

УДК 582.594.2:281

## АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *ORCHIDACEAE* JUSS

Лысякова Н.Ю., Хараим Н.Н., Полякова С.В.

Уникальное семейство *Orchidaceae* Juss в Крыму представлено 17 родами и 45 видами, занесенными в Красную книгу Украины. Особенности репродуктивной биологии орхидей, сложные адаптационные механизмы к комплексу абиотических и биотических факторов, мощный антропогенный пресс обуславливают низкую численность их природных популяций. Многие исследователи на примере микотрофии орхидных пытались выяснить роль симбиотических грибов и сущность взаимоотношений между симбионтами, выработать приемы, обеспечивающие их оптимальную взаимосвязь [1 – 3]. В литературе широко представлены данные популяционной экологии [2 – 4], особенности антэкологии [5], потенциальной и реальной семенной продуктивности орхидных [6]. Важное значение в определении репродуктивных стратегий имеет исследование возрастных спектров популяций и ареалов распространения наиболее редких видов семейства *Orchidaceae* Juss в Крыму [7, 8]. Комплексное исследование орхидных позволит определить критерии виталитетности, популяционной дифференциации, а также установить механизмы сохранения видового разнообразия, размножения орхидей в естественных условиях, интродукции новых видов. По строению подземных запасующих органов выделяет три группы орхидей: корневищные, корнеклубневые геофиты и вторично-наземные гемикриптофиты [9]. Для Крыма характерны корневищные и корнеклубневые геофиты.

Цель наших исследований состояла в изучении репродуктивных стратегий и симбиотических отношений корневищных и корнеклубневых видов крымских орхидей. В задачи исследования входило: определение влияния эдафических факторов на степень микотрофности, изучение морфометрических параметров в связи с микотрофностью, установление зависимости потенциальной и реальной семенной продуктивности от степени микотрофности.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом исследования служили корневищные геофиты из подсемейства *Neottioideae* Burns-Balog: *Neottia nidus – avis* (L.) Rich., *Listera ovata* (L.) R. Br., *Limodorum abortivum* (L.) Sw., *Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce, *C. longifolia* (L.) Fritsch, *Epipactis helleborine* (L.) Crantz и корнеклубневые геофиты из подсемейства *Orchidoideae* Dressler: *Platanthera chlorantha* (Cust.) Reichenb., *Dactylorhiza incarnate* (L.), *Stevaniella satyrioides* (Stev.) Schlechter, *Anacamptis*

*pyramidalis* (L.) Rich., *Orchis militaris* (L.), *O. mascula* L., *O. provincialis* Balb.

Анатомические препараты готовили по методике Брыкиной Р.П. с окрашиванием метиленовым синим [10]. Потенциальную и реальную семенную продуктивность определяли по методике Назарова В.В. [11].

### **РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ**

Подземные вегетативные органы *Platanthera chloranta* представлены двумя удлинненно-яйцевидными корневыми клубнями, оттянутыми на конце в шнуровидное окончание, и шестью придаточными корнями. По морфологическим и анатомическим признакам они типичны для корнеклубневых геофитов родов *Orchis*, *Anacamptis*. *Dactylorhiza incarnata* имеет корнеклубни особой пальчато-лопастной формы без шнуровидного окончания. Количество и размеры их варьируют. В группе корневищных геофитов проявляются отличия по длине, расположению, степени ветвления корневища. У представителей рода *Cephalanthera* корневище шнуровидное, длинное (40-50см), косо расположенное в почве. У *Listera ovata* корневище короткое, толстое, а у *Neottia nidus-avis* короткое корневище окружено многочисленными придаточными корнями.

