



УДК 581.14:582.594.2

ОСОБЕННОСТИ АДАПТИВНОЙ РЕИТЕРАЦИИ У ОРХИДНЫХ В ОРАНЖЕРЕЙНЫХ УСЛОВИЯХ

Г.Л. Коломейцева

Главный ботанический сад
им. Н.В.Цицина РАН, 127276,
г. Москва, Ботаническая ул, 4

e-mail: ktm@mail@mail.ru

Изучены особенности адаптивной реитерации орхидных в оранжерейных условиях. Показано, что система адаптивной реитерации у орхидных затрагивает почки, локализованные на стеблевом и корневищном участках побегов, столонах стебле-корневого и корневого происхождения, придаточных корнях и соцветиях. Выявлены закономерности проявления адаптациоморфозов у различных биоморф оранжерейных орхидных.

Ключевые слова: адаптивная реитерация, травматическая реитерация, адаптациоморфоз, биоморфа, орхидные, оранжерея

С позиции теории надежности растительных систем [1, 2] особую значимость для успешной интродукции тропических орхидей имеет изучение строения и развития почек, которые, так же как и почки других цветковых растений, можно подразделить по множеству признаков. Полиморфизм почек, отличающихся по происхождению, положению на материнском побеге, типу заложения зачатков, характеру защитных структур, функциям и, к тому же, находящихся на разных стадиях морфогенеза, безусловно, является основой высокой адаптационной способности орхидных в условиях защищенного грунта. Высокую степень пластичности многоэтажных побегов орхидных определяет не только большое число почек, потенциально способных к вегетации, но и наличие в малом жизненном цикле побега фазы экологического покоя, которая помогает интродуцированным растениям оптимально адаптироваться к новым климатическим условиям.

Наряду с почками регулярного возобновления, которые обуславливают ветвление симподиально нарастающих побеговых систем орхидных, изучали почки реитерации (вегетативного размножения) которые не входили в структуру побеговой системы материнского растения, а развивали собственную побеговую систему по типу материнской архитектурной модели. Различали адаптивную реитерацию (когда пробуждение спящих почек связано с условиями произрастания особи) и травматическую реитерацию (когда пробуждение спящих почек связано с механическими повреждениями) [3].

В данной работе изучали особенности адаптивной реитерации тропических и субтропических видов орхидей, содержавшихся в условиях Фондовой оранжереи Главного ботанического сада им. Н.В.Цицина РАН. Было показано, что у орхидных почки адаптивной реитерации имели стеблевое, корневищное, стебле-корневое и корневое происхождение. Кроме того, особенностью адаптациоморфозов орхидных из подсемейства Epidendroideae явилось вовлечение в систему адаптивной реитерации почек генеративного побега [4]. Таким образом, система адаптивной реитерации у оранжерейных орхидных затрагивала почки, локализованные на стеблевом и корневищном участках побегов, столонах стебле-корневого и корневого происхождения, придаточных корнях и соцветиях.

Развитие **стеблевых почек адаптивной реитерации** в условиях культуры наблюдали у орхидных с многоэтажными стеблевыми участками побегов и боковыми или верхушечными соцветиями. У этих орхидных, наряду с корневищной почкой регулярного возобновления, были хорошо развиты и готовы к вегетативному размножению (но не возобновлению) некоторые почки многоэтажного стеблево-



го участка побега (почки реитерации). Они трогались в рост после снятия внутреннего ингибирования в результате гибели основной почки регулярного возобновления (травматическая реитерация) или при отклонении климатических факторов от оптимума (адаптивная реитерация).

