

УДК 581.33

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ *CORALLORHIZA TRIFIDA* CHÂTEL. (ORCHIDACEAE)

© 2014 г.

Е.Д. Глазунова

Мурманский государственный гуманитарный университет

salix.lanata@gmail.com

Поступила в редакцию 12.05.2014

Исследовано соотношение количества пыльцевых зёрен к количеству се-мязачатков у *Corallorhiza trifida* Châtel. Выявлена зависимость этого показателя от числа цветков в соцветии, а также тенденция к его увеличению у верхних цветков соцветия. Значение показателя характерно для автогамных растений.

Ключевые слова: орхидные, *Corallorhiza trifida*, пыльцевые зёрна, семязачатки, опыление, автогамия.

Введение

Corallorhiza trifida Chatel. (Ладьян трёхнадрезный) – единственный европейский представитель преимущественно американского рода [1]. Несмотря на неброскую внешность, по ряду особенностей он выделяется среди других орхидных: это один из немногих видов, заходящих в Арктику [2]; являясь микотрофом, *C. trifida* обладает слабой способностью к фотосинтезу – в отличие от других европейских мико-гетеротрофных орхидей (роды *Epipogium* и *Neottia*) [3]; этот вид обычно описывают как образующий только клейстогамные цветки, однако большая часть сообщений о клейстогамии основана на единичных наблюдениях над особями, содержащимися в искусственных условиях [4].

Между тем существуют объективные показатели, по которым можно судить об особенностях биологии опыления вида. Так, показана зависимость соотношения количества формирующихся пыльцевых зёрен и семязачатков в цветке (далее – POR, от англ. pollen to ovule ratio) от типа опыления: облигатные ксеногамы производят мужских гаметофитов в несколько тысяч раз больше, чем женских. В ряду факультативные ксеногамы – факультативные автогамы – облигатные автогамы значение POR снижается от группы к группе, достигая минимума (порядка 5–10) у видов с клейстогамными цветками [5]. Особняком стоят растения, пыльцевая масса которых формирует компактные образования – поллинии. Формирование поллиниев, характерное для представителей семейств Asclepiadaceae и Orchidaceae, значительно увеличивает вероятность попадания пыльцевых зёрен на рыльце пестика [6].

Этим объясняется тот факт, что при одинаковом типе опыления у растений с поллиниями значение POR в десятки и даже в сотни раз ниже, чем у видов с рассыпчатой пылью. Выявлена зависимость этого показателя и от других факторов, например от степени нарушенности местообитаний [5].

Цель работы – определение отношения числа пыльцевых зёрен к числу семязачатков у *C. trifida*, выявление причины изменения значения POR в соцветиях, проверка предположения о клейстогамности цветков *C. trifida*.

Экспериментальная часть

Исследования проводились в Северном районе Мурманской области. Цветки и соцветия *C. trifida* срезались и помещались в фиксатор FAA. Для предотвращения извлечения поллиниев опылителями цветки, предназначенные для подсчёта POR, срезались до их раскрытия. Из поллиниев изготавливались давленные препараты и при 100-кратном увеличении производился подсчёт количества всех тетрад, вне зависимости от их фертильности. Число пыльцевых зёрен определяли путём умножения количества тетрад на 4. Для удобства подсчёта препараты пыльцы и завязи окрашивались ацетокармином.

Результаты и их обсуждение

Было подсчитано отношение числа пыльцевых зёрен к числу семязачатков в 20 цветках *C. trifida*, из которых 16 были взяты из верхних и нижних частей 8 соцветий. Результаты измерений представлены в таблице.

Таблица

Количество пыльцевых зёрен и семязачатков в цветках *Corallorhiza trifida* Châtel.

Выборка	POR	Пыльцевые зёрна	Семязачатки
Вся выборка	6.8 ± 0.53	12792 ± 218.0	2055 ± 173.1
Верхние цветки	7.6 ± 0.61	12939 ± 326.9	1796 ± 171.0
Нижние цветки	6.1 ± 0.73	12663 ± 303.1	2285 ± 276.3