Для большинства исследованных видов автотрофных орхидей характерна эумицетная толипофаговая эндомикориза. Для бесхлорофильных орхидей *Limodorum abortivum* и *Neottia nidus-avis* отмечена птиофаговая эндомикориза. Локализация эндофитных несовершенных грибов-микоризообразователей в клетках и тканях подземных вегетативных органов обусловлена их анатомо-морфологическими особенностями [12]. В клетках эпibleмы корня гифы отсутствуют, но в корневых волосках выявлены коммуникационные гифы (рис. 1). В субэпидермальных слоях первичной коры корня расположены пелтоны (рис.2). В центральной зоне мезодермы отмечено расщепление грибных гиф. В эндодерме и центральном цилиндре гифы не обнаружены. Степень микотрофности увеличивается в 2 раза от апекса корня к его основанию. В корнеклубнях гифы гриба обнаружены преимущественно в эпидерме и в первичной коре. В клетках первичной коры, содержащих большое количество крахмальных зерен, микоризообразующего гриба нет. Наибольшее количество клеток с гифами гриба наблюдали в зоне перехода расширенной части клубня в шнуровидное окончание. Частота встречаемости микоризной инфекции изученных видов крымских орхидей варьирует в широких пределах: от  $2,8 \pm 0,2$  % - *Dactylorhiza incarnate* до  $6,3 \pm 0,2$  % *Neottia nidus-avis*. При этом четко прослеживается тенденция – у корневищных видов степень микотрофности ниже, чем у корнеклубневых орхидей. Максимальный процент клеток корня, содержащих гифы гриба, был выявлен у *Neottia nidus-avis* и *Limodorum abortivum*. Такую особенность мы связываем с тем, что данные растения являются сапрофитами. Они не способны фотосинтезировать, а, значит, для нормального роста и развития им необходимо наличие в клетках корня большого количества гиф гриба, которые и будут обеспечивать питание растения. Степень микотрофности *Limodorum abortivum* меньше, чем *Neottia nidus-avis*. По данным Л. П. Вахрушевой [6] у *Limodorum abortivum* содержится небольшое количество пигментов, необходимых для фотосинтеза.

Динамика симбиотических отношений меняется по фазам онтогенеза. Частота встречаемости микоризной инфекции уменьшается от ювенильной к генеративной стадии у всех исследованных видов.

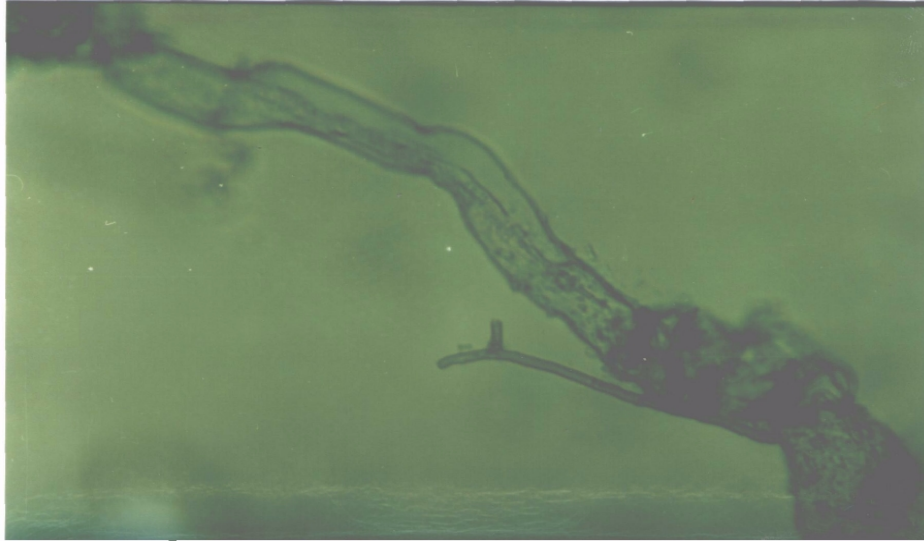


Рис. 1. Коммуникационные гифы корневого волоска *Cephalanthera longifolia* (15x40).

