

**ДАННЫЕ ПО РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ ГНЕЗДОВКИ (*NEOTTIA, NIDUS-AVIS* (L.) RICH., *ORCHIDACEAE*)**

**Верещагина В. А., Дорофеева М. М.**

ФГБОУ ВПО «Пермский Государственный национальный исследовательский университет», Пермь, Россия (614990, г. Пермь, ул. Букирева, 15), e-mail: [info@psu.ru](mailto:info@psu.ru)

---

Гнездовка обыкновенная (*Neottia nidus-avis* (L.) Rich., *Orchidaceae*) характеризуется следующими особенностями: сапрофитизм, отсутствие зеленой окраски при наличии хлорофилла А, микотрофность и монокарпичность. Проведены четырехлетние наблюдения над ценопопуляцией гнездовки (*Neottia nidus-avis* (L.) Rich., *Orchidaceae*) в предгорьях западного Урала. Установлено колебание численности популяции гнездовки в разные годы, причины которого неизвестны. В статье рассматриваются особенности репродуктивного процесса. Эмбриологические данные: семязачатки двупокровные, tenuinucellatные, анатропные, тетрада мегаспор Т-образная, формирование зародышевого мешка *Polygonum*-типа, угнетение развития халазальной области зародышевого мешка; наблюдалось оплодотворение лишь одного из полярных ядер, эндосперм диплоидный, максимальное число ядер эндосперма – 4; полная дегенерация эндосперма происходит, когда зародыш достигает своего максимального размера, зародыш не дифференцирован. Для полного представления о репродуктивной биологии гнездовки необходим дальнейший мониторинг ее популяций и темпоральная фиксация.

Ключевые слова: репродуктивная биология, эмбриология, семязачаток, зародышевый мешок, зародыш, эндосперм.

**PARTICULARS CONCERNING REPRODUCTIVE BIOLOGY OF (*NEOTTIA, NIDUS-AVIS* (L.) RICH., *ORCHIDACEAE*)**

**Vereshchagina V.A., Dorofeeva M.M.**

Perm State National Research University, Perm, Russia (614990, Perm, street Bukireva, 15), e-mail: [info@psu.ru](mailto:info@psu.ru)

---

(*Neottia nidus-avis* (L.) Rich., *Orchidaceae*) is characterized by such features as the absence of green color in the presence of chlorophyll A; its mycotrophic, saprophytic and monocarpic plant. Four-year monitoring of populations of *Neottia nidus-avis* conducted in the foothills of the west Ural. Fluctuations of numbers in population of *Neottia nidus-avis* in different years are installed. This article discusses features of the reproductive process. Embryological data: ovules bitegmic, tenuinucellate, anatropous, T-shape tetrad megaspore, formation of the embryo sac *Polygonum* type, inhibition development of chalazal in embryo sac, fertilization was observed in single of the polar nucleus, diploid endosperm, the maximum number of endosperm nucleus is 4; complete degradation of endosperm occurs when the embryo reaches its maximum size, the embryo is not differentiated. For a complete notions of reproductive biology of *Neottia nidus-avis* is required further monitoring of populations and temporal fixation.

Key words: reproductive biology, embryology, ovule, embryo sac, embryo, endosperm.

**Введение**

Изучение гнездовки (*Neottia nidus-avis* (L.) Rich., *Orchidaceae*) представляет особый интерес в связи с некоторыми особенностями биологии, отличающими этот вид от других орхидных. К таким особенностям относится сапрофитизм, отсутствие зеленой окраски при наличии легко обнаруживаемого хлорофилла А, микотрофность и монокарпичность; обильное цветение и плодоношение.

Это экологически пластичный вид с широким ареалом. Из литературы известно, что гнездовка настоящая (*N. nidus-avis* L. Rich) распространена по всей средней Европе,

включая среднюю Россию, встречается в Крыму, на Кавказе и в некоторых иранских провинциях. Многочисленные описания гнездовки отмечают ее приуроченность к дубравам, дубово-еловым лесам, хвойно-широколиственным.

Гнездовка в разное время привлекала многих исследователей. Хорошо описаны ее морфология [3], микотрофность и способность к вегетативному размножению [5, 8], освещены вопросы охраны [4, 1].

