



БІОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ, ОНТО- ТА ФІЛОГЕНЕЗ ІНТРОДУКОВАНИХ РОСЛИН

УДК 635.965, 274.663.1

Г.А. КОЛОМЕЙЦЕВА¹, Т.М. ЧЕРЕВЧЕНКО², А.Н. ЛАВРЕНТЬЕВА²

¹ Главный ботанический сад Российской академии наук
Россия, 127276 г. Москва, ул. Ботаническая, 4

² Национальный ботанический сад им. Н.Н. Гришко НАН Украины
Украина, 01014 г. Киев, ул. Тимирязевская, 1

ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА *DENDROBIUM UNICUM* SEID. (ORCHIDACEAE JUSS.) В КУЛЬТУРЕ *IN VITRO* И В ОРАНЖЕРЕЙНОЙ КУЛЬТУРЕ

Изучались этапы онтогенеза сеянцев Dendrobium unicum Seid. — редкого и оригинального представителя эпифитных тропических орхидей. Определено, что семена начинают прорастать на модифицированной среде Кнудсона через две недели, образуя как одиночные, так и многовершинные протокормы. Побег 1-го порядка полностью формируется в течение 170 дней. Адаптацию сеянцев проводили в оранжерее на субстрате из сфагнового мха и минеральной ваты. Первое цветение наблюдали на побегах 5-го порядка в период с мая по июнь.

Виды рода *Dendrobium* Sw. морфологически очень разнообразны. По данным разных авторов, этот род насчитывает от 900 до 1600 видов, распространенных в Юго-Восточной Азии, Китае, Японии, Австралии, Новой Зеландии [10]. Среди видов встречаются эпифиты и литофиты, вечнозеленые и листопадные растения с прямостоячими или свисающими побегами.

Объектом нашего исследования стал один из наиболее редких и оригинальных представителей рода *Dendrobium* — дендробиум единственный (*D. unicum* Seld.), эпифитный вид, впервые введенный в культуру в Англии в 1970 г. Произрастает в Таиланде, Лаосе и Вьетнаме [9]. На начальных этапах интродукции этот вид значился в гербариях

и живых коллекциях как *D. пауковидный* (*D. arachnites* Rchb. f.), пока знаменитый исследователь флоры орхидей Юго-Восточной Азии Гуннар Сейденфаден не выявил существенную разницу между двумя видами [11]. На основании отличий в строении губы цветка и несовпадения ареалов (*Dendrobium arachnites* встречается в Бирме и Индии) Г. Сейденфаден описал это маленькое растение с ярко-оранжевыми цветками как новый вид.

В связи с уникальностью данного вида и в целях разработки приемов культивирования *D. unicum* для пополнения коллекций ботанических садов мы должны были решить следующие задачи: 1 — разработать метод семенного размножения этого вида в культуре *in vitro*; 2 — провести морфологические исследования ювенильных фаз раз-

© Г.А. КОЛОМЕЙЦЕВА, Т.М. ЧЕРЕВЧЕНКО, А.Н. ЛАВРЕНТЬЕВА, 2002



вития семян; 3 — разработать приемы культивирования *D. unicum* для наиболее критического периода — смены асептической культуры на симбиотическую. Работа проводилась в отделах тропических растений ГБС им. Н.В. Цицина и НБС им. Н.Н. Гришко НАН Украины.

Основные трудности при искусственном опылении и получении семян у дендробиумов связаны с очень низким процентом завязывания и вызревания семян в пределах одного клона [12]. В естественных условиях также очень редко завязываются плоды, что отмечается рядом исследователей [11]. Поэтому наличие в коллекции орхидных ГБС РАН растений из двух разных клонов позволило получить полноценные семена через 11 месяцев после искусственного опыления.

Зрелые семена *Dendrobium unicum* проращивали на агаризованных питательных

средах Кнудсона [3]. Колбы с сеянцами держали в климакере со следующим режимом: температура (дневная и ночная) — 25–27 °С, относительная влажность воздуха — 70%, освещенность — 7000 люкс, длина светового дня — 16 часов. Субкультивирование протокормов и сеянцев проводили через каждые два месяца.