Развитие **корневищных почек адаптивной реитерации** оказалось наиболее широко распространенным адаптациоморфозом тропических орхидных в условиях оранжерейной культуры. Эти почки, в основном, развивались у орхидей с одномономерными и маломономерными псевдобульбами, а также у клубнекорневищных видов. Адаптивная реитерация с помощью корневищных почек в условиях культуры могла проявляться двояко, способствуя интенсивному ветвлению корневища и мощному вегетативному приросту (в случае оптимальных агротехнических режимов), либо истощая вегетативный потенциал растения, находящегося в угнетенном состоянии (например, у экземпляра, потерявшего все корни). Развитие максимального числа корневищных почек у орхидных, перенесших сильный культивационный стресс, приводило к истощению и гибели материнского растения (*Paphiopedilum* Pfitz.).

Корневые почки адаптивной реитерации описаны нами неоднократно [5, 6]. Корнеотпрысковость представляет собой специализированный способ вегетативного размножения у внетропических видов орхидных из подсемейств Orchidoideae и Epidendroideae [7, 8, 9, 10]. Корнеотпрысковость тропических видов орхидных менее известна, но, по-видимому, также широко распространена [11, 12]. Например, плотно прикрепившиеся к опоре корни *Phalaenopsis stuartiana* Rehb.f. развивали вегетативные почки, дающие начало молодым растениям [13]. Описаны также случаи химической стимуляции появления корневых отпрысков у эпифитных тропических орхидей раствором колхицина [14]. Образование корневых отпрысков в оранжерейной культуре мы наблюдали у американского вида *Spiranthes cernua* (L.) Rich., и мексиканского вида *Vanilla planifolia* Andr. Во всех случаях образование корневых отпрысков наблюдали вблизи кончиков придаточных корней [5,6].

В стрессовых условиях оранжерейного культивирования у орхидных были отмечены **почки адаптивной реитерации, развивающиеся на столонах корневого, стеблевого и протосомного происхождения.**

Появление столонов корневого происхождения выявлено у американского вида *Cranichis muscosa* Sw. Столоны *C. muscosa*, несущие спиральные розетки фотосинтезирующих листьев, начинали свое развитие вблизи кончиков корней. Таким образом, в случае *C. muscosa* почки адаптивной реитерации имели двоякую природу, поскольку несущие их столоны развивались на корнях. А вся образующаяся структура представляла собой не систему симподиально нарастающих побегов, а ряд моноподиально нарастающих побегов, которые в структуре «стебель > корень > стolon > стебель» разъединялись корневым участком.

Столоны стеблевого происхождения были, в основном, характерны для моноцентрических биоморф из подсемейства Orchidoideae. В условиях культуры мы ни разу не наблюдали у представителей этого подсемейства развития почек адаптивной реитерации на столонах стеблевого происхождения. Однако в литературе имеются данные о развитии подобных столонов у растений из африканского рода *Disa* Berg. [15], когда наряду с обычными вегетативно-генеративными побегами (несущими стеблекорневые тубероиды), в условиях культуры развивались многомономерные подземные побеги, не образующие клубней и служащие для вегетативного размножения.

Для представителей подсемейства Epidendroideae появление столонов было характерно даже на стадии первичного корневища протосомы. Так, например, столоны на стадии первичного корневища протосомы в естественных условиях были описаны для *Epirogium aphyllum* (F.W.Sch.) Sw. [9, 16]. В условиях асимбиотического культивирования у протосом орхидных развития подобных столонов отмечено не было.

Почки адаптивной реитерации соцветий развивались в зонах возобновления, торможения и резерва генеративных побегов. У орхидных в оранжерейных условиях наблюдали следующие адаптациоморфозы соцветий:



- развитие вегетативных и генеративных побегов в зоне возобновления и в зоне торможения;
- преобразование почек генеративных побегов в вегетативные побеги, что объяснялось их склонностью к тотипотентности;
- аномальное развитие почек генеративных побегов в вегетативно-генеративные (коловантные) побеги с терминальным соцветием.

Всего в структуре генеративного побега цветкового растения традиционно выделяли четыре морфофизиологические зоны: 1) кущения или возобновления; 2) торможения (префлоральный участок); 3) обогащения (для сборного соцветия); 4) резерва [17] (рис. 1).


