 356]. Для цілої низки видів роду *Coelogyne* було виявлено, що їх екстракти є потужними інгібіторами грам-позитивних і грам-негативних мікроорганізмів, а, отже, можуть бути використані як антимікробні засоби [141; 265; 324; 329; 366].

Таким чином, для того щоб зменшити тиск на природні популяції орхідних і задовольнити попит на препарати рослинного походження, скринінг біологічної активності рослин, які утримуються за оранжерейних умов і розробка нових біотехнологій для репродукції рослин *in vitro*, є вкрай необхідними.

Аналіз літературних даних показав, що екстракти листків (псевдобульб) різних видів *Coelogyne* виявляють антимікробні, антиоксидантні та протипухлинні властивості [267].

Разом з тим, незважаючи на те, що антимікробна активність багатьох видів орхідних, включаючи види *Coelogyne*, була ефективно встановлена проти широкого спектру мікроорганізмів [134; 228; 256; 257; 259], резистентність бактерій до антибіотиків залишається важливою проблемою в галузі охорони здоров'я, стимулюючи пошук нових альтернативних препаратів з меншими побічними ефектами [130; 260].

Початкові скринінгові дослідження, спрямовані на виявлення антимікробної активності екстрактів листків різних видів *Coelogyne*, культивованих в умовах оранжерей [110; 114; 116; 120], спонукали нас до проведення подальших досліджень, розширюючи як коло досліджуваних видів *Coelogyne*, так і з'ясування ширшого спектру біологічної активності.

### **Висновки:**

За сучасними даними *Coelogyne*, як таксон філогенетичної системи, належить до триби *Arethuseae*, підтриби *Coelogyuninae*, підродина *Epidendroideae* (*Orchidaceae*), включає 4 підроди, які об'єднують 19 секцій [132; 299]. До цього роду входять понад 200 видів симподіальних орхідей, широко розповсюджених від Південної та Південно-Східної Азії до островів у південно-західній частині Індійського океану [144; 299]. У межах роду існує екологічна спеціалізація щодо способу життя: більшість видів є епіфітами та літофітами, значно рідше – ведуть наземний спосіб життя.

Таким чином, рід *Coelogyne* є одним із 21 роду підтриби *Coelogyuninae* (триба *Arethuseae*, підродина *Epidendroideae*), основною відмінністю якого від інших представників *Coelogyuninae* є відсутність мішкоподібної основи губи, характерної для інших представників підтриби. Наразі рід *Coelogyne* вважають поліфілетичним, в той час як підтрибу *Coelogyuninae* – монофілетичною групою [186; 299].

Завдяки складним життєвим стратегіям види роду *Coelogyne* перебувають під загрозою зникнення через руйнування місць природного зростання, зміни клімату, надмірне збирання як декоративних та лікарських рослин. Епіфітний

спосіб життя, характерний для переважної більшості видів роду *Coelogyne*, для якого притаманні різноманітні обмеження, передусім, тимчасовий/постійний водний стрес, оліготрофія, нестабільність субстрату, видоспецифічність зв'язку орхідея-мікоризоутворюючий гриб та орхідея-форофіт (дерево-господар), передбачає існування особини на межі своїх функціональних можливостей. Аналіз літературних даних свідчить, що епіфітизм як екстремальні оселища знайшли відбиток у розвитку різноманітних морфолого-анатомічних пристосувань у представників роду *Coelogyne*. Разом з тим, анатомічні дослідження є недостатніми і, часто, контрверсійними, передусім стосовно типів продихового апарату.

Виділенню типів пагонових систем у межах роду *Coelogyne* була приділена значна увага [47; 63]. Разом з тим, на наш погляд, власне типіфікація пагонових систем *Coelogyne* (визначення типів "архітектурних моделей") не дала відповіді на основне питання: з'ясування біологічної сутності чергування метамерів різного порядку, які забезпечують відтворення системи, тому що інтенсивне вегетативне розмноження, тривалість існування особини у целогін можна розглядати як компенсацію недостатнього статевого розмноження. Тому з'ясування специфіки побудови вегетативного тіла рослини *Coelogyne* для пошуку зон локалізації бруньок поновлення, які можуть бути використані в біотехнологічних розробках, було визначено нами як одне з ключових завдань даного дослідження.

Дані щодо репродуктивної біології *Coelogyne*, зокрема, ефективності репродукції при різних системах схрещування, часу та тривалості цвітіння як *in situ*, так і *ex situ*, є недостатніми. Було показано, що в межах роду та, навіть одного виду *Coelogyne*, існують різноманітні стратегії запилення (орнітофілія та ентомофілія), що має підвищувати ефективність запилення у видів, які є самонесумісними.

За умов оранжерейної культури різноманітні адаптаційні реакції проявляються на рівні біоморфологічних, анатомо-морфологічних та екофізіологічних особливостей. Розробка ефективних заходів збереження цих

рослин потребує, передусім, розуміння різноманітних аспектів їх біології, включаючи фенологію цвітіння, особливості запилення. Наявність літературних даних щодо широкого спектру біологічної активності представників роду *Coelogyne* дає підстави для проведення скринінгу антимікробної та антимікотичної активності екстрактів вегетативних органів різних видів *Coelogyne*.

Аналіз сучасних поглядів на макросистематику порядку *Asparagales sensu* APG як ключової групи однодольних, до якої належить і родина *Orchidaceae* було здійснено С.Л. Мосякіним та Л.І. Буюн (2006). На думку цих авторів, вивчення морфологічних ознак повинно залишатись джерелом важливої інформації для еволюційно-морфологічного обґрунтування тих клад і груп, які вже були виділені на основі молекулярно-філогенетичних досліджень [55].



## РОЗДІЛ 2

### ОБ'ЄКТИ, УМОВИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

Об'єктами дослідження були дорослі рослини 18 видів роду *Coelogyne* Lindl., які належать до 11 секцій – *C. brachyptera* Rchb.f. (секція *Brachypterae* D.A.Clayton); *C. assamica* Linden & Rchb.f., *C. dichroantha* Gagner. (секція *Fuscescentes* Pfitzer); *C. cristata* Lindl., *C. cumingii* Lindl. (секція *Coelogyne*); *C. fimbriata* Lindl., *C. ovalis* Lindl. (секція *Fuliginosae* Lindl.); *C. flaccida* Lindl., *C. huettneriana* Rchb. f., *C. trinervis* Lindl., *C. viscosa* Rchb.f. (секція *Flaccidae* Lindl.); *C. lawrenceana* Rolfe (секція *Lawrenceanae* D. A. Clayton); *C. lentiginosa* Lindl. (секція *Lentiginosae* Pfitzer); *C. pandurata* Lindl. (секція *Verrucosae* Pfitzer); *C. rochussenii* de Vriese, *C. tomentosa* Lindl. (секція *Tomentosae* Pfitzer); *C. speciosa* (Blume) Lindl. (секція *Speciosae* Lindl.); *C. tenasserimensis* Seidenf. (секція *Elatae* Pfitzer) інтродукованих у Фондовій оранжереї Національного ботанічного саду імені М.М. Гришка НАН України. Для порівняльного аналізу мікроморфології листка було використано також ювенільні рослини *C. lawrenceana*, розмножені в культурі *in vitro*.

Дослідження проводилися у Фондовій оранжереї та лабораторіях відділу тропічних та субтропічних рослин НБС імені М.М. Гришка НАН України, дослідження антимікробної активності проводили в Інституті біології та охорони середовища Поморської академії в Слупську під керівництвом д.б.н. (dr hab), професора Г.М. Ткаченко (Республіка Польща).

Рослини вирощували в умовах пасивного (у теплиці) експерименту при відносній вологості повітря 70–90 %, що підтримувалася шляхом регулярного зволоження, і природному освітленні.

Спостереження проводили протягом 9 років з 2010 по 2019 роки. Усі рослини утримували з однаковим режимом поливу, підживлень та освітлення. Для приготування субстрату використовували кору сосни та мох сфагнум.

При догляді за рослинами користувались загальноприйнятими у квітникарстві методиками [32; 68; 77; 78].

Ріст і розвиток рослин вивчали шляхом регулярних фенологічних спостережень і біометричних досліджень за загальноприйнятими методиками (51; 53; 62). Фенологічні спостереження проводили на 10 екземплярах, кожний з яких є технологічною посадковою одиницею – ділянка пагонової системи рослини, що висаджена в окрему ємність. Моніторинг модельних генеративно зрілих рослин в умовах оранжерей в період вегетації проводили щомісячно, в періоди квітування – щодня. При складанні морфологічних характеристик вегетативних та генеративних органів рослин використовували загальноприйняті схеми опису орхідей [77].

Для уточнення назв модельних видів рослин використовували роботи Seidenfaden (1992); Seidenfaden, Wood (1992); Аверьянов (1994) [1; 321; 322]. У роботі було використано систему *Orchidaceae*, яка була розроблена з урахуванням молекулярно-філогенетичних даних [299]. Назви дослідних видів роду *Coelogyne* наведено відповідно до World Checklist of Selected Plant Families (WCSP) (<http://wcsp.science.kew.org/> 2021) [378].

За допомогою загальноприйнятих методик фенологічних спостережень здійснювали моніторинг стану колекційних зразків дослідних видів. Для опису морфологічної будови використовували сучасну термінологію [31].

Вивчення вегетативних та репродуктивних органів проводили шляхом препарування та дослідження бруньок та пагонів за допомогою бінокулярної лупи МБС-1. Елементи квітки (гіностемій, ростелум, пиляк, оперкулюм, полінії) фотографували за допомогою стереомікроскопа STEMI 2000-C (Carl Zeiss, Німеччина) з дзеркальною фотокамерою Canon PowerShot G5. Графічна візуалізація будови пагонової системи виконана за допомогою програми Corel Draw.

Для характеристики вегетативних та генеративних органів використовували “Атласи з описової морфології вищих рослин” [4; 5; 6; 70; 71; 72; 73].

Мікроморфологію насінної оболонки 5 видів роду *Coelogyne* досліджували за допомогою методу електронної мікроскопії. При визначенні морфологічних типів насінин використовували класифікацію Dressler (1993) [164].

При дослідженні порівняльно-стоматографічного аналізу листової поверхні (епідермальних клітин, продихового апарату) були використані сформовані листки серединної формації 17 видів, з фондової колекції НБС ім. М.М. Гришка. Дослідження проводили за допомогою методів сканувальної електронної мікроскопії (SEM), світлової мікроскопії „Carl Zeiss Primo Star”, а також програми для обробки зображень AxioVision Rel. 4.7. (Carl Zeiss, Jena, Німеччина).

Для дослідження поверхні листової пластинки методом растрової електронної мікроскопії (SEM) матеріал фіксували у 4% розчині глутарового альдегіду (MERCK, Німеччина) [39], зневоджували шляхом проведення через суміші зростаючих концентрацій трет-Бутанолу (Scharlau Chemie, Іспанія). Зразки для дослідження витримували у 100 % трет-бутиловому спирті протягом 1 години при температурі – 10<sup>0</sup> С. Металеві бюкси із замороженими зразками розташовували на охолоджуваному до – 6<sup>0</sup> С столику у робочому об'ємі універсального поста ВУП-5М. При вакуумуванні робочого об'єму відбувалось висушування зразків внаслідок сублімації замороженого трет-бутилового спирту. Подальша підготовка зразків відбувалась за традиційною для SEM схемою. Після цього зразки досліджували за допомогою сканувальних електронних мікроскопів PEMMA-102 AT “SELMI” (м. Суми, Україна) і GSM-6700F (JEOL, Японія) в режимі вторинної електронної емісії, прискорюючій напрузі 8-30 кВ і робочій відстані 19-22 мм.

Морфометричні дослідження продихового апарату та основних епідермальних клітин проводили на відбитках епідерми, знятих із живих рослин методом реплік з використанням безбарвного лаку. Опис епідермальної поверхні листків дослідних видів проводили з використанням загальноприйнятої в цитології рослин термінології [8; 54; 58; 99]. Для характеристики форми (обрису та проекції) епідермальних клітин використовували класифікацію С. Ф.

Захаревича (1954) [36]. У роботі використана класифікація морфологічних типів продихів М.О. Баранової (1985) [7].

За мікрофотографіями визначали кількість епідермальних клітин та продихів у 15-20 кратній повторності, з розрахунком на 1 мм<sup>2</sup>, а також середнє значення, його похибку та коефіцієнт варіації (Cv, %) [35]. Слабким варіювання вважали, якщо коефіцієнт варіації не перевищував 10%, середнім – при 11-25% і низьким при >25% [50].

Продиховий індекс (S<sub>I</sub>) визначали тільки на нижній поверхні листка (листки гіпостоматичні) за формулою Willmer (1983):

$$S_I = \frac{S}{E + S} \times 100\%$$

S<sub>I</sub> - продиховий індекс;

S – кількість продихів на одиницю поверхні листка;

E – кількість основних епідермальних клітин, включаючи і побічні клітини, на тій же одиниці площі. [376].

Поперечні зрізи листків робили безпечною бритвою від руки за загальноприйнятими методиками [10; 59; 74].

Для дослідження анатомічних особливостей поперечних зрізів листкової пластинки на світловому мікроскопі матеріал брали з центральної частини. Матеріал фіксували протягом 48 годин у 70% етанолі [10; 59]. Ручні зрізи отримували за допомогою безпечного леза і поміщали у гліцерин [74].

Подвійне забарвлення проводили послідовно барвниками: 1 % розчином сафраніну (Китай) – 10 хв. і 0,5% розчином Астраблау (Fluka, Німеччина) – 1,5 хв., промиваючи після кожного етапу дистильованою водою, потім диференціювали у 96% етанолі протягом 1-5 хв. Отримані препарати заключали у гліцерин [10; 60].

Всі виміри проводили у мкм за допомогою ліцензійної програми AxioVision Rel. 4.7 (Carl Zeiss, Jena, Німеччина).

Математичну обробку даних проводили за допомогою комп'ютерної програми *Microsoft®Office Excel 2007* (11.8342.8341) SP 3 та методів статистичного аналізу [35; 50; 69].

При дослідженні антимікробної активності використовували листки і псевдобульби видів роду *Coelogyne*, які промивали, зважували, подрібнювали, і гомогенізували у 96% етанолі, метанолі, етилацетаті, гексані і дихлорметані (у співвідношенні 1:19) (5%-ий екстракт) при кімнатній температурі. Отже, для екстракції ми використовували п'ять видів розчинників для виділення активних речовин з листків *C. speciosa*. Антимікробну активність неочищеного екстракту зразків рослин оцінювали диско-дифузійним методом [101]. Культуру *Staphylococcus aureus* (ATCC 25923), локально ізольований метицилін-резистентний *Staphylococcus aureus* (MRSA) та *Pseudomonas. aeruginosa* (ATCC 27583) вирощували на чашках з TSA; суспендували у стерильному 0,9% сольовому розчині, з помутнінням, відрегульованим за стандартом 0,5 McFarland. Культуру інокулювали на чашки з агаром Мюллера-Хінтона Mueller-Hinton (MH) з подальшою аплікацією на рівномірній відстані один від одного стерильних дисків з 5% етанольними екстрактами целогін. Стерильні паперові диски, просочені 50 мкл розведеного екстракту, наносили на кожну з культуральних чашок (пластин). Після чого ізольовані бактерії інкубували при 37°C протягом 24 год. і спостерігали за зоною інгібування, продукованою антимікробною активністю *C. speciosa*. По закінченню інкубації реєстрували затримку росту за рахунок бактеріостатичної дії екстрактів. У кожному експерименті використовували диски з негативним контролем, просочені 50 мкл стерильного етанолу, метанолу, етилацетату, гексану і дихлорметану. Антимікробну активність кожного з екстрактів оцінювали в кінці інокульованого періоду шляхом вимірювання діаметру зони інгібування навколо кожного паперового диска в міліметрах. Для кожного екстракту проведено шість повторних випробувань. За діаметром зони затримки росту культури *S. aureus* робили висновок про її чутливість до екстрактів [101].

При дослідженні антимікотичної активності етанольних екстрактів листків та псевдобульб видів роду *Coelogyne* щодо *Candida albicans* використовували клінічні штами *C. albicans*, диференційовані від інших видів *Candida* та *Cryptococcus* завдяки своїй здатності рости на формулі Левіна на агарі ЕМВ, а також утворювати зародкові трубочки протягом 3 годин, а псевдогіфи і клітини, що діляться – через 18–24 годин при інкубації 35°C в 5% – 10% CO<sub>2</sub>.

Використовуючи стерильний тампон, чашки з агаром з декстрозою Сабуро рівномірно інокулювали суспензією *C. albicans*. Стерильні диски з фільтрувального паперу (діаметр 6 мм), просочені екстрактами, накладали на кожну культуральну пластину на рівній відстані одна від одної. Така ж кількість стерильного етанолу додавали в якості контролю. Потім планшети інкубували при 27°C протягом 48 годин. Протигрибкову активність оцінювали шляхом вимірювання діаметра зон пригнічення в мм. Всі планшети були виготовлені в трьох примірниках, і експерименти були повторені вісім разів (n=8).

Всі статистичні розрахунки проводили на окремих даних від кожного бактеріального штаму. Для визначення чутливості або резистентності бактерій були використані наступні критерії відносно діаметру зони: дуже чутливі (S)  $\geq$  15 мм, помірно-чутливі (I) = 11-14 мм і малочутливі (R)  $\leq$  10 мм [278].

## РОЗДІЛ 3

**БУДОВА РЕПРОДУКТИВНИХ ОРГАНІВ ТА ОСОБЛИВОСТІ  
РЕПРОДУКЦІЇ ВИДІВ РОДУ *COELOGYNE* LINDL. ЗА УМОВ  
ОРАНЖЕРЕЙНОЇ КУЛЬТУРИ**

**3.1. Морфологічні особливості репродуктивних органів видів\_роду *Coelogyne* Lindl.**

Суцвіття у дослідних видів – пряма або звисаюча китиця; за довжиною значно варіює – від великої у *C. tomentosa* ( $33,90 \pm 3,91$ ) см, *C. rochussenii* ( $32,08 \pm 3,76$ ) см завдовжки, до невеликої у *C. fimbriata* ( $5,68 \pm 1,09$ ) см, *C. ovalis* ( $6,22 \pm 1,46$ ) см завдовжки. У переважній більшості дослідних видів суцвіття малоквіткове – від 1–2 (у *C. fimbriata*, *C. ovalis*, *C. speciosa*) до 10 квіток (у *C. flaccida*, *C. huettneriana*). І тільки у двох видів наявні багатоквіткові суцвіття – *C. tomentosa* (до 19 квіток) та у *C. rochussenii* (до 34 квіток), які розкриваються одночасно або послідовно (рис. 3.1.1).

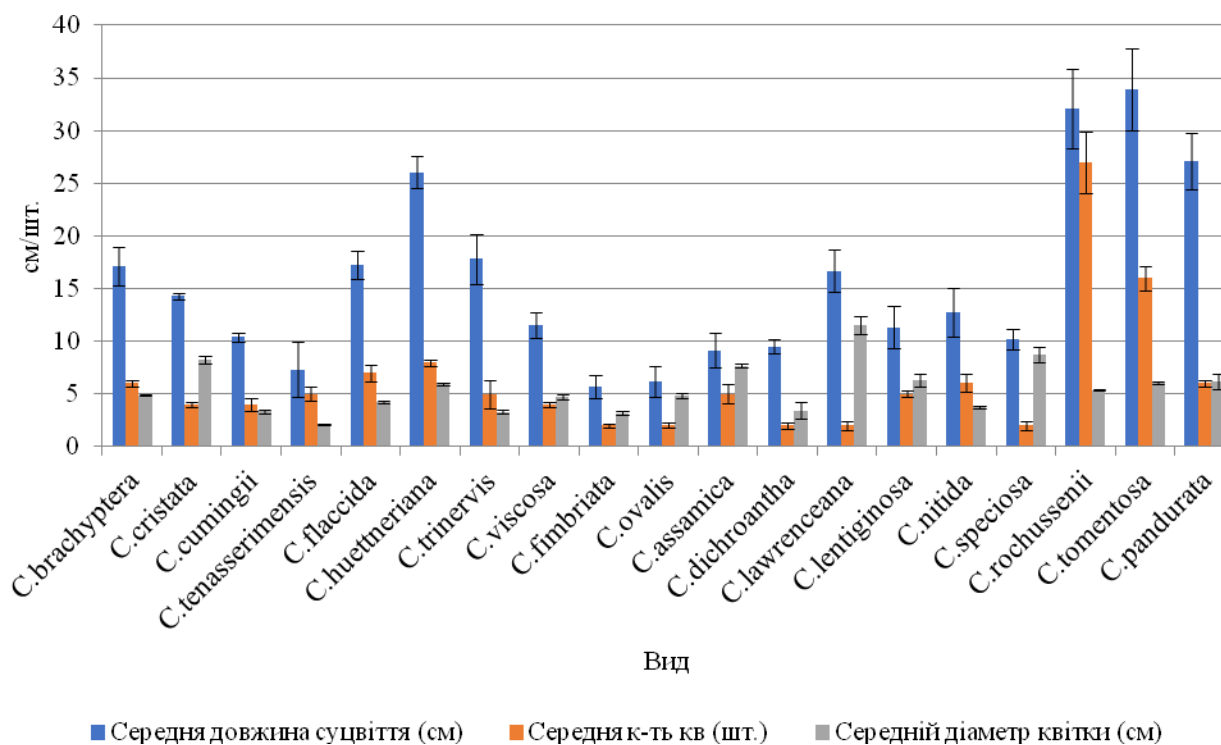


Рис. 3.1.1. Морфометричні показники генеративної частини пагона дослідних видів роду *Coelogyne* (см/шт.)

За типом розвитку у видів рослин роду *Coelogyne* суцвіття може бути гетерантним, гістерантним, протерантним або синантним (рис. 3.1.2).

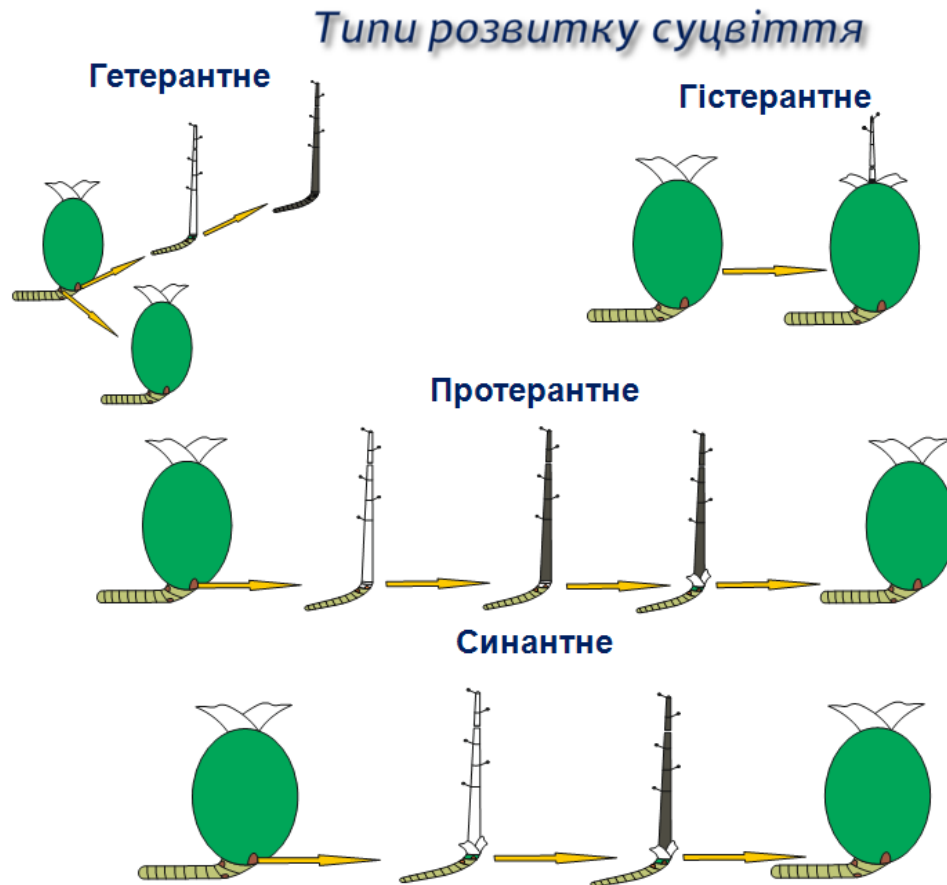


Рис. 3.1.2. Типи розвитку суцвіть у видів роду *Coelogyne*

Квітки целогін, як правило, запашні, дрібні, малопомітні або, рідше, досить великі та яскраві, середній діаметр яких коливається в межах від  $2,12 \pm 0,06$  см (*C. tenasserimensis*) до  $11,50 \pm 0,87$  см (*C. lawrenceana*). Забарвлення варіює від білого, жовтого до зеленого або коричневого, часто з жовтими, коричневими, чорними плямами і цятками на губі. Квітки розміщені на квітконіжках від  $1,12 \pm 0,11$  см у *C. trinervis*, до  $4,32 \pm 0,28$  см завдовжки у *C. pandurata*, які при основі дещо розширені. Приквіткові брактеї варіюють від  $1,69 \pm 0,06$  см у *C. tomentosa* до  $3,00 \pm 0,08$  см у *C. speciosa* завдовжки та від  $0,35 \pm 0,05$  см у *C. fimbriata* до  $1,30 \pm 0,10$  см у *C. lentiginosa* завширшки.



Квітка типової будови, яка складається з двох кіл оцвітини – зовнішнього та внутрішнього.

Зовнішнє коло утворене трьома чашолистками, які часто сильно ввігнуті – одним дорсальним та двома латеральними. Дорсальний чашолисток дещо більший за розмірами за латеральні і варіює від  $1,15 \pm 0,05$  см завдовжки та  $0,35 \pm 0,10$  см завширшки (латеральні  $1,15 \pm 0,21$  см завдовжки та  $0,35 \pm 0,08$  см завширшки) у *C. tenasserimensis*, до  $7,10 \pm 0,12$  см завдовжки та  $2,50 \pm 0,14$  см завширшки (латеральні  $7,00 \pm 0,17$  см завдовжки та  $2,10 \pm 0,08$  см завширшки) у *C. lawrenceana*.

Внутрішнє коло утворене трьома пелюстками, які здебільшого набагато вужчі, ніж чашолистки – від  $1,15 \pm 0,21$  см у *C. tenasserimensis* до  $7,00 \pm 0,12$  см завдовжки у *C. lawrenceana* та від  $0,10 \pm 0,24$  см у *C. dichroantha* до  $1,27 \pm 0,07$  см завширшки у *C. pandurata*. Нижня пелюстка перетворена на губу і виконує функцію приваблення запилювачів.

Губа, зазвичай, трилопатева, завдовжки від  $1,15 \pm 0,32$  см у *C. tenasserimensis* до  $4,58 \pm 0,06$  см у *C. speciosa*.

Колонка довга, відкрита, дугоподібна, від  $1,15 \pm 0,05$  см у *C. fimbriata* до  $3,43 \pm 0,05$  см у *C. speciosa* завдовжки. Полініїв – дві пари.

Фенологічні спостереження показали, що переважна більшість дослідних видів квітує в зимовий період (11 видів) – *C. assamica*, *C. cristata*, *C. fimbriata*, *C. flaccida*, *C. lawrenceana*, *C. lentiginosa*, *C. ovalis*, *C. rochussenii*, *C. speciosa*, *C. tomentosa*, *C. viscosa*; дещо менше видів – у осінній період (10 видів) – *C. assamica*, *C. cumingii*, *C. fimbriata*, *C. lentiginosa*, *C. ovalis*, *C. pandurata*, *C. rochussenii*, *C. speciosa*, *C. tomentosa*, *C. trinervis*; весною (7 видів) – *C. brachyptera*, *C. dichroantha*, *C. huettneriana*, *C. lawrenceana*, *C. lentiginosa*, *C. tenasserimensis*, *C. viscosa*; влітку тільки 3 види – *C. huettneriana*, *C. speciosa*, *C. tomentosa* (рис. 3.1.3).

Слід відмітити що, види *C. speciosa*, та *C. tomentosa* з широким діапазоном цвітіння – протягом року мають декілька періодів цвітіння. Крім цього, нами були відмічені види, які щороку масово квітували, це –

*C. brachyptera*, *C. fimbriata*, *C. flaccida*, *C. huettneriana*, *C. lentiginosa*, *C. ovalis*, *C. rochussenii*, *C. speciosa* та *C. tomentosa*, що свідчить про високу адаптивність до умов закритого ґрунту.

місяці Вид	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
<i>C. assamica</i>										+	+	+
<i>C. brachyptera</i>			+	+	+							
<i>C. cristata</i>	+	+										
<i>C. cumingii</i>										+		
<i>C. dichroantha</i>				+	+							
<i>C. fimbriata</i>	+									+	+	+
<i>C. flaccida</i>	+	+										
<i>C. huettneriana</i>			+	+	+	+						
<i>C. lawrenceana</i>		+	+									
<i>C. lentiginosa</i>		+	+								+	
<i>C. nitida</i>	+											+
<i>C. ovalis</i>	+	+								+	+	+
<i>C. pandurata</i>										+		
<i>C. rochussenii</i>	+	+									+	
<i>C. speciosa</i>	+					+			+	+	+	+
<i>C. tenasserimensis</i>			+									
<i>C. tomentosa</i>	+				+	+				+	+	+
<i>C. trinervis</i>									+	+		
<i>C. viscosa</i>	+	+	+									

Рис. 3.1.3. Фенологія цвітіння видів роду *Coelogyne*

Цікаві дані щодо тривалості цвітіння першої квітки, що розкрилася та останньої квітки. При дослідженні тривалості цвітіння окремих квіток в суцвітті було виявлено, що квітки розкриваються в акропетальному напрямку. В більшості випадків квітка, що розкрилася першою, більш тривалий час і квітує, а квітка, що розкривається останньою – квітує менше.

При утриманні за умов оранжерейної культури переважна більшість видів виявляють облігатну самонесумісність, що робить неможливим отримання життєздатного насіння при обмеженій кількості екземплярів у колекції. Але разом з тим, деякі види, такі як: *Coelogyne ovalis*, *Coelogyne speciosa* та *Coelogyne viscosa* самосумісні і дають життєздатне насіння.

**3.1.1. *Coelogyne fimbriata* Lindl.** Квітки розкриваються послідовно. Квітконіжка завдовжки до 1,9 см. Приквіткові брактеї до 2,0 см завдовжки, до 0,4 см завширшки. Квітки діаметром 2,7–3,6 см, світло-жовті або зеленкувато-жовті. Чашолистки ланцетоподібні, загострені, дорсальний та латеральні практично однакові за формою та розмірами – 1,7–1,9 см завдовжки, 0,6–1,0 см завширшки. Пелюстки лінійні, загострені, дещо відігнуті, 1,5–1,8 см завдовжки, 0,1–0,2 см завширшки. Губа трилопатева, 1,6–1,8 см завдовжки, 0,7–1,0 см завширшки. Бічні лопаті вертикальні, закруглені; середня лопать з торочкуватим краєм, біло-жовта з коричневими плямами і жилками та двома хвилястими гребенями. Колонка відкрита, дугоподібна, жовтувата 1,1–1,2 см завдовжки, 0,3–0,4 см завширшки. Ковпачок жовтий, до 3,5 мм завдовжки, 2,5 мм завширшки, полінії жовті, до 1,7 мм завдовжки, 0,9 мм завширшки, прилипальце пухке, біло-жовте (рис. 3.1.1.1).

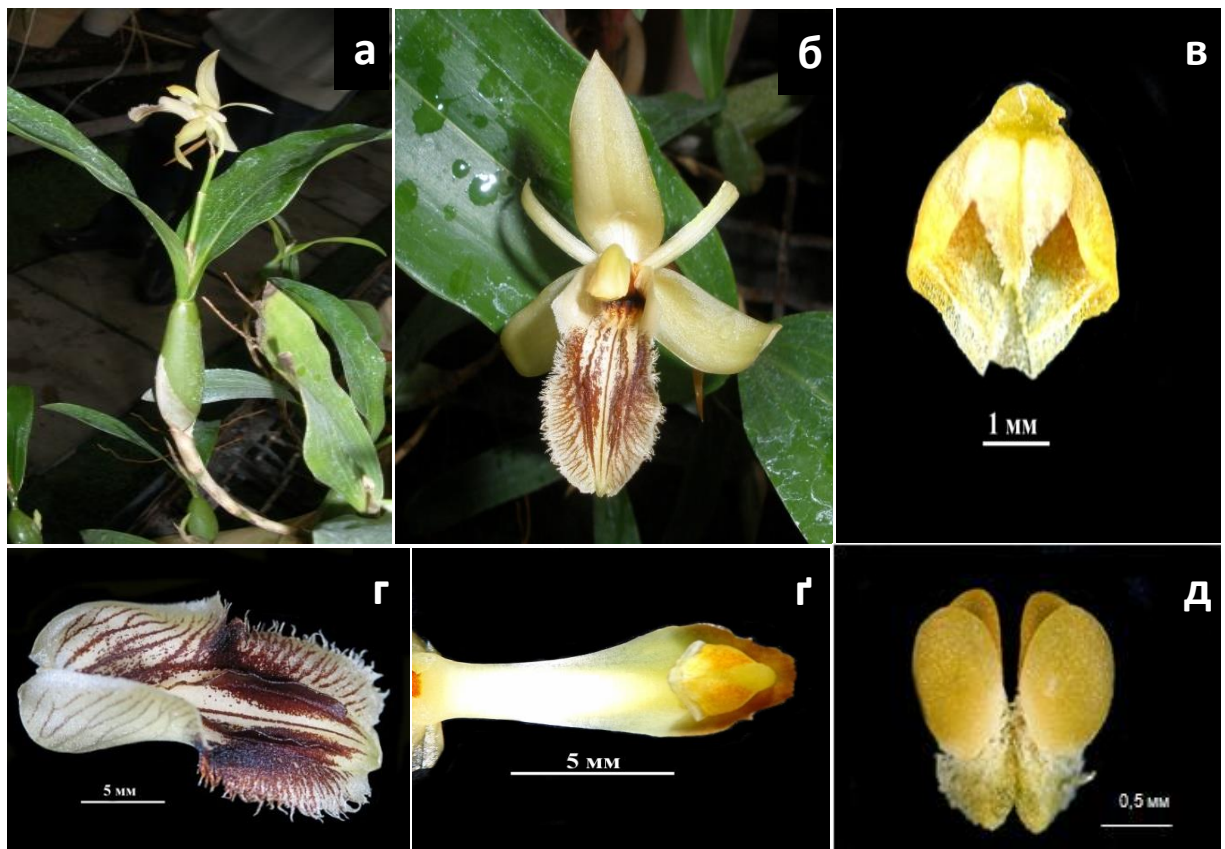


Рис. 3.1.1.1. *Coelogyne fimbriata*: а – суцвіття; б – квітка; в – ковпачок; г – губа; г– колонка; д – полінії

В наших умовах *C. fimbriata* квітує щороку у жовтні–січні. Тривалість цвітіння – до 3 тижнів, причому тривалість цвітіння однієї квітки триває 1 тиждень [29; 45; 46].

Розкривання наступної квітки починається через декілька днів після відцвітання 1-ої (рис. 3.1.1.2).

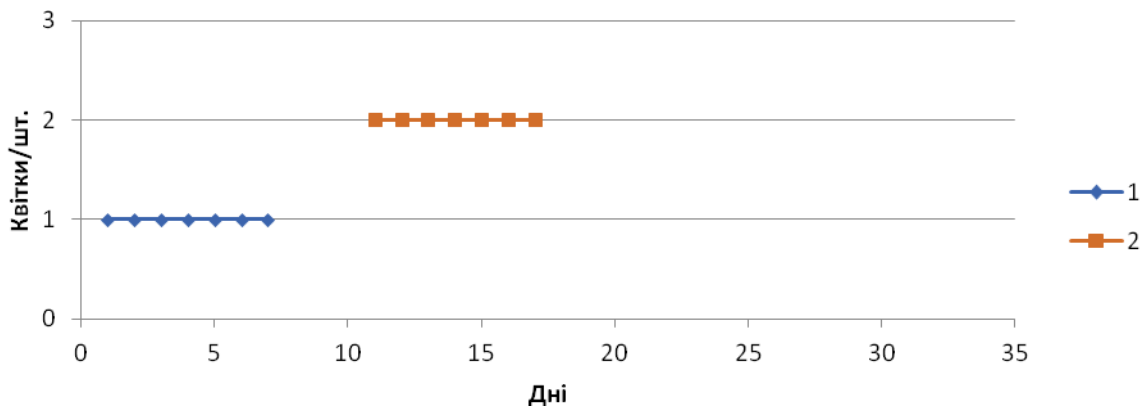


Рис. 3.1.1.2. Тривалість цвітіння *Coelogyne fimbriata*

**3.1.2. *Coelogyne ovalis* Lindl.** Квітконіжка пряма, до 1,8 см завдовжки. Квітки діаметром 3,1–6,1 см, світло-жовті, розкриваються послідовно. Чашолистки овально-ланцетоподібні, гострі, за довжиною однакові (2,0–3,5 см), завширшки дорсальний дещо більший за латеральні, 0,8–1,2 та 0,7–1,0 см відповідно. Пелюстки лінійні, ниткоподібні, гострі, 1,6–2,9 см завдовжки, 0,1–0,2 см завширшки. Губа трилопатева, війчаста, 1,8–3,2 см завдовжки, 0,7–1,5 см завширшки.

Бічні лопаті видовжені або трикутні, війчасті. Середня лопать овальна, коротко-війчаста, торочкувата, з двома киями. Колонка відкрита, дугоподібна, відкрита, жовтувата, 1,3–2,1 см завдовжки, 0,4–0,5 см завширшки. Ковпачок жовтий, до 3,5 мм завдовжки, 3,0 мм завширшки, полінії жовті, до 1,9 мм завдовжки, 0,8 мм завширшки, прилипальце пухке, жовте (рис. 3.1.2.1) [44; 45; 46].

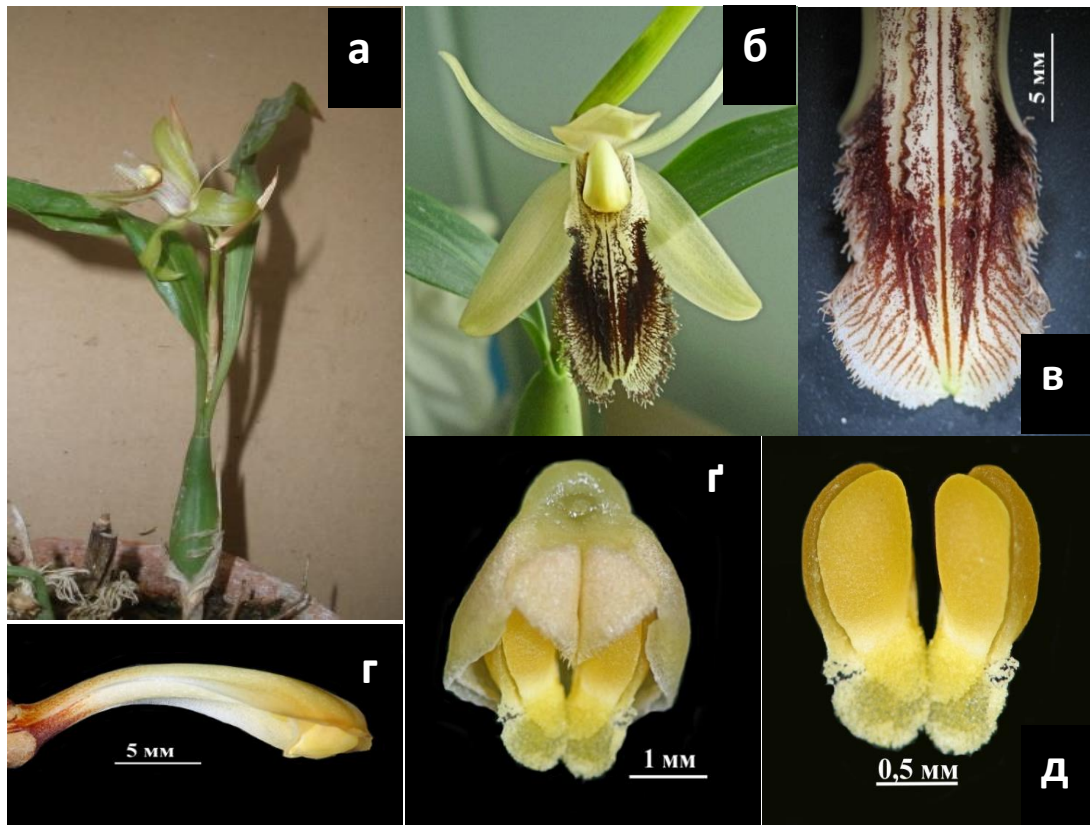


Рис. 3.1.2.1. *Coelogyne ovalis*: а – суцвіття; б – квітка; в – губа; г – колонка; г – ковпачок; д – полінії

В наших умовах *C. ovalis* квітує щороку у жовтні–лютому. Тривалість цвітіння – від 2 до 4 тижнів, тривалість однієї квітки триває тиждень.

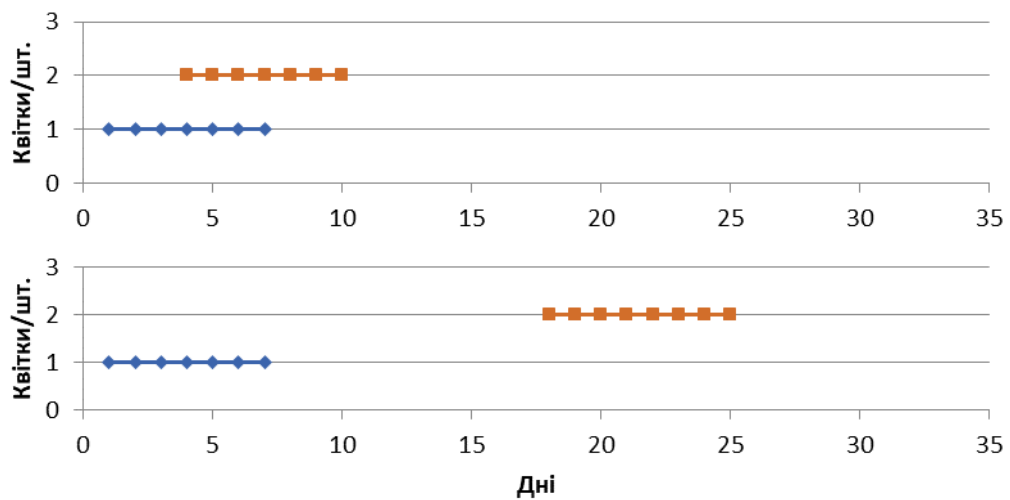


Рис. 3.1.2.2. Тривалість цвітіння *Coelogyne fimbriata*: а – одночасне розкриття квіток; б – послідовне розкриття квіток

Причому наступна квітка може розкриватись як на 4-й день після розкривання 1-ої, так і через 10 днів після відцвітання 1-ої (рис. 3.1.2.2).

Плід коробочка. Плід завдовжки до 3,7 см та завширшки до 1,4 см. Термін дозрівання плоду складає 1 рік і 8 місяців (рис. 3.1.2.3). Визначали життєздатність насіння на наявність зародка десятьма виборками, в кожній виборці по 100 насінин, на збільшенні 20/0,65. Вимірювання насінин та зародків проводили у мікрометрах.

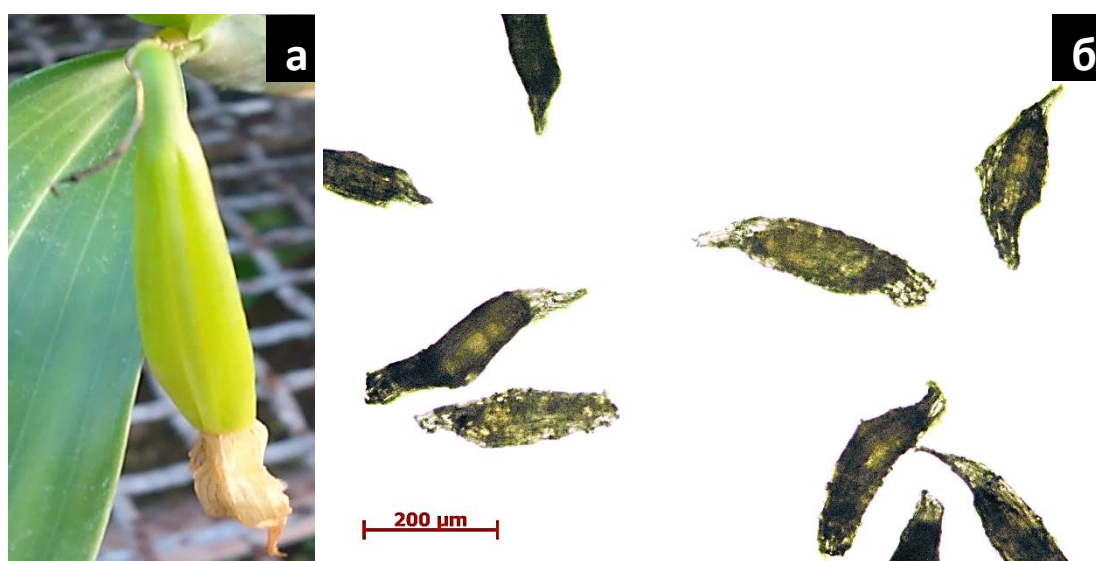


Рис. 3.1.2.3. *Coelogyne ovalis*: а – плід; б – насіння

Кількість насінин із зародками варіює від 95% до 99%, що свідчить про високу життєздатність насіння (рис. 3.1.2.4).

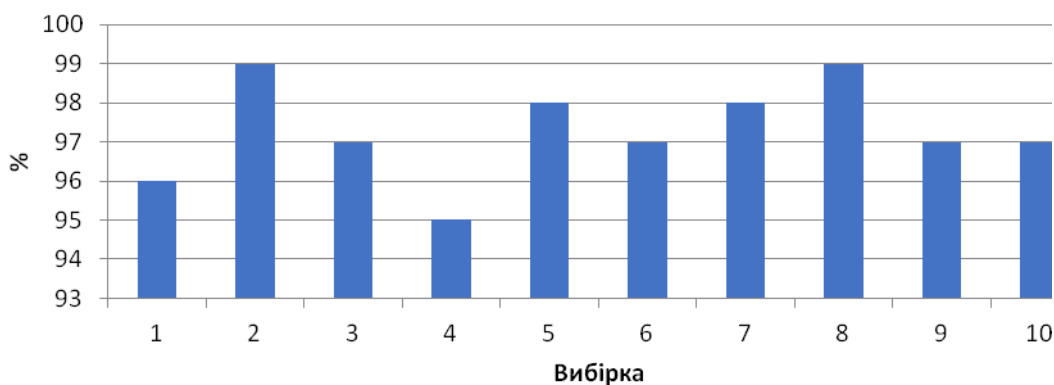


Рис. 3.1.2.4. Життєздатність насіння *Coelogyne ovalis* у %

Форма насінини циліндрична, завдовжки від 234,99 мкм до 470,10 мкм, завширшки від 61,09 мкм до 106,24 мкм; зародок темний, великий, від 139,54 мкм до 309,23 мкм завдовжки та від 48,84 мкм до 98,94 мкм завширшки (табл. 3.1).

Таблиця 3.1

**Морфометричні показники стерильної частини насінини *Coelogyne ovalis***

**( $M \pm m$ )**

	довжина				ширина			
	середнє	min	max	Cv, %	середнє	min	max	Cv, %
насіння	363,60±5,21	234,99	470,1	14	81,75±1,09	61,09	106,24	13
зародок	228,03±3,16	139,54	309,23	13	73,33±0,99	48,84	98,94	13

**3.1.3. *Coelogyne huettneriana* Rchb. f.** Квітконіжка ребриста, до 4,4 см завдовжки. Приквіткові брактії до 2,6 см завдовжки, до 1,5 см завширшки. Квітки діаметром 5,6–6,3 см, білі, розкриваються одночасно. Дорсальний чашолисток дорівнює бічним – 2,7–3,3 см завдовжки, 1,0–1,3 см завширшки. Пелюстки за довжиною такі самі, як чашолистки, але майже вдвічі вужчі (0,5–0,6 см). Губа трилопатева, біла, з жовто-коричневими смугами, 1,6–2,8 см завдовжки, 0,7–1,0 см завширшки.

Бічні лопаті тупі, середня лопать з трьома дрібнозубчастими гребенями та гострою відігнутою верхівкою. Колонка відкрита, дугоподібна, біла, 1,3–1,6 см завдовжки, 0,5–0,6 см завширшки. Ковпачок білий, до 2,5 мм завдовжки, 2,0 мм завширшки, полінії жовті, 1,9 мм завдовжки, 0,9 мм завширшки, прилипальце пухке, біло-жовте (рис. 3.1.3.1) [45; 46].

В наших умовах *C. huettneriana* квітує щороку у березні–квітні [27; 29]. Тривалість цвітіння – 3–4 тижні.

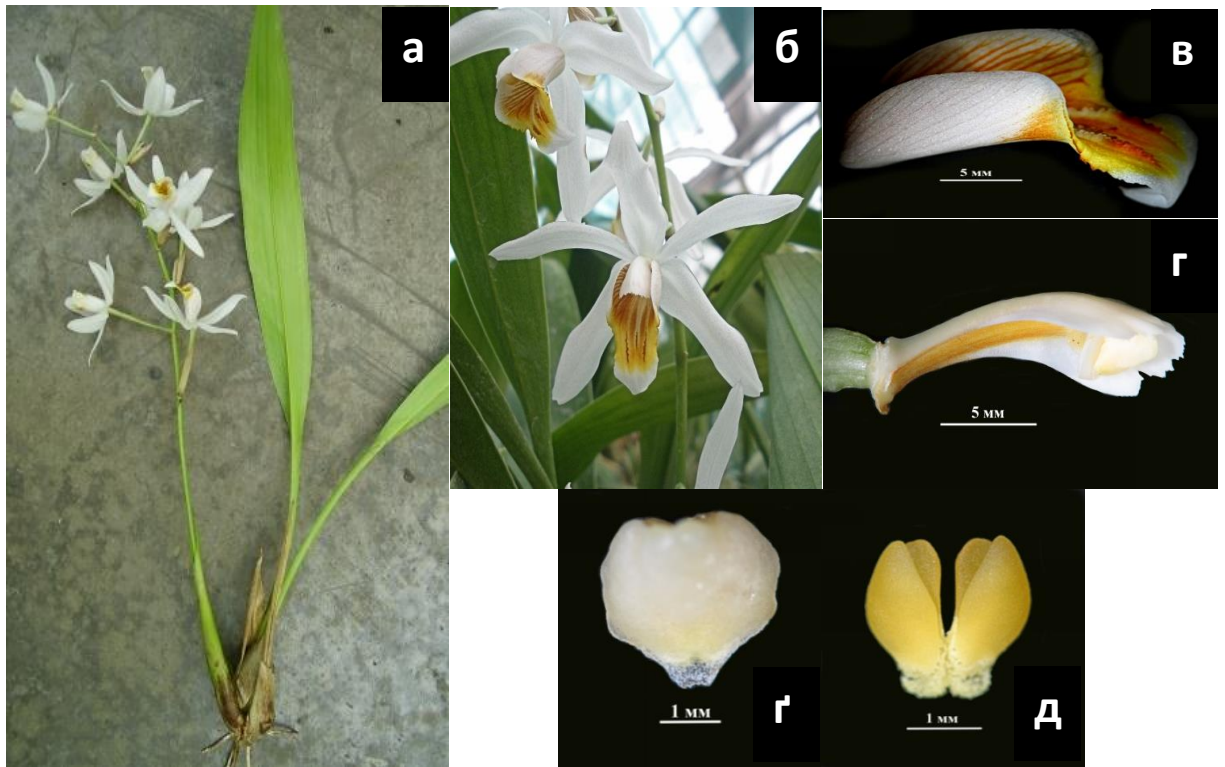


Рис. 3.1.3.1. *Coelogyne huettnneriana*: а – суцвіття; б – квітка; в – губа; г – колонка; г– ковпачок; д – полінії

Тривалість цвітіння однієї квітки в межах суцвіття складає від 17 до 27 днів, причому з моменту відкриття 1-ої квітки і до останньої складало від 3 до 9 днів (рис. 3.1.3.2).

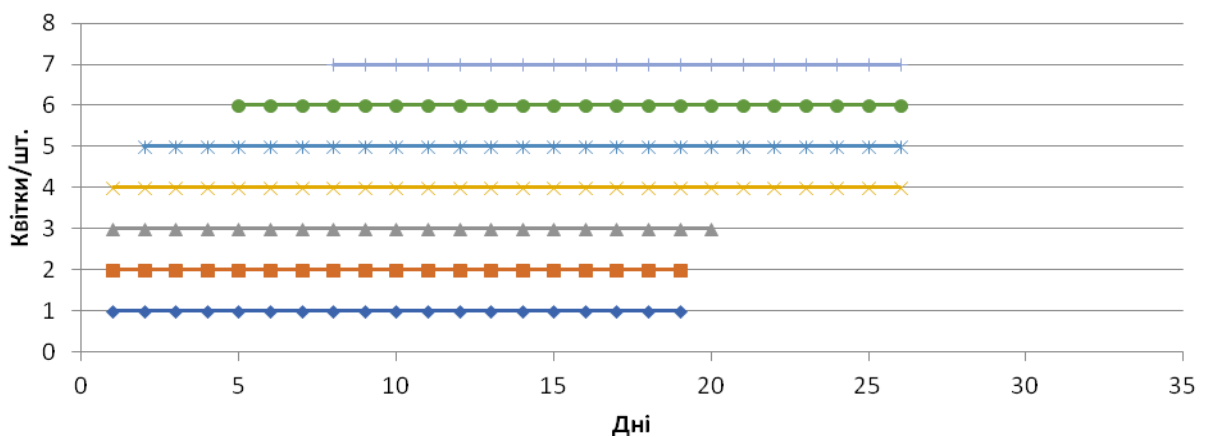


Рис. 3.1.3.2. Тривалість цвітіння *Coelogyne huettnneriana*



**3.1.4. *Coelogyne speciosa* (Blume) Lindl.** Квітконіжка пряма, до 2,1 см завдовжки. Квітки діаметром 4,7–11,0 см, зеленкувато-жовті, майже прозорі, з мускусним запахом, розкриваються послідовно. Чашолистки видовжено-ланцетоподібні, загострені, дорсальний нависає над колонкою, за довжиною однакові (4,7–5,6 см), завширшки дорсальний дещо більший, ніж латеральні – 1,1–2,0 та 1,1–1,6 см відповідно. Пелюстки лінійні, відігнуті, 4,4–5,4 см завдовжки та 0,2–0,3 см завширшки. Губа трилопатева, біла з коричневими жилками, 4,3–4,9 см завдовжки, 1,8–2,4 см завширшки. Бічні лопаті тупі, зубчасті, середня – ширококігтеподібна, з одним коротким та двома довгими опушеними гребенями. Колонка відкрита, дугоподібна, біла, 3,3–3,8 см завдовжки, 0,8–1,1 см завширшки. Ковпачок білий, до 6,8 мм завдовжки, до 6,2 мм завширшки, полінії жовті, до 2,1 мм завдовжки, до 1,1 мм завширшки, прилипальце пухке, біло-жовте (рис. 3.1.4.1) [45; 46].

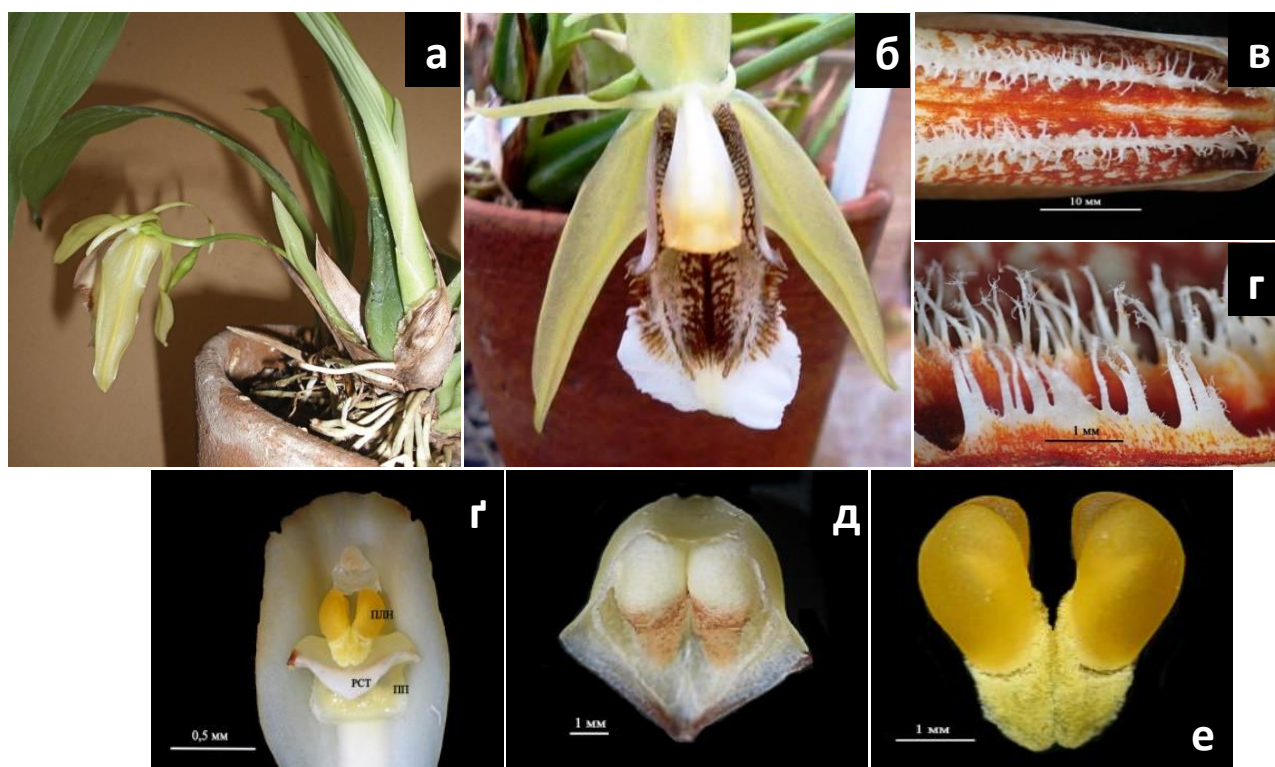


Рис. 3.1.4.1. *Coelogyne speciosa*: а – суцвіття; б – квітка; в–г – губа; г – колонка; д – ковпачок; е – полінії

В наших умовах *C. speciosa* квітує щороку у вересні–січні [23; 43]. Тривалість цвітіння – від 2 до 6 тижнів, але слід зазначити, що ми відмірювали час цвітіння з моменту розкриття 1-ої квітки і до відцвітання останньої квітки в межах одного суцвіття. З моменту розкриття 1-ої квітки до розкриття наступної проходило 5–20 днів. Тривалість цвітіння однієї квітки 8–9 днів (рис. 3.1.4.2).

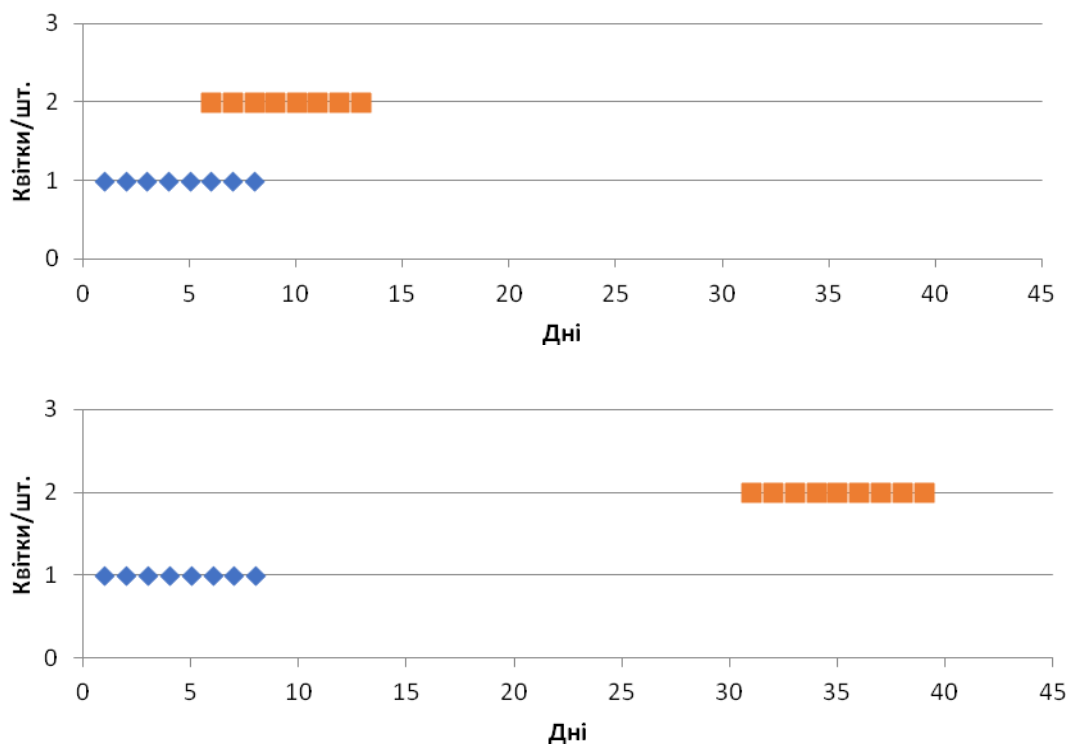


Рис. 3.1.4.2. Тривалість цвітіння *Coelogyne speciosa*: а – одночасне розкриття квіток; б – послідовне розкриття квіток

**3.1.5. *Coelogyne viscosa* Rchb. f.** Квітконіжка пряма, до 3,0 см завдовжки. Приквіткові брактеї до 3,7 см завдовжки, до 1,0 см завширшки. Квітки діаметром 4,0–5,9 см, білі, з жовтим та коричневим забарвленням на губі, розкриваються одночасно. Чашолистки видовжено-ланцетоподібні, загострені, за довжиною однакові (2,7–3,2 см), завширшки дорсальний дещо більший за латеральні – 0,7–1,1 та 0,7–0,9 см, відповідно. Пелюстки лінійно-ланцетоподібні, загострені, 2,4–2,9 см завдовжки та 0,4–0,7 см завширшки. Губа трилопатева, біла з жовтогарячо-жовтими верхівками бічних лопатей та основою середньої лопаті, темно-коричневі жилки на бічних лопатях та темно-коричневі кілі на середній

лопаті. Середня лопать губи з трикутною гострою верхівкою, 1,5–2,2 см завдовжки, 0,5–0,8 см завширшки. Колонка відкрита, дугоподібна, біла, 1,5–1,7 см завдовжки, 0,4–0,6 см завширшки. Ковпачок білий, до 5,3 мм завдовжки, до 3,4 мм завширшки, полінії жовті, видовжені, до 2 мм завдовжки, 0,8 мм завширшки, прилипальце пухке, біло-жовте (рис. 3.1.5.1) [45; 46].

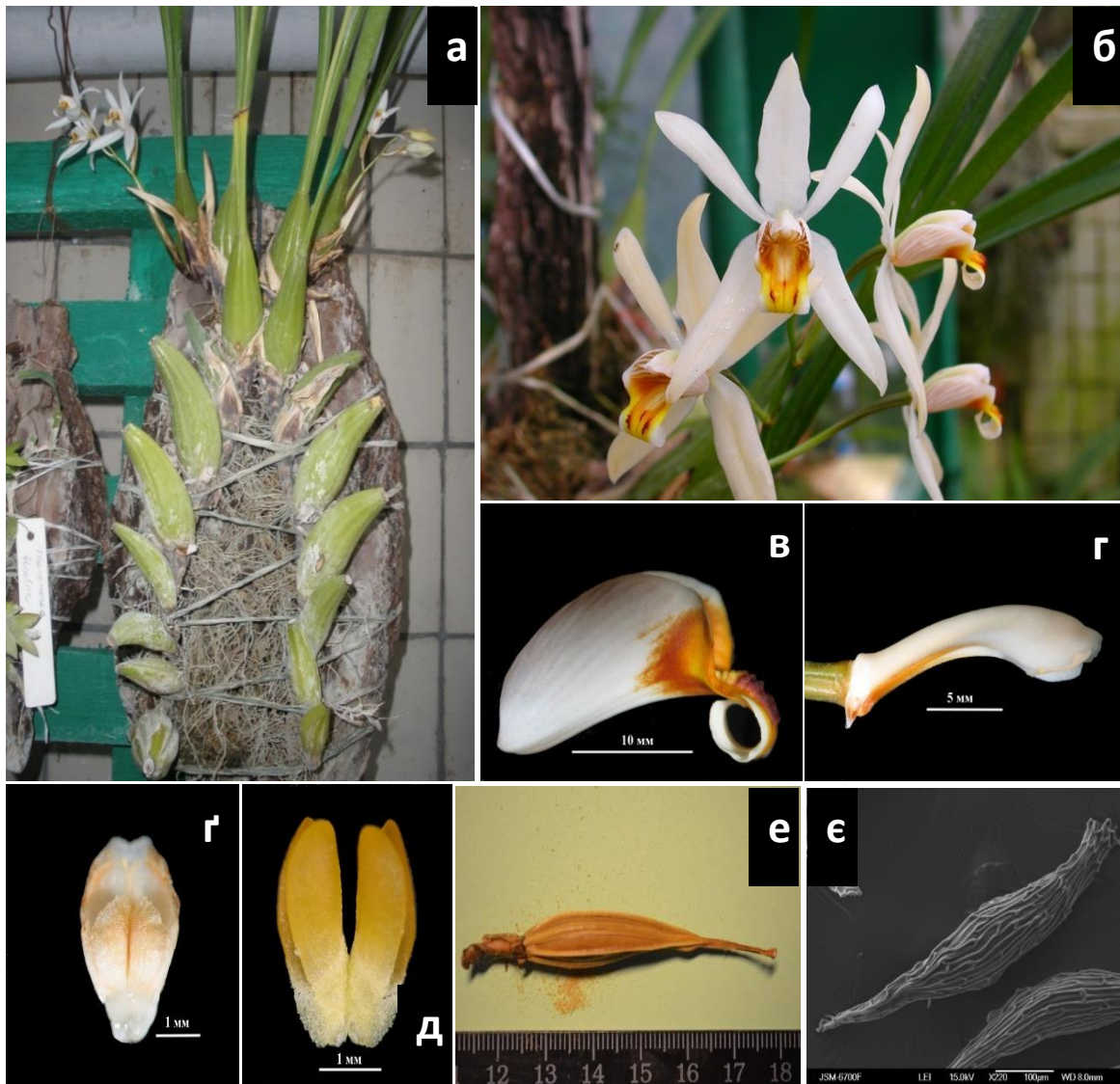


Рис. 3.1.5.1. *Coelogyne viscosa*: а – суцвіття; б – квітка; в – губа; г – колонка; г – ковпачок; д – полінії; е – плід; є – насіння

В наших умовах *C. viscosa* квітує щороку з січня по березень. Тривалість цвітіння – близько трьох тижнів. Тривалість цвітіння однієї квітки від 17 до 19

днів. Час з моменту розкриття 1-ої квітки до останньої становить до 3 днів (рис. 3.1.5.2).

