

УДК 573: 582.594.2:581.162.3

**MICROTERANGIS HARIOTIANA (KRAENZL.)
SENGHAS (ORCHIDACEAE) В УСЛОВИЯХ ОРАНЖЕРЕЙ БОТАНИЧЕСКОГО
ИНСТИТУТА ИМ. В.Л. КОМАРОВА РАН**

© 2014 г.

В.В. Назаров, Т.В. Майсак

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург

vvn22222@mail.ru

Поступила в редакцию 14.05.2014

Изучены особенности морфологии цветка и репродуктивной биологии тропического орхидного *Microterangis hariotiana* (Kraenzl.) Sengha. Сделано предположение, что цветки опыляются при помощи неизвестных комаров. Описаны механизмы активного перемещения поллиниев на теле предполагаемого опылителя и вглубь рыльца, а также способ автоопыления при помощи водяных капель.

Ключевые слова: микотрофные растения, *Microterangis hariotiana*, Orchidaceae, морфология цветка и поллиниев, репродуктивная биология, опыление, автоопыление, семенная продуктивность.

Репродуктивная биология большинства тропических видов орхидных, многие из которых относятся к категории микотрофных растений, не изучена. Например, для видов рода *Microterangis* (Schltr.) Senghas полностью отсутствуют данные о продолжительности цветения, механизмах и агентах опыления, особенностях протекания оплодотворения и эмбриогенеза, семенной продуктивности. Это связано, в первую очередь, с труднодоступностью популяций в природе. Поэтому нами были предприняты исследования отдельных аспектов репродуктивной биологии в условиях тропических оранжерей Ботанического института им. В.Л. Комарова (БИН) РАН.

Microterangis – небольшой род тропических эпифитных орхидных, включает в себя 7 номенклатурно признанных видов. Все экземпляры *M. hariotiana* (Kraenzl.) Sengha в условиях оранжерей БИН РАН ежегодно обильно цветут в феврале–марте. Каждое генеративное растение образует от 4 до 15 длинных кистевидных свисающих соцветий. Отдельные соцветия несут на себе от 45 до 70 (иногда до 100) не ресупинированных мелких цветков 2.7–3.5 мм в диаметре (рис. 1(1, 2)). Завязь с цветоножкой (которая едва обозначена) при этом достигает только 2.3–3.1 мм в длину и около 0.4 мм в диаметре (рис. 1(3)). Завязи соседних цветков расположены на соцветии по отношению друг к другу под углом в 120–130 градусов, так что из четных и нечетных цветков образуются отчетливые ряды. Ярко оранжево-красные лепестки околоцветника слабо дифференцированы на сепалии, петалии и губу. Поэтому околоцветник

M. hariotiana внешне соответствует актиноморфным цветкам (рис. 1 (4–5)). Однако морфология репродуктивных органов и внутреннее строение цветков имеют типично зигоморфный тип симметрии. В основании губы имеется крошечный вход (около 0.2 мм в диаметре) в короткий шпорец, который на одну четвертую заполнен светлой прозрачной жидкостью (вероятно нектаром). Длина шпорца превышает длину завязи примерно на одну четвертую и колеблется от 3.0 до 3.5 мм. Шпорец прямой, немного утолщенный и загнутый вниз на конце. В фазе бутонизации и цветения он расположен параллельно завязи и практически вплотную примыкает к ней снизу. Массивные стенки шпорца достигают 0.1–0.13 мм в толщину и составляют до двух третей в толщине шпорца.