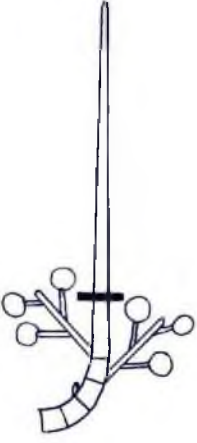

Схема структуры генеративного побега цветкового растения (по Troll, 1964).	Схема травматической реитерации	Схема адаптивной реитерации
		

Рис. 1. Варианты адапциоморфозов соцветий орхидных из трибы *Vandaeae* в оранжерейной культуре

Наиболее известным проявлением лабильности генеративных побегов явилось развитие почек травматической реитерации при повреждении соцветия [18]. Предпосылками к вовлечению в систему травматической реитерации спящих почек из зон возобновления и торможения были, во-первых, усложнение строения соцветия (развитие вместо простой кисти сложной кисти), а во-вторых, увеличение продолжительности цветения (что характерно, например, для орхидей из трибы *Vandaeae*). Так, многие виды из рода *Phalaenopsis* Blume после реализации (или удаления) зоны цветения, развивали соцветия второго порядка из резервных почек нижней структурно-функциональной зоны – зоны возобновления.

В отличие от системы травматической реитерации, система адаптивной реитерации соцветий орхидей из рода *Phalaenopsis* состояла не в усложнении порядка ветвления соцветия, а в преобразовании спящих почек, расположенных в зонах торможения и резерва из генеративных в вегетативные. Это приводило к образованию «деток» (или вегетативных побегов адаптивной реитерации).

Особый случай представляли собой почки адаптивной реитерации терминальных соцветий некоторых Южно-Американских видов из подсемейства *Epidendroideae* (*Epidendrum nocturnum* Jacq., *Dimerandra emarginata* (Meyer) Hoehne). После реализации терминального соцветия или паренхиматизации апикальной меристемы побега, часть почек из зоны возобновления соцветия была способна преобразоваться в новые боковые соцветия.



Явление многократного цветения (gregarious flower) мы наблюдали у орхидных со скрытыми, то есть явно не выраженными боковыми соцветиями (например, у родов из трибы *Dendrobiinae*: *Flickingeria* A.D.Hawkes, *Diplocaulobium* (Rchb.f.) Kraenzl.). Представители этих родов имели недетерминированные побеги с паренхиматизированной апикальной меристемой, но с живыми и способными к реализации придаточными субтермальными почками, защищенными особым чехлообразным листом. Скорее всего, по происхождению эти почки можно отнести к почкам зон возобновления и торможения рудиментированного терминального соцветия. В условиях ровного тропического климата, до тех пор, пока не наблюдалось резких колебаний температуры, все субтермальные цветочные почки находились в состоянии относительного покоя. Однако после резкого понижения, а затем быстрого повышения температуры, включался механизм, «запускающий» цветение, и в течение 7-11 дней одна из почек развивала цветок, длительность жизни которого не превышала нескольких часов [19]. Такой же цикл цветения был характерен и для других родов из трибы *Dendrobiinae* с явно выраженными боковыми соцветиями, например, *Dendrobium* Sw. (секция *Rhopalanthe*), *Grastidium* Blume.

У молодого побега *Dendrobium crumenatum* Sw., например, вначале отцветал самый верхний цветок верхнего бокового соцветия. Затем последовательно отцветали ниже лежащие почки того же самого соцветия, которые по своей природе являлись почками зоны возобновления соцветия. Емкость этой скрытой внутри почки зоны возобновления соцветия была довольно большой (каждое из наблюдаемых нами в условиях Фондовой оранжереи соцветий *D. crumenatum* было способно цвести до 10-15 раз подряд). Наблюдалась также определенная последовательность в реализации цветочных почек вдоль суженной верхней многоэтажной части побега [20]. Первым зацветало самое верхнее соцветие, затем – 2-3 более нижних, и только после этого начинали цвести все остальные соцветия. Чем старше был побег, тем ниже вдоль его длины реализовывались генеративные почки, а после опадения листьев срединной формации к цветению приступали даже почки, лежащие в пазухах этих листьев (рис. 2).