Что касается репродуктивной биологии гнездовки, то эти сведения ограничены. Есть указания, что для гнездовки характерна энтомофилия, цветки с медовым запахом хорошо привлекают насекомых, преимущественно перепончатокрылых. В процессе опыления насекомые садятся на губу так, что их ось параллельна оси цветка и ориентируется в направлении центра цветка. Поллинии легко отделяются от клювика и с помощью клейкой железки пристают к телу насекомого, посетившего цветок [2]. Видовой состав опылителей и частота посещений цветков под пологом леса не установлены.

Соцветию не всегда удается пробиться на поверхность почвы, и в таком случае у *N. nidus-avis* может произойти самооплодотворение: семена прорастают прямо в коробочке, находящейся в почве [3]. Очень любопытный факт, но, по-видимому, необходима специальная методика, чтобы обнаружить и изучить соцветия, скрытые в почве.

Вообще автогамия у орхидных наблюдается сравнительно редко и рассматривается как вторичное явление, связанное с условиями среды, препятствующими перекрестному опылению – неблагоприятные погодные условия, отсутствие опылителей и т.д. Однако, на наш взгляд, необходимы точные наблюдения за отдельными конкретными видами.

Сведения по эмбриологии гнездовки ограничены, хотя в целом эмбриология семейства орхидных исследована достаточно подробно [7]. Имеются данные о строении стенки пыльника и образовании микроспор; рассматривалось развитие и строение зародышевого мешка и образование эндосперма [9]. Нет сведений о ранних этапах развития женской генеративной сферы, начиная с образования семязачатков, но имеются данные, что у других орхидных, в частности, у *Gymnadenia conopsea* [10] и *Dactylorhiza* примордии, семязачатки закладываются только после раскрытия цветков и опыления. Эти данные весьма интересны, поскольку возникают вопросы о возможной роли пыльцевых трубок в инициации формирования семязачатков, скорости их роста и порядке оплодотворения огромного количества семязачатков в пределах завязи.

В связи с этим было предпринято исследование эмбриологии орхидных Предуралья, данное сообщение касается *N. nidus-avis*.

## **Материал и методы**

Полевые наблюдения и сбор материала проведены в 2007–2011 годах на территории учебно-научной базы «Предуралье» Пермского университета, расположенной в предгорьях западного склона Урала, на участке реки Сылва между Кишертью и Кунгуром, в полосе широколиственно-хвойных лесов таежной зоны, в непосредственной близости к Кунгурской лесостепи. Было заложено шесть стационарных участков для наблюдений, площадью 10 кв. м каждый. Древесный ярус на выделенных площадках включал липу, сосну, ель, березу. Сомкнутость крон деревьев около 50–60 %. В травяном покрове преобладали: сныть, майник двулистный, кислица обыкновенная. Моховой ярус не выражен. Почва подзолистая. Характер увлажнения почвы – атмосферный, увлажнение достаточное.

Фиксация завязей проводилась в фиксаторе Навашина. Фиксировались бутоны разных стадий развития и завязи после естественного опыления цветков. Проводка зафиксированного материала и парафинирование проводились по общепринятой методике [9], с использованием автоматической системы для подготовки цитологических препаратов Leica TP 1020 и гистоэMBEDдера Leica EG 1166. Для изготовления срезов толщиной 10–15 мкм использовался ротационный микротом Leica RM 2125 и нагревательный столик Leica HI 1220 для их наклейки. Окраска срезов проведена галлоцианином, окрашивающим нуклеиновые кислоты в сине-фиолетовый цвет. Фотографии сделаны с помощью микроскопа Olympus BX-51 с цифровым фотоаппаратом Olympus Camedia C-300Zoom. Увеличение 100–400-кратное.

## **Результаты**

При многолетних наблюдениях у гнездовки обнаруживаются непредсказуемые всплески массового появления генеративных побегов в одни годы и практически полное их отсутствие в последующее время. При этом периодичность наступления максимумов неизвестна. Поэтому мы остановились на использовании стационарных участков, позволяющих фиксировать численность популяции гнездовки, планировать наблюдения и сбор материала.