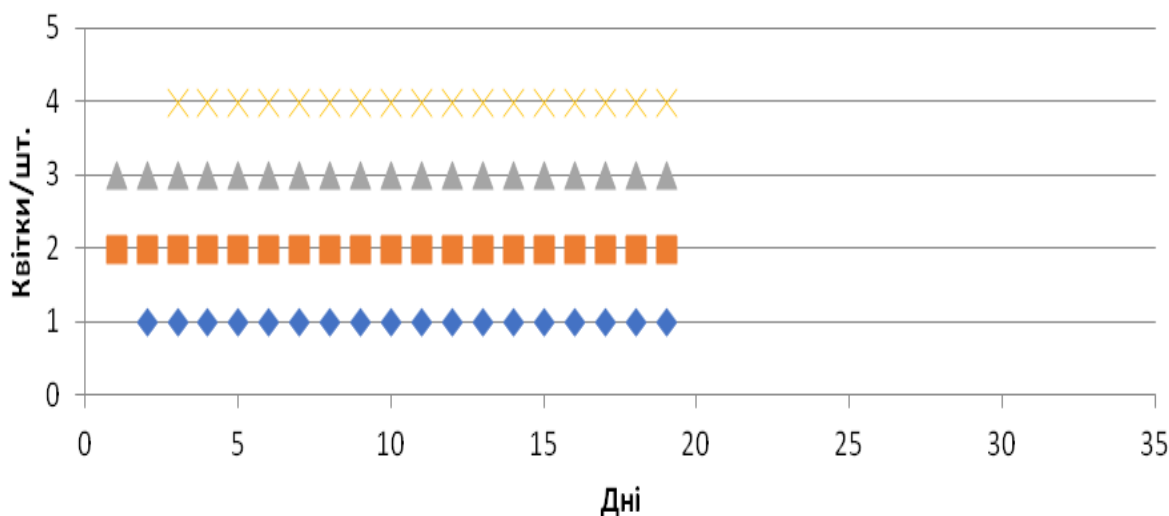


Рис. 3.1.5.2. Тривалість цвітіння *Coelogyne viscosa*

**3.1.6. *Coelogyne cristata* Lindl.** Квітконіжка пряма, до 3,5 см завдовжки. Квітки білі, запашні, діаметром 5,1–9,5 см, розкриваються одночасно. Чашолистки та пелюстки вузько-еліптично-видовжені, хвилясті по краю, загострені. Дорсальний чашолисток 4,0–5,4 см завдовжки, 0,9–1,4 см завширшки, бічні чашолистки – 4,0–5,3 см завдовжки, 0,9–1,3 см завширшки. Пелюстки – 2,6–4,9 см завдовжки, 0,8–1,4 см завширшки. Губа трилопатева, біла з жовтими киями між бічними лопатями, 3,1–4,2 см завдовжки, 0,9–1,9 см завширшки, бічні лопаті великі, округлі. Середня лопать майже округла, з золотаво-жовтими торочкуватими гребенями. Колонка відкрита, біла дугоподібна, 2,5–3,7 см завдовжки, 0,5–0,9 см завширшки. Ковпачок жовтуватий, майже округлий, до 6,1 мм завдовжки, 5,0 мм завширшки, полінії жовті, до 2,3 мм завдовжки, 1,1 мм завширшки, прилипальце пухке, білувате (рис.3.1.6.1) [45; 46].

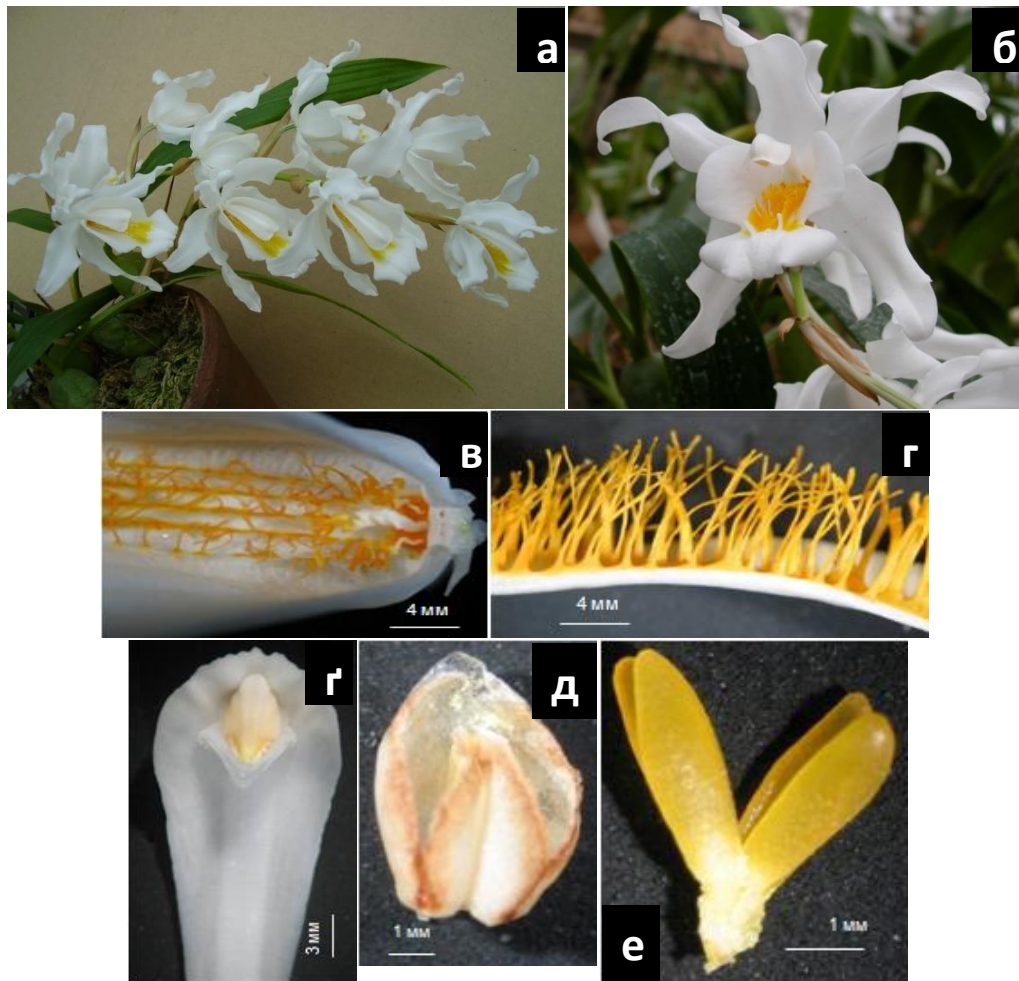


Рис. 3.1.6.1. *Coelogyne cristata*: а – суцвіття; б – квітка; в, г – губа; г– колонка; д – ковпачок; е – полінії

В наших умовах *C. cristata* квітує не регулярно, період цвітіння припадає на грудень–січень. Цвітіння триває близько трьох тижнів. Тривалість цвітіння однієї квітки становить від 11 до 20 днів. Час з моменту розкриття 1-ої квітки і до останньої становить від 7 до 11 днів (рис. 3.1.6.2).

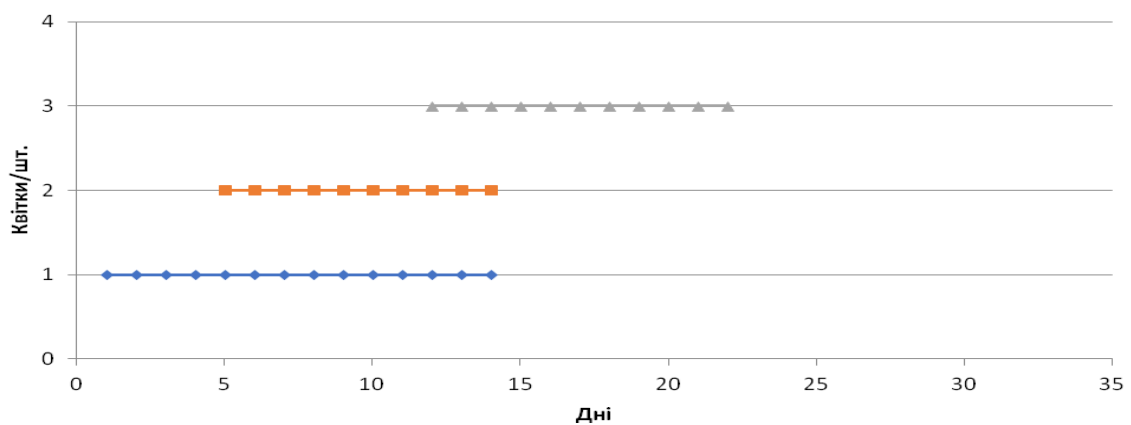


Рис. 3.1.6.2. Тривалість цвітіння *Coelogyne cristata*

**3.1.7. *Coelogyne flaccida* Lindl.** Квітконіжка пряма, ребриста, розширена до основи квітки, до 2,7 см завдовжки. Приквіткові брактелі до 4,2 см завдовжки, 0,7 см завширшки. Квітки діаметром 2,9–5,0 см, розкриваються одночасно. Чашолистки білі, загострені, ланцетоподібні. Дорсальний чашолисток 1,8–2,8 см завдовжки, 0,5–1,0 см завширшки, бічні чашолистки – відповідно 1,8–2,7 і 0,5–0,9 см. Пелюстки вузькі, 1,6–2,4 см завдовжки, 0,3–0,4 см завширшки, кінчики дещо відігнуті. Губа трилопатева, 1,2–1,9 см завдовжки, 0,6–0,9 см завширшки. Бічні лопаті прямі, тупі; середня лопать хвиляста, з гострим загнутим назад кінчиком, трьома хвилястими гребенями, біла з коричневими смугами. Колонка дугоподібна, відкрита, біла, 1,2–2,3 см завдовжки, 0,3–0,4 см завширшки. Ковпачок білий, до 3,0 мм завдовжки, 2,0 мм завширшки, полінії жовті, до 2,0 мм завдовжки, 0,7 мм завширшки, прилипальце пухке, жовте (рис. 3.1.7.1) [45; 46].

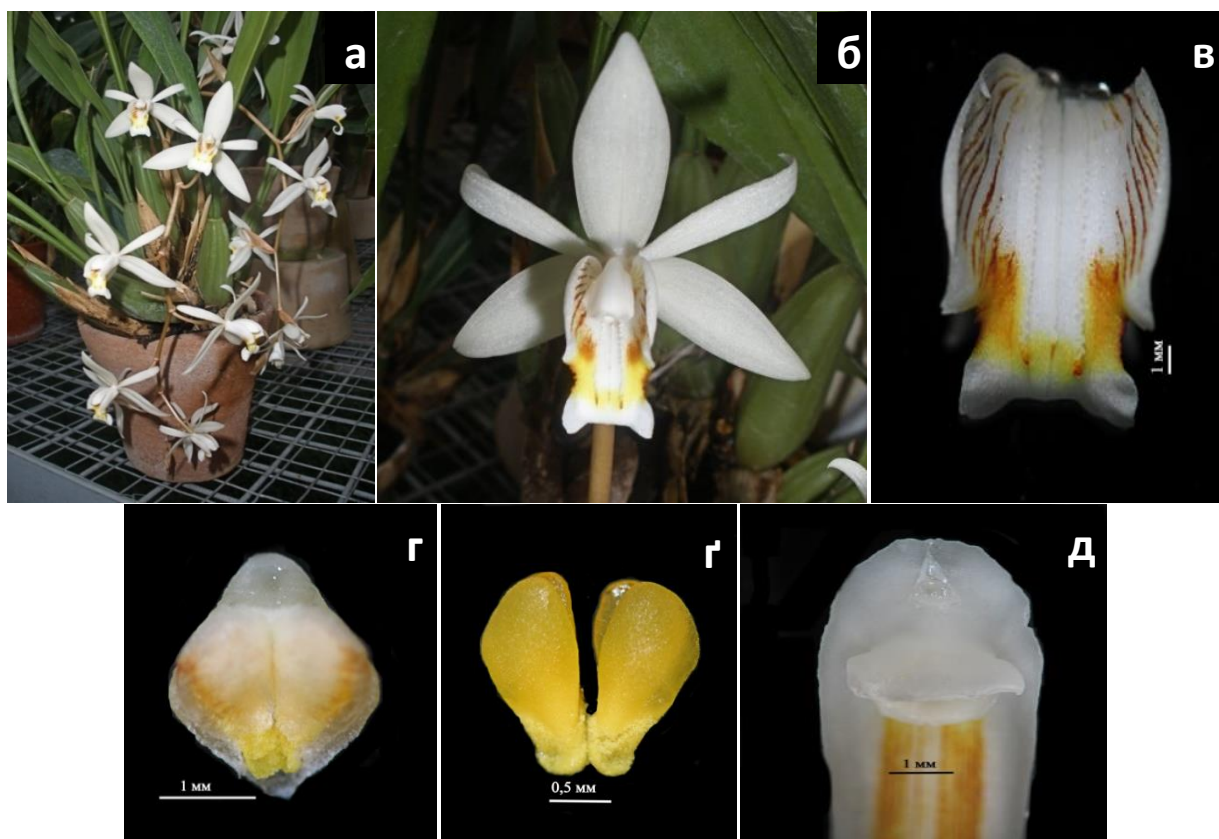


Рис. 3.1.7.1. *Coelogyne flaccida*: а – суцвіття; б – квітка; в – губа; г – ковпачок; г – полінії; д – колонка

В наших умовах *C. flaccida* квітує щороку у січні–лютому. Цвітіння триває від 2 до 3 тижнів [26; 42]. Тривалість цвітіння однієї квітки в межах одного суцвіття становить від 9 до 18 днів. Час з моменту розкриття 1-ої квітки і до останньої становить від 3 до 8 днів (рис. 3.1.7.2).

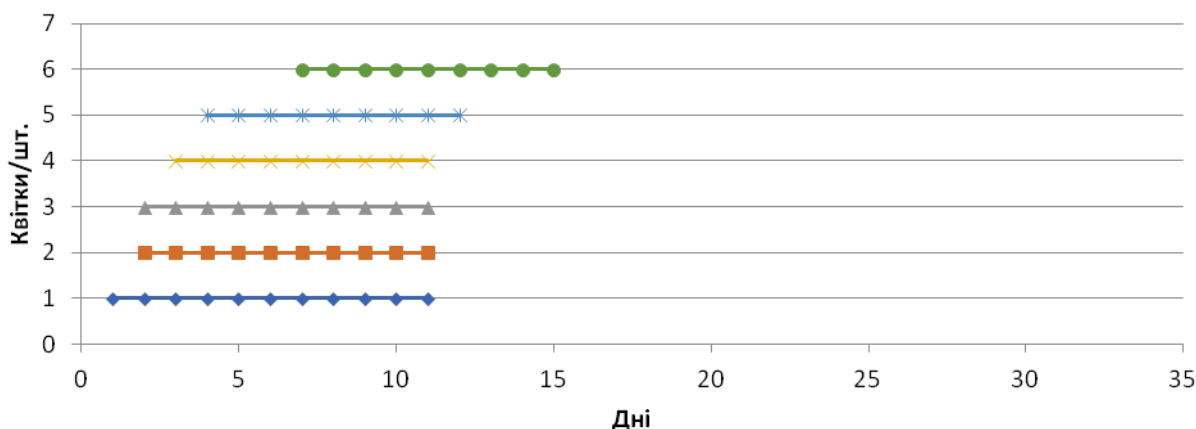


Рис. 3.1.7.2. Тривалість цвітіння *Coelogyne flaccida*

**3.1.8. *Coelogyne tomentosa* Lindl.** Квітконіжки до 3,5 см завдовжки, вісь суцвіття та квітконіжки опушені. Квітки запашні, діаметром 4,6–6,6 см, розкриваються і в'януть практично одночасно. Тривалість періоду від початку цвітіння до масового цвітіння становить 3–5 дні. Чашолистки та пелюстки світло-жовті. Чашолистки видовжено-ланцетоподібні, загострені, дорсальний і бічні практично однакові за розміром – 2,5–3,4 см завдовжки, 0,8–1,3 см завширшки. Пелюстки вузько-видовжено-ланцетоподібні, 2,6–3,4 см завдовжки, 0,6–0,8 см завширшки, тупі. Губа трилопатева, 2,4–2,8 см завдовжки, 0,9–1,2 см завширшки. Бічні лопаті вузькоеліптично-видовжені, розташовані по обидва боки колонки, коричнево-чорні з білими або жовтими жилками, середня – видовжена, звисаюча, тупа; на верхівці жовта з коричневими смугами, по краю біла. Колонка біла, відкрита, з дещо торочкуватою верхівкою, 1,7–2,1 см завдовжки, 0,5–0,6 см завширшки. Ковпачок жовтий, до 6,0 мм завдовжки, 5,0 мм завширшки, полінії білі, до 2,7 мм завдовжки, до 1,3 мм завширшки, прилипальце пухке, біле (рис. 3.1.8.1).

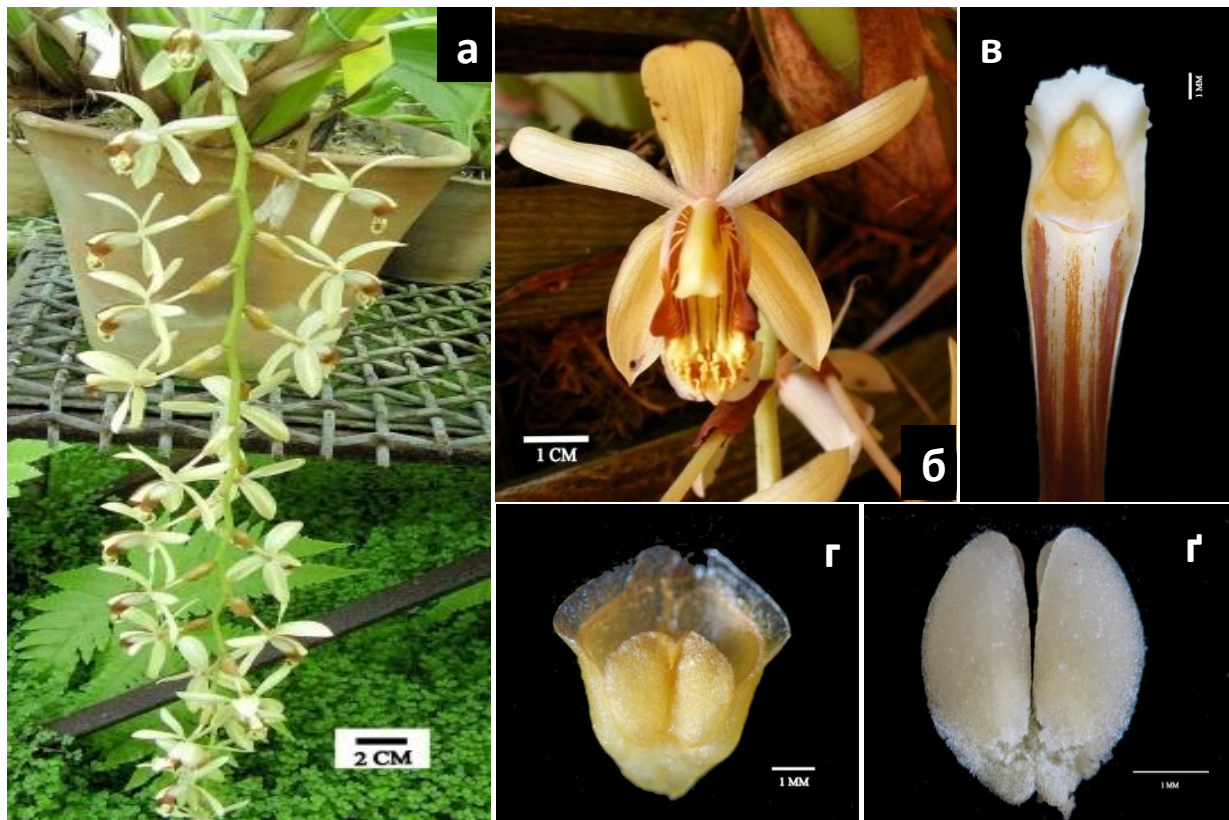


Рис. 3.1.8.1. *Coelogyne tomentosa*: а – суцвіття; б – квітка; в – колонка; г– ковпачок; г– полінії

В наших умовах *C. tomentosa* квітує регулярно щороку з жовтня по травень [41; 45; 46]. Тривалість цвітіння – до 4 тижнів. Тривалість цвітіння однієї квітки в межах суцвіття становить від 15 до 25 днів. Час з моменту розкриття 1-ої квітки і до останньої становить від 3 до 6 днів (рис. 3.1.8.2).

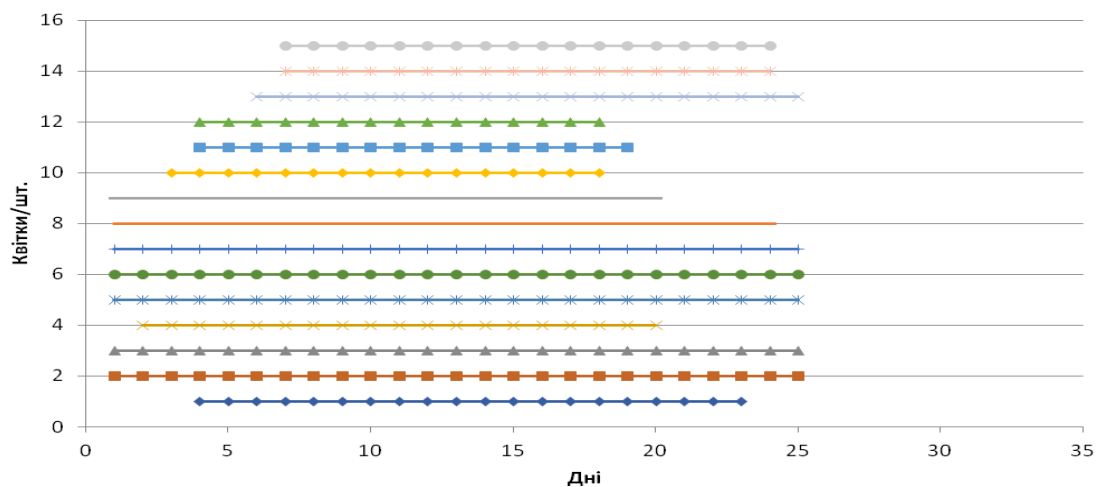


Рис. 3.1.8.2. Тривалість цвітіння *Coelogyne tomentosa*



**3.1.9. *Coelogyne brachyptera* Rehb. f.** Суцвіття гістерантне, малоквіткове (5–7 квіток), до 25 см завдовжки, квітки розкриваються одночасно. Квітконіжка пряма, до 2,6 см завдовжки. Приквіткові брактії до 3,1 см завдовжки, до 1,2 см завширшки. Квітки діаметром 4,6–5,1 см. Чашолистки і пелюстки світло-зелені. Дорсальний чашолисток 2,1–3,0 см завдовжки, 0,6–1,1 см завширшки, бічні чашолистки – відповідно 2,4–3,0 і 0,6–1,0 см. Пелюстки вузькі, 2,2–2,6 см завдовжки, 0,2–0,5 см завширшки. Губа трилопатева, 1,6–2,6 см завдовжки, 0,9–1,2 см завширшки. Бічні лопаті короткі, середня лопать з одним низьким коротким та двома високими гребенями, вкритими чорно-коричневими горбиками до 0,08 мм у діаметрі. Колонка дугоподібна, відкрита, зеленкувата, 1,5–1,9 см завдовжки, 0,4 см завширшки. Ковпачок жовто-зелений, до 2,7 мм завдовжки, 2,4 мм завширшки, полінії жовті, до 1,3 мм завдовжки, 0,7 мм завширшки, прилипальце пухке, світло-жовте, до 0,27 мм завдовжки (рис. 3.1.9.1).

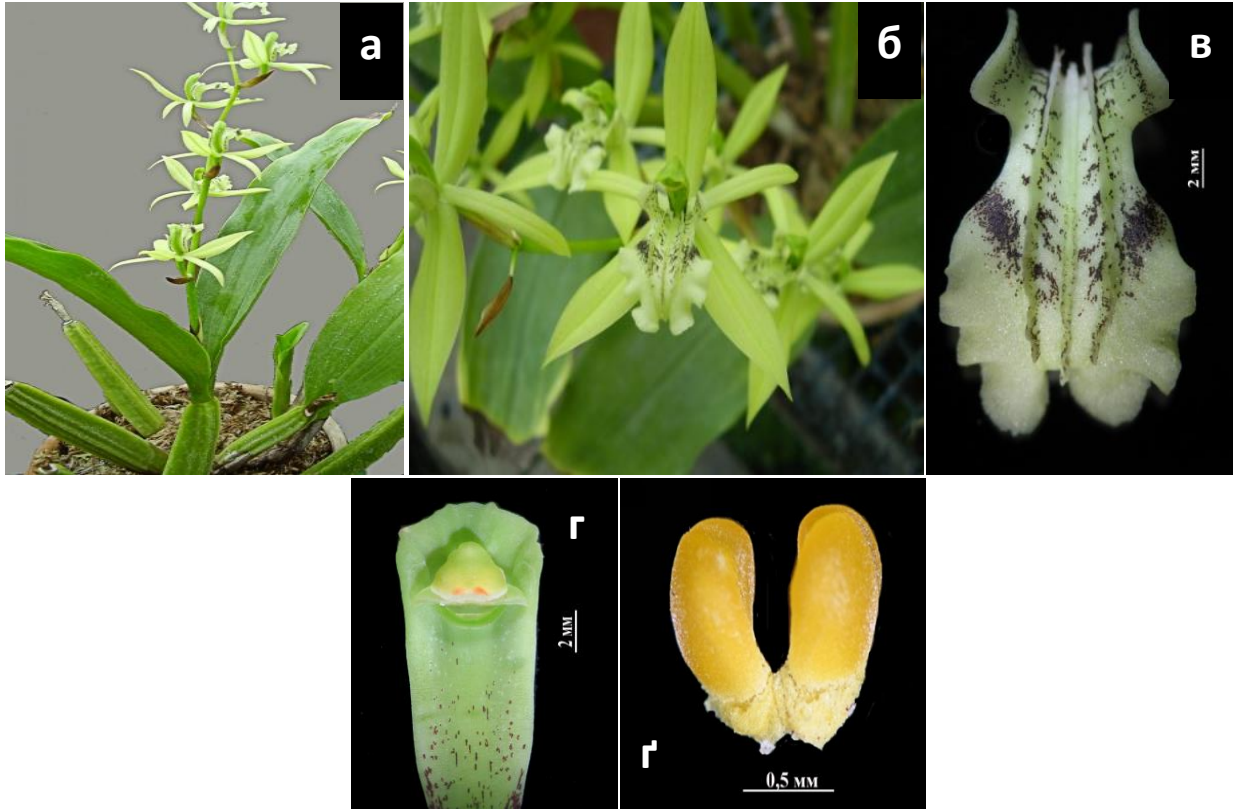


Рис. 3.1.9.1. *Coelogyne brachyptera*: а – суцвіття; б – квітка; в – полінії; г – колонка; г– губа

Цвіте у березні–квітні. В наших умовах *C. brachyptera* квітує щороку. Тривалість цвітіння – 2 тижні [45; 46]. Тривалість цвітіння однієї квітки в межах одного суцвіття становить від 9 до 14 днів. Час з моменту розкриття 1-ої квітки і до останньої становить до 5 днів (рис.3.1.9.2).

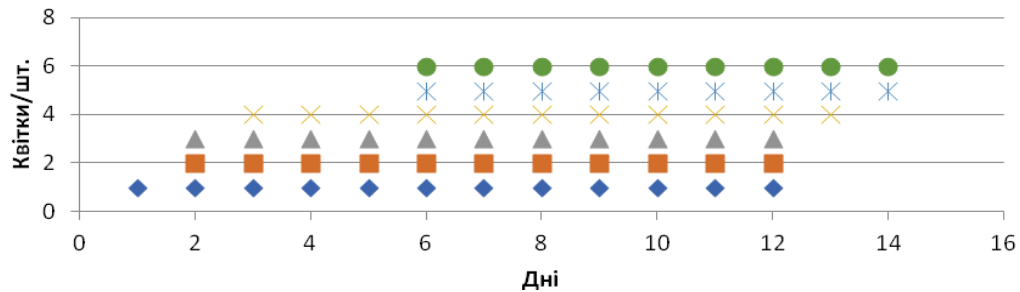


Рис. 3.1.9.2. Тривалість цвітіння *Coelogyne brachyptera*

**3.1.10. *Coelogyne dichroantha* Gagnep.** Суцвіття малоквіткове (2–3 квітки), до 11,6 см завдовжки. Квітки розкриваються послідовно. З літератури [185] відомо, що у рослин цього виду синантне суцвіття, однак нами виявлено, що суцвіття розвивається як на молодому (без потовщення) пагоні, що має сформовану псевдобульбу, що підтверджує у своїй роботі і Клейтон [144]. Квітконіжка пряма, до 1,5 см завдовжки. Приквіткові брактеї до 2,5 см завдовжки, до 1,1 см завширшки. Квітки діаметром 2,6–5,0 см. Чашолистки і пелюстки білі, майже прозорі. Дорсальний чашолисток видовжений, загострений, 1,7–2,5 см завдовжки, 0,5–1,0 см завширшки, бічні чашолистки – 1,7–2,2 см завдовжки, 0,5–0,7 см завширшки. Пелюстки дещо відігнуті, загострені, 1,5–2,4 см завдовжки, 0,1 см завширшки. Губа трилопатева, 1,2–1,8 см завдовжки, 0,4–0,7 см завширшки. Бічні лопаті округлі, середня лопать біла, торчкувата, з двома жовтими гребенями. Колонка відкрита, біла, до 1,2 см завдовжки, 0,3 см завширшки. Ковпачок жовтуватий, до 2,0 мм завдовжки, 1,8 мм завширшки, полінії жовті, до 0,9 мм завдовжки, 0,5 мм завширшки, прилипальце пухке, біло-жовте (рис. 3.1.10.1) [45; 46].

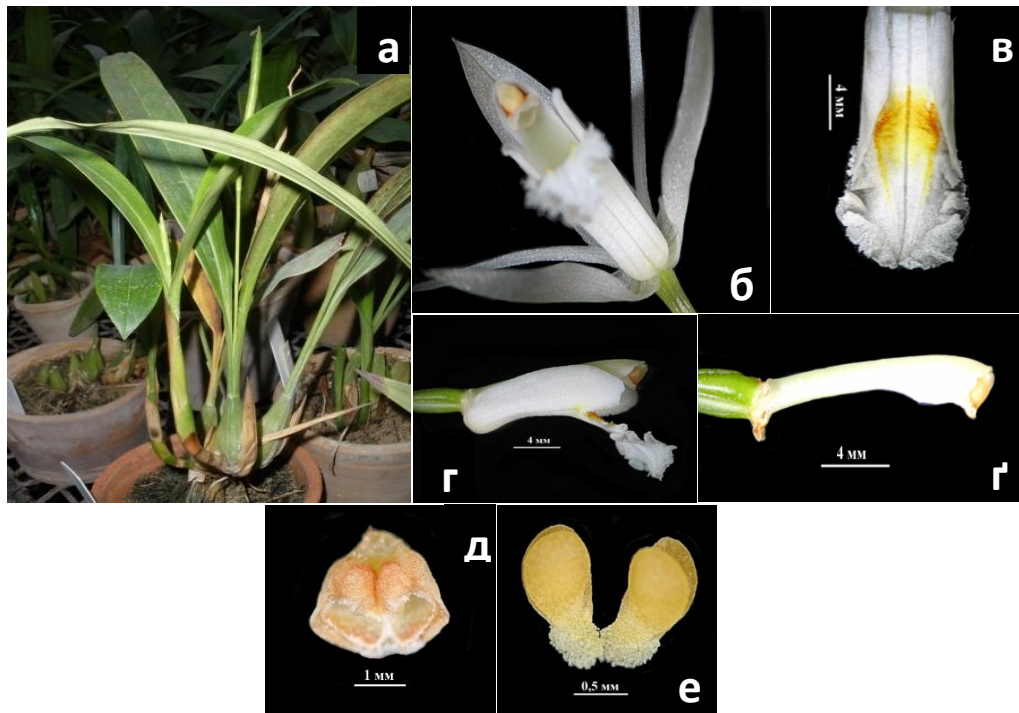


Рис. 3.1.10.1. *Coelogyne dichroantha*: а – суцвіття; б – квітка; в, г– губа; г– колонка; д – ковпачок; е – полінії

Цвіте у квітні-травні. Тривалість цвітіння – 1–2 тижні [45; 46].

**3.1.11. *Coelogyne trinervis* Lindl.** Суцвіття протерантне, малоквіткове (4–8 квіток), до 16 см завдовжки. Квітконіжка пряма, до 2,5 см завдовжки. Приквіткові брактії до 2,2 см завдовжки, до 1,5 см завширшки. Квітки білі, діаметром 3,2–4,1 см, розкриваються одночасно. Дорсальний чашолисток еліптичний, загострений, 2,0–2,2 см завдовжки, 0,6–0,7 см завширшки, бічні чашолистки еліптично-видовжені – 2,0–2,2 см завдовжки, 0,6 см завширшки. Пелюстки еліптичні, звужені при основі, 2,0–2,1 см завдовжки, 0,3–0,4 см завширшки. Губа трилопатева, широкооувальна, 1,5–2,0 см завдовжки, 0,6–0,7 см завширшки, бічні лопаті округлі, центральна лопать з двома високими зубчастими гребенями, хвилястими краями, її верхівка гостра та загнута назовні. Колонка дугоподібна, з хвилястими, широко зубчастими краями, 1,3–1,6 см завдовжки, 0,4 см завширшки. Ковпачок жовтуватий, майже округлий, до 2,1 мм завдовжки, 2,0 мм завширшки, полінії жовті, до 1,4 мм завдовжки, 0,74 мм завширшки, прилипальце пухке, білувате (рис. 3.1.11.1) [45; 46].

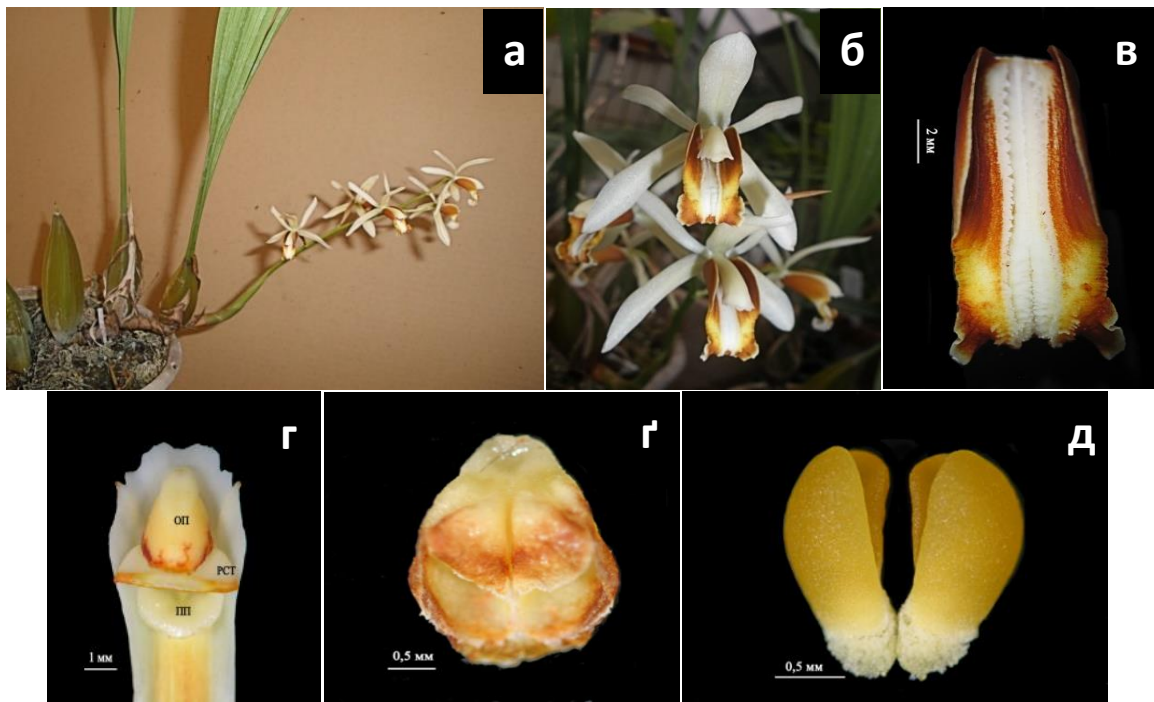


Рис. 3.1.11.1. *Coelogyne trinervis*: а – суцвіття; б – квітка; в – губа; г – колонка; г – ковпачок; д – полінії

Цвіте у грудні–січні. Тривалість цвітіння – до 3 тижнів (Ковальська, Гиренко, 2014 а, б). Тривалість цвітіння однієї квітки в межах суцвіття становить від 16 до 19 днів. Час від розкриття 1-ої квітки і до останньої становить декілька днів (рис. 3.1.11.2).

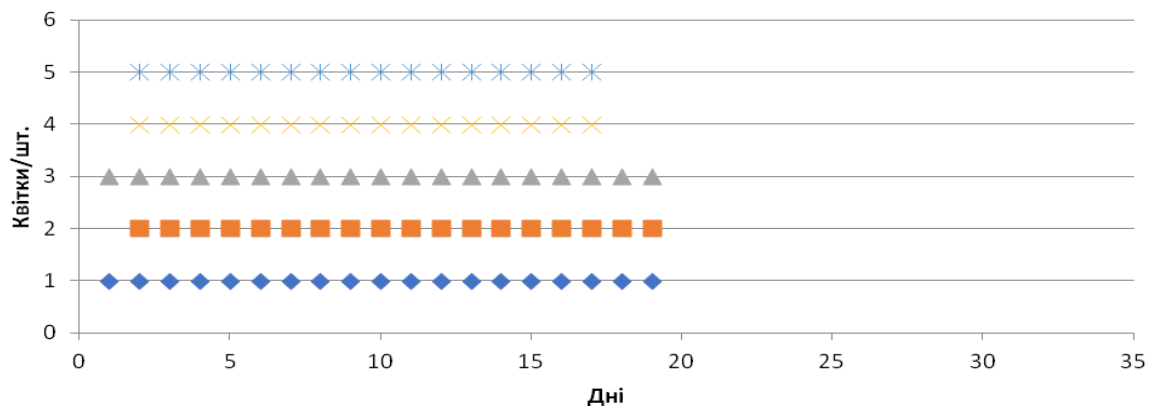


Рис. 3.1.11.2. Тривалість цвітіння *Coelogyne trinervis*

### 3.2. Особливості репродукції видів роду *Coelogyne* за умов оранжерейної культури.

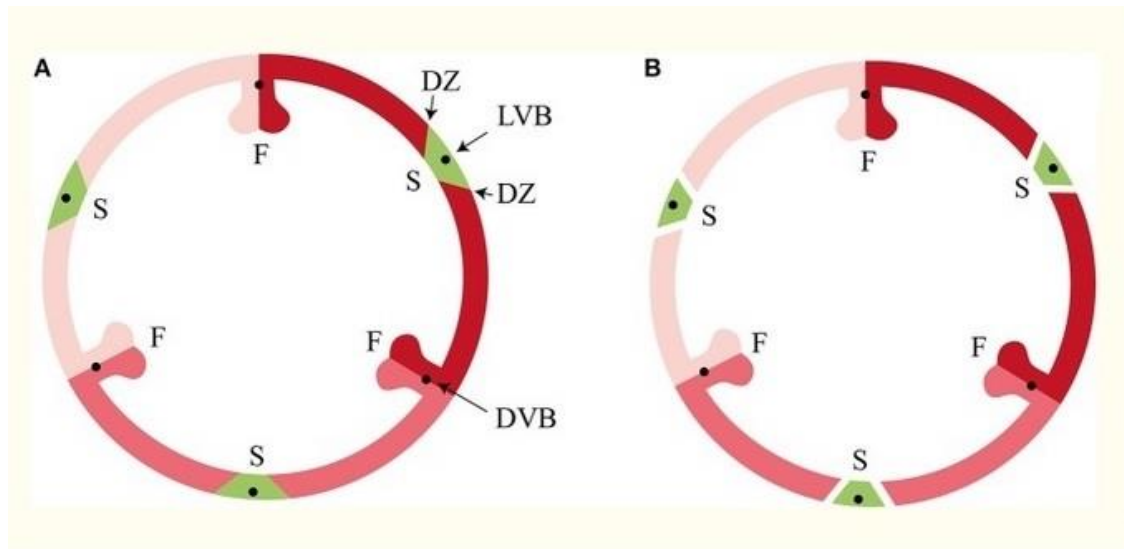


Рис. 3.2.1 Схеми будови плоду орхідних за Rasmussen та Johansen (2006): S – стерильні плодолистки; F – фертильні плодолистки.

Орхідні, як правило, відомі надзвичайним різноманіттям структури квітки, разом із тим у межах цієї родини плоди також істотно відрізняються за морфологічною будовою та типом розкриття плоду [164; 167; 307]. Плоди орхідних мають різноманітні розміри та форму, але існує єдиний тип будови, відхилення від якого пов'язані із розвитком та диференціацією плодолистків (карпел), що має видоспецифічний характер. Квітки у орхідних епігінні, з верхньою зав'яззю, утвореною трьома зрослими плодолисточками, які несуть мікроскопічні насінні зачатки [162]. Після запилення верхня зав'язь розвивається у розкривний або нерозкривний плід.

Три зрілі чашолистки розвиваються у шість стулок: на трьох із них розташована плацента з насінними зачатками, три інші стулки – стерильні. Походження цих стулок є предметом дискусії ще з початку 19 ст. Rasmussen та Johansen (2006) запропонували модель “розтріскування плодолисточка”, пояснюючи викинення гексамерної структури плоду. Згідно з цією теорією типовий плід орхідей складається з трьох стерильних стулок (розташованих при основі чашолистків) і трьох фертильних стулок (розташованих при основі

пелюсток) (рис. 3.2.1) [307]. Основна морфологічна відмінність між цими стулками полягає у кількості та розмірі клітин, з яких вони складаються [162]. Клітини стерильних стулок не збільшуються у процесі дозрівання плода, тоді як розміри клітин фертильних стулок значно збільшуються.

У представників роду *Coelogyne* плід має типову будову і після дозрівання розкривається трьома отворами, які проходять по середині стерильних стулок.

При різних комбінаціях штучного запилення (індукована автогамія, індукована ксеногамія квіток 18 дослідних видів *Coelogyne* плоди з життєздатним насінням було отримано лише у трьох видів (*C. ovalis*, *C. speciosa*, *C. viscosa*). Час дозрівання плодів становить від 20 (*C. ovalis*) до 28 місяців (*C. viscosa*) (рис. 3.2.2) Кількість насінин із зародками в плоді *C. ovalis* сягає майже 95%. При цьому зародок займає до 80% об'єму насінини.

Стінка плода, зокрема у *C. viscosa*, товстостінні, що взагалі є характерною відмінністю плодів епіфітів від плодів наземних видів орхідних. Товсті стінки плодів епіфітів захищають їх від флуктуації рівня вологості та вищих рівнів ультрафіолетового випромінювання, рівень якого значно вищий на рівні крон дерев, ніж у нижньому ярусі лісу [162].

При розробці біотехнологічних методів насінного розмноження в культурі *in vitro* плоди *Coelogyne* придатні для використання вже через 4,5 місяців після запилення. Використання прийнятого в біотехнології обхідного методологічного підходу "green pod culture" забезпечує високу проліферацію зародків. Разом з тим, при створенні банків насіння (у т.ч. і для кріоконсервації) важливого значення набуває отримання повністю сформованого насіння з низьким вмістом вологи. Найтриваліший період дозрівання плодів *Coelogyne* було відмічено В.А. Антипиною у *C. trinervis* Lindl. – 29,5 місяців [3].



Рис. 3.2.2 Загальний вигляд плода *C. viscosa*

Нами було досліджено мікроморфологію насінної оболонки 5 видів роду: *C. cristata*, *C. ovalis*, *C. lawrenceana*, *C. speciosa*, *C. trinervis*. За класифікацією морфологічних типів насінин у орхідних [164] їх було віднесено до *Dendrobium*-типу.

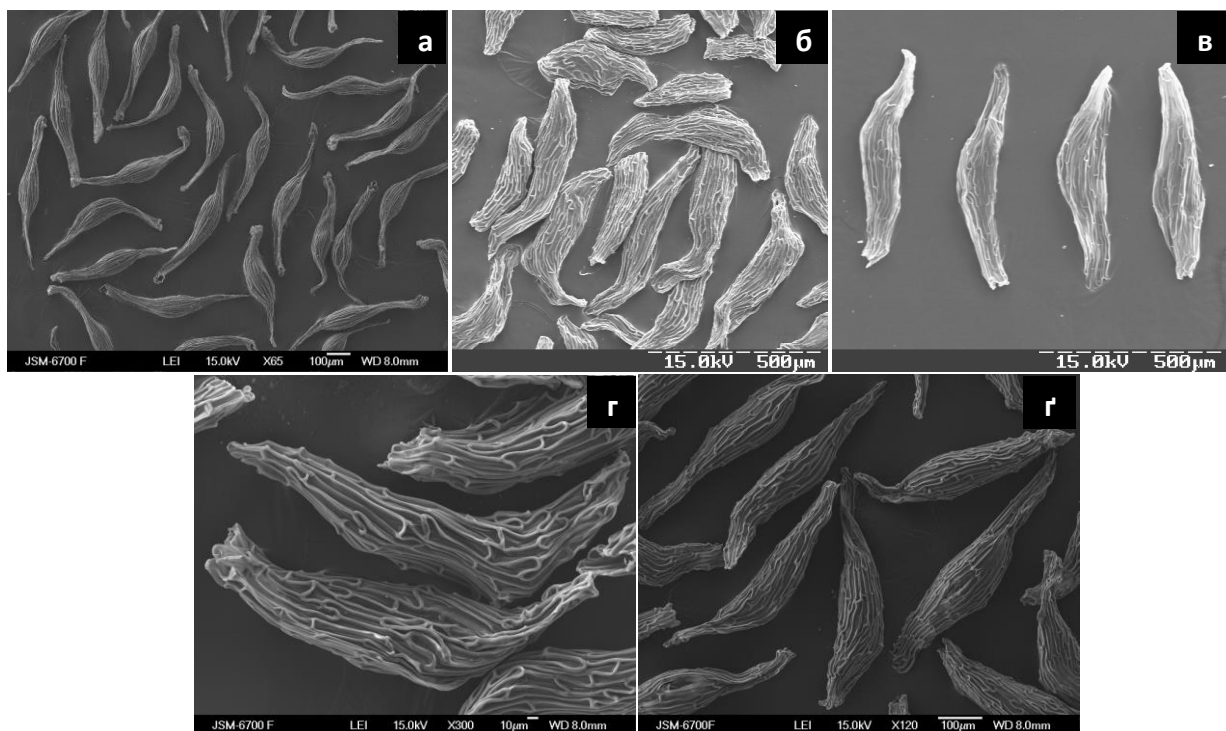


Рис. 3.2.3 Мікроморфологія насінної оболонки *Coelogyne*: а – *C. cristata*; б – *C. lawrenceana*; в – *C. speciosa*; г – *C. trinervis*; е – *C. viscosa*

Таблиця 3.2

Морфометричні показники насінин дослідних видів *Coelogyne*

Вид	довжина насінини, мкм	ширина насінини, мкм
<i>Coelogyne cristata</i>	637,08±38,57	102,27±9,56
<i>Coelogyne lawrenceana</i>	463,25±24,58	105,31±3,39
<i>Coelogyne speciosa</i>	693,87±17,00	124,26±7,53
<i>Coelogyne trinervis</i>	344,17±12,13	80,06±1,15
<i>Coelogyne viscosa</i>	608,64±16,25	109,69±3,27

Розміри насінин досліджених видів варіюють від 344,17±12,13 (*C. trinervis*) до 637,08±38,57 (*C. cristata*) мкм.

При розробці біотехнологічних методів насінного розмноження в культурі *in vitro* плоди *Coelogyne* (зокрема, *C. asperata*) придатні для використання вже через 4,5 місяців після запилення [236]. Використання прийнятого в біотехнології орхідних методологічного підходу "green pod culture" забезпечує високу проліферацію зародків. Разом з тим, при створенні кріобанків насіння важливого значення набуває отримання саме повністю сформованого насіння з низьким вмістом вологи [38].

**Висновки:**

Таким чином, нами було підтверджено, що характерною особливістю репродуктивної біології видів роду *Coelogyne* є облігатна самонесумісність, отже основним чинником, який визначає ефективність репродукції цього роду за умов оранжерейної культури, є система схрещування. При різних комбінаціях штучного запилення (індукована автогамія, індукована ксеногамія) квіток 18 дослідних видів *Coelogyne* плоди з життєздатним насінням було отримано лише у трьох видів (*C. ovalis*, *C. speciosa*, *C. viscosa*).

При культивуванні сезонні природні ритми цвітіння різних видів *Coelogyne* в умовах оранжерей зберігаються.

З'ясовано, що цвітіння квіток в межах суцвіття відбувається в акропетальному напрямку. Тривалість цвітіння окремих квіток у межах



багатоквіткового суцвіття варіює: найбільша тривалість цвітіння характерна для квіток, розташованих при основі суцвіття, що є проявом «архітектурного ефекту» [160].

Види *C. brachyptera*, *C. fimbriata*, *C. flaccida*, *C. huettneriana*, *C. lentiginosa*, *C. ovalis*, *C. rochussenii*, *C. speciosa*, *C. tomentosa*, проявили високу адаптаційну здатність за умов захищеного ґрунту, а тому ми їх можемо рекомендувати для використання як декоративних рослин.

**При написанні даного розділу були використані наступні посилання:**

23. Гиренко О. Г. Морфологія і фенологія цвітіння *Coelogyne speciosa* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.) в умовах оранжерейної культури. *Сучасна фітоморфологія*. Матеріали I міжнародної конференції, 24–26 квітня 2012 р. Львів, 2012. С. 47–48.
26. Гиренко О. Г. Фенологія цвітіння *Coelogyne flaccida* Lindl. в умовах оранжерейної культури. *Актуальні проблеми ботаніки та екології*. Матеріали міжнародної конференції молодих учених, 9–13 серпня 2011 р. Березне, 2011. С. 242.
27. Гиренко О. Г. Фенологія цвітіння *Coelogyne huettneriana* RCHB.f. в умовах оранжерейної культури. *Біологія: від молекули до біосфери*. Матеріали VI міжнародної конференції молодих науковців, 21–24 листопада 2011 р. Харків, 2011. С. 407–408.
29. **Гиренко О. Г.**, Ковальська Л. А., Ткаченко Г. М. Особливості елементарного пагона та пагонової системи чотирьох видів роду *Coelogyne* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.). *Інтродукція рослин*. 2017. № 2. С. 42–48.
41. Ковальская Л. А., **Гиренко А. Г.** Особенности цветения *Coelogyne tomentosa* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.) в условиях оранжерейной культуры. *Охрана и культивирование орхидей*. Материалы IX Международной научной конференции, 26–30 сентября 2011 г. Санкт-Петербург, 2011. С. 224–227.
42. Ковальская Л. А., **Гиренко А. Г.** Строение репродуктивной сферы и фенология цветения *Coelogyne flaccida* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.). *Растения в*

- муссонном климате*. Материалы конференции с международным участием, 16–20 октября 2013 г. Владивосток, 2013. С. 99.
43. Ковальская Л. А., **Гиренко А. Г.** Строение цветка *Coelogyne speciosa* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.). Роль ботанических садов в сохранении разнообразия растений. Материалы юбилейной международной научно-практической конференции, посвященной 100-летию Батумского ботанического сада, 8–10 мая 2013 г. Батуми. Грузия, 2013. С. 148–149.
44. Ковальська Л. А., **Гиренко О. Г.** Строение репродуктивной сферы и фенология цветения видов *Coelogyne* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.). Материалы X международной научно-практической конференции, 1–5 июня 2015 г. Минск. Беларусь, 2015. С. 89–91.
45. Ковальська Л. А., **Гиренко О. Г.** Морфологічна будова квітки деяких видів роду *Coelogyne* Lindl. *Фундаментальні та прикладні аспекти сучасної орхідології*. Київ, 2014. Вип. 1. С. 91–100.
46. Ковальська Л. А., **Гиренко О. Г.** Порівняльно-морфологічна характеристика будови квітки видів роду *Coelogyne* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.) з колекції Національного Ботанічного саду ім. М.М. Гришка НАН України. *Інтродукція рослин*. 2014. № 1. С. 47–55.

## РОЗДІЛ 4

### ПОРІВНЯЛЬНА МОРФОЛОГІЯ ЕЛЕМЕНТАРНОГО ПАГОНА ТА ТИПІВ ПАГОНОВОЇ СИСТЕМИ ВИДІВ РОДУ *COELOGYNE* LINDL. ЗА УМОВ ОРАНЖЕРЕЙНОЇ КУЛЬТУРИ

Для видів роду *Coelogyne* Lindl. характерне симподіальне галуження пагонової системи та вегетативно-генеративний елементарний пагін, що складається з плагіотропної та ортотропної частин. Плагіотропною частиною пагона є довге кореневище, вкрите сухими шкірястими темними лусками ( $11,25 \pm 1,64$  см у виду *C. pandurata*), або коротке ( $0,92 \pm 0,02$  см у *C. speciosa*). Ортотропна частина потовщена і утворює власне псевдобульбу.

**Псевдобульби** утворені одним потовщеним міжвузлям, при основі вкритим низовими лускоподібними листками, дещо вище – низовими піхвовими листками.

Псевдобульби мають різноманітну форму: овальну або еліпсоподібну (*C. fimbriata*), яйцеподібну (*C. ovalis*); циліндрично-яйцеподібну (*C. viscosa*), конусоподібну (*C. flaccida*) або майже кулясту (*C. cristata*), грушоподібну (*C. speciosa*). Поверхня гладенька (*C. ovalis*) або ребриста (*C. speciosa*); розташовані псевдобульби щільно (*C. huettneriana*) або на певній відстані одна від одної (*C. fimbriata*); дволисті або, рідко, однолисті (*C. speciosa*). Розміри псевдобульб у рослин досліджених видів значно варіюють: від  $3,15 \pm 0,12$  см (*C. fimbriata*) до  $12,28 \pm 0,70$  см (*C. brachyptera*) заввишки та завширшки від  $1,18 \pm 0,08$  см (*C. rochussenii*) до  $3,50 \pm 0,29$  см (*C. cumingii*) (табл. 4.1).

**Листки**, зазвичай, цілісні, шкірясті, загострені, овальні (*C. fimbriata*), ланцетоподібні або вузьколанцетоподібні (*C. flaccida*), лінійні або вузьколанцетоподібні (*C. viscosa*), подовжено-еліптичні (*C. tomentosa*), вузькоеліптичні (*C. ovalis*); вузькі (*C. viscosa*) або широкі (*C. speciosa*); гладенькі (*C. fimbriata*) або складчасті (*C. speciosa*); з черешком (*C. flaccida*) або сидячі (*C. cristata*); з чітко виступаючою центральною жилкою.

Розміри листків дослідних видів досить сильно варіюють: від  $8,20 \pm 0,41$  см (*C. fimbriata*) до  $51,43 \pm 0,97$  см завдовжки (*C. viscosa*) та, відповідно, від  $1,30 \pm 0,09$  см (*C. tenasserimensis*) до  $6,92 \pm 0,40$  см (*C. tomentosa*) завширшки (табл. 4.1).

Таблиця 4.1

## Морфометричні показники вегетативної частини пагона видів роду

*Coelogyne* Lindl. ( $M \pm m$ )

Секція	Вид	$(M \pm m)$				
		Середня довжина кореневидної частини пагона (см)	Псевдобульба		Листок	
			Висота (см)	Ширина (см)	Довжина (см)	Ширина (см)
<i>Brachypterae</i>	<i>C. brachyptera</i>	$2,46 \pm 0,15$	$12,28 \pm 0,7$	$1,34 \pm 0,17$	$18,62 \pm 1,64$	$3,82 \pm 0,54$
<i>Coelogyne</i>	<i>C. cristata</i>	$2,40 \pm 0,26$	$3,20 \pm 0,22$	$2,28 \pm 0,18$	$23,20 \pm 1,06$	$1,86 \pm 0,09$
<i>Coelogyne</i>	<i>C. cumingii</i>	$2,73 \pm 0,14$	$5,67 \pm 0,93$	$3,50 \pm 0,29$	$30,60 \pm 1,00$	$2,80 \pm 0,15$
<i>Elatae</i>	<i>C. tenasserimensis</i>	$2,70 \pm 0,26$	$5,17 \pm 0,71$	$2,13 \pm 0,18$	$48,12 \pm 4,21$	$1,30 \pm 0,09$
<i>Flaccidae</i>	<i>C. flaccida</i>	$2,28 \pm 0,13$	$6,38 \pm 0,37$	$2,21 \pm 0,12$	$23,25 \pm 1,81$	$3,11 \pm 0,15$
<i>Flaccidae</i>	<i>C. huettneriana</i>	$2,30 \pm 0,21$	$4,49 \pm 0,18$	$2,06 \pm 0,16$	$35,90 \pm 1,50$	$3,33 \pm 0,09$
<i>Flaccidae</i>	<i>C. trinervis</i>	$2,60 \pm 0,32$	$6,33 \pm 0,88$	$2,50 \pm 0,40$	$36,75 \pm 1,75$	$3,70 \pm 0,20$
<i>Flaccidae</i>	<i>C. viscosa</i>	$3,18 \pm 0,29$	$6,81 \pm 0,27$	$2,46 \pm 0,21$	$51,43 \pm 0,97$	$1,54 \pm 0,06$
<i>Fuliginosae</i>	<i>C. fimbriata</i>	$5,90 \pm 0,25$	$3,15 \pm 0,12$	$1,38 \pm 0,08$	$8,20 \pm 0,41$	$1,72 \pm 0,09$
<i>Fuliginosae</i>	<i>C. ovalis</i>	$6,71 \pm 0,83$	$5,77 \pm 1,00$	$1,20 \pm 0,14$	$13,79 \pm 0,92$	$2,94 \pm 0,16$
<i>Fuscescentes</i>	<i>C. assamica</i>	$1,37 \pm 0,08$	$5,43 \pm 0,97$	$1,60 \pm 0,30$	$18,10 \pm 1,00$	$5,70 \pm 0,48$
<i>Fuscescentes</i>	<i>C. dichroantha</i>	$1,17 \pm 0,09$	$4,50 \pm 0,29$	$2,10 \pm 0,06$	$19,10 \pm 1,29$	$2,92 \pm 0,07$
<i>Lawrenceanae</i>	<i>C. lawrenceana</i>	$2,80 \pm 0,21$	$9,87 \pm 1,78$	$2,00 \pm 0,06$	$25,70 \pm 0,70$	$4,30 \pm 0,49$
<i>Lentiginosae</i>	<i>C. lentiginosa</i>	$1,15 \pm 0,10$	$6,20 \pm 0,86$	$1,83 \pm 0,17$	$23,95 \pm 2,47$	$3,40 \pm 0,48$
<i>Ocellatae</i>	<i>C. nitida</i>	$2,52 \pm 0,16$	$6,80 \pm 0,50$	$2,70 \pm 0,26$	$39,99 \pm 1,44$	$2,88 \pm 0,05$
<i>Speciosae</i>	<i>C. speciosa</i>	$0,92 \pm 0,02$	$5,27 \pm 0,32$	$2,41 \pm 0,21$	$26,00 \pm 1,86$	$5,42 \pm 0,37$
<i>Tomentosae</i>	<i>C. rochussenii</i>	$3,76 \pm 0,22$	$6,68 \pm 0,41$	$1,18 \pm 0,08$	$11,16 \pm 0,25$	$3,56 \pm 0,12$
<i>Tomentosae</i>	<i>C. tomentosa</i>	$1,67 \pm 0,33$	$8,60 \pm 0,40$	$2,90 \pm 0,43$	$40,68 \pm 1,69$	$6,92 \pm 0,40$
<i>Verrucosae</i>	<i>C. pandurata</i>	$11,25 \pm 1,6$	$6,28 \pm 0,51$	$3,43 \pm 0,27$	$32,61 \pm 1,21$	$6,91 \pm 0,23$

Тривалість життя листків у дослідних видів роду *Coelogyne* становить 3–4 роки (у більшості видів), і навіть до 7 років (*C. fimbriata* та *C. tomentosa*) і більше (*C. huettneriana*).

**4.1. Біоморфологічна характеристика *Coelogyne fimbriata* Lindl.** Епіфіт або літофіт. Вперше рослина цього виду була знайдена Y.Parks у Китаї і відправлена ним до Лондона у 1923 р. Вид описаний у 1825 р. J. Lindley в “Botanical Register” [102].

Кореневищна частина пагона складається з 12–15 метамерів, до 6,4 см завдовжки та 0,3 см завширшки. Перші 8–12 метамерів, довжина яких послідовно збільшується від 0,1 до 0,7 см, несуть низові лускоподібні листки, від 0,4 до 1,0 см завдовжки та від 0,3 до 0,7 см завширшки відповідно (рис. 4.1). У наступних чотирьох-п’яти вузлах розташовані низові піхвові листки, розміри яких поступово збільшуються від 1,2 до 2,7 см завдовжки та від 0,4 до 1,5 см завширшки. Два верхніх піхвових листки охоплюють псевдобульбу. Довжина міжвузлів становить 0,3–0,6 см. На цій ділянці пагона розташовані зазвичай три пазушні бруньки, розмір (від 3,8 до 5,3 мм заввишки та від 1,8 до 3,3 мм завширшки) та ємність (4-5 листових примордії та апікальна меристема) яких збільшуються в акропетальному напрямку.

Ортотропна частина вегетативного пагона, зазвичай, утворена трьома метамерами, перший з яких утворює власне псевдобульбу (міжвузля до 3,7 см заввишки та до 1,6 см завширшки). На інших вузлах (міжвузля до 0,1 см завдовжки) розташовані листки серединної формації.

Листкова пластинка цілісна, овальна або видовжено-еліптична, загострена, з обох боків однорідно забарвлена, зелена, від 5,0 до 11,8 см завдовжки та від 0,7 до 2,4 см завширшки, з центральною жилкою, яка чітко виступає. Тривалість життя листка від 3 до 5 років [28; 29].

Суцвіття 1–2 квіткове; гістерантне – розвивається лише після повного формування псевдобульби та листків [28; 46], хоча за даними Chen та Clayton (2009) може бути гетерантним [138], 4,4–10,0 см завдовжки (рис. 4.1), складається з 7–9 метамерів, несе брактеї, довжина яких збільшується в акропетальному напрямку від 0,4 до 0,9 см. Перші 5–7 метамерів короткі (0,1–0,7 см), 8-й метамер є найдовшим (до 3,3 см), 9-й – вдвічі менший (до 1,6 см завдовжки) і несе квітку, після відцвітання якої розкривається наступна [28].

Установлено, що пагін наступного порядку галуження розвивається з верхньої бруньки, іноді спостерігається розвиток пагонів з нижче розташованої бруньки (рис. 4.1.1).

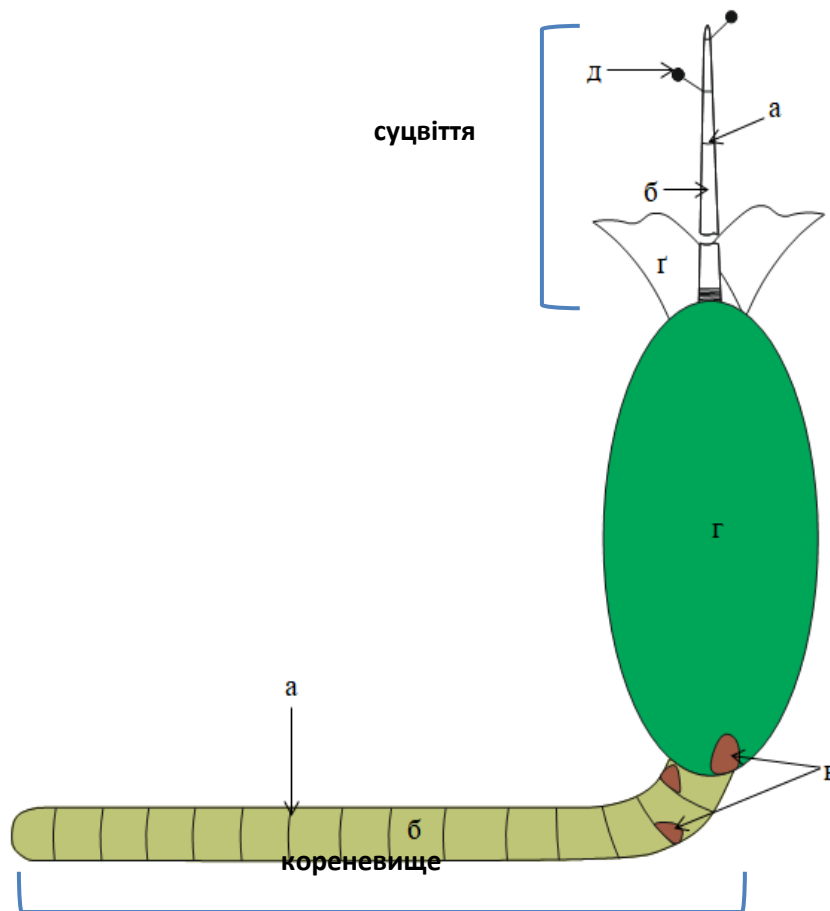


Рис. 4.1.1. Структурно-функціональні зони елементарного пагона *Coelogyne fimbriata*: а – вузол; б – міжвузля; в – брунька; г – псевдобульба; г – листок; д – квітка.

Для рослин *C. fimbriata* характерний переважно монохазіальний тип галуження – протягом 4–5 років утворюються по одному пагону наступного порядку, потім розвиваються два пагони і утворюється дихазій. Інколи розвиток другого пагона спостерігається на наступний рік (рис. 4.1.2) [29].

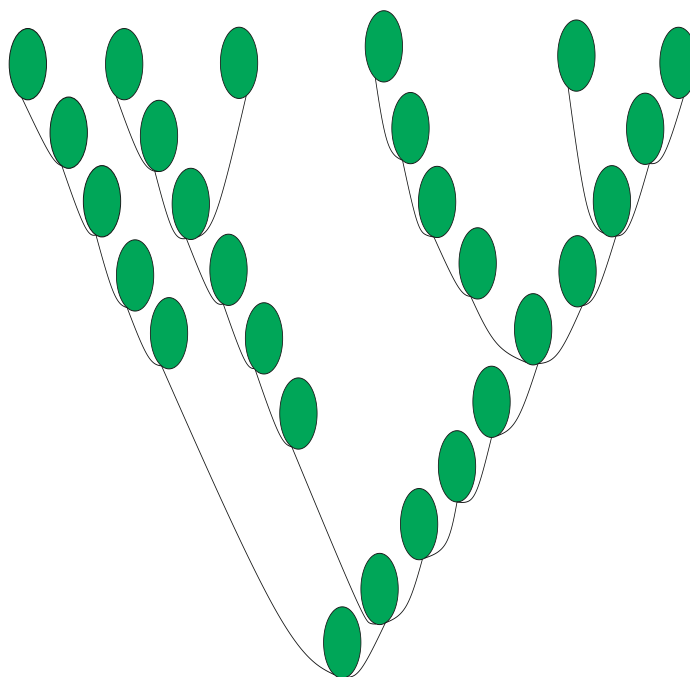


Рис. 4.1.2. Схема галуження пагонової системи *Coelogyne fimbriata*.

**4.2. Біоморфологічна характеристика *Coelogyne ovalis* Lindl.** Епіфіт або літофіт. Перша рослина була зібрана N. Wallich у Непалі, що переслав її до колекції Loddiges. Описаний вид в 1838 р. J. Lindley в “Botanical Register” [102].

Нами було встановлено, що плагіотропна частина пагона складається з 9–13 метамерів та становить до 9,9 см завдовжки та до 0,6 см завширшки. Перші 6–7 метамерів становлять від 0,2 до 0,5 см завдовжки і несуть низові лускоподібні листки від 0,5 до 1,2 см завдовжки та від 0,4 до 0,7 см завширшки

Наступні 4–5 вузли несуть низові піхвові листки, розміри яких поступово збільшуються від 1,2 до 3,1 см завдовжки та від 0,6 до 1,3 см завширшки, два верхніх охоплюють псевдобульбу. Довжина міжвузля становить 0,3–0,7 см. На цій ділянці розташовані 3–4 пазушні бруньки, розмір та ємність яких збільшується в акропетальному напрямку та становить від 3,8 до 6,1 мм заввишки та від 1,4 до 3,5 мм завширшки, які складаються з 4–5 листкових примордіїв та апікальної меристеми.

Ортотропна вегетативна частина пагона складається, зазвичай, з трьох метамерів. Перший з них утворює псевдобульбу – має довге потовщене міжвузля, яке становить до 8,6 см заввишки та до 1,6 см завширшки.

У наступних двох вузлах (міжвузля до 0,1 см завдовжки) розташовані листки серединної формації. Листкова пластинка цілісна, вузькоеліптична, гладенька, загострена на верхівці, зелена до 17,7 см завдовжки та до 3,6 см завширшки, з чітко виступаючою центральною жилкою. Тривалість життя листка становить від 3 до 5 років (рис. 4.2.1) [25].