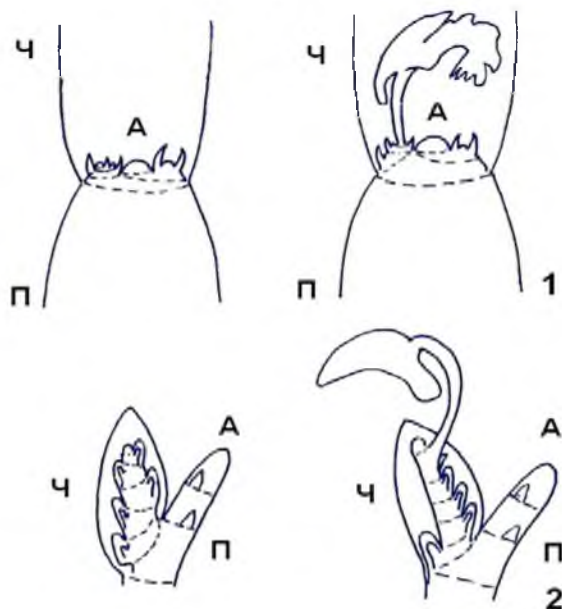


Рис. 2. Схематическое изображение почек адаптивной реитерации боковых соцветий *Flickingeria fimbriata* (1), *Dendrobium dentatum* (2).

А – апикальная меристема побега; Ч – чехлообразный лист; П – побег



При несбалансированных оранжерейных режимах (в основном, в случае несоблюдения температурных режимов во время префлорального периода) вместо соцветий в цветочных почках дифференцировались вегетативные побеги. Например, цветочные почки дендробиумов из секции *Rhopalanthe* преобразовывались в вегетативные почки и давали начало собственной системе побегов.

К азиатским родам *Flickingeria* и *Diplocaulobium* по генезису заложения боковых соцветий очень близки центрально-американские виды из рода *Scaphyglottis* Роепп. & Эндл., но их почки из зоны возобновления терминального соцветия обладали ещё большей склонностью к тотипотентности. Вместо последовательно реализующихся генеративных побегов эти почки одновременно развивали 2-3 вегетативных побега, отцветающих в этом же сезоне. Каждый из вновь образованных побегов развивал собственную корневую систему и был способен дать начало новому клону, также ветвящемуся акросимподиально. Наиболее часто в условиях культивирования этот феномен мы наблюдали при отклонении климатических факторов от нормы.

Поддерживая, в основном, высказанные ранее взгляды на адаптивное значение тотипотентного развития генеративных почек многометамерных псевдобульб [4, 21] (Залукаева, 1990; Буюн, Ковальская, 2004 и др.), мы, тем не менее, считаем, что следует различать два механизма, вызывающих подобное аномальное развитие – 1) адаптивную реитерацию и 2) реверсии (случай возврата к эволюционным предкам). Так, генеративные почки многометамерных псевдобульб у видов из рода *Dendrobium* при отклонении климатических факторов от оптимума развивались в вегетативные побеги (адаптивная реитерация). Наряду с этим, были отмечены также случаи развития из тех же самых почек аномальных вегетативно-генеративных побегов с малометамерными вегетативными участками, несущими придаточные корни и терминальные соцветия. Образование таких побегов мы рассматривали уже в качестве реверсий.

Анализ адаптациоморфозов биоморф оранжерейных орхидных выявил следующие закономерности. Среди корневищных биоморф орхидных более склонными к развитию почек адаптивной реитерации на стеблях и корневищах оказались виды с многометамерными псевдобульбами и многометамерными корневищными участками побегов. В эту группу входили также виды, у которых адаптивный синдром в стрессовых условиях культуры проявлялся в тотипотентности генеративных почек, то есть в развитии вегетативных побегов из почек зон торможения и резерва соцветий, а также почек многометамерных псевдобульб.