В 2007 году на всех площадках было отмечено 50 растений гнездовки, со средней плотностью 1–2 особи на 1 кв. м. Растения располагались одиночно или скоплениями от 2 до 15 особей в группе, их пространственное распределение было неравномерным. В 2008 году на этих же площадках оказалось 62 растения, которые были не только подсчитаны, но и закартированы. Попутно был проведен анализ распределения древесных растений и гнездовки в фитоценозе, чтобы выяснить, существует ли связь между ними. Деревья, под которыми произрастала гнездовка, были обозначены как «сопутствующая древесная

порода». Обнаружилась устойчивая связь гнездовки с двумя древесными породами – елью и липой. На шести площадках из 62 учтенных растений гнездовки 17 произрастали совместно с елью и 45 – совместно с липой. Совместно – это означает, что растения гнездовки располагались не далее 50 см от ствола. Растения на пространстве, свободном от деревьев, не обнаруживались. Любопытно, что между особями *N. nidus-avis* постоянно встречались группы *Hypopitys monotropa* – подбельника обыкновенного. Оба вида являются сапрофитами. Причины совместного произрастания этих растений для нас остаются неясными.

В 2009 году на этих площадках (как и на прилегающих территориях) было найдено только 2 растения, засохших от аномальной жары. В 2010 году обнаружено 3 растения на наших участках и 3 – за их пределами. В 2011 году были 4 растения гнездовки на участках и 2 найдено за их пределами.

Таким образом, пик обилия гнездовки (50 и 62 растения) пришелся на 2007–2008 гг., в 2009–2011 гг. встречались лишь редкие одиночные особи. Какое-либо объяснение этому явлению мы не нашли, необходимы дальнейшие наблюдения и многолетний мониторинг, чтобы выполнить намеченную нами программу исследований в полном объеме.

Стебель цветущих растений *N. nidus-avis* несет от двух до четырех листьев и варьирует по длине от 6 до 30 см. Соцветие содержит от 9 до 52 цветков, среднее количество цветков в соцветии – 28. В зависимости от числа цветков на одном растении число плодов варьирует от 3 до 23. Процент плодоцветения ценопопуляции составил 56 %. Изучение эмбриологии гнездовки не обнаружило отклонений в развитии женской генеративной сферы по сравнению с другими орхидными.

Семяпочки у *N. nidus-avis* анатропные, двупокровные, тенуинуцеллятные. Семяпочки возникают на краях молодого плодolistика в виде бугорков. В дальнейшем из вершины этого бугорка развивается нуцеллус. По бокам нуцеллуса закладываются интегументы, которые растут от основания нуцеллуса к верхушке.

В субэпидермальном слое нуцеллуса семяпочки закладывается археспориальная клетка, которая дифференцируется в материнскую клетку мегаспор. В результате мейоза в мегаспороците образуется Т-образная тетрада мегаспор. Зародышевый мешок развивается из халазальной мегаспоры.

Обычно уже на стадии двух ядер проявляется угнетение развития халазальной области зародышевого мешка, хотя в его развитии нетрудно уловить модификацию зародышевого мешка *Polygonum*-типа. Угнетение развития халазальной области проявляется в том, что на двухъядерной стадии развития зародышевого мешка халазальное ядро оказывается существенно меньше по размеру, чем микропиллярное ядро, и окружено

более тонким слоем цитоплазмы. Возможно, именно различия в распределении цитоплазмы в двухъядерном зародышевом мешке *N. nidus-avis* ответственны за угнетение развития ядер в его халазальной области: замедление роста ядра и задержку его деления. Такие данные имеются в литературе [9] и они не вызывают возражений.

Микропилярная область зародышевого мешка развивается обычным образом, формируется яйцевой аппарат из яйцеклетки и двух синергид, а также верхнее полярное ядро. Поскольку развитие халазальной области зародышевого мешка угнетено, то сформированный зародышевый мешок *N. nidus-avis* бывает либо 5-ядерным, либо 6-ядерным и никогда 8-ядерным.

Структуры антиподальной области зародышевого мешка представлены свободно лежащими ядрами, образования обособленных клеток не наблюдалось.

В некоторых случаях деление халазального ядра в 2-ядерном зародышевом мешке запаздывает или протекает с различного рода нарушениями. Два дочерних ядра обычно вскоре после деления приобретают характерный вид более или менее пикнотизированных, плотно окрашивающихся, деформированных ядер. В зрелом зародышевом мешке халазальные ядра всегда занимают положение у антиподального полюса зародышевого мешка.