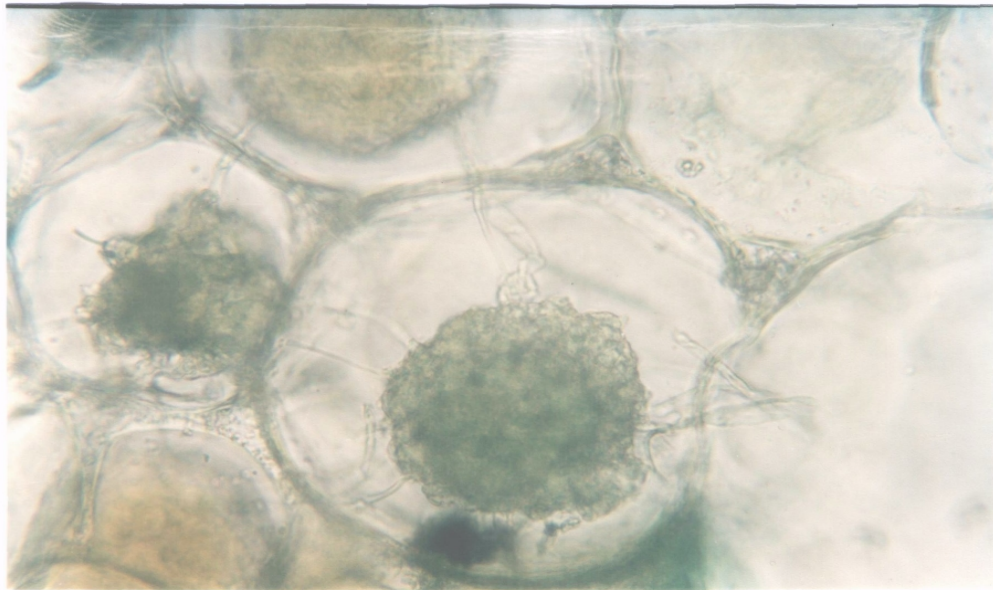


Рис. 2. Пелотоны в клетках корня *Orchis provincialis* Balb. (15x40).

**АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ**

Степень микотрофности зависит от климатических и эдафических факторов. С увеличением содержания гумуса на 0,5% степень микотрофности корнеклубневых геофитов увеличивается в 1,8 раза, а корневищных – уменьшается в 2,3 раза. Действие рН среды на показатель частоты встречаемости микоризной инфекции видоспецифично.

Для корнеклубневых геофитов выявлена отрицательная коррелятивная зависимость ( $r = -0,65$ ) между морфометрическими параметрами и степенью микотрофности. (табл. 1)

**Таблица 1.**

**Влияние эдафических факторов на морфометрические параметры и микотрофность корневищных и корнеклубневых видов орхидей ( $\bar{x} \pm S \bar{x}$ )**

Вид	Высота растения, см	Количество цветков в соцветии, шт	Количество коробочек, шт	Микотрофность, %	Содержание гумуса в почве, %
<i>Platanthera chlorantha</i>	29,0±0,2	19,0±0,1	17,0±0,2	4,6±0,3	2,03±0,01
<i>Platanthera chlorantha</i>	32,5±0,1	16,0±0,1	12,0±0,2	4,0±0,1	1,86±0,02
<i>Anacamptis pyramidalis</i>	50,8±0,1	28,0±0,2	5,0±0,1	3,5±0,1	1,78±0,01
<i>Anacamptis pyramidalis</i>	42,5±0,3	34,0±0,1	2,0±0,2	4,5±0,1	2,15±0,03
<i>Epipactis helleborine</i>	31,5±0,3	14,0±0,3	10,0±0,3	3,8±0,2	2,10±0,03
<i>Epipactis helleborine</i>	42,2±0,2	9,0±0,1	4,0±0,1	3,1±0,2	2,25±0,02
<i>Cephalanthera damasonium</i>	12,9±0,2	2,2±0,2	2,0±0,2	4,9±0,3	1,96±0,03
<i>Cephalanthera damasonium</i>	21,2±0,1	14,0±0,2	9,0±0,2	4,2±0,2	2,25±0,02
<i>Cephalanthera longifolia</i>	17,8±0,1	7,2±0,1	4,2±0,1	4,6±0,1	1,85±0,04
<i>Cephalanthera longifolia</i>	30,2±0,5	10,2±0,1	10,2±0,1	4,0 ±0,2	1,96±0,02
<i>Neottia nidus – avis</i>	11,1±0,5	15,2±0,5	6,0±0,5	6,6 ±0,4	2,05±0,01
<i>Neottia nidus – avis</i>	17,2±0,3	21,0±0,5	16,0±0,2	6,0 ±0,2	1,98±0,05

У *Platanthera chlorantha*, произрастающей в разных местах обитания, с увеличением частоты встречаемости микоризной инфекции высота растения, площадь листовой поверхности уменьшаются.

В группе корневищных геофитов в пределах рода *Cephalanthera* у растений, с максимальной степенью микотрофности мы выявили наибольшую площадь фотосинтетической поверхности и минимальное значение высоты растения, количества цветков в соцветии. Следует отметить, что у *Neottia nidus-avis* и *Limodorum abortivum* с увеличением степени микотрофности наблюдается увеличение количества цветков в соцветии и уменьшение высоты растения. Листья данных видов редуцированы до чешуй. Промежуточное положение по этим показателям занимает *Listera ovata*.

В группе корнеклубневых геофитов с увеличением процента клеток корня, инфицированных гифами гриба, количество семязачатков в завязи и семян в коробочке уменьшается. *Dactylorhiza incarnata*, находящаяся в наименьшей зависимости от гиф гриба, имеет максимальное количество семязачатков в завязи и семян в коробочке (рис. 3).