Виды *Microterangis*, подобно другим представителям подсемейства Epidendroideae, имеет только одну фертильную тычинку. У *M. hariotiana* она расположена на вершине колонки таким образом, что клейкий висцидий поллинирия нависает в непосредственной близости от входа в шпору (рис. 2 (1–2)). Висцидий соединен с двумя мелкими шаровидными поллиниями длинной лентовидной стипой, которая лежит свободно на широком ростеллуме клиновидной формы (рис. 2 (1–3)). Сверху поллинии прикрыты колпачком пыльника. При незначительном нажатии на колпачок снизу вверх он откидывается назад и полностью открывает под собой поллинии (рис. 2 (1–3)). Если ввести внутрь шпорца тонкую иглу, то она неизбежно коснется клейкого висцидия, который быстро приклеится к ней. После извлечения иглы происхо-

дит удаление поллинария с обоими поллиниями, которые прикреплены к стипе очень тонкими, но крепкими эластичными висциновыми тяжами. Последние могут растягиваться в 20 раз от своей первоначальной длины и не разрываться (рис. 2(5)). Рыльце расположено непосредственно под поллинарием. Оно представляет собой глубокую полость трапецевидной формы, которая покрыта густым клейким секретом. Длинный нависающий ростеллум условно разделяет рыльце на две половинки (рис. 2(4)).

Механизм опыления видов *Microterangis* в природных условиях не изучен. Настоящее исследование морфологии цветка *M. hariotiana* позволяет предположить, что у этого орхидного опыление происходит следующим образом. Мелкие насекомые с прямым коротким тонким хоботком посещают цветки *M. hariotiana* в поисках нектара. Прикрепление поллинариев к хоботку происходит при помощи клейкого висцидия во время кормления насекомого. Глубокое залегание нектара и расширенный кончик шпоры существенно увеличивают вероятность успешного приклеивания висцидия. После извлечения хоботка из шпоры насекомое уносит с собой поллинарий, отбрасывая при этом колпачок пыльника в сторону. В течение последующих нескольких секунд происходит плотное спиралевидное скручивание стипы. При этом она, вероятно, может оборачиваться вокруг хоботка, что должно значительно повышать надежность прикрепления поллиниев к прямому и гладкому хоботку насекомых. В лабораторных условиях полное скручивание стипы составило 2–4 секунды. В результате скручивания стипы оба поллиния должны практически соприкасаться с хоботком.

Опыление происходит при повторном посещении цветков *M. hariotiana* насекомыми с поллинариями на хоботке. Во время поиска нектара в шпоре насекомое, вероятно, вдавливая оба поллинария в углубление рыльца так, что поллинии оказываются слегка погруженными в рыльце. После обследования цветка насекомое пытается улететь. При этом поллинии должны слегка переместиться в верхнюю часть рыльца и застрять между основанием ростеллума и боковой кромкой рыльца. Поэтому насекомое вынуждено прикладывать дополнительное усилие, чтобы покинуть цветок. В результате висциновые нити вначале сильно растягиваются, а затем обрываются. После разрыва висциновых нитей поллинии отбрасываются натянутым ростеллумом вглубь рыльца, и они погружаются примерно до половины в клейкий секрет. У *M. ha-*

riotiana, подобно некоторым другим видам подсемейства Epidendroideae, наблюдается активное втягивание поллиниев в рыльцевый каналец. Уже спустя 1–2 часа после опыления происходит заметное смыкание половинок рыльца между собой. Примерно через сутки обе половинки смыкаются между собой практически полностью (рис. 2(7–9)). В результате этого поллинии буквально вталкиваются внутрь рыльцевого каналца и полностью погружаются в клейкий секрет. Этот механизм обеспечивает прорастание максимального количества пыльцевых зерен в поллинариях [1].

После опыления в цветках *M. hariotiana* происходит ряд хорошо заметных морфологических изменений. Шпорец постепенно разворачивается почти на 180° вперед. Завязь при этом увеличивается в длину и ширину. Детальные наблюдения за изменением этих параметров у искусственно опыленных цветков показали, что увеличение размеров завязей и коробочек протекает у *M. hariotiana* неравномерно. В первую неделю после опыления у завязей наблюдается быстрое увеличение длины и ширины. Затем следует примерно двухнедельная фаза медленного, едва заметного прироста размеров. Третья фаза в развитии плодов характеризуется опять быстрым увеличением длины и ширины. Она начинается на 26–27 день с момента опыления (рис. 3). Полное созревание плодов в условиях оранжереи БИН РАН наступает примерно на 50 день после опыления. Зрелые коробочки *M. hariotiana* перед их раскрытием достигают 6.4–9.1 мм в длину и 1.7–2.2 мм в ширину. В каждой коробочке содержится от 950 до 1320 пылевидных семян с беловато-прозрачной тестой.