В период двойного оплодотворения наблюдаются дегенерирующие халазальные ядра обычно без ядрышек, с разной степенью деформации. Полное отсутствие ядер в халазальной области и на последующих этапах развития зародышевого мешка у других орхидей, а также в период роста и деления первичного ядра эндосперма отмечала В. А. Поддубная-Арнольди [6].

После двойного оплодотворения *N. nidus-avis* первое деление зиготы всегда поперечно, формируются терминальная и базальная клетки проэмбрио. В результате заложения вертикальных перегородок в этих клетках образуется тетрада blastomerov.

Первичное ядро эндосперма образуется при слиянии спермия с микропилярным полярным ядром. Оно делится всего дважды; максимальное число ядер эндосперма у *N. nidus-avis* – 4. По нашим данным, полная дегенерация эндосперма у гнездовки происходит, когда зародыш достигнет своего максимального размера, что согласуется с имеющимися в литературе сведениями [9]

Как видим, гнездовка вполне укладывается в общую схему развития женской генеративной сферы орхидных.

Семена *N. nidus-avis* содержат недифференцированный зародыш, останавливающийся в развитии на стадии проэмбрио. В зрелых семенах гнездовки нами

наблюдались зародыши, с хорошо выраженной эмбриодермой, у которых отсутствовала полярная дифференциация.

### **Заключение**

Таким образом, у *N. nidus-avis* можно наблюдать полный процесс мегаспорогенеза без каких-либо признаков редукции, частичную редукцию халазальной области зародышевого мешка, незавершенный процесс двойного оплодотворения, в результате которого формируется диплоидный эндосперм и недифференцированный зародыш.

Для полного представления о репродуктивной биологии гнездовки необходим дальнейший мониторинг ее популяций; при очередном массовом появлении этих растений появится возможность изучить перекрестное опыление при участии насекомых-опылителей и их состав, а также механизм предполагаемого самоопыления. Для более полной эмбриологической картины нужна темпоральная фиксация, чтобы проанализировать недостающие детали.

### **Список литературы**

1. Андропова Е. В. Новые аспекты изучения семенного размножения северных видов орхидных // Биологический вестник. – 2003. – Т. 7. – № 1–2. – С. 67-69.
2. Антипова Е. М. О видах гнездовки (*Neottia* Guett., *Orchidaceae*) во флоре северных лесостепей средней Сибири // Современные проблемы науки и образования. – 2007. – № 5. – С. 7-12.
3. Вахрамеева М. Г. Орхидеи нашей страны / М. Г. Вахрамеева, Л. В. Денисова, С. В. Никитина, С. К. Самсонов. – М.: Наука. – 1991. – 223 с.
4. Горчаковский П. А., Шурова Е. А. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. – М.: Наука, 1982. – 208 с.
5. Князев М. С., Князева О. И. Особенности развития и возможные методы интродукции гнездовки настоящей на Урале // Интродукция, акклиматизация, охрана и использование растений. – Куйбышев, 1988. – С. 80-83.
6. Поддубная-Арнольди В. А. Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. – М.: Наука, 1982. – 351 с.
7. Савина Г. И., Поддубная-Арнольди В. А. Сем. *Orchidaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Однодольные. *Butomaceae-Lemnaceae*. [Ред. Батыгина Т. Б., Яковлев М. С.]. – Л.: Наука, 1990. – С. 172-179.
8. Татаренко И. В. Биоморфологические особенности *Neottia nidus-avis* (*Orchidaceae*) // Бот. журнал. – 2002. – № 11. – С. 60-67.

9. Терёхин Э. С., Камелина О. П. Эндосперм *Habenaria linearifolia* Maxim. и *Neottia nidus-avis* (L.) Rich // Бот. журнал. – 1972. – Т. 57. – № 11. – С. 1373-1384.
10. Шамров И. И., Никитичева З. И. Морфогенез семяпочки и семени у *Gymnadenia conopsea* (Orchidaceae): структурное и гистохимическое исследование // Бот. журн. – 1992. – Т. 77. – № 