

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ ЦВЕТКОВ И СОЦВЕТИЙ
PAPHIOPEDILUM В СВЯЗИ С АДАПТАЦИЕЙ
К ТРОПИЧЕСКОМУ КЛИМАТУ ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

М.Н. ТЕЛЕПОВА-ТЕКСЬЕ¹, В.Е. ХАРЧЕНКО²

¹Национальный музей естественной истории, Париж, Франция (telepova@gmail.com)
²ГОУ ЛНР «Луганский национальный аграрный университет» (viktoriaharchenko@rambler.ru)

THE STRUCTURAL FEATURES
OF *PAPHIOPEDILUM* FLOWERS AND INFLORESCENCES
AS ADAPTATION TO EAST ASIAN TROPICAL CLIMATE

M.N. TELEPOVA-TEXER¹, V.E. KHARCHENKO²

¹MNHN, Paris (telepova@gmail.com)

²SEI LPR «Lugansk National Agrarian University» (viktoriaharchenko@rambler.ru)

Резюме. Проанализировано развитие цветков и соцветий *Paphiopedilum* с целью выявления путей их адаптаций к тропическому климату Восточной Азии. Результаты исследований показали, что цветки *Paphiopedilum* располагаются одиночно или в соцветиях (монохазий, извилина, кисть). Цветки *Paphiopedilum* имеют варьирующую окраску, но постоянную структуру. Число элементов околоцветника кратно 2. Лепесток, образовавшийся из двух трансформировавшихся адаксиальных тычинок, защищает фертильные тычинки от дождя и солнца. Андроецей состоит из двух групп тычинок, которые имеют сросшиеся тычиночные нити и по 4 пыльника. Структура андроецей имеет решающее значение для репродуктивной стратегии *Paphiopedilum*, а окраска и расположение цветков носят характер частных приспособлений. Полученные результаты являются поводом для пересмотра существующих представлений о эволюции цветков и соцветий Orchidaceae.

Ключевые слова: цветок, соцветие, тычинки, *Paphiopedilum*, Orchidaceae.

Abstract. We analyzed the development of flowers and inflorescences of *Paphiopedilum*, for identify their adaptation to tropical climate of East Asia. *Paphiopedilum* form single flowers or inflorescences (monochasium, helicoids cyme and raceme). Flowers of *Paphiopedilum* have variable coloration, but a constant structure. Here showed multiple of 2 in elements of perianth. One of petal, witch protects from rain and sun fertile stamens and the stigma, has been formed from two transformed adaxial stamens. Androecium include two groups of stamens, which have fused the filaments of stamens and was formed each 4 anthers. The structure of androecium appears to be crucial for reproductive strategy of *Paphiopedilum* while the color and arrangement of flowers seemingly are just particular adaptations. Our observations suggest the necessity of revising the traditional views on the evolution of flowers and inflorescences in Orchidaceae.

Key words: flower, inflorescence, stamens *Paphiopedilum*, Orchidaceae.

Решающее значение для адаптации Angiospermae к условиям среды имеет структуры цветков и их расположение. Орхидеи рода *Paphiopedilum* Pfitzer издавна привлекали внимание исследователей [Eichler, 1875; Hooker, 1923; Dressler, 1993; Cribb, 1997 и др.]. Однако, в отношении структуры их цветков не существует единого мнения [Pridgeon et al., 2006, Telepova et al., 2016]. *Paphiopedilum* является крупнейшим родом подсемейства *Cypripedioideae* и насчитывает 96 видов [Yan-Yan et al., 2015]. Большинство этих видов описаны на основании морфологических различий, без использования генетического критерия. Неудивительно, что систематика рода постоянно оспаривается и изменяется. Кроме того, существуют тысячи сортов и гибридов, у которых окраска цветков широко варьирует, так как её новообразования обусловлены множественным взаимодействием генов. Для большинства районов произрастания *Paphiopedilum* характерен субтропический или тропический климат с обильными осадками летом и сухой зимой. Восточная Азия, откуда происходят *Paphioperilum*, имеет множество орографических преград, которые способствует формированию самых разнообразных экологических ниш, благоприятствующих сохранению форм внутривидовой изменчивости. Известно, что условия среды оптимальны в центре происхождения вида, но по мере удаления от него они остаются благоприят-

ными только для некоторых из них, остальные элиминируются отбором [Майер 1970]. Наши исследования были посвящены анализу развития цветков и соцветий *Paphiopedilum* с целью выявления морфологических признаков, имеющих существенное значение для адаптации к климату тропической Азии.

