

УДК 582.594.6:581.16 (581.9:477)

М.Б. ГАПОНЕНКО

Національний ботанічний сад ім. М.М. Гришка НАН України
Україна, 01014 м. Київ, вул. Тімірязєвська, 1

СПОНТАННЕ ВЕГЕТАТИВНЕ РОЗМНОЖЕННЯ БУЛЬБОВИХ ОРХІДНИХ (*ORCHIDACEAE* JUSS.) ФЛОРИ УКРАЇНИ

*Наведено відомості щодо вегетативного розмноження бульбових орхідних в умовах in situ та ex situ. Виявлено випадки спонтанного вегетативного розмноження *Anacamptis picta* (Loisel.) R.M. Bateman в умовах Гірського Криму. Підтверджено можливість вегетативного розмноження бульбових орхідних під впливом імітованої посухи. Встановлено, що вегетативне розмноження у бульбових орхідних є стратегічно важливим додатковим способом виживання особин у стресових умовах, який забезпечує самовідновлення популяцій.*

Ключові слова: вегетативне розмноження, *Orchidaceae* Juss., бульбові орхідні, посуха, стресові умови.

Збереження природних екосистем в умовах антропогенного навантаження та кліматичних змін є актуальною проблемою, пов'язаною зі стійкістю та стабільністю окремих видів у ценозах. Дослідження стратегії самопідтримання виду неможливе без з'ясування особливостей його репродукційної здатності. Вегетативне розмноження має важливе значення у житті живих організмів, оскільки сприяє збільшенню числа особин, їх поширенню та забезпечує виживання рослин у несприятливих умовах. Найефективнішим механізмом самовідновлення володіють популяції, сформовані особинами зі складним онтогенезом, яким притаманне поєднання насінневого та вегетативного типів розмноження.

У ході еволюційних процесів, поряд зі специфічними біологічними особливостями представників родини *Orchidaceae* Juss., виникла характерна для них система відтворення та розмноження. Орхідним властиве як генеративне, так і вегетативне розмноження. Для орхідних, які мають кореневі бульби, характернішим є насінневе розмноження, яке відіграє провідну роль у формуванні природних популяцій видів цієї життєвої форми [4, 6, 8, 9].

© М.Б. ГАПОНЕНКО, 2014

Здатність бульбових орхідних до вегетативного розмноження значною мірою визначається походженням та будовою їх підземних органів. Як відомо, біля основи надземних пагонів цих рослин, крім розетки поглинальних коренів, формуються спеціальні підземні органи — бульби, які містять бруньки відновлення, що свідчить про потенційну здатність рослин до вегетативної діаспориї. За походженням бульби можуть бути стебловими або кореневими. Дослідженнями І. Огури [20] та М.М. Тихонової [15] встановлено стеблове походження кореневих бульб орхідних флори помірних широт. Однак на думку Р. Дреслера, більшість орхідних мають бульби змішаного типу, бо вони сформовані частинами, які мають як стеблове, так і кореневе походження [17].

Для бульбових орхідних характерне щорічне заміщення кореневих бульб у співвідношенні 1:1. На бульбі, крім верхівкової, міститься ще певна кількість бічних бруньок, які потенційно можуть почати свій розвиток, тож ці рослини не втратили потенційної здатності до вегетативного розмноження. В природних умовах при механічному пошкодженні старої бульби (наприклад, дикими тваринами) спостерігається утворення двох або більше молодих бульб заміщення. Цей факт пояснюється

утворенням при пошкодженнях спеціальних речовин-подразників, які спричиняють зміни росту, стимулюючи ріст та розвиток органів [16, 18, 19].