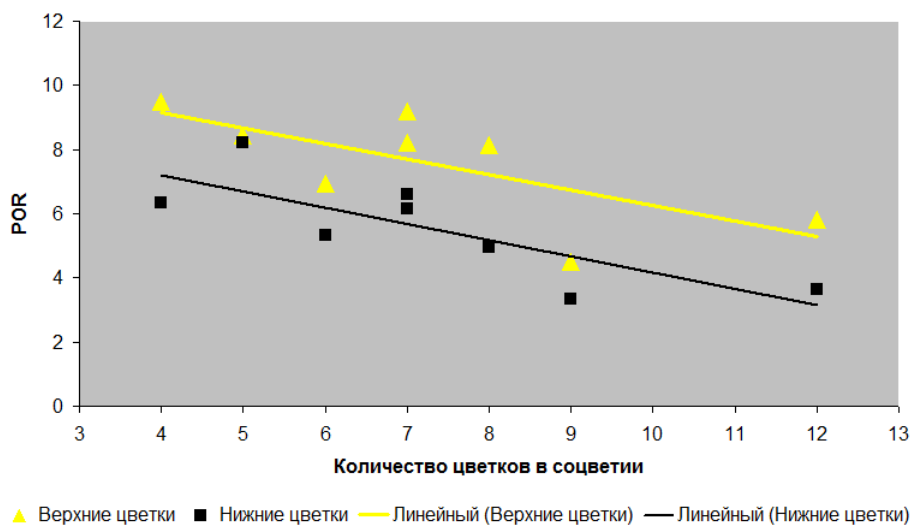
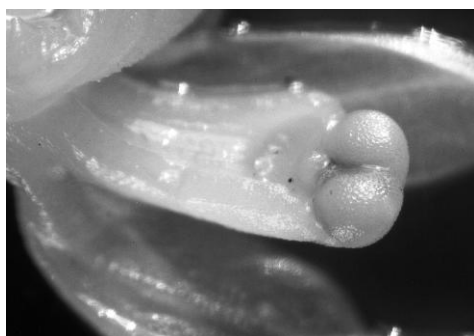
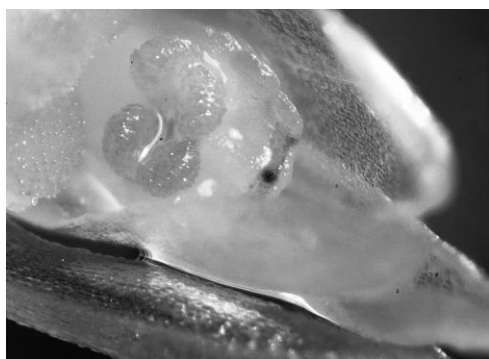
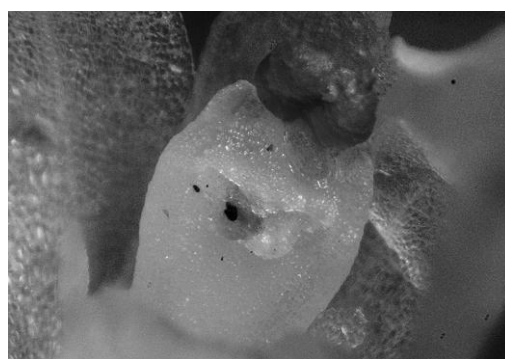


Рис. 1. Зависимость соотношения количеств пыльцевых зёрен и семязачатков (POR) от числа цветков в соцветии у верхних и нижних цветков

Рис. 2. Гиностемиум нераскрывшегося цветка *Corallorhiza trifida* Châtel.Рис. 3. Тетрады пыльцы из поллиния нераскрывшегося цветка *Corallorhiza trifida* Châtel.Рис. 4. Четыре поллиния на рыльце цветка *C. trifida*, находившегося в изолятореРис. 5. Рыльце пестика цветка *C. trifida*, не защищённого изолятором. Остатки поллиниев отсутствуют, видна засохшая крышка пыльника

Различия между POR цветков верхней и нижней частей соцветия незначительны и недоуверены. Полученные значения отношения числа пыльцевых зёрен к числу семязачатков ниже, чем приводимые для таких европейских видов семейства, как *Goodyera repens* (L.) R. Br. (10), *Orchis morio* L. (13), *Platanthera chlorantha* (Custer) Rchb. (24), виды родов *Ophrys* (13) и *Dactylorhiza* (13-21) [7], и соответствуют типичным для клейстогамных видов [5]. Необходимо отметить, что у перекрёстноопыляемых орхидных значения POR в сотни раз ниже характерных для типичных ксеногамов с рассыпчатой пылью. Исходя из этого, полученные данные могут свидетельствовать не в пользу клейстогамии, а в пользу обычной автогамии.