Рис. 3. Семязачатки в завязи *Dactylorhiza incarnata* (15x40).

*Platanthera chlorantha* характеризуется минимальным количеством семязачатков в завязи и семян в коробочке. *Stenopogon satyrioides* по исследуемым показателям занимает промежуточное положение. С увеличением степени микотрофности в группе корнеклубневых геофитов количество семязачатков в завязи уменьшается в 1, 3 раза, а в группе корневищных геофитов возрастает приблизительно в 5 раз. При увеличении частоты встречаемости микоризной инфекции в группе корнеклубневых геофитов количество семян в коробочке уменьшается в 1,5 раз, а в группе корневищных геофитов увеличивается примерно в 5 раз.

В пределах исследуемой группы корнеклубневых геофитов прослеживается тенденция уменьшения числа семян в коробочке по сравнению с количеством семязачатков, формирующихся в завязи. У *Platanthera chlorantha* в завязи

закладывается  $5831 \pm 25$  шт. семязачатков, а семян формируется  $4598 \pm 15$  шт. (рис.4).

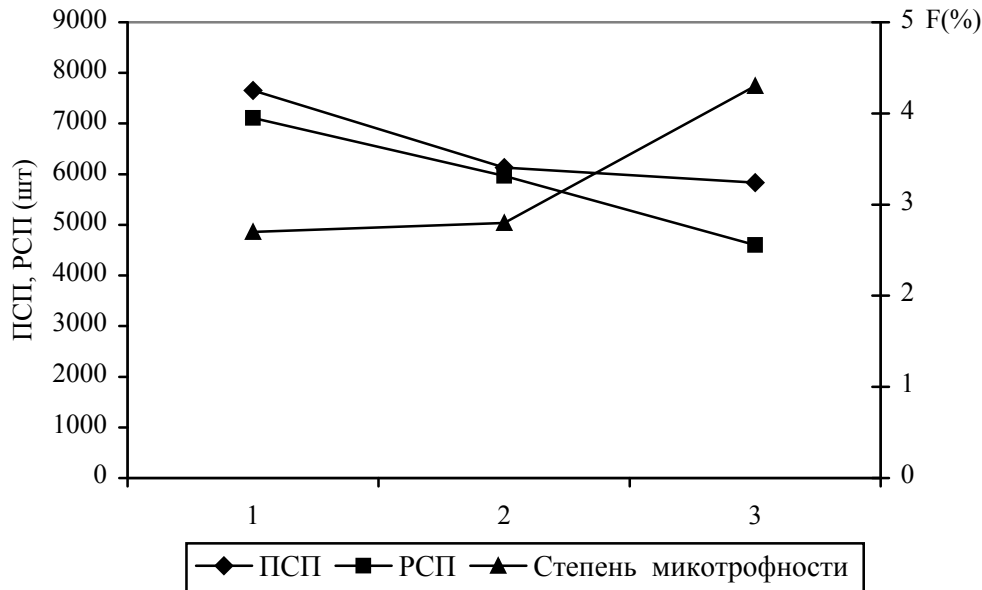


Рис. 4. Зависимость потенциальной (ПСП) и реальной семенной продуктивности (РСП) от степени микотрофности в группе корнеклубневых геофитов.

Примечание: 1. *Dactylorchiza incarnata* (L.) Soo; 2. *Steveniella satyrioides* (Stev.) Schlechter; 3. *Platanthera chlorantha* (Cust.) Reichenb.

В группе корневищных геофитов с увеличением степени микотрофности показатели потенциальной и реальной семенной продуктивности варьируют по – разному. В пределах рода *Cephalanthera* с увеличением процента клеток корня, содержащих гифы гриба, количество семязачатков в завязи увеличивается, а количество семян в плоде уменьшается. Так, с изменением степени микотрофности от  $4,5 \pm 0,1$  до  $4,8 \pm 0,2\%$  число семязачатков в завязи увеличивается от  $7501 \pm 30$  до  $7650 \pm 45$  шт., а количество семян от  $6981 \pm 22$  до  $5993 \pm 12$  шт. соответственно.