Прорастание семян *D. unicum* начинается с набухания зародыша, который на 12–15-й день после посева, разрастаясь, разрывает семенную оболочку и переходит в следующую стадию своего развития — протокорм диаметром около 0,7 мм, высотой около 0,3 мм, который имеет четко выраженную апикальную и базальную части. Базальная часть содержит несколько рядов ризоидов, апикальная — слегка выпуклую, окруженную 3–4 листовыми примордиями апикальную меристему (рис. 1). Следует отметить, что нами

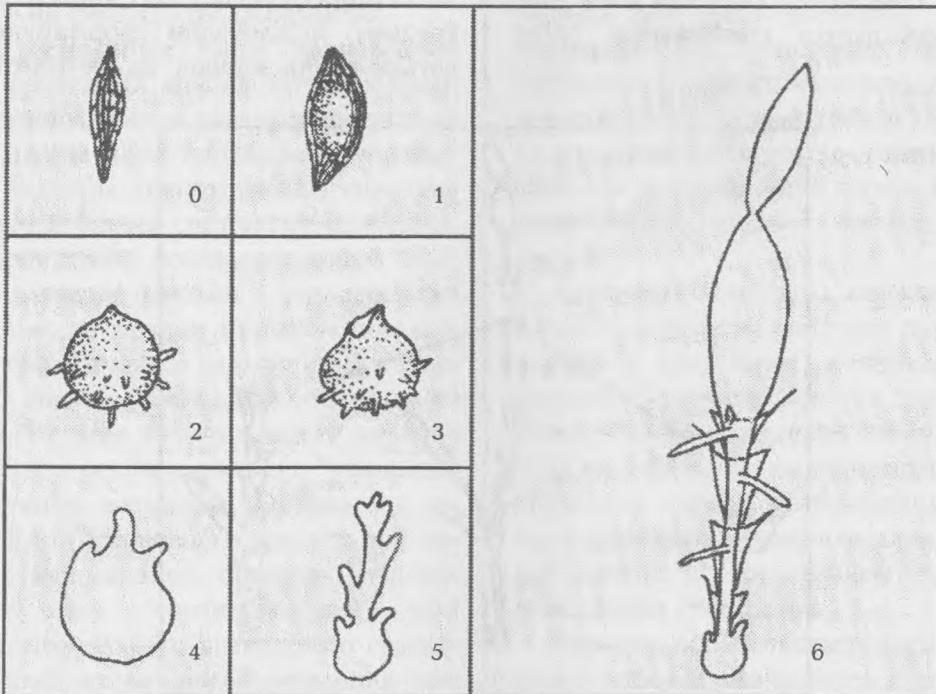


Рис. 1. Стадии развития проростка и структура побега *Dendrobium unicum*: 0 — зрелое семя; 1 — набухание зародыша; 2 — развитие протокорма, появление ризоидов; 3 — появление первого листовидного органа; 4 — развитие первого листа проростка; 5 — развитие ювенильного побега; 6 — схема строения ювенильного побега

наблюдалось также образование как нормально развитых протокормов с единственным апексом, так и формирование протокормов неправильной формы со множеством апексов или групп протокормов, связанных между собой основаниями. Аналогичные результаты были получены и при семенном размножении *Cymbidium hybridum* [1, 2, 8]. В данной работе мы ограничимся описанием особенностей развития одиночного протокорма, поскольку рост многовершинного протокорма и группы сросшихся протокормов у *Dendrobium unicum* происходит так же, как и у *Cymbidium hybridum hort.*

Через месяц после посева апекс протокорма приобретает трубчатую форму и преобразуется в листовидный орган. В его основании через 45–50 дней после посева эндогенно закладывается прокамбиальный тяж, дающий начало первому корню сеянца. Еще через 150–170 дней полностью формируется ювенильный побег (рис. 1).