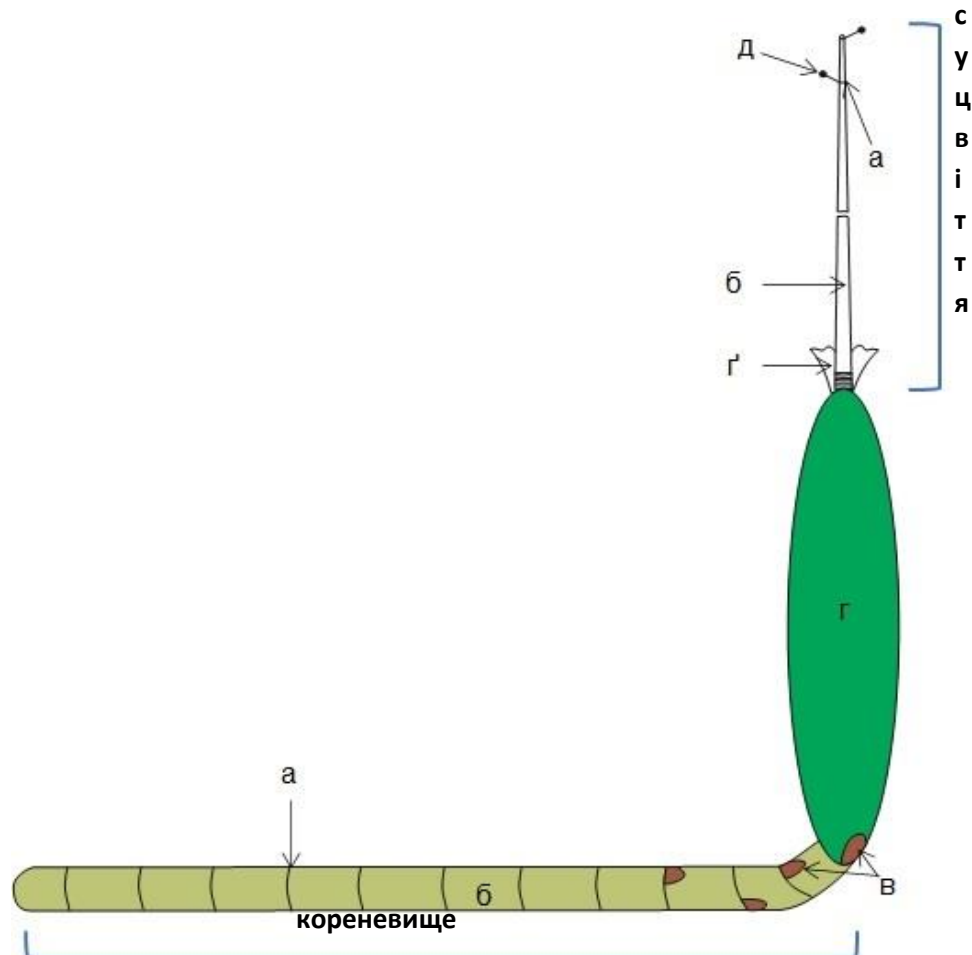


Рис. 4.2.1. Структурно-функціональні зони елементарного пагона *Coelogyne ovalis*: а – вузол; б – міжвузля; в – брунька; г – псевдобульба; г – листок; д – квітка

Суцвіття гістеранте 1-2-квіткове [46], хоча за даними Chen та Clayton (2009) може бути гетерантним [138]: розвивається тільки після повного формування псевдобульби та листків і становить до 12,0 см завдовжки, складається з 8 метамерів, несе брактії, розмір яких збільшується в акропетальному напрямку від 1,1 до 3,2 см завдовжки, 0,8 см завширшки. Перші



6 метамерів короткі (від 0,2 до 3,1 см); наступний метамер найдовший (від 3,3 до 8,4 см); вище розташований – дещо менший (до 2,1 см завдовжки) (рис. 4.3) [25].

Було встановлено, що пагін наступного порядку галуження розвивається з верхньої бруньки, що розташована при основі псевдобульби. Нижче розташовані сплячі бруньки можуть утворювати новий пагін на 3–5-й рік. Іноді спостерігали одночасний розвиток двох пагонів.

Рослинам цього виду притаманний ди- монохазіальний тип галуження, коли протягом 2–3 років утворюється по одному пагону наступного порядку (рис. 4.2.2) [25].

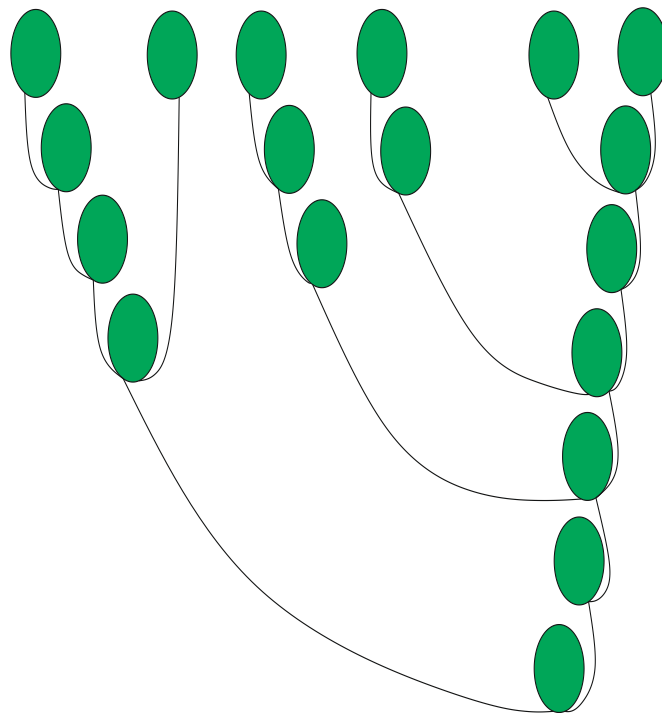


Рис. 4.2.2. Схема галуження пагонової системи *Coelogyne ovalis*.

#### 4.3. Біоморфологічна характеристика *Coelogyne huettneriana* Rchb. f.

Епіфіт або літофіт. Кореневищна частина пагона складається із 7–9 метамерів, до 2,6 см завдовжки та 0,8 см завширшки. Перші 3-4 метамери (міжвузля до 0,4 см завдовжки) несуть низові лускоподібні листки від 0,7 до 1,7 см завдовжки та від 0,3 до 1,2 см завширшки. На 5–8-му вузлах розташовані низові піхвові листки, розміри яких поступово збільшуються (від 1,8 до 12,5 см завдовжки та

від 1,1 до 3,2 см завширшки). Два верхніх охоплюють псевдобульбу. Довжина міжвузлів становить 0,1–0,4 см.

У пазухах лускоподібних листків розташовані бруньки, розмір яких збільшується в акропетальному напрямку від 3,3 мм до 10,3 мм заввишки та від 2,8 мм до 5,0 мм завширшки. Ємність бруньок практично однакова і складається з 4–5 листкових зачатків та апікальної меристеми.

Ортотропна частина пагона складається з 3–4 метамерів. Перший з них формує псевдобульбу до 6,3 см заввишки та до 3,2 см завширшки. Два наступні метамери вкорочені (0,1 см завдовжки) і несуть 2 листки серединної формації. Листкова пластинка цілісна, ланцетоподібна, загострена, до 47,7 см завдовжки, до 4,1 см завширшки. У повністю сформованих пагонів верхівкова меристема паренхіматизована. Тривалість життя листка 3–5 років.

Нами встановлено, що з верхньої бруньки розвивається пагін із синантним типом суцвіття [27; 29; 46], хоча за даними D. Clayton (2002), у *C. huettneriana* суцвіття гетерантне [144].

У фазі сформованого суцвіття довжина вегетативної частини пагона становить до 2,8 см і складається з 9–11 метамерів. На ньому розташовані 3–4 пазушні бруньки 2,0 мм заввишки та 1,5 мм завширшки. Верхні листки, які охоплюють генеративний пагін, згодом утворюють листки серединної формації.

Вище розташовані метамери утворюють генеративну частину пагона (синантний тип суцвіття) до 28 см завдовжки, яка несе 5–11 квіток.

Виявлено певну закономірність у зміні розміру міжвузля: перше – найдовше (до 19,8 см), розміри інших міжвузлів поступово зменшуються від 3,2 до 2,0 см. У вузлах розташовані рано опадаючі приквіткові брактеї до 2,5 см завдовжки. На верхівці генеративного пагона виявлено ще один пуп'янок, який не розкривав квітку (рис. 4.3.1) [29].

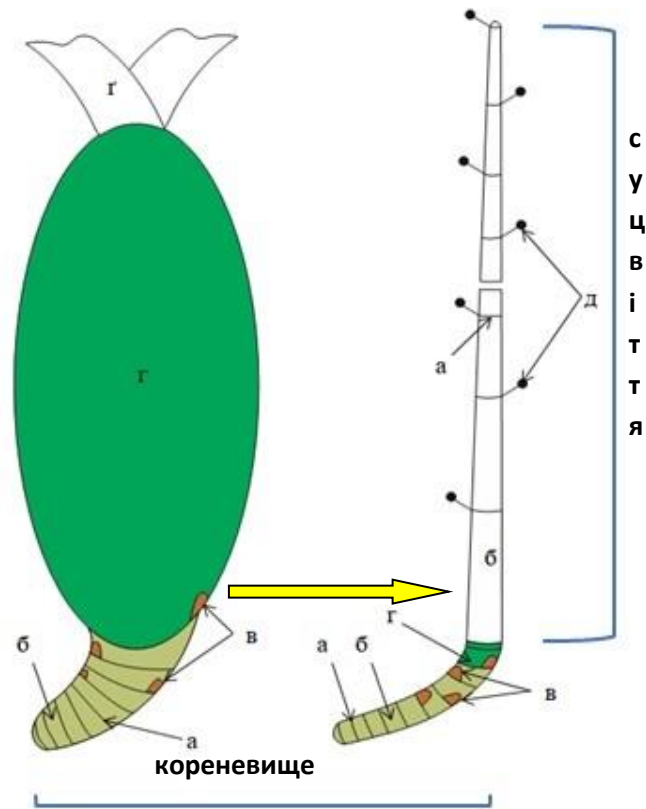


Рис. 4.3.1. Структурно-функціональні зони елементарного пагона *Coelogyne huettneriana*: а – вузол; б – міжвузля; в – брунька; г – псевдобульба; г – листок; д – квітка

У рослин цього виду також переважає монохазіальний тип галуження. Протягом 4–6 (іноді – 9–10) років утворюється по одному пагону наступного порядку, а потім спостерігається розвиток двох пагонів (рис. 4.3.2) [29].

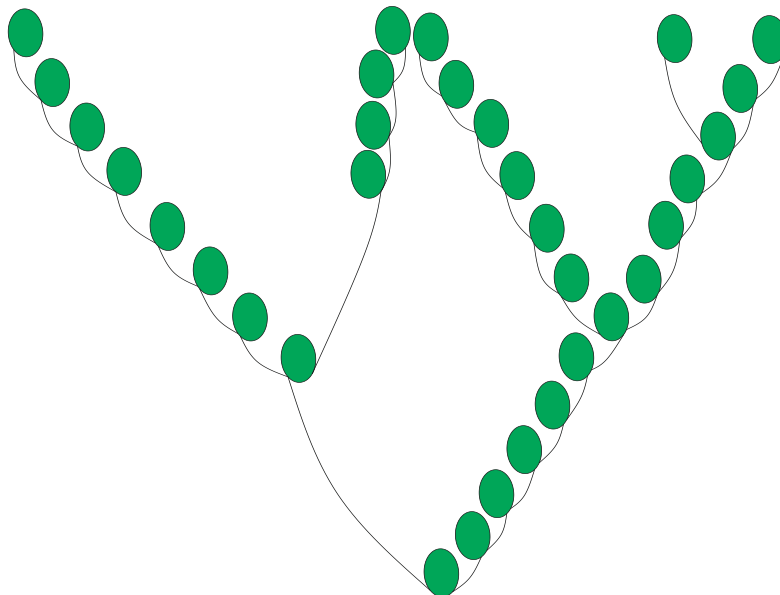


Рис. 4.3.2. Схема галуження пагонової системи *Coelogyne huettneriana*

#### 4.4. Біоморфологічна характеристика *Coelogyne speciosa* (Blume) Lindl.

Епіфіт, рідше наземна рослина. Знайдена у східній Індії на висоті 1500 м над р.м. та описана С. Blume як *Chelonanthera speciosa* [230]. У 1830 р. в “Genera and Species of Orchidaceous Plants” J. Lindley описав цю рослину як *Coelogyne* [246; 351]. Пізніше була знайдена Lobb та відіслана ним до фірми Veitch в 1846 р. [102; 312].

Кореневищна частина пагона складається з 6–7 метамерів, становить до 1,0 см завдовжки та до 0,5 см завширшки.

Перші 3–5 метамери (міжвузля до 0,2 см завдовжки) несуть низові лускоподібні листки до 0,9 см завдовжки та до 0,7 см завширшки.

У наступних четвертому-сьомому вузлах розташовані низові піхвові листки, розміри яких поступово збільшуються від 1,3 до 3,6 см завдовжки та від 0,7 до 1,4 см завширшки, два верхніх охоплюють псевдобульбу. Довжина міжвузля становить 0,1–0,2 см.

У пазухах цих листків розташовані 2–3 бруньки, розмір яких збільшується в акропетальному напрямку та становить від 1,4 мм до 3,2 мм заввишки та від 1,1 мм до 2,9 мм завширшки і складається з 3–4 листкових зачатків та апікальної меристеми.

Ортотропна частина пагона складається з двох метамерів. Перший з них формує псевдобульбу до 6,3 см заввишки та до 3,1 см завширшки. Наступний метамер вкорочений (0,1 см завдовжки) і несе 1 листок серединної формації. Листкова пластинка цілісна, шкіряста, еліптична, загострена, складчаста, до 33,9 см завдовжки, до 7,2 см завширшки. У повністю сформованих пагонів верхівкова меристема паренхіматизована. Тривалість життя листкової пластинки 3–5 років [25].

Нами було встановлено, що з верхньої бруньки розвивається пагін з синантним типом суцвіття [23; 25; 45]. У фазі сформованого суцвіття довжина вегетативної частини пагона становить до 1,2 см та складається з 8 метамерів, на яких наявні переважно 3 пазушні бруньки до 2,6 мм заввишки та до 2,5 мм завширшки. Верхній листок серединної формації охоплює генеративний пагін.

Вище розташовані метамери утворюють генеративну частину пагона (синантне суцвіття) до 11,8 см завдовжки, що несе 1–2 квітки. Перше міжвузля – найдовше (до 8,5 см). У вузлах розташовані приквіткові брактії до 3,3 см завдовжки та до 1,4 см завширшки. Відразу після відцвітання першої квітки, розкривається наступна (рис. 4.4.1) [25].

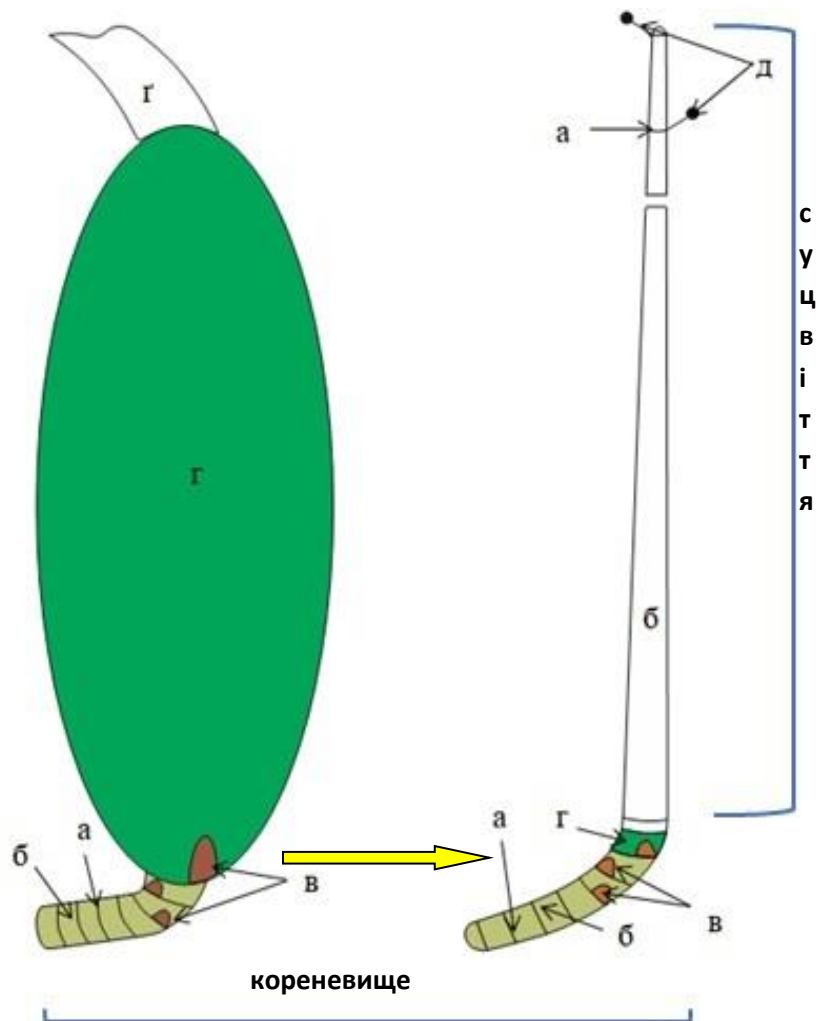


Рис. 4.4.1. Структурно-функціональні зони елементарного пагона *Coelogyne speciosa*: а – вузол; б – міжвузля; в – брунька; г – псевдобульба; г – листок; д – квітка

Для рослин цього виду характерний ди- монохазіальний тип галуження, коли протягом 2–3 років утворюється по одному пагону наступного порядку, а потім спостерігається розвиток двох пагонів. Іноді ми спостерігали одночасний розвиток двох пагонів (рис. 4.4.2) [25].

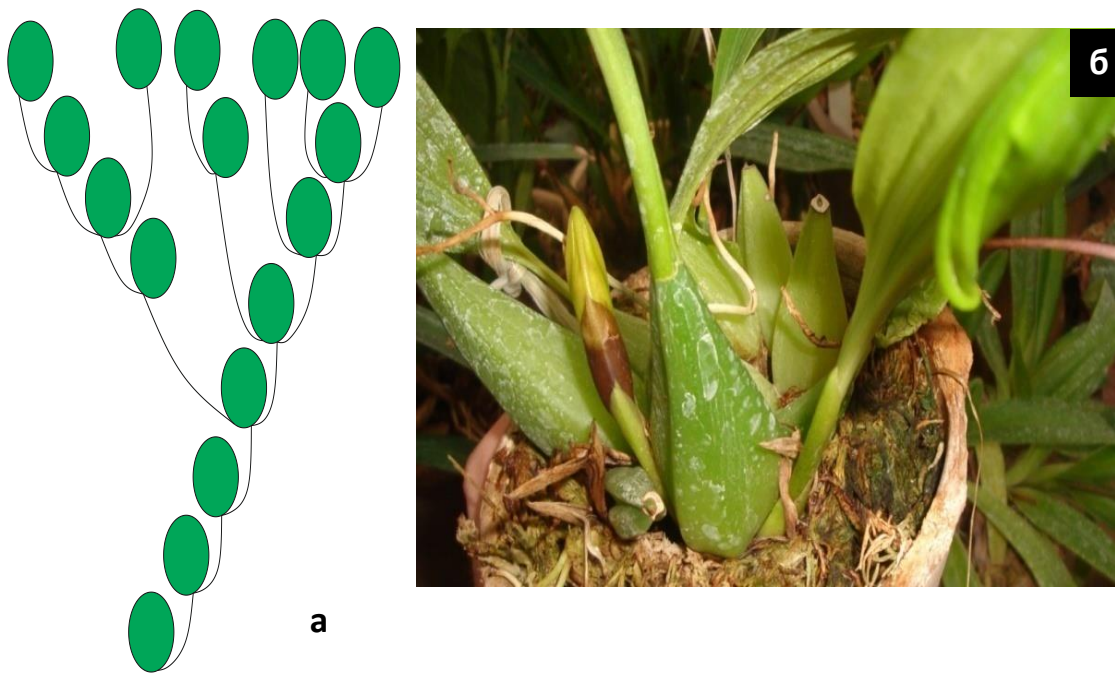


Рис. 4.4.2. Схема галуження пагонової системи *Coelogyne speciosa* (а); одночасний розвиток двох пагонів у *Coelogyne speciosa* (б).

#### 4.5. Біоморфологічна характеристика *Coelogyne viscosa* Rchb. f. Епіфіт.

Кореневищна частина складається з 11–14 метамерів, до 4,1 см завдовжки і до 1,0 см завширшки. Перші 4–8 вузлів несуть низові лускоподібні листки до 1,0 см завдовжки та до 1,0 см завширшки. На 6–9-му вузлах розташовані низові піхвові листки, розмір яких поступово збільшується (від 1,2 до 7,8 см завдовжки та від 1,0 до 2,6 см завширшки). Два верхніх (10,5 см завдовжки та 1,5 см завширшки) охоплюють псевдобульбу. Довжина міжвузлів становить 0,2–0,5 см. На цій ділянці розташовані, переважно, дві пазушні бруньки (рідше – 3), розмір (від 3,8 до 6,0 мм заввишки та від 3,0 до 5,0 мм завширшки) та ємність яких збільшуються в акропетальному напрямку.

Ортотропна вегетативна частина пагона складається, зазвичай із трьох метамерів. Перший з них утворює псевдобульбу (до 8,1 см заввишки та до 3,3 см завширшки). На інших вузлах (міжвузля до 0,1 см завдовжки) розташовані листки серединної формації.

Листок сидячий, цілісний, лінійний, шкірястий, загострений на верхівці, абаксіальна поверхня темно-зелена, адаксіальна – світло-зелена, до 57,6 см завдовжки та до 1,9 см завширшки. Тривалість життя листка 3–6 років.

З верхньої бруньки, розташованої при основі туберидія, ще до початку розвитку вегетативної частини пагона (протерантний тип розвитку), утворюється малоквіткове суцвіття (3–4 квітки) до 15,6 см завдовжки (рис. 4.5.1) [29].

Вегетативно-генеративна частина складається з 16–18 метамерів (до 0,3 см завдовжки), несе луски (від 0,6 до 5,6 см завдовжки та від 0,7 до 1,8 см завширшки) і пазушні бруньки (до 7,0 мм завдовжки) (рис. 4.5.1).

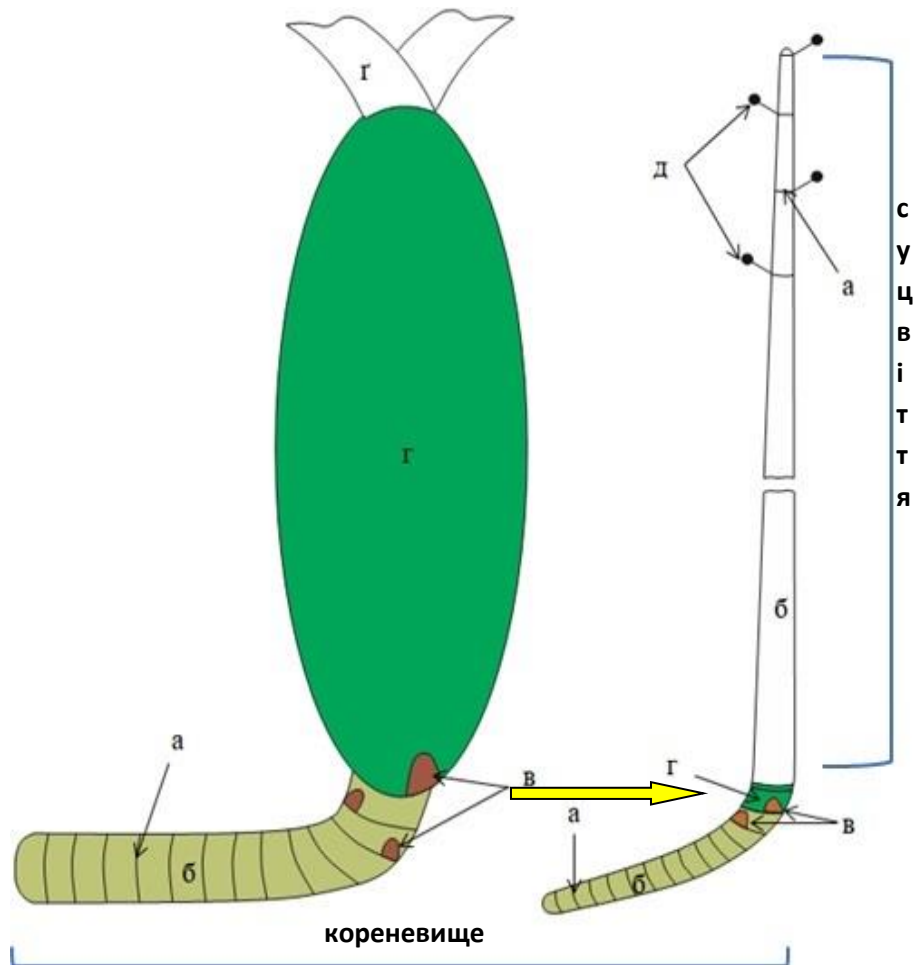


Рис. 4.5.1. Структурно-функціональні зони елементарного пагона *Coelogyne viscosa*: а – вузол; б – міжвузля; в – брунька; г – псевдобульба; г – листок; д – квітка

У рослин цього виду переважає монохазіальний тип галузнення – протягом 4–6 років розвивається по одному пагону (рис. 4.5.2) [29].

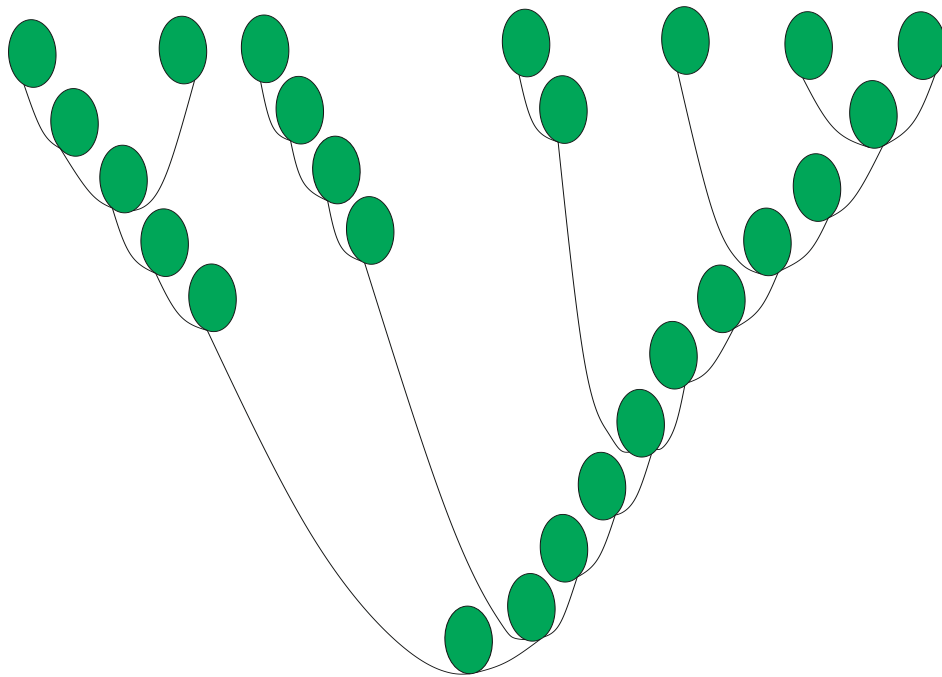


Рис. 4.5.2. Схема галуження пагонової системи *Coelogyne viscosa*

**4.6. Біоморфологічна характеристика *Coelogyne cristata* Lindl.** Епіфіт або літофіт. Вперше зібрана N.Wallich в північній Індії у підніжжя Гімалаїв та описана ним в 1824 р., завезена в Англію J.Gibson в 1837 р., а вперше зацвіла в 1841 р. в колекції G. Barker [230]. Формально вид описаний J. Lindley в 1822 р. в “Collectanea Botanica” [102], хоча деякі дослідники вказують 1825 р. [203; 215].

Плагіотропна частина пагона складається з 7–11 метамерів та становить до 2,9 см завдовжки та 0,3–0,4 см у діаметрі.

Перші 5–8 метамерів, довжина яких зростає від 0,1 до 0,4 см, несуть низові лускоподібні листки, до 1,2 см завдовжки та до 1,2 см завширшки.

У наступних 2–4 вузлах розташовані низові піхвові листки, розміри яких поступово збільшуються від 1,4 до 4,5 см завдовжки та від 0,6 до 1,2 см завширшки, два верхніх охоплюють псевдобульбу. Довжина міжвузль становить 0,2–0,6 см. У пазухах цих листків знаходяться бруньки, розмір та ємність яких збільшується в акропетальному напрямку та становить від 3,8 до 7,5 мм заввишки та від 2,2 до 4,7 мм завширшки (рис. 4.6.1).



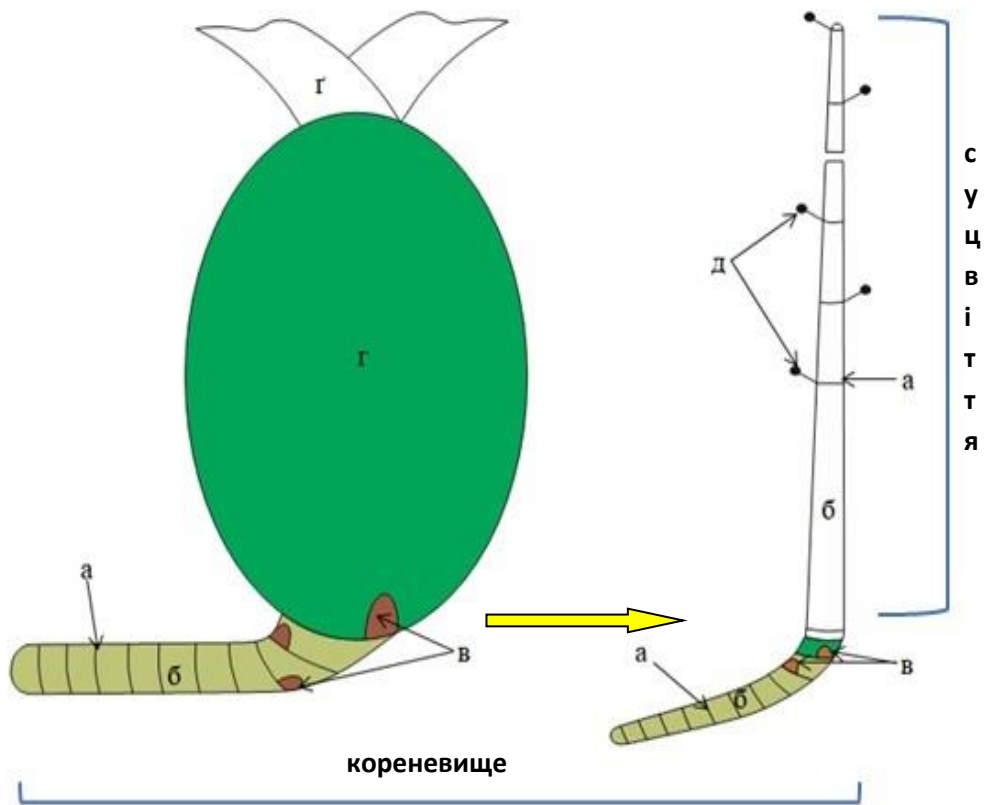


Рис. 4.6.1. Структурно-функціональні зони елементарного пагона *Coelogyne cristata*: а – вузол; б – міжвузля; в – брунька; г – псевдобульба; г– листок; д – квітка

Ортотропну частину пагона утворюють 3–4 метамери. Перший з них утворює псевдобульбу (до 3,9 см заввишки та до 2,9 см завширшки).

У наступних двох вузлах (міжвузля до 0,1 см завдовжки) розташовані два листки серединної формації. Листкова пластинка цілісна, лінійна або вузьколанцетоподібна, загострена, шкіряста, зелена, до 26,7 см завдовжки та до 2,4 см завширшки з добре помітною жилкою посередині. У повністю сформованих пагонів верхівкова меристема паренхіматизована. Тривалість життя листка 3-4 роки.

Установлено, що першою, як правило, розвивається верхня брунька, яка утворює пагін, котрий морфологічно відрізняється від описаного вище. Вегетативна частина сягає 2,3 см заввишки та складається з 11–12 метамерів. У вузлах розташовані низові лускоподібні та піхвові листки, розміри яких

збільшуються від 0,7 см до 4,6 см завдовжки. У верхніх трьох-чотирьох вузлах закладаються бруньки (2,5–3,2 мм заввишки, 1,8–2,2 мм завширшки) з 2 або 3 листовими примордіями та апікальною меристемою [25].

Вище розташовані 5–7 метамерів, які утворюють звисаючу малоквіткову генеративну частину пагона (гетерантний тип суцвіття) до 15,0 см завдовжки, котра несе від 3 до 5 квіток. Перше міжвузля, як правило, найбільше (до 9,0 см завдовжки), розміри інших зменшуються в акропетальному напрямку – від 3,2 см до 1,0 см завдовжки. У вузлах розташовані приквіткові брактеї, розміри яких також зменшуються від 3,5 до 2,0 см завдовжки та завширшки – від 1,0 до 1,2 см. На верхівці наявний ще один бутон, що не утворює квітки.

Після закінчення цвітіння вегетативна частина цього пагона не розвивається і він відмирає. Пізніше починає розвиватися нижче розташована брунька, яка формує пагін поновлення.

Рослинам цього виду притаманний диморфізм пагонів, коли з верхньої бруньки розвивається пагін з гетерантним типом суцвіття, а з бруньки, що розташована нижче – пагін поновлення, у якого верхівкова меристема у флоральну фазу не переходить.

Для рослин характерний моно-дихазіальний тип галуження. Протягом 3–5 років утворюється по одному пагону наступного порядку. Пагони можуть утворюватися зі сплячих бруньок на 3–4-й рік (рис. 4.6.2) [25].

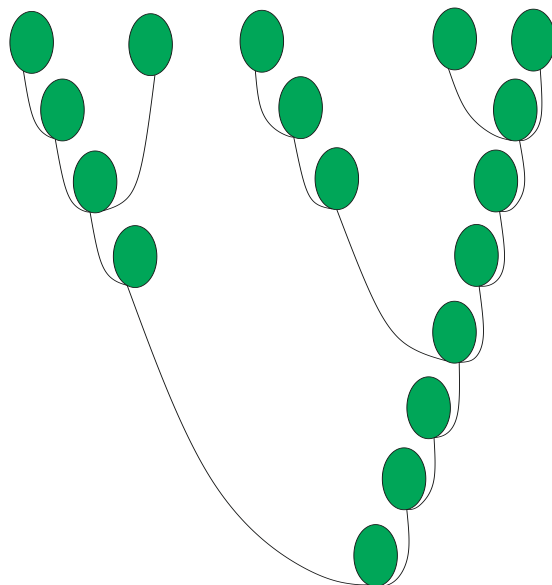


Рис. 4.6.2. Схема галуження пагонової системи *Coelogyne cristata*

**4.7. Біоморфологічна характеристика *Coelogyne flaccida* Lindl.** Епіфіт або літофіт. Кореневищна частина складається з 8–10 метамерів, до 2,7 см завдовжки та 0,7 см завширшки. Перші 4-5 метамерів, довжина яких становить 0,1–0,2 см, несуть низові лускоподібні майже трикутні листки, до 1,2 см завдовжки і до 1,2 см завширшки. На наступних 3–5 вузлах розташовані низові піхвові листки, розміри яких поступово збільшуються (від 1,2 до 6,2 см завдовжки та від 1,0 до 2,0 см завширшки). Два верхніх охоплюють псевдобульбу. Довжина міжвузлів становить 0,2–0,5 см. У пазухах цих листків розташовані бруньки, розмір (від 2,0 до 9,7 мм заввишки та від 1,2 до 3,8 мм завширшки) та ємність яких збільшуються в акропетальному напрямку (рис. 4.7.1).

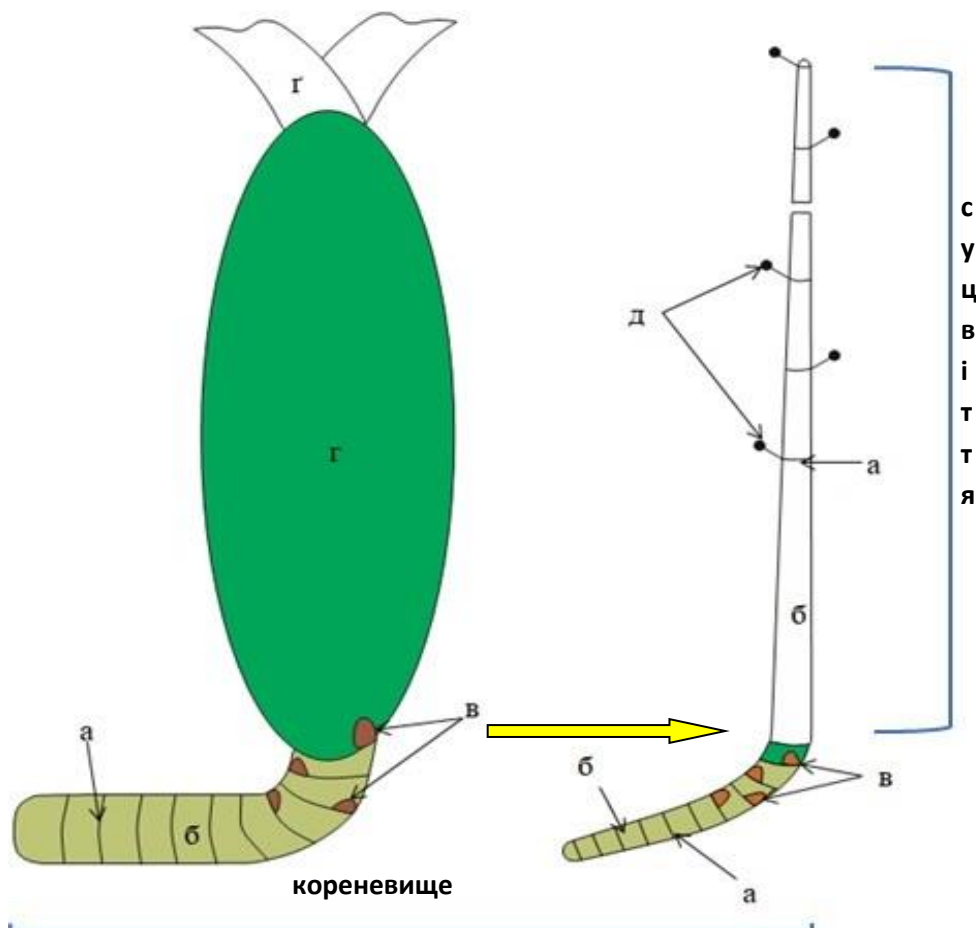


Рис. 4.7.1. Структурно-функціональні зони елементарного пагона *Coelogyne flaccida*: а – вузол; б – міжвузля; в – брунька; г – псевдобульба; г – листок; д – квітка

Ортотропна частина складається зазвичай з 3–4 метамерів. Перший з них утворює псевдобульбу (до 8,4 см заввишки та 2,8 см завширшки). На інших вузлах (міжвузля до 0,1 см завдовжки) розташовані прості листки серединної формації. Листкова пластинка цілісна, ланцетоподібна, або вузьколанцетоподібна, загострена, шкіряста, з обох боків однорідно забарвлена, зелена, до 28,8 см завдовжки та 3,6 см завширшки. Вище можуть розташовуватися один-два листкових примордії. У повністю сформованих пагонів верхівкова меристема паренхіматизована. Тривалість життя листка – 3–5 років [29].

Першою, зазвичай, розвивається верхня брунька, яка утворює пагін, котрий морфологічно відрізняється від описаного вище, він складається з вегетативної та генеративної частини. Вегетативна частина сягає 2,4 см заввишки і складається з 10-11 метамерів. У вузлах розташовані низові лускоподібні та піхвові листки, довжина яких збільшується від 0,5 до 3,8 см. У верхніх трьох-чотирьох вузлах закладаються бруньки (2,2 мм заввишки, 1,2 мм завширшки) з 2–3 листковими примордіями та апікальною меристемою [29].

Розташовані вище 7–9 метамерів утворюють звисаючу генеративну частину пагона до 23,3 см завдовжки, яка несе 5–10 квіток (рис. 4.13) [26; 42]. Перше міжвузля зазвичай найбільше (до 7,0 см завдовжки), довжина інших зменшується в акропетальному напрямку (від 2,9 до 1,0 см). У вузлах розташовані приквіткові брактії, довжина яких також зменшується (від 3,9 до 1,7 см). На верхівці наявний ще один, з якого не утворюється квітка [29].

Після закінчення цвітіння вегетативна частина цього пагона не розвивається і він відмирає.

Приблизно через 4–5 тиж починає розвиватися нижче розташована брунька, яка формує пагін поновлення [29].

Для рослин цього виду характерним є диморфізм пагонів: з верхньої бруньки розвивається пагін з гетерантним типом суцвіття [26; 29; 42; 46], а з нижче розташованої — пагін поновлення, в якого верхівкова меристема не переходить у флоральну фазу.

Для рослин характерний дихазіальний тип галуження — кожний пагін дає початок зазвичай двом пагонам наступного порядку галуження, іноді — трьом (рис. 4.7.2.) [29].

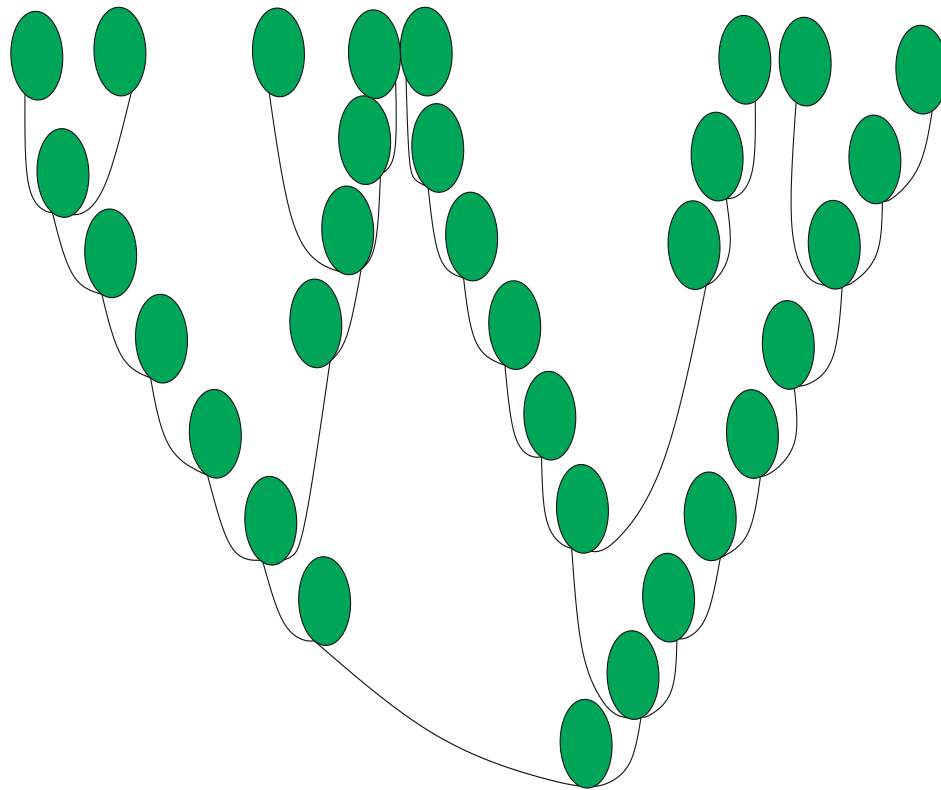


Рис. 4.7.2. Схема галуження пагонової системи *Coelogyne flaccida*

**4.8. Біоморфологічна характеристика *Coelogyne tomentosa* Lindl.** Епіфіт або літофіт. Вид названий на честь, М. Массанжа що відкрив цю рослину і надіслав її Г. Рейхенбаху, який описав її в 1878 р. у “Gardeners’ Chronical” [102].

Кореневищна частина пагона складається з 7–9 метамерів та становить до 2,0 см завдовжки та до 1,2 см завширшки. Перші 4–5 метамери, довжина яких становить 0,2–0,3 см, несуть низові лускоподібні листки до 1,0 см завдовжки.

У наступних 3–4 вузлах розташовані низові піхвові листки, розміри яких поступово збільшуються від 2,0 до 13,0 см завдовжки, два верхніх охоплюють псевдобульбу. Довжина міжвузлів становить 0,1–0,2 см. У пазухах цих листків знаходяться бруньки, розмір та ємність яких збільшується в акропетальному напрямку та становить від 2,0 до 5,0 мм заввишки та від 3 до 8 листкових зачатків та апікальної меристеми.

Ортотропна частина складається, як правило, з 3–4 метамерів. Перший з них утворює псевдобульбу до 9,0 см заввишки та до 3,7 см завширшки.

У наступних двох вузлах (міжвузля до 0,1 см завдовжки) розташовані 2 листки серединної формації. Листкова пластинка цілісна, від овальної до видовжено-еліптичної, шкіряста, зелена до 45,6 см завдовжки та до 8,4 см завширшки. У повністю сформованих пагонів верхівкова меристема паренхіматизована. Тривалість життя листка – 4–7 років.

Було встановлено, що першою розвивається верхня брунька, яка утворює пагін, що морфологічно відрізняється від вищеописаного – він складається з вегетативної та генеративної частин. Вегетативна частина становить до 1,2 см заввишки та складається з 8–10 метамерів (рис. 4.8.1).

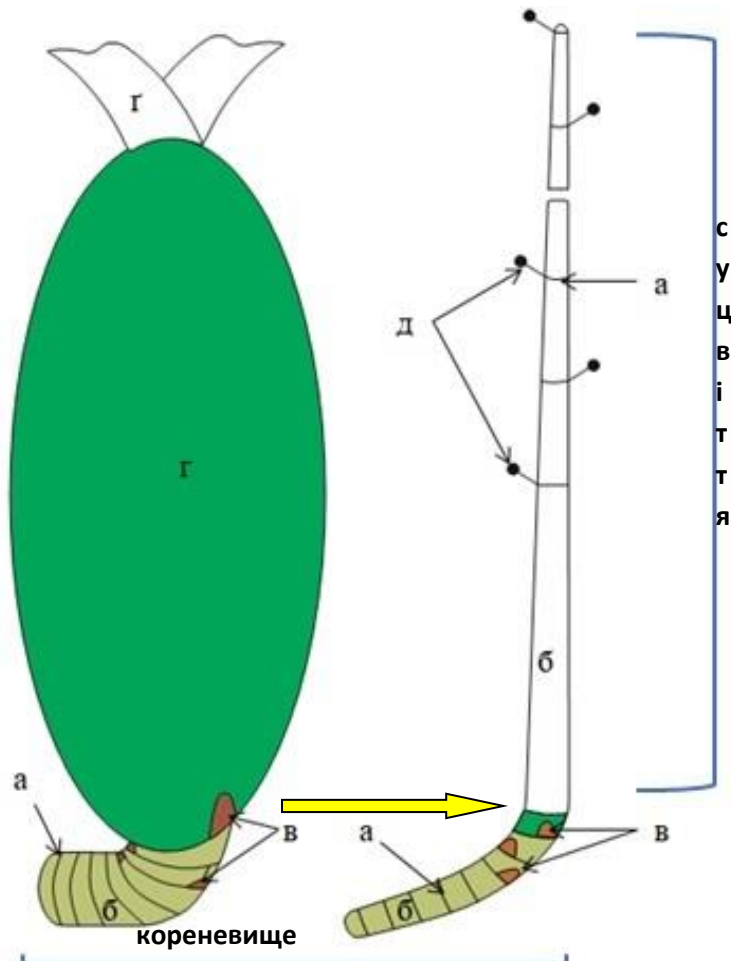


Рис. 4.8.1. Структурно-функціональні зони елементарного пагона *Coelogyne tomentosa*: а – вузол; б – міжвузля; в – брунька; г – псевдобульба; г – листок; д – квітка

У вузлах розташовані лускоподібні та піхвові листки, розміри яких збільшуються від 0,7 см до 3,0 см завдовжки. У верхніх трьох-чотирьох вузлах закладаються бруньки 0,8–1,0 мм заввишки з 2–3 листовими примордіями та апікальною меристемою.

Вище розташовані метамери утворюють звисаючу генеративну частину пагона (гетерантне суцвіття) [41; 45; 46] до 40,0 см завдовжки, що несе 10–19 квіток. Довжина міжвузля варіює від 2,0 до 3,0 см, будь-якої закономірності щодо зміни довжини міжвузля в цій частині нами не було виявлено. У вузлах розташовані приквіткові брактеї до 2,4 см завдовжки, до 1,4 см завширшки. На верхівці нами було виявлено, ще від трьох до шести бутонів, що не утворюють квітів.

Майже одразу після закінчення цвітіння починає розвиватися нижче розташована брунька, з якої розвивається пагін поновлення.

Для рослин цього виду також характерним є диморфізм пагонів.

У рослин цього виду, переважає ди-, монохазіальний тип галуження, коли протягом 3–5 років утворюється по одному пагону наступного порядку, а потім спостерігається розвиток двох пагонів (рис. 4.8.2).

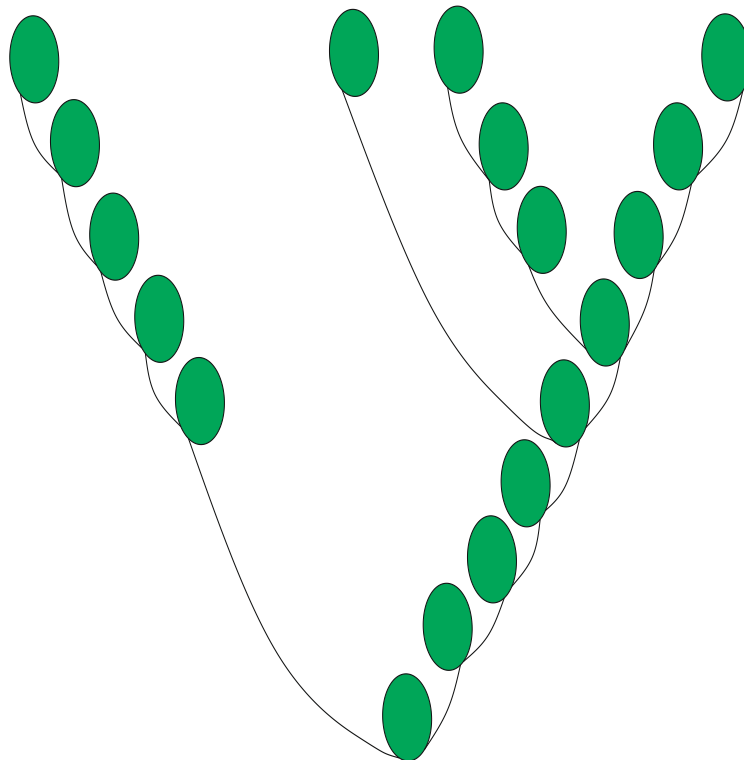


Рис. 4.8.2. Схема галуження пагонової системи *Coelogyne tomentosa*.

Дуже рідко спостерігається одночасний розвиток двох пагонів з двох бруньок. Нами було встановлено, що зі сплячої бруньки новий пагін може розвиватися на 3–7 рік.

Іноді спостерігається розвиток ще однієї бруньки, з якої утворюється пагін, що не квітує. Тобто, для рослин *C. tomentosa* характерний монохазіальний тип галуження – кожний пагін дає початок тільки одному пагону наступного порядку галуження.

#### 4.9. Узагальнення отриманих результатів.

Слід відмітити, що диморфізм пагонів ми спостерігали і у виду *C. lentiginosa*, коли з верхньої бруньки розвивається пагін з протерантним типом суцвіття, а з нижче розташованої – пагін, який морфологічно відрізняється від попереднього (рис. 4.8.3).

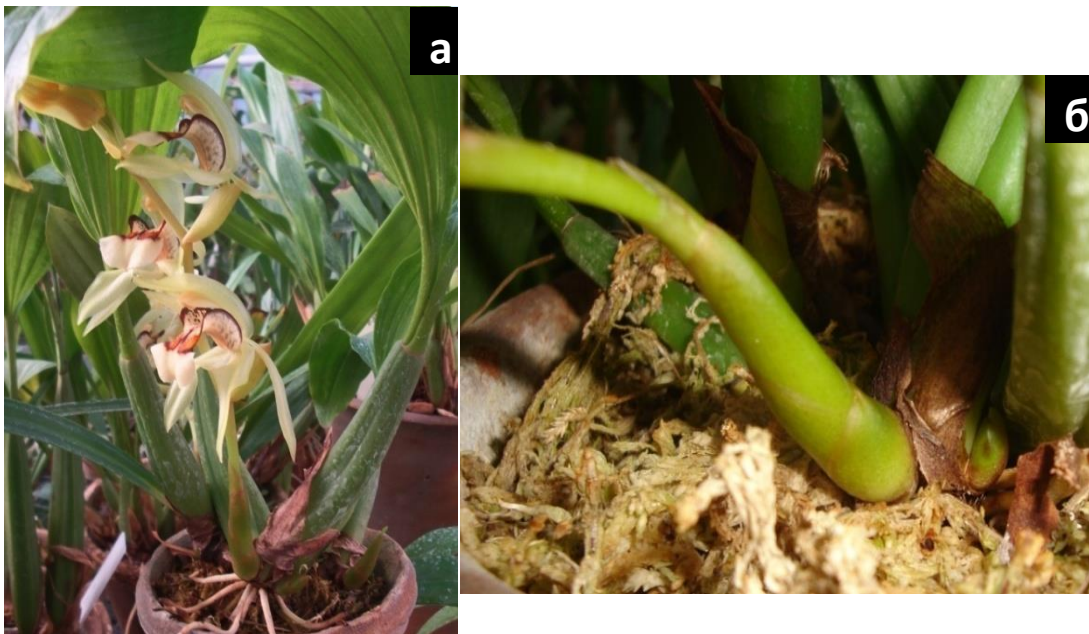


Рис. 4.8.3. Розвиток пагона у *Coelogyne lentiginosa*: а – протерантний тип розвитку суцвіття; б – розвиток пагона з нижче розташованої бруньки

У виду *C. rochussenii* – одночасний розвиток пагонів з гетерантним суцвіттям (рис. 4.8.4.).





Рис. 4.8.4. Одночасний розвиток пагонів у *Coelogyne rochussenii*

Отже, у всіх дослідних видів пагін складається з плагіотропної (кореневищної) та ортотропної частини.

Було встановлено, що залежно від часу утворення суцвіття по відношенню до вегетативної частини, види *C. fimbriata* та *C. ovalis* мають гістерантне суцвіття; *C. huettneriana* та *C. speciosa* – синантне та у *C. viscosa* протерантне.

У всіх цих видів першою розвивається брунька, що розташована при основі псевдобульби, яка дає початок пагону наступного порядку.

У *C. flaccida*, *C. cristata* та *C. tomentosa*, у яких суцвіття гетерантне, також першою розвивається брунька при основі псевдобульби, але вона утворює пагін, що складається з вегетативної та генеративної частини. Після закінчення цвітіння вегетативна частина цього пагона не розвивається і він відмирає. З нижче розташованої бруньки розвивається пагін наступного порядку, тобто у цих 3-ох видів спостерігається диморфізм пагонів. Слід зазначити, що в межах однієї секції *Flaccidae* *C. flaccida*, *C. huettneriana* та *C. viscosa* мають різні типи розвитку суцвіття. У всіх дослідних видів пагони вегетативно-генеративні (рис. 4.8.5).

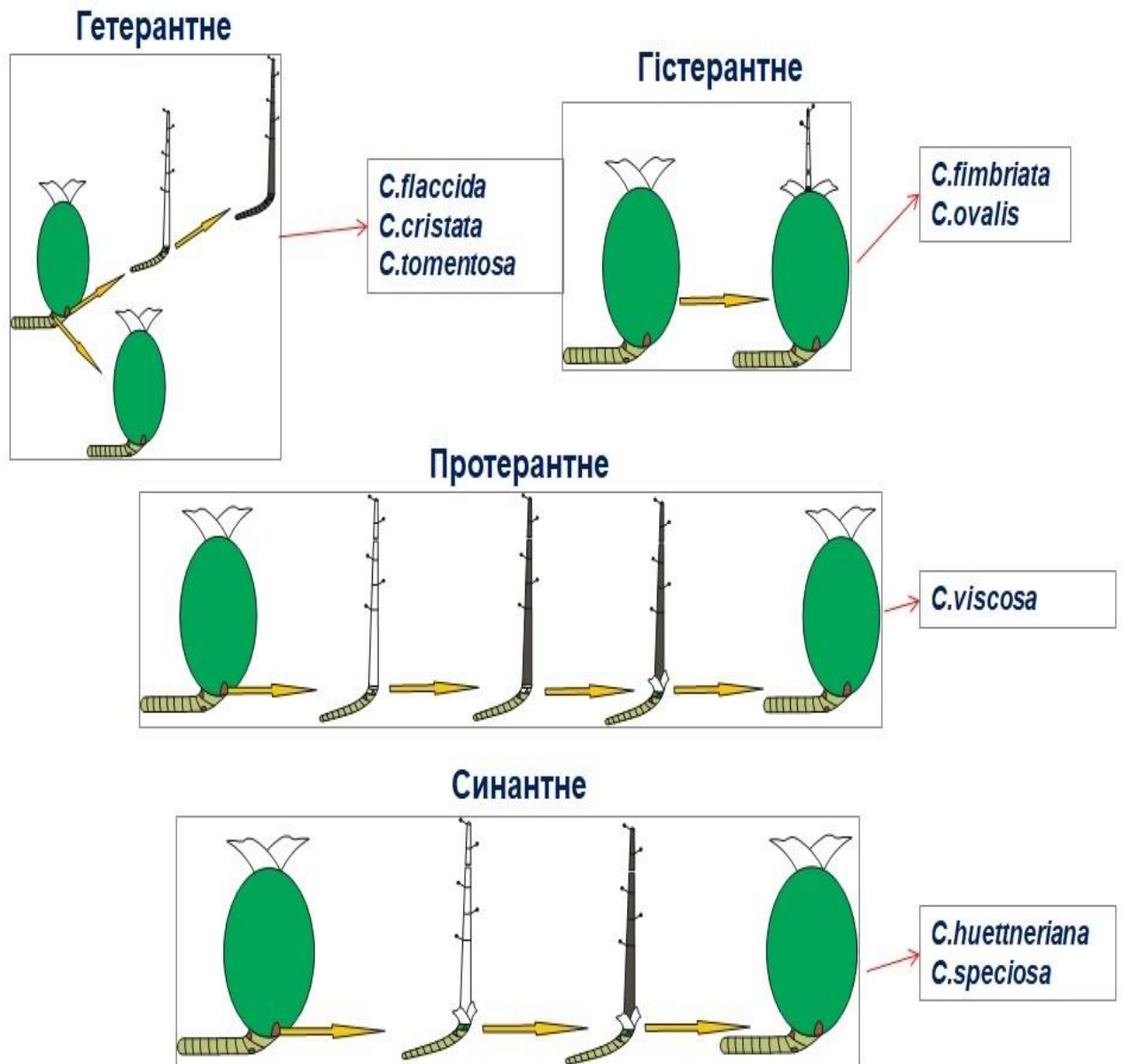


Рис. 4.8.5. Типи розвитку суцвіття видів роду *Coelogyne*

Іноді у всіх дослідних видів ми спостерігали одночасний розвиток 2-ох пагонів, іноді – трьох (*C. flaccida*).

Було встановлено, що всі види мають ди-, монохазіальну пагонову систему з переважанням монохазіальної (*C. huettneriana*) або, навпаки, дихазіальної (*C. flaccida*) (рис. 4.8.6.).

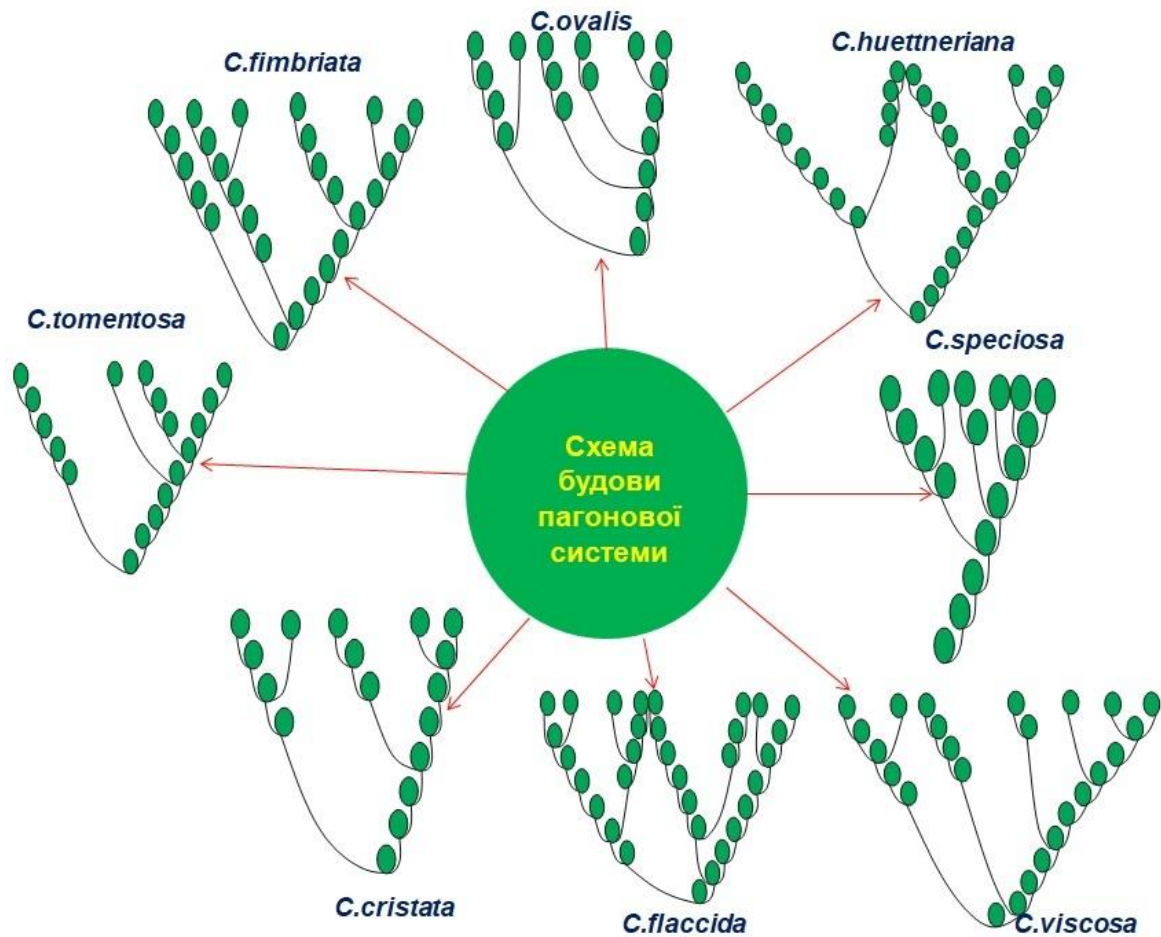


Рис. 4.8.6. Схема галуження пагонової системи *Coelogyne*

У рослин *C. dichroantha* виявлено два типи – гістерантний та синантний, а не лише синантний, як зазначають інші автори [186].

Два різних типи розвитку суцвіття не є виключенням тільки для виду *C. dichroantha*. Так, серед досліджених нами видів, таких як *C. fimbriata* та *C. ovalis*, суцвіття гістерантне, що узгоджується з даними D. Clayton (2002), (Chen, Clayton, 2009) [138; 144].

### Висновки:

Установлено, що для рослин *C. fimbriata* та *C. ovalis* характерний вегетативно-генеративний елементарний пагін з гістерантним типом розвитку суцвіття, для рослин *C. huettneriana* та *C. speciosa* – синантний тип розвитку суцвіття, для *C. viscosa* – протерантний тип, для *C. flaccida*, *C. cristata* та

*C. tomentosa* — гетерантний тип. У рослин цих видів переважає монохазіальне галуження, коли протягом 4–6 років (*C. fimbriata*, *C. viscosa*) або 9–10 років (*C. huettniana*) потім розвиваються два пагони і утворюється дихазій. Для *C. flaccida* характерне дихазіальне галуження. У видів *C. ovalis*, *C. speciosa* та *C. tomentosa* ди-монохазіальний тип галуження пагона, у *C. cristata* — монодихазіальний. Слід зазначити, що у всіх модельних видів бруньки закладалися у вузлах, що були вкриті нижніми піхвовими листками. Було встановлено, з віком структура клону стає більш складно розгалуженою.

Отже, у представників роду *Coelogyne* у життєвому циклі особливістю, яка компенсує облігатну самонесумісність, є значна тривалість життя особини, що забезпечується за рахунок тривалого існування багаторічних пагонів (понад 12–14 років).

**При написанні даного розділу були використані наступні посилання:**

23. Гиренко О. Г. Морфологія і фенологія цвітіння *Coelogyne speciosa* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.) в умовах оранжерейної культури. *Сучасна фітоморфологія: матеріали I міжнародної конференції*, 24–26 квіт. 2012 р. Львів, 2012. С. 47–48.
25. Гиренко О. Г. Особливості будови елементарного пагона та пагонової системи деяких видів роду *Coelogyne* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.). *Інтродукція рослин*. 2018, № 3. С. 52–57.
26. Гиренко О. Г. Фенологія цвітіння *Coelogyne flaccida* Lindl. в умовах оранжерейної культури. *Актуальні проблеми ботаніки та екології: матеріали міжнародної конференції молодих учених*, 9–13 серп. 2011 р. Березне, 2011. С. 242.
27. Гиренко О. Г. Фенологія цвітіння *Coelogyne huettniana* Rchb.f. в умовах оранжерейної культури. *Біологія: від молекули до біосфери: матеріали VI міжнародної конференції молодих науковців*, 21–24 лист. 2011 р. Харків, 2011. С. 407–408.

28. **Гиренко О. Г.**, Ковальська Л. А. Морфологічна будова елементарного пагона *Coelogyne fimbriata* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.). *Мат-ли Міжнар. наук. конф. Сучасні тенденції збереження, відновлення та збагачення фіторізноманіття ботанічних садів і дендропарків*, 23–25 трав. 2016 р. Біла Церква, 2016. С. 95–96.
29. **Гиренко О. Г.**, Ковальська Л. А., Ткаченко Г. М. Особливості елементарного пагона та пагонової системи чотирьох видів роду *Coelogyne* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.). *Інтродукція рослин*. 2017. № 2. С. 42–48.
41. Ковальская Л. А., **Гиренко А. Г.** Особенности цветения *Coelogyne tomentosa* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.) в условиях оранжерейной культуры. *Охрана и культивирование орхидей: материалы IX Международной научной конференции*, 26–30 сент. 2011 г. Санкт-Петербург, 2011. С. 224–227.
42. Ковальская Л. А., **Гиренко А. Г.** Строение репродуктивной сферы и фенология цветения *Coelogyne flaccida* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.). *Растения в муссонном климате-VI: материалы конференции с международным участием*, 16–20 окт. 2013 г. Владивосток, Россия, 2013. С. 99.
45. Ковальська Л. А., **Гиренко О. Г.** Морфологічна будова квітки деяких видів роду *Coelogyne* Lindl. *Фундаментальні та прикладні аспекти сучасної орхідології*. 2014. № 1. С. 91–100.
46. Ковальська Л. А., **Гиренко О. Г.** Порівняльно-морфологічна характеристика будови квітки видів роду *Coelogyne* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.) з колекції національного ботанічного саду ім. М.М.Гришка НАН України. *Інтродукція рослин*. 2014. № 1. С. 47–55.