Біологічне явище, під час якого відбувається повне відтворення тканин чи органів, називається реституцією. За результатами аналізу цього явища розроблено ризореституційний метод вегетативного розмноження орхідей [12]. Цим методом успішно розмножують більшість видів бульбових орхідей. Його суть полягає в тому, що під час цвітіння у генеративних або дорослих вегетативних особин відокремлюють молоді дочірню бульбу, висаджуючи її окремо, а рослину з минулорічною материнською бульбою розміщують на попередньому місці. Через кілька тижнів материнські особини викопають. У місцях відділення бульби спостерігається утворення 1–3, а іноді й більше молодих дочірніх бульбочок. Останні також відділяють і висаджують у той же субстрат для дорощування. У місцях повторного відділення можуть знову з'явитися молоді дочірні бульбочки. При повторному відділенні бульбочки мають дуже малий розмір і тому потребують особливого догляду.

Крім ризореституційного розмноження, відомі факти спонтанного вегетативного розмноження бульбових орхідей *in situ* та *ex situ*, спричинені екологічними чинниками. Однак випадки такого вегетативного розмноження трапляються досить рідко. Вони відзначені у *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. [2, 5], *Dactylo-rhiza incarnata* (L.) Soó, *D. fuchsii* (Druce) Soó [1, 3, 21] та *Herminium monorchis* (L.) R.Br. [14].

Установлено, що бульбові орхідні здатні у стресових умовах досить швидко розвиватися, демонструючи своєрідне «кушіння» річних пагонів. При цьому важливою біоморфологічною властивістю рослин є «інтенсивність галушення», тобто одночасний розвиток на пагоні більш ніж однієї піхвової або додаткової бруньки. Інтенсивність галушення безпосередньо пов'язана з вегетативним розмноженням, оскільки збільшення кількості бічних пагонів на одній рослині з наступною втратою фізичного зв'язку між ними призво-

дить до збільшення кількості особин [14]. При цьому морфофізіологічна основа відростання та вегетативного розмноження одна й та сама, у зв'язку з чим їх не завжди можна розмежувати.

Відомо, що причиною спонтанного вегетативного розмноження у рослин є складнощі з насіннєвим розмноженням унаслідок зміни природних умов чи антропогенного впливу. Проте механізми, які спричиняють таке явище у орхідних, вивчено недостатньо.

Мета роботи — з'ясувати причини спонтанного вегетативного розмноження бульбових орхідей та механізми його реалізації.

Об'єктами наших досліджень були бульбові орхідні з родів *Anacamptis* Rich., *Orchis* L., *Neotinea* Rchb.f., *Gymnadenia* R.Br. та *Dactylo-rhiza* Neck. ex Nevski. Ці види за класифікацією життєвих форм І.В. Татаренко [13] віднесені до орхідних зі стеблелореновими тубероїдами, а О.С. Смирнова [11] виділяє у них дві форми росту: бульбові розеткові та бульбові з подовженими пагонами. Це багаторічні трав'янисті полікарпічні рослини, вегетативні однорічники за Є.Л. Любарським [10], або вегетативні малорічники. У рослин щорічно відбувається заміна материнської бульби на дочірню, яка має на верхівці бруньку відновлення. Система пагонів бульбових орхідних зазвичай утворена пагонами двох генерацій і представлена двома порядками галушення: материнським, який поступово відмирає та дочірнім, який розвивається. У таких рослин зазвичай розвивається лише одна брунька відновлення, розташована на верхівці материнської бульби поряд з основою пагона минулої генерації [11, 17].

Наші багаторічні спостереження за бульбовими орхідними *in situ* та *ex situ* виявляли у них переважно насіннєве розмноження. Близьке просторове розміщення генеративних та ювенільних особин у ценопопуляціях пояснювали кращим проростанням насіння безпосередньо біля генеративних рослин. На користь насіннєвого походження таких скупчень особин свідчить розподіл різновікових рослин усередині групи. Зазвичай у центрі роз-

ташована генеративна рослина, а навколо неї — ювенільні особини. Такий розподіл особин пояснюється концентрацією навколо генеративної рослини великої кількості мікоризних грибів, які сприяють проростанню насіння, а також найбільшою кількістю насінин, котрі потрапили у ґрунт у цій зоні.