Стадии развития сеянцев описывались по методике определения морфологических структур Е.С. Смирновой, согласно которой у каждого побега выделяли междуузлия с чешуевидными и нормальными листьями [4]. Листовая серия побега состоит из четырех низовых влагалищных листьев на удлинненном четырехметамерном участке и одного нормально развитого листа на вершине последнего слегка утолщенного междуузлия. Корневая система ювенильного побега состоит из одного-трех придаточных корней, последовательно появляющихся на корневищном участке (рис. 1). Дальнейшее развитие сеянцев *D. unicum* может проходить тремя путями (рис. 2). Чаще всего побег второго порядка ветвления образуется из почки, расположенной в пазухе четвертого влагалищного листа ювенильного побега после окончательного формирования его корневой системы, когда помимо одного-трех корней на первом-третьем междуузлии формируются еще четыре-шесть корней на четвертом слегка

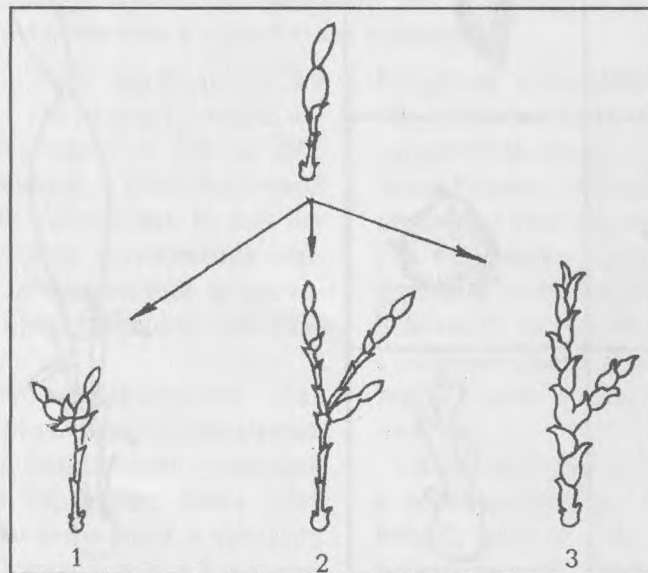


Рис. 2. Варианты развития сеянцев *Dendrobium unicum* на ранних стадиях морфогенеза: 1 — основной путь морфогенеза; 2 — образование нескольких побегов второго порядка с удлинненными корневищами; 3 — аномальная структура побега



укороченном междоузлии. Состав листовой серии побега второго порядка ветвления следующий: два низовых чешуевидных листа на укороченных междоузлиях, два влагалищных и два нормальных зеленых листа на вершине утолщенной псевдобульбы. Третье и четвертое укороченные междоузлия в основании побега второго порядка имеют корни, достигающие 1,5–2,0 см в длину (обычно их восемь-десять).

Значительно реже вместо укороченных междоузлий в основании побега второго порядка ветвления образуются удлинённые корневищные междоузлия, а в остальном строение этих побегов сходно с описанным морфогенезом семян *Dendrobium unicum*. Образование таких структур способствует освоению новых участков субстрата. Иногда ювенильный побег дает начало 2–5 подобным структурам, увеличивая тем самым коэффициент вегетативного размножения семян уже на ранних этапах развития.

Кроме описанных выше направлений развития семян *D. unicum*, которым свойственно симподиальное ветвление в системе побегов, иногда нами наблюдался аномальный тип развития, при котором у ювенильного побега корневая система не разветвляется, а происходит последовательное заложение и развитие листьев с утолщенными влагалищами, на каждом метамере последовательно образуется по одному придаточному корню. Иногда аномальный побег ветвится, давая боковые побеги второго порядка и напоминая в целом растение с "моноподиальным" типом ветвления. Однако мы согласны с Е.С. Смирновой в том, что нецелесообразно использовать термины "моноподиальный" или "симподиальный" при описании ювенильного возрастного состояния растений, когда способ ветвления еще окончательно не выявлен [4].