## РОЗДІЛ 5

### АНАТОМІЧНА СТРУКТУРА ЛИСТКОВОЇ ПЛАСТИНКИ ВИДІВ РОДУ *COELOGYNE* LINDL.

Для тривалого збереження колекційних зразків за умов оранжерейної культури не менш важливим є з'ясування екологічних особливостей дослідних видів, що дасть змогу оптимізувати технологію культивування. Саме тому, наступним етапом нашого дослідження було вивчення анатомічної будови листка дев'яти видів роду *Coelogyne* Lindl. та оцінка можливості використання анатомо-стоматографічного аналізу для прогнозування адаптаційної здатності цих рослин за умов оранжерейної культури.

Основну увагу було приділено з'ясуванню кількісних критеріїв анатомічної будови листка (товщина листкової пластинки, товщина кожного шару листка), формі клітин та порівняльно-анатомічній характеристиці листків.

Об'єктами нашого дослідження були рослини наступних видів роду *Coelogyne* Lindl.: *C. assamica* Linden & Rchb.f. , *C. cristata* Lindl., *C. flaccida* Lindl., *C. huettneriana* Rchb. f., *C. lawrenceana* Rolfe, *C. pandurata* Lindl., *C. speciosa* (Blume) Lindl., *C. tomentosa* Lindl., *C. viscosa* Rchb.f. з колекції тропічних орхідних Національного ботанічного саду ім. М.М. Гришка.

**5.1. *Coelogyne assamica* Linden & Rchb.f.** Листкова пластинка від 283,58 до 383,81 ( $316,72 \pm 12,06$ ) мкм завтовшки. Верхній шар кутикули становить від 3,01 до 5,44 ( $4,15 \pm 0,34$ ) мкм завтовшки, нижній шар кутикули – від 3,27 до 5,15 ( $4,14 \pm 0,36$ ) мкм завтовшки.

Епідерма на адаксіальній поверхні листа одношарова; від 48,91 до 77,33 ( $59,11 \pm 5,05$ ) мкм завтовшки. Клітини округлої або овальної форми; значно варіюють за розмірами від 31,79 до 80,38 ( $61,11 \pm 1,58$ ) мкм заввишки та від 30,06 до 74,82 ( $51,90 \pm 1,71$ ) мкм завширшки. Від загальної товщини листка частка верхнього шару епідерми складає 17,83%.

Епідерма на абаксіальній поверхні листа одношарова, від 33,73 до 38,00 ( $35,44 \pm 0,78$ ) мкм завтовшки. Клітини округлої або овальної форми; за розмірами

дещо менші за клітини верхнього шару – від 22,44 до 46,58 ( $36,20 \pm 0,99$ ) мкм заввишки та від 17,06 до 46,82 ( $36,09 \pm 1,49$ ) мкм завширшки. Від загальної товщини листка частка нижнього шару епідерми складає 10,69%.

Гіподерма та палісадна паренхіма відсутні.

Губчаста паренхіма варіює від 213,65 до 283,19 ( $228,65 \pm 8,18$ ) мкм завтовшки. Клітини округлої або овальної форми, розміщені у 6–8 рядів і за розмірами варіюють від 31,08 до 67,15 ( $42,69 \pm 1,06$ ) мкм заввишки та від 30,74 до 93,25 ( $55,41 \pm 1,55$ ) мкм завширшки. Від загальної товщини листка частка губчастої паренхіми складає 68,98% (рис. 5.1.1).

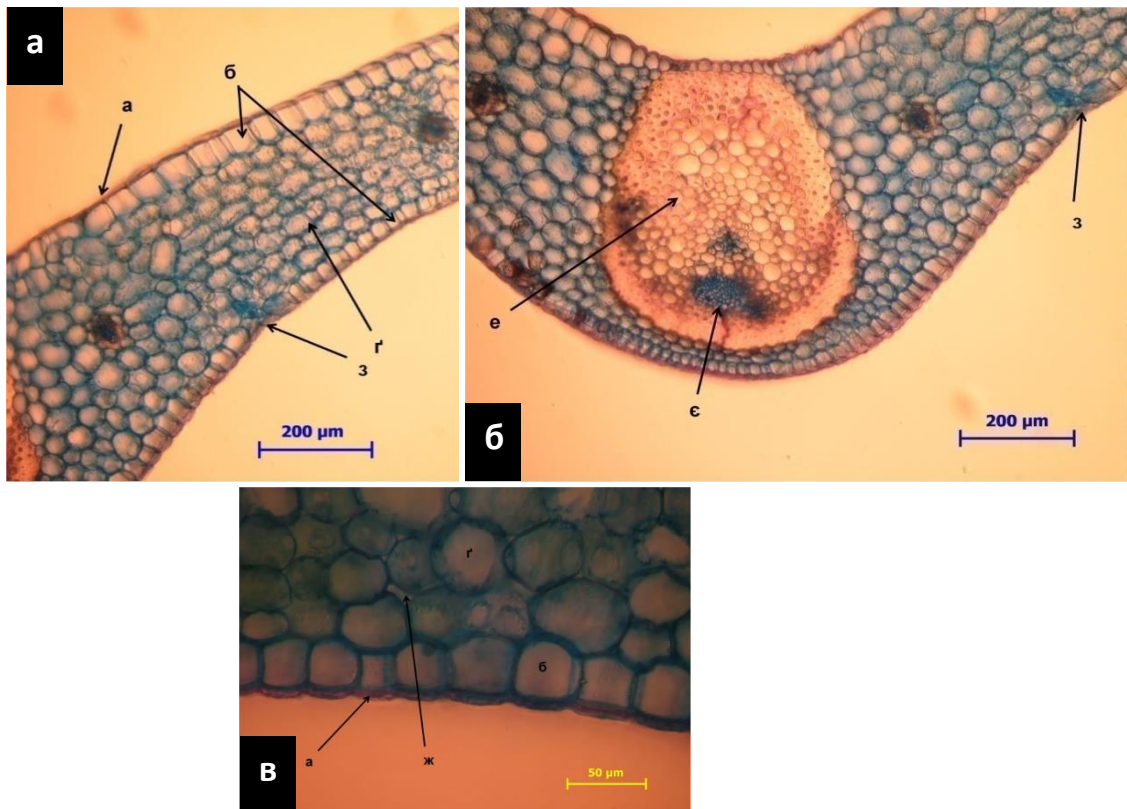


Рис. 5.1.1. Поперечні перерізи листка *Coelogyne assamica*: а) а – кутикула, б – епідерма, г – губчаста паренхіма, з – продихи; б) е – центральний провідний пучок, с – флоема, з – продихи; в) а – кутикула, б – епідерма, г – губчаста паренхіма, ж – повітряна камера

Центральний провідний пучок колатеральний, закритого типу. Провідні пучки вздовж поперечного перерізу розташовані упоперек в 1 ряд. Містить клітинні включення – кристалічні чи аморфні включення кремнію та рафіди (рис. 5.1.2).

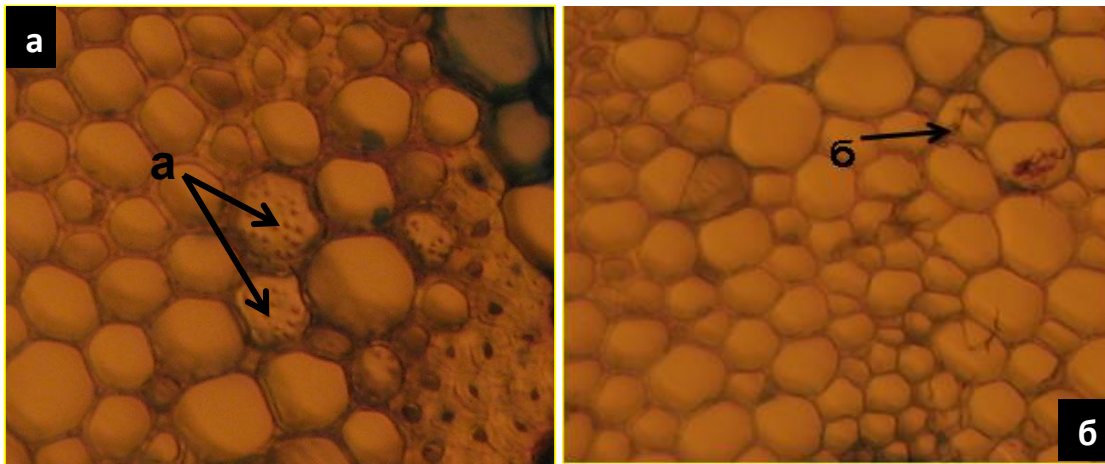


Рис. 5.1.2. Клітинні кристалічні включення кремнію (а) та рафіди (б) у листках *Coelogyne assamica*

**5.2. *Coelogyne cristata* Lindl.** Листкова пластинка варіює від 361,15 до 420,47 ( $397,64 \pm 9,74$ ) мкм завтовшки. Верхній шар кутикули становить від 2,22 до 5,58 ( $3,99 \pm 0,29$ ) мкм завтовшки, нижній шар кутикули – від 2,90 до 4,80 ( $3,69 \pm 0,42$ ) мкм завтовшки.

Епідерма на адаксіальній поверхні листа одношарова; від 38,77 до 49,71 ( $45,66 \pm 1,59$ ) мкм завтовшки. Клітини округлої або овальної форми; за розмірами значно варіюють від 36,61 до 55,70 ( $44,54 \pm 0,76$ ) мкм заввишки та від 36,32 до 64,01 ( $48,65 \pm 1,43$ ) мкм завширшки. Від загальної товщини листка частка верхнього шару епідерми складає 10,96%.

Епідерма на абаксіальній поверхні листа одношарова; від 41,13 до 65,92 ( $53,05 \pm 2,80$ ) мкм завтовшки. Клітини нижнього шару округлі або витягнуті відносно своєї висоти – від 36,42 до 58,07 ( $49,04 \pm 1,20$ ) мкм заввишки та від 30,18 до 59,14 ( $43,39 \pm 1,74$ ) мкм завширшки. Від загальної товщини листка частка нижнього шару епідерми складає 12,74%.

Верхній шар гіподерми одношаровий; від 64,23 до 87,47 ( $73,49 \pm 1,84$ ) мкм завтовшки. Клітини округлої форми, за розмірами варіюють від 51,33 до 80,23 ( $62,97 \pm 1,49$ ) мкм заввишки, від 43,47 до 87,31 ( $64,24 \pm 2,03$ ) мкм завширшки. Від загальної товщини листка частка верхнього шару епідерми складає 17,64%.

Нижній шар гіподерми та палісадна паренхіма відсутні.



Губчаста паренхіма від 197,10 до 250,17 ( $227,74 \pm 6,00$ ) мкм завтовшки. Клітини овальної або округлої форми, розміщені у 7–8 рядів; від 20,35 до 45,81 ( $31,19 \pm 0,82$ ) мкм заввишки та від 24,06 до 61,69 ( $38,39 \pm 1,58$ ) мкм завширшки. Від загальної товщини листка частка губчастої паренхіми складає 56,81% (рис. 5.2.1).

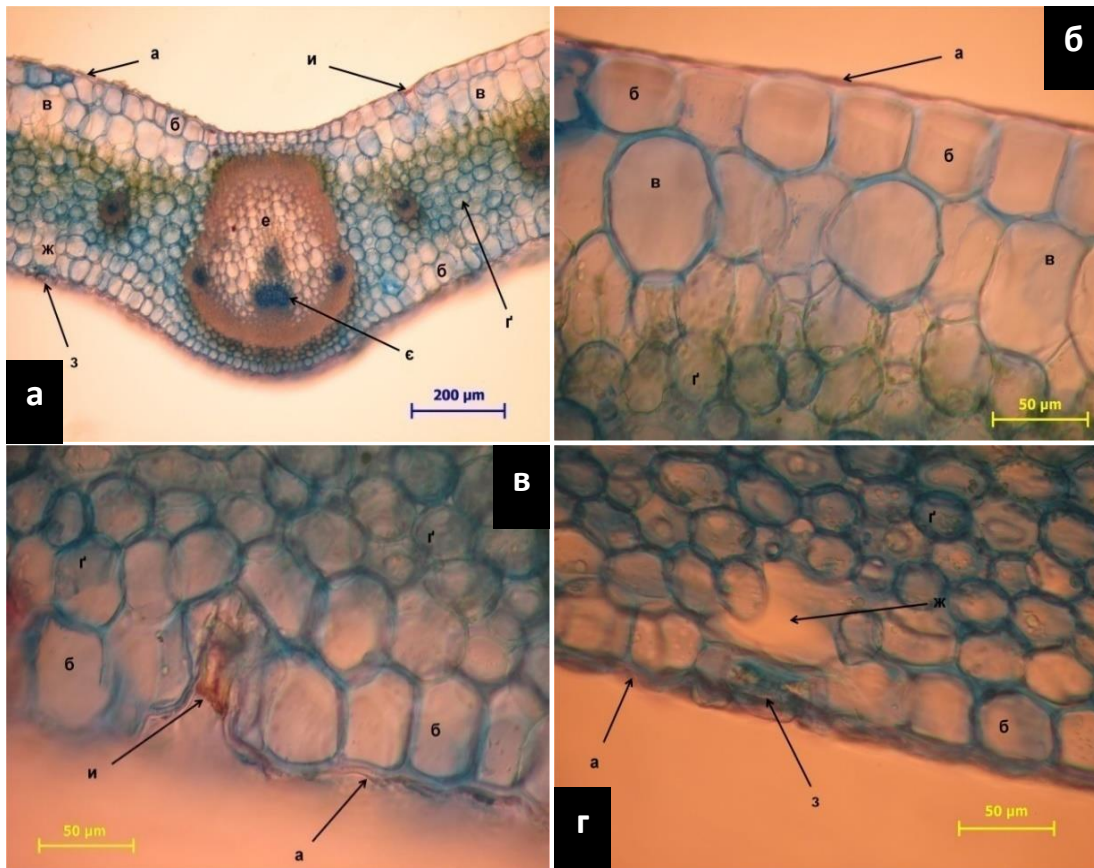


Рис. 5.2.1. Поперечні перерізи листка *Coelogyne cristata*: а) а – кутикула, б – епідерма, в – гіподерма, г – губчаста паренхіма, е – центральний провідний пучок, є – флоема, ж – повітряна камера, з – продихи, и – трихома; б) а – кутикула, б – епідерма, в – гіподерма, г – губчаста паренхіма: в) а – кутикула, б – епідерма, г – губчаста паренхіма, и – трихома; г) а – кутикула, б – епідерма, г – губчаста паренхіма, з – продихи

Центральний провідний пучок колатеральний закритого типу. Провідні пучки вздовж поперечного перерізу розташовані упоперек в 1 ряд. Містить клітинні включення – кристалічні чи аморфні включення кремнію (рис. 5.2.2).

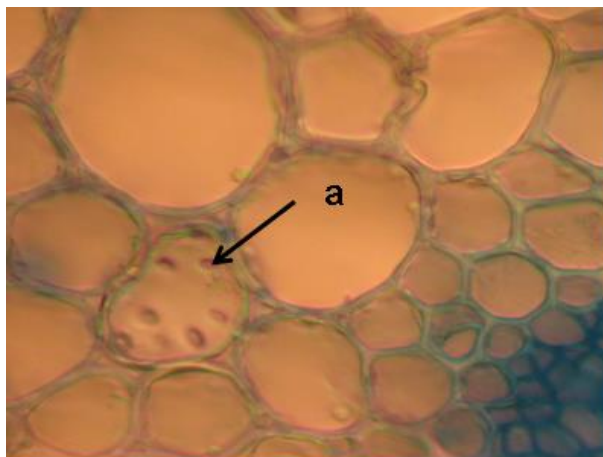


Рис. 5.2.2. Клітинні кристалічні включення кремнію (а) у листках *Coelogyne cristata*

**5.3. *Coelogyne flaccida* Lindl.** Листкова пластинка від 510,27 до 582,98 (545,21±10,80) мкм завтовшки. Верхній шар кутикули варіює від 3,53 до 8,98 (6,09±1,58) мкм завтовшки, нижній – від 6,15 до 8,91 (7,43±0,58) мкм завтовшки.

Епідерма на адаксіальній поверхні листа одношарова; від 23,02 до 34,85 (29,32±1,44) мкм завтовшки. Клітини округлої або овальної форми; від 19,55 до 38,77 (28,31±0,85) мкм заввишки та від 30,70 до 56,62 (41,73±1,41) мкм завширшки. Від загальної товщини листка частка верхнього шару епідерми складає 5,29%.

Епідерма на абаксіальній поверхні листа одношарова; від 30,70 до 40,29 (34,30±2,08) мкм завтовшки. Клітини овальної або округлої форми; від 15,99 до 32,69 (25,36±1,17) мкм заввишки та від 29,10 до 62,50 (44,79±3,04) мкм завширшки. Від загальної товщини листка частка нижнього шару епідерми складає 6,19%.

Верхній шар гіподерми одношаровий; від 111,66 до 142,94 (131,53±4,60) мкм завтовшки. Клітини округлої форми, від 97,29 до 154,20 (125,52±3,58) мкм заввишки та від 69,28 до 121,28 (90,76±4,48) мкм завширшки. Від загальної товщини листка частка верхнього шару гіподерми складає 23,72%.

Нижній шар гіподерми одношаровий; від 125,84 до 147,98 (135,00±3,58) мкм завтовшки. Клітини округлої форми, від 108,65 до 145,52 (126,83±3,64) мкм

заввишки та від 65,28 до 105,00 ( $85,81 \pm 3,51$ ) мкм завширшки. Від загальної товщини листка частка нижнього шару епідерми складає 24,35%.

Шар палисадної паренхіми добре виражений, одношаровий; від 52,98 до 109,04 ( $82,06 \pm 7,40$ ) мкм завтовшки. Клітини циліндричної форми; від 48,63 до 73,87 ( $61,62 \pm 1,36$ ) мкм заввишки та від 15,47 до 33,67 ( $23,98 \pm 1,29$ ) мкм завширшки. Від загальної товщини листка частка шару палисадної паренхіми складає 14,80%.

Губчаста паренхіма від 110,97 до 140,69 ( $128,69 \pm 4,89$ ) мкм завтовшки. Клітини овальні або округлі, розміщені у 5–6 рядів; від 21,89 до 45,50 ( $32,94 \pm 0,87$ ) мкм заввишки та від 32,30 до 67,17 ( $47,17 \pm 1,28$ ) мкм завширшки. Від загальної товщини листка частка губчастої паренхіми складає 23,21% (рис. 5.3.1).

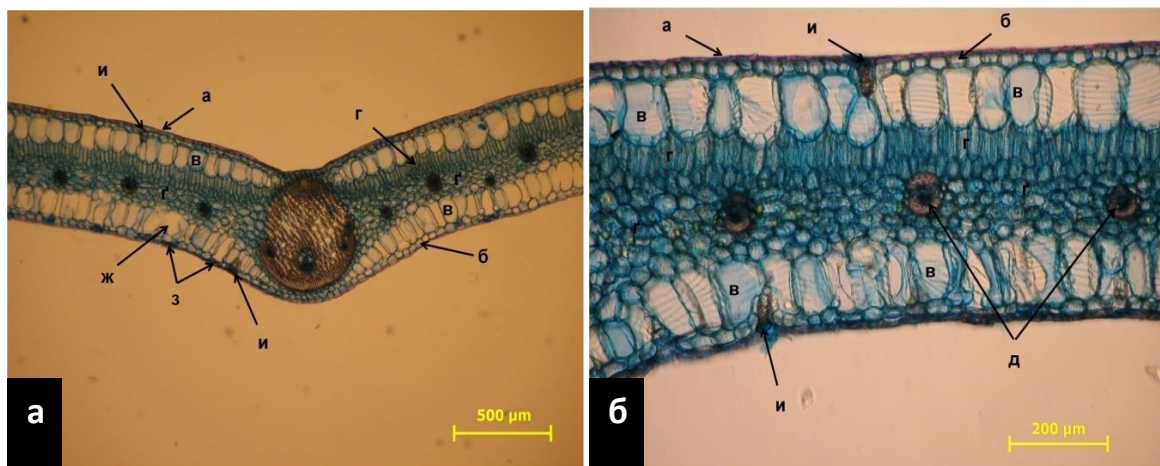


Рис. 5.3.1. Поперечні перерізи листка *Coelogyne flaccida*: а) а – кутикула, б – епідерма, в – гіподерма, г – палисадна паренхіма, г – губчаста паренхіма, ж – повітряна камера, з – продихи, и – трихоми; б) а – кутикула, б – епідерма, в – гіподерма, г – палисадна паренхіма, г – губчаста паренхіма, д – провідний пучок, и – трихоми

Центральний провідний пучок колатеральний закритого типу. Провідні пучки вздовж поперечного перерізу розташовані упоперек в 1 ряд. Містить клітинні включення – кристалічні чи аморфні включення кремнію (рис. 5.3.2).

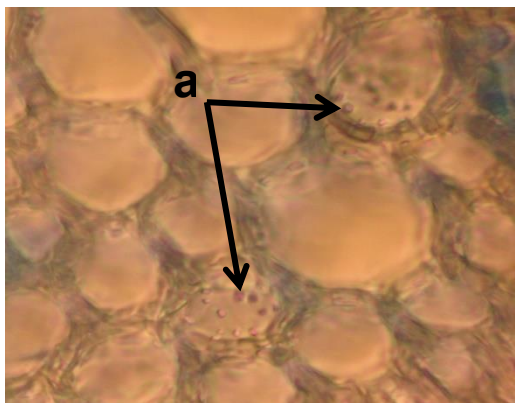


Рис. 5.3.2. Клітинні кристалічні включення кремнію (а) у листках *Coelogyne flaccida*

**5.4. *Coelogyne huettneriana* Rehb. f.** Листкова пластинка від 538,51 до 637,27 ( $570,61 \pm 14,43$ ) мкм завтовшки. Верхній шар кутикули варіює від 7,36 до 10,20 ( $8,73 \pm 0,82$ ) мкм завтовшки; нижній – від 10,55 до 11,30 ( $10,81 \pm 0,25$ ) мкм завтовшки.

Епідерма на адаксіальній поверхні листа одношарова; від 31,38 до 43,49 ( $36,37 \pm 2,44$ ) мкм завтовшки. Клітини округлої або овальної форми; від 23,39 до 43,56 ( $31,67 \pm 0,87$ ) мкм заввишки та від 22,39 до 55,49 ( $42,62 \pm 1,67$ ) мкм завширшки. Від загальної товщини листка частка верхнього шару епідерми складає 6,63%.

Епідерма на абаксіальній поверхні листа одношарова; від 29,82 до 37,87 ( $33,01 \pm 1,74$ ) мкм завтовшки. Клітини нижнього шару округлі або овальні; від 20,82 до 35,21 ( $27,07 \pm 0,95$ ) мкм заввишки та від 26,86 до 53,83 ( $41,77 \pm 1,83$ ) мкм завширшки. Від загальної товщини листка частка нижнього шару епідерми складає 6,02%.

Верхній шар гіподерми одношаровий; від 112,47 до 152,27 ( $125,00 \pm 6,37$ ) мкм завтовшки. Клітини округлої форми, від 114,55 до 159,94 ( $126,31 \pm 3,32$ ) мкм заввишки та від 53,82 до 152,34 ( $98,96 \pm 9,13$ ) мкм завширшки. Від загальної товщини листка частка верхнього шару гіподерми складає 22,81%.

Нижній шар гіподерми одношаровий; від 70,67 до 80,35 ( $75,54 \pm 2,79$ ) мкм завтовшки. Клітини округлої форми, за розмірами менші за клітини верхнього

шару; від 77,65 до 97,33 ( $87,82 \pm 1,50$ ) мкм заввишки та від 34,38 до 81,64 ( $62,82 \pm 3,35$ ) мкм завширшки. Від загальної товщини листка частка нижнього шару гіподерми складає 13,78%.

Шар палисадної паренхіми добре виражений, одношаровий; від 103,60 до 114,33 ( $108,82 \pm 2,99$ ) мкм завтовшки. Клітини циліндричної форми; від 62,58 до 97,18 ( $79,28 \pm 1,67$ ) мкм заввишки та від 14,83 до 34,08 ( $22,82 \pm 0,99$ ) мкм завширшки. Від загальної товщини листка частка шару палисадної паренхіми складає 19,85%.

Губчаста паренхіма від 143,74 до 186,02 ( $155,47 \pm 7,83$ ) мкм завтовшки. Клітини овальної або округлої форми, розміщені у 6–7 рядів; від 19,72 до 55,71 ( $34,10 \pm 0,69$ ) мкм заввишки та від 26,00 до 68,82 ( $47,37 \pm 1,32$ ) мкм завширшки. Від загальної товщини листка частка губчастої паренхіми складає 28,36% (рис. 5.4.1).

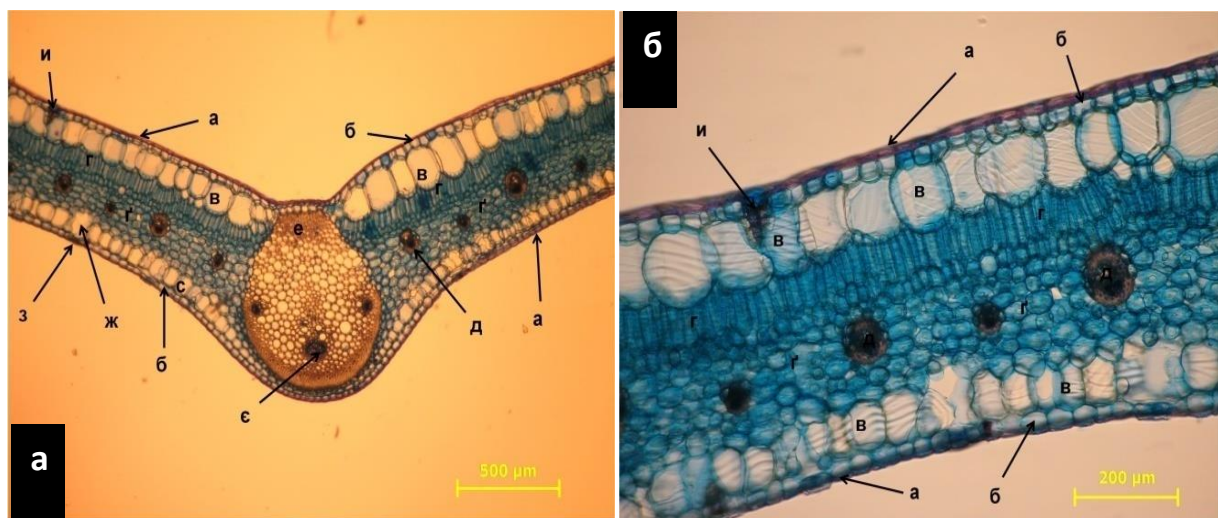


Рис. 5.4.1. Поперечні перерізи листка *Coelogyne huettneriana*: а) а – кутикула, б – епідерма, в – гіподерма, г – палисадна паренхіма, д – губчаста паренхіма, е – центральний провідний пучок, є – флоєма, ж – повітряна камера, з – продихи, и – трихоми; б) а – кутикула, б – епідерма, в – гіподерма, г – палисадна паренхіма, д – губчаста паренхіма

Центральний провідний пучок колатеральний закритого типу. Провідні пучки вздовж поперечного перерізу розташовані упоперек в 1 ряд. Містить клітинні включення – кристалічні чи аморфні включення кремнію (рис. 5.4.2).

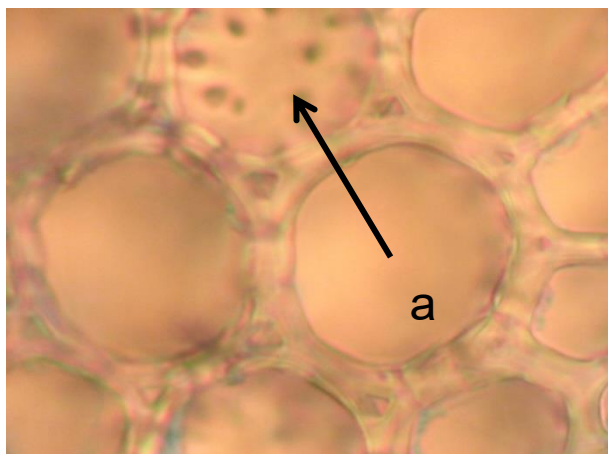


Рис. 5.4.2. Клітинні кристалічні включення кремнію (а) у листках *Coelogyne huettneriana*

**5.5. *Coelogyne lawrenceana* Rolfe.** Листкова пластинка від 315,82 до 393,29 (355,82±7,03) мкм завтовшки. Верхній шар кутикули становить від 2,14 до 2,33 (2,24±0,15) мкм завтовшки; нижній – від 2,32 до 4,66 (3,21±0,34) мкм завтовшки.

Епідерма на адаксіальній поверхні листа одношарова; від 55,67 до 71,40 (62,36±3,33) мкм завтовшки. Клітини округлої форми; від 49,05 до 84,29 (69,97±1,41) мкм заввишки та від 46,69 до 75,15 (65,63±1,24) мкм завширшки. Від загальної товщини листка частка верхнього шару епідерми складає 19,01%.

Епідерма на абаксіальній поверхні листа одношарова; від 42,63 до 64,49 (50,95±3,76) мкм завтовшки. Клітини нижнього шару епідерми округлої форми, менші за розмірами за клітини верхнього шару – від 36,90 до 69,61 (46,99±1,39) мкм заввишки та від 29,13 до 77,20 (49,63±2,07) мкм завширшки. Від загальної товщини листка частка нижнього шару епідерми складає 15,85%.

Шар гіподерми та шар палісадної паренхіми відсутній.

Губчаста паренхіма від 199,70 до 216,23 (208,17±2,85) мкм завтовшки. Клітини овальної або округлої форми, розміщені у 6–8 рядів; від 24,78 до 46,09 (34,18±0,90) мкм заввишки та від 30,54 до 63,15 (47,84±1,42) мкм завширшки. Від загальної товщини листка частка губчастої паренхіми складає 63,47% (рис. 5.5.1).

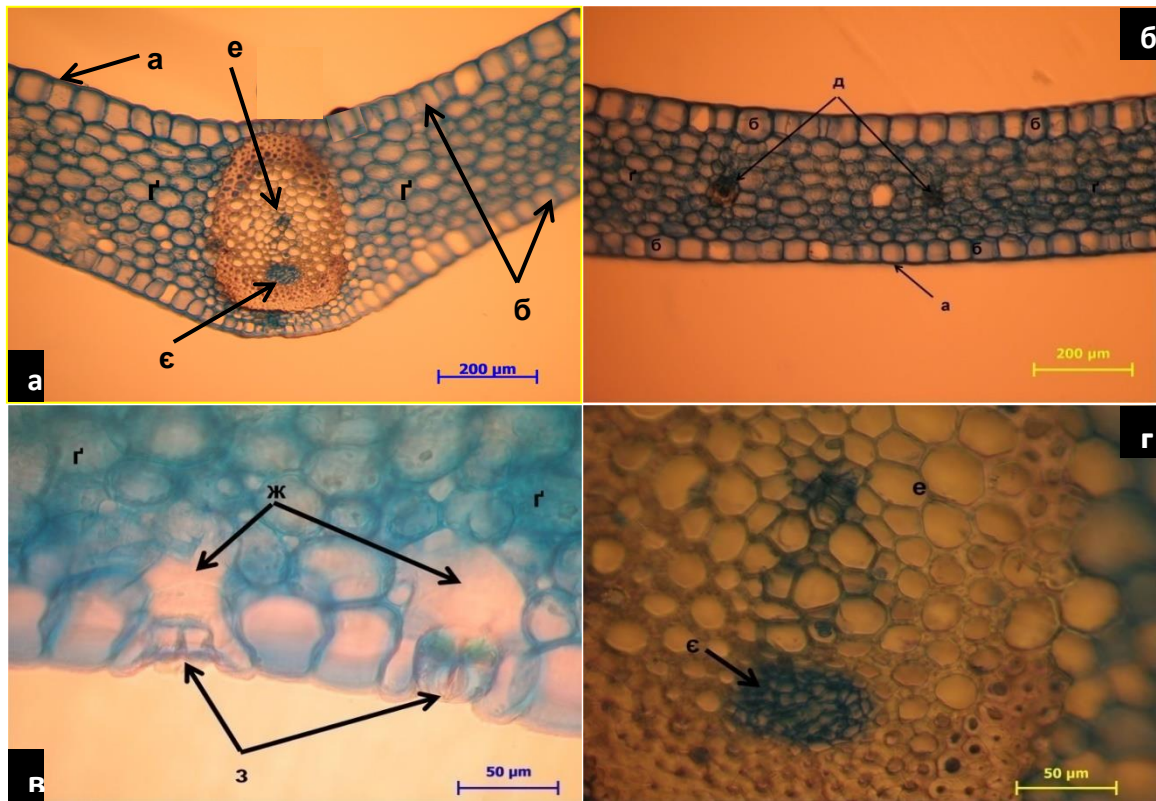


Рис. 5.5.1. Поперечні перерізи листка *Coelogyne lawrenceana*: а) а – кутикула, б – епідерма, г – губчаста паренхіма, е – центральний провідний пучок, е – флоема; б) а – кутикула, б – епідерма, г – губчаста паренхіма, д – провідні пучки; в) г – губчаста паренхіма, ж – повітряна камера, з – продихи; г) е – центральний провідний пучок, е – флоема

Центральний провідний пучок колатеральний закритого типу. Провідні пучки вздовж поперечного перерізу розташовані упоперек в 1 ряд. Містить клітинні включення – кристалічні чи аморфні включення кремнію, рафіди та друзи (рис. 5.5.2).

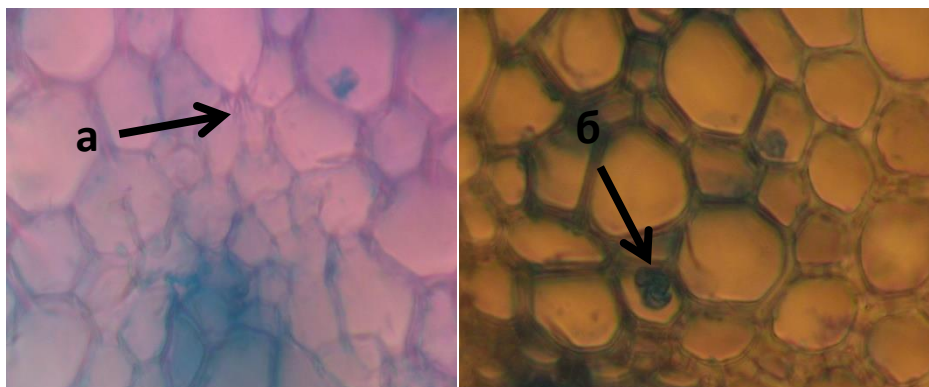


Рис. 5.5.2. Клітинні кристалічні включення рафід (а) та друз (б) у листках *Coelogyne lawrenceana*

**5.6. *Coelogyne pandurata* Lindl.** Листкова пластинка від 249,09 до 381,02 (303,59±15,52) мкм завтовшки. Верхній шар кутикули варіює від 5,32 до 8,47 (7,23±0,38) мкм завтовшки; нижній – від 3,66 до 6,72 (4,72±0,52) мкм завтовшки.

Епідерма на адаксіальній поверхні листа одношарова; від 24,62 до 36,63 (30,94±1,02) мкм завтовшки. Клітини округлої або овальної форми; від 15,99 до 31,66 (25,38±0,66) мкм заввишки та від 28,78 до 52,12 (38,19±1,00) мкм завширшки. Від загальної товщини листка частка верхнього шару епідерми складає 9,68%.

Епідерма на абаксіальній поверхні листа одношарова; від 33,44 до 47,23 (39,27±2,16) мкм завтовшки. Клітини округлої або овальної форми; від 25,31 до 50,38 (37,09±1,40) мкм заввишки та від 36,18 до 60,12 (47,37±1,30) мкм завширшки. Від загальної товщини листка частка нижнього шару епідерми складає 12,28%.

Шар гіподерми та шар палісадної паренхіми відсутній.

Губчаста паренхіма від 185,18 до 304,21 (237,48±15,31) мкм завтовшки. Клітини овальної або округлої форми розміщені у 6–7 рядів; від 26,89 до 57,31 (40,70±1,18) мкм заввишки та від 41,89 до 92,82 (63,30±1,53) мкм завширшки. Від загальної товщини листка частка губчастої паренхіми складає 74,30% (рис. 5.6.1).

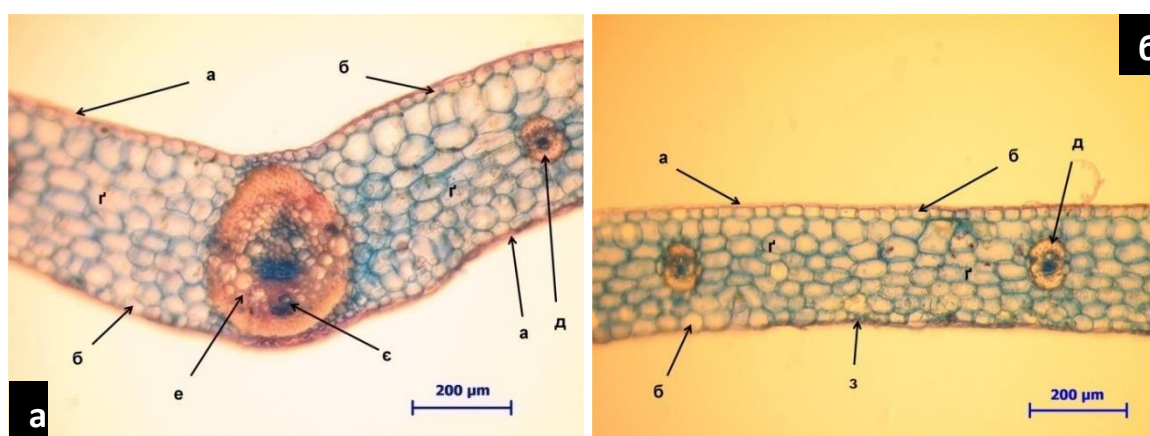


Рис. 5.6.1. Поперечні перерізи листка *Coelogyne pandurata*: а) а – кутикула, б – епідерма, г – губчаста паренхіма; д – провідний пучок; е – центральний провідний пучок; ф – флоема; б) а – кутикула, б – епідерма, г – губчаста паренхіма; д – провідний пучок, з – продих



Центральний провідний пучок колатеральний закритого типу. Провідні пучки вздовж поперечного перерізу розташовані упоперек в 1 ряд. Містить клітинні включення – кристалічні чи аморфні включення кремнію (рис. 5.6.2).

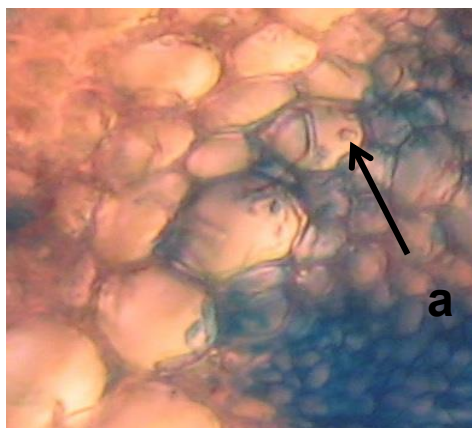


Рис. 5.6.2. Клітинні кристалічні включення кремнію (а) у листках *Coelogyne pandurata*

**5.7. *Coelogyne speciosa* (Blume) Lindl.** Листкова пластинка від 319,51 до 432,38 ( $380,08 \pm 11,73$ ) мкм завтовшки. Верхній шар кутикули варіює від 2,56 до 3,57 ( $3,09 \pm 0,15$ ) мкм завтовшки; нижній – від 2,14 до 2,90 ( $2,65 \pm 0,14$ ) мкм завтовшки.

Епідерма на адаксіальній поверхні листа одношарова; від 30,06 до 50,61 ( $42,46 \pm 2,50$ ) мкм завтовшки. Клітини округлої або овальної форми; від 27,50 до 46,69 ( $36,36 \pm 0,76$ ) мкм заввишки та від 23,42 до 50,27 ( $35,24 \pm 1,40$ ) мкм завширшки. Від загальної товщини листка частка верхнього шару епідерми складає 11,48%.

Епідерма на абаксіальній поверхні листа одношарова; від 35,46 до 40,97 ( $38,29 \pm 0,71$ ) мкм завтовшки. Клітини округлої або овальної форми; від 16,96 до 38,32 ( $29,64 \pm 1,01$ ) мкм заввишки та від 28,72 до 74,19 ( $46,24 \pm 2,12$ ) мкм завширшки. Від загальної товщини листка частка нижнього шару епідерми складає 10,35%.

Шар гіподерми та шар палісадної паренхіми відсутній.

Губчаста паренхіма від 229,95 до 334,32 ( $283,28 \pm 9,04$ ) мкм завтовшки. Клітини губчастої паренхіми округлої або овальної форми розміщені у 6–9 рядів; овальних від 26,95 до 61,89 ( $40,51 \pm 1,42$ ) мкм заввишки та від 42,33 до 104,89 ( $65,67 \pm 2,54$ ) мкм завширшки. Від загальної товщини листка частка губчастої паренхіми складає 76,61% (рис. 5.7.1).

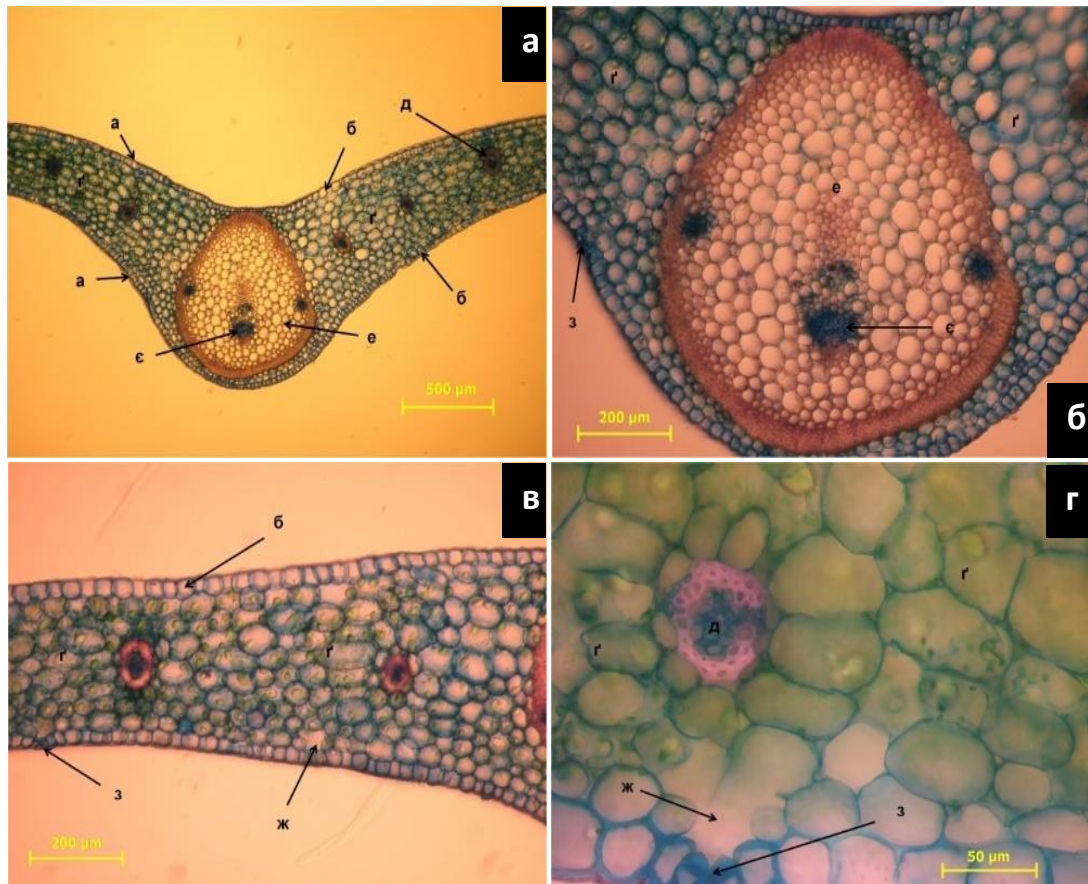


Рис. 5.7.1. Поперечні перерізи листка *Coelogyne speciosa*: а) а – кутикула, б – епідерма, г – губчаста паренхіма, д – провідний пучок, е – центральний провідний пучок, є – флоема; б) г – губчаста паренхіма, е – центральний провідний пучок, є – флоема, з – продихи; в) б – епідерма, г – губчаста паренхіма, ж – повітряна камера, з – продихи; г) г – губчаста паренхіма, д – провідний пучок, ж – повітряна камера, з – продихи

Центральний провідний пучок колатеральний закритого типу. Провідні пучки вздовж поперечного перерізу розташовані упоперек в 1 ряд. Містить клітинні включення – кристалічні чи аморфні включення кремнію та рафіди (рис. 5.7.2).

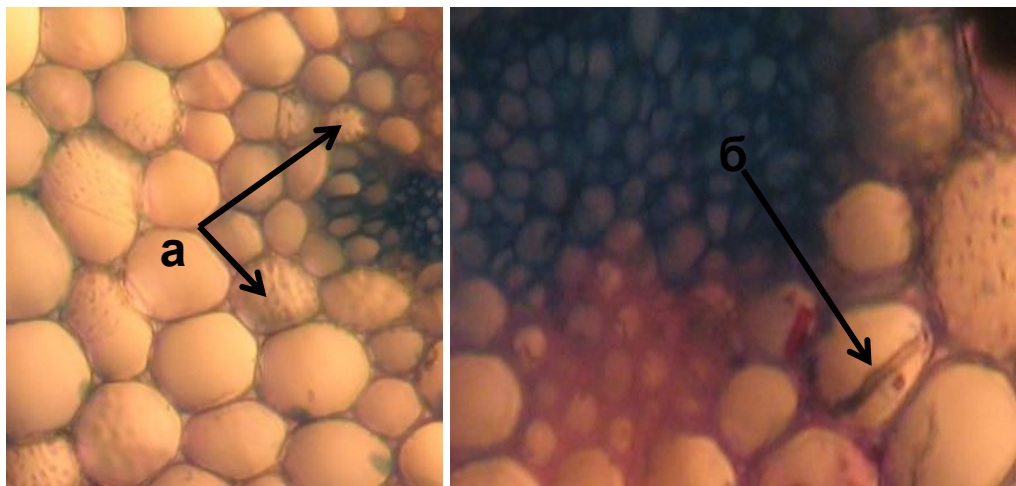


Рис. 5.7.2. Клітинні кристалічні включення кремнію (а), рафіди (б) у листках *Coelogyne speciosa*

**5.8. *Coelogyne tomentosa* Lindl.** Листкова пластинка від 354,34 до 411,22 (384,39±7,64) мкм завтовшки. Верхній шар кутикули варіює від 3,52 до 4,58 (3,99±0,14) мкм завтовшки; нижній – від 2,05 до 3,89 (2,93±0,38) мкм завтовшки.

Епідерма на адаксіальній поверхні листа одношарова; від 43,13 до 58,34 (52,03±1,42) мкм завтовшки. Клітини округлої або овальної форми; від 35,81 до 67,67 (48,02±1,05) мкм заввишки та від 32,95 до 72,08 (55,43±1,37) мкм завширшки. Від загальної товщини листка частка верхнього шару епідерми складає 13,78%.

Епідерма на абаксіальній поверхні листа одношарова; від 30,44 до 37,12 (34,38±0,95) мкм завтовшки. Клітини округлої або овальної форми; від 25,27 до 39,35 (32,13±0,70) мкм заввишки та від 36,77 до 72,97 (48,37±1,77) мкм завширшки. Від загальної товщини листка частка нижнього шару епідерми складає 9,11%.

Шар гіподерми та шар палісадної паренхіми відсутній (рис. 5.8.1).

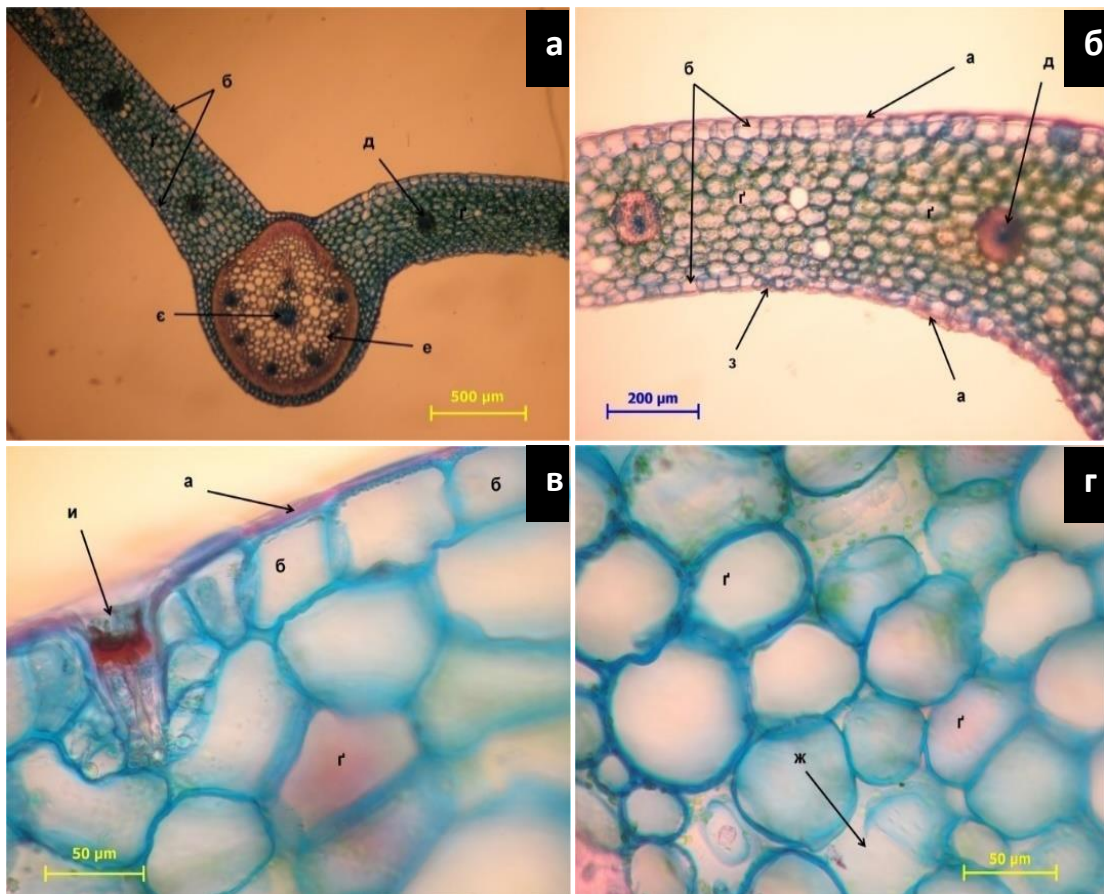


Рис. 5.8.1. Поперечні перерізи листка *Coelogyne tomentosa*: а) б – епідерма, г – губчаста паренхіма; д – провідний пучок; е – центральний провідний пучок; е – флоема; б) а – кутикула, б – епідерма, г – губчаста паренхіма, д – провідний пучок, з – продихи; в) а – кутикула, б – епідерма, г – губчаста паренхіма, и – трихома; г) г – губчаста паренхіма, ж – повітряна камера

Губчаста паренхіма від 268,39 до 317,36 ( $284,20 \pm 7,01$ ) мкм завтовшки. Клітини овальної або округлої форми розміщені у 9–10 рядів; від 29,11 до 49,98 ( $39,06 \pm 0,83$ ) мкм заввишки та від 31,70 до 81,00 ( $59,95 \pm 1,61$ ) мкм завширшки. Від загальної товщини листка частка губчастої паренхіми складає 75,28%.

Центральний провідний пучок колатеральний закритого типу. Провідні пучки вздовж поперечного перерізу розташовані уперек в 1 ряд. Містить клітинні включення – кристалічні чи аморфні включення кремнію та рафіди (рис. 5.8.2).

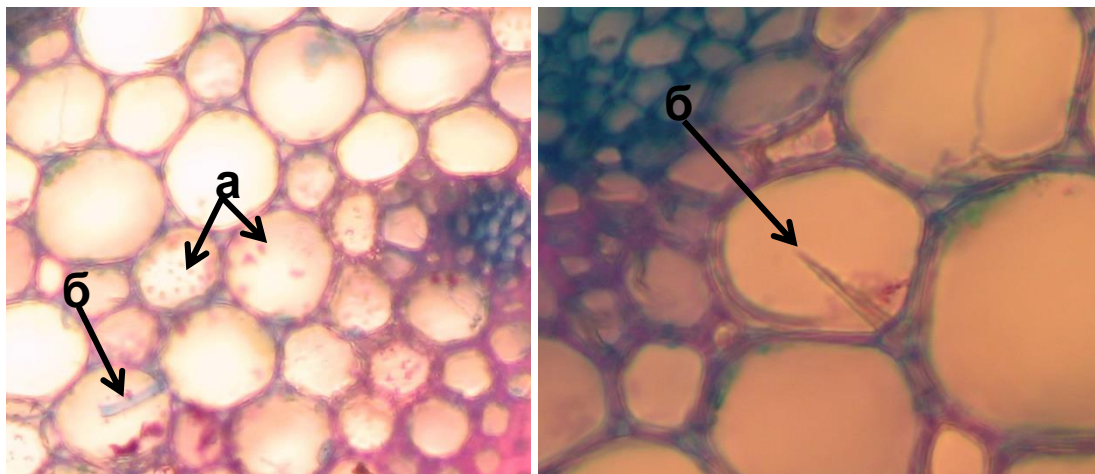


Рис. 5.8.2. Клітинні кристалічні включення кремнію (а) та рафіди (б) у листках *Coelogyne tomentosa*

**5.9. *Coelogyne viscosa* Rchb. f.** Листкова пластинка від 337,93 до 478,70 (402,19±15,03) мкм завтовшки. Верхній шар кутикули варіює від 11,09 до 18,24 (14,72±1,02) мкм завтовшки; нижній – від 5,46 до 7,34 (6,53±0,33) мкм завтовшки.

Епідерма на адаксіальній поверхні листа одношарова; від 20,35 до 26,36 (22,35±0,63) мкм завтовшки. Клітини округлої або овальної форми; від 12,47 до 21,43 (17,80±0,32) мкм заввишки та від 20,15 до 35,17 (26,72±0,42) мкм завширшки. Від загальної товщини листка частка верхнього шару епідерми складає 5,02%.

Епідерма на абаксіальній поверхні листа одношарова; від 15,04 до 19,99 (17,67±0,86) мкм завтовшки. Клітини округлої або овальної форми; від 8,00 до 18,89 (12,56±0,43) мкм заввишки та від 16,63 до 30,42 (24,65±0,48) мкм завширшки. Від загальної товщини листка частка нижнього шару епідерми складає 3,97%.

Верхній шар гіподерми одношаровий; від 75,93 до 91,53 (82,86±1,98) мкм завтовшки. Клітини циліндричної форми; від 29,42 до 95,95 (65,31±3,25) мкм заввишки та від 16,63 до 50,53 (33,33±1,26) мкм завширшки. Від загальної товщини листка частка верхнього шару гіподерми складає 18,63%.

Нижній шар гіподерми відсутній.

Шар палисадної паренхіми одношаровий; від 74,18 до 101,36 ( $89,61 \pm 5,67$ ) мкм завтовшки. Клітини циліндричної форми; від 25,95 до 90,19 ( $63,08 \pm 2,01$ ) мкм заввишки та від 11,84 до 26,00 ( $19,11 \pm 0,60$ ) мкм завширшки. Від загальної товщини листка частка шару палисадної паренхіми складає 20,15%.

Губчаста паренхіма від 178,77 до 240,78 ( $211,05 \pm 8,00$ ) мкм завтовшки. Клітини губчастої паренхіми округлої або овальної форми розміщені у 7–9 рядів; від 18,55 до 44,13 ( $30,56 \pm 0,66$ ) мкм заввишки та від 19,50 до 53,10 ( $35,08 \pm 0,95$ ) мкм завширшки. Від загальної товщини листка частка шару губчастої паренхіми складає 47,45% (рис. 5.9.1).

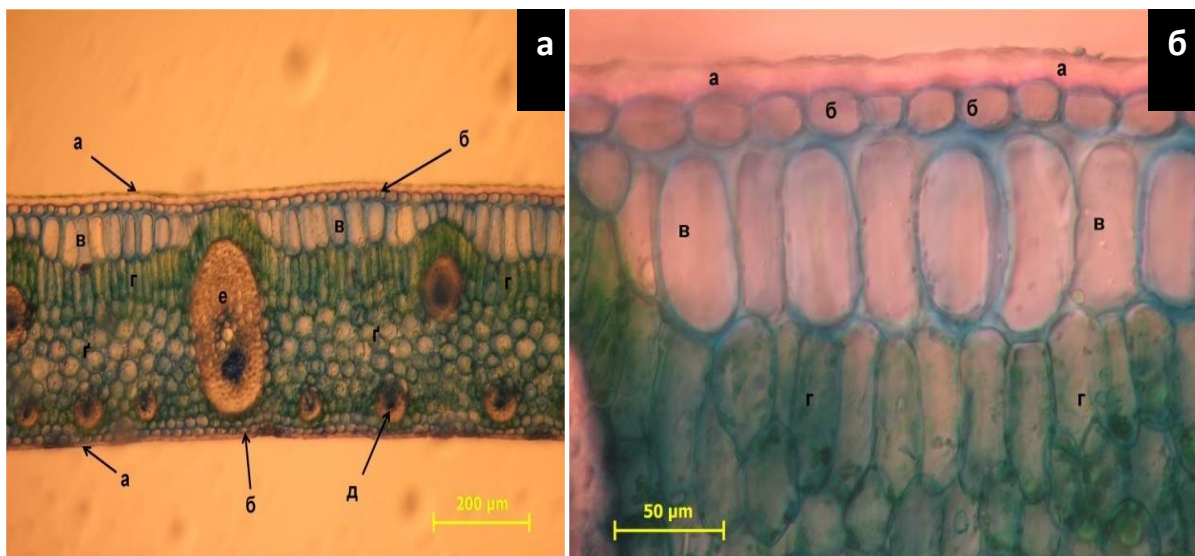


Рис. 5.9.1. Поперечні перерізи листка *Coelogyne viscosa*: а) а – кутикула, б – епідерма, в – гіподерма, г – палисадна паренхіма, д – провідний пучок, е – центральний провідний пучок; б) а – кутикула, б – епідерма, в – гіподерма, г – палисадна паренхіма

Центральний провідний пучок колатеральний закритого типу. Провідні пучки вздовж поперечного перерізу розташовані уперек в 2 ряди.

### 5.10. Узагальнення отриманих результатів

За класифікацією В.Р. Васильєва (1988) [20] всі модельні види мають дуже товсту листкову пластинку, за винятком двох видів – *C. flaccida* та *C. huettneriana*, у яких листкова пластинка надзвичайно товста.

Від загальної товщини листка частка розподілу основних типів тканин у модельних видів представлено на рис. 5.10.1.

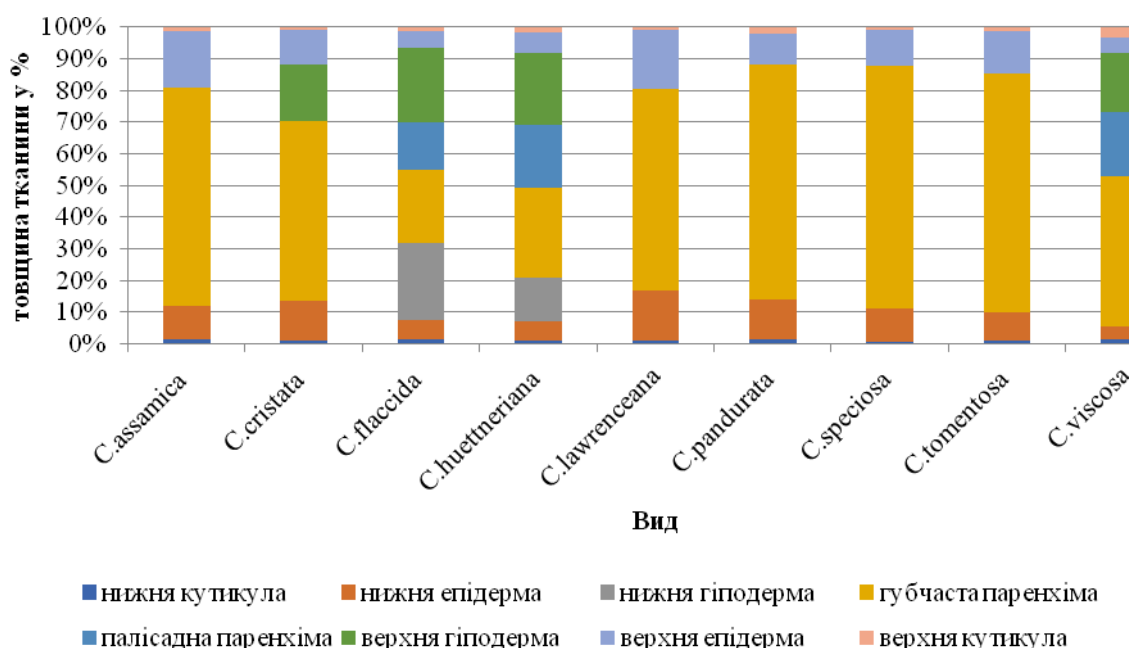


Рис. 5.10.1. Розподіл основних типів тканин у структурі листка видів роду *Coelogyne* (від загальної товщини, %)

Нами було виявлено, що товщина листкової пластинки у модельних видів значно варіює. Так найтоншу товщину пластинки має *C. pandurata* ( $303,59 \pm 15,52$  мкм), а найтовшу – *C. huettneriana* ( $570,61 \pm 14,43$  мкм) та *C. flaccida* ( $545,21 \pm 10,80$  мкм). Разом з тим, слід відмітити, що у переважної більшості дослідних видів товщина листкової пластинки варіює в межах від  $303,59 \pm 15,52$  мкм у *C. pandurata* до  $397,64 \pm 9,74$  мкм у *C. cristata* і тільки три види мають товщину більшу за цей діапазон – *C. viscosa* ( $402,19 \pm 15,03$  мкм), *C. flaccida* ( $545,21 \pm 10,80$  мкм) та *C. huettneriana* ( $570,61 \pm 14,43$  мкм) (рис. 5.10.2).

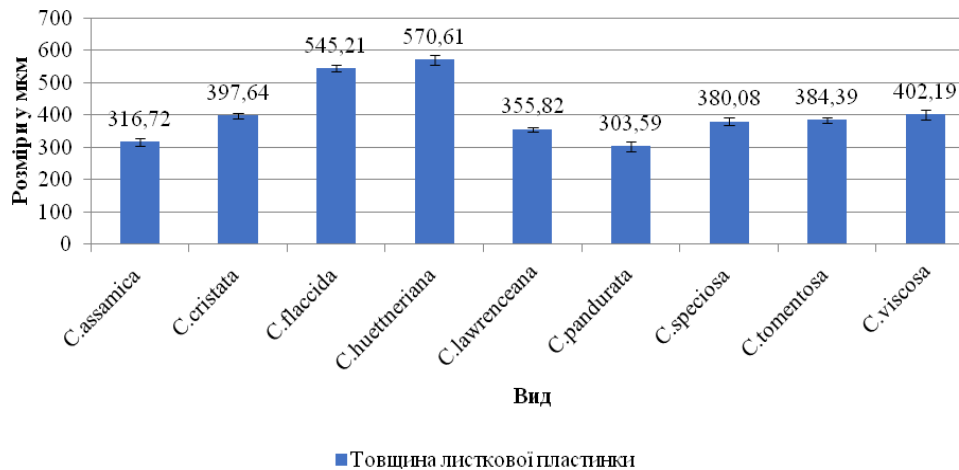


Рис. 5.10.2. Товщина листкової пластинки дослідних видів *Coelogyne*.

Серед дослідних видів було виділено наступні типи тканин: одношарову епідерму (верхня та нижня), одношарову гіподерму (верхня та нижня), одношарову палисадну паренхіму та губчасту паренхіму. Зокрема, у чотирьох видів з дев'яти досліджених видів наявна одношарова гіподерма – *C. flaccida* та *C. huettneriana*, розташована як на абаксіальній, так і на адаксіальній поверхні; у *C. cristata* та *C. viscosa* – тільки на адаксіальній поверхні (табл. 5.10.1).

Таблиця 5.10.1.

### Основні типи тканин *Coelogyne*

	Верхня	Верхня	Палисадна	Губчаста	Нижня	Нижня
<i>C. assamica</i>	+	–	–	+	–	+
<i>C. cristata</i>	+	+	–	+	–	+
<i>C. flaccida</i>	+	+	+	+	+	+
<i>C. huettneriana</i>	+	+	+	+	+	+
<i>C. lawrenceana</i>	+	–	–	+	–	+
<i>C. pandurata</i>	+	–	–	+	–	+
<i>C. speciosa</i>	+	–	–	+	–	+
<i>C. tomentosa</i>	+	–	–	+	–	+
<i>C. viscosa</i>	+	+	+	+	–	+

Було відмічено значне варіювання товщини кутикули як верхнього, так і нижнього шарів. Найтонша верхня кутикула була відмічена у *C. lawrenceana* ( $2,24 \pm 0,15$  мкм), найтовща – у *C. viscosa* ( $14,72 \pm 1,02$  мкм); найтонша нижня



кутикула – *C. speciosa* ( $2,65 \pm 0,14$  мкм), найтовща – у *C. huettneriana* ( $10,81 \pm 0,25$  мкм). У переважної більшості видів шар верхньої кутикули перевищує за товщиною нижній, і тільки у трьох видів спостерігається зворотня тенденція (*C. flaccida*, *C. huettneriana*, *C. lawrenceana*) (рис. 5.10.3).

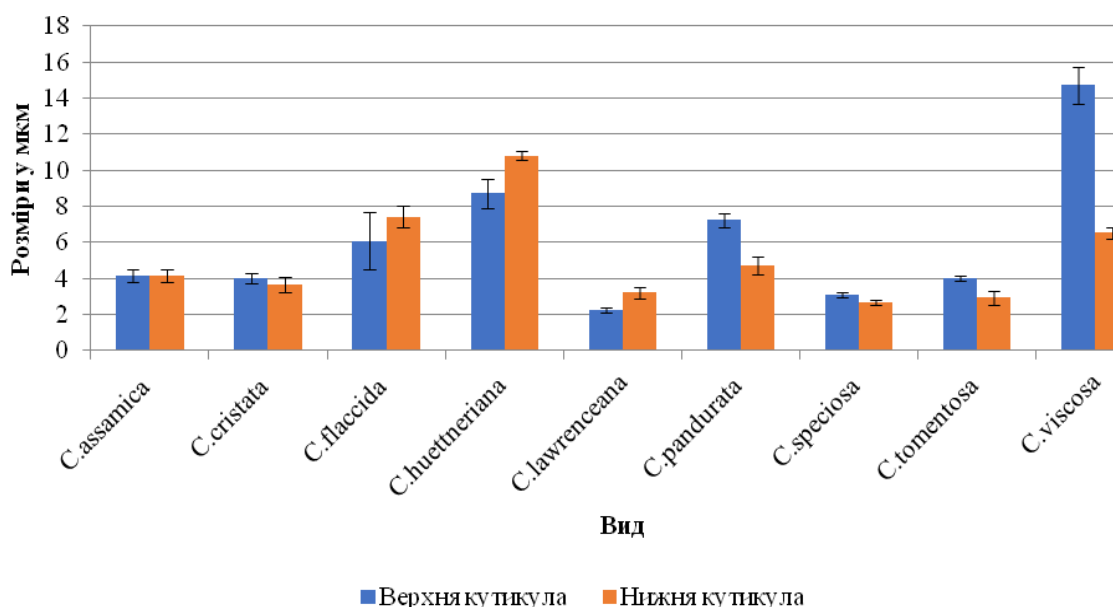


Рис. 5.10.3. Товщина кутикули дослідних видів *Coelogyne*.

У всіх дослідних видів (за винятком трьох – *C. flaccida*, *C. huettneriana*, *C. lawrenceana*) товщина кутикули на адаксіальному боці більша, ніж на абаксіальному, що може свідчити про адаптивне пристосування листкової пластинки до умов освітлення та зменшення інтенсивності транспірації.

Всі дослідні види мають 1-шарову епідерму як на абаксіальній, так і на адаксіальній поверхні. Оскільки продихів на адаксіальній поверхні листка не має, то епідермальні клітини забезпечують зменшення кутикулярної транспірації та можуть виконувати водозапасаючу функцію [192].