При проведенні моніторингових досліджень за ценопопуляціями *Anacamptis picta* (Loisel.) R.M. Bateman, *Neotinea tridentata* (Scop.) R.M. Bateman, Pridgeon et M.W. Chase, *Dactylorhiza majalis* (Rchb.) P.F. Hunt et Summerh. та *D. fuchsii* із застосуванням методу детального картування розміщення особин з фіксуванням їх вікових станів на стаціонарних ділянках, нами відзначено появу віргінільних особин поблизу генеративних, що можна було пояснити лише їх вегетативним походженням [7]. Зокрема при дослідженні *A. picta* та *N. tridentata* в околицях с. Шебетовка (АР Крим) такі випадки зафіксовані нами переважно на відкритих добре освітлених місцезростаннях, що відповідає результатам досліджень *Gymnadenia conopsea* на північному сході Росії, проведеними О.Є. Валуйских [2].

Найбільшу кількість нащадків вегетативного походження встановлено у популяціях досліджуваних видів у Гірському Криму. Згідно з гідрометеорологічними даними, у квітні—травні 2013 р. у регіоні досліджень зафіксовано високі показники температури повітря (28–31 °С) і низька кількість опадів. Саме на квітень—травень припадає пік цвітіння та інтенсивність вегетації *Anacamptis picta* та *Neotinea tridentata*. У цей період у генеративних особин орхідних наявні дві бульби — материнська, яка ще не повністю використала свій «ресурс», та вже сформована молода (дочірня) бульба, а також розвинений пагін з листками і суцвіттям, нижні квітки якого починають формувати плоди. Ймовірно, тривала посуха на тлі високої температури повітря, яка зберігалася майже місяць, обмежила повноцінне функціонування кореневої системи та спровокувала перехід рослини (її молоді сформованої бульби) до вимушеного стану спокою. При цьому ще функціонуючий надземний пагін

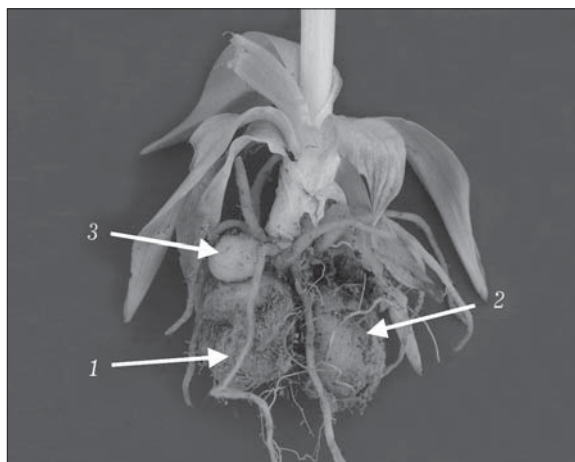


Рис. 1. Утворення дочірньої бульби у *Anacamptis picta* (Loisel.) R.M. Bateman (АР Крим, с. Шебетовка, 2013 р.): 1 — материнська бульба; 2 — бульба заміщення; 3 — дочірня бульба

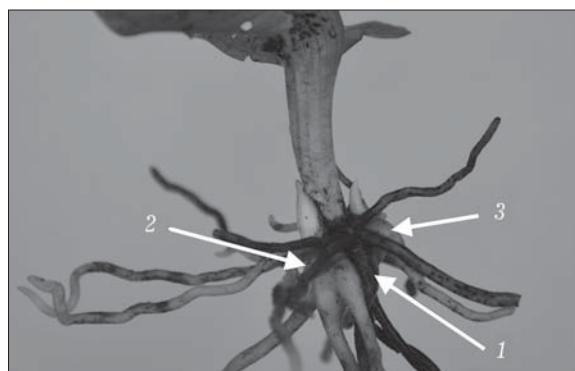


Рис. 2. Утворення дочірньої бульби у віргінільних особин *Dactylorhiza majalis* (Rchb.) P.F. Hunt et Summerh. (Київ, НБС, 2013 р.): 1 — материнська бульба; 2 — бульба заміщення; 3 — дочірня бульба

виявив здатність до накопичення поживних речовин, що спровокувало розвиток «резервної» бруньки відновлення. Таким чином, відбулось утворення третьої бульби і, відповідно, генеративна рослина сформувала дві дочірні бульби, а отже, виявила здатність до вегетативного розмноження (рис. 1).