В случае образования аномального побега, как правило, после развития междоузлий с семью-десятью листьями начинается отмира-

ние протокорма и наблюдается некроз нижней части побега. Однако в условиях асептической культуры аномальный побег может существовать продолжительное время, постоянно нарастая своей верхушечной частью. Подобные нежизнеспособные особи *D. unicum* напоминают гиперморфы, описанные у *Cymbidium hybridum* [7], но в отличие от гиперморфных семян *цимбидиума* они не образуют симподиальной системы побегов, а просто погибают.

Смена монополярной организации проростков на биполярную, т. е. метаморфоз, на начальных стадиях онтогенеза орхидных происходит вследствие образования собственной корневой системы [5, 6]. Согласно проведенным исследованиям, метаморфоз наблюдается у семян *Dendrobium unicum*, развивающихся по двум первым направлениям морфогенеза. При реализации третьего пути морфогенеза аномальная структура не развивает характерную для вида корневую систему, и метаморфоз не происходит. Метаморфоз в онтогенезе *D. unicum* заканчивается образованием корневой системы побега второго порядка ветвления, а протокорм отмирает приблизительно через год после посева. К этому времени семена готовы к высадке в субстрат (рис. 3).

Адаптацию семена *D. unicum*, состоящие из побегов первого и второго порядков, проходили в оранжерее с теплым режимом (зимняя ночная температура была 16–18 °С, относительная влажность воздуха — более 70%) на субстратах из сфагнового мха и минеральной ваты. В оранжерейных условиях было отмечено изменение длины междоузлий в связи с чередованием увлажнения и подсыхания субстратов.

Развитие побега третьего порядка начинается в марте и завершается в октябре. Листовая серия побега состоит из трех чешуевидных, двух влагалищных и четырех-шести нормальных зеленых листьев. Субстрат из сфагнового мха покрывал семена почти на



Рис. 3. Сеянцы *Dendrobium unicum* перед высадкой в субстрат

2/3 их длины, смягчая колебания влажности и освещенности. В таких условиях побег третьего порядка развивает "ползучий" корневищный участок, состоящий из четырех удлиненных междуузлий. В пазухах второго, третьего и четвертого чешуевидных, а также пятого и шестого влагалищных листьев начинают развиваться пазушные почки. Каждое из удлиненных междуузлий имеет по два-восемь коротких корней до 1–1,2 см длиной.

Высадку сеянцев *Dendrobium unicum* в субстрат из минеральной ваты проводили так, чтобы он не покрывал почку возобновления в основании побега второго порядка, т. к. заглубленная посадка может привести к загниванию почки при переувлажнении. При этом сеянцы находятся в более жестких условиях, чем при культивировании в сфагновом мхе. В данном случае колебания освещенности и влажности в оранжерее ничем не смягчаются. При таких условиях выращивания у побега третьего порядка четыре первых корневищных междуузлия укорочены. Его корневая система состоит из коротких придаточных корней, развивающихся на

укороченных междуузлиях корневища, начиная с середины июля. Следует отметить, что при выращивании сеянцев на различных субстратах строение побеговой системы принципиально не меняется, однако длина междуузлий при повышении влажности и затенении увеличивается. Проведенные исследования показали, что развитие удлиненных или укороченных междуузлий корневищной части побегов в зависимости от внешних условий — характерная особенность развития *D. unicum* (рис. 4).

Перевод сеянцев из асимбиотической культуры в симбиотическую, сопровождается инфицированием их корней эндомикоризными грибами. Толикопофаговая эндомикориза обнаружена нами в корнях сеянцев *D. unicum* спустя два месяца после высадки их в субстрат из сфагнового мха. Микотрофность корней побегов третьего порядка составила 6,45% спустя 3,5 месяца после посадки.