Товщина епідермального шару (як верхнього, так і нижнього) також значно варіює. Так, найтонша верхня епідерма виявлена у *C. viscosa* ( $22,35 \pm 0,63$  мкм), найтовща – у *C. lawrenceana* ( $62,36 \pm 3,33$  мкм); найменша товщина нижньої епідерми виявлена також у *C. viscosa* ( $17,65 \pm 0,86$  мкм), найбільша – у *C. cristata* ( $53,05 \pm 2,80$  мкм) та *C. lawrenceana* ( $50,95 \pm 3,76$  мкм). У переважної більшості

видів шар верхньої епідерми перевищує за товщиною нижній, і тільки у трьох видів спостерігається зворотня тенденція – *C. cristata*, *C. flaccida* та *C. pandurata* (рис. 5.10.4).

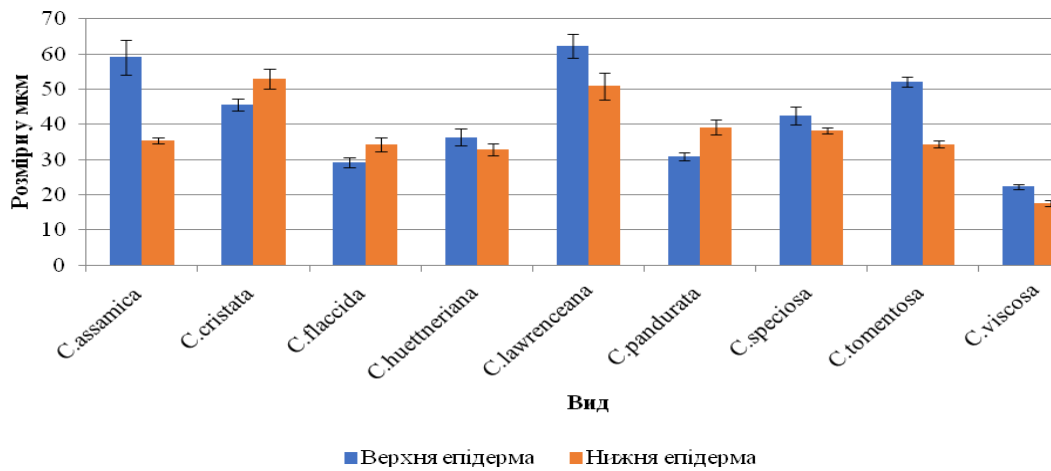


Рис. 5.10.4. Товщина епідерми дослідних видів *Coelogyne*.

Клітини епідермального шару у дослідних видів переважно округлої або овальної форми, в той же час можуть бути і клітини витягнуті відносно своєї висоти (*C. cristata*).

Розміри клітин епідермального як верхнього так і нижнього шару сильно варіюють за висотою і за шириною (рис. 5.10.5).

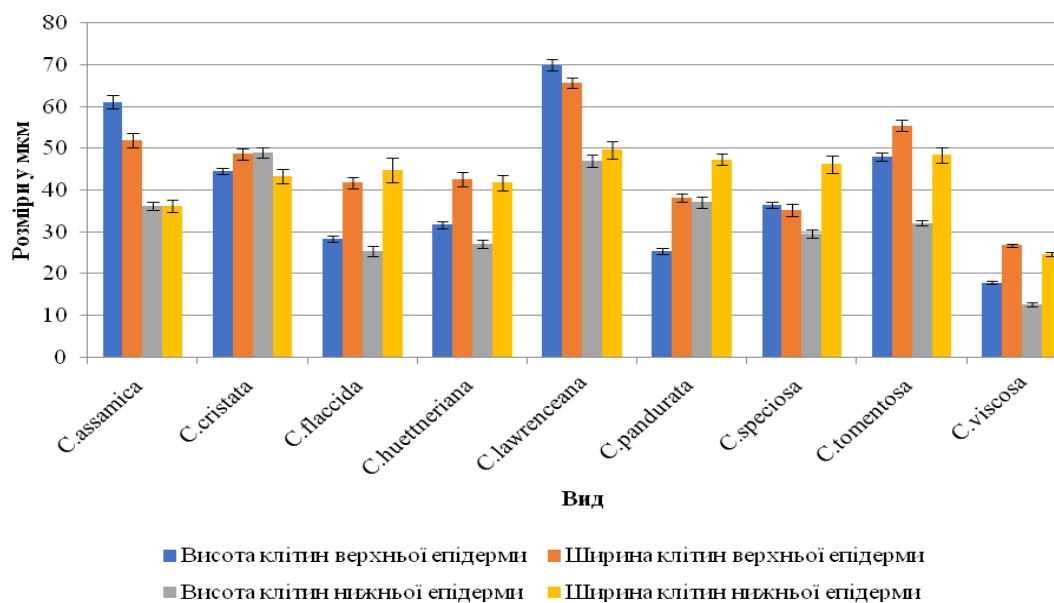


Рис. 5.10.5. Морфометричні показники клітин епідерми дослідних видів *Coelogyne*.

Так, найменші за розмірами клітини епідерми (як верхньої так і нижньої) має *C. viscosa*; найбільші клітини верхньої епідерми має *C. lawrenceana*; найбільші клітини нижньої епідерми було виявлено у *C. cristata*.

У переважної більшості дослідних видів висота клітин верхньої епідерми перевищує висоту клітин нижньої епідерми і тільки у двох видів спостерігається зворотня тенденція (*C. cristata* – клітини верхньої епідерми  $44,54 \pm 0,76$  мкм заввишки, клітини нижньої епідерми  $49,04 \pm 1,20$  мкм заввишки та *C. pandurata* – клітини верхньої епідерми  $25,38 \pm 0,66$  мкм заввишки, клітини нижньої епідерми  $37,09 \pm 1,40$  мкм заввишки). Так само, в більшості дослідних видів, клітини верхньої епідерми завширшки перевищують клітини нижньої епідерми і у трьох видів спостерігається зворотня тенденція (*C. flaccida* – клітини верхньої епідерми  $41,73 \pm 1,41$  мкм завширшки, клітини нижньої епідерми  $44,79 \pm 3,04$  мкм завширшки; *C. pandurata* – клітини верхньої епідерми  $38,19 \pm 1,00$  мкм завширшки, клітини нижньої епідерми  $47,37 \pm 1,30$  мкм завширшки та *C. speciosa* – клітини верхньої епідерми  $35,24 \pm 1,40$  мкм завширшки, клітини нижньої епідерми  $46,24 \pm 2,12$  мкм завширшки).

У чотирьох видів з дев'яти наявна одношарова гіподерма – у *C. flaccida* та *C. huettneriana* вона наявна як на адаксіальній, так і на абаксіальній поверхні і у *C. cristata* та *C. viscosa* тільки на адаксіальній поверхні. Товщина гіподерми значно варіює (рис. 5.10.6).

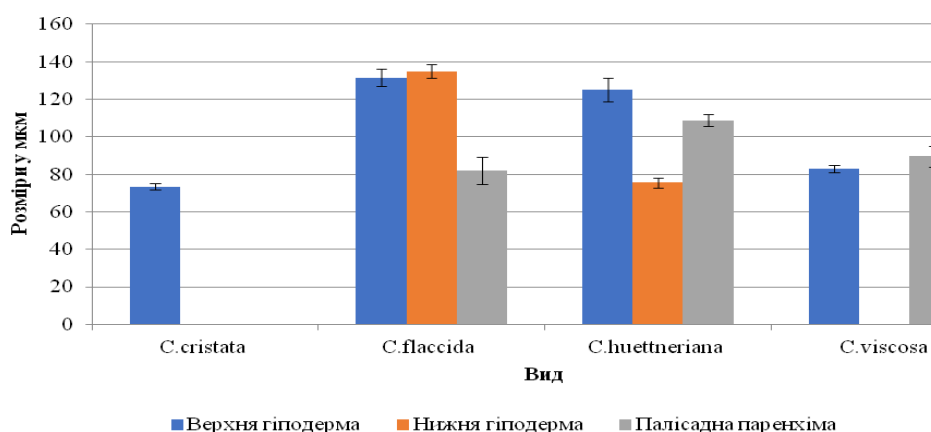


Рис. 5.10.6. Товщина гіподерми та палісадної паренхіми дослідних видів *Coelogyne*.

Так, найтоншу верхню гіподерму мають *C. cristata* ( $73,49 \pm 1,83$  мкм) та *C. viscosa* ( $82,86 \pm 1,98$  мкм), найтовщу – *C. flaccida* ( $131,53 \pm 4,60$  мкм) та *C. huettneriana* ( $125,00 \pm 6,37$  мкм). Як було зазначено вище, нижня гіподерма наявна у *C. huettneriana* ( $75,54 \pm 2,79$ ) мкм завтовшки і *C. flaccida* ( $135,00 \pm 3,58$ ) мкм завтовшки.

Клітини гіподерми у дослідних видів переважно округлої (*C. cristata*, *C. flaccida* та *C. huettneriana*) або витягнуті відносно своєї висоти (*C. viscosa*). Так, найнижчі клітини верхньої гіподерми має *C. cristata* ( $62,97 \pm 1,49$  мкм), найвищі – у *C. huettneriana* ( $126,31 \pm 3,32$ ) мкм та найменші за шириною клітини верхньої гіподерми має *C. viscosa* ( $33,33 \pm 1,26$ ) мкм, найбільші – у *C. huettneriana* ( $98,96 \pm 9,13$ ) мкм завширшки. Клітини нижньої гіподерми у *C. huettneriana* ( $87,82 \pm 1,50$  мкм заввишки,  $62,82 \pm 3,35$  мкм завширшки) та у *C. flaccida* ( $126,83 \pm 3,64$  мкм заввишки,  $85,81 \pm 3,51$  мкм завширшки).

Наявність гіподерми у цих видів може свідчити про пристосування до несприятливих умов, а саме до дефіциту води, що полягає в реалізації стратегії «drought avoidance» [393].

Всі дослідні види мають мезофіл гомогенного типу, що може свідчити про високий ступінь адаптації до умов затінення [19], за винятком трьох видів (*C. flaccida*, *C. huettneriana* та *C. viscosa*), у яких мезофіл диференційований на палісадну та губчасту паренхіму.

Палісадна паренхіма у *C. flaccida* –  $82,06 \pm 7,40$  мкм завтовшки, у *C. viscosa* –  $89,61 \pm 5,67$  мкм завтовшки та у *C. huettneriana* –  $108,82 \pm 2,99$  мкм завтовшки. Клітини палісадної паренхіми у всіх трьох видів мають витягнуту форму відносно своєї висоти і у *C. flaccida* – клітини  $61,62 \pm 1,36$  мкм заввишки,  $23,98 \pm 1,29$  мкм завширшки; у *C. viscosa* –  $63,08 \pm 2,01$  мкм заввишки,  $19,11 \pm 0,60$  мкм завширшки та у *C. huettneriana* –  $79,28 \pm 1,67$  мкм заввишки,  $22,82 \pm 0,99$  мкм завширшки (рис. 5.10.7).

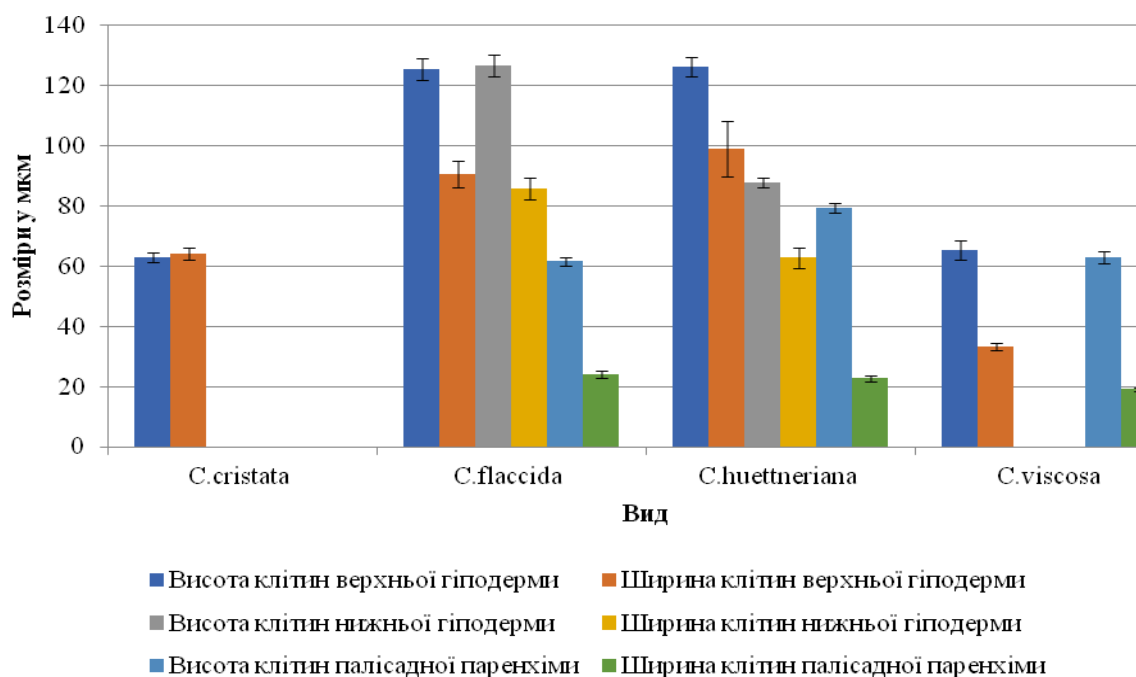


Рис. 5.10.7. Морфометричні показники клітин гіподерми та палисадної паренхіми дослідних видів *Coelogyne*.

Найменший шар губчастої паренхіми мають *C. flaccida* ( $128,69 \pm 4,89$ ) мкм завтовшки та *C. huettneriana* ( $155,47 \pm 7,83$ ) мкм завтовшки; найбільший – у *C. tomentosa* ( $284,20 \pm 7,01$ ) мкм завтовшки та *C. speciosa* ( $283,28 \pm 9,04$ ) мкм завтовшки (рис. 5.10.8).

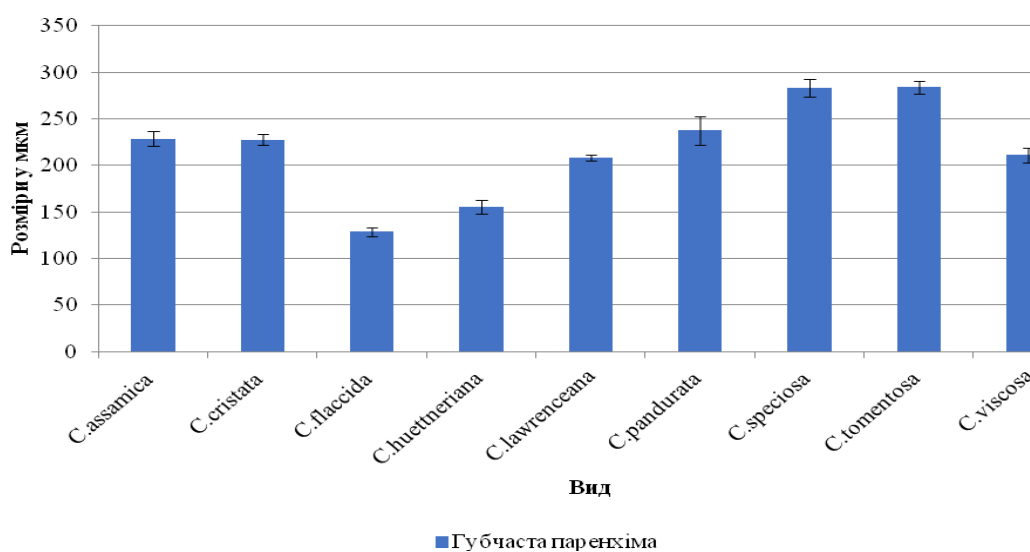


Рис. 5.10.8. Товщина губчастої паренхіми дослідних видів *Coelogyne*.

Клітини губчастої паренхіми у всіх модельних видів округлої або овальної форми. Слід зазначити, що показники за висотою клітин губчастої паренхіми не дуже сильно варіюють (від  $30,56 \pm 0,66$  мкм заввишки у *C. viscosa* до  $42,69 \pm 1,06$  мкм заввишки у *C. assamica*); трохи інакше варіювання за показниками ширини клітин (від  $35,08 \pm 0,95$  мкм завширшки у *C. viscosa* до  $65,67 \pm 2,54$  мкм завширшки у *C. speciosa*) (рис. 5.10.9; табл. 5.10.2.; табл. 5.10.3).

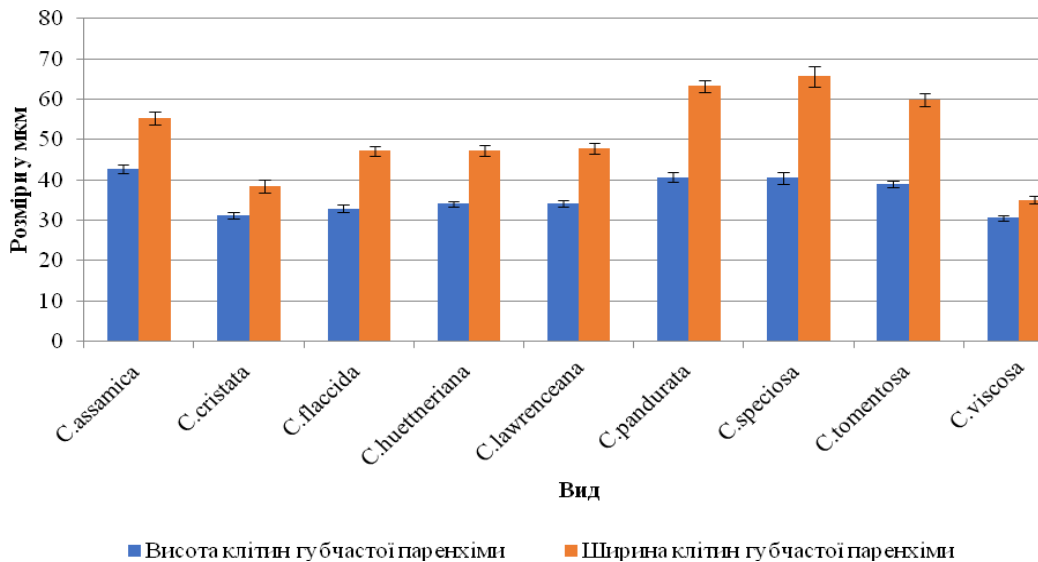


Рис. 5.10.9. Морфометричні роказники клітин губчастої паренхіми дослідних видів *Coelogyne*.

Таблиця 5.10.2.

### Морфометричні показники клітин епідерми та губчастої паренхіми

#### *Coelogyne*

( $M \pm m$ )

Вид	Клітини епідерми				Клітини губчастої паренхіми	
	Верхня епідерма		Нижня епідерма		Висота клітин	Ширина клітин
	Висота	Ширина	Висота	Ширина		
<i>C. assamica</i>	61,11 ± 1,58	51,90 ± 1,71	36,20 ± 0,99	36,09 ± 1,49	42,69 ± 1,06	55,41 ± 1,55
<i>C. cristata</i>	44,54 ± 0,76	48,65 ± 1,43	49,04 ± 1,20	43,39 ± 1,74	31,19 ± 0,82	38,39 ± 1,58
<i>C. flaccida</i>	28,31 ± 0,85	41,73 ± 1,41	25,36 ± 1,17	44,79 ± 3,04	32,94 ± 0,87	47,17 ± 1,28
<i>C. huettneriana</i>	31,68 ± 0,87	42,62 ± 1,67	27,07 ± 0,95	41,77 ± 1,83	35,00 ± 0,69	47,37 ± 1,32
<i>C. lawrenceana</i>	69,97 ± 1,41	65,63 ± 1,24	45,99 ± 1,39	49,63 ± 2,07	34,18 ± 0,90	47,84 ± 1,42
<i>C. pandurata</i>	25,38 ± 0,66	38,19 ± 1,00	37,09 ± 1,40	47,37 ± 1,30	40,70 ± 1,18	63,30 ± 1,53
<i>C. speciosa</i>	36,36 ± 0,76	35,24 ± 1,40	29,64 ± 1,01	46,24 ± 2,12	40,51 ± 1,42	65,67 ± 2,54
<i>C. tomentosa</i>	48,02 ± 1,05	55,43 ± 1,37	32,13 ± 0,70	48,37 ± 1,77	39,06 ± 0,83	59,95 ± 1,61
<i>C. viscosa</i>	17,80 ± 0,32	26,72 ± 0,42	12,56 ± 0,43	24,65 ± 0,48	30,56 ± 0,66	35,08 ± 0,95

Таблиця 5.10.3.

**Морфометричні показники клітин гіподерми та палисадної паренхіми  
*Coelogyne***

( $M \pm m$ )

Вид	Клітини гіподерми				Клітини палисадної	
	Верхня гіподерма		Нижня гіподерма		Висота клітин	Ширина клітин
	Висота	Ширина	Висота	Ширина		
<i>C. assamica</i>	–	–	–	–	–	–
<i>C. cristata</i>	62,97±1,49	64,24±2,03	–	–	–	–
<i>C. flaccida</i>	125,52±3,58	90,76±4,48	126,83±3,64	85,81±3,51	64,23±1,54	18,91±1,00
<i>C. huettneriana</i>	126,31±3,32	131,20±5,05	87,82±1,50	62,82±3,35	79,29±1,70	23,36±1,06
<i>C. lawrenceana</i>	–	–	–	–	–	–
<i>C. pandurata</i>	–	–	–	–	–	–
<i>C. speciosa</i>	–	–	–	–	–	–
<i>C. tomentosa</i>	–	–	–	–	–	–
<i>C. viscosa</i>	65,31±3,25	33,33±1,26	–	–	63,08±2,01	19,11±0,60

У всіх дослідних видів центральний колатеральний пучок закритого типу. Провідні пучки розміщені в 1 поперечний ряд у всіх видів, за виключенням *C. viscosa*, провідні пучки у якої розміщені в 2 поперечні ряди.

Переважає більшість дослідних рослин містять клітинні кристалічні включення кремнію та рафіди, які, ймовірно, виконують механічну функцію та захищають рослини від біотичних та абіотичних стресів [254; 255; 346].

**Висновки:**

Анатомічні дослідження листової пластинки дослідних видів роду *Coelogyne* показали, що дослідні види *Coelogyne* переважно є мезофітами. Разом з тим, наявність гіподерми, диференційований на стовпчасту і губчасту паренхіму мезофіл у деяких видів *Coelogyne* (*C. cristata*, *C. flaccida*, *C. huettneriana* та *C. viscosa*), свідчить про наявність ксероморфних ознак, а також про те, що рослини цих видів за умов флуктуацій водного режиму реалізують стратегію «drought avoidance». Натомість мезофіл гомогенного типу у інших досліджених представників роду (*C. assamica*, *C. cristata*, *C. lawrenceana*, *C. pandurata*, *C. speciosa* та *C. tomentosa*), свідчить про умови недостатнього освітлення, хоча вони всі є епіфітами.

**При написанні даного розділу були використані наступні посилання:**

17. Буюн Л. І., Ковальська Л. А., Гиренко О. Г. Особенности строения поверхности листа *Coelogyne lawrenceana* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.) *in vitro* и *in vivo*. *Растительный мир и его охрана*. Матеріали міжнародної наукової конференції присвяченої 80-річчю Інституту ботаніки та фітоінтродукції, 5–7 вересня 2012 г. Алмати, 2012. С. 347–349.
24. Гиренко О. Г. Мікроморфологія поверхні листка видів роду *Coelogyne* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.) за умов оранжерейної культури. *Modern Phytomorphology*. Львів, 2013. Т. 3. С.287–292.



## РОЗДІЛ 6

### МІКРОМОРФОЛОГІЧНА СТРУКТУРА ПОВЕРХНІ ЛИСТКА ВИДІВ РОДУ *COELOGYNE* LINDL.

Мікроморфологічні та анатомічні особливості листків як таксономічно значущі ознаки було застосовано в межах багатьох родин судинних рослин [8; 9; 145; 208; 262; 263], у т.ч. і в роботах, присвячених мікроморфології поверхні листка та продихового апарату орхідних, авторами неодноразово підкреслювалась таксономічна цінність анатомо-стоматографічних ознак [308; 357]. Значно рідше результати порівняльних анатомо-стоматографічних досліджень розглядаються в екологічному аспекті, зокрема для оцінки адаптаційного потенціалу того чи іншого виду, що є надзвичайно актуальним при інтродукції тропічних рослин за умов штучного клімату [16].

Продиховий апарат має велике значення у підтриманні водного балансу та забезпеченні газообміну у рослин, а також реакції рослин на фактори, які призводять до стресу, в першу чергу на водний дефіцит [56; 200; 235; 376].

Тому одним із наших завдань стояло дослідження мікроморфологічної будови поверхні листка рослин сімнадцяти видів *Coelogyne* та оцінка можливості використання стоматографічного аналізу для прогнозування адаптаційної здатності цих рослин за умов оранжерейної культури.

Основну увагу було приділено з'ясуванню кількісних критеріїв будови абаксіальної та адаксіальної поверхонь листка (щільність продихів, кількість основних епідермальних клітин на одиницю поверхні, розміри епідермальних клітин та продихів, продиховий індекс). Ці дані можуть бути використані для оцінки адаптаційного потенціалу та прогнозування ефективності акліматизації.

Об'єкти дослідження мікроморфологічної будови поверхні листка наведені у таблиці 6.1.

Дослідні види рослин *Coelogyne*

ВИД	СЕКЦІЯ
<i>Coelogyne assamica</i> Linden & Rchb.f.	<i>Fuscescentes</i> Pfitzer
<i>Coelogyne brachyptera</i> Rchb.f.	<i>Brachypterae</i> D.A.Clayton
<i>Coelogyne cristata</i> Lindl.	<i>Coelogyne</i>
<i>Coelogyne cumingii</i> Lindl.	<i>Coelogyne</i>
<i>Coelogyne fimbriata</i> Lindl.	<i>Fuliginosae</i> Lindl.
<i>Coelogyne flaccida</i> Lindl.	<i>Flaccidae</i> Lindl.
<i>Coelogyne huettneriana</i> Rchb. f.	<i>Flaccidae</i> Lindl.
<i>Coelogyne lawrenceana</i> Rolfe	<i>Lawrenceanae</i> D.A.Clayton
<i>Coelogyne lentiginosa</i> Lindl.	<i>Lentiginosae</i> Pfitzer
<i>Coelogyne ovalis</i> Lindl.	<i>Fuliginosae</i> Lindl.
<i>Coelogyne pandurata</i> Lindl.	<i>Verrucosae</i> Pfitzer
<i>Coelogyne rochussenii</i> de Vriese	<i>Tomentosae</i> Pfitzer
<i>Coelogyne speciosa</i> (Blume) Lindl.	<i>Speciosae</i> Lindl.
<i>Coelogyne tenasserimensis</i> Seidenf.	<i>Elatae</i> Pfitzer
<i>Coelogyne tomentosa</i> Lindl.	<i>Tomentosae</i> Pfitzer
<i>Coelogyne trinervis</i> Lindl.	<i>Flaccidae</i> Lindl.
<i>Coelogyne viscosa</i> Rchb.f.	<i>Flaccidae</i> Lindl.

### 6.1. Анатомо-стоматографічна характеристика поверхні листка дослідних видів *Coelogyne* Lindl.

**6.1.1. *Coelogyne assamica* Linden & Rchb.f.** Листок гіпостоматичний – продихи розміщені лише на абаксіальній поверхні листка. Клітини епідерми обох поверхонь листка мають квадратну, прямокутну, 5–6-кутну або багатокутну форму. Стінки клітин прямі або дещо вигнуті; кути в суміжних межах тупі, прямі або загострені. Кутикула гладенька або структурована. «Кутикулярний рисунок» чіткіше виражений на абаксіальній поверхні листка (рис. 6.1.1.1 а–г).

Продиховий апарат тетрацитного типу, але іноді трапляється і аномоцитний тип, коли побічні клітини не відрізняються від епідермальних, тобто замикаючі клітини оточені чотирма побічними клітинами – двома полярними і двома латеральними, які відрізняються від основних епідермальних клітин тим, що дещо виступають над поверхнею листка. Продихи округлі, на

поверхні листка розміщені хаотично; утворюють групи до чотирьох продихів, між якими наявні епідермальні клітини, або кластери з 2 (рідше 3 продихів). Довга вісь продиха розташована паралельно середній жилці листка (рис. 6.1.1.1 в–г).

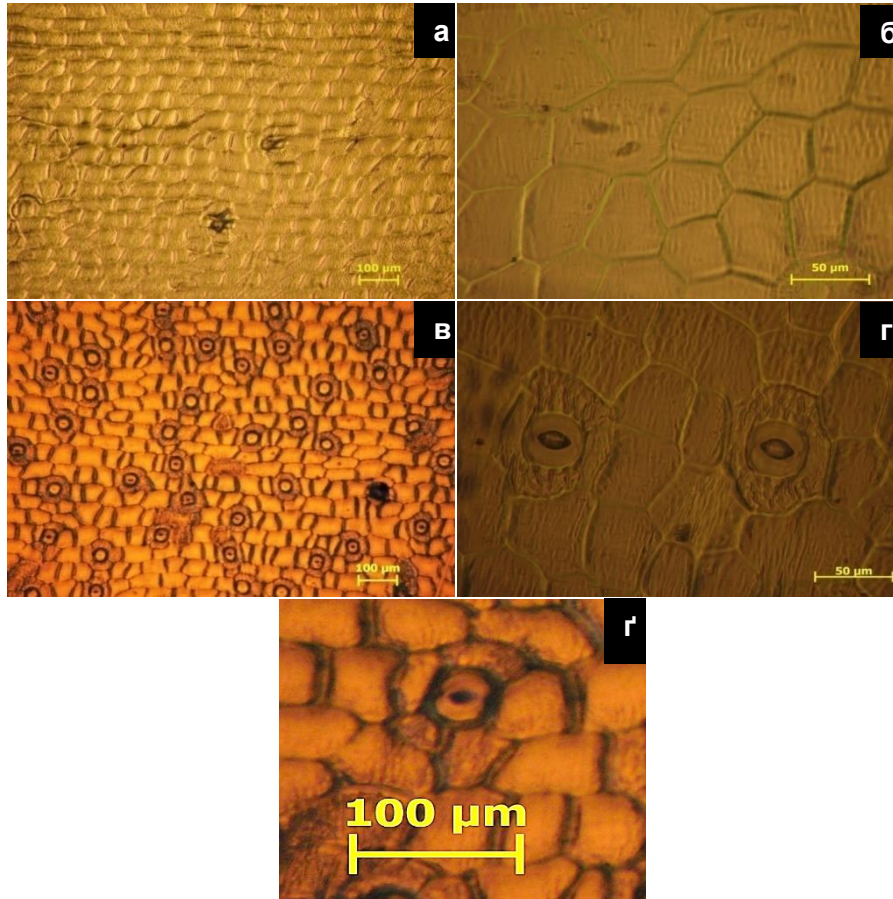


Рис. 6.1.1.1. Мікрофотографія поверхні листка та продихового апарату *Coelogyne assamica*: а, б – адаксіальна поверхня; в, г – абаксіальна поверхня; г – аномоцитний продих

Продихи від 28,31 до 45,00 ( $37,11 \pm 0,63$ ) мкм завдовжки та від 33,38 до 45,59 ( $39,75 \pm 0,35$ ) мкм завширшки. Продихова щілина від 19,06 до 26,29 ( $22,11 \pm 0,28$ ) мкм завдовжки. Щільність продихів варіює від 30 до 41 ( $37,00 \pm 1,09$ ) на 1 мм<sup>2</sup>. Продиховий індекс становить  $9,62 \pm 0,40\%$ .

Кількість епідермальних клітин на адаксіальній поверхні листка становить від 288 до 352 ( $329,00 \pm 6,50$ ) на  $1 \text{ мм}^2$ ; клітини від 33,97 до 115,76 ( $71,82 \pm 1,04$ ) мкм завдовжки та від 36,15 до 70,71 ( $52,63 \pm 0,51$ ) мкм завширшки.

Кількість епідермальних клітин на абаксіальній поверхні становить від 336 до 370 ( $354,12 \pm 5,56$ ) на  $1 \text{ мм}^2$ ; клітини від 25,92 до 82,64 ( $53,95 \pm 1,10$ ) мкм завдовжки та від 29,43 до 58,52 ( $45,05 \pm 0,91$ ) мкм завширшки.

**6.1.2. *Coelogyne brachyptera* Rchb.f.** Листок гіпостоматичного типу. Клітини епідерми обох поверхонь листка мають квадратну, прямокутну, 5–6-кутну, багатокутну або прямолінійно-округлу форму. Стінки клітин прямі або дещо вигнуті; кути в суміжних межах тупі, прямі або загострені (рис. 6.1.2.1 а–г).

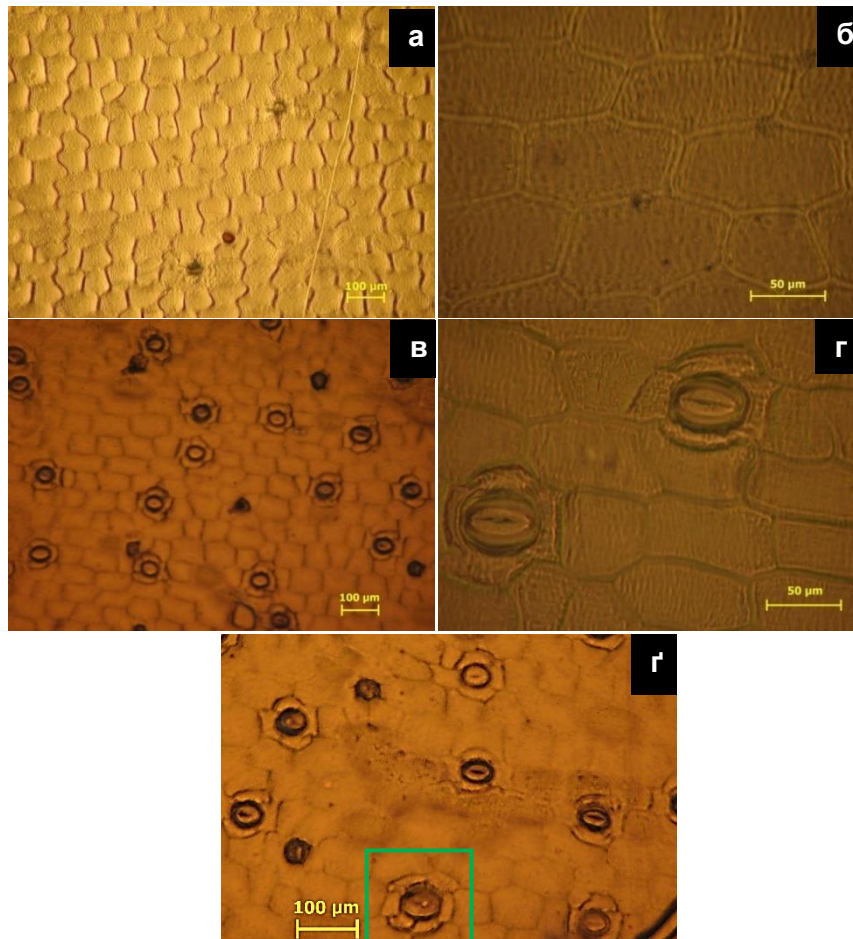


Рис. 6.1.2.1. Мікрофотографія поверхні листка та продихового апарату *Coelogyne brachyptera*: а, б – адаксіальна поверхня; в, г – абаксіальна поверхня; г– циклоцитний проди́х

Продиховий апарат тетрацитного типу, але іноді зустрічається і аномоцитний тип. Продихи округлі, на поверхні листка розміщені поперечними рядами, поодинокі, іноді утворюють групи з 2–3 продихів або кластери з 2 продихів. Довга вісь продиха розташована паралельно середній жилці листка.

Продихи від 47,55 до 68,19 ( $58,54 \pm 0,61$ ) мкм завдовжки та від 39,65 до 57,26 ( $47,27 \pm 0,43$ ) мкм завширшки. Продихова щілина від 32,33 до 44,10 ( $36,69 \pm 0,48$ ) мкм завдовжки. Щільність продихів варіює від 10 до 15 ( $12,77 \pm 0,59$ ) на  $1 \text{ мм}^2$ . Продиховий індекс становить  $5,36 \pm 0,27\%$  (рис. 6.1.2 в–г).

Кількість епідермальних клітин на адаксіальній поверхні листка становить від 160 до 224 ( $198,30 \pm 6,12$ ) на  $1 \text{ мм}^2$ ; клітини від 51,18 до 158,10 ( $93,44 \pm 1,62$ ) мкм завдовжки та від 40,31 до 94,35 ( $70,32 \pm 0,90$ ) мкм завширшки.

Кількість епідермальних клітин на абаксіальній поверхні листка становить від 208 до 256 ( $226,33 \pm 4,93$ ) на  $1 \text{ мм}^2$ ; клітини від 50,28 до 134,15 ( $88,27 \pm 2,21$ ) мкм завдовжки та від 32,95 до 80,58 ( $59,43 \pm 0,72$ ) мкм завширшки..

**6.1.3. *Coelogyne cristata* Lindl.** Листок гіпостоматичного типу. Клітини епідерми обох поверхонь листка мають квадратну, прямокутну, 5-6-кутну, багатокутну або прямолінійно-округлу форму. Стінки клітин прямі або дещо вигнуті; кути в суміжних межах тупі, прямі або загострені (рис. 6.1.3.1 а–г).

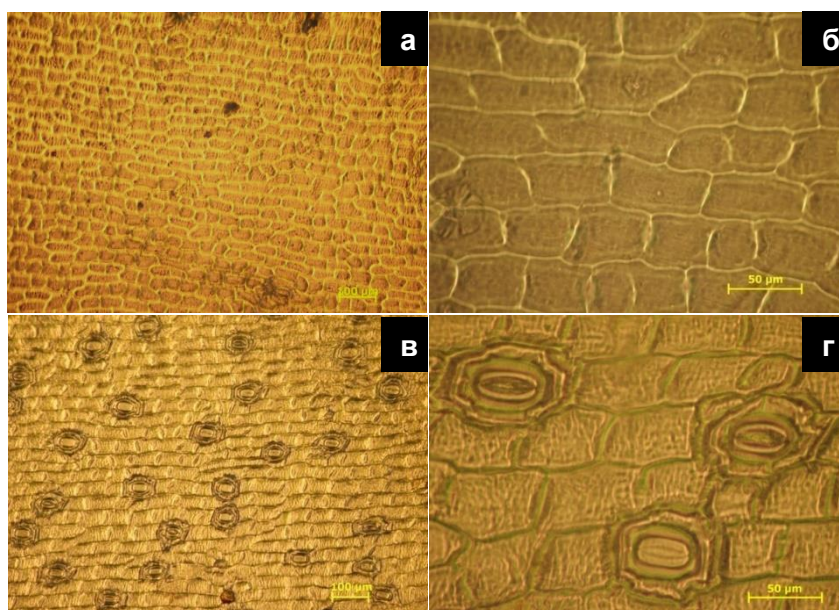


Рис. 6.1.3.1. Мікрофотографія поверхні листка та продихового апарату *Coelogyne cristata*: а, б – адаксіальна поверхня; в, г – абаксіальна поверхня

Продиховий апарат тетрацитного типу. Продихи овальні, на поверхні листка розміщені поперечними рядами, поодинокі, іноді утворюють групи з 2–3 продихів, можуть утворювати кластери з 2 продихів. Довга вісь продиху розташована паралельно середній жилці листка.

Продихи від 47,70 до 67,15 ( $55,23 \pm 0,56$ ) мкм завдовжки та від 29,10 до 46,72 ( $37,81 \pm 0,62$ ) мкм завширшки. Продихова щілина від 30,70 до 47,77 ( $37,88 \pm 0,47$ ) мкм завдовжки. Щільність продихів варіює від 18 до 27 ( $22,14 \pm 0,66$ ) на 1 мм<sup>2</sup>. Продиховий індекс –  $5,62 \pm 0,24\%$  (рис. 6.1.3 в, г).

Кількість епідермальних клітин на адаксіальній поверхні листка варіює від 432 до 528 ( $473,08 \pm 9,82$ ) на 1 мм<sup>2</sup>; клітини від 27,83 до 86,69 ( $51,90 \pm 1,37$ ) мкм завдовжки та від 21,51 до 54,70 ( $35,06 \pm 0,80$ ) мкм завширшки.

Кількість епідермальних клітин на абаксіальній поверхні становить від 344 до 406 ( $373,81 \pm 6,55$ ) на 1мм<sup>2</sup>; клітини від 27,50 до 99,15 ( $63,66 \pm 1,54$ ) мкм завдовжки та від 26,87 до 53,11 ( $36,43 \pm 0,58$ ) мкм завширшки.

**6.1.4. *Coelogyne cumingii* Lindl.** Листок гіпостоматичний. Клітини епідерми обох поверхонь листка мають квадратну, прямокутну, 5-6-кутну або багатокутну форму. Стінки клітин прямі або дещо вигнуті; кути в суміжних межах тупі, прямі або загострені (рис. 6.1.4.1 а–г).

Продиховий апарат тетрацитного типу, але іноді зустрічається і аномоцитний тип. Продихи овальні, на поверхні листка розміщені хаотично, поодинокі, іноді утворюють групи з 2 до 4 продихів, іноді утворюють кластери з 2 продихів. Довга вісь продиху розташована паралельно середній жилці листка.

Продихи від 52,50 до 72,59 ( $65,05 \pm 0,64$ ) мкм завдовжки та від 48,92 до 69,09 ( $54,33 \pm 0,66$ ) мкм завширшки. Продихова щілина від 39,68 до 55,64 ( $46,56 \pm 0,56$ ) мкм завдовжки. Щільність продихів варіює від 17 до 23 ( $19,20 \pm 0,71$ ) на 1 мм<sup>2</sup>. Продиховий індекс становить  $5,71 \pm 0,19\%$  (рис. 6.1.4.1 в–г).

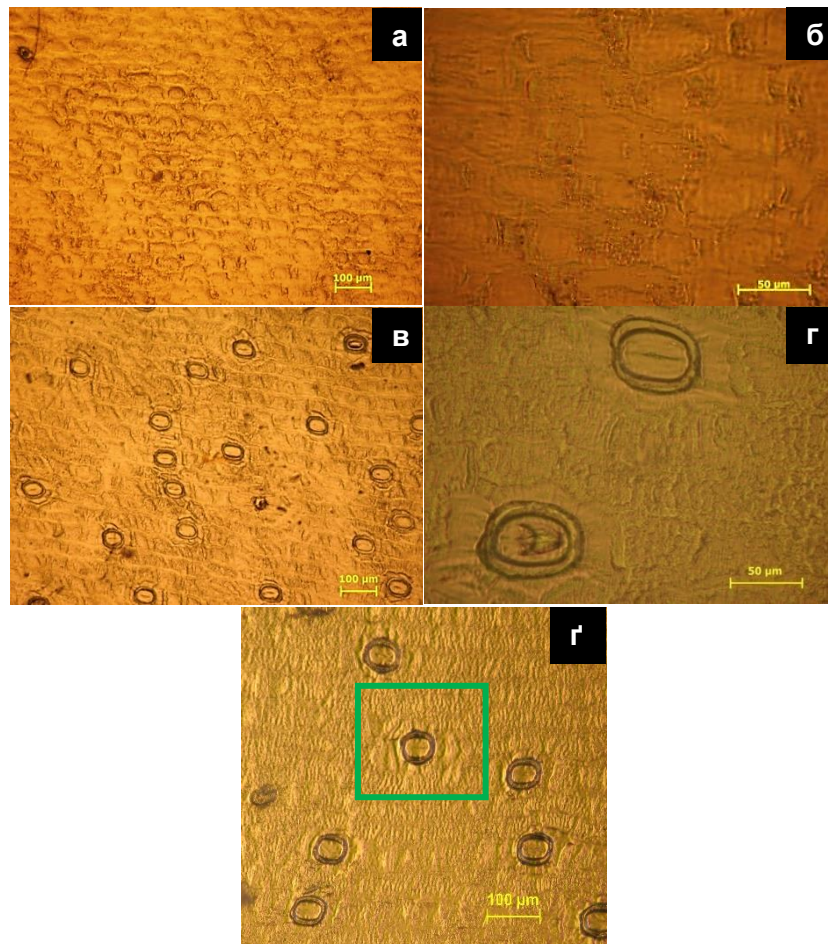


Рис. 6.1.4.1. Мікрофотографія поверхні листка та продихового апарату *Coelogyne cumingii*: а, б – адаксіальна поверхня; в, г – абаксіальна поверхня; г– аномоцитний продих

Кількість епідермальних клітин на адаксіальній поверхні варіює від 256 до 320 ( $298,25 \pm 6,75$ ) на  $1 \text{ мм}^2$ ; клітини від 42,21 до 80,94 ( $63,37 \pm 1,99$ ) мкм завдовжки та від 24,00 до 41,26 ( $33,87 \pm 1,34$ ) мкм завширшки.

Кількість епідермальних клітин на абаксіальній поверхні становить від 272 до 343 ( $313,66 \pm 7,37$ ) на  $1 \text{ мм}^2$ ; клітини від 32,30 до 85,70 ( $58,94 \pm 2,15$ ) мкм завдовжки та від 19,82 до 67,47 ( $35,75 \pm 1,46$ ) мкм завширшки.

**6.1.5. *Coelogyne fimbriata* Lindl.** Листок гіпостоматичний. Клітини епідерми обох поверхонь листка мають квадратну, прямокутну, 5-6-кутну або багатокутну форму. Стінки клітин прямі або дещо вигнуті; кути в суміжних межах тупі, прямі або загострені (рис. 6.1.5.1 а–г).

Продиховий апарат тетрацитного типу, але іноді зустрічається і аномоцитний тип. Продихи від округлих до овальних, на поверхні листка розміщені хаотично, поодинокі або утворюють групи до 4 продихів, іноді утворюють кластери з 2 продихів. Довга вісь продиху розташована паралельно середній жилці листка (рис. 6.1.5.1 в–г).

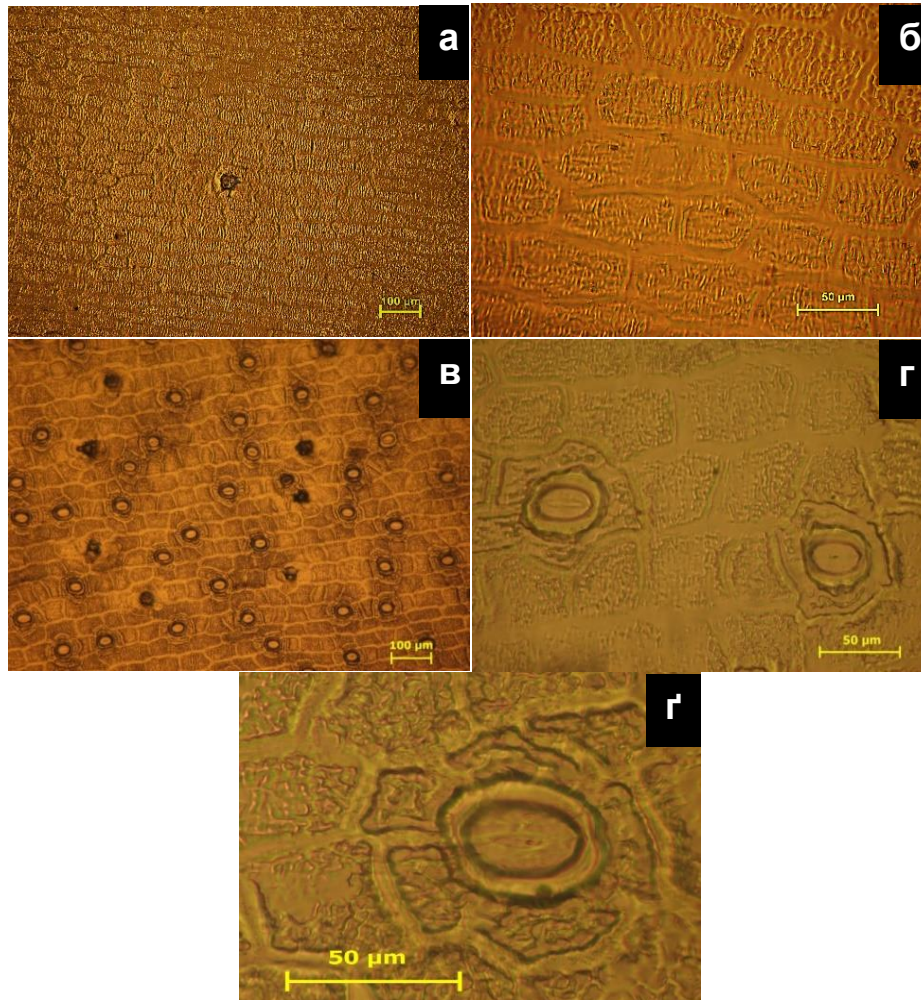


Рис. 6.1.5.1. Мікрофотографія поверхні листка та продихового апарату *Coelogyne fimbriata*: а, б – адаксіальна поверхня; в, г – абаксіальна поверхня; г– аномоцитний продих

Продихи від 37,48 до 55,04 ( $45,98 \pm 0,47$ ) мкм завдовжки та від 33,89 до 52,26 ( $44,17 \pm 0,52$ ) мкм завширшки. Продихова щілина від 24,19 до 25,44 ( $24,62 \pm 0,41$ ) мкм завдовжки. Щільність продихів варіює від 36 до 43 ( $39,11 \pm 0,84$ ) на 1 мм<sup>2</sup>. Продиховий індекс –  $9,96 \pm 0,24\%$  (рис. 6.5.1 в–г).



Кількість епідермальних клітин на адаксіальній поверхні варіює від 316 до 366 ( $336,14 \pm 7,82$ ) на  $1 \text{ мм}^2$ ; клітини від 24,94 до 98,73 ( $63,92 \pm 0,89$ ) мкм завдовжки та від 21,42 до 53,74 ( $37,74 \pm 0,42$ ) мкм завширшки.

Кількість епідермальних клітин на абаксіальній поверхні варіює від 328 до 384 ( $354,00 \pm 6,34$ ) на  $1 \text{ мм}^2$ ; клітини від 22,38 до 79,94 ( $49,06 \pm 1,05$ ) мкм завдовжки та від 22,72 до 61,26 ( $40,85 \pm 0,65$ ) мкм завширшки.

**6.1.6. *Coelogyne flaccida* Lindl.** Листок гіпостоматичний. Клітини епідерми обох поверхонь листка мають квадратну, прямокутну, 5-6-кутну, багатокутну або прямолінійно-округлу форму. Стінки клітин прямі або дещо вигнуті; кути в суміжних межах тупі, прямі або загострені (рис. 6.1.6.1 а–г).

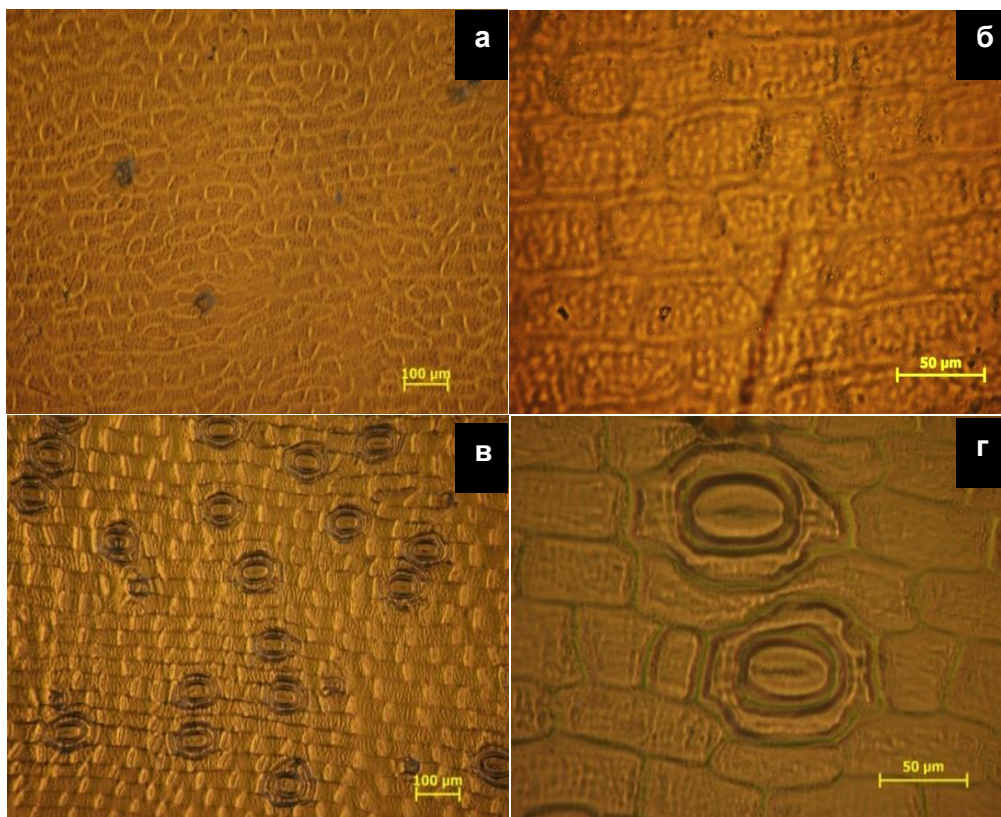


Рис. 6.1.6.1. Мікрофотографія поверхні листка та продихового апарату *Coelogyne flaccida*: а, б – адаксіальна поверхня; в, г – абаксіальна поверхня

Продиховий апарат тетрацитного типу. Продихи овальні, на поверхні листка розміщені поперечними рядами, поодинокі або утворюють групи з 2–3 продихів, іноді утворюють кластери з 2 продихів. Довга вісь продиху розташована паралельно середній жилці листка (рис. 6.1.6.1 в–г).

Продихи від 56,07 до 85,69 ( $72,97 \pm 1,08$ ) мкм завдовжки та від 40,29 до 53,54 ( $47,30 \pm 0,47$ ) мкм завширшки. Продихова щілина від 34,12 до 52,49 ( $45,57 \pm 0,66$ ) мкм завдовжки. Щільність продихів варіює від 14 до 21 ( $17,33 \pm 0,55$ ) на 1 мм<sup>2</sup>. Продиховий індекс –  $5,35 \pm 0,16\%$ .

Кількість епідермальних клітин на адаксіальній поверхні варіює від 340 до 432 ( $383,45 \pm 9,67$ ) на 1 мм<sup>2</sup>; клітини від 40,29 до 85,72 ( $58,24 \pm 1,64$ ) мкм завдовжки та від 31,10 до 49,59 ( $41,37 \pm 0,72$ ) мкм завширшки.

Кількість епідермальних клітин на абаксіальній поверхні варіює від 294 до 322 ( $306,46 \pm 2,21$ ) на 1 мм<sup>2</sup>; клітини від 40,61 до 95,33 ( $71,04 \pm 1,88$ ) мкм завдовжки та від 28,84 до 51,54 ( $41,77 \pm 0,67$ ) мкм завширшки.

**6.1.7. *Coelogyne huettneriana* Rchb.f.** Листок гіпостоматичний. Клітини епідерми обох поверхонь листка мають квадратну, прямокутну, 5-6-кутну, багатокутну або прямолінійно-округлу форму. Стінки клітин прямі або дещо вигнуті; кути в суміжних межах тупі, прямі або загострені (рис. 6.1.7.1 а–г).

Продиховий апарат тетрацитного типу. Продихи овальні, на поверхні листка розміщені поперечними рядами, поодинокі, утворюють групи до 4 продихів. Іноді утворюють кластери з 2 продихів. Довга вісь продиху розташована паралельно середній жилці листка (рис. 6.1.7.1 в, г).

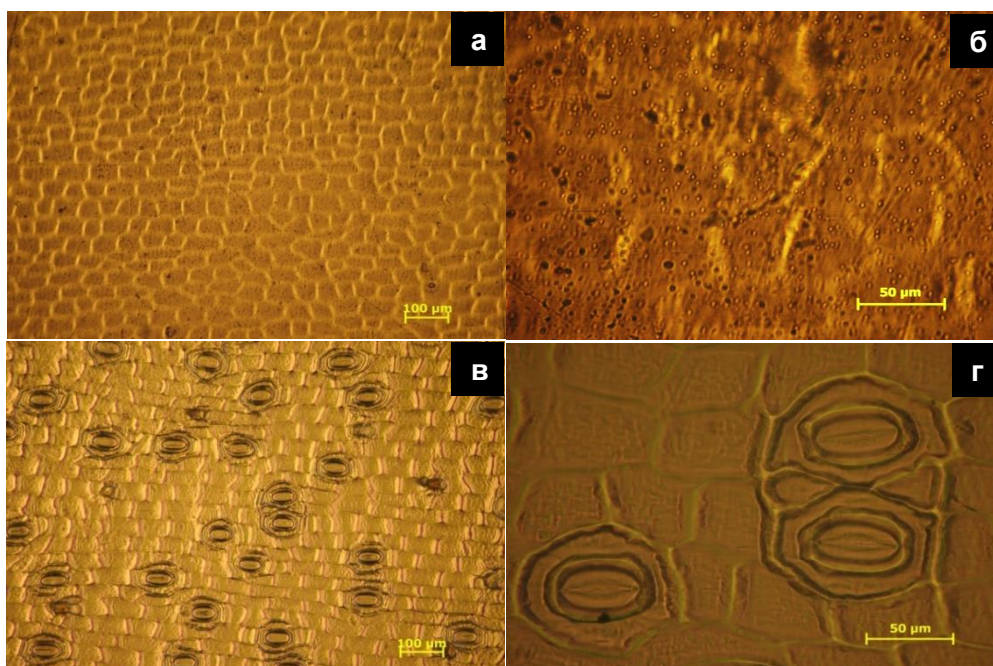


Рис. 6.1.7.1. Мікрофотографія поверхні листка та продихового апарату *Coelogyne huettneriana*: а, б – абаксіальна поверхня; в, г – адаксіальна поверхня

Продихи від 55,38 до 80,60 ( $70,22 \pm 0,79$ ) мкм завдовжки та від 33,90 до 54,36 ( $46,58 \pm 0,59$ ) мкм завширшки. Продихова щілина від 36,14 до 53,80 ( $44,31 \pm 0,54$ ) мкм завдовжки. Щільність продихів варіює від 18 до 26 ( $23,46 \pm 0,62$ ) на  $1 \text{ мм}^2$ . Продиховий індекс –  $7,31 \pm 0,19\%$ .

Кількість епідермальних клітин на адаксіальній поверхні варіює від 355 до 380 ( $363,80 \pm 2,49$ ) на  $1 \text{ мм}^2$ ; клітини від 36,47 до 99,18 ( $60,23 \pm 1,61$ ) мкм завдовжки та від 26,23 до 49,33 ( $37,51 \pm 0,88$ ) мкм завширшки.

Кількість епідермальних клітин на абаксіальній поверхні варіює від 270 до 343 ( $304,73 \pm 5,37$ ) на  $1 \text{ мм}^2$ ; клітини від 48,61 до 101,06 ( $70,87 \pm 1,66$ ) мкм завдовжки та від 38,38 до 57,73 ( $47,04 \pm 0,64$ ) мкм завширшки.

**6.1.8. *Coelogyne lawrenceana* Rolfe.** Листок гіпостоматичний. Клітини епідерми обох поверхонь листка мають квадратну, прямокутну, 5-6-кутну, багатокутну або прямолінійно-округлу форму. Стінки прямі або дещо вигнуті. Кути в суміжних межах тупі, прямі або загострені (рис. 6.1.8.1 а–г).

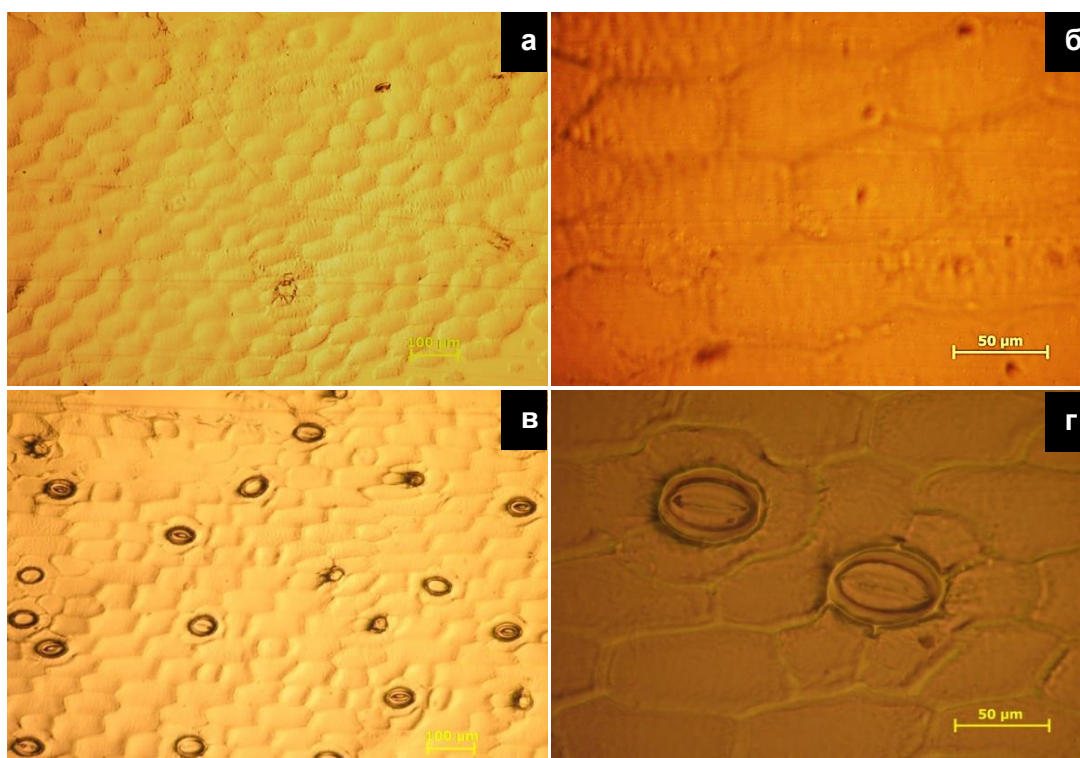


Рис. 6.1.8.1. Мікрофотографія поверхні листка та продихового апарату *Coelogyne lawrenceana*: а, б – адаксіальна поверхня; в, г – абаксіальна поверхня

Продиховий апарат тетрацитного типу, але іноді зустрічається і аномоцитний тип. Продихи від округлих до овальних, на поверхні листка розміщені поперечними рядами нижче рівня основних епідермальних клітин, поодинокі, іноді утворюють групи з 2–3 продихів, рідше кластери з 3 продихів. Вісь продихів розташована паралельно середній жилці листка, але в поодиноких випадках продихи можуть розташовуватися під кутом до повздожньої осі листової пластинки (рис. 6.1.8.1 в, г).

Продихи від 46,68 до 70,37 ( $63,53 \pm 0,71$ ) мкм завдовжки та від 40,71 до 55,06 ( $47,64 \pm 0,43$ ) мкм завширшки. Продихова щілина від 34,75 до 45,41 ( $40,23 \pm 0,31$ ) мкм завдовжки. Щільність продихів від 12 до 19 ( $16,13 \pm 0,46$ ) на 1 мм<sup>2</sup>. Продиховий індекс –  $7,18 \pm 0,26\%$ .

Кількість епідермальних клітин на адаксіальній поверхні варіює від 191 до 204 ( $196,00 \pm 1,72$ ) на 1 мм<sup>2</sup>; клітини від 66,53 до 134,35 ( $97,78 \pm 2,44$ ) мкм завдовжки та від 45,18 до 78,02 ( $59,28 \pm 0,99$ ) мкм завширшки.

Кількість епідермальних клітин на абаксіальній поверхні варіює від 186 до 272 ( $208,90 \pm 7,53$ ) на 1 мм<sup>2</sup>; клітини від 37,73 до 132,38 ( $90,51 \pm 2,47$ ) мкм завдовжки та від 37,74 до 59,61 ( $49,33 \pm 0,72$ ) мкм завширшки.

**6.1.8.1 Ультраструктура поверхні листка *Coelogyne lawrenceana* Rolfe у двох експериментальних моделях (*in vitro* → *ex vitro*).** При збереженні орхідних за умов *ex situ* застосування методу культури *in vitro* є практично єдиним способом розмноження. Разом з тим, переваги цього методу часто бувають обмежені низьким адаптаційним потенціалом рослин, розмножених в культурі *in vitro* [196; 294].

Тому нами даний вид був відібраний для з'ясування особливостей проходження "стресового бар'єру" [47] при зміні умов культивування *in vitro* → *ex vitro*.

Клітини епідерми адаксіальної поверхні листка ювенільних рослин округлі або полігональної форми, стінки прямі або дещо вигнуті; на абаксіальній поверхні клітини видовжені, стінки прямі або дещо вигнуті. Кутикула гладенька (рис. 6.1.8.1.1 г).

Число основних епідермальних клітин на абаксіальній поверхні листка ювенільних рослин в 1,78 разів більше, ніж на адаксіальній поверхні ( $220,03 \pm 13,67$  і  $393,7 \pm 14,5$  на  $1 \text{ мм}^2$ ).

Форма клітин верхнього і нижнього епідермісу листків у дорослих рослин прямолінійно-округла. Стінки прямі або злегка вигнуті. Кути в суміжних межах тупі, прямі або загострені (рис. 6.1.8.1.1 в, д).

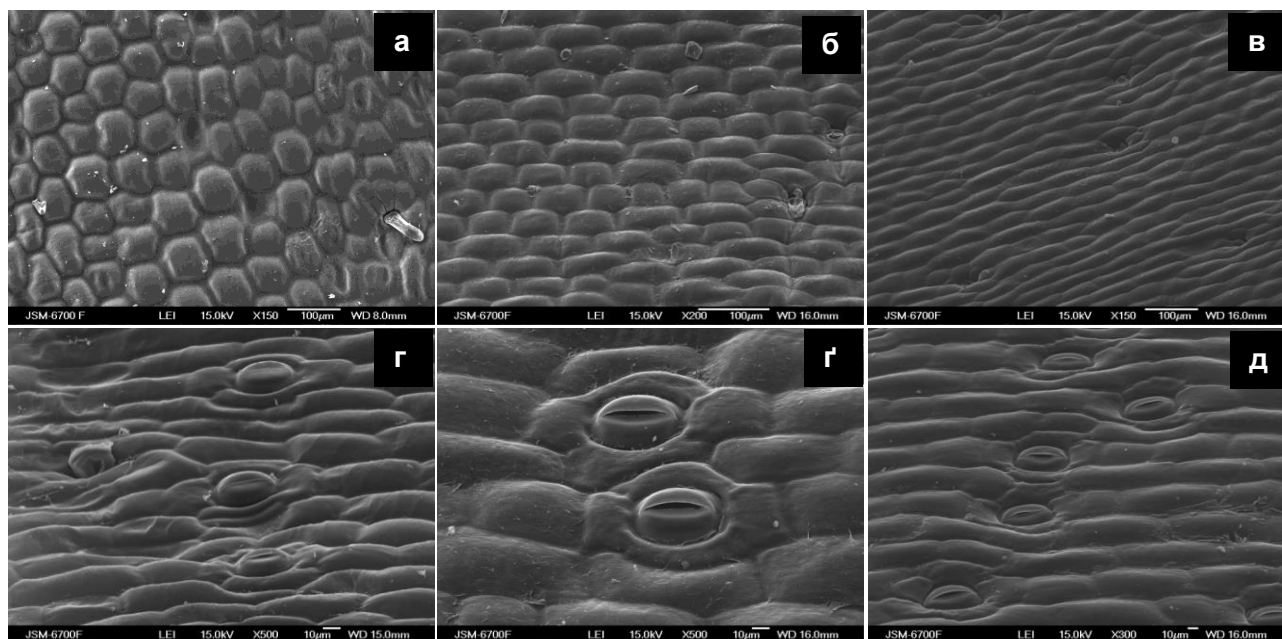


Рис. 6.1.8.1.1. Порівняльно-морфологічна будова поверхні листка *Coelogyne lawrenceana*: а, б, в – адаксіальна поверхня; а – *in vitro*, б – через 1,5 року після перенесення *ex vitro*, в – генеративна рослина; г, г', д – абаксіальна поверхня, де г – *in vitro*, г' – через 1,5 року після перенесення *ex vitro*, д – генеративна рослина.