У растений – сапрофитов, находящихся в наибольшей зависимости от гиф гриба, количество семязачатков в завязи и семян в коробочке уменьшаются. *Neottia nidus-avis*, имея максимальный процент клеток корня, содержащих гифы гриба характеризуется минимальными показателями потенциальной и реальной семенной продуктивности. *Limodorum abortivum*, по степени микотрофности отличающийся от *Neottia nidus-avis* всего на 0,2 % характеризуется максимальными показателями потенциальной и реальной семенной продуктивности. Тенденция уменьшения количества семян в коробочке по сравнению с закладывающимися семязачатками характерна и для данной группы корневищных геофитов. Изменения количества семязачатков наблюдается в пределах от 1103 до 8363 шт., а количества семян в плодах от 825 до 6981 шт. (рис. 5).

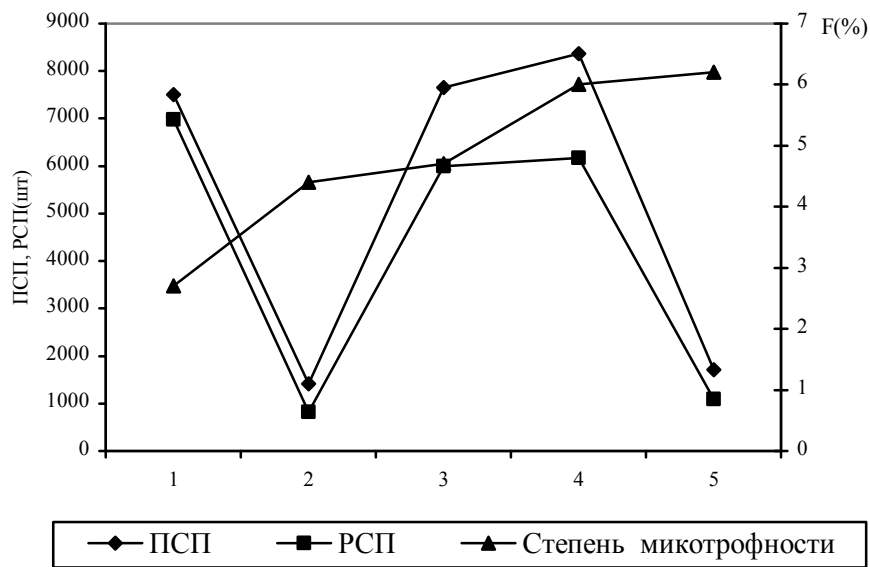


Рис. 5. Зависимость потенциальной и реальной семенной продуктивности от степени микотрофности в группе корневищных геофитов.

Примечание: *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch; *Listera ovata* (L.) R. Br.; *Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce; *Limodorum abortivum* (L.) Sw.; *Neottia nidus – avis* (L.) Rich.

Особый интерес представляет сравнение средних значений потенциальной и реальной семенной продуктивности между двумя исследуемыми нами группами корнеклубневых и корневищных геофитов (таблица 2).

Тенденция уменьшения количества семян в плодах по сравнению с количеством семязачатков в завязи присуща обеим группам. Корнеклубневые геофиты, имеющие минимальный процент клеток корня, содержащих гифы гриба, характеризуются максимальным количеством семязачатков в завязи и семян в коробочке. Тогда как корневищные геофиты, имея максимальную степень микотрофности, характеризуются минимальным количеством семязачатков в завязи и семян в коробочке. Корнеклубневые геофиты образуют большее число семязачатков в завязи цветка и семян в плоде при минимальном проценте клеток корня, содержащих гифы гриба. По-видимому, представители данной группы в большей степени зависят от семенного возобновления, чем представители корневищных геофитов. Возможно, это связано с биологической особенностью данной группы.

Репродуктивная стратегия исследуемых видов орхидей Крыма определяется степенью взаимодействия с грибом – микоризообразователем, особенностями условий произрастания и характером опыления изучаемых видов. В группе корнеклубневых геофитов четко прослеживается уменьшение показателей

Таблица 2.

Репродуктивные возможности корневищных и корнеклубневых видов орхидей  
( $\bar{x} \pm S \bar{x}$ )

Вид	Степень микотрофности, %	Количество семязачатков в завязи, шт	Количество семян в коробочке, шт
<i>Dactylorchiza incarnata</i>	2,7±0,2	7656±15	7110±11
<i>Steveniella satyrioides</i>	2,8±0,1	6128±36	59635±35
<i>Platanthera chlorantha</i>	4,3±0,3	5831±25	4598±15
<i>Cephalanthera damasonium</i>	4,8±0,2	7650±45	5993±12
<i>Cephalanthera longifolia</i>	4,0±0,1	7501 ±30	6981±22
<i>Neottia nidus- avis</i>	6,2±0,3	1706±18	1092±18
<i>Limodorum abortivum</i>	6,0±0,5	8363±10	6176±20
<i>Listera ovata</i>	4,9±0,1	6280±24	6024±25