Наблюдаются две противоположные тенденции. С одной стороны, в пределах каждого соцветия отношение числа пыльцевых зёрен к числу семязачатков повышается акропетально. Это происходит в основном за счёт уменьшения числа семязачатков у верхних цветков на 10–40%, тогда как количество пыльцевых зёрен у них снижается незначительно (не более чем на 10%) или даже повышается. Для орхидных с рацемозным соцветием характерно изменение в пределах цветоноса размерных характеристик цветков, например длины и ширины шпорца и нижней губы, массы поллиниев [8]. Поскольку удаление нижних бутонов приводит к формированию более крупных цветков в верхней части соцветия, причиной измельчания является дефицит питания цветков [9]. Наиболее вероятной причиной следует считать то, что в первую очередь недостаток питательных веществ сказывается на женской репродуктивной сфере, как на наиболее затратной. В то же время мужская репродуктивная сфера страдает меньше, что позволяет верхним цветкам функционировать как потенциальным донорам пыли.

С другой стороны, обнаружена достоверная отрицательная корреляция (уровень значимости 0.05) между POR цветка и количеством цветков в соцветии (R равняется -0.71 для верхних и -0.78 для нижних цветков, рис. 1), а также между POR верхних цветков и высотой генеративного побега ($R = -0.73$). Р. Круден отмечал [5], что у растений нарушенных местообитаний наблюдаются более низкие значения POR; вероятно, на соотношение мужских и женских гаметофитов у растений, имеющих многоцветковые соцветия и высокие цветоносы, действуют те же факторы. В то же время зависимость между числом цветков в соцветии или высотой цветоноса и изменением POR в пределах соцветия отсутствует.

В литературе *C. trifida* описывается как облигатный автогам, у которого самоопыление происходит до начала цветения [1]. Между тем у исследованных цветков, зафиксированных непосредственно перед роспуском, все 4 поллиния находились в гнезде пыльника, прикрытые крышечкой (рис. 2), а пыльцевые зёрна поллиниев оставались непроросшими (рис. 3). Более того, у 7 из 55 раскрывшихся цветков, расположенных преимущественно в верхней части соцветия, прорастания пыли не наблюдалось. Вероятно, рост пыльцевых трубок и самоопыление происходят по истечении непродолжительного периода времени после раскрытия венчика.

По мнению Ж. Классенса и Ж. Клейнена [1], попадание поллиниев на колонку происходит вследствие открытия и поднятия крышечки пыльника. Поллинии выпадают и прилипают к рыльцевой поверхности. На защищённых изоляторами цветках все 4 поллиния остаются заметными долгое время после самоопыления (рис. 4). При этом меняются их структура и цвет, но они остаются прикреплёнными к колонке. Цветки, не защищённые изоляторами, часто оказываются без остатков поллиниев (рис. 5). Так, у 13 из 29 цветков остатки поллиниев частично или полностью были утрачены, однако развивающиеся завязи указывают на то, что опыление произошло. На цветках *C. trifida* были отмечены насекомые из отрядов Diptera, Thysanoptera, однако на настоящий момент достоверных сведений об энтомофильном опылении у этого вида не существует. Возможно беспозвоночные, посещающие цветки, повреждают остатки проросшей пыли, хотя имеется и вероятность энтомофильной ксеногамии. С учётом обнаруженной ранее высокой фертильности пыли у *C. trifida* [10], для оплодотворения большей части семязачатков достаточно одного из четырёх поллиниев, что также создаёт предпосылки для возможности перекрёстного опыления.

Выводы

Отношение числа пыльцевых зёрен к числу семязачатков у *C. trifida* имеет значение 6.8, что соответствует литературным данным для автогамных растений.

Наиболее вероятной причиной наблюдаемой тенденции к увеличению значения POR в пределах каждого соцветия является дефицит питания верхних цветков, что приводит к меньшему развитию женской репродуктивной сферы.

Снижение POR у растений с большим числом цветков в соцветии возможно имеет те же причины, что и снижение этого показателя у растений нарушенных местообитаний.

Предположение о клейстогамности цветков *C. trifida* не нашло подтверждения, некоторое время после раскрытия цветка вероятность перекрёстного опыления существует.