Ювенільні рослини відрізняються від дорослих рослин меншою кількістю основних епідермальних клітин на абаксіальній поверхні листків ( $393,7 \pm 14,5$  і  $494,2 \pm 11,3$  на  $1 \text{ мм}^2$ ), а також меншим числом продихів ( $28,70 \pm 1,25$  – у ювенільних рослин і  $33,30 \pm 1,41$  на  $1 \text{ мм}^2$  – у дорослих). Кількість основних епідермальних клітин на адаксіальній поверхні листків дорослих рослин перевищує цей показник у ювенільних рослин в 1,4 рази ( $312,9 \pm 18,8$  і  $220,0 \pm 13,7$  на  $1 \text{ мм}^2$ ).

Характер розташування продихів на поверхні листків у ювенільних і дорослих рослин різний: у ювенільних рослин вони виступають над поверхнею (рис. 6.1.8.1.1 г), у дорослих рослин – розміщені нижче рівня основних

епідермальних клітин (рис. 6.1.8.1.1 д). Як у дорослих, так і у ювенільних рослин продихи мають овальну форму; вісь продихів розташована паралельно середній жилці листка (рис. 6.1.8.1.1 г, г, д).

Нами було проведено аналіз листків ювенільних рослин, перенесених з культури *in vitro* в умови оранжереї, через півроку. Було встановлено, що при перенесенні в умови оранжереї кількість основних епідермальних клітин на одиницю поверхні і щільність продихів зменшується, що відбувається внаслідок розтягнення клітин, які сформувались ще за умов *in vitro* (рис. 6.1.8.1.1 б, д). При цьому форма клітин епідермісу на адаксіальній і абаксіальній поверхнях переважно прямокутна; стінки прямі або дещо вигнуті (рис. 6.1.8.1.1 б, д).

**6.1.9. *Coelogyne lentiginosa* Lindl.** Листок гіпостоматичний. Клітини епідерми обох поверхонь листка мають квадратну, прямокутну, 5-6-кутну, багатокутну форму або прямолінійно-округлу форму. Стінки прямі або дещо вигнуті. Кути в суміжних межах тупі, прямі або загострені (рис. 6.1.9.1 а–г).

Продиховий апарат тетрацитного типу. Продихи округлі, на поверхні листка розміщені поперечними рядами, поодинокі або утворюють групи з 2–3 продихів, іноді утворюють кластери з 2 продихів. Вісь продихів розташована паралельно середній жилці листка (рис. 6.1.9.1 в, г).

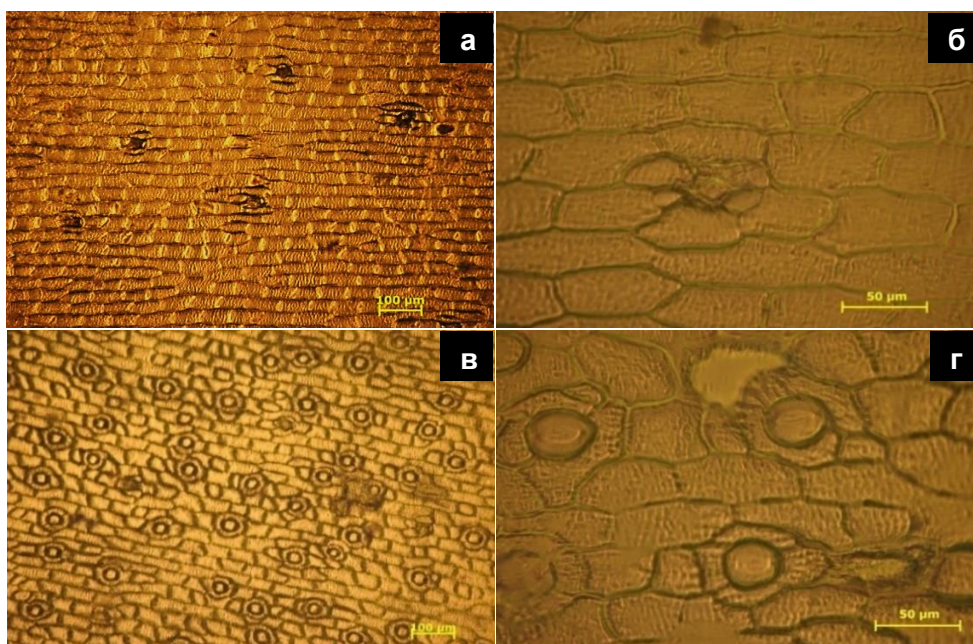


Рис. 6.1.9.1. Мікрофотографія поверхні листка та продихового апарату *Coelogyne lentiginosa*: а, б – адаксіальна поверхня; в, г – абаксіальна поверхня

Продихи від 31,44 до 46,05 ( $38,24 \pm 0,49$ ) мкм завдовжки та від 25,26 до 37,09 ( $30,71 \pm 0,43$ ) мкм завширшки. Продихова щілина від 18,56 до 31,02 ( $24,67 \pm 0,46$ ) мкм завдовжки. Щільність продихів від 36 до 46 ( $41,60 \pm 1,01$ ) на 1 мм<sup>2</sup>. Продиховий індекс становить  $8,32 \pm 0,32\%$ .

Кількість епідермальних клітин на адаксіальній поверхні варіює від 352 до 464 ( $397,91 \pm 10,86$ ) на 1 мм<sup>2</sup>; клітини від 31,02 до 100,72 ( $63,95 \pm 0,79$ ) мкм завдовжки та від 24,00 до 42,85 ( $33,67 \pm 0,28$ ) мкм завширшки.

Кількість епідермальних клітин на абаксіальній поверхні варіює від 429 до 517 ( $464,75 \pm 9,65$ ) на 1 мм<sup>2</sup>; клітини від 24,30 до 91,48 ( $53,49 \pm 1,34$ ) мкм завдовжки та від 18,55 до 35,53 ( $27,89 \pm 0,38$ ) мкм завширшки.

**6.1.10. *Coelogyne ovalis* Lindl.** Листок гіпостоматичний. Клітини епідерми обох поверхонь листка мають квадратну, прямокутну, 5-6-кутну або багатокутну форму. Стінки прямі або дещо вигнуті. Кути в суміжних межах тупі, прямі або загострені (рис. 6.1.10.1 а–г).

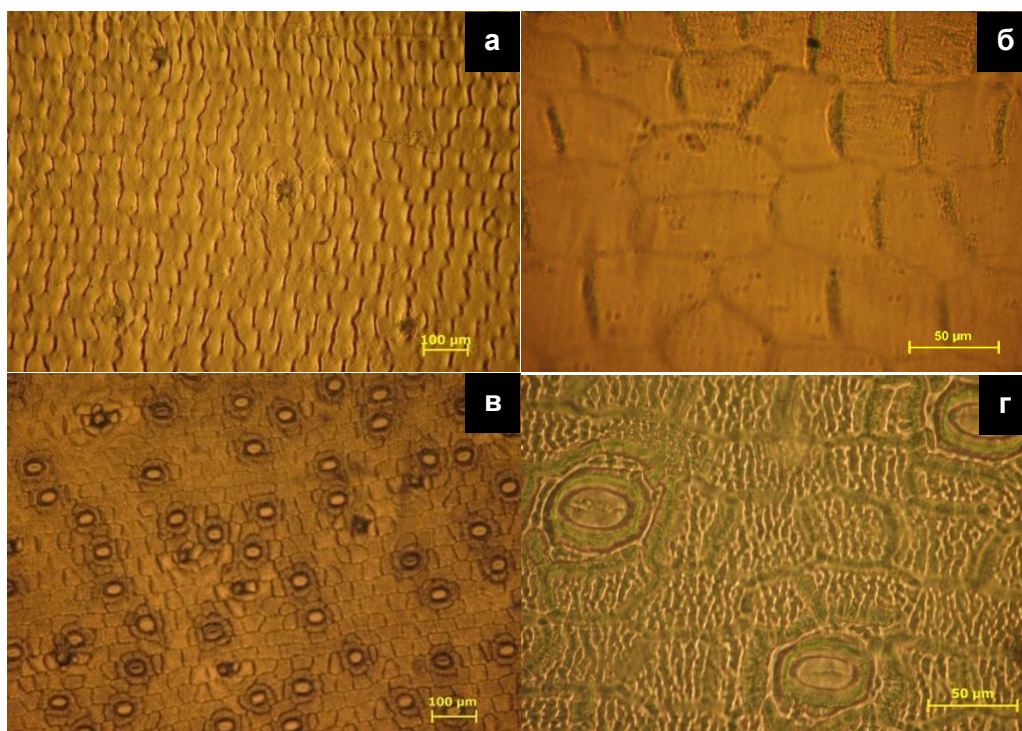


Рис. 6.1.10.1. Мікрофотографія поверхні листка та продихового апарату *Coelogyne ovalis*: а, б – адаксіальна поверхня; в, г – абаксіальна поверхня

Продиховий апарат тетрацитного типу, але іноді зустрічається і аномоцитний тип. Продихи від округлих до овальних, на поверхні листка

розміщені хаотично, утворюють групи до 4 продихів, іноді утворюють кластери з 2 продихів. Вісь продихів розташована паралельно середній жилці листка (рис. 6.1.10.1 в, г).

Продихи від 41,92 до 63,64 ( $53,30 \pm 0,60$ ) мкм завдовжки та від 36,77 до 56,28 ( $45,93 \pm 0,59$ ) мкм завширшки. Продихова щілина від 31,70 до 39,55 ( $35,22 \pm 0,29$ ) мкм завдовжки. Щільність продихів продихів від 43 до 49 ( $45,44 \pm 0,73$ ) на  $1 \text{ мм}^2$ . Продиховий індекс –  $9,42 \pm 0,15\%$ .

Кількість епідермальних клітин на адаксіальній поверхні становить від 320 до 380 ( $357,20 \pm 6,00$ ) на  $1 \text{ мм}^2$ ; клітини від 25,59 до 76,05 ( $52,51 \pm 1,44$ ) мкм завдовжки та від 38,05 до 86,34 ( $57,06 \pm 1,10$ ) мкм завширшки.

Кількість епідермальних клітин на абаксіальній поверхні варіює від 415 до 464 ( $437,33 \pm 6,07$ ) на  $1 \text{ мм}^2$ ; клітини від 17,59 до 62,36 ( $42,40 \pm 1,44$ ) мкм завдовжки та від 23,02 до 50,23 ( $35,71 \pm 0,81$ ) мкм завширшки.

**6.1.11. *Coelogyne pandurata* Lindl.** Листок гіпостоматичний. Клітини епідерми обох поверхонь листка мають квадратну, прямокутну, 5-6-кутну або багатокутну форму. Стінки прямі або дещо вигнуті. Кути в суміжних межах тупі, прямі або загострені (рис. 6.1.11.1 а–г).

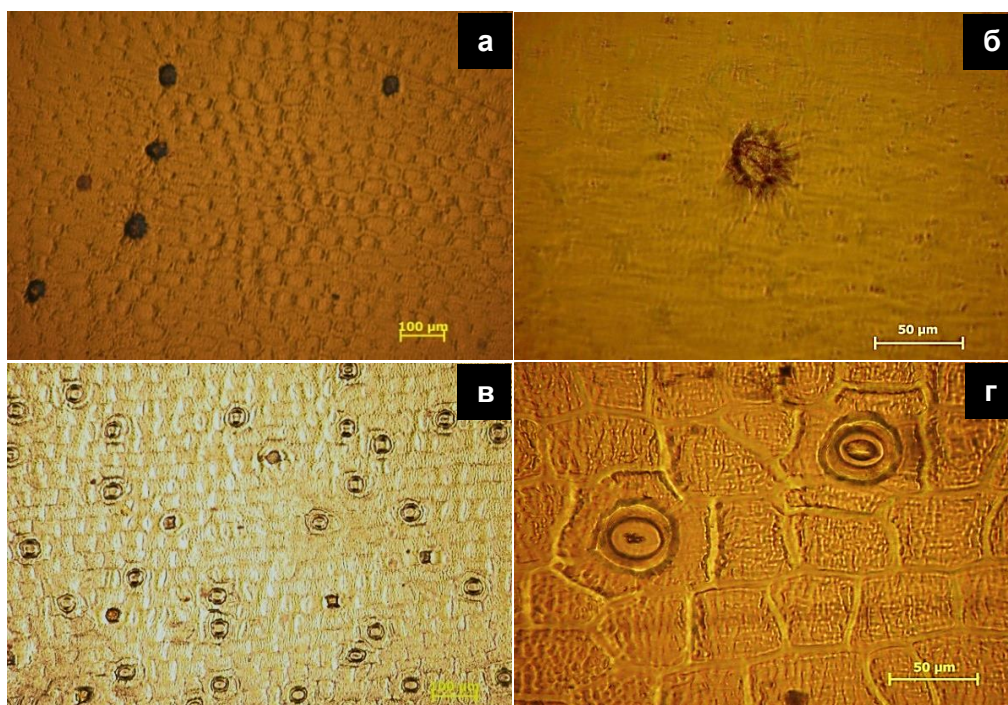


Рис. 6.1.11.1. Мікрофотографія поверхні листка та продихового апарату *Coelogyne pandurata*: а, б – адаксіальна поверхня; в, г – абаксіальна поверхня



Продиховий апарат тетрацитного типу. Продихи округлі, на поверхні листка розміщені поперечними рядами, поодинокі, іноді утворюють групи з 2–3 продихів або кластери з 2 продихів. Вісь продихів розташована паралельно середній жилці листка (рис. 6.1.11.1 в, г).

Продихи від 39,01 до 51,49 ( $45,07 \pm 0,41$ ) мкм завдовжки та від 36,78 до 50,20 ( $42,67 \pm 0,52$ ) мкм завширшки. Продихова щілина від 22,38 до 30,74 ( $26,57 \pm 0,30$ ) мкм завдовжки. Щільність продихів від 25 до 32 ( $27,45 \pm 0,68$ ) на 1 мм<sup>2</sup>. Продиховий індекс –  $7,13 \pm 0,32\%$ .

Кількість епідермальних клітин на адаксіальній поверхні становить від 329 до 400 ( $353,62 \pm 9,95$ ) на 1 мм<sup>2</sup>; клітини від 33,29 до 76,52 ( $56,42 \pm 1,15$ ) мкм завдовжки та від 29,21 до 53,10 ( $42,02 \pm 0,75$ ) мкм завширшки.

Кількість епідермальних клітин на абаксіальній поверхні варіює від 320 до 407 ( $362,50 \pm 10,01$ ) на 1мм<sup>2</sup>; клітини від 26,54 до 82,20 ( $54,36 \pm 1,54$ ) мкм завдовжки та від 29,43 до 59,30 ( $43,21 \pm 1,01$ ) мкм завширшки.

**6.1.12. *Coelogyne rochussenii* de Vriese.** Листок гіпостоматичний. Клітини епідерми обох поверхонь листка мають квадратну, прямокутну, 5-6-кутну або багатокутну форму. Стінки прямі або дещо вигнуті. Кути в суміжних межах тупі, прямі або загострені (рис. 6.1.12.1 а–г).

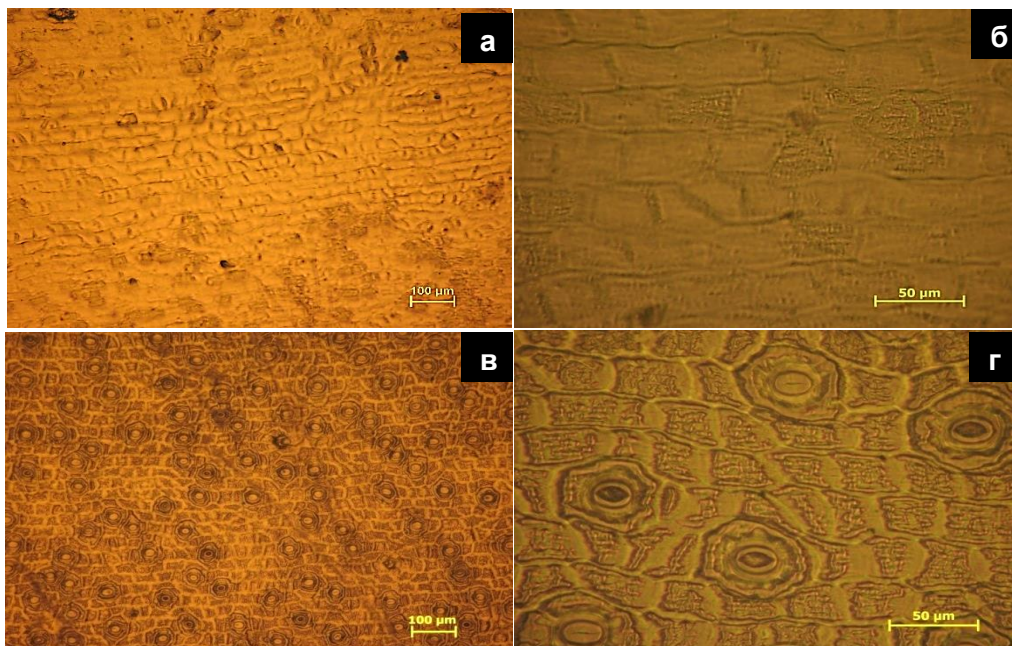


Рис. 6.1.12.1. Мікрофотографія поверхні листка та продихового апарату *Coelogyne rochussenii*: а, б – адаксіальна поверхня; в, г – абаксіальна поверхня

Продиховий апарат тетрацитного типу. Продихи від округлих до овальних, на поверхні листка розміщені хаотично, утворюють групи до 4 продихів або кластери з 2 продихів. Вісь продихів розташована паралельно середній жилці листка (рис. 6.1.12.1 в, г).

Продихи від 23,17 до 36,55 ( $30,71 \pm 0,58$ ) мкм завдовжки та від 23,13 до 31,33 ( $26,95 \pm 0,45$ ) мкм завширшки. Продихова щілина від 12,82 до 21,23 ( $16,68 \pm 0,40$ ) мкм завдовжки. Щільність продихів від 90 до 102 ( $95,88 \pm 1,35$ ) на 1 мм<sup>2</sup>. Продиховий індекс –  $12,78 \pm 0,16$ .

Кількість епідермальних клітин на адаксіальній поверхні варіює від 576 до 688 ( $630,00 \pm 10,69$ ) на 1 мм<sup>2</sup>; клітини від 23,34 до 58,83 ( $37,89 \pm 1,50$ ) мкм завдовжки та від 19,55 до 40,96 ( $28,78 \pm 0,65$ ) мкм завширшки.

Кількість епідермальних клітин на абаксіальній поверхні варіює від 609 до 704 ( $651,00 \pm 11,10$ ) на 1мм<sup>2</sup>; клітини від 22,39 до 52,02 ( $34,66 \pm 0,87$ ) мкм завдовжки та від 21,10 до 39,97 ( $28,06 \pm 0,56$ ) мкм завширшки.

**6.1.13. *Coelogyne speciosa* (Blume) Lindl.** Листок гіпостоматичний. Клітини епідерми обох поверхонь листка мають квадратну, прямокутну, 5-6-кутну або багатокутну форму. Стінки прямі або дещо вигнуті. Кути в суміжних межах тупі, прямі або загострені (рис. 6.1.13.1 а–г).

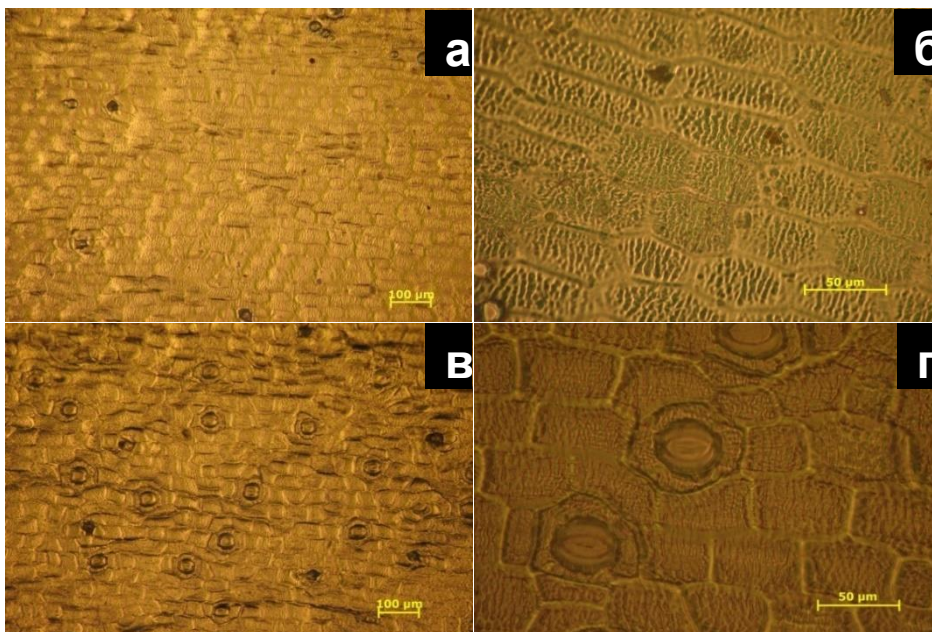


Рис. 6.1.13.1. Мікрофотографія поверхні листка та продихового апарату *Coelogyne speciosa*: а, б – адаксіальна поверхня; в, г – абаксіальна поверхня

Продиховий апарат тетрацитного типу. Продихи округлі, на поверхні листка розміщені поперечними рядами, поодинокі або утворюють групи з 2–3 продихів. Вісь продихів розташована паралельно середній жилці листка (рис. 6.1.13.1 в, г).

Продихи від 28,42 до 49,96 ( $40,74 \pm 0,87$ ) мкм завдовжки та від 27,19 до 40,61 ( $34,40 \pm 0,86$ ) мкм завширшки. Продихова щілина від 23,13 до 40,34 ( $31,03 \pm 0,50$ ) мкм завдовжки. Щільність продихів становить від 20 до 29 ( $23,33 \pm 0,74$ ) на  $1 \text{ мм}^2$ . Продиховий індекс –  $5,48 \pm 0,18\%$ .

Кількість епідермальних клітин на адаксіальній поверхні варіює від 321 до 408 ( $371,50 \pm 9,88$ ) на  $1 \text{ мм}^2$ ; клітини від 49,58 до 94,99 ( $75,15 \pm 1,84$ ) мкм завдовжки та від 25,59 до 43,88 ( $33,07 \pm 0,49$ ) мкм завширшки.

Кількість епідермальних клітин на абаксіальній поверхні варіює від 338 до 416 ( $384,62 \pm 8,58$ ) на  $1 \text{ мм}^2$ ; клітини від 39,38 до 97,53 ( $60,10 \pm 1,54$ ) мкм завдовжки та від 28,18 до 55,34 ( $38,94 \pm 0,58$ ) мкм завширшки.

**6.1.14. *Coelogyne tenasserimensis* Seidenf.** Листок гіпостоматичний. Клітини епідерми обох поверхонь листка мають квадратну, прямокутну, 5-6-кутну, багатокутну або прямолінійно-округлу форму. Стінки прямі або дещо вигнуті. Кути в суміжних межах тупі, прямі або загострені (рис. 6.1.14.1 а–г).

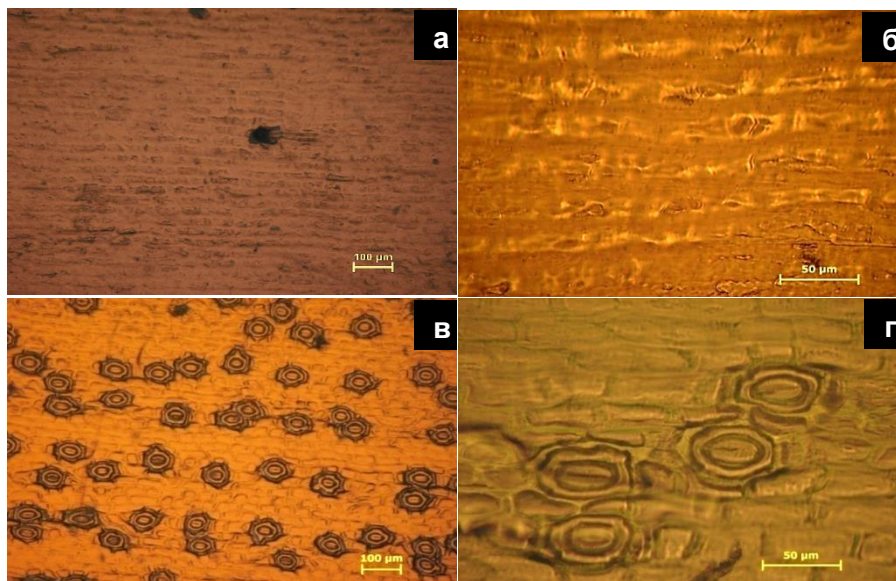


Рис. 6.1.14.1. Мікрофотографія поверхні листка та продихового апарату *Coelogyne tenasserimensis*: а, б – адаксіальна поверхня; в, г – абаксіальна поверхня

Продиховий апарат тетрацитного типу. Продихи від округлих до овальних, на поверхні листка розміщені поперечними рядами, поодинокі, утворюють групи з 2–4 продихів або кластери з 2–3 продихів. Вісь продихів розташована паралельно середній жилці листка.

Продихи від 42,01 до 63,36 ( $54,25 \pm 0,81$ ) мкм завдовжки та від 29,12 до 47,99 ( $39,34 \pm 0,78$ ) мкм завширшки. Продихова щілина від 21,30 до 35,54 ( $29,05 \pm 0,40$ ) мкм завдовжки. Щільність продихів від 35 до 50 ( $40,80 \pm 1,55$ ) на 1 мм<sup>2</sup>. Продиховий індекс –  $6,97 \pm 0,47\%$ .

Кількість епідермальних клітин на адаксіальній поверхні становить від 408 до 476 ( $439,85 \pm 8,08$ ) на 1 мм<sup>2</sup>; клітини від 40,32 до 86,97 ( $61,02 \pm 2,20$ ) мкм завдовжки та від 32,64 до 68,12 ( $44,67 \pm 1,38$ ) мкм завширшки.

Кількість епідермальних клітин на абаксіальній поверхні варіює від 512 до 571 ( $539,50 \pm 9,91$ ) на 1 мм<sup>2</sup>; клітини від 27,84 до 72,26 ( $50,90 \pm 1,30$ ) мкм завдовжки та від 17,93 до 33,89 ( $25,08 \pm 0,43$ ) мкм завширшки.

**6.1.15. *Coelogyne tomentosa* Lindl.** Листок гіпостоматичний. Клітини епідерми обох поверхонь листка мають квадратну, прямокутну, 5-6-кутну або багатокутну форму. Стінки прямі або дещо вигнуті. Кути в суміжних межах тупі, прямі або загострені (рис. 6.1.15.1 а–г).

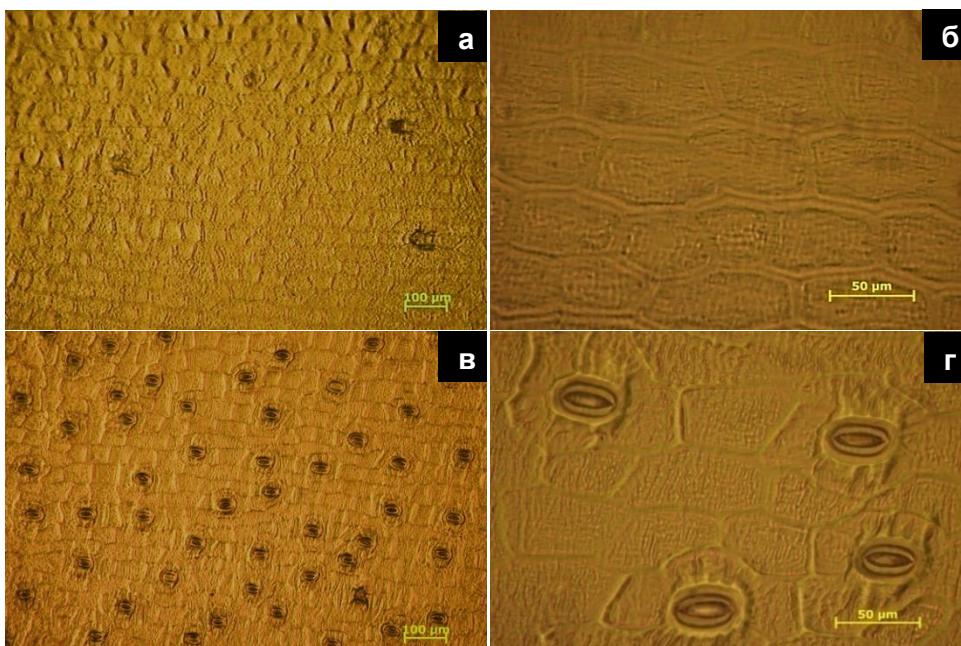


Рис. 6.1.15.1. Мікрофотографія поверхні листка та продихового апарату *Coelogyne tomentosa*: а, б – адаксіальна поверхня; в, г – абаксіальна поверхня

Продиховий апарат тетрацитного типу. Продихи овальні, на поверхні листка розміщені хаотично, поодинокі, утворюють групи з 2–3 продихів або кластери з 2 продихів. Вісь продихів розташована паралельно середній жилці листка (рис. 6.1.15.1 в, г).

Продихи від 38,06 до 54,26 ( $45,49 \pm 0,50$ ) мкм завдовжки та від 28,20 до 38,38 ( $33,06 \pm 0,31$ ) мкм завширшки. Продихова щілина від 21,80 до 35,18 ( $29,39 \pm 0,34$ ) мкм завдовжки. Щільність продихів від 40 до 54 ( $46,80 \pm 1,55$ ) на 1 мм<sup>2</sup>. Продиховий індекс –  $15,14 \pm 0,41$ .

Кількість епідермальних клітин на адаксіальній поверхні варіює від 213 до 288 ( $256,75 \pm 10,16$ ) на 1 мм<sup>2</sup>; клітини від 41,93 до 92,80 ( $61,68 \pm 1,51$ ) мкм завдовжки та від 34,21 до 63,73 ( $49,60 \pm 0,84$ ) мкм завширшки.

Кількість епідермальних клітин на абаксіальній поверхні варіює від 240 до 289 ( $260,18 \pm 4,77$ ) на 1 мм<sup>2</sup>; клітини від 37,75 до 85,37 ( $56,47 \pm 1,51$ ) мкм завдовжки та від 38,10 до 67,15 ( $49,37 \pm 0,96$ ) мкм завширшки.

**6.1.16. *Coelogyne trinervis* Lindl.** Листок гіпостоматичний. Клітини епідерми обох поверхонь листка мають квадратну, прямокутну, 5-6-кутну, багатокутну форму або прямолінійно-округлу форму. Стінки прямі або дещо вигнуті. Кути в суміжних межах тупі, прямі або загострені (рис. 6.1.16.1 а–г).

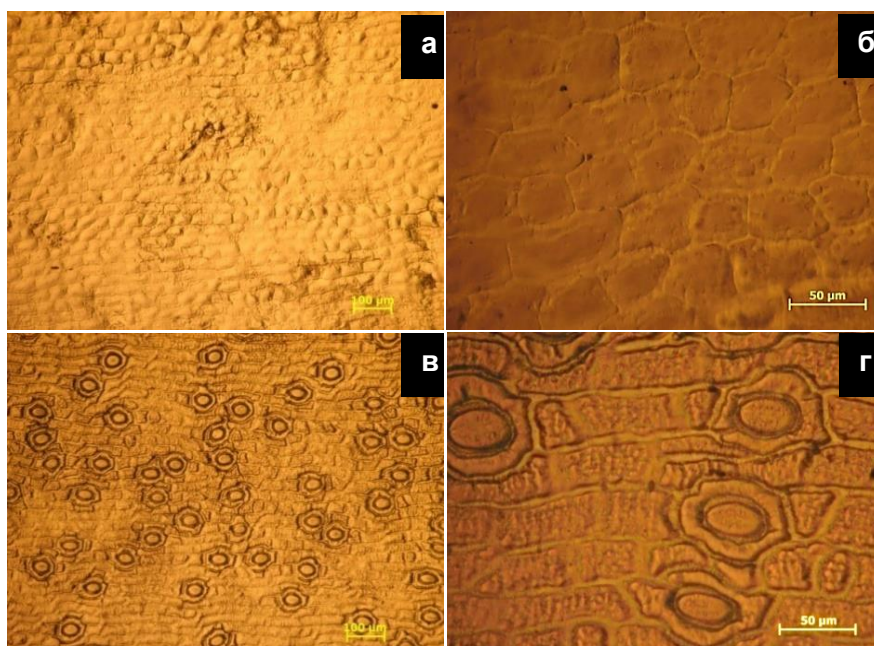


Рис. 6.1.16.1. Мікрофотографія поверхні листка та продихового апарату *Coelogyne nitida*: а, б – адаксіальна поверхня; в, г – абаксіальна поверхня

Продиховий апарат тетрацитного типу. Продихи від округлих до овальних, на поверхні листка розміщені хаотично, утворюють групи до 5 продихів або утворюють кластери до 4 продихів, рідше поодинокі. Вісь продихів розташована паралельно середній жилці листка (рис. 6.1.16.1 в, г).

Продихи від 42,53 до 58,55 ( $50,57 \pm 0,47$ ) мкм завдовжки та від 20,81 до 38,37 ( $29,94 \pm 0,59$ ) мкм завширшки. Продихова щілина від 19,32 до 34,86 ( $23,72 \pm 0,58$ ) мкм завдовжки. Щільність продихів від 50 до 67 ( $57,50 \pm 1,80$ ) на 1 мм<sup>2</sup>. Продиховий індекс –  $11,58 \pm 0,53\%$ .

Кількість епідермальних клітин на адаксіальній поверхні варіює від 400 до 464 ( $428,00 \pm 6,59$ ) на 1 мм<sup>2</sup>; клітини від 32,74 до 81,57 ( $57,36 \pm 1,55$ ) мкм завдовжки та від 27,83 до 49,48 ( $37,8 \pm 0,59$ ) мкм завширшки.

Кількість епідермальних клітин на абаксіальній поверхні варіює від 352 до 479 ( $437,44 \pm 12,65$ ) на 1 мм<sup>2</sup>; клітини від 32,33 до 79,83 ( $52,92 \pm 1,49$ ) мкм завдовжки та від 20,79 до 37,74 ( $29,92 \pm 0,51$ ) мкм завширшки.

**6.1.17. *Coelogyne viscosa* Rchb. f.** Листок гіпостоматичний. Клітини епідерми обох поверхонь листка мають квадратну, прямокутну, 5-6-кутну, багатокутну або прямолінійно-округлу форму. Стінки прямі або дещо вигнуті. Кути в суміжних межах тупі, прямі або загострені (рис. 6.1.17.1 а–г).

Продиховий апарат тетрацитного типу. Продихи від округлих до овальних, на поверхні листка розміщені поперечними рядами, поодинокі, утворюють групи до 5 продихів або кластери з 2–4 продихів. Вісь продихів розташована паралельно середній жилці листка (рис. 6.1.17.1 в, г).

Продихи від 33,27 до 46,05 ( $40,62 \pm 0,43$ ) мкм завдовжки та від 25,14 до 36,15 ( $30,31 \pm 0,45$ ) мкм завширшки. Продихова щілина від 18,30 до 30,35 ( $24,34 \pm 0,47$ ) мкм завдовжки. Щільність продихів від 25 до 41 ( $35,44 \pm 2,07$ ) на 1 мм<sup>2</sup>. Продиховий індекс –  $6,20 \pm 0,34\%$  (рис. 6.1.17.1 в, г).

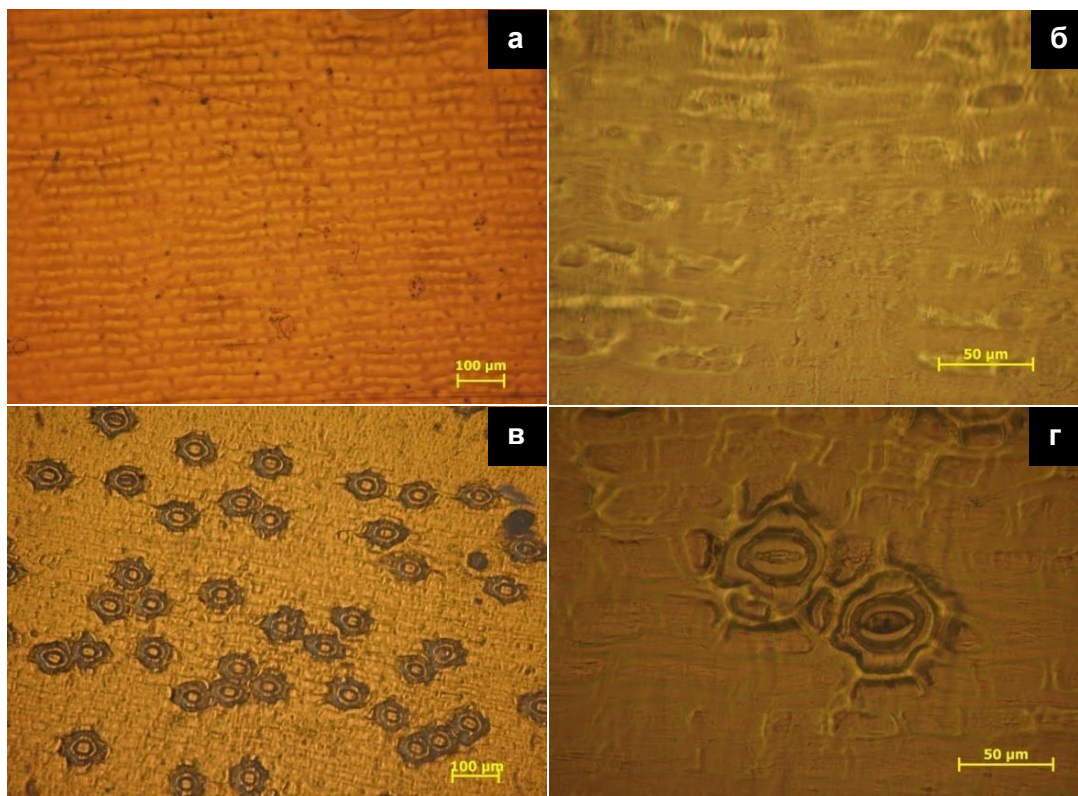


Рис. 6.1.17.1. Мікрофотографія поверхні листка та продихового апарату *Coelogyne viscosa*: а, б – адаксіальна поверхня; в, г – абаксіальна поверхня

Кількість епідермальних клітин на адаксіальній поверхні варіює від 504 до 567 ( $533,60 \pm 10,27$ ) на  $1 \text{ мм}^2$ ; клітини від 41,57 до 79,62 ( $52,75 \pm 1,57$ ) мкм завдовжки та від 23,72 до 40,94 ( $31,75 \pm 0,61$ ) мкм завширшки.

Кількість епідермальних клітин на абаксіальній поверхні варіює від 495 до 585 ( $536,50 \pm 10,35$ ) на  $1 \text{ мм}^2$ ; клітини від 33,26 до 70,99 ( $47,13 \pm 1,20$ ) мкм завдовжки та від 23,02 до 41,27 ( $30,39 \pm 0,60$ ) мкм завширшки.

## 6.2. Мікроморфологія поверхні листка як маркер адаптаційної здатності дослідних видів *Coelogyne* Lindl.

Нами було встановлено, що для всіх 17 дослідних видів як на абаксіальній, так і на адаксіальній поверхні листка характерні основні епідермальні клітини квадратної, прямокутної, 5-6-кутної або багатокутної форми. У таких видів як *C. brachyptera*, *C. cristata*, *C. flaccida*, *C. huettniana*, *C. lawrenceana*, *C. lentiginosa*, *C. tenasserimensis*, *C. trinervis* та *C. viscosa* зустрічаються епідермальні клітини і прямолінійно-округлої форми. Антиклінальні стінки

епідермальних клітин всіх 17 видів прями або дещо вигнуті. Кути в суміжних межах тупі, прями або загострені. На рисунку (рис. 6.2.1) представлені дані щодо кількості основних епідермальних клітин адаксіальної та абаксіальної поверхні листової пластинки на 1 мм<sup>2</sup>.

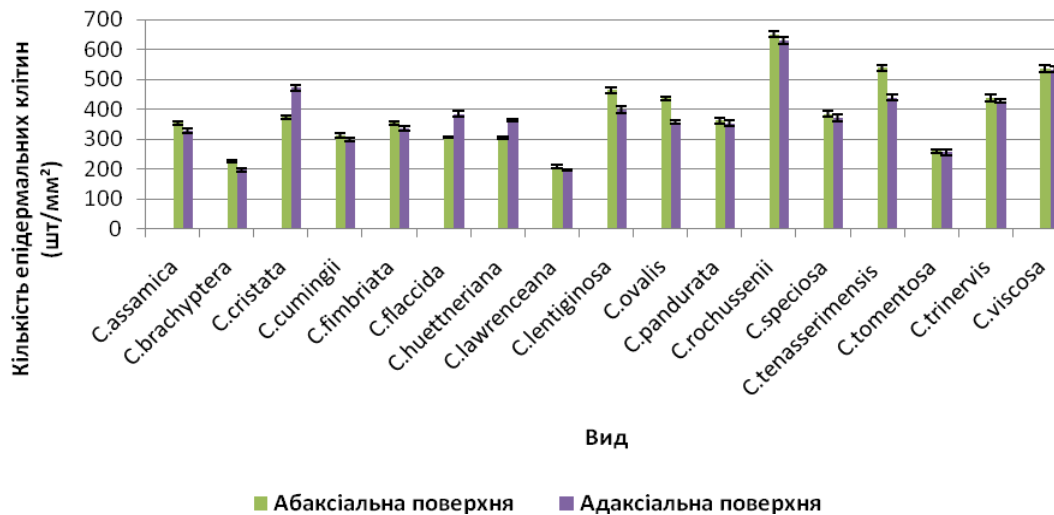


Рис. 6.2.1. Кількість основних епідермальних клітин на абаксіальній та адаксіальній поверхні листка дослідних видів *Coelogyne*.

Кількість основних епідермальних клітин як на абаксіальній, так і на адаксіальній поверхні значно варіює. Істотна різниця за цим показником була відмічена між *C. lawrenceana* та *C. rochussenii*. Так, на абаксіальній поверхні листка кількість епідермальних клітин у *C. lawrenceana* становить  $208,90 \pm 7,53$ , у *C. rochussenii* –  $651,00 \pm 11,10$  на 1мм<sup>2</sup>; на адаксіальній поверхні – у *C. lawrenceana*  $196,00 \pm 1,72$ , у *C. rochussenii* –  $630,00 \pm 10,69$  на 1мм<sup>2</sup>, відповідно, що це можна вважати ознакою екологічної диференціації.

Кількість основних епідермальних клітин на абаксіальній поверхні перевищує кількість основних епідермальних клітин на адаксіальній поверхні на 1мм<sup>2</sup>, причому основні епідермальні клітини на абаксіальній поверхні за розмірами менші за клітини на адаксіальній поверхні. В той же час, у трьох дослідних видів, а саме у *C. cristata*, *C. flaccida* та *C. huettneriana* спостерігається зворотня тенденція – у цих видів основні епідермальні клітини на адаксіальній поверхні листка перевищують за кількістю клітини на абаксіальній (*C. cristata* –



373,81±6,55 на абаксіальній, 473,08±9,82 на адаксіальній; *C. flaccida* – 306,46±2,21 на абаксіальній, 383,45±9,67 на адаксіальній та у *C. huettneriana* – 304,73±5,37 на абаксіальній, 363,80±2,49 на адаксіальній).

Також спостерігається і значне варіювання розмірів епідермальних клітин на обох поверхнях. Так, найменші за розмірами клітини ми спостерігали у *C. rochussenii* (на абаксіальній поверхні 34,66±0,87 мкм завдовжки та 28,06±0,56 мкм завширшки; на адаксіальній поверхні – 37,89±1,50 мкм завдовжки та 28,78±0,65 мкм завширшки), а найбільші – у *C. lawrenceana* (на абаксіальній поверхні 90,51±2,47 мкм завдовжки та 49,33±0,72 мкм завширшки; на адаксіальній поверхні – 97,78±2,44 мкм завдовжки та 59,28±0,99 мкм завширшки) (рис. 6.2.2).

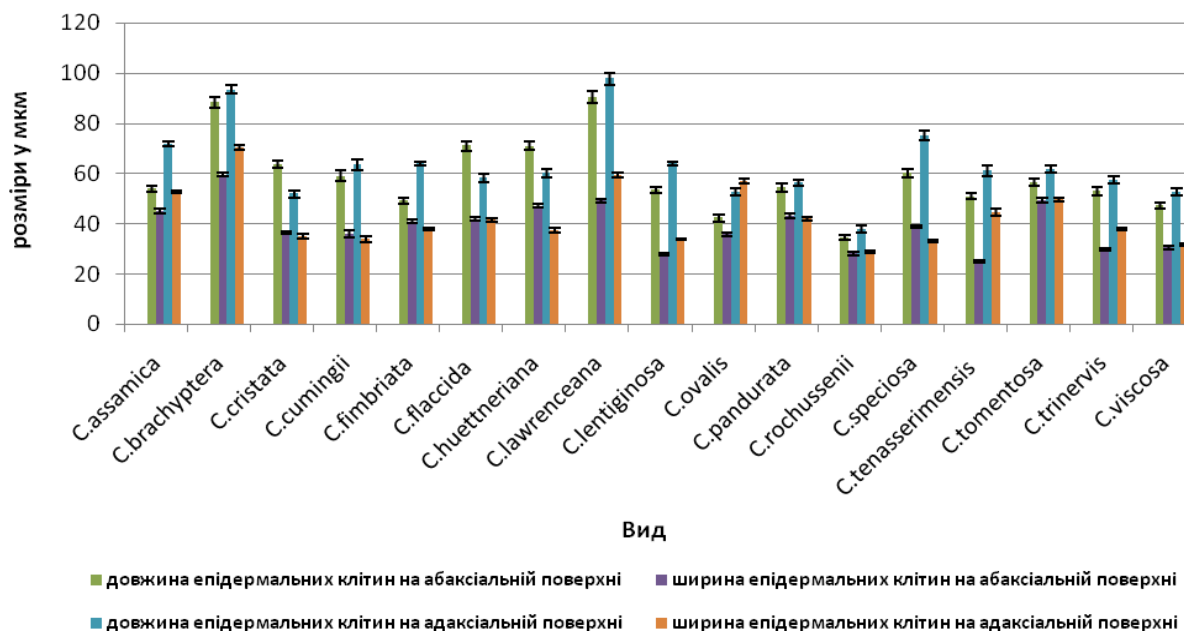


Рис. 6.2.2. Морфометричні показники основних епідермальних клітин на абаксіальній та адаксіальній поверхнях листків дослідних видів *Coelogyne*.

Нами було виявлено, що у більшості дослідних видів основні епідермальні клітини на абаксіальній поверхні менші за основні епідермальні клітини на адаксіальній поверхні, що є характерною ознакою для мезофітів [18]. У той же час у трьох видів клітини на абаксіальній поверхні за розмірами більші за клітини на адаксіальній поверхні: *C. cristata* (на абаксіальній поверхні

63,66±1,54 мкм завдовжки та 36,43±0,58 мкм завширшки; на адаксіальній – 51,90±1,37 мкм завдовжки та 35,06±0,80 мкм завширшки), *C. flaccida* (на абаксіальній поверхні 71,04±1,88 мкм завдовжки та 41,77±0,67 мкм завширшки; на адаксіальній – 58,24±1,64 мкм завдовжки та 41,37±0,72 мкм завширшки) та *C. huettneriana* (на абаксіальній поверхні 70,87±1,66 мкм завдовжки та 47,04±0,64 мкм завширшки; на адаксіальній – 60,23±1,61 мкм завдовжки та 37,51±0,88 мкм завширшки) (табл. 6.2).

Таблиця 6.2

**Морфометричні показники основних епідермальних клітин на абаксіальній та адаксіальній поверхнях листків дослідних видів *Coelogyne***

Секція	Вид	(M±m)					
		К-ть основних	Довжина епідерм.кл	Ширина епідерм.кл	К-ть основних	Довжина епідерм.кл.	Ширина епідерм.кл
<i>Brachypterae</i>	<i>C. brachyptera</i>	226,33±4,93	88,27±2,21	59,43±0,72	198,30±6,12	93,44±1,62	70,32±0,90
<i>Coelogyne</i>	<i>C. cristata</i>	373,81±6,55	63,66±1,54	36,43±0,58	473,08±9,82	51,90±1,37	35,06±0,80
<i>Coelogyne</i>	<i>C. cumingii</i>	313,66±7,37	58,94±2,15	35,75±1,46	298,25±6,75	63,37±1,99	33,87±1,34
<i>Elatae</i>	<i>C. tenasserimensis</i>	539,50±9,91	50,90±1,30	25,08±0,43	439,85±8,08	61,02±2,20	44,67±1,38
<i>Flaccidae</i>	<i>C. flaccida</i>	306,46±2,21	71,04±1,88	41,77±0,67	383,45±9,67	58,24±1,64	41,37±0,72
<i>Flaccidae</i>	<i>C. huettneriana</i>	304,73±5,37	70,87±1,66	47,04±0,64	363,80±2,49	60,23±1,61	37,51±0,88
<i>Flaccidae</i>	<i>C. trinervis</i>	437,44±12,65	52,92±1,49	29,92±0,51	428,00±6,59	57,36±1,55	37,80±0,59
<i>Flaccidae</i>	<i>C. viscosa</i>	536,50±10,35	47,13±1,20	30,39±0,60	533,60±10,27	52,75±1,57	31,75±0,61
<i>Fuliginosae</i>	<i>C. fimbriata</i>	354,00±6,34	49,06±1,05	40,85±0,65	336,14±7,82	63,92±0,89	37,74±0,42
<i>Fuliginosae</i>	<i>C. ovalis</i>	437,33±6,07	42,40±1,44	35,71±0,81	357,20±6,00	52,51±1,44	57,06±1,10
<i>Fuscescentes</i>	<i>C. assamica</i>	354,12±5,56	53,95±1,10	45,05±0,91	329,00±6,50	71,82±1,04	52,63±0,51
<i>Lawrenceanae</i>	<i>C. lawrenceana</i>	208,90±7,53	90,51±2,47	49,33±0,72	196,00±1,72	97,78±2,44	59,28±0,99
<i>Lentiginosae</i>	<i>C. lentiginosa</i>	464,75±9,65	53,49±1,34	27,89±0,38	397,91±10,86	63,95±0,79	33,67±0,28
<i>Speciosae</i>	<i>C. speciosa</i>	384,62±8,58	60,10±1,54	38,94±0,58	371,50±9,88	75,15±1,84	33,07±0,49
<i>Tomentosae</i>	<i>C. rochussenii</i>	651,00±11,10	34,66±0,87	28,06±0,56	630,00±10,69	37,89±1,50	28,78±0,65
<i>Tomentosae</i>	<i>C. tomentosa</i>	260,18±4,77	56,47±1,51	49,37±0,96	256,75±10,16	61,68±1,51	49,60±0,84
<i>Verrucosae</i>	<i>C. pandurata</i>	362,50±10,01	54,36±1,54	43,21±1,01	353,62±9,95	56,42±1,15	42,02±0,75

У всіх досліджуваних видів листок гіпостоматичного типу, тобто продиhi розміщені лише на абаксіальній поверхні листка. Це свідчить про те, що,

рослини знаходяться в умовах недостатньої зволоження і це є пристосуванням до сповільненої втрати води під час транспірації.

Продиховий апарат тетрацитного типу (замикаючі клітини оточені чотирма побічними клітинами – двома полярними і двома латеральними). В той же час, нами у п'яти видів – *C. brachyptera*, *C. cumingii*, *C. fimbriata*, *C. lawrenceana* та *C. ovalis* в поодиноких випадках були відмічені і продихи аномоцитного та циклоцитного типу (замикаючі клітини продиху оточені клітинами, які не відрізняються від інших клітин епідерми). Слід відмітити, що за Rasmussen (1987) у *Epidendroideae* найбільш часто зустрічаються продихи тетрацитного типу [308], а Штерн (2014) відмічає, що в межах одного екземпляру часто поєднуються продихи тетрацитного типу з продихами аномоцитного типу [336], таке поєднання двох типів продихів ми спостерігали у *C. brachyptera*, *C. cumingii*, *C. fimbriata*, *C. lawrenceana* та *C. ovalis*.

У дослідних видів форма продихів округла (*C. assamica*, *C. brachyptera*, *C. lentiginosa*, *C. pandurata*, *C. speciosa*); овальна (*C. cristata*, *C. cumingii*, *C. flaccida*, *C. huettneriana*, *C. tomentosa*) або від округлої до овальної (*C. fimbriata*, *C. lawrenceana*, *C. ovalis*, *C. rochussenii*, *C. tenasserimensis*, *C. trinervis*, *C. viscosa*). На поверхні листка продихи розміщені хаотично (*C. assamica*, *C. cumingii*, *C. fimbriata*, *C. ovalis*, *C. rochussenii*, *C. tomentosa*, *C. trinervis*) або поперечними рядами (*C. brachyptera*, *C. cristata*, *C. flaccida*, *C. huettneriana*, *C. lawrenceana*, *C. lentiginosa*, *C. pandurata*, *C. speciosa*, *C. tenasserimensis*, *C. viscosa*); поодинокі (*C. brachyptera*, *C. cristata*, *C. cumingii*, *C. fimbriata*, *C. flaccida*, *C. huettneriana*, *C. lawrenceana*, *C. lentiginosa*, *C. pandurata*, *C. speciosa*, *C. tenasserimensis*, *C. tomentosa*, *C. trinervis*, *C. viscosa*) або утворюють групи від 2–3 продихів (*C. brachyptera*, *C. cristata*, *C. flaccida*, *C. lawrenceana*, *C. lentiginosa*, *C. pandurata*, *C. speciosa*, *C. tenasserimensis*, *C. tomentosa*) до 4 продихів (*C. assamica*, *C. cumingii*, *C. fimbriata*, *C. huettneriana*, *C. ovalis*, *C. rochussenii*) та до 5 продихів (*C. trinervis*, *C. viscosa*); утворюють кластери з 2 продихів (*C. brachyptera*, *C. cristata*, *C. cumingii*, *C. fimbriata*, *C. flaccida*, *C. huettneriana*, *C. lentiginosa*, *C. ovalis*, *C. pandurata*, *C. rochussenii*,

*C. tomentosa*), до 3 продихів (*C. assamica*, *C. lawrenceana*, *C. tenasserimensis*), до 4 продихів (*C. trinervis*, *C. viscosa*).

Продихи зазвичай відділені один від одного, що запобігає їх контакту між собою. В той же час, за даними Gan et al., (2010) у 60 видів наземних рослин можуть утворюватись кластери продихів, коли продихи розташовуються групами з двох або більше та безпосередньо контактують між собою [30; 177]. Продихові кластери спостерігаються у рослин, які зростають у несприятливих умовах [30; 226], а їх наявність є функціональним механізмом для зберігання води [30; 206]. Отже, для більшості досліджуваних видів наявність кластерів пояснюється пристосуванням до несприятливих умов, в яких вони знаходяться, і виняток лише у виду – *C. speciosa* (ми не спостегігали утворення кластерів).

У всіх дослідних видів вісь продиху розташована паралельно середній жилці листка, але разом з тим у *C. lawrenceana* в поодиноких випадках продихи можуть розташовуватися під кутом до повздовжньої осі листкової пластинки.

Розміри продихів варіюють у широких межах. Так, найменші за розмірами продихи відмічені у *C. rochussenii* ( $30,71 \pm 0,58$  мкм завдовжки та  $26,95 \pm 0,45$  мкм завширшки), а найбільші – у *C. flaccida* ( $72,97 \pm 1,08$  мкм завдовжки та  $47,30 \pm 0,47$  мкм завширшки) та *C. huettneriana* ( $70,22 \pm 0,79$  мкм завдовжки та  $46,58 \pm 0,59$  мкм завширшки). За літературними даними Zarinkamar (2006), розміри продихів представників родини *Orchidaceae* на абаксіальній поверхні листків варіюють від 44,05 до 67,40 мкм [389]. Якщо порівнювати з нашими даними, то в даний діапазон, потрапляє більша частина наших дослідних видів (*C. brachyptera*, *C. cristata*, *C. cumingii*, *C. fimbriata*, *C. lawrenceana*, *C. ovalis*, *C. pandurata*, *C. tenasserimensis*, *C. tomentosa*, *C. trinervis*); з 7 видів, що не потрапляють в цей діапазон – 5 видів мають продихи значно менших розмірів (*C. assamica*, *C. lentiginosa*, *C. rochussenii*, *C. speciosa*, *C. viscosa*) і тільки 2 види перевищують ці показники (*C. flaccida*, *C. huettneriana*).

Довжина продихової щілини в межах досліджуваних видів *Coelogyne* становить від  $16,68 \pm 0,40$  мкм у *C. rochussenii* до  $46,56 \pm 0,56$  мкм у *C. cumingii*. При цьому розміри продихів корелюють з довжиною продихової щілини:

найменша продихова щілина була відмічена у видів з найменшими продихами (*C. rochussenii*, *C. assamica*), а найбільша – у *C. flaccida*, *C. huettneriana* та *C. cumingii*, яким притаманні й великі продихи (табл. 6.3; рис. 6.2.3).

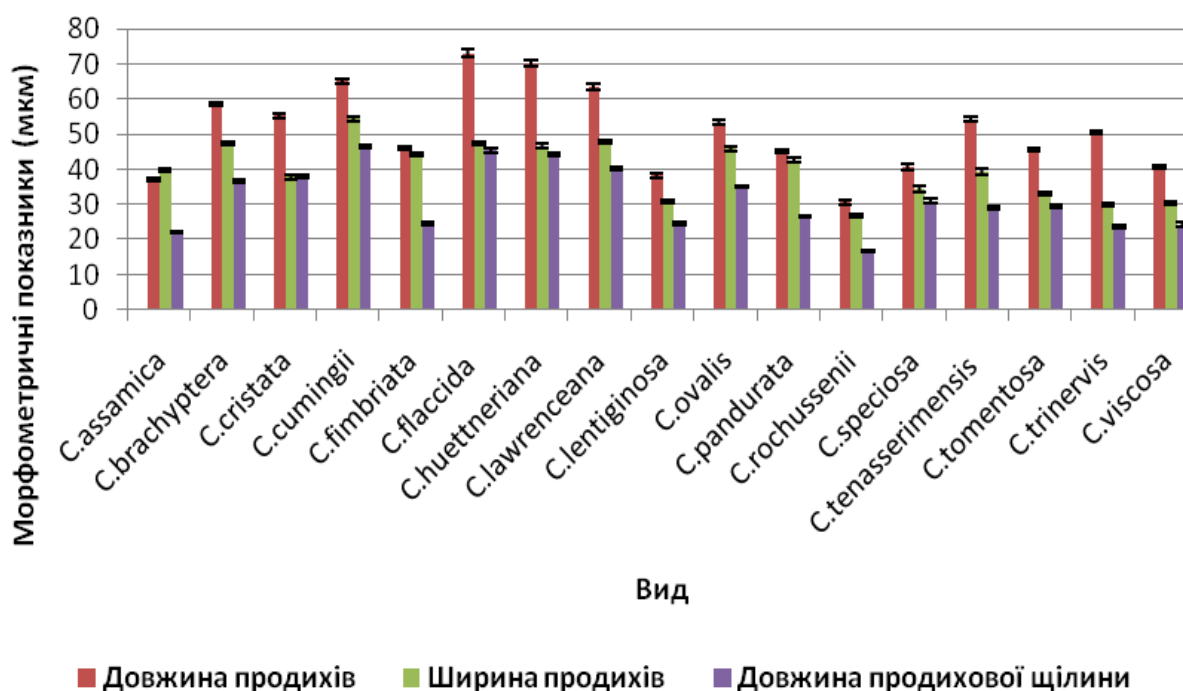


Рис. 6.2.3. Морфометричні показники продихів дослідних видів *Coelogyne*.

Щільність продихів може варіювати або залишатися незмінною [30; 227] і залежить від життєвої форми рослин [30; 372]. Існує загальна тенденція до збільшення щільності продихів у рослин зі збільшенням висоти [30; 225].

Отримані нами дані показали, що найменша щільність продихів характерна для *C. brachyptera* ( $12,77 \pm 0,59$ ) на  $1 \text{ мм}^2$ , найбільша – для *C. rochussenii* ( $95,88 \pm 1,35$ ) (табл. 6.3; рис. 6.2.4).

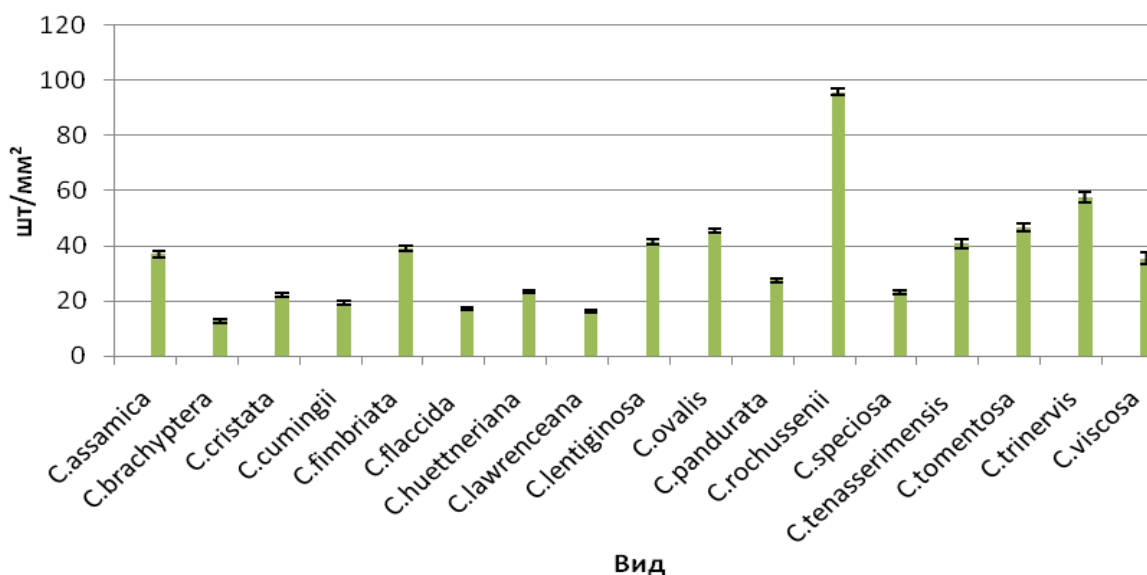


Рис. 6.2.4. Щільність продихів на абаксальній поверхні листків дослідних видів *Coelogyne*.

Зі збільшенням висотного градієнта у рослин значення продихового індексу до певної висоти може лінійно зростати [30; 237; 238].

Найменший продиховий індекс у *C. flaccida* ( $5,35 \pm 0,16\%$ ) та у *C. brachyptera* ( $5,36 \pm 0,27\%$ ), найбільший – у *C. tomentosa* ( $15,14 \pm 0,41\%$ ) та у *C. rochussenii* ( $12,78 \pm 0,16\%$ ) (рис. 6.2.5; табл. 6.3).

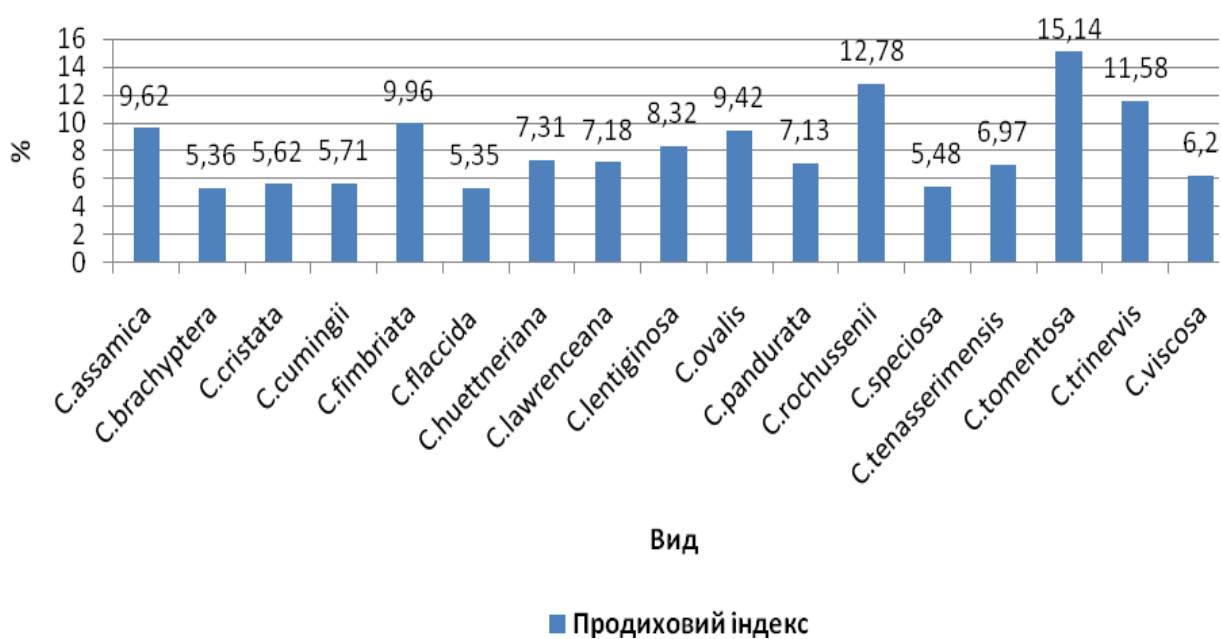


Рис. 6.2.5. Продиховий індекс дослідних видів *Coelogyne*.

Морфометричні показники продихів дослідних видів *Coelogyne*

Секція	Вид	Щільність	Довжина	Ширина	Довжина	Продиховий
		(M±m)				
<i>Brachypterae</i>	<i>C. brachyptera</i>	12,78±0,59	58,54±0,61	47,27±0,43	36,69±0,48	5,36±0,27%
<i>Coelogyne</i>	<i>C. cristata</i>	22,14±0,66	55,23±0,56	37,81±0,62	37,88±0,47	5,62±0,24%
<i>Coelogyne</i>	<i>C. cumingii</i>	19,20±0,71	65,05±0,64	54,33±0,66	46,56±0,56	5,71±0,19%
<i>Elatae</i>	<i>C. tenasserimensis</i>	40,80±1,55	54,25±0,81	39,34±0,78	29,05±0,40	6,97±0,47%
<i>Flaccidae</i>	<i>C. flaccida</i>	17,33±0,55	72,97±1,08	47,30±0,47	45,57±0,66	5,35±0,16%
<i>Flaccidae</i>	<i>C. huettneriana</i>	23,46±0,62	70,22±0,79	46,58±0,59	44,31±0,54	7,31±0,19%
<i>Flaccidae</i>	<i>C. trinervis</i>	57,50±1,80	50,57±0,47	29,94±0,59	23,72±0,58	11,58±0,53%
<i>Flaccidae</i>	<i>C. viscosa</i>	35,44±2,07	40,62±0,43	30,31±0,45	24,34±0,47	6,20±0,34%
<i>Fuliginosae</i>	<i>C. fimbriata</i>	39,11±0,84	45,98±0,47	44,17±0,52	24,62±0,41	9,96±0,24%
<i>Fuliginosae</i>	<i>C. ovalis</i>	45,44±0,73	53,30±0,60	45,93±0,59	35,22±0,29	9,42±0,15%
<i>Fuscescentes</i>	<i>C. assamica</i>	37,00±1,09	37,11±0,63	39,75±0,35	22,11±0,28	9,62±0,40%
<i>Lawrenceanae</i>	<i>C. lawrenceana</i>	16,13±0,46	63,53±0,71	47,64±0,43	40,23±0,31	7,18±0,26%
<i>Lentiginosae</i>	<i>C. lentiginosa</i>	41,60±1,01	38,24±0,49	30,71±0,43	24,67±0,46	8,32±0,32%
<i>Speciosae</i>	<i>C. speciosa</i>	23,33±0,74	40,74±0,87	34,40±0,86	31,03±0,50	5,48±0,18%
<i>Tomentosae</i>	<i>C. rochussenii</i>	95,88±1,35	30,71±0,58	26,95±0,45	16,68±0,40	12,78±0,16%
<i>Tomentosae</i>	<i>C. tomentosa</i>	46,80±1,55	45,49±0,50	33,06±0,31	29,39±0,34	15,14±0,41%
<i>Verrucosae</i>	<i>C. pandurata</i>	27,45±0,68	45,07±0,41	42,67±0,52	26,57±0,30	7,13±0,32%

В.К. Василевська вважає, що для мезофітів, які знаходяться в умовах недостатнього зволоження, основні епідермальні клітини стають дрібними і водночас збільшується кількість продихів, що є необхідним для проведення транспірації, а також є захистом від перегріву [18; 19]. Епіфіти, як правило, мають меншу кількість продихів, ніж наземні рослини. Кількість продихів у різних рослин різна і коливається від кількох десятків до 300 і більше на 1 мм<sup>2</sup> поверхні листка [57]. Отже, так як всі 17 дослідних видів є епіфітами, це і пояснює відносно низьку кількість продихів у дослідних видів.