Изучение цветков и соцветий *Paphiopedilum* Pfitzer мы проводили на основании экспедиционных сборов в Камбодже, Вьетнаме и Лаосе (2003–2017 гг.) и на растениях оранжерей из Музея Естественной Истории г.Парижа, Ботанического института им. В.Л. Комарова г. Санкт-Петербурга, Ботанического сада-института г. Владивостока и Ботанического сада г. Донецка. Морфогенез цветков и соцветий был изучен у 6 видов: *P. appletonianum* (Gower) Rolfe, *P. insigne* (Wall. ex Lindl.) Pfitzer, *P. malipoense* Chen & Tsi., *P. primum* M.W. Wood & P. Taylor, *P. sukhakulii* Schoser & Senghas и *P. villosum* (Lindl.) Pfitzer. Морфологию и микроструктуру цветка изучали при помощи микроскопов: Primo Star, стереомикроскопа Stemi 2000С в ДВО РАН г. Владивостока, а также сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) в Музее Естественной Истории г. Парижа (Франция).

Структура соцветия. В период цветения из розетки листьев *Paphiopedilum*, обычно, вырастает длинный цветонос (4–60 см) на верхушке которого формируется одиночный цветок или соцветие монохазий (рис. 1–10). В условиях субэкваториального климата, растения *Paphiopedilum* могут образовывать соцветия извилина или кисть (из 12–30 цветков). Например, у *P. primum* структура соцветия формируется в течение всего года и его цветки открываются по одному. В ходе его развития можно проследить следующие стадии: монохазий (одиночный цветок) → сложный монохазий (извилины) → кисть (образуется после выпрямления оси у соцветия извилины). При неблагоприятных условиях среды (резкое похолодание, дождь, туман и пр.) или в условиях оранжереи (при дефиците освещения, низкой влажности воздуха и пр.) структура соцветия может остановиться на более ранней стадии формирования, чем в природе. Следовательно, расположение цветков может быть использовано для выявления частных приспособлений.

Структура цветка. *Paphiopedilum* имеет зигоморфные цветки с нижней синкарпной завязью из 3 плодолистиков. Столбик пестика отклоняет рыльце от вертикальной оси на угол около 90° и придаёт ей горизонтальное положение, в результате, рыльце пестика повернуто вниз (рис. 1, 3). Верхний сегмент рыльца пестика развит больше, чем боковые. Таким образом, наблюдается гетеротопия, которая проявляется и во всех остальных элементах цветка в большей или меньшей степени. Околоцветник у всех видов *Paphiopedilum* расположен у основания столбика. Он включает два круга чашелистиков и один круг неравномерно развитых лепестков (рис. 1–3). Чашелистики располагаются попарно и накрестсупротивно. Два чашелистика расположены по вертикали и ещё два – по горизонтали. Лепестки (губа и т.н. стаминодий) закладываются в цветке на одном уровне. Окраска элементов околоцветника у разных видов *Paphiopedilum* варьирует от белой до тёмно-зелёной и вишнёвой. Чашелистики внутреннего круга и лепесток, образующий губу, могут иметь одинаковую или дифференцированную окраску, пятнистую или распределённую в соответствии с жилкованием. Варианты окраски околоцветника свидетельствуют о том, что она формируется на фоне множественного взаимодействия генов, регулирующих синтез хлорофиллов и антоцианов. Особого внимания заслуживает лепесток цветка, который формируется супротивно губе и прирастает к верхней (адаксиальной) стороне столбика пестика; он защищает тычинки и рыльце пестика от дождя и прямых солнечных лучей, подобно зонтику. В ряде морфологических описаний его характеризуют как «стаминодий» (рис. 2). Однако, учитывая, что в цветке он имеет общее заложение с губой, довольно крупные размеры (около 1 см) и выполняет защитную функцию для генеративных органов, мы полагаем, что ему больше соответствует морфологическое определение лепестка, чем стаминодия. Тычинки *Paphiopedilum* прирастают к основанию столбика пестика (рис. 10).