Бескорневищные (безризомные) биоморфы чаще развивали почки адаптивной реитерации на корнях и корне-подобных столонах. Например, представители многих родов из подсемейства Orchidoideae, наряду с единственной почкой регулярного возобновления, развивали дополнительные почки адаптивной реитерации на корне-подобных столонах (*Caleana* R.Br., *Drakaea* Lindl. и др.).

Была выявлена довольно большая группа биоморф, которые были способны к вегетативному возобновлению, а также травматической реитерации, но не были способны к адаптивной реитерации. Почки адаптивной реитерации в условиях Фондовой оранжереи не были отмечены:

- у симподиально нарастающих ризообразующих и безризомных биоморф с единственной почкой регулярного возобновления;
- у биоморф с парными стебле-корневыми тубероидами;
- у неветвящихся, моноподиально нарастающих биоморф, у которых придаточные почки пробуждались только после снятия апикального доминирования (*Angraecum* Vory, *Phalaenopsis*);
- у биоморф афотофильных облигатно-микотрофных монокарпиков, у которых единственная почка регулярного возобновления появлялась незадолго до гибели отцветающего материнского растения.

Как правило, у перечисленных выше биоморф система адаптивной реитерации имела те или иные структурные ограничения (например, полное отсутствие корней, которые могли бы дать корневые отпрыски, наличие предельно редуцированно-



го терминального соцветия без зон возобновления и резерва, малое число метамеров у побега и, соответственно, ограниченное число почек, способных к реитерации).

Затрудненное развитие почек адаптивной реитерации наиболее наглядно демонстрировали биоморфы факультативных и облигатных микосимбиотрофов и биоморфы глубоко специализированных эпифитных моноподиально нарастающих видов из трибы Vandae с редуцированными листьями и фотосинтезирующими корнями. Продолжительность жизни этих двух биоморф в культуре была различна. Первые (факультативные и облигатные микосимбиотрофы, связанные со специализированными грибными эндофитами), существовали в культуре недолго, срок их жизни ограничивался временем жизни единственного монокарпического побега (*Burnettia* Lindl., *Gastrodia* R.Br.) или протосомы с ветвящимся первичным (зародышевым) корневищем (*Adenochilus* Hook.f., *Epipogium* Gmel. ex Borkh.). Вторые (специализированные эпифитные моноподиально нарастающие виды с небольшим числом вегетативных почек из-за малой длины пробега), могли существовать в культуре длительное время, иногда десятки лет (*Taeniophyllum* Blume). И, хотя их апикальный рост был не ограничен, в оранжерейных условиях они, по-видимому, не были способны к активному вегетативному размножению.