Різними авторами [308; 389] було відмічено, що епіфіти, як правило, мають менші продихи, ніж наземні рослини. Разом з тим, як свідчать результати проведених нами досліджень, у межах дослідженої групи розміри продихів істотним чином варіюють, незважаючи на те, що всі види є епіфітами. Деякі вчені, вважають, що при невеликій кількості продихів і водночас при більших їх розмірах, це може свідчити про більш ефективний контроль над втратою вологи [129].

Нами було виявлено залежність між кількістю основних епідермальних клітин адаксіальної та абаксіальної поверхні листка та між кількістю основних епідермальних клітин нижнього епідермісу і кількістю продихів.

### **Висновки:**

Порівняльне дослідження епідермальних клітин та продихового апарату листка сімнадцяти видів роду *Coelogyne* показало, що за мікроморфологічними ознаками поверхні листка досліджені види складають досить однорідну групу. Найбільш характерними ознаками цих видів є листок гіпостоматичного типу та продиховий апарат тетрацитного типу. Разом з тим, варіювання щільності продихів, їх розмірів, кількості основних епідермальних клітин на одиницю поверхні, ймовірно, є свідченням того, що умови зростання рослин дослідних видів *in situ*, є надзвичайно різноманітними і відрізняються рядом екологічних факторів.

Структурна будова листка відображає як еколого-кліматичні умови, в яких проходить свій розвиток певний вид, так і його реакцію на умови середовища.

Гіпостоматичність, як правило, притаманна мезофітним видам. Ознаками, що свідчать про приналежність рослин дослідних видів *Coelogyne* до групи мезофітів, є також відносно великі, у порівнянні з іншими видами орхідних, продихи, характер їх розташування (припідняті над рівнем поверхні листка), а також великі епідермальні клітини.

Отримані дані свідчать про те, що рослини дослідних видів є мезофітами, тобто за умов оранжерейної культури вони потребують достатнього зволоження і притінення протягом літнього періоду.

Аналіз результатів анатомо-стоматографічного дослідження свідчить про варіювання кількості основних епідермальних клітин та продихів на одиницю поверхні в межах одного виду, що свідчить про їх високий адаптивний потенціал, а також здатність до фенотипової мінливості, що проявляється у зміні форми клітин, адаптивних змінах до умов оточуючого середовища.



Структура епідерми може бути використана як біологічний маркер адаптаційної здатності рослин при зміні умов.

Дослідження адаптивних реакцій тропічних орхідних має велике значення для розробки оптимальних біотехнологій з метою довготривалого зберігання колекційних екземплярів за умов оранжерейної культури.

**При написанні даного розділу були використані наступні посилання:**

17. Буюн Л. І., Ковальська Л. А., Гиренко О. Г. Особенности строения поверхности листа *Coelogyne lawrenceana* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.) *in vitro* и *in vivo*. *Растительный мир и его охрана*. Матеріали міжнародної наукової конференції присвяченої 80-річчю Інституту ботаніки та фітоінтродукції, 5–7 вересня 2012 г. Алмати, 2012. С. 347–349.
24. Гиренко О. Г. Мікроморфологія поверхні листка видів роду *Coelogyne* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.) за умов оранжерейної культури. *Modern Phytomorphology*. Львів, 2013. Т. 3. С. 287–292.

## РОЗДІЛ 7

### БІОЛОГІЧНА АКТИВНІСТЬ ЕКСТРАКТІВ ВЕГЕТАТИВНИХ ОРГАНІВ РОСЛИН ВИДІВ РОДУ *COELOGYNE* LINDL.

Наразі у світі існує яскраво виражений тренд до "переоцінки" значення колекцій, акумульованих у фондах ботанічних репозитаріїв, якими є колекції живих рослин, банки насіння та полініїв, вегетативних пропагул, що утримуються в стерильній культурі *in vitro* ботанічних садів світу, визначення пріоритетних видів для охорони та раціонального використання [128].

Незважаючи на те, що антимікробна активність багатьох видів орхідних, включаючи види *Coelogyne*, активно досліджується упродовж останнього десятиліття стосовно широкого спектру мікроорганізмів [111; 134; 228; 257], резистентність бактерій до антибіотиків залишається важливою проблемою в галузі охорони здоров'я, стимулюючи пошук нових альтернативних препаратів із меншими побічними ефектами [260].

Це спонукало нас до здійснення скринінгу *in vitro* антимікробної активності екстрактів листків та псевдобульб деяких видів *Coelogyne* щодо грам-позитивних (*Staphylococcus aureus*) і грам-негативних (*Pseudomonas aeruginosa*, *Escherichia coli*) патогенних мікроорганізмів та грибка *Candida albicans*, який є збудником нозокоміальних інфекцій, що наразі становлять значну проблему [353; 354; 356].

#### **7.1 Оцінка антимікотичної активності етанольних екстрактів з листків та псевдобульб епіфітних видів роду *Coelogyne* Lindl. щодо *Candida albicans***

Останнім часом збільшується кількість інвазивних грибкових інфекцій і *Candida albicans* є однією з основних причин таких інфекцій, вражаючи різні системи органів [234; 272; 289; 292; 317; 362]. *C. albicans* виробляє токсин, який може призвести до значного пошкодження тканин [384]. На сьогоднішній день

існує лише обмежена кількість ліків для лікування інвазивних грибкових інфекцій [365].

Речовини з антимікотичною дією, які мають рослинне походження, є альтернативою, оскільки вони призводять до менш виражених побічних реакцій у порівнянні з традиційними протигрибковими препаратами [172]. Рослини є джерелом біологічно активних вторинних метаболітів, таких як дубильні речовини, терпеноїди, сапоніни, алкалоїди, флавоноїди та інші сполуки, які мають протигрибкові властивості *in vitro* [87]. Відомо, що рослини видів роду *Coelogyne* мають лікувальні властивості і можуть бути потенційними джерелами протигрибкових засобів [81; 87; 172; 180; 223; 258; 282; 301; 368].

Саме тому було досліджено антимікотичну активність восьми видів роду *Coelogyne*: *C. cristata* Lindl., *C. fimbriata* Lindl., *C. flaccida* Lindl., *C. huettneriana* Rchb.f., *C. ovalis* Lindl., *C. speciosa* (Blume) Lindl., *C. tomentosa* Lindl., *C. viscosa* Lindl. проти грибка *Candida albicans* (рис. 7.1.1).

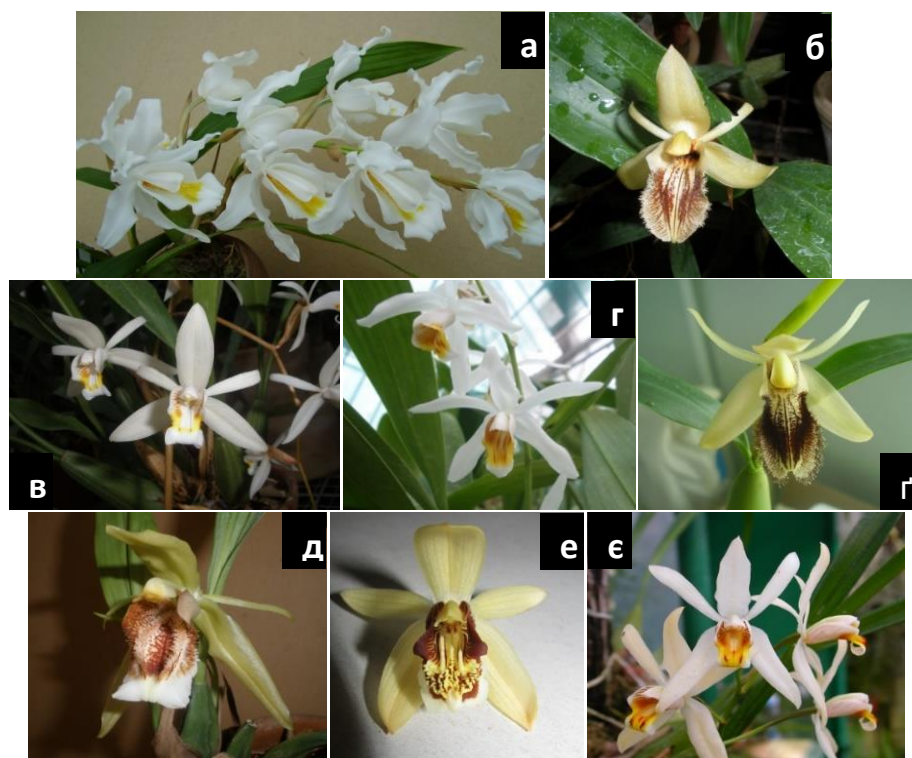


Рис. 7.1.1. Загальний вигляд квіток видів роду *Coelogyne*, досліджених на антимікотичну активність проти *Candida albicans*: а) *C. cristata*; б) *C. fimbriata*; в) *C. flaccida*; г) *C. huettneriana*; ґ) *C. ovalis*; д) *C. speciosa*; е) *C. tomentosa*; є) *C. viscosa*

Дослідження показали, що етанольні екстракти орхідей призвели до значного пригнічення росту *C. albicans*. Проте, було відмічено, що види роду *Coelogyne* проявили різну протигрибкову активність по відношенню до *C. albicans*.

У результаті проведених досліджень було відмічено наявність протигрибкової активності у етанольних екстрактів, отриманих з листків *C. flaccida* (середній діаметр зони інгібування росту штаму становив 19,5 мм), *C. viscosa* (18,6 мм), *C. huettneriana* (18,2 мм) і *C. fimbriata* (17,5 мм). Етанольні екстракти листків *C. cristata*, *C. ovalis*, *C. speciosa* та *C. tomentosa* виявили менш виражену активність щодо тестового штаму (діаметр зони інгібування становив від 16 до 17,5 мм) (рис. 7.1.2 та 7.1.4 А).

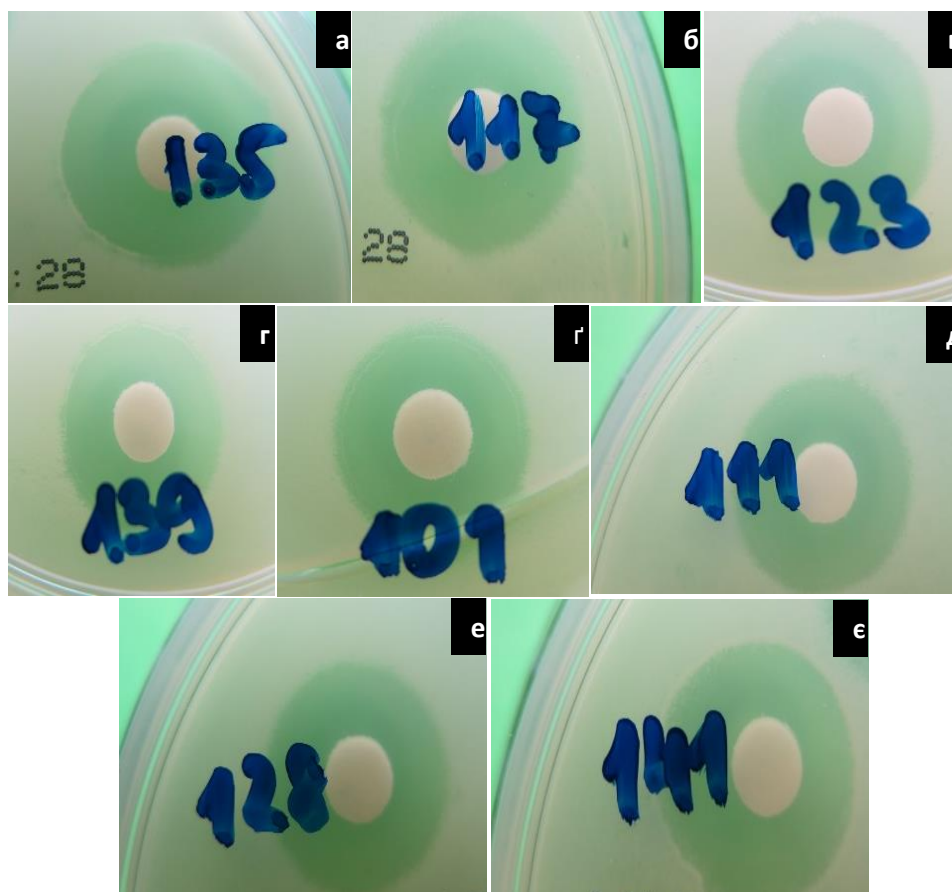


Рис. 7.1.2. Антимікробна активність етанольного екстракту, отриманих з листків видів роду *Coelogyne* Lindl.: а) *C. flaccida*; б) *C. huettneriana*; в) *C. speciosa*; г) *C. fimbriata*; г) *C. tomentosa*; д) *C. ovalis*; е) *C. cristata*; е) *C. viscosa* проти *Candida albicans*

Етанольні екстракти, отримані із псевдобульб 8 видів роду *Coelogyne* проявили сильну активність щодо *C. albicans* (діаметр зони інгібування потрапляє у діапазон значень від 16 до 23,5 мм). Натомість антимікотична активність етанольного екстракту, отриманого із псевдобульб *C. speciosa*, була найвищою: діаметр зони інгібування росту штаму *C. albicans* на культуральному середовищі становив 21 мм) (рис. 7.1.3 та 7.1.4 Б).

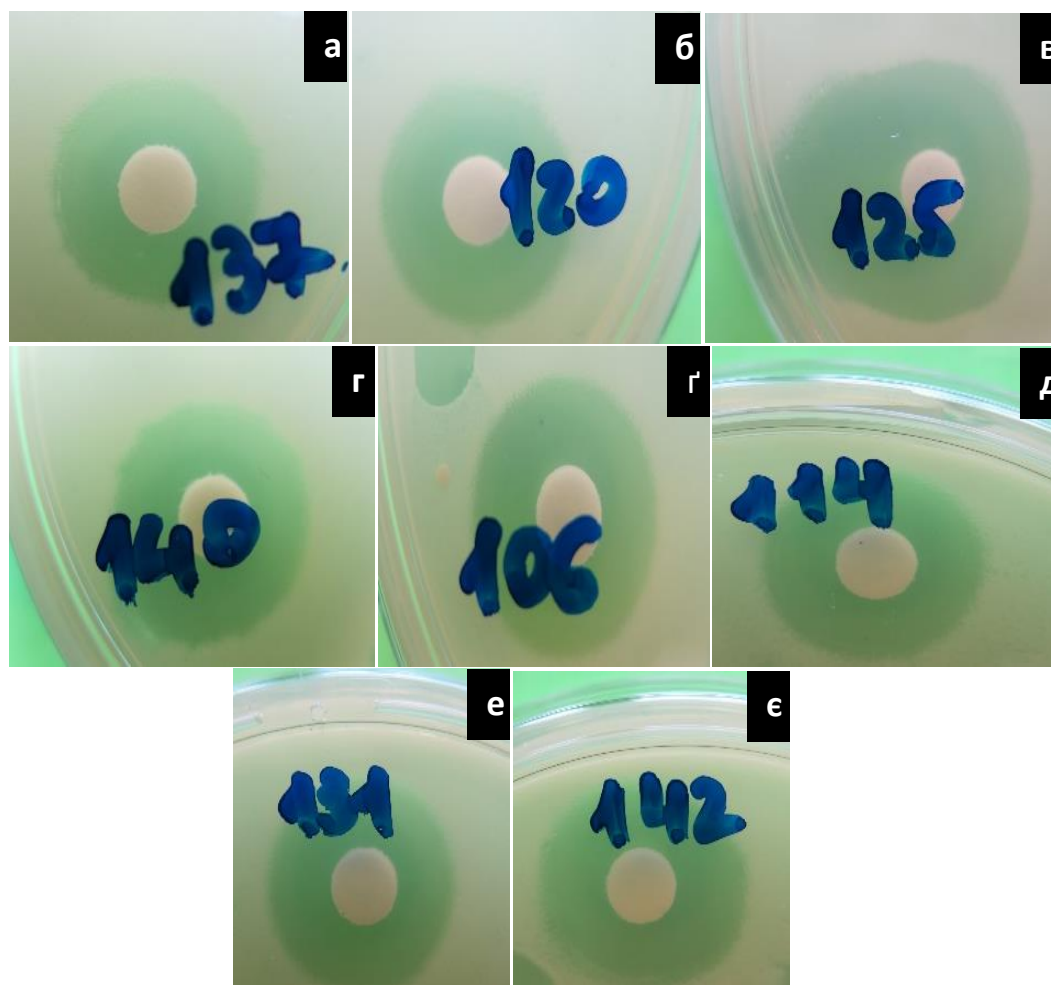


Рис. 7.1.3. Антимікробна активність етанольного екстракту, отриманих з псевдобульб видів роду *Coelogyne* Lindl.: а) *C. flaccida*; б) *C. huettneriana*; в) *C. speciosa*; г) *C. fimbriata*; г) *C. tomentosa*; д) *C. ovalis*; е) *C. cristata*; є) *C. viscosa* проти *Candida albicans*

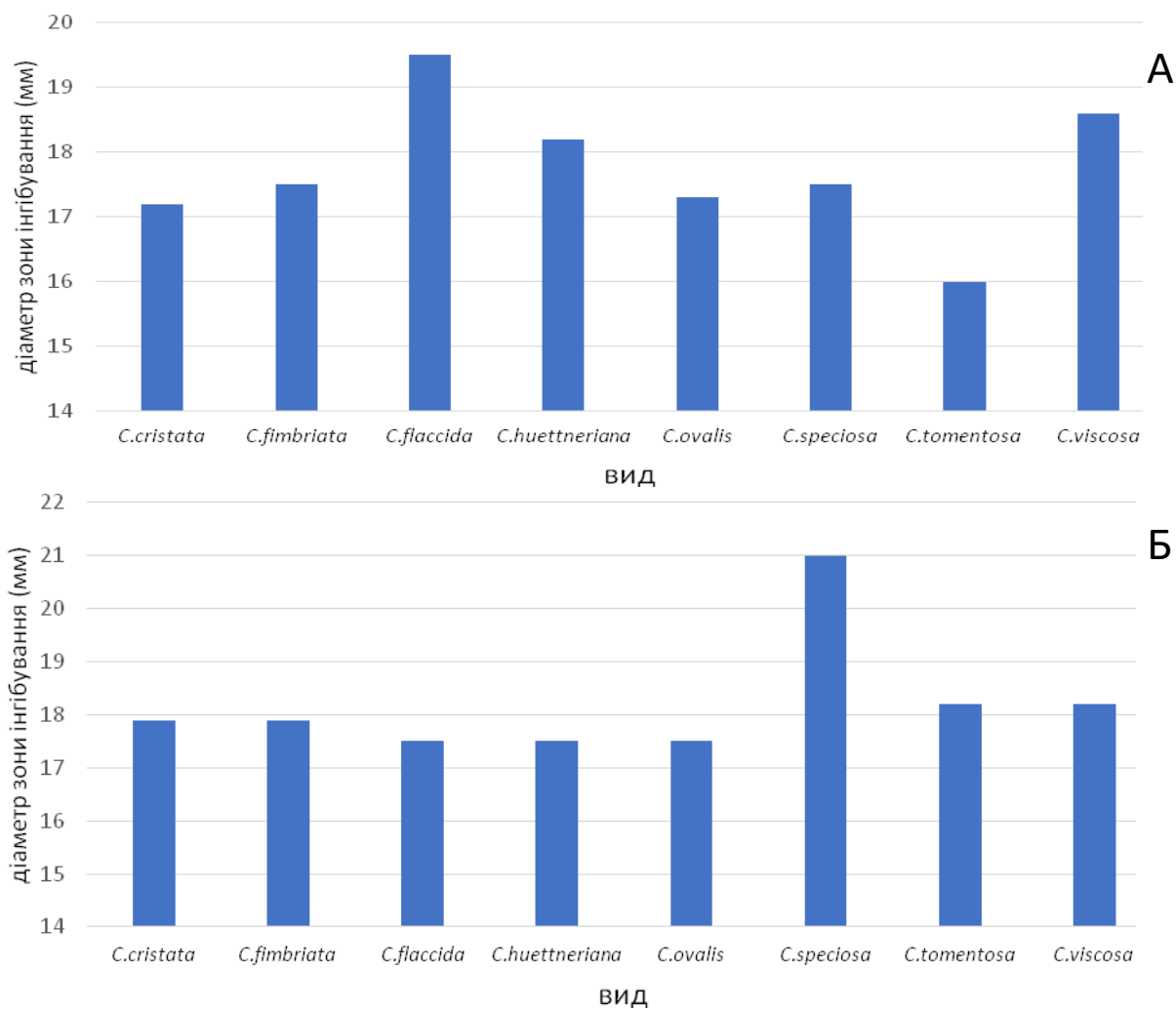


Рис.7.1.4. Антимікробна активність етанольного екстракту листків видів роду *Coelogyne* Lindl. по відношенню до *Candida albicans* (А); Антимікробна активність етанольного екстракту псевдобульб видів роду *Coelogyne* Lindl. по відношенню до *Candida albicans* (Б)

Результати досліджень показали, що етанольні екстракти, отримані з листків та псевдобульб дослідних видів роду *Coelogyne*, мають потужні протигрибкові властивості проти *Candida albicans*. Найбільша антимікотична активність етанольних екстрактів, отриманих з листків була виявлена у видів *C.flaccida*, *C.viscosa*, *C.huettneriana* і *C.fimbriata*. Разом з тим, етанольний екстракт отриманий з псевдобульб *C.speciosa* (діаметр зони пригнічення 21 мм)

був найбільш активним проти *C. albicans* в порівнянні з іншими дослідними видами.

Таким чином, результати цих досліджень демонструють, наскільки є важливими колекції тропічних рослин, зібраних в ботанічних садах, зокрема колекції орхідей, як важливого джерела нових хімічних речовин з потенційною терапевтичною дією, включаючи протигрибкову активність [118; 356].

## **7.2. Оцінка антибактеріальної активності екстрактів з листків та псевдобульб видів роду *Coelogyne* Lindl.**

Не менш перспективним є скринінг антибактеріальної активності екстрактів листків та псевдобульб різних видів *Coelogyne*, оскільки останніми роками проводяться дослідження, в результаті яких були виявлені антимікробні властивості багатьох видів орхідних [113; 115; 116; 120; 356].

Все це вимагає пошуку і розробки нових засобів із різними механізмами антимікробної дії. Тому значний інтерес викликає застосування лікарських рослин, які мають антимікробні властивості та підвищують резистентність організму, не викликаючи дисбактеріозу, який розвивається при застосуванні антибіотиків.

У зв'язку з цим було проведено дослідження з метою визначення антибактеріального потенціалу етанольних екстрактів з псевдобульб 8 видів *Coelogyne*: *C. cristata* Lindl., *C. fimbriata* Lindl., *C. flaccida* Lindl., *C. huettneriana* Rchb.f., *C. ovalis* Lindl., *C. speciosa* (Blume) Lindl., *C. tomentosa* Lindl., *C. viscosa* Lindl. щодо *S. aureus*.

Було виявлено, що всі види *Coelogyne* проявили високу антибактеріальну активність. Найбільш виражену антибактеріальну активність по відношенню до *S. aureus* проявили види *C. tomentosa* (діаметр зони інгібування 30 мм), *C. ovalis* (22 мм), *C. huettneriana* (21 мм), *C. cristata* (20 мм); висока активність була відмічена у видів *C. speciosa* (зона інгібування 19 мм), *C. flaccida* (18 мм), *C. fimbriata* (17 мм) та *C. viscosa* (17 мм) (рис. 7.2.1).

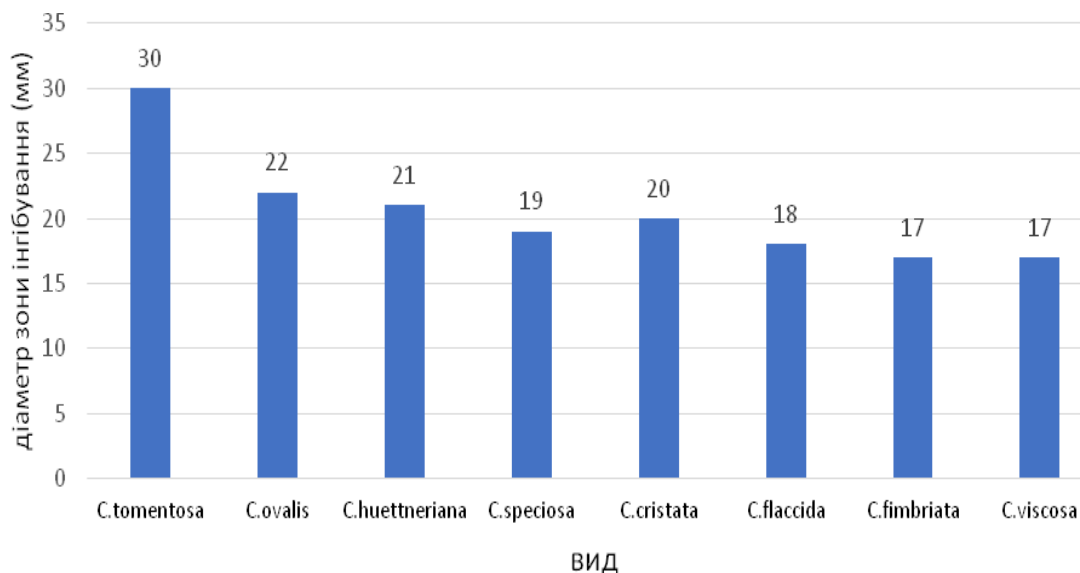


Рис. 7.2.1. Антимікробна активність етанольного екстракту псевдобульб видів роду *Coelogyne* Lindl. по відношенню до *Staphylococcus aureus*

Встановлено, що етанольні екстракти з листків видів роду *Coelogyne* щодо *S. aureus* проявили сильну антимікробну активність. Так, діаметр зони інгібування у *C. brachyptera* становить 20,0–26,5 мм, *C. cristata* – 28,0 мм і *C. speciosa* – 27,0–21,5 мм [13; 14; 15; 121; 123; 182].

Антибактеріальний потенціал екстрактів (етанольного та метанольного) із листків видів *C. assamica* та *C. brachyptera* показав помірну антибактеріальну активність щодо *Pseudomonas aeruginosa* (122; 353; 355).

Дослідження показали, що етанольний екстракт, отриманий з листків *C. assamica*, проявив вищий рівень інгібування росту штаму *P. aeruginosa* (діаметр зони інгібування становив 10–15 мм), ніж метанольний екстракт, який проявив помірну активність (9–13 мм) [122].

Було проведено дослідження на антимікробну активність етанольного екстракту, отриманого з листків *C. brachyptera* Rchb. f., щодо грам-позитивних (*S. aureus* ATCC 25923 і локально виділеного метицилін-резистентного штаму *S. aureus*) та грам-негативних бактерій (*P. aeruginosa* ATCC 27853, локально виділеного штаму *P. aeruginosa*, який продукує метало-бета-лактамази (MβL), *E. coli* ATCC 25922). Результати досліджень показали, що етанольний екстракт з



листоків *C. brachyptera* проявив сильну антимікробну активність щодо грам-позитивних бактеріальних штамів (20 мм – діаметр інгібування зони росту для *S. aureus* і 26,5 мм – для метицилін-резистентного *S. aureus*) і помірну антимікробну активність щодо грам-негативних мікроорганізмів (18,2 мм – для *E. coli*, 16,5 мм – для *P. aeruginosa* і 18,3 мм – для (M $\beta$ L) *P. aeruginosa*). Таким чином, грам-позитивні штами (*S. aureus* і метицилін-резистентний *S. aureus*) виявилися більш сприйнятливими, порівняно з грам-негативними штамми, до впливу етанольних екстрактів, отриманих з листків *C. brachyptera*.

Етанольні екстракти з листків і псевдобульб *C. cristata* проявили сильну антимікробну активність щодо *S. aureus* (діаметр зони інгібування становив відповідно 28 мм і 20 мм), метанольний екстракт проявив слабку активність (9 мм).

Очевидно, антимікробну активність екстрактів листків та псевдобульб *C. cristata* можна пояснити досить високим вмістом фенантренив [127]. Ці результати показують потенційне використання різних видів *Coelogyne* як перспективних джерел біологічно активних речовин для лікування та профілактики інфекцій, викликаних *S. aureus* [353; 354; 355; 356].

Етанольні і метанольні екстракти з псевдобульб *C. flaccida* проявили сильну антимікробну активність проти *S. aureus* (діаметри зони інгібування – 18 і 16 мм відповідно), в той час як інші екстракти (етилацетатний, гексанічний і дихлорметановий), отримані з псевдобульб, проявили слабку активність (діаметри зони інгібування становили від 8 до 11 мм).

Було проведено дослідження етанольних та метанольних екстрактів *C. flaccida* мають антибактеріальну дію проти *S. aureus* [15; 112; 124].

Етанольний екстракт з листків *C. speciosa* проявив високу антибактеріальну активність відносно золотистого стафілококу (діаметр зон інгібування росту становив 27 мм) і метицилін-резистентного штаму *S. aureus* (21,5 мм).

Етанольний екстракт з псевдобульб *C. speciosa* проявив високу антибактеріальну активність проти *S. aureus* (діаметр зон інгібування росту становив 22 мм) і метицилін-резистентного штаму *S. aureus* (24 мм).

Екстракти з листків та псевдобульб *C. speciosa* активно інгібують ріст культури золотистого стафілококу і метицилін-резистентного штаму золотистого стафілококу. Висока антимікробна активність препаратів з виду *C. speciosa* відносно *S. aureus* має практичний інтерес для розробки на їх основі ліків

Етанольні екстракти з листків *C. speciosa* проявили сильну активність щодо *S. aureus* (діаметр зони інгібування 21,5 мм), тоді як метанольний екстракт проявив слабку активність (8,1 мм) [117; 119; 125; 126].

Таким чином, деякі відмінності в результатах можуть бути пов'язані з різними розчинниками, які використовуються для екстракції рослинних сполук, вибором методу екстракції, концентрація, мікроорганізми, швидкість росту бактерій і швидкість дифузії рослинного екстракту [276], а також наявністю метаболітів. Відносно широкий діапазон антимікробних властивостей може бути результатом індивідуальною або комбінованою дією сполук [275].

Отже, отримані результати показали, що ці екстракти можуть бути використані як природні антисептики і антимікробні засоби в медицині та ветеринарній практиці. Проте, незважаючи на багатообіцяючі результати, необхідно проводити додаткові дослідження з метою подальшої оцінки ролей окремих сполук, виділених з усіх частин рослин орхідей, пов'язаних з антимікробною активністю

### **Висновки:**

Таким чином, види *Coelogyne* можуть бути потенційним антибактеріальним або протигрибковим ресурсом. Виражена антимікробна ефективність була виявлена у всіх видів *Coelogyne*.

Таким чином, наші результати показали, що етанольні екстракти, отримані з листків та псевдобульб видів роду *Coelogyne*, мають сильні антимікробні властивості проти патогенних мікроорганізмів. Активність, що спостерігається, може свідчити про можливість використання цих рослин як джерела засобів, що мають антимікробну та антимікотичну активність.

Антибактеріальна активність у целогін може бути обумовлена присутністю алкалоїдів, бібензильних похідних, флавоноїдів, фенантренив та терпеноїдів.

### **При написанні даного розділу були використані наступні посилання:**

13. Буюн Л. И., Ткаченко Г. М., Осадовский З., Гиренко А. Г. Антибактериологическая активность этанольных экстрактов из псевдобульб видов рода *Coelogyne* (*Orchidaceae*) относительно роста золотистого стафилококка. *Инновационные разработки молодых ученых – развитию агропромышленного комплекса: сборник научных трудов*. Ставрополь, 2016. Т.1, №.9. С. 291–295.
14. Буюн Л. И., Ткаченко Г. М., Осадовский З., Ковальская Л. А., Гиренко А. Г. Антимикробные свойства спиртового экстракта, полученного из листьев и псевдобульб *Coelogyne speciosa* (Blume) Lindl. (*Orchidaceae*). *Аграрная наука – сельскому хозяйству*. Сборник статей XII международной научно-практической конференции, 7–8 фев. 2017 г. Барнаул: РИО Алтайского ГАУ, 2017. Т.3. С. 248–251.
15. Буюн Л. И., Ткаченко Г. М., Осадовский З., Ковальская Л. А., Гиренко А. Г. Антимикробная активность различных экстрактов, выделенных из псевдобульб *Coelogyne flaccida* Lindl. (*Orchidaceae*) относительно *Staphylococcus aureus*. *Перспективы развития науки и*

- образования в современных экологических условиях. Материалы международной научно-практической конференции молодых учёных, посвящённая году экологии в России. с. Соленое Займище, 2017. С. 475–481.
117. Buyun L., Tkachenko H., Osadowski Z., Góralczyk A., Kovalska L., **Gyrenko O.** Antimicrobial screening of the various extracts derived from the leaves and pseudobulbs of *Coelogyne speciosa* (Blume) Lindl. (*Orchidaceae*). *Ślupskie Prace Biologiczne*. 2016. №13. P. 37–54.
118. Buyun L., Tkachenko H., Osadowski Z., Góralczyk A., Kovalska L., **Gyrenko O.** Evaluation of antifungal efficacy of ethanolic extracts obtained from vegetative organs of some epiphytic orchids from *Coelogyne* Lindl. Genus against *Candida albicans*. *Ślupskie Prace Biologiczne*. 2018, №15. P. 39–58.
119. Buyun L., Tkachenko H., Osadowski Z., Góralczyk A., Kovalska L., **Gyrenko O.** Preliminary screening of antibacterial activity of crude extracts of *Coelogyne speciosa* (Blume) Lindl. (*Orchidaceae*) against opportunistic microorganisms. *Молодь і поступ біології*. Збірник тез XIII Міжнародної наукової конференції студентів і аспірантів, 25–27 квіт. 2017 р. Львів, 2017. С. 205–207.
121. Buyun L., Tkachenko H., Osadowski Z., Kovalska L., **Gyrenko O.** Antimicrobial activity screening of extracts from leaves and pseudobulbs of *Coelogyne cristata* Lindl. (*Orchidaceae*). *Agr. bio. div. Impr. Nut., Health Life Qual.* Nitra, 2016. P. 40–44.
122. Buyun L., Tkachenko H., Osadowski Z., Kovalska L., **Gyrenko O.** Antimicrobial properties of an epiphytic orchid *Coelogyne assamica* Linden & Rchb.f. against *Pseudomonas aeruginosa*. *Роль ботанических садов и дендрариев в сокращении, изучении и устойчивом использовании разнообразия растительного мира*. Материалы Междунар. науч. конф., посвященной 85-летию Центрального ботанического сада Национальной академии наук Беларуси, 6–8 июня 2017 г. Минск: Medisont, 2017. Т. 2. P. 359–363.

123. Buyun L., Tkachenko H., Osadowski Z., Kovalska L., **Gyrenko O.** The antimicrobial activity of ethanolic extract obtained from leaves of *Coelogyne brachyptera* Rchb. f. (*Orchidaceae*). *Agrobiology*. 2017. Vol. 1. P. 171–177.
124. Buyun L., Tkachenko H., Osadowski Z., Kovalska L., **Gyrenko O.** The antimicrobial activity of various extracts derived from pseudobulbs of *Coelogyne flaccida* Lindl. (*Orchidaceae*) against *Staphylococcus aureus*. *Перспективы развития науки и образования в современных экологических условиях*. VI-я Междунар. науч.-практ. конференция молодых учёных, посвящённая году экологии в России. Солёное Займище. ФГБНУ: «ПНИИАЗ». Солёное Займище, 2017. С. 475–481.
125. Buyun L., Tkachenko H., Osadowski Z., Kovalska L., **Gyrenko O.** The antimicrobial properties of the various extracts derived from the pseudobulbs of *Coelogyne speciosa* (Blume) Lindl. (*Orchidaceae*) against *Staphylococcus aureus*. *Agr. bio. div. Impr. Nut., Health Life Qual.* Nitra, 2017. №1. P. 43–49. URL: <http://dx.doi.org/10.15414/agrobiodiversity.2017.2585-8246.43-49>.
126. 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*. V Белорусско-польская конференция: Дерматология без границ. Сборник материалов Республиканской научно-практической конференции с международным участием. В: «Дерматовенерология. Косметология», Приложение, Гродно, 2017. С. 13–19.
127. Buyun L., Tkachenko H., Truchan M., Kovalska L., **Gyrenko O.** Antimicrobial screening of ethanolic extract of *Coelogyne cristata* Lindl. (*Orchidaceae*) leaves. *Proceedings of the Conference «Modern Approaches to Formation and Management of Anthropogenic and Natural Biocoenosis in the Countries of Eastern Europe»*. Kherson, 2015. P. 19–27.
182. Góralczyk A., Tkachenko H., Buyun L., Kovalska L., **Gyrenko O.**, Osadowski Z. Ocena antybakteryjnych właściwości etanolowych wyciągów wybranych gatunków roślin z rodzaju *Coelogyne* Lindl. (*Orchidaceae*). *Nauka*

- młodych: przeszłość, terażniejszość, przyszłość.* / Red. A. Bobryk, M. Jasińska, M. Jastrzębska, M. Karczewska-Czapska, J. Sosnowski, E. Toczyńska. Siedlce, 2019. P. 291–297.
353. Tkachenko H. M., Buyun L.I., Osadowski Z., Kovalska L.A., **Gyrenko O. G.** The antimicrobial activity of ethanolic extract *Coelogyne brachyptera* Rchb. f. leaves (*Orchidaceae*). Сборник тезисов XII Международной Пироговской научной медицинской конференции, 17 марта 2017 г. Москва, 2017. С. 295–296.
355. Tkachenko H., Góralczyk A., Osadowski Z., Buyun L., **Gyrenko A.**, Kovalska L. The antimicrobial potency of ethanolic extract obtained from leaves of *Coelogyne brachyptera* Rchb. F. (*Orchidaceae*) *Молодь і поступ біології: збірник тез. XIV Міжнародна наукова конференція студентів і аспірантів, присвячена 185 річниці від дня народження Б. Дибовського, 10–12 квіт. 2018 р. Львів, 2018. С. 224–226.*
356. Tkachenko H., Truchan M., Buyun L., Kovalska L., **Gyrenko A.** Antifungal efficacy of some orchids from *Coelogyne* Lindl. genus against *Candida albicans*. *Інтегрований захист та карантин рослин. Перспективи розвитку у XXI сторіччі. Тези доповідей міжнародної науково-практичної конференції, 19–20 листопада, 2015 р. Київ, 2015. С.178–181.*

## ВИСНОВКИ

У результаті дослідження різноманітних аспектів репродуктивної біології та структурної організації пагонів та пагонових систем, морфолого-анатомічних та мікроморфологічних особливостей листків видів роду *Coelogyne* за умов оранжерейної культури та культури *in vitro* було розроблено теоретичні та практичні засади для забезпечення тривалого збереження цих рослин за умов *ex situ*.

1. Порівняльно-морфологічний аналіз пагонових систем модельних видів *Coelogyne* (*C. cristata*, *C. fimbriata*, *C. flaccida*, *C. huettneriana*, *C. ovalis*, *C. speciosa*, *C. tomentosa*, *C. viscosa*) виявив, що всі види мають ди- або монохазіальний тип галуження пагонової системи і чотири типи розвитку суцвіття (синантний, гетерантний, протерантний та гістерантний). Для видів *C. flaccida*, *C. cristata* та *C. tomentosa* характерний диморфізм пагонів, який полягає в тому, що з верхньої бруньки розвивається пагін з гетерантним типом суцвіття, а з бруньки, розташованої нижче, – пагін поновлення, верхівкова меристема якого у флоральну фазу не переходить. У межах секції *Flaccidae* наявні різні типи розвитку суцвіть: гетерантне (*C. flaccida*), синантне (*C. huettneriana*) та протерантне (*C. viscosa*).

2. Застосування різних комбінацій штучного запилення (індукованої автогамії/ штучної ксеногамії) у межах дослідної групи засвідчило, що характерною особливістю репродуктивної біології роду *Coelogyne* є облігатна самонесумісність, а, отже, основним чинником, який визначає ефективність репродукції цього роду за умов культури, є система схрещування. Плоди із життєздатним насінням при перехресному запиленні квіток було отримано лише у *C. speciosa*, *C. viscosa* та *C. ovalis*. Встановлено, що у життєвому циклі рослин *Coelogyne* обмежену здатність до статевої репродукції компенсує висока інтенсивність галуження та тривале існування безлистих пагонів (псевдобульб) (максимально – до 10-12 років у *C. huettneriana*).

3. Порівняльне дослідження епідермальних клітин та продихового апарату листка видів роду *Coelogyne* показало, що за мікроморфологічними ознаками поверхні листка досліджені види складають досить однорідну групу. Найбільш характерними ознаками цих видів є листок гіпостоматичного типу та продиховий апарат тетрацитного (рідше – циклоцитного типу).

4. Проведені дослідження анатомічної структури листка та аналіз мікроморфології його поверхні дають змогу диференціювати різні види *Coelogyne* в межах дослідної групи за екологічною спеціалізацією (епіфіти/літофіти, мезофіти/ксеромезофіти). Ці особливості анатомічної структури листка особливо виражені у видів, що тяжіють до літофітного способу життя або в одному локалітеті можуть зростати як епіфіти, так і літофіти (*C. viscosa*).

5. Результати анатомічних досліджень показали, що дослідні види *Coelogyne* переважно є мезофітами. Мезофіл гомогенного типу, низька щільність продихів, що мають великі розміри (*C. assamica*, *C. cristata*, *C. lawrenceana*, *C. pandurata*, *C. speciosa* та *C. tomentosa*), свідчить про те, що ці рослини зростають за умов недостатнього освітлення, хоча всі вони є епіфітами. Натомість наявність гіподерми, висока щільність продихів (до 95 шт./мм<sup>2</sup>), диференційований на стовпчасту і губчасту паренхіму мезофіл, формування «продихових кластерів» у деяких видів *Coelogyne* (*C. flaccida*, *C. huettneriana* та *C. viscosa*), свідчить про наявність ксероморфних ознак, а також про те, що рослини цих видів за умов флуктуацій водного режиму реалізують стратегію «drought avoidance».

6. Аналіз результатів анатомо-стоматографічного дослідження листка різних видів *Coelogyne* виявив варіювання кількості основних епідермальних клітин та щільності продихів, їх розмірів, розвитку продихів на адаксіальній поверхні за умов культивування *in vitro* (амфістоматичність) як у різних видів, так і в межах одного виду, що свідчить про їх високий адаптаційний потенціал, а також про здатність до фенотипової мінливості, яка проявляється у зміні форми клітин, їх розташування відносно поверхні листка.



7. Анатомо-стоматографічний аналіз листків модельного виду *Coelogyne* у двох експериментальних моделях (*in vivo* та *in vitro*) з метою скринінгу структурних маркерів дасть змогу оптимізувати методи розмноження та постасептичної адаптації рослин, розмножених в умовах культури *in vitro*, що є слабкою ланкою біотехнологічних розробок, а відтак і вдосконалити існуючі методи депонування рідкісних та зникаючих видів тропікогенних флор у штучних умовах на різних етапах розвитку спорофіта та гаметофіта.

8. З'ясовано, що цвітіння квіток в межах суцвіття дослідних видів *Coelogyne* відбувається в акропетальному напрямку. Тривалість цвітіння квіток в межах багатоквіткового суцвіття варіює: найбільша тривалість цвітіння характерна для квіток, розташованих при основі суцвіття, є проявом "архітектурного ефекту" і повинно бути враховано при розробці методів штучного запилення.

9. Скринінг біологічної активності екстрактів листків та псевдобульб *C. assamica*, *C. cristata*, *C. fimbriata*, *C. flaccida*, *C. huettneriana*, *C. ovalis*, *C. speciosa* та *C. tomentosa* показав, що вони виявляють антимікробну активність щодо *Staphylococcus aureus*, *Pseudomonas aeruginosa*, *Escherichia coli* та *Candida albicans*, а, отже, ці рослини можуть бути використані як потенційне джерело природних антимікробних та антимікотичних засобів.

## СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Аверьянов Л. В. Определитель орхидных Вьетнама. СПб.: Мир и семья, 1994. 432 с.
2. Аверьянов Л. В. Основные пути морфологической эволюции в семействе Orchidaceae. *Бот. журнал*. 1991. Т. 76, № 7. С. 921–935.
3. Антипина В. А. Особенности формирования банка вегетативных и генеративных диаспор орхидных для длительного хранения : автореф. дис. на получение учен. степени канд. биол. наук : 03.00.05. Москва, 2009. 19 с.
4. Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. *Семя*. Л. : Изд-во «Наука», 1990. 204 с.
5. Артюшенко З. Т., Федоров А. А. Атлас по описательной морфологии высших растений. *Плод*. Л. : Изд-во «Наука», 1986. 392 с.
6. Артюшенко З. Т., Федоров А. А. Атлас по описательной морфологии высших растений. *Соцветие*. Л. : Изд-во «Наука», 1979. 295 с.
7. Баранова М. А. Классификация морфологических типов устьиц. *Бот. журнал*. 1985. Т. 70, № 12. С. 1585–1595.
8. Баранова М. А. Принципы сравнительно-стоматографического изучения цветковых растений. Л., 1990. 69 с.
9. Баранова М. А. Эпидермальные структуры и систематическое положение *Austrobaileya*. *Бот. журн*. 1992. Т. 77, № 6. С. 1–17.
10. Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятов А. Г., Джалилова Х. Х., Ильина Г. М., Чубатова Н. В. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М. : Изд-во МГУ, 2004. 312 с.
11. Блинова И. В. Биология орхидных на северо-востоке Фенноскандии и стратегии их выживания на северной границе распространения : автореф. дис. на получение д-ра биол. наук : 03.00.05. Москва, 2009. 44 с.
12. Буюн Л. И. Биология развития *Calanthe vestita* Lindl. (Orchidaceae Juss.) в условиях культуры : автореф. дис. на получение науч. степени канд. биол. наук. К., 1986. 16 с.
13. Буюн Л. И., Ткаченко Г. М., Осадовский З., Гиренко А. Г. Антибактериологическая активность этанольных экстрактов из псевдобульб видов рода *Coelogyne* (Orchidaceae) относительно роста золотистого стафилококка. *Инновационные разработки молодых ученых – развитию*

- агропромислового комплексу: збірник наукових праць*. Ставрополь, 2016. Т. 1, № 9. С. 291–295.
14. Буюн Л. И., Ткаченко Г. М., Осадовский З., Ковальская Л. А., Гиренко А. Г. Антимикробные свойства спиртового экстракта, полученного из листьев и псевдобульб *Coelogyne speciosa* (Blume) Lindl. (Orchidaceae). *Аграрная наука – сельскому хозяйству: сборник статей: в 3 кн. / XII Международная научно-практическая конференция (7–8 февраля 2017 г.)*. Барнаул: РИО Алтайского ГАУ, 2017. Т. 3. 403 с. С. 248–251.
  15. Буюн Л. И., Ткаченко Г. М., Осадовский З., Ковальская Л. А., Гиренко А. Г. Антимикробная активность различных экстрактов, выделенных из псевдобульб *Coelogyne flaccida* Lindl. (Orchidaceae) относительно *Staphylococcus aureus*. *Перспективы развития науки и образования в современных экологических условиях*. Материалы международной научно-практической конференции молодых учёных, посвящённая году экологии в России. с. Солёное Займище, 2017. С. 475–481.
  16. Буюн Л. І. Тропічні орхідні (Orchidaceae Juss.): репродуктивна біологія та структурно-функціональні адаптації за умов збереження *ex situ* : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня д-ра біол. наук : 03.00.05. Київ, 2011. 46 с.
  17. Буюн Л. І., Ковальська Л. А., Гиренко О. Г. Особенности строения поверхности листа *Coelogyne lawrenceana* Lindl. (Orchidaceae Juss.) *in vitro* и *in vivo*. *Растительный мир и его охрана*. Матеріали міжнародної наукової конференції присвяченої 80-річчю Інституту ботаніки та фітоінтродукції (Алмати, 5–7 вересня 2012). Алмати, 2012. С. 347–349.
  18. Василевская В. К. Изучение онтогенеза как один из методов экологической анатомии *Проблемы ботаники*. М. Л., 1950. Вып. 1. С. 264–282.
  19. Василевская В. К. О значении анатомических коэффициентов как признаке засухоустойчивости растений. *Ботан. журн.* 1938. Т. 23, № 4. С. 304–320.
  20. Васильев В. Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон / Под ред. В. М. Шмидта. Л., 1988.
  21. Вахрушкін В. С. Представники роду *Paphiopedilum* Pfitz. (Orchidaceae Juss.): морфологія, екологія, інтродукція : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : 03.00.05. К., 2010. 21 с.
  22. Волгін С. О., Влащук А. С. Рід *Coelogyne* Lindl. (Orchidaceae) як модельний об'єкт морфологічного аналізу пагонових систем орхідних. *Наукові основи збереження біотичної різноманітності*. 2001. Т. 3. С. 13–18.

23. Гиренко О. Г. Морфологія і фенологія цвітіння *Coelogyne speciosa* Lindl. (Orchidaceae Juss.) в умовах оранжерейної культури. *Сучасна фітоморфологія*. Матеріали I міжнародної конференції (Львів, 24–26 квітня 2012). Львів, 2012. С. 47–48.
24. Гиренко О. Г. Мікроморфологія поверхні листка видів роду *Coelogyne* Lindl. (Orchidaceae Juss.) за умов оранжерейної культури. *Modern Phytomorphology*. Львів, 2013. Т. 3. С. 287–292.
25. Гиренко О. Г. Особливості будови елементарного пагона та пагонової системи деяких видів роду *Coelogyne* Lindl. (Orchidaceae Juss.). *Інтродукція рослин*. 2018. № 4. С. 52–57.
26. Гиренко О. Г. Фенологія цвітіння *Coelogyne flaccida* Lindl. в умовах оранжерейної культури. *Актуальні проблеми ботаніки та екології*. Матеріали міжнародної конференції молодих учених (Березне, 9–13 серпня 2011). Березне, 2011. С. 242.
27. Гиренко О. Г. Фенологія цвітіння *Coelogyne huettneriana* RCHB.f. в умовах оранжерейної культури. *Біологія: від молекули до біосфери*. Матеріали VI міжнародної конференції молодих науковців (Харків, 21–24 листопада 2011). Харків, 2011. С. 407–408.
28. Гиренко О. Г., Ковальська Л. А. Морфологічна будова елементарного пагона *Coelogyne fimbriata* Lindl. (Orchidaceae Juss.). *Мат-ли Міжнар. наук. конф. «Сучасні тенденції збереження, відновлення та збагачення фіторізноманіття ботанічних садів і дендропарків»* (Біла Церква, 23–25 травня 2016 р.). Біла Церква, 2016. С. 95–96.
29. Гиренко О. Г., Ковальська Л. А., Ткаченко Г. М. Особливості елементарного пагона та пагонової системи чотирьох видів роду *Coelogyne* Lindl. (Orchidaceae Juss.). *Інтродукція рослин*. 2017. № 2. С. 42–48.
30. Жила А. І. Маринюк М. М. Макро- та мікроморфологічна будова листків деяких видів роду *Phaedranassa ravenna* (Amaryllidaceae), пов'язана з висотою зростання. *Інтродукція рослин*. 2017. № 4. С. 38–49.
31. Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. Е., Карпухина Е. А., Баландин С. А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. Учебное пособие. 2-е изд. М., 2005. 265 с.
32. Жоголева В. Г., Приходько С. Н., Черевченко Т. М. Цветы. Комнатные растения и декоративные кустарники. Киев: Урожай, 1978. 260 с.

33. Заименко Н. В. Физиологическое обоснование минерального удобрения тропических видов орхидных : автореф. дис. на получение науч. степени канд. биол. наук. К., 1987. 20 с.
34. Заіменко Н. В. Наукові принципи структурно-функціонального конструювання штучних біогеоценозів у системі: ґрунт-рослина-ґрунт: монографія. К.: Наукова думка, 2007. 304 с.
35. Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.
36. Захаревич С. В. К методике описания эпидермиса листа. *Вестн. Ленингр. ун-та*. 1954. Вып. 2, № 4. С. 65–75.
37. Іванніков Р. В. Біологія розвитку видів роду *Laelia* Lindl. (Orchidaceae Juss.) в умовах оранжерейної культури та культури *in vitro* : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : 03.00.05. К., 2001. 23 с.
38. Іванніков Р. В. Репродукційна біологія орхідних *in vitro* : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня д-ра. біол. наук : 03.00.05. К., 2012. 47 с.
39. Карупу В. Я. Электронная микроскопия. *Учеб. пособие для биол. фак. ун-тов*. Киев: Вища школа, 1984. 208 с.
40. Ковальская Л. А. *Dendrobium phalaenopsis* Fitzg. (Orchidaceae Juss.). Биологические особенности и культура: автореф. дис. на получение науч. степени канд. биол. наук: 03.00.05. К., 1992. 20 с.
41. Ковальская Л. А., Гиренко А. Г. Особенности цветения *Coelogyne tomentosa* Lindl. (Orchidaceae Juss.) в условиях оранжерейной культуры. *Охрана и культивирование орхидей*. Материалы IX Международной научной конференции (Санкт-Петербург, 26–30 сентября 2011). Санкт-Петербург, 2011. С. 224–227.
42. Ковальская Л. А., Гиренко А. Г. Строение репродуктивной сферы и фенология цветения *Coelogyne flaccida* Lindl. (Orchidaceae Juss.). *Растения в муссонном климате*. Материалы конференции с международным участием (Владивосток, 16–20 октября 2013). Владивосток. Россия, 2013. С. 99.
43. Ковальская Л. А., Гиренко А. Г. Строение цветка *Coelogyne speciosa* Lindl. (Orchidaceae Juss.). *Роль ботанических садов в сохранении разнообразия растений*. Материалы юбилейной международной научно-практической конференции, посвященной 100-летию Батумского ботанического сада (Батуми, 8–10 мая 2013). Батуми. Грузия, 2013. С. 148–149.
44. Ковальская Л. А., Гиренко А. Г. Строение репродуктивной сферы и фенология цветения видов *Coelogyne* Lindl. (Orchidaceae Juss.). Материалы X

- международной научно-практической конференции (Минск, 1–5 июня 2015). Минск. Беларусь, 2015. С. 89–91.
45. Ковальська Л. А., Гиренко О. Г. Морфологічна будова квітки деяких видів роду *Coelogyne* Lindl. *Фундаментальні та прикладні аспекти сучасної орхідології*. Київ, 2014. Вип. 1. С. 91–100.
  46. Ковальська Л. А., Гиренко О. Г. Порівняльно-морфологічна характеристика будови квітки видів роду *Coelogyne* Lindl. (Orchidaceae Juss.) з колекції Національного Ботанічного саду ім. М.М. Гришка НАН України. *Інтродукція рослин*. 2014. № 1. С. 47–55.
  47. Коломейцева Г. Л. Морфо-екологічні особливості адаптації тропічних орхидних при інтродукції : автореф. дис. на отримання д-ра біол. наук. 03.00.05. Москва, 2006, 38 с.
  48. Коломейцева Г. Л., Антипина В. А., Широков А. И., Хомутовский М. И., Бабоша А. В., Рябченко А. С. Семена орхидей: развитие, структура, прорастание. Москва: Геос, 2012. 352 с.
  49. Лаврентьева А. Н. Оптимизация клонального микроразмножения *Cymbidium hybridum* в культуре тканей : автореф. дис. на получение науч. степени канд. биол. наук : 03.00.05. К., 1985. 22 с.
  50. Лакин Г. Ф. Биометрия. М. : Высш. школа, 1990. 352 с.
  51. Лапин П. И. Интродукция древесных растений. Академия наук СССР, Главный ботанический сад. М. : Наука, 1980. 167 с.
  52. Лонг В. Н. Рід *Eria* Lindley (Orchidaceae Juss.) у флорі В'єтнаму: морфологічна еволюція і таксономія : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : 03.00.05. К., 2002. 22 с.
  53. Методика фенологічних спостережень в ботаничних садах СССР / под ред. П. И. Лапина. М. : Наука, 1975. 28 с.
  54. Мирославов Е. А. Структура и функция эпидермиса листа покрытосемянных растений. Л. : Наука, 1974. 120 с.
  55. Мосякін С. Л., Буюн Л. І. Сучасні погляди на філогенію та положення родини Orchidaceae Juss. в системі однодольних рослин. *Інтродукція рослин*. 2006. № 2. С. 3–14.
  56. Недуха О. М. Клітинна оболонка рослин і фактори середовища. *Монографія*. Київ : Альтерпрес, 2015. 288 с.
  57. Панюта О. О., Ольхович О. П., Капустян А. В. Анатомія рослин: терміни. Київ: ТОВ «Авега», 2012. 110 с.

58. Паутов А. А., Васильева В. А. Роль формы основных клеток эпидермы в морфогенезе листа представителей Hamamelidaceae. *Ботанический журнал*. 2010. Т. 95, № 3. С. 338–345.
59. Паушева З. П. Практикум по цитологии растений: учебное пособие для вузов. Москва: Агропромиздат, 1988. 271 с.
60. Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М.: Высшая школа, 1960. 207 с.
61. Скрипец Х. І. Репродуктивна біологія *Gladiolus imbricatus* L. та *Iris sibirica* L. (Iridaceae Juss.) : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : 03.00.05. К.: 2021. 20 с.
62. Скрипчинский В. В., Дударь Ю. А. Фенология онтогенеза высших растений. Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР: сб. науч. ст. / под ред. П. И. Лапина. М., 1972. С. 18–25.
63. Смирнова Е. С. Морфология побеговых систем орхидных. М.: Наука, 1990. 209 с.
64. Собко В. Г. Орхідеї України. К.: Наукова думка, 1989. 217 с.
65. Татаренко И. В. Биоморфология орхидных (Orchidaceae Juss.) России и Японии : автореф. дис. на получение. д-ра биол. наук : 03.00.05. Москва, 2007. 48 с.
66. Тихонова М. Н. О развитии побегов у *Bletilla striata* и *Calanthe vestita*. *Ботан. журн.* 1971. Т. 56, № 1. С. 1697–1699.
67. Тихонова М. Н. Строение и формирование побегов у некоторых видов тропических орхидей рода *Coelogyne* Lindl. *Ботан. журн.* 1970. Т. 55. № 3. С. 422–429.
68. Уатсон У. Орхидеи. Уход за ними и их содержание с описанием всех видов встречающихся в садах. М. : Изд-во С. П. Яковлева. 1892. 434 с.
69. Урбах В. Ю. Математическая статистика для биологов и медиков. Изд-во АН СССР, 1963. 322 с.
70. Федоров А. А., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. *Цветок*. Л. : Наука, 1975. 350 с.
71. Федоров А. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. *Цветок* : монография. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 302 с.
72. Федоров А. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. *Лист*. М.-Л. : Изд-во АН СССР, 1956. 303 с.

73. Федоров А. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. *Стебель и корень*. М.–Л. : Изд-во АН СССР, 1962. 352 с.
74. Фурст Г. Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. М. : Наука, 1979. 155 с.
75. Черевченко Т. М. Тропические и субтропические орхидеи. Киев: Наукова Думка, 1993. 255 с.
76. Черевченко Т. М. Тропические орхидные. Морфологическое изучение и внедрение в культуру закрытого грунта : автореф. дис. на получение науч. степени д-ра биол. наук : 03.00.05. Киев, 1984. 44 с.
77. Черевченко Т. М., Буюн Л. І., Ковальська Л. А., Вахрушкін В. С. Орхідеї. Київ: Просвіта, 2001. 224 с.
78. Черевченко Т. М., Кушнір Г. П. Орхидеї в культурі. Київ: Наук.думка, 1986. 197 с.
79. Ярославська Ж. М. Біологічні особливості деяких видів тропічних орхідних різної морфоструктури: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук: 03.00.05. К., 1999. 18 с.
80. Ahn E. K., Jeon H. J., Lim E. J., Jung H. J., Park E. H. Anti-inflammatory and anti-angiogenic activities of *Gastrodia elata* Blume. *J. Hnopharmacol.* 2007. Vol. 110. P. 476–482.
81. Alamgir A. N. M. Therapeutic Use of Medicinal Plants and Their Extracts: *Volume 1: Pharmacognosy*. Springer, 2017. 546 p.
82. Andersen T. F., Johansen B., Lund I., Rasmussen F. N., Rasmussen I. I., Sorensen I. Vegetative architecture of *Eria. Lindleyana*. 1988. Vol. 3, № 3. P. 117–132.
83. Angiosperm Phylogeny Group (APG). An ordinal classification for the families of flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 1998. Vol. 85. P. 531–553.
84. Angiosperm Phylogeny Group II (APG II). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Bot. J. Linnaean Soc.* 2003. Vol. 141, № 4. P. 399–436. URL: <https://doi.org/10.1046/j.1095-8339.2003.t01-1-00158.x>
85. Angiosperm Phylogeny Group III (APG III). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Bot. J. Linnean Soc.* 2009. Vol. 161, № 2. P. 105–121. URL: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x>
86. Angiosperm Phylogeny Group IV (APG IV). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants:



- APG IV. *Bot. J. Linnean Soc.* 2016. Vol. 181. P. 1–20. URL: <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
87. Arif T., Bhosale J. D., Kumar N., Mandal T. K., Bendre R. S., Lavekar G. S., Dabur R. Natural products – antifungal agents derived from plants. *J. Asian Nat. Prod. Res.* 2009. Vol. 11, № 7. P. 621–638. DOI: 10.1080/10286020902942350
  88. Ashman T. L., Schoen D. J. Floral longevity: fitness consequences and resource costs. / Ed. D. G. Lloyd, S. C. H. Barrett. *In Floral Biology: Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Systems*. New York: Chapman and Hall. 1996. P. 112–139.
  89. Ashman T. L., Schoen D. J. How long should flowers live? *Nature*. 1994. Vol. 371. P. 788–791.
  90. Aung Y. L., Jin X. H., Schuiteman A. *Coelogyne putaoensis* (Orchidaceae), a new species from Myanmar. *PhytoKeys*. 2017. Vol. 82. P. 27–34. URL: <https://doi.org/10.3897/phytokeys.82.13172>
  91. Averyanov L. V. *Paphiopedilum helenae* Aver. *New Orchids*. 1996. Vol. 80. P. 6–11.
  92. Averyanov L. V., Averyanova A. L. Rare species of orchids (Orchidaceae) in the flora Vietnam. *Turczaninowia*. 2002. Vol. 5, № 4. P. 49–108.
  93. Averyanov L. V., Averyanova A. L. Update checklist of the orchids of Vietnam. Hanoi: Vietnam National University Publishing House, 2003. 102 p.
  94. Averyanov L. V., Nguyen K. S., Nguyen T. T., Nguyen P. T., Nong V. D., Nguyen V. C., Xuan C. C. New orchids in the flora of Vietnam. *Wulfenia*. 2015. Vol. 22. P. 137–188.
  95. Ayasse M. Floral scent and pollinator attraction in sexually deceptive orchids. / In: N. Dudareva, E. Pichersky. *Biology of floral scent*. Boca Raton, FL: CRC Press. 2006. P. 219–242.
  96. Baker C., Baker M. The Large-Flowered, Cool-Growing *Coelogyne* first appeared in the October. *AOS Bulletin*. 1994. Vol. 63, № 10. P. 1148–1155.
  97. Balzarini J., Neyts J., Schols D., Hosoya M., Van Damme E., Peumans W., De Clercq E. The mannose-specific plant lectins from *Cymbidium* hybrid and *Epipactis helleborine* and the (N-acetylglucosamine)n-specific plant lectin from *Urtica dioica* are potent and selective inhibitors of human immunodeficiency virus and cytomegalovirus replication *in vitro*. *Antiviral Res.* 1992. Vol. 18. P. 191–207.
  98. Banerjee A. K., Rao A. V. N. A preliminary epidermal studies in a few taxa of *Coelogyne* (Orchidaceae). *Curr. Sci.* 1977. Vol. 47. P. 630–632.

99. Baranova M. A., Jeffrey C. Stomatographical features in the systematics of the Magnoliaceae. *II Бот. журн.* 2000. Т. 85, № 6. С. 35–49.
100. Basu K. D., Gupta B., Bhattacharya S. K., Lal R., Das P. K. Anti-inflammatory principles of *Vanda roxburghii*. *Curr. Sci.* 1971. P. 40–86.
101. Bauer A. W., Kirby W. M., Sherris J. C., Turck M. Antibiotic susceptibility testing by a standardized single disk method. *In Am. J. Clin. Pathol.* 1966. Vol. 45, № 4, P. 493–496.
102. Bechtel H., Cribb P., Launert E. The manual of cultivated orchid species. Cambridge, Massachusetts: The MIT Press, 1986. 443 p.
103. Benzing D. H. Vascular epiphytism: taxonomic participation and adaptive diversity. *Annals Missouri Bot. Garden.* 1987. Vol. 74, № 2. P. 182–204.
104. Bhaskar M. U., Rao J. M., Prakasa N. S., Rao M. Ochrone A, a novel 9, 10-dihydro-1,4-phenanthraquinone from *Coelogyne ochracea*. *J. Nat. Prod.* 1991. Vol. 54. P. 386–389.
105. Bhatnagar M., Ghosal S. Antibacterial and antimycobacterial activity of medicinal orchid of Arunachal Pradesh. *In Int. J. Pharm. Sci. Res.* 2018. Vol. 9, № 2. P. 712–717. URL: [https://doi.org/10.13040/IJPSR.0975-8232.9\(2\).712-17](https://doi.org/10.13040/IJPSR.0975-8232.9(2).712-17).
106. Biswas S., Pardeshi R., Reddy N. D., Shoja M. H., Nayak P. G., Setty M. M., Pai K. S. R. *Bulbophyllum* sterile petroleum ether fraction induces apoptosis *in vitro* and ameliorates tumor progression *in vivo*. *In Biomed. Pharmacother.* 2016. Vol. 84. P. 1419–1427. URL: <https://doi.org/10.1016/j.biopha.2016.10.005>
107. Burns-Balogh P., Funk V. A. A Phylogenetic Analysis of the Orchidaceae. *Smithsonian contributions to botany.* Smithsonian Institution Press. Washington, 1986. Vol. 61. P. 1–76.
108. Bussmann R. W. Epiphyte diversity in a tropical Andean forest – Reserva biológica San Francisco, Zamora-Chinchipec, Ecuador. *Ecotropica.* 2002. Vol. 7. P. 43–59.
109. Butzin F. Subtribus *Coelogyneinae* / F. G. Brieger, R. Maatsch, and K. Senghas [eds.], Die Orchideen 1A, Verlag Paul Parey, Berlin, Germany, 1992. P. 914–958.
110. Buyun L. I., Tkachenko H. M., Osadowski Z. Antibacterial and antifungal activity of the ethanolic extract from *Coelogyne brachyptera* Rchb. f. leaves (Orchidaceae). «Resursozberihayuchi tekhnolohii ta yikh pravova i ekonomichna otsinka v silskohospodarskomu vyrobnytstvi». Zbirnyk materialiv dopovidey Mizhnarodnoi naukovo-praktychnoi konferentsii («Sustainable technologies and the legal economic aspects of agricultural production»), Natsionalnyi universytet bioresursiv i pryrodokorystuvannya Ukrainy, 27-28 kvitnya 2016 r., m. Kyiv. P. 133-135.