Наиболее благоприятным временем для посадки сеянцев *D. unicum* в оранжерее, по нашим наблюдениям, является март. Сфор-

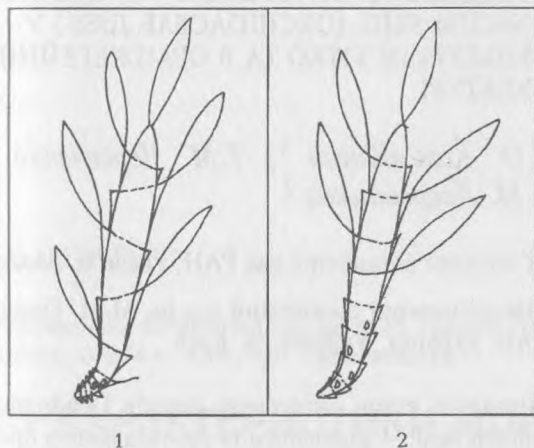


Рис. 4. Изменение состава листовой серии побега *Dendrobium unicum* третьего порядка ветвления в зависимости от используемого субстрата: 1 — минеральная вата; 2 — сфагновый мох

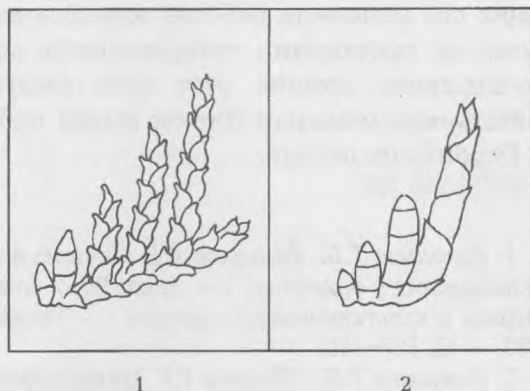


Рис. 5. Структура побеговой системы сеянцев *Dendrobium unicum* на стадии развития побега четвертого порядка: 1 — в климакере без периода покоя, 2 — в оранжерее, период покоя с октября по март

мировавшийся в течение вегетационного сезона (март — сентябрь) побег третьего порядка ветвления в октябре — декабре сбрасывает листья, и ритм побегообразования сеянца синхронизируется с ритмом побегообразования генеративно зрелого растения. Побег четвертого порядка начинает развиваться в марте следующего года. У сеянцев, оставшихся не высаженными (в колбах) и содержащихся в условиях климакамеры с постоянным режимом, образование побега третьего порядка происходит без периода покоя, листопад наблюдается только у ювенильного побега и побега второго порядка. В то время, как сеянцы, высаженные в оранжерейных условиях, находятся в состоянии относительного покоя, у сеянцев, содержащихся в условиях климакамеры, из двух-четырех почек возобновления без периода покоя развиваются побеги четвертого порядка, имеющие, как правило, вид аномальных побегов (рис. 5).

Муссонный климат в районах произрастания *Dendrobium unicum* определяет сезонность его развития — во время влажного летнего муссона с июня по сентябрь наблю-

дается активный рост вегетативных побегов, а во время сухого зимнего муссона с октября по февраль происходит цветение и заложение новых почек. Ритмы побегообразования у сеянцев также сильно колеблются в зависимости от экологических условий. Первое цветение высаженных в оранжерею сеянцев *D. unicum* мы наблюдали на хорошо сформированных и полностью сбросивших листья побегах пятого порядка. Внепочечное развитие генеративных побегов у сеянцев так же, как и у взрослых растений, длилось с февраля по май, цветение продолжалось с мая по июнь. Цветы имеют ярко-оранжевые лепестки и чашелистики, палевую губу с коричнево-оранжевыми жилками. У них отсутствует скручивание завязи (ресупинация), отчего цветки выглядят как бы перевернутыми губой вверх.

Как показали наши исследования, каждый побег *Dendrobium unicum* остается живым до тех пор, пока не реализуется потенциал всех его вегетативных и генеративных почек. Симподиальное ветвление новых побегов происходит вдоль всей оси, и ниж-

ние почки в основании каждого из образующих ось ветвления побегов остаются живыми на протяжении четырех-шести лет. По-видимому, именно этот срок следует считать максимальным сроком жизни побега *Dendrobium unicum*.

1. Батыгина Т.Б., Васильева В.К. Система воспроизведения у орхидных: Тез. докл. Всес. симп. "Охрана и культивирование орхидей". — Таллин, 1980. — С. 107–110.

2. Батыгина Т.Б., Шевцова Г.Г. Метаморфоз в онтогенезе орхидных (на примере *Cymbidium hybridum*, Orchidaceae) // Ботан. журн. — 1985. — 70, № 12. — С. 1614–1621.