потенциальной и реальной семенной продуктивности, что отчасти связано с ксеногамным опылением. Тогда как в группе корневищных геофитов преобладает тенденция повышения потенциальной и реальной семенной продуктивности. Интерес представляют *Listera ovata* и *Neottia nidus-avis*. Такая тенденция может быть отчасти объяснена особенностями опыления в пределах данной группы. Минимальные значения потенциальной и реальной семенной продуктивности *Listera ovata*, по-видимому, обусловлены тем, что представители данного вида являются облигатно ксеногамными растениями, при минимальном количестве семязачатков не могут реализовывать свои потенциальные возможности только за счет благоприятных симбиотических отношений с грибным компонентом. При этом *Neottia nidus-avis* в меньшей мере зависит от агентов опыления, так как вид является облигатно автогамным.

#### ВЫВОДЫ

1. С увеличением содержания гумуса приблизительно на 0,5% степень микотрофности корнеклубневых геофитов увеличивается в 1,8 раз, а корневищных – уменьшается в 2,3 раза.
2. Выявлена отрицательная коррелятивная зависимость между морфометрическими параметрами и степенью микотрофности.
3. С увеличением степени микотрофности в группе корнеклубневых геофитов количество семязачатков в завязи уменьшается в 1,3 раза, а группе корневищных геофитов возрастает приблизительно в 5 раз.
4. При увеличении частоты встречаемости микоризной инфекции в группе



корне клубневых геофитов количество семян в коробочке уменьшается в 1,5 раза, а группе корневищных геофитов увеличивается примерно в 5 раз.

5. Репродуктивная стратегия исследуемых видов орхидей Крыма определяется степенью взаимодействия с грибом – микоризообразователем, особенностями условий произрастания и характером опыления изучаемых видов.

#### Список литературы

1. Бургфелд Х. Микориза растений. – М.: Сельхозгиздат, 1963. – 370 с.
2. Крюгер Л.В., Шардакова О. М. Микосимбиотрофизм орхидных и некоторые вопросы их биологии // Микориза и другие формы консортивных связей в природе. – Пермь, 1980. – С.20 – 28.
3. Сизова Т. П., Вахрамеева М. Г. Особенности микоризы любки двулистной и ятрышника Фукса в зависимости от их возрастного состояния // Вестн. Московского университета. Серия «Биология». – 1984. - № 2. – С. 27 – 31.
4. Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского союза. – М.: Наука, 1981. – 217с.
5. Холодов В. В., Назаров В. В., Иванов С. П. Насекомые - посетители и опылители орхидеи *Orchis purpurea* Huds. (*Orchidaceae*) в Крыму // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. – 2002. – Вып. 12.– С.77 – 80.
6. Вахрушева Л. П., Кучер Е. Н. Особенности репродуктивного усилия некоторых видов орхидей Крыма // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. – 1997. – Вып. 9. – С. 65 – 67.
7. Вахрушева Л. П., Свольнский М. Д., Кучер Е. Н. Новое местонахождение *Ophrys taurica* (Agg) *Nevski* в Крыму // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. – 2002. – Вып. 12. – С. 164 – 169.
8. Кучер Е. Н., Мишнев В. Г. Репродуктивное усилие у крымских орхидей в связи с их микотрофностью // Экология и ноосферология. – Симферополь, 2000. – С. 79 – 85.
9. Батыгина Т.Б. Эмбриология цветковых растений. – С.-Пб.:Мир и семья, 2000. – 645 с.
10. Назаров В. В. Методика подсчета мелких семян и семяночек (на примере сем. *Orchidaceae*) // Ботанический журнал. – 1989. – Т.74. – Вып. 8. – С. 31 – 33.
11. Брыкина Р. П., Веселова Т. Д. Основы микротехнических исследований в ботанике. – М. – 2000. – С. 85 – 89.
12. Теплицкая Л.М., Лысякова Н.Ю., Бирюлева Э.Г. Особенности микотрофности некоторых видов орхидей флоры Крыма // Ученые записки Таврического национального университета им. В.И. Вернадского. Серия « Биология, Химия». –2003. –Т.16 (55). №1. – С.79-86.

Поступила в редакцию 20.12.2006 г.