111. Buyun L., Gyrenko O., Opryshko M., Kovalska L., Tkachenko H., Kurhaluk N. Antioxidant activity of vegetative organs of *Dendrobium parishii* Rchb.f. in the muscle tissue of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum): *in vitro* model study. *Науково-технічний бюлетень* ІТ НААН. Харків, 2020. № 123. С. 9–20. DOI: 10.32900/2312-8402-2020-123-9-20
112. Buyun L., Kovalska L., Gyrenko O., Tkachenko H., Kurhaluk N. The antimicrobial activity of ethanolic extracts derived from leaves and pseudobulbs of *Coelogyne flaccida* Lindl. (Orchidaceae) against different *Staphylococcus aureus* strains. *Науково-технічний бюлетень*, ІТ НААН. Харків, 2020. № 124. С. 4–14.
113. Buyun L., Tkachenko H., Kovalska L., Gyrenko O., Osadowski Z. The antimicrobial activity of ethanolic extract obtained from leaves of *Coelogyne lawrenceana* Rolfe (Orchidaceae). *Сьогодні біологічної науки*. Матеріали Міжнародної наукової конференції (Суми, 09–11 листопада 2018). Суми, 2018. С. 243–248.
114. Buyun L., Tkachenko H., Kovalska L., Osadowski Z. Preliminary screening of *Coelogyne ovalis* Lindl. (Orchidaceae) for antimicrobial activity against *Staphylococcus aureus*. *Dni laboratornoy meditsiny: sbornik materialov Respublikanskoy nauchno-prakticheskoy konferentsii / otv. red. V. V. Vorobev*. Grodno: GrGMU, 2016. P. 10.
115. Buyun L., Tkachenko H., Kurhaluk N., Gyrenko O., Kovalska L., Góralczyk A., Tomin V., Osadowski Z. Antibacterial activity of the ethanolic extracts derived from leaves and pseudobulbs of some orchids belonging to *Coelogyne* genus against *Enterobacter cloacae* strain. *Agr. bio. div. Impr. Nut., Health Life Qual*. Nitra. The scien. proc. of the intern. Network AgroBioNet, Slovak University of Agriculture in Nitra. 2019. P. 348–360. URL: <https://doi.org/10.15414/agrobiodiversity.2019.2585-8246.348-360>
116. Buyun L., Tkachenko H., Osadowski Z. Antimicrobial activities of the various extracts obtained from leaves and pseudobulbs of *Coelogyne tomentosa* Lindl. (Orchidaceae). *«Ekolohiya – filozofiyaisnuvannyalyudstva»*. II Imizhnarodna naukovo-praktychna konferentsiya studentiv, aspirantiv i molodykh vchenykh, prysvyachena 30-yrichnytsi Chornobylskoi katastrofy, Natsionalnyi universytet bioresursiv i pryrodokorystuvannya Ukrainy (Kyiv, 26–28 kvitnya, 2016). Kyiv. P. 10–12.
117. Buyun L., Tkachenko H., Osadowski Z., Góralczyk A., Kovalska L., Gyrenko O. Antimicrobial screening of the various extracts derived from the leaves and

- pseudobulbs of *Coelogyne speciosa* (Blume) Lindl. (Orchidaceae). *Ślupskie Prace Biologiczne*. 2016. Vol. 13. P. 37–54.
118. Buyun L., Tkachenko H., Osadowski Z., Góralczyk A., Kovalska L., Gyrenko O. Evaluation of antifungal efficacy of ethanolic extracts obtained from vegetative organs of some epiphytic orchids from *Coelogyne* Lindl. genus against *Candida albicans*. *Ślupskie Prace Biologiczne*. 2018. Vol. 15. P. 39–58.
119. Buyun L., Tkachenko H., Osadowski Z., Góralczyk A., Kovalska L., Gyrenko O. Preliminary screening of antibacterial activity of crude extracts of *Coelogyne speciosa* (Blume) Lindl. (Orchidaceae) against opportunistic microorganisms. *Молодь і поступ біології: збірник тез XIII Міжнародної наукової конференції студентів і аспірантів (м. Львів, 25 – 27 квітня 2017 р.)*. Львів, 2017. P. 205–207.
120. Buyun L., Tkachenko H., Osadowski Z., Kovalska L. Antimicrobial activities of the various extracts obtained from leaves and pseudobulbs of *Coelogyne huettneriana* Rchb.f. (Orchidaceae). *Ontohenez – stan, problem ta perspektyvy vyvchennya roslyn v kulturnykh ta pryrodnykh tsenozakh: Mizhnar. konf., tezydop.: Prysvyachena 110 richchyu vid dnya narodzhennya dekana ahronomichnoho fakultetu Lipsa Veniamina Elyevycha (Kherson, 10–11 chervnya 2016)*. Kherson: RVTs «Kolos», 2016. P. 8–11.
121. Buyun L., Tkachenko H., Osadowski Z., Kovalska L., Gyrenko O. Antimicrobial activity screening of extracts from leaves and pseudobulbs of *Coelogyne cristata* Lindl. (Orchidaceae). *Agr. bio. div.Impr.Nut., Health Life Qual*. The scien. proc. of the intern. Network AgroBioNet, Slovak University of Agriculture in Nitra. 2016. P. 40–44.
122. Buyun L., Tkachenko H., Osadowski Z., Kovalska L., Gyrenko O. Antimicrobial properties of an epiphytic orchid *Coelogyne assamica* Linden & Rchb.f. against *Pseudomonas aeruginosa*. *Роль ботанических садов и дендрариев в сохранении, изучении и устойчивом использовании разнообразия растительного мира*. Материалы Международной научной конференции, посвященной 85-летию Центрального ботанического сада Национальной академии наук Беларуси (Минск, 6–8 июня 2017). Минск «Медисонт», 2017. Т.2. С. 359–363.
123. Buyun L., Tkachenko H., Osadowski Z., Kovalska L., Gyrenko O. The antimicrobial activity of ethanolic extract obtained from leaves of *Coelogyne brachyptera* Rchb. f. (Orchidaceae). *Agrobiology*. 2017. Vol. 1. P. 171–177.

124. Buyun L., Tkachenko H., Osadowski Z., Kovalska L., Gyrenko O. The Antimicrobial activity of various extracts derived from pseudobulbs of *Coelogyne flaccida* Lindl. (Orchidaceae) against *Staphylococcus aureus*. *Перспективы развития науки и образования в современных экологических условиях*. VI-я Международная научно-практическая конференция молодых учёных, посвящённая году экологии в России. с. Солёное Займище. ФГБНУ «ПНИИАЗ». Солёное Займище, 2017. С. 475–481.
125. Buyun L., Tkachenko H., Osadowski Z., Kovalska L., Gyrenko O. The antimicrobial properties of the various extracts derived from the pseudobulbs of *Coelogyne speciosa* (Blume) Lindl. (Orchidaceae) against *Staphylococcus aureus*. *Agr. bio. div.Impr.Nut., Health Life Qual.* The scien. proc. of the intern. Network AgroBioNet, Slovak University of Agriculture in Nitra. 2017. № 1. P. 43–49. URL: <http://dx.doi.org/10.15414/agrobiodiversity.2017.2585-8246.43-49>
126. 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*. V Белорусско-польская конференция: *Дерматология без границ. Сборник материалов Республиканской научно-практической конференции с международным участием*. В. : «Дерматовенерология. Косметология». Приложение. Гродно, 2017. С. 13–19.
127. Buyun L., Tkachenko H., Truchan M., Kovalska L., Gyrenko O. Antimicrobial screening of ethanolic extract of *Coelogyne cristata* Lindl. (Orchidaceae) leaves. *Proceedings of the Conference «Modern Approaches to Formation and Management of Anthropogenic and Natural Biocoenosis in the Countries of Eastern Europe»*. Kherson, 2015. P. 19–27.
128. Cavender N., Westwood M., Bechtold C., Donnelly G., Oldfield S., Gardner M., Rae D., McNamara W. Strengthening the conservation value of *ex situ* tree collections. *Fauna & Flora International, Oryx*. 2015. Vol. 49, № 03. P. 1–9. DOI: 10.1017/S0030605314000866
129. Ceulemans R., Impens J., Lemeur R., Moermans R., Samsuddin Z. Water movements in the soil-poplar-atmosphere system *Oecol. Plant*. 1978. Vol. 13, № 1. P. 1–12.
130. Chambers H. F., Deleo F. R. Waves of resistance: *Staphylococcus aureus* in the antibiotic era. *Nature Reviews Microbiology*. 2009. Vol. 7, № 9. P. 629–641. DOI: doi: 10.1038/nrmicro2200

131. Chan C. L., Lamb A., Shim P. S., Wood J. J. Orchids of Borneo. *The Sabah Society Kota Kinabalu in association with The Royal Botanic Gardens Kew, Surrey, Uk.* 1994. Vol. 1. 420 p.
132. 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.
133. Chawla A. S., Sharma A. K., Handa S. S., Dhar K. L. Chemical studies and anti inflammatory activity of *Vanda roxburghii* roots. *Indian J. Pharm. Sci.* 1992. Vol. 54. P. 159–161.
134. Chen B. C., Lin C. X., Chen N. P., Gao C. X., Zhao Y. J., Qian C. D. Phenanthrene Antibiotic Targets Bacterial Membranes and Kills *Staphylococcus aureus*. With a Low Propensity for Resistance Development. *Front. Microbiol.* 2018. Vol.9. 1593 p. URL: doi: 10.3389/fmicb.2018.01593
135. Chen X. Q., Tsi Z. H. The orchids of China. China Forestry Publishing House, Beijing, 1998. 282 p.
136. Chen X. Q., Tsi Z. H., Luo Y. B. Native orchids of China in colour. Science Press, Beijing, 1999. 416 p.
137. Chen X. Q. *Coelogyne* Lindley. / Ed. Z. Y. Wu *Flora Republicae Popularis Sinicae*. Science Press, Beijing, 1999. Vol. 18. P. 338–364.
138. Chen X. Q., Clayton D. *Coelogyne* Lindley. / Ed. Z. Y. Wu, P.H. Raven. Flora of China. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, 2009. Vol. 25. P. 315–325.
139. Cheng J., Shi J., Shanguan F. Z., Dafni A., Deng Z. H., Lou Y. B.. The pollination of a selfincompatible, food-mimic orchid, *Coelogyne fimbriata* (Orchidaceae), by female *Vespula* wasps. *Ann. Bot.* 2009. Vol. 104. P. 565–571.
140. Cherevchenko T., Buyun L., Kovalska L., Ivannikov R. Tropical orchids collections in Ukraine: research, educational and conservational missions. *Proceedings of the 4<sup>th</sup> International Sciences Congress "Science and Education in the Modern World"* (New Zealand, Auckland, 5-7 January 2015). Auckland, 2015. P. 343–347.
141. Chowdhery A., Paul P., Nath D., Bhattacharjee M. K. Antimicrobial efficacy of orchid extracts as potential inhibitors of antibiotic resistant strains of *Escherichia coli*. *Asian Journal of Pharmaceutical and Clinical Research.* 2013. Vol. 6. № 3. P. 108–111.

142. Chowlu K., Angela N., Rao A. N., Vij S. P. *Coelogyne fuscescens* var *brunnea* (Lindley) Lindley (Orchidaceae) – a new record to Manipur, India. *Pleone*. 2013. Vol. 7, № 1. P. 275–278.
143. Christenhusz M. J. M., Byng J. W. The number of known plant species in the world and its annual increase. *Phytotaxa*. 2016. Vol. 261. P. 201–217.
144. Clayton D. The Genus *Coelogyne*: A Synopsis. Natural History Publication, Borneo, 2002. 322 p.
145. Clugston J., Jeffree C., Ahrends A., Mill R. Do environmental factors affect the taxonomic reliability of leaf cuticular micromorphological characters? A case study in *Podocarpaceae*. *Edinburgh. Journal of Botany*. 2017. Vol. 74, № 3. P. 299–343. DOI: 10.1017/S0960428617000233
146. Coates D. J., Dixon K. W. Current perspectives in plant conservation biology. *Australian Journal of Botany*. 2007. Vol. 55. P. 187–193.
147. Comber J. B. Orchids of Java. *Royal Botanic Gardens, Kew*. England, 1990. 407 p.
148. Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora, CITES / Signed at Washington D. C., on 3 March 1973 Amended at Bonn, on 22 June 1979 Amended at Gaborone, on 30 April 1983. 16 p.
149. Cribb P. The Genus *Paphiopedilum*. / 2nd ed. *Kota Kinabalu, Sabah, Malaysia: Natural History Publications (Borneo) in association with Royal Botanic Gardens, Kew*. 1998. 427 p.
150. Cribb P. J., Kell S. P., Dixon K. W., Barrett R. L. Orchid conservation: a global perspective. / In: K. W. Kell S. P. Dixon, R. L. Barrett, P. J. Cribb, eds. *Orchid conservation*. Kota Kinabalu, Sabah, Natural History Publications. 2003. P. 1–24.
151. Dangol G., Rajbhandary S., Bajracharya D. M. Anatomical Study of the Leaves and Roots of Subtribe *Coelogyneinae* Benth., Tribe *Coelogyneae* Pfitzer. *Res. Gate*. 2008. P. 7–14.
152. Darwin C. On the various contrivances by which orchids are fertilized by insects. J. Murray, London, UK. 1885.
153. Das S., Jain S. K. Fascicles of Flora of India: Genus *Coelogyne*, Orchidaceae. *Botanical Survey of India*. 1980. Vol. 5. 33 p.
154. De L. C., Medhi R. P. Diversity and Conservation of Rare and Endemic Orchids of North East India – A Review. *Indian Journal of Hill Farming*. 2014. –Vol. 27, № 1. P. 81–89.
155. De Vogel E. F. Character assessment for a subdivision of *Coelogyne* Lindley / Ed. A. M Pridgeon. Proc. 14 World Orchid Conference. HMSO Publ. Glasgow, 1994. P. 203–205.

156. De Vogel E. F. Revisions in *Coelogyninae* (Orchidaceae) II. The genera *Bracisepalum*, *Chelonistele*, *Entomophobia*, *Geesinkorchis* and *Nabaluaia*. *Orchid Monographs*. 1986. Vol. 1. P. 17–86.
157. De Vogel E. F. Revisions in *Coelogyninae* (Orchidaceae) IV. *Coelogyne* section *Tomentosae*. *Orchid Monographs*. 1992. Vol. 6. P. 4–42.
158. Deva S., Naithani H. B.. Orchid Flora of North West Himalaya. Print & Media Assoc., New Delhi, 1986. 487 p.
159. Devi R. S., Swain S. R., Rath S. K., Kumar S., Dhal N. K. *Coelogyne fimbriata* Lindl. var *burmanensis* Kumar: a new orchid species from Manipur, India. *I3 Biodiversity*. 2019. Vol. 6, № 601. P. 1–5.
160. Diggle P. K. Architectural effects and the interpretation of patterns of fruit and seed development. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1995. Vol. 26. P. 531–552.
161. Ding C. S., Shen Y. S., Li G., Wei Z., Wei F. Study of a glycoprotein from *Gastrodia elata*: its effects of anticoagulation and antithrombosis. *Zhongguo Zhong Yao Za Zhi*. 2007. Vol. 32. P. 1060–1064.
162. Dirks-Mulder A, Ahmed I., Uit Het Broek M., Krol. L., Gravendeel B. Morphological and Molecular Characterization of Orchid Fruit Development. *Frontiers in plant science*. 2019. Vol. 10. 137. p. URL: <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00137>
163. Dixon K., Phillips R. D. The orchid conservation challenge. *Lankesteriana*. 2007. Vol. 7. № 1–2. P. 11–12.
164. Dressler R. Phylogeny and Classification of the Orchid Family. Portland, Oregon. Dioscorides Press, 1993. 278 p.
165. Dressler R. The orchids (native history and classification). London: Havard Unev. Press, 1981.332 p.
166. Dressler R. L., Dodson C. H. Classification and phylogeny in the *Orchidaceae*. 1960. Vol. 47. № 1. P. 25–68. URL: <https://doi.org/10.2307/2394615>
167. Endress P. K. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press, Cambridge. 1994. 420 p.
168. Fahn A. Plant anatomy / 4 th ed. Pergamon Press, Oxford, UK. 1990. 588 p.
169. Fan C., Wang W., Wang Y., Qin G., Zhao W. Chemical constituents from *Dendrobium densiflorum*. *Phytochemistry*. 2001. Vol. 57. P. 1255–1258.
170. Fay M. Orchid conservation news The Newsletter of the Orchid Specialist Group of the IUCN Species Survival Commission. *Orchids on the IUCN Global Red List*. 2020. Vol. 2. P. 2–4.



171. Fay M. F., Chase M. W. Orchid biology: from Linnaeus via Darwin to the 21st century. *Ann. Bot.* 2009. Vol. 104. P. 359–364.
172. Ferreira G. L., Pérez A. L., Rocha Í. M., Pinheiro M. A., de Castro R. D., Carlo H. L., Lima E. O., Castellano L. R. Does scientific evidence for the use of natural products in the treatment of oral candidiasis exist? A systematic review. *Evid. Based Complement. Alternat. Med.* 2015. P. 1–8. URL: <http://dx.doi.org/10.1155/2015/147804>
173. Freudenstein J. V., Chase M. W. Phylogenetic relationships in *Epidendroideae* (Orchidaceae), one of the great flowering plant radiations: progressive specialization and diversification. *Ann Bot.* 2015. Vol. 115, № 4. P. 665–681. DOI: doi:10.1093/aob/mcu253
174. Freudenstein J. V., Rassmussen F. N. What does morphology tell us about orchid relationships? – a cladistic. *Am J Bot.* 1999. Vol. 86, № 2. P. 225–248.
175. Gaidarzhy M., Futorna O., Nuzhyna N. Онтоморфогенез *Uncarina roeosliana* Rauh. на ранних стадиях. *ScienceRise: Biological Science.* 2020. Vol. 2, № 23. P. 29–35. URL: <https://doi.org/10.15587/2519-8025.2020.201320>
176. Gamez E. J, Luyengi L., Lee S. K., Zhu L. F., Zhou B. N., Fong H. H. Antioxidant flavonoid glycosides from *Daphniphyllum calycinum*. *J. Nat. Prod.* 1998. Vol. 61. P. 706–708.
177. Gan Y., Zhou L., Shen Z. J., Shen Z. X., Zhang Y. Q., Wang G. X. Stomatal clustering, a new marker for environmental perception and adaptation in terrestrial plants. *Botanical Studies.* 2010. Vol. 51. P.325–336.
178. George E., George J. C. *Les Coelogynes*. Belin, Paris, 2011. 607 p.
179. George E., George J. C. Rakthai P. *Coelogyne pseudoviscosa*, a new *Coelogyne* species from Laos. *Orchideen Journal.* 2017. Vol. 24. P. 3–7.
180. Givnish T. J., Spalink D., Ames M., Lyon S. P., Hunter S. J., Zuluaga A., Doucette A., Caro G. G., McDaniel J., Clements M. A., Arroyo M. T. K., Endara L., Kriebel R., Williams N. H., Cameron K. M.. Orchid historical biogeography, diversification, Antarctica and the paradox of orchids dispersal. *J. Biogeogr.* 2016. Vol. 43, № 10. P. 1893–2084.
181. Gogoi K, Das R., Yonzone R. Orchids of Assam, North East India – An annotated checklist. *International Journal of Pharmacy & Life Sciences.* 2015. Vol. 6. P. 4123–4156.
182. Góralczyk A., Tkachenko H., Buyun L., Kovalska L., Gyrenko O., Osadowski Z. Ocena antybakteryjnych właściwości etanolowych wyciągów wybranych gatunków roślin z rodzaju *Coelogyne* Lindl. (Orchidaceae). *Nauka młodych:*

- przeszłość, terażniejszość, przyszłość.* / Red. A. Bobryk, M. Jasińska, M. Jastrzębska, M. Karczewska-Czapska, J. Sosnowski, E. Toczyńska. Siedlce: Wyd. naukowe Uniwersytetu Przyrodniczo-Humanistycznego w Siedlcach, 2019. P. 291–297. ISBN 978-83-7051-951-3.
183. Govaerts R., Bernet P., Kratochvil K., Gerlach G., Carr G., Alric P., Pridgeon A. M., Pfah J., Campacci M. A., Holland Baptista D., Tigges H., Shaw J., Cribb P., George A., Kreuz K., Wood J. *World Checklist of Orchidaceae. Facilitated by the Royal Botanic Gardens Kew.* 2018. Published on the Internet. <http://apps.kew.org/wcsp/> (accessed 8 March 2021).
  184. Gravendeel B. *Coelogyne*–matching molecules with morphology and distribution patterns / In: J. Hermans, Ph. Cribb. *Proceedings of the European Orchid Conference and Show.* London: Hosted by The British Orchid Council and the Royal Horticultural Society, 2003. P. 143–159.
  185. Gravendeel B. Reorganising the orchid genus *Coelogyne*: aphylogenetic classification based on molecules and morphology. *PhD Thesis, University of Leiden.* Leiden, 2000. 208 p.
  186. Gravendeel B., Chase M., Vogel F., Roos M., Ted H., Mes 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, № 10. P.1915–1927. DOI: 10.2307/3558367
  187. Gravendeel B., de Vogel E. Revision of *Coelogyne* section *Moniliformes* (Orchidaceae) based on morphology, plastid and nrDNA ITS sequences. *Blumea*, 2002. Vol. 47, № 3. P.409–462.
  188. Gravendeel B., de Vogel E. F., Schuiteman A. *Coelogyne* / In: Pridgeon A. M., Cribb P. J., Chase M. W., Rasmussen F. N. *Genera Orchidacearum.* Oxford University Press, New York, 2005. Vol. 4. P. 44–51.
  189. Gravendeel B., Smithson A., Slik F. J., Schuiteman A. Epiphytism and pollinator specialization: drivers for orchid diversity? *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 2004. Vol. 359, № 1450. P. 1523–1535. URL: <https://doi.org/10.1098/rstb.2004.1529>
  190. Gravendeel B., de Vogel E. F. Revision of *Coelogyne* section *Speciosae* (Orchidaceae). *Blumea*. 1999. Vol. 44. P. 253–320.
  191. Griffith P., Husby C. The price of conservation: measuring the mission and its cost *BG journal.* 2010. Vol. 7. P. 12–14.

192. Guan Z. J., Zhang S. B., Guan K. Y., Li S. Y., Hu H. Leaf anatomical structures of *Paphiopedilum* and *Cypripedium* and their adaptive significance. *J Plant Res.* 2011. Vol. 124. P. 289–298.
193. Guo X. Y., Wang J., Wang N. L., Kitanaka S., Yao X. S. 9, 10-Dihydrophenanthrene derivatives from *Pholidota yunnanensis* and scavenging activity on DPPH free radical. *J. Asian Natural Prod. Res.* 2007. Vol. 9. P. 165–174.
194. Harder L. D., Johnson S. D. Adaptive plasticity of floral display size in animal-pollinated plants. *Proc Roy Soc London*, 2005. Vol. 272. P. 2651–2657. URL: <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3268>
195. Hayashi J., Sekine T., Deguchi S., Lin Q., Horie S., Tsuchiya S., Yano S., Watanabe K., Ikegami F. Phenolic compounds from *Gastrodia rhizome* and relaxant effects of related compounds on isolated smooth muscle preparation. *Phytochemistry.* 2002. Vol. 59. P. 513–519.
196. Hazarika B. N. Morpho-physiological disorders in *in vitro* culture of plants. *Scientia Horticulturae.* 2006. Vol. 108, № 2. P. 105–120.
197. He A. M., Wang M. S., Yang J. Flavonoids from *Anoectochilus roxburghii*. *Chin. Trad. Herb Drugs.* 1997. Vol. 28. P. 517–522.
198. He C., Wang C., Guo S., Yang J., Xiao P. A Novel Flavonoid Glucoside from *Anoectochilus roxburghii* (Wall.) Lindl. *J. Integrative Plant Biol.* 2006. Vol. 48. P. 359–363.
199. Hernandez-Romero Y., Acevedo L., Sanchez M. L., Shier W. T., Abbas H. K., Mata R. Phytotoxic activity of bibenzyl derivatives from the orchid *Epidendrum rigidum*. *J. Agric. Food Chem.* 2005. Vol. 53. P. 6276–6280.
200. Hetherington A. M., Woodward F. I. The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature.* 2003. Vol. 424. P. 901–908. DOI: 10.1038/nature01843
201. Hinsley A., Nuno A., Ridout M., St John F. A., Roberts D. L. Estimating the extent of CITES noncompliance among traders and end-consumers; lessons from the global orchid trade. *Conservation Letters.* 2017. DOI: 10.1111/conl.12316
202. Ho C. K., Chen C. C. Moscatilin from the orchid *Dendrobium loddigesii* is a potential anticancer agent. *Cancer Investigation.* 2003. Vol. 21. P. 729–736.
203. Hodgson M., Paine R., Anderson N. *Orchids of the world.* London: Charles Letts, 1991. 236 p.

204. Holtzmeier M., Stern W., Judd W. Comparative anatomy and systematics of Senghas's cushion species of *Maxillaria* (Orchidaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 1998. Vol. 127. P. 43–82.
205. Hon Y. K., Yong C. S. Y., Abdullah J. O., Go R. Development of species-specific SCAR markers for identification and authentication of three rare Peninsular Malaysian endemic *Coelogyne* (Orchidaceae) orchids. *F1000 Research*. 2021. Vol. 9. 1161 p. DOI: <https://doi.org/10.12688/f1000research.26170.2>
206. Hoove W. S. Stomata and stomatal clusters in *Begonia*: ecological response in two Mexican species. *Biotropica*. 1986. Vol. 18, №1. P. 16–21.
207. Huda M. K., Wilcock C. C. Impact of floral traits on the reproductive success of epiphytic and terrestrial tropical orchids. *Oecologia*. 2008. Vol. 154. P. 731–741 URL: <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0870-4>
208. Ickert-Bond S. M., Harris A. J., Lutz S., Wen J. A detailed study of leaf micromorphology and anatomy of New World *Vitis* L. subgenus *Vitis* within a phylogenetic and ecological framework reveals evolutionary convergence. *Journal of Systematics and Evolution*. 2018. Vol. 56, № 4. P. 309–330.
209. Irawati U. W. Mahyar Species Management Plan for the Orchids of Kayan Mentarang National Park: The Development of Continuous Inventory and Preservation. Commissioned by WWF Indonesia – Kayan Mentarang Project, 2003. 62 p.
210. IUCN Standards and Petitions Subcommittee Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 13. Prepared by the Standards and Petitions Subcommittee. 2017. URL: <http://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf> (accessed: May 30, 2017) Pfitzer
211. 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.
212. Jin X. H. *Coelogyne weixiensis* (Orchidaceae), a new species from Yunnan, China. *Ann. Bot. Fennici*. 2005. Vol. 42, № 2. P. 135–137.
213. Jin X.-H., Li H. *Coelogyne tsii* and *Dendrobium menglaensis* (Orchidaceae), two new species from Yunnan, China. *Annales Botanici Fennici*. 2006. Vol. 43, № 4. P. 295–297.
214. Johnson S. D. Specialized pollination by spider-hunting wasps in the African orchid *Disa sankeyi*. *Plant Systematics and Evolution*. 2005. Vol. 251. P. 153–160.
215. Jones D. Exotic orchids in Australia. Sydney: Reed books Pty Ltd, 1990. 168 p.

216. Kala S., Senthilkumar S. Antimicrobial activity of *Acanthephippium bicolour* Lindley. *Malaysian Journal of Microbiology*. 2010. Vol. 6, № 2. P. 140–148.
217. Kaushik P. Ecological and anatomical marvels of the Himalayan orchids. New Delhi: Today and Tomorrow's Printers and Publishers. India, 1983.
218. Kennedy D. Life on a human dominated planet. State of the planet 2006 – 2007. *Washington: The American Association for the Advancement of Science*. 2006.
219. Kerbauy G. B., Takahashi C. A., Lopez A. M. Crassulacean acid metabolism in epiphytic orchids: current knowledge, future perspectives / In: Najafpour M.M., editor. *Applied Photosynthesis*. InTech; Rijeka: 2012.
220. Khan M. R., Omoloso A. D. Antibacterial activity of *Galeola foliata*. *Fitoterapia*. 2004. Vol. 75. P. 494–496.
221. Kidwai P. An Illustrated Glossary of Technical Terms used in Stomatal Studies. Bishen Singh Mahendra Pal Singh, Dehradun. 1981.
222. Kohl F. G. Anatomisch-Physiologische Untersuchung der Kalksalze und Kislensäure in der Pflanze. Marburg, Germany. 1889.
223. Kong J. M., Goh N. K., Chia L. S., Chia T. F. Recent advances in traditional plant drugs and orchids. *Acta Pharmacol. Sin.* 2003. Vol. 24, № 1. P. 7–21.
224. Koopowitz H., Lavarack P. S., Dixon K. W. The nature of threats to orchid conservation. / In: K. W. Dixon, S. P. Kell, R. L. Barrett, P. J. Cribb, eds. *Orchid conservation*. Kota Kinabalu, Sabah: Natural History Publications. 2003. P. 25–42.
225. Körner C. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 1999. 359 p.
226. Körner C. The use of “altitude” in ecological research. *Trends in ecology and evolution*. 2007. Vol. 22. P. 569–574.
227. Körner C., Allison A., Hilscher H. Altitudinal variation in leaf diffusive conductance and leaf anatomy in heliophytes of montane New Guinea and their interrelation with microclimate. *Flora*. 1983. Vol. 174. P. 91–135.
228. Kovács A., Vasas A., Hohmann J. Natural phenanthrenes and their biological activity. *Phytochemistry*. 2008. Vol. 69, № 5. P. 1084–1110.
229. Kramer A., Hird A., Shaw K., Dosmann M., Mims R. Conserving North America's threatened plants: progress report on Target 8 of the global strategy for plant conservation. *Botanic gardens conservation international U. S., Glencoe, IL*. 2011. 48 p.
230. Kramer J. *Orchids, flowers of romance and mystery*. New York: Harry N. Abrams, INC., Publishers. 1975. 309 p.

231. Kress W. J., De Filippis R. A., Farr E., Kyi D. Y. Y. A checklist of the trees, shrubs, herbs and climbers of Myanmar. *Contributions from the United States National Herbarium*. 2003. Vol. 45. P. 1–590.
232. Krüger P. Die oberiridischen Vegetationsorgane der Orchideen in ihren Beziehungen zu Klima und Standort. *Flora*. 1883. Vol. 66. P. 435–523.
233. Kurzweil H., Lwin S. A guide to orchids of Myanmar. *Natural History Publications (Borneo)*. Sdn. Bhd., Kota Kinabalu, 2014. 196 p.
234. Lai C. C., Wang C. Y., Liu W. L., Huang Y. T., Hsueh P. R. Time to positivity of blood cultures of different *Candida* species causing fungaemia. *J. Med. Microbiol.* 2012. Vol. 61. P. 701–704.
235. Lawson T. Guard cell photosynthesis and stomatal function. *NewPhytol.* 2009. Vol. 181, № 1. P. 13–34.
236. Lestari N. K. D. Determining accurate harvesting times of *Coelogyne asperata* Lindl. seed capsules for propagation using tissue culture technique. *Acta Hortic.* 2015. Vol. 1078. P. 49–52. DOI: <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2015.1078.5>
237. Li C., Xu G., Zang R., Korpelainen H., Berninger F. Sex-related differences in leaf morphological and physiological responses in *Hippophaë rhamnoides* along an altitudinal gradient. *Free Physiology*. 2007. Vol. 27. P. 399–406.
238. Li C., Zhang X., Liu X., Luukkanen O., Berninger F. Leaf morphological and physiological responses of *Quercus aquifolioides* along an altitudinal gradient. *Silva Fenica*. 2006. Vol. 40, № 1. P. 5–13.
239. Li L., Ye D.-P., Niu M., Yan H.-F., Wen T.-L., Li S.-J. *Thuniopsis*: A New Orchid Genus and Phylogeny of the Tribe *Arethuseae* (Orchidaceae). *PLoS ONE*. 2015. Vol. 10, № 8. P. 1–14. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0132777>
240. Li R., Dao Z. L. A new species of *Coelogyne* (Orchidaceae) from western Yunnan, China. *Phytotaxa*. 2014. Vol. 162, № 2. P. 115–119. URL: <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.162.2.7>
241. Li R., Li H. *Coelogyne* Lindley. / In: Li, H. (ed.). *Flora Yunnanica*. Science Press, Beijing, 2003. Vol. 14. P. 511–530.
242. Lin T. H., Chang S. J., Chen C. C., Wang J. P., Tsao L. T. Two phenanthraquinones from *Dendrobium moniliforme*. *J. Nat. Prod.* 2001. Vol. 64. P. 1084–1086.
243. Lin Y. L., Chen W. P., Macabalang A. D. Dihydrophenanthrenes from *Bletilla formosana*. *Chem. Pharm. Bull.* 2005. Vol. 53. P. 1111–1113.
244. Lindley J. *Collectanea Botanica*. Richard & Arthur Taylor, Shoe-Lane, London, 1821. 41 p.

245. Lindley J. *Orchidearum sceletos*. R. Taylor, London, 1826. 27 p. / Reprint in *Linnaea*. 1827. Vol. 2. P. 527–532.
246. Lindley J. The Genera and Species of Orchidaceous Plants. London : Ridgways, 1830–1840. 553 p.
247. Link H. F. Bemerkungen iiber den Bau der Orchideen, besonders der Vandeen. *Botanische Zeitung*. 1849. Vol. 7. P. 745–750.
248. Liu Q. F., Zhao W. M. A new dedonbrine-type alkaloid from *Dendrobium nobile*. *Chin. Chemical Lett.* 2003. Vol. 14. P. 278–279.
249. Liu Q., Chen J., Corlett R. T. Orchid conservation in the biodiversity hotspot of southwestern China. *Conserv. Biol.* 2015. Vol. 29. P. 1563–1572.
250. Liu Z. J., Chen L. J., Liu K. W., Li L. Q., Rao W. H., Zhang Y. T., Tang G. D., Huang L. Q. Adding Perches for Cross-Pollination Ensures the Reproduction of a Self-Incompatible Orchid. *PLoS ONE*. 2013. Vol. 8, № 1. e53695. URL: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0053695>
251. Lok A. F. S. L., Ang W. F., Chong K. Y., Yeo C. K., Tan H. T. W. Rediscovery in Singapore of *Coelogyne rochussenii* DeVriese (Orchidaceae). *Nature in Singapore*. 2011. Vol. 4. P. 49–53.
252. Luo H., Lin S., Ren F., Wu L., Chen L., Sun Y. Antioxidant and antimicrobial capacity of Chinese medicinal herb extracts in raw sheep meat. *J. Food Protection*. 2007. Vol. 70. P. 1440–1445.
253. Luo Y. B., Jia J. S., Wang C. L. A general review of the conservation status of Chinese orchids. *Biodivers. Sci.* 2003. Vol. 11. P. 70–77.
254. Ma J. F., Yamaji N. A cooperative system of silicon transport in plants. *Trends Plant Sci.* 2015. Vol. 20. P. 435–442. DOI: 10.1016 / j.tplants.2015.04.007
255. Ma J. F., Yamaji N., Mitani-Ueno N. Transport of silicon from roots to panicles in plants. *Proc. Jpn. Acad. Ser. B Phys. Biol. Sci.* 2011. Vol. 87, № 7. P. 377–385. DOI: 10.2183/pjab.87.377
256. Majumder P. L., Banerjee S., Maiti D. C. Stilbenoids from the orchids *Agrostophyllum callosum* and *Coelogyne flaccida*. *Phytochem.* 1995. Vol. 39. P. 649–653.
257. Majumder P. L., Banerjee S., Pal S. Four new stilbenoids from the orchids *Coelogyne ochracea* and *Coelogyne cristata*. *J. Indian Chem Soc.* 2011. Vol. 88. P. 1293–1304.
258. Majumder P. L., Lahiri S., Mukhoti N. Four stilbenoids from the orchid *Agrostophyllum khasianum*. *Phytochemistry*. 1996. Vol. 42. P. 1157–1161.

259. Majumder P. L., Sen S., Majumder S. Phenanthrene derivatives from the orchid *Coelogyne cristata*. *Phytochem.* 2001. Vol. 58. P. 581–586.
260. Mambe F. T., Na-Iya J., Fotso G. W., Ashu F., Ngameni B., Ngadjiu B. T., Beng V. P., Kuete V. Antibacterial and Antibiotic Modifying Potential of Crude Extracts, Fractions, and Compounds from *Acacia polyacantha* Willd. against MDR Gram-Negative Bacteria *Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine*. 2019. URL: <https://doi.org/10.1155/2019/7507549>
261. Marasini R., Joshi S. Antibacterial and Antifungal Activity of Medicinal Orchids Growing in Nepal. *J. Nepal Chem. Soc.* 2012. Vol. 29. P. 104–109. URL: <https://doi.org/10.3126/jncs.v29i0.9259>
262. Martinez-Cabrera D, Terrazas T., Ochoterena H. Foliar and petiole anatomy of tribe *Hamelieae* and other *Rubiaceae*. *Annals Missouri Botanical Garden*. 2009. Vol. 96. P. 133–145.
263. Mashayekhi S, Columbus J. T. Evolution of leaf blade anatomy in *Allium* (*Amaryllidaceae*) subgenus *Amerallium* with a focus on the North American species. *Am J Bot.* 2014. Vol. 101, №1. P. 63–85. DOI: 10.3732/ajb.1300053.
264. Maunder M., Higgs S., Culham A. The effectiveness of botanic garden collections in supporting plant conservation: a European case study. *Biodivers. Conserv.* 2001. Vol. 10. P. 383–401.
265. Mitra A., Dutta S., Nath Mandal D., Bhattacharyya D., Hazra J. Chemical Characterization and Antibacterial activity of Swarna Jibanti (*Coelogyne cristata* Lindl.). *Int. J. Ayu. Pharm. Chem.* 2015. Vol. 3, №2. P. 299–315.
266. Möbius M. Über den anatomischen Bau der Orchideenblätter und dessen Bedeutung für das System dieser Familie. *Jb. Wiss. Bot.* 1887. Vol. 18. P. 530–607.
267. Moin S., Shibu S. B., Wesley S. P., Devi C. B. Bioactive potential of *Coelogyne stricta* (D. Don) Schltr.: An ornamental and medicinally important orchid. In *Journal of Pharmacy Research*. 2012. Vol. 5, №. 4., P. 2191–2196.
268. Møller J. D., Rasmussen H. Stegmata in *Orchidales*: Character state distribution and polarity. *Bot. J. Linn. Soc.* 1984. Vol. 89. P. 53–76. URL: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1984.tb01000.x>
269. Na G. X., Wang T. S., Yin L., Pan Y., Guo Y. L., LeBlanc G. A., Reinecke M. G., Watson W. H., Krawiec M. Two pimarane diterpenoids from *Ephemerantha lonchophylla* and their evaluation as modulators of the multidrug resistance phenotype. *J. Nat. Prod.* 1998. Vol. 61. P. 112–115.



270. Namoff S., Husby C. E., Francisco-Ortega J., Noblick L. R., Lewis C. E., Griffith M. P. How well does a botanical garden collection of a rare palm capture the genetic variation in a wild population? *Biol. Conserv.* 2010. Vol. 143. P. 1110–1117.
271. Nazarov V. V. Pollination of *Steveniella satyriodes* (Orchidaceae) by wasps (Hymenoptera, Vespoidea) in the Crimea. *Lindleyana.* 1995. Vol. 10. P. 109–114.
272. Negri C. E., Gonçalves S. S., Xafranski H., Bergamasco M. D., Aquino V. R., Castro P. T., Colombo A. L. Cryptic and rare *Aspergillus* species in Brazil: prevalence in clinical samples and *in vitro* susceptibility to triazoles. *J. Clin. Microbiol.* 2014. Vol. 52, № 10. P. 3633–3640.
273. Nepi M. Nectary structure and ultrastructure. / Ed. S. W. Nicolson, M. Nepi, E. Pacini. *Nectaries and Nectar.* Springer, Dordrecht, The Netherlands, 2007. P. 129–166.
274. Newman D. J., Cragg G. M. Natural products as sources of new drugs over the 30 years from 1981 to 2010. *Journal of Natural Products.* 2012. Vol. 75. P. 311–335.
275. Njateng G. S., Du Z., Gatsing D., Mouokeu R. S., Liu Y., Zang H. X., Gu J., Luo X., Kuate J. R. Antibacterial and antioxidant properties of crude extract, fractions and compounds from the stem bark of *Polyscias fulva* Hiern (Araliaceae). *BMC Complement. Altern. Med.* 2017. Vol. 17, № 1. P. 17–99.
276. Ntombeziningi S. M. Antimicrobial activity testing of traditionally used plants for treating wounds and sores at Ongoye area KwaZulu-Natal, South Africa. *M.Sc. thesis.* Submitted to department of Biochemistry and Microbiology University of Zululand. 2009. 145 p.
277. O'Byrne P. Lowl and Orchids of Papua New Guinea. *Coelogyinae: 70–79.* Singapore Botanic Gardens, Singapore, 1994. 584 p.
278. Okoth D. A., Chenia H. Y., Koorbanally N. A. Antibacterial and antioxidant activities of flavonoids from *Lanneaalata* (Engl.) Engl. (Anacardiaceae). *Phytochem. Lett.* 2013, Vol. 6. P. 476–481.
279. Oldfield S. Plant conservation: facing tough choices. *BioScience.* 2010. Vol. 60, № 10. P. 778–779. DOI: <https://doi.org/10.1525/bio.2010.60.10.2>
280. Oliveira P. M. F., Semir J., Mello Pinna G., Felix L. Taxonomic separation of the genera *Prosthechea* and *Encyclia* (Laeliinae: Orchidaceae) using leaf and root anatomical features. *Bot. J. Linn. Soc.* 2003. Vol. 143. P. 293–303.
281. Ong P. T., O'Bryne P., Saw L. G., Chung R. C. K. Checklist of orchids of Peninsular Malaysia. Perpustakaan Negara Malaysia. Kuala Lumpur, Malaysia, 2017. № 136. 169 p.

282. Panda A. K., Mandal D. The folklore medicinal orchids of Sikkim. *Ancient Sci. Life*. 2013. Vol. 33. P. 92–96.
283. 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. URL: <https://doi.org/10.5897/AJPS2013.1031>.
284. Pearce N. R., Cribb P. J. The orchids of Bhutan. Royal Botanic Garden Edinburgh, Edinburgh, 2002. 643 p.
285. Pelsner P. B., Gravendeel B., de Vogel E. F. Revision of *Coelogyne* section *Fuliginosae* (Orchidaceae). *Blumea*. 2000. Vol. 45. P. 253–273.
286. Pence V. *In Vitro* Methods and the Challenge of Exceptional Species for Target 8 of the Global Strategy for Plant Conservation. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 2013. Vol. 99, № 2. P. 214–220.
287. Peng J., Xu Q., Xu Y., Qi Y., Han X., Xu L. A new anticancer dihydroflavanoid from the root of *Spiranthes australis* (R. Brown) Lindl. *Nat. Prod. Res.* 2007. Vol. 21. P. 641–645.
288. Perez Gutierrez R. M. Orchids: A review of uses in traditional medicine, its phytochemistry and pharmacology. *Journal of Medicinal Plants Research*. 2010. Vol. 4, № 8. P. 592–638. DOI: <https://doi.org/10.5897/JMPR10.012>
289. Perlroth J., Choi B., Spellberg B. Nosocomial fungal infections: Epidemiology, diagnosis, and treatment. *Med. Mycol.* 2007. Vol. 45, № 4. P. 321–346.
290. Pfitzer E. Entwurf einer natürlichen Anordnung der Orchideen. Heidelberg : Carl Winter's Universitätsbuchhandlung. 1887.
291. Pfitzer E., Kraenzlin F. *Coelogyne*. / In: Engler, H.G.A. (ed.) Das Pflanzenreich, Heft 32. Akademie Verlag, Berlin, 1907. P. 20–82.
292. Pinelli L. A., Montandon A. A., Corbi S. C., Moraes T. A., Fais L. M. Ricinus communis treatment of denture stomatitis in institutionalised elderly. *J. Oral Rehabil.* 2013. Vol. 40, № 5. P. 375–380.
293. Porembski S., Barthlott W. Velamen radicum micromorphology and classification of Orchidaceae. *Nordic Journal of Botany*. 1988. Vol. 8, № 2. P. 117–137. DOI: 10.1111/J.1756-1051.1988.TB00491.X
294. Pospíšilová J., Ticha I., Kadleček P. Acclimatization of micropropagated plants to *ex vitro* conditions. *Biologia plantarum*. 1999. Vol. 42, № 4. P. 481–497.
295. Pramanick D. D. Pharmacognostic studies on the pseudobulb of *Coelogyne cristata* Lindl. (Orchidaceae) – An epiphytic orchid of ethno-medicinal importance. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*. 2016. Vol. 5, № 1. P. 120–123.

296. Prasad R., Koch B. Antitumor activity of ethanolic extract of *Dendrobium formosum* in T-cell lymphoma: an *in vitro* and *in vivo* study. In *Biomed. Res. Int.* 2014. Vol. 2014. p. 753451. URL: <https://doi.org/10.1155/2014/753451>.
297. Pridgeon A. M. Culture Column – Hollow Females. *Amer. Orchid. Soc. Bull.* 1986. Vol. 55, № 6. 573 p.
298. Pridgeon A. M., Stern W. L. Vegetative anatomy of *Myoxanthus* (Orchidaceae). *Selbyana*. 1982. Vol. 7, № 1. P. 55–63. URL: <http://www.jstor.org/stable/41759565>
299. Pridgeon A., Cribb P. J., Chase M. W., Rasmussen F. *Genera Orchidacearum: Volume 4: Epidendroideae* (Part 1). Oxford University Press. 2006. 672 p.
300. Primack R. B. Longevity of individual flowers. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1985. Vol. 16. P. 15–37. URL: <https://doi.org/10.1146/annurev.es.16.110185.000311>
301. Qasem J. R., Foy C. L. Weed allelopathy, its ecological impact and future prospects. *J. Crop. Prod.* 2001. Vol. 4. P. 43–119. URL: [http://dx.doi.org/10.1300/J144v04n02\\_02](http://dx.doi.org/10.1300/J144v04n02_02)
302. Qiu H., Tang W., Tong X., Ding K., Zuo J. Structure elucidation and sulfated derivatives preparation of two alpha-d-glucans from *Gastrodia elata* Bl. and their anti-dengue virus bioactivities. *Carbohydrate Res.* 2007. Vol. 342. P. 2230–2236.
303. Rao P. R. M., Isaiah J. M., Khasim S. M. Vegetative anatomy of *Panisea uniflora* Lindl. *J. Orchid Soc. India.* 1988. Vol. 2, №1–2. P. 1–7.
304. Rao P. R. M., Khasim S. M. Anatomy of some members of (Orchidaceae). *Phytomorphology.* 1987 a. Vol. 37, № 2–3. P. 191–199.
305. Rao P. R. M., Khasim S. M. Evolutionary trends in growth habit and vegetative anatomy of Indian orchids. *J. Orchid Soc. India.* 1987 b. Vol. 1. № 1-2. P. 57–70.
306. Rao P. R. M., Khasim S. M., Isaiah J. M. Vegetative anatomy in some Orchidaceae: Subfamily Epidendroideae. *J. Orchid Soc. India.* 1991. Vol. 5, № 1–2. P. 85–91.
307. Rasmussen F. N., Johansen B. Carpology of orchids. *Selbyana.* 2006. Vol. 27. P. 44–53. DOI: 10.2307/41760259
308. Rasmussen H. N. Orchidstomata – structure, differentiation, function, and phylogeny. *Orchidbiology: Reviews and perspectives, IV* / Ed. J. Arditti Comstock Publishing Associates, Ithaca, NY. 1987. P. 105–138.
309. Rasmussen H. N. Terminology and classification of stomata and stomatal development – a critical survey. *Bot. J. Linn. Soc.* 1981. Vol. 83. P. 199–212.
310. Rasmussen H. N. *Terrestrial Orchids: From Seed to Mycotrophic Plant.* Cambridge University Press. Cambridge, 1995. 444 p.

311. Rasmussen H. N. The vegetative architecture of Orchids. *Lindleyana*. 1986. Vol. 1, № 1. P. 42–50.
312. Rentoul J. N. Growing Orchids. Book Four. The Australasian Families. Portland, Oregon: Timber Press, 1985. 190 p.
313. Rusea G., Yong C. S., Abdullah J. O., Yoh K. H. Phylogenetic of the Orchid Genus *Coelogyne* Inferred from Morphological Characteristics and Internal Transcribed Spacer (ITS) Sequence Data. *Preprints*. 2020. P. 1–23. DOI: 10.20944/preprints202011.0589.v1
314. Sailo N., Rai D., De L. C. Physiology of Temperate and Tropical Orchids-An Overview. *Int. J. of scien. res.* 2014. Vol. 3, № 12. P. 3–8.
315. Sandoval-Zapotitla E., Terrazas T. Leaf anatomy of 16 taxa of the *Trichocentrum* clade (Orchidaceae: Oncidiinae). *Lindleyana*. 2001. Vol. 16. P. 81–93.
316. Sanford W. W., Adanlawo I. Velamen and exodermis characters of West African epifitic orchids in relation to taxonomic grouping and habitat tolerance. *Bot. Journ. Linn. Soc.* 1973. Vol. 66, № 4. P. 307–321.
317. Sardi J. C. O., Scorzoni L., Bernardi T., Fusco-Almeida A. M., Mendes Giannini M. J. S. *Candida* species: current epidemiology, pathogenicity, biofilm formation, natural antifungal products and new therapeutic options. *Journal of Medical Microbiology*. 2013. Vol. 62. P. 10–24.
318. Satish M. N., Abhay P. S., Chen-Yue L., Chao-Lin K., Hsin-Sheng T. Studies on tissue culture of Chinese medicinal plant resources in Taiwan and their sustainable utilization. *Bot. Bull. Acad. Sin.* 2003. Vol. 44. P. 79–98.
319. Schiestl F. P. On the success of a swindle: pollination by deception in orchids. *Naturwissenschaften*. 2005. Vol. 92. P. 255–264.
320. Seidenfaden G. Orchid Generain Thailand. III. *Coelogyne* Lindl. *Dansk Botanisk Arkiv*. Kobenhavn, 1975. Vol. 29, № 4. P. 1–350.
321. Seidenfaden G. The Orchids of Indochina. *OperaBotanica*. Copenhagen, 1992. № 114. 502 p.
322. Seidenfaden G., Wood J. The orchids of Peninsular Malaysia and Singapore. Singapore: Olsen&Olsen. Fredensborg, 1992. 779 p.
323. Sharma C., Irshad S., Khatoon S., Arya K. R. Pharmacognostical evaluation of India folk-traditional plant *Coelogyne cristata* and *Pholidota articulate* used for healing frectures. *India Journal of Experimental Biology*. 2017. Vol. 55. P. 662–627.
324. Sharma C., Mansoori M. N., Dixit M., Shukla P., Kumari T., Bhandari S. P., Narender T., Singh D., Arya K. R. Ethanolic extract of *Coelogyne cristata* Lindley

- (Orchidaceae) and its compound coeligin promote osteoprotective activity in ovariectomized estrogen deficient mice. *Phytomedicine*. 2014. Vol. 21, №12. P. 1702–1707.
325. Shibu S. B., Devi C. B., Moin S., Wesley S. P. Evaluation of bioactive potential of *Coelogyne nervosa* A. Rich. – an endemic medicinal orchid of Western Ghats, India. *Asian Journal of Pharmaceutical and Clinical Research*. 2013. Vol. 6, №. 1. P. 114–118.
326. Shih C. C., Wu Y. W., Hsieh C. C., Lin W. C. Effect of *Anoectochilus formosanus* on fibrosis and regeneration of the liver in rats. *Clin. Exp. Pharmacol. Physiol.* 2004. Vol. 31. P. 620–625.
327. Sierra S. E. C., Gravendeel B., de Vogel E. F. Revision of *Coelogyne* section *Verrucosae* (Orchidaceae): a new sectional delimitation based on morphological and molecular evidence. *Blumea: Biodiversity, Evolution and Biogeography of Plants*. 2000. Vol. 45, № 2. P. 275–318.
328. Silvera K., Santiago L. S., Winter K. Distribution of crassulacean acid metabolism in orchids of Panama: evidence of selection for weak and strong modes. *Funct. Plant Biol.* 2005. Vol. 32. P. 397–407.
329. Singh S., Singh A. K., Kumar S., Kumar M., Pandey P. K., Singh M. C. K. Medicinal properties and uses of orchids: a concise review. In *Elixir Appl. Bot.* 2012. Vol. 52. P. 11627–11634.
330. Singh V., Singh H. Organization of Stomatal Complex in some *Orchidaceae*. *Cur. Sci. Vol.* 1974. Vol. 43, № 15. P. 490–491.
331. Smith M. J., Brodie C., Kowalczyk J., Michnowicz S., McGough H. N., Roberts J. A. CITES Orchid Checklist. For the genera: *Aerides*, *Coelogyne*, *Compartmentia*, and *Masdevallia*. Kew: Royal Botanic Gardens. 2006. Vol. 4. 177 p.
332. Solereder H., Meyer F. Systematische Anatomieder Monokotyledonen, VI. *Microspermae*. Borntraeger Verlag, Berlin, Germany. 1930. P. 92–242.
333. Sonowal J., Baruah A. Foliar epidermis of twenty orchid species from North East India with emphasis to their taxonomy. *Pleione*. 2010. Vol. 4, № 2. P. 163–171.
334. Sosa V., Platas T. Extinction and persistence of rare orchids in Veracruz, Mexico. *Conservation Biology*. 1998. Vol. 12. P. 451–455.
335. Sparrow O. Orchids in the Nepal Himalaya, distribution and ecology. *Orchid Rev.* 1995. Vol. 103, № 1. P. 305–313.
336. Stern W. L. Anatomy of the *Monocotyledons*. Volume X: *Orchidaceae*. Oxford University Press, 2014. 288 p.

337. Stern W. L., Carlsward B. S. Comparative vegetative anatomy and systematics of *Laeliinae* (Orchidaceae). *Lankesteriana*. 2009. Vol. 8. P. 105–112.
338. Stern W. L., Carlsward B. S. Comparative vegetative anatomy and systematics of the *Oncidiinae* (Maxillarieae, Orchidaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 2006. Vol. 152. P. 91–107.
339. Stern W. L., Carlsward B. S. Vegetative constants in the anatomy of *Calypsoeae* (Orchidaceae). *Lankesteriana*. 2008. Vol. 8. P. 105–112.
340. Stern W. L., Judd W. S. Comparative anatomy and systematics of *Catasetinae* (Orchidaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 2001. Vol. 136. P. 153–178.
341. Stern W. L., Judd W. S. Systematic and comparative anatomy of *Cymbidieae* (Orchidaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 2002. Vol. 139. P. 1–27.
342. Stern W. L., Judd W. S., Carlsward B. S. Systematic and comparative anatomy of *Maxillarieae* (Orchidaceae, sans *Oncidiinae*). *Bot. J. Linn. Soc.* 2004. Vol. 144. P. 251–274.
343. Stern W. L., Morris M. W., Judd W. S.. Anatomy of the thick leaves in *Dendrobium* section *Rhizobium* (Orchidaceae). *Int. J. Plant Sci.* 1994. Vol. 155. P. 716–729.
344. Subedi A. New species, pollinator interactions and pharmaceutical potential of Himalayan orchids. Ph.D. Thesis, Leiden University, The Netherlands. 2011.
345. Subedi A., Chaudhary R. P., van Achterberg C., Heijerman T., Lens F., Van Dooren T. M., Gravendeel B. Pollination and protection against herbivory of Nepalese *Coelogyneae* (Orchidaceae). *American Journal of Botany*. 2011. Vol. 98, № 7. P. 1095–1103.
346. Suzuki S., Ma J. F., Yamamoto N., Hattori T., Sakamoto M., Umezawa T. Silicon deficiency promotes lignin accumulation in rice. *Plant Biotechnol.* 2012. Vol. 29, № 4. P. 391–394. URL: <https://doi.org/10.5511/plantbiotechnology.12.0416a>
347. Swarts N. D., Dixon K. W. Terrestrial orchid conservation in the age of extinction. *Annals of Botany*. 2009. Vol. 104. P. 543–556.
348. Swarts N., Dixon K. Conservation methods for terrestrial orchids. *J. Ross Publishing*. 2017. 240 p.
349. Szlachetko D. Genera et species *Orchidarium*. 1. *Polish Bot. J.* 2001. Vol. 46. P. 11–26.
350. Teoh E. S. Genus: *Calanthe* to *Cyrtosia*. In: *Medicinal Orchids of Asia*. Springer, Cham. 2016. P. 171–250. URL: [https://doi.org/10.1007/978-3-319-24274-3\\_9](https://doi.org/10.1007/978-3-319-24274-3_9)
351. The Genera and Species of Orchidaceous Plants / by John Lindley. London : Ridgways, Piccadilly. 1830–1840. P. 553.

352. Tippayasri P., Ngernsaengsaruy C. *Coelogyne phuhinrongklaensis* (Orchidaceae), a new species for Thailand. *Thai Forest Bulletin (Botany)*. 2012. Vol. 40. P. 125–129.
353. Tkachenko H. M., Buyun L. I., Osadowski Z., Kovalska L. A., Gyrenko O. G. The antimicrobial activity of ethanolic extract *Coelogyne brachyptera* Rchb. f. leaves (Orchidaceae). *Сборник тезисов XII Международной Пироговской научной медицинской конференции* (Москва, 17 марта 2017). Москва, 2017. С. 295–296.
354. Tkachenko H., Buyun L., Góralczyk A., Gyrenko O., Kovalska L., Osadowski Z. The antimicrobial activity of ethanolic extract obtained from leaves of *Coelogyne fimbriata* Lindl. (Orchidaceae). *Молодь і поступ біології*. XV Міжнародна наукова конференція студентів і аспірантів, присвячена 135 річниці від дня народження Я. Парнаса (Львів, 9–11 квітня 2019). Львів, 2019. С. 109–110.
355. Tkachenko H., Góralczyk A., Osadowski Z., Buyun L., Gyrenko O., Kovalska L. The antimicrobial potency of ethanolic extract obtained from leaves of *Coelogyne brachyptera* Rchb. f. (Orchidaceae). *Youth and progress of biology*. Program and Abstracts of XIV International Scientific Conference for students and PhD students, dedicated to the 185<sup>th</sup> anniversary from the birth day of B. Dybovsky (Lviv, April 10–12, 2018, Ukraine). 2018. P. 224–226.
356. Tkachenko H., Truchan M., Buyun L., Kovalska L., Gyrenko A. Antifungal efficacy of some orchids from *Coelogyne* Lindl. genus against *Candida albicans*. Theses of reports of the International scientific and practical conference of scientists, graduate students and students ‘Integrated protection and a quarantine of plants. The prospects of development in XXI century”, the National university of bioresources and environmental management of Ukraine (Kyiv, November, 19-20, 2015, Ukraine). 2015. P. 178–181.
357. Toscano de Brito A. L. V. Leaf anatomy of *Ornithocephalinae* (Orchidaceae) and related subtribes. *Lindleyana*. 1998. Vol. 13, № 4. P. 234–258.
358. Tremblay R. L. Trends in the pollination ecology of the *Orchidaceae* – evolution and systematics. *Canadian Journal of Botany*. 1992. Vol. 70. P. 642–650. URL: <https://doi.org/10.1139/b92-083>
359. Truong B. V., Dang V. S., Truong Q. T., Huong B. V., Ngan T. B., Cootes J. *Coelogyne longipes* Lindl., a new record for flora of Vietnam. *Tap chi Sinh hoc*. 2019. Vol. 41. P. 1–6. DOI: 10.15625/0866-7160/v41n2se1&2se2.14113
360. Tsaia C. F., Huang C. L., Lind Y. L. The neuroprotective effects of an extract of *Gastrodia elata*. *J. Ethnopharmacol.* 2011. Vol. 138. P. 119–125.

361. Tseng C. C., Shang H. F., Wang L. F., Su B., Hsu C. C., Kao H. Y., Cheng K. T. Antitumor and immunostimulating effects of *Anoectochilus formosanus* Hayata. *Phytomedicine*. 2006. Vol. 13. P. 366–370.
362. Tsui C., Kong E. F., Jabra-Rizk M. A. Pathogenesis of *Candida albicans* biofilm. *Pathog. Dis.* 2016. Vol. 74, № 4. P. 1–13. URL: <https://doi.org/10.1093/femspd/ftw018>
363. Van der Cingel N. A. An atlas of orchid pollination – America, Africa, Asia, Australia. Rotterdam, The Netherlands. Publishers: A. A. Balkema, 2001. 296 p.
364. Van der Pijl L., Dodson C. H.. Orchid flowers: their pollination and evolution. University of Miami Press, Coral Gables. 1966. 214 p.
365. Vandeputte P., Ferrari S., Coste A. T. Antifungal resistance and new strategies to control fungal infections. *Int. J. Microbiol.* 2012. P. 1–26. URL: <https://doi.org/10.1155/2012/713687>
366. Verhoef J., Beaujean D., Blok H., Baars A., Meyler A., van der Werken C., Weersink A. A Dutch approach to methicillin-resistant *Staphylococcus aureus*. *Eur. J. Clin. Microbiol. Infect. Dis.* 1999. Vol. 18, № 7. P. 461–466.
367. Vermeulen P. The system of the *Orchidales*. *Acta Botanica Neerlandica*. 1966. Vol. 15. № 1. C. 224–253.
368. Vicente M. F., Basilio A., Cabello A., Peláez F. Microbial natural products as a source of antifungals. *Clin. Microbiol. Infect.* 2003. Vol. 9. № 1. P. 15–32. URL: <https://doi.org/10.1046/j.1469-0691.2003.00489.x>
369. Volis S. Conservation utility of botanic garden living collections: Setting a strategy and appropriate methodology. *Plant Diversity*. 2017. Vol. 39, № 6. P. 365–372.
370. Wang J., Matsuzaki K., Kitanaka S. Stilbene derivatives from *Pholidota chinensis* and their anti-inflammatory activity. *Chem. Pharm. Bulletin*. 2006. Vol. 54. P. 1216–1218.
371. Wang L. F., Lin C. M., Shih C. M., Chen H. J., Su B., Tseng C. C., Gau B. B., Cheng K. T. Prevention of cellular oxidative damage by an aqueous extract of *Anoectochilus formosanus*. *Annales*. New York Academy of Sciences, 2005. Vol. 1042. P. 379–386.
372. Wang R., Yu G., He N., Wang Q., Xia F., Zhao N., Xu Z., Ge J. Elevation-related variation in leaf stomatal traits as a function of plant functional type: Evidence from Changbai Mountain, China. *PloS One*. 2014. Vol. 9, № 12. URL: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0115395>
373. Wang S. Y., Kuo Y. H., Chang H. N., Kang P. L., Tsay H. S., Lin K. F., Yang N. S., Shyur L. F. Profiling and characterization antioxidant activities in



- Anoectochilus formosanus hayata*. *J. Agric. Food Chemistry*. 2002. Vol. 50. P. 1859–1865.
374. Watanabe K., Tanaka R., Sakurai H., Iguchi K., Yamada Y., Hsu C. S., Sakuma C., Kikuchi H., Shibayama H., Kawai T. Structure of cymbidine A, a monomeric peptidoglycan-related compound with hypotensive and diuretic activities, isolated from a higher plant, *Cymbidium goeringii* (Orchidaceae). *Chemical Pharmaceutical Bulletin*. Vol. 55. P. 780–783.
375. Williams N. H. The Value of Plant Anatomy in Orchid Taxonomy / Ed. M. Ospina. Proc. 7<sup>o</sup> World Orchid Conference. Medellin, Colombia. 1974. P. 281–298.
376. Willmer C. M. Stomata. Longman Inc., New York, 1983. p. 166
377. Wood J. J., Beaman R. S., Beaman J. H. *Coelogyne papillosa* Ridl. In: The Plants of Mount Kinabalu. Royal Botanic Gardens, Kew. 1993. P. 144–145.
378. World Check list of Selected Plant Families (WCSP). Facilitated by the Royal Botanic Gardens. Kew. Published on the Internet. URL: <http://wcsp.science.kew.org/> Retrived 21 february 2021.
379. Wu B., He S., Pan Y. J. New dihydrodibenzoxepins from *Bulbophyllum kwangtungense*. *Planta Medica*. 2006. Vol. 72. P. 1244–1247.
380. Wu C. R., Hsieh M. T., Huang S. C., Peng W. H., Chang Y. S., Chen C. F. Effects of *Gastrodia elata* and its active constituents on scopolamine induced amnesia in rats. *Planta Medica*. 1996. Vol. 62. P. 317–321.
381. Wu H. S., Xu J. H., Chen L. Z., Sun J. J. Studies on anti-hyperglycemic effect and its mechanism of *Dendrobium candidum*. *Zhongguo Zhong Yao Za Zhi*. 2004. Vol. 29. P. 160–163.
382. Wu J. B., Lin W. L., Hsieh C. C., Ho H. Y., Tsay H. S., Lin W. C. The hepatoprotective activity of kinsenoside from *Anoectochilus formosanus*. *Phytotherapy Res*. 2007. Vol. 21. P. 58–61.
383. Yang B., Zhou S. S., Liu Q., Maung W. K., Li R., Quan R. C., Tan Y. H. *Coelogyne magnifica* (Orchidaceae), a new species from northern Myanmar. *PhytoKeys*. 2017. Vol. 88. P. 109–117. URL: [doi.org/10.3897/phytokeys.88.19861](https://doi.org/10.3897/phytokeys.88.19861)
384. Yemma J. J., Berk M. P. Chemical and physiological effects of *Candida albicans* toxin on tissues. *Cytobios*. 1994. Vol. 77, № 310. P. 147–158.
385. Yonzon R., Lama D., Bhujel R. B., Rai S. Orchid species diversity of Darjeeling Himalaya of India. *International Journal of Pharmacy & Life Sciences*. 2012 a. Vol. 3: P. 1533–1550.
386. Yonzon R., Lama D., Bhujel R. B., Rai S. Studies on the genetic diversity, distribution and current status of *Coelogyne* Lindl. (Orchidaceae) species of

- Darjeeling hills of West Bengal, India. *Int. J. Pharm. Bio. Sci.* 2012 b. Vol.2. P. 506–512.
387. Yoshikawa M., Murakami T., Kishi A., Sakurama T., Matsuda H., Nomura M., Matsuda H., Kubo M. Novel indole S,O-bisdesmoside, calanthoside, the precursor glycoside of tryptanthrin, indirubin, and isatin, with increasing skin blood flow promoting effects, from two *Calanthe* species (Orchidaceae). *Chem. Pharm. Bull.* 1998. Vol. 46. P. 886–888.
388. Yukawa T, Stern W. L. Comparative vegetative anatomy and systematics of *Cymbidium* (Cymbidieae: Orchidaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 2002. Vol. 138. P. 383–419.
389. Zarinkamar F. Density, size and distribution of stomata in different monocotyledons. *Pakistan J. Biol. Sci.* 2006. Vol. 9, № 9. P. 1650–1659.
390. Zhang F.-S., Lv Y.-L., Zhao Y., Guo S.-X. Promoting role of an endophyte on the growth and contents of kinsenosides and flavonoids of *Anoectochilus formosanus* Hayata, a rare and threatened medicinal Orchidaceae plant. *J. Zhejiang Univ. Sci. B.* 2013. Vol. 14, № 9. P. 785–792. Doi: 10.1631/jzus.B1300056
391. Zhang S. B., Chen W. Y., Huang J. L., Bi Y. F., Yang X. F. Orchid Species Richness along Elevational and Environmental Gradients in Yunnan, China. *PLoS One.* 2016. Vol. 10, № 11. P. 1–23. URL: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142621>
392. Zhang S., Yang., Li J., Qin J., Zhang W., Hiang W. Physiological diversity of orchids. *Plant Diversity.* 2018. Vol. 40, № 4. P. 196–208. DOI: 10.1016/j.pld.2018.06.003
393. Zhang X., Yang Z., Li Z. Zhang F., Hao L. De novo transcriptome assembly and co-expression network analysis of *Cynanchum thesioides*: Identification of genes involved in resistance to drought stress. *Elsevier.* 2019. Vol. 710. P. 375–386. URL: <https://doi.org/10.1016/j.gene.2019.05.055>
394. Zhou S. S., Tan Y. H., Jin X. H., Maung K. W., Myint Z., Li R., Quan R. C., Liu Q. *Coelogyne victoria-reginae* (Orchidaceae, Epidendroideae, Arethuseae), a new species from Chin State, Myanmar. *Phytokeys.* 2018. Vol. 98. P. 125–133. DOI: <https://doi.org/10.3897/phytokeys.98.23298>
395. Zotz G., Hietz P. The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. *J. of Exp. Bot.* 2001. Vol. 52, № 364. P. 2067–2078.