Наличие толстостенной шпоры с узким просветом, спиралевидное закручивание стипы, агрегация пыльцы в твердые поллинии, соединенные со стипой тонкими крепкими эластичными нитями, и особая форма ростеллума – однозначно свидетельствуют о высокой приспособленности цветка *M. hariotiana* к опылению при помощи специализированных насекомых [2]. Это косвенно подтверждается тем фактом, что в оранжереях, где отсутствуют подходящие насекомые-опылители, подавляющее большинство цветков не образует плоды. Однако в условиях оранжереи БИН РАН примерно из 0.01% цветков в конце цветения регулярно образуются полноценные коробочки с нормально развитыми семенами. В ходе экспериментов с изоляцией цветков было установлено, что в качестве агента опыления могут выступать

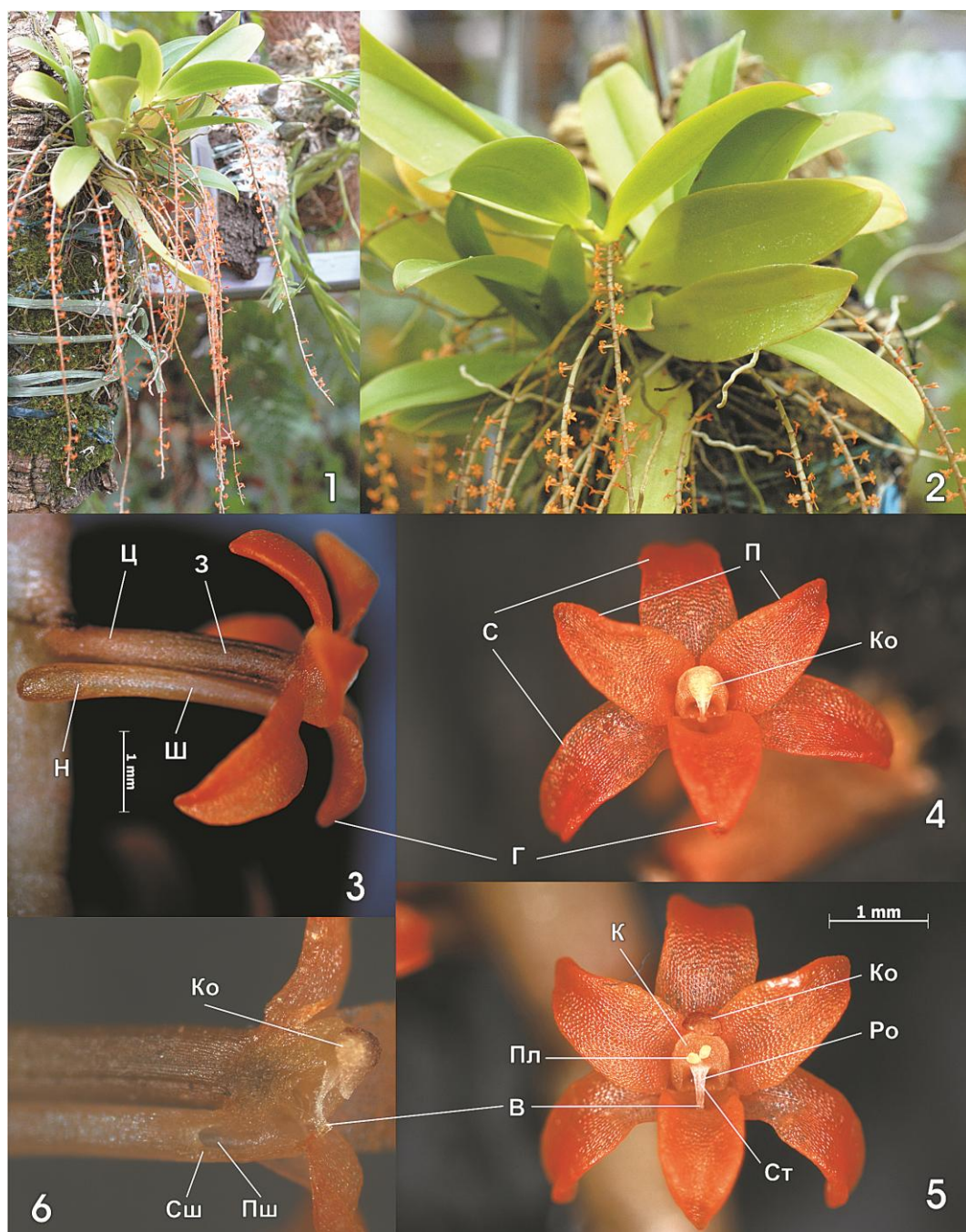


Рис. 1. Морфология *Microterangis hariotiana*. 1, 2 – общий габитус растения; 3 – внешний вид цветка сбоку; 4, 5 – внешний вид цветка спереди, 5 – колпачок пыльника удален, виден поллиний с двумя поллиниями; 6 – продольный срез цветка, виден вход в шпору. В – висцидий, Г – губа, 3 – завязь, К – колонка, Ко – колпачок пыльника, Н – нектарный диск, П – лепестки, Пл – поллинии, Пш – внутренняя полость шпоры, Ро – ростеллум, С – сепалии, Ст – стипа, Сш – стенка шпоры, Ц – цветоножка, Ш – шпора

водяные капельки. Цветки *M. hariotiana* подвергаются ежедневно водяному дождю. Отдельные водяные капельки могут удариться о колпачок пыльника фронтально, при этом колпачок вместе с поллиниями вначале отлетает назад, стипа остается лежать на ростеллуме, а висциновые нити многократно растягиваются в длину. Затем поллинии под дей-

ствием натянутых висциновых нитей отстреливаются назад так, что они перелетают ростеллум и оказываются в области рыльца. Висциновые нити при этом опять оказываются растянутыми. Под их действием поллинии стремятся вернуться в исходное положение в основании ростеллума. В некоторых случаях поллинии могут застревать между