Список литературы

1. Батыгин Н.Ф. Системы надежности в онтогенезе высших растений. Киев: Наукова Думка, 1977. С. 136-144.
2. Черевченко Т.М., Буюн Л.И., Ковальская Л.А. Надежность побеговых систем орхидных (Orchidaceae Juss.) / Матер. Межд. конф. Ботанические сады как центры сохранения биоразнообразия и рационального использования растительных ресурсов. – М., 2005. – С. 530-533.
3. Oldeman R.A.A. L'architecture de la foret guyanaise // Mem.O.R.S.T.O.M. – 1974. – N 73. – P. 1-204.
4. Залукаева Г.Л. Особенности онтогенеза *Pleione formosana* Hay. (Orchidaceae) в оранжерейной культуре / Вивчення онтогенезу рослин природних та культурних флор у ботанічних закладах Європи. – Київ-Львів, 1994. – С. 59-60.
5. Коломейцева Г.Л. Морфо-экологические особенности адаптации тропических орхидных при интродукции: Дисс...докт.биол.наук. – М., 2006. – 377 с.
6. Коломейцева Г.Л. Структурные адаптации орхидей к гидрофитному образу жизни. – Материалы I (VII) Международной конференции по водным макрофитам «Гидророботаника-2010». Ярославль, 2010. – С.154-156.
7. Stoutamaire W.P. Terrestrial orchid seedlings / The orchids. Scientific studies. New York: Roland Press, 1974. – P. 101-128.
8. Rasmussen H.N. The vegetative architecture of Orchids // Lindleyana. – 1986. – Vol. 1. – N 1. P. 42-50.
9. Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. – М.: Аргус, 1996. – 208 с.
10. Орхидные Урала: систематика, биология, охрана / С.А. Мамаев, М.С. Князев, П.В. Куликов и др.; Под ред. С.А. Мамаева. – Екатеринбург: УрО РАН, 2004. – 124 с.
11. Northen R.T. Keikis from *Paphiopedilum* roots // Amer.Orch.Soc.Bull. – 1982. – Vol. 51. – N. 1. – P. 21-22.
12. Bailes C., Barry J., Burdis A. Interesting asides on vegetative propagation of orchids // Orchid Review. – 1988. – Vol. 96. – N 1141. – P. 384-353.
13. Fowlie J.A. A peculiar Means of Vegetative Reproduction by *Phalaenopsis stuartiana* // Orchid Digest. – 1987. – Vol. 51. – N 2. – P. 93-94.
14. Huntzman A.H. Plantlets from roots of *Maxillaria variabilis* // Amer. Orch. Soc. Bull. – 1958. Vol. 27. – N 1. – P. 18.
15. Stoutamaire W.P. Cultivating Disas in Ohio // Amer. Orch. Soc. Bull. – 1981. – Vol. 50. – N 10. – P. 1195-2000.
16. Irmisch T. Beitrage zur Biologie und Morphologie der Orchideen. Leipzig, A. Abel, 6 Taf. Opusc Biologica. – 1853. – B. 3. – N 20. – S. 1-81.
17. Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А. Основные термины и понятия в современной биоморфологии растений. – М.: МГУ, 1993. – 147 с.



18. Ишмуратова М.М. Вариации структуры генеративного побега многолетних травянистых растений в различных условиях обитания / Конструкционные единицы в морфологии растений. – Киров, 2004. – С. 167–168.

19. Коломейцева Г.Л., Кузнецов А.Н. Дендробиумы флоры Вьетнама в коллекции ГБС РАН / Тез.докл. междунар.конф. «Охрана и культивирование орхидей». – Киев: Наук. Думка, 1999. – С. 103–105.

20. Петрова А.С. Структура и формирование побеговой системы видов рода *Dendrobium* Sw. (Orchidaceae Juss.): Дисс...канд. биол. наук. – М., 1988. – 238 с.

21. Буюн Л.И., Ковальская Л.А. Морфоструктура орхидных (Orchidaceae Juss.) с позиций теории надежности растительных систем / Конструкционные единицы в морфологии растений. – Киров, 2004. – С. 30–32.

FEATURES ADAPTIVE REITERATION OF ORCHIDS IN GLASSHOUSE CONDITIONS

G.L. Kolomeytseva

Main Botanical Garden named
after N.V.Tsitsin Russian
Academy of Sciences,
Botanicheskaya
ul., 4, Moscow, 127276, Russia

e-mail: kmimail@mail.ru

Features adaptive reiteration of orchids in hothouse conditions are studied. It is shown, that the system adaptive reiteration at orchids affects the buds localized on stem and rhizom sites of shoots, stolons a stalk-root and a root origin, additional roots and inflorescences. Laws of display adaptiomorphozes at various a biomorphs glasshouse's orchids are revealed.

Key words: adaptive reiteration, traumatic reiteration, adaptatiomorphoz, biomorph, orchids, glasshouse