Список литературы

1. Claessens J., Kleynen J. Column structure and pollination of *Corallorhiza trifida* Châtelain (Orchidaceae) // Материалы IX Международ. конф. «Охрана и культивирование орхидей», Москва, 26–30 сентября 2011 г. J. Eur. Orchideen. 1998. V. 30 (3). P. 629–637.
2. Толмачёв А.И. Род *Corallorhiza* Hall. // Арктическая флора СССР. Вып. 4. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 76–77.
3. Zimmer K., Meyer C., Gebauer G. The ectomycorrhizal specialist orchid *Corallorhiza trifida* is a partial myco-heterotroph // New Phytologist. 2008. V. 178. P. 395–400.
4. Culley T.M., Klooster M.R. The cleistogamous breeding system: a review of its frequency, evolution, and ecology in Angiosperms // The Botanical Review. 2007. V. 73 (1). P. 1–30.

5. Cruden R.W. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants // Evolution. 1977. V. 31 (1). P. 32–46.

6. Johnson S.D., Edwards T.J. The structure and function of orchid pollinaria // Plant. Syst. Evol. 2000. V. 222. P. 243–269.

7. Neiland M.R.M., Wilcock C.C. Maximisation of reproductive success by European Orchidaceae under conditions of infrequent pollination // Protoplasma. 1995. V. 187. P. 39–48.

8. Bateman R.M., Rudall P.J. Evolutionary and morphometric implications of morphological variation among flowers within an inflorescence: a case-study using European orchids // Annals of Botany. 2006. V. 98. P. 975–993.

9. Vallius E. Position-dependent reproductive success of flowers in *Dactylorhiza maculata* (Orchidaceae) // Functional Ecology. 2000. V. 14. P. 573–579.

10. Глазунова Е.Д. Фертильность пыльцы некоторых видов орхидных Мурманской области // Материалы IX международ. конф. «Охрана и культивирование орхидей», Москва, 26–30 сентября 2011 г. С. 135–139.

SOME ASPECTS OF REPRODUCTIVE BIOLOGY OF *CORALLORHIZA TRIFIDA* CHÂTEL (ORCHIDACEAE)

E.D. Glazunova

Pollen to ovule ratios (POR) were measured in *Corallorhiza trifida* Châtel. The correlation between pollen to ovule ratios and the number of flowers in inflorescence was established. There is an increasing trend for POR index among the upper flowers of the inflorescence. The index value is typical for autogamous plants.

Keywords: orchids, *Corallorhiza trifida*, pollen, ovule, pollination, pollen to ovule ratios, autogamy.

References

1. Claessens J., Kleynen J. Column structure and pollination of *Corallorhiza trifida* Châtelain (Orchidaceae) // Материалы IX Международ. конф. «Охрана и культивирование орхидей», Москва, 26–30 сентября 2011 г. J. Eur. Orchideen. 1998. V. 30 (3). P. 629–637.
2. Tolmachjov A.I. Rod *Corallorhiza* Hall. // Арктическая флора СССР. Вып. 4. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 76–77.
3. Zimmer K., Meyer C., Gebauer G. The ectomycorrhizal specialist orchid *Corallorhiza trifida* is a partial myco-heterotroph // New Phytologist. 2008. V. 178. P. 395–400.
4. Culley T.M., Klooster M.R. The cleistogamous breeding system: a review of its frequency, evolution, and ecology in Angiosperms // The Botanical Review. 2007. V. 73 (1). P. 1–30.
5. Cruden R.W. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants // Evolution. 1977. V. 31 (1). P. 32–46.

6. Johnson S.D., Edwards T.J. The structure and function of orchid pollinaria // Plant. Syst. Evol. 2000. V. 222. P. 243–269.

7. Neiland M.R.M., Wilcock C.C. Maximisation of reproductive success by European Orchidaceae under conditions of infrequent pollination // Protoplasma. 1995. V. 187. P. 39–48.

8. Bateman R.M., Rudall P.J. Evolutionary and morphometric implications of morphological variation among flowers within an inflorescence: a case-study using European orchids // Annals of Botany. 2006. V. 98. P. 975–993.

9. Vallius E. Position-dependent reproductive success of flowers in *Dactylorhiza maculata* (Orchidaceae) // Functional Ecology. 2000. V. 14. P. 573–579.

10. Glazunova E.D. Fertil'nost' pyl'cy nekotoryh vidov orhidnyh Murmanskoy oblasti // Материалы IX международ. конф. «Охрана и культивирование орхидей», Москва, 26–30 сентября 2011 г. С. 135–139.