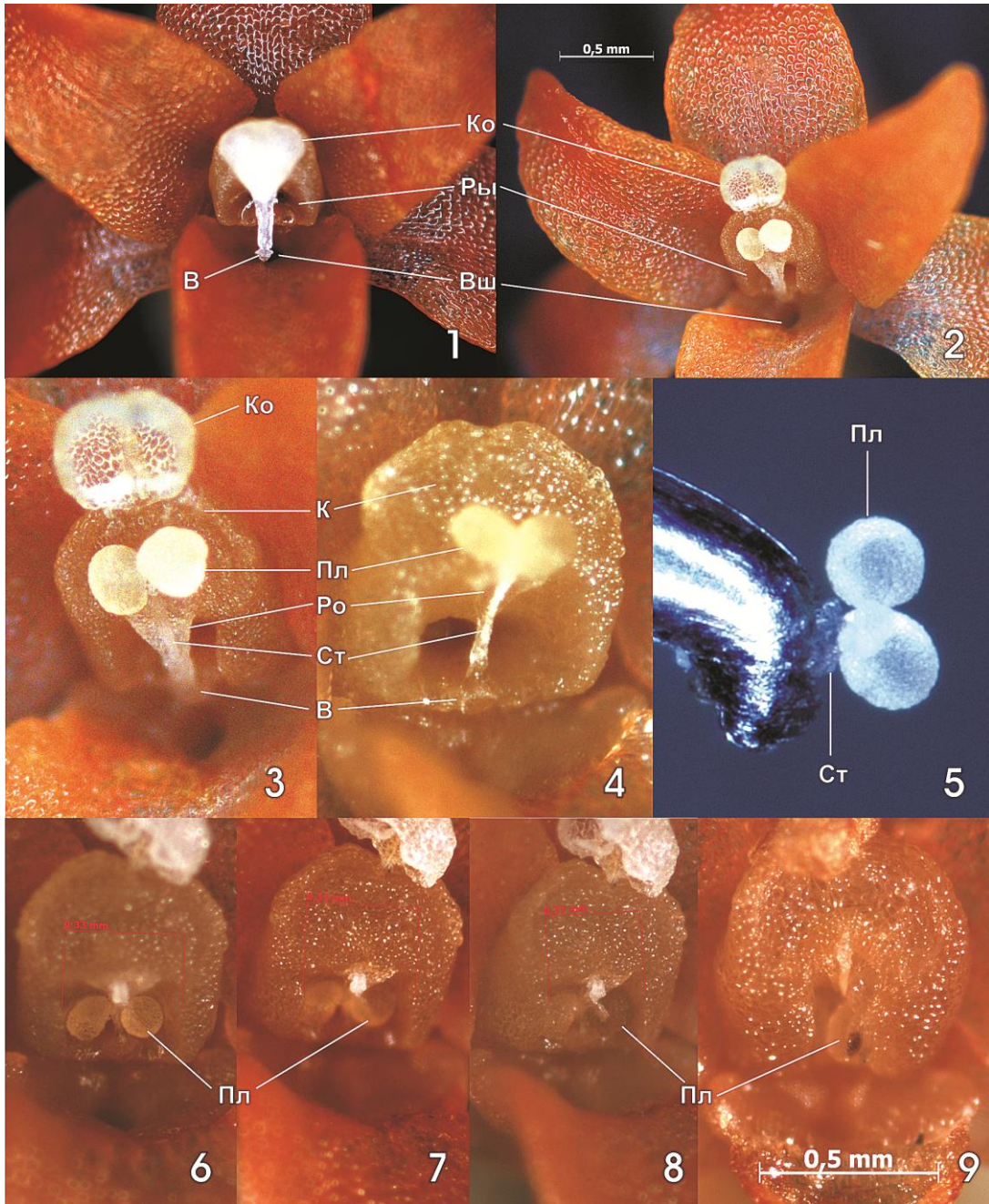


Рис. 2. Морфология колонки, пыльника и рыльца *Microterangis hariotiana*. 1 – общий вид колонки, пыльника и рыльца; 2, 3 – морфология колонки и полинария; 4 – морфология рыльца; 5 – морфология полинария (прикреплен к кончику препаровальной иглы); 6–9 – динамика изменений морфологии рыльца после опыления: 6 – рыльце с полиниями в момент опыления, 7 – через два часа, 8 – через четыре часа, 9 – чрез восемнадцать часов после опыления. В – висцидий, Ко – колпачок пыльника, Пл – полинии, Ро – ростеллум, Ры – рыльце, Ст – стипа

краем ростеллума и рыльца. Такие полинии впоследствии активно «запикиваются» внутрь рыльца в результате описанных выше активных движений лопастей рыльца. Такой способ самоопыления, обнаруженный у *M. hariotiana*, безусловно является крайне не эффективным по сравнению с опылением при помощи специализированных насеко-

мых. Однако у каждого растения может произойти от 3 до 5 успешных автоопылений, что приводит к образованию нескольких тысяч семян.