3. Кушнир Г.П., Будак В.Е., Лаврентьева А.Н. Питательная среда для проращивания семян орхидей. — (А. с. 816438 (СССР). Оpubл. в БИ, 1981, № 12.

4. Смирнова Е.С. Морфология побеговых структур орхидных. — М.: Наука, 1990. — 209 с.

5. Терехин Э.С. Паразитные цветковые растения. — Л: Наука, 1977. — 219 с.

6. Терехин Э.С., Никитичева З.И. Постсеменное развитие паразитных Angiospermae. I. Метаморфоз // Ботан. журн. — 1968. — 53, № 1. — С. 89–57.

7. Черевченко Т.М., Кушнир Г.П. Орхидеи в культуре. — К: Наук. думка, 1986. — 200 с.

8. Шевцова Г.Г., Батыгина Т.Б., Лаврентьева А.Н. Некоторые аспекты системы воспроизведения орхидных на примере *Cymbidium hybridum* (Orchidaceae) // Ботан. журн. — 1986. — 71, № 11. — С. 1457–1467.

9. Hunt D.R. Curtis's Botanical Magazine. — 1972. — 179, p. 1, S. 616.

10. Kerr A.F.G. Notes on the pollination of certain species of *Dendrobium*. — Sci. Proc. Dublin Soc. — 1909. — 12. — P. 47–53.

11. Kjellsson G., Rasmussen F.N. Does the pollination of *Dendrobium unicum* Seid. involve "pseudopollen" // Die orchidee. — 1987. — Bd. 38, N 4. — S. 183–187.

12. Kjellsson G., Rasmussen F.N., Dupuis D. Pollination of *Denrobium infundibulum*, *Cymbidium insigne* (Orchidaceae) and *Rhododendron lyi* (Ericaceae) by *Bombus eximius* (Apidae) in Thailand: A possible case of floral mimicry // Journ. Trop. Ecol. — 1986. — I. — P. 289–302.

ОСОБЛИВОСТІ ОНТОГЕНЕЗУ *DENDROBIUM UNICUM* SEID. (ORCHIDACEAE JUSS.) У КУЛЬТУРИ IN VITRO ТА В ОРАНЖЕРЕЙНІЙ КУЛЬТУРИ

Г.О. Коломійцева¹, Т.М. Черевченко²,
А.М. Лаврентьева²

¹ Головний ботанічний сад РАН, Росія, м. Москва

² Національний ботанічний сад ім. М.М. Гришка НАН України, Україна, м. Київ

Вивчались етапи онтогенезу сіянців *Dendrobium unicum* Seid. — рідкісного та оригінального представника епіфітних тропічних орхидей. Визначено, що насіння починає проростати на модифікованому середовищі Кнудсона через два тижні, утворюючи як поодинокі, так і багатокорінькові протокорми. Пагін 1-го порядку повністю формується впродовж 170 днів. Адаптацію сіянців проводили в оранжерей на субстраті зі сфагнового моху та мінеральної вати. Перше цвітіння сіянців спостерігали на пагонах 5-го порядку у період з травня по червень.

PECULIARITIES OF THE *DENDROBIUM UNICUM* SEID. (ORCHIDACEAE JUSS.) ONTOGENESIS CULTURE IN VITRO AND IN GREENHOUSE

G.A. Kolomeytseva¹, T.M. Cherevchenko²,
A.N. Lavrentyeva²

¹ Main Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Russia, Moscow

² M.M. Grishko National Botanical Gardens, National Academy of Sciences of Ukraine, Ukraine, Kyiv

The ontogenesis stages of the seedlings of *Dendrobium unicum* Seid, a unique representative of epiphytic tropical orchids are studied. It was determined that in Knudson medium the seeds start germinating in two weeks, forming both single-headed and multy-headed protocorms. The shoots develop during 170 days. The adaptation was carried out in conditions of greenhouse with the use of bog moss and mineral fiber. The first flowering of shoots of 5-th order was observed from May till June.