Для перевірки цієї гіпотези нами проведено вегетаційні дослідження в умовах культури в Національному ботанічному саду ім. М.М. Гришка НАН України. Для особин досліджуваних видів (*Neotinea tridentata*, *Dactylorhiza majalis*, *D. fu-*

chsi) у фазі завершення цвітіння — початку формування насіння було створено умови штучної посухи. Рослини не поливали протягом 7–10 днів, при появі ознак в'янення полив відновлювали. Вже через 2 тижні за таких умов у особин спостерігали формування додаткової дочірньої бульби. В умовах *ex situ* було встановлено, що здатність до вегетативного розмноження мають не лише генеративні рослини, а й прегенеративні (зокрема, віргінільні) особини (рис. 2). У результаті імітації штучної посухи вегетативні нащадки отримано у рослин *Dactyloorchiza majalis*, *D. fuchsii*, *Gymnadenia conopsea*, *Anacamptis picta*, *Neotinea tridentata*.

Одержані у вегетаційному досліді дані підтверджують можливість вегетативного розмноження у бульбових орхідних у природі, причому як у генеративних, так і у віргінільних особин. Імовірною причиною вегетативного розмноження у цих рослин є неможливість формування повноцінного життєздатного насіння під впливом несприятливих погодних умов, що призвело до утворення додаткових бульб.

Отже, вегетативне розмноження у бульбових орхідних є стратегічно важливим додатковим засобом виживання особин у стресових умовах, який забезпечує самовідновлення популяцій.

1. Быченко Т.М. Разнообразие жизненных форм и особенности вегетативного размножения орхидных Прибайкалья // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы: Матер. междунар. конф., посвящ. 200-летию Казан. бот. шк. (23–27 января 2006 г.). — Казань, 2006. — С. 153–157.
2. Валуйских О.Е. О вегетативном размножении *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. (*Orchidaceae*) // Вестн. ТьГУ. Сер. Биол. и экол. — 2007. — Вып. 6. — С. 129–134.
3. Вахрамеева М.Г. Род Пальчатокоренник // Биол. флора Московской обл. — 2000. — Вып. 14. — С. 55–86.
4. Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В. и др. Виды евразийских наземных орхидных в условиях антропогенного воздействия и некоторые проблемы их охраны // Бюл. МОИП. — 1997. — 102, вып. 4. — С. 35–43.
5. Вахрамеева М.Г., Виноградова И.О., Татаренко И.В., Цепляева О.В. Кокушник комарниковый // Биол. флора Моск. обл. — 1993. — Вып. 9, ч. 1. — С. 51–54.

6. Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В., Никитина С.В., Самсонов С.К. Орхидеи нашей страны. — М.: Наука, 1991. — 222 с.
7. Гапоненко М.Б., Гнатюк А.М. Застосування методу детального картування при дослідженні структури популяцій рідкісних видів рослин-геофітів // Інтродукція рослин. — 2013. — № 4. — С. 37–41.
8. Денисова Л.В., Никитина С.В. Об изучении популяций редких растений на примере некоторых видов семейства *Orchidaceae* Juss. // Общие проблемы охраны растительности: Матер. всесоюз. совещания «Охрана растительного мира северных регионов». — 1984. — Т. 1. — С. 154–158.
9. Куликов П.В., Филиппов Е.Г. Репродуктивная стратегия орхидных умеренной зоны // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. — СПб. — 2000. — Т. 3. — С. 510–513.
10. Любарский Е.Л. Об эволюции вегетативного возобновления и размножения травянистых поликарпиков // Бот. журн. — 1961. — 46, № 7. — С. 961–968.
11. Смирнова Е.С. Морфология побеговых систем орхидных. — М.: Наука, 1990. — 208 с.
12. Собко В.Г. Ризореституционное размножение вегетативных малолетников семейства Орхидных // Охрана и культивирование орхидей. — Таллин, 1980. — С. 82–84.
13. Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. — М.: Агрус, 1996. — 207 с.
14. Татаренко И.В., Аверкова Г.П. О вегетативном размножении орхидных // Бюл. Ботан. сада им. И.С. Косенко Кубанского госагроуниверситета. — 1998. — № 7. — С. 155–158.
15. Тихонова М.Н. К вопросу о природе подземных органов трибы *Orchidae* // Ботан. журн. — 1983. — 68, № 5. — С. 648–653.
16. Bunning E. Untersuchungen über Reizleitung und Riezreaktionen bei traumatischer Reizung von Pflanzen // Bot. Arxiv. — 1926. — 15. — S. 4–60.
17. Dressler R.L. The Orchids natural history and classification. — L.: Harvard Univ. Press, 1981. — 332 p.
18. Haberlandt G. Wundhormone als Erreger von Zellteilungen // Beitr. zur allgemeinen Botanik. — 1921. — 2. — S. 31–35.
19. Haberlandt G. Über den Blattbau der Grataegomespili von Bronvaux und ihrer Eltern. — Sitzungsberichte der Press. Akkad. der Wissenschaften. — 1926, Juni. — S. 170.
20. Ogura I. Anatomy and morphology of the subterranean organs in some *Orchidaceae* // Tokyo Jap. Fac. Sci. Univ. — 1956. — 3. — P. 4–17.
21. Tamm C.O. Survival and flowering of some perennial herbs. II The behavior of some orchids on permanent plots // Oikos. — 1972. — 23. — P. 23–28.

Рекомендувала до друку Л.І. Буюн

Н.Б. Гапоненко

Национальный ботанический сад
им. Н.Н. Гришко НАН Украины,
Украина, г. Киев

СПОНТАННОЕ ВЕГЕТАТИВНОЕ
РАЗМНОЖЕНИЕ КЛУБНЕВЫХ ОРХИДНЫХ
(*ORCHIDACEAE* JUSS.) ФЛОРЫ УКРАИНЫ

Приведены сведения о вегетативном размножении клубневых орхидных в условиях *in situ* и *ex situ*. Выявлены случаи спонтанного вегетативного размножения *Anacamptis picta* (Loisel.) R.M. Bateman в условиях Горного Крыма. Подтверждена возможность вегетативного размножения клубневых орхидных под влиянием имитированной засухи. Установлено, что вегетативное размножение у клубневых орхидных является стратегически важным дополнительным способом возобновления в стрессовых условиях, который обеспечивает самовозобновление популяций.

Ключевые слова: вегетативное размножение, *Orchidaceae*, клубневые орхидные, засуха, стрессовые условия.

М.В. Гапоненко

М.М. Gryshko National Botanical Garden,
National Academy of Sciences of Ukraine,
Ukraine, Kyiv

SPONTANEOUS VEGETATIVE REPRODUCTION
OF TUBEROUS ORCHIDS (*ORCHIDACEAE* JUSS.)
OF FLORA OF UKRAINE

The information about the vegetative reproduction of tuberous orchids *in situ* and *ex situ* is cited. The cases of spontaneous vegetative reproduction of the plants of *Anacamptis picta* (Loisel.) R.M. Bateman in the conditions of the Mountain Crimea were found. The possibility of the vegetative reproduction of orchids with tubers under the influence of simulated drought is shown. It was determined that the vegetative reproduction of tuberous orchids is a strategically important additional method for individuals surviving in stressful environment, which provides a self-renewal of populations.

Key words: vegetative reproduction, *Orchidaceae*, tuberous orchids, drought, stress conditions.