Автоопыление при помощи водяных капель уже описано у других видов орхидных из природных популяций [3]. Поэтому и в случае с *M. hariotiana* следует ожидать, что в местах его есте-

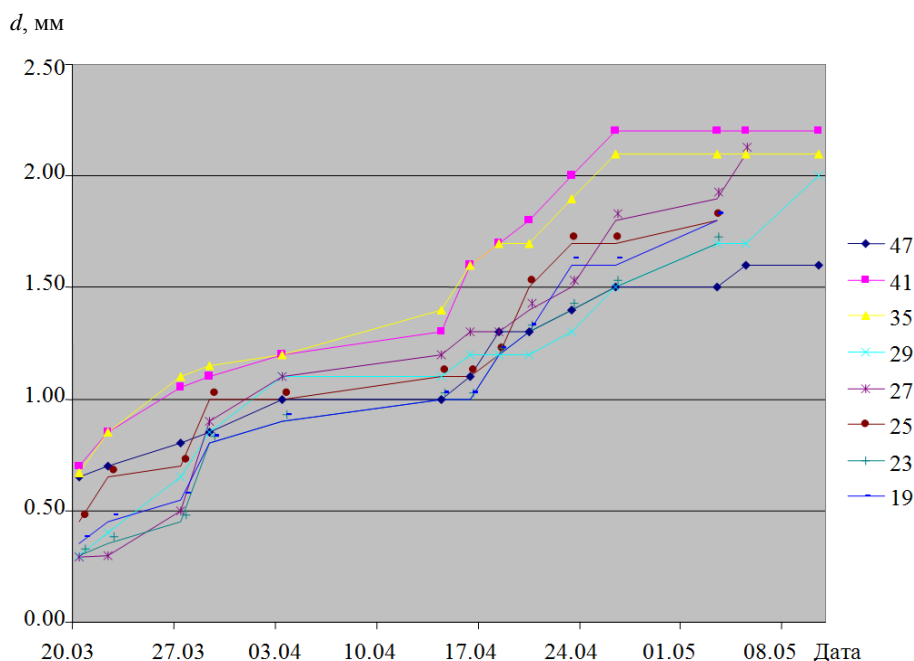


Рис. 3. Динамика изменения диаметра (d) завязи цветков после опыления и коробочек в ходе созревания семян у *Microterangis hariotiana* (19–47 – номера образцов)

ственного произрастания имеет место регулярное автоопыление незначительного количества цветков. Автоопыление у *M. hariotiana* следует рассматривать в качестве резервного способа поддержания численности популяции при временном или постоянном отсутствии узкоспециализированных насекомых-опылителей, как это имеет место в случае с другим узкоспециализированным орхидным *Ophrys apifera*.

Список литературы

1. Nazarov V.V., Gerlach G. The potential seed productivity of orchid flowers and peculiarities of their pollination systems // *Lindleyana*. 1997. V. 12. P. 188–204.
2. Darwin C. On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilized by insects. London: John Murray, 1862. 300 p.
3. Catling P.M. Rain-assisted autogamy in *Liparis loeselii* (L.) L.C.Rich. (Orchidaceae) // *Bull. Torrey Bot. Club*. 1980. V. 107. № 4. P. 525–529.

MICROTERANGIS HARIOTIANA (KRAENZL.) SENGHAS (ORCHIDACEAE) IN THE CONDITIONS OF THE GREENHOUSES OF THE KOMAROV RAS BOTANICAL INSTITUTE

V.V. Nazarov, T.V. Maisak

We have studied the flower morphology and reproductive biology of tropical orchids *Microterangis hariotiana* (Kraenzl.) Sengha. It is assumed that flowers are pollinated by some unknown mosquitoes. The mechanism of active transfer of pollinia on the body of the assumed pollinator and the mechanism of active transfer of pollinia into stigma are described, as well as self-pollination by water droplets. Seed productivity of the fruit is established.

Keywords: mycotrophic plants, *Microterangis hariotiana*, Orchidaceae, flower and pollinarium morphology, reproductive biology, pollination, self-pollination, seed productivity.