D. Storez. HT 102

Рис. 1–10. Растение *P. primulinum*: 1 – цветок с плодonoжкой и брактеей (вид сзади); 2 – лепесток, прикрывающий рыльце пестика и тычинки («стаминодий»); 3 – элементы околоцветника и лепестки (вид спереди); 4 – тычинки в бутоне вокруг рыльца пестика; 5 – рыльце пестика и тычинки на фоне лепестка, закрывающего вход в губу; 6 – репродуктивные органы цветка (вид сбоку); 7 – соцветие извилины; 8 – бутон; 9 – прикорневая розетка листьев; 10 – расположение пестика и тычинок по отношению к губе (вид сбоку) (аналитический рисунок MT102, D. Storez).

У разных видов *Paphiopedilum* тычиночные нити сдвоенны в большей или меньшей степени и несут по 4 пыльника. После созревания пыльники сливаются в общую гелеобразную массу, которая по мере высыхания становится воскообразной. В результате, на момент открытия цветка, создаётся впечатление, что тычинок две. Расположение пыльников видоспецифично (рис. 11). Таким образом, андроцей состоит из двух групп попарно сросшихся тычинок.

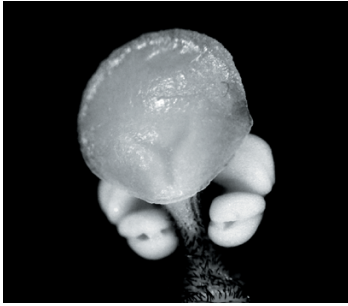
Формула цветка. Цветки *Paphiopedilum* могут быть описаны диаграммой (рис. 12) и формулой: $\downarrow \text{♀} \text{♂} \text{K}_{2+2} \text{C}_{01} \text{labellum}+1 \text{A}_{(2)+(2)} \text{G}_{(3)}$. В случаях, когда окраску элементов околоцветника невозможно разграничить на чашечку и венчик, околоцветник является простым, венчиковидным или чашечковидным, соответственно формула должна быть преобразована следующим образом: $\downarrow \text{♀} \text{♂} \text{P}_{2+2+1} \text{labellum}+1 \text{A}_{(2)+(2)} \text{G}_{(3)}$.

Генезис элементов

цветка. Происхождение элементов цветка крайне важно для понимания его морфологии и эволюционных тенденций. Морфологическое описание цветков *Paphiopedilum* сильно варьирует у разных авторов.

Hooker [1923], полагал, что их цветки формируют два круга попарно расположенных чашелистиков, а Eichler [1875] считал, что чашелистиков 3, из которых 2 – сростаются в синсепаль. Однако, какое число элементов околоцветника 3 или 2 было плезиморфным состоянием пока ещё не доказано.

Развитие структуры андроеца у *Paphiopedilum* может быть наглядно описано при помощи теории филэмбриогенеза Северцова [1945]. На начальных стадиях (в ходе архаллаксиса) развития цветка происходит попарное слияние тычиночных бугорков, затем на адаксиальной паре тычиночные нити преобразуются в лепесток (в ходе девиации – на средней стадии), а на латеральных парах тычинок пыльники сливаются (в ходе анаболии – на заключительной стадии). Такая трактовка морфогенеза цветков у *Paphiopedilum* согласуется с выводами Meeuse [1966], относительно того, что у зигоморфных цветков, часто наблюдается смещение тычинок, а сростанию органов, обычно предшествует их частичная редукции. Мы не можем согласиться с мнением P.J. Rudall и P.J. Bateman [2004], которые исследовали структуру андроеца у *Orchidaceae*, и пришли к выводу о подавлении 3–5 из



11



12

Рис. 11–12. *Paphiopedilum*: 11 – рыльце пестика в окружении тычинок; 12 – формула цветка.

предполагаемых 6 тычинок. Результаты наших исследований свидетельствуют о том, что все 6 тычинок закладываются в бутоне и в лишь преобразуются в ходе морфогенеза, который в экстремальных условиях приводит даже к избыточному количеству тех или иных органов цветка [Telerova-Texier, 2010]. С появлением ABC модели генетической регуляции цветка, всё чаще встречаются работы, в которых проводится анализ возможной его генетической регуляции. Согласно этой модели, гены группы А контролируют формирование чашелистиков и лепестков, группы В – лепестков и тычинок, а группы С – тычинок и пестиков [Coen, Meyerowitz, 1991]. Таким образом, появление переходных форм между лепестками и тычинками может быть связано с варьированием уровня экспрессии генов группы В. Согласно исследованиям Soltis et al. [2007], ABC модель хорошо отражает развитие цветков для большинства Eudicots, но должна быть модифицирована для Monocots, к числу которых принадлежат Orchidaceae. Развитие цветка *Paphiopedilum* начинается с формирования завязи, следовательно, с экспрессии генов группы С и только затем формируется околоцветник и андроец, как результат экспрессии генов групп А и В.

У *Paphiopedilum* число цветков варьирует под влиянием условий среды, а окраска околоцветника изменяется в результате множественного взаимодействия генов, но при этом структура андроеца не меняется. Таким образом, для репродуктивной стратегии *Paphiopedilum* структура андроеца должна иметь решающее значение, а окраска и расположение цветков несут характер частных приспособлений.

ЛИТЕРАТУРА

- Майр Э. 1970. Популяции, виды и эволюция М.: Мир: 460 с.
- Северцов А.Н. 2012. «Главные направления эволюционного процесса. Морфобиологическая теория эволюции. М: Издательство: Либроком: 139 с.
- Coen E.S. and Meyerowitz E.M. 1991. The war of whorls: Genetic interactions controlling flower development. Nature. 353: 31– 37.
- Cribb P. 1998. The Genus Paphiopedilum Hardcover. Natural History Publications (Borneo) in association with Royal Botanic Gardens. Kew: 427 p.
- Dressler R.L. 1993. The Phylogeny and classification of the orchid family Press Syndicate of the University of Cambridge, Cambridge: 314 p.
- Eichler A.W. 1875. Blüthendiagramme /construirt und erläutert. Publication info: Leipzig: W. Engelmann: 180 p.
- Hooker W.J. 1823–1827. Exotic flora, containing figures and descriptions of new, rare or otherwise interesting exotic plants...with remarks upon their generic and specific characters,

natural orders, history, culture, time of flowering, &By Publication info: Edinburgh, Printed for W. Blackwood [etc., etc.] London. 1: 33–34.

- Guo Y.Y., Luo Y.B., Liu Z.J., Wang X.Q.** 2015. Reticulate evolution and sea-level fluctuations together drove species diversification of slipper orchids (*Paphiopedilum*) in South-East Asia. *Molecular Ecology*. 24(11): 2838–55.
- Meeuse A.D.J.** 1966. *Pundamentalis* op phytomorphology. The Ronald pless company. New York: 231 p.
- Pridgeon A.M., Cribb P.J., Chase M.A., Rasmussen F.** 2006. Genera *Orchidacearum* vol. 1. Cyripedioideae. Oxford Univ. Press: 230 p.
- Rudall P. J., Bateman P. J.** 2002. Roles of synorganisation, zygomorphy and heterotopy in floral evolution: the gynostemium and labellum of orchids and other lilioid monocots. *Biol. Rev.* 77: 403–441.
- Soltis D.E., Chanderbali A., Kim S., Buzgo M., Soltis P.S.** 2007. Botanical briefing the ABC model and its applicability to basal angiosperms. *Annals of Botany*. 100: 155–163.
- Telepova-Texier M.N.** 2010. Métamorphose et tératologie dans l'ontogenèse des Orchidées. *Orchidée. Culture et Protection*. 84: 5–9.
- Telepova M., Kharchenko V., Fomenko E.** 2016. *Cypripedium macranthos* Sw. en Russie extrême orientale et sa pollinisation. *L'Orchidophile*. 209: 69–76.

БЛАГОДАРНОСТИ. Мы благодарны художнику D. Storez и группе электронной микроскопии Музея естественной Истории Парижа за техническую поддержку наших исследований. А также специальная благодарность сотрудникам гербариев и оранжерей г. Владивостока, г. Донецка. г. Парижа и г. Санкт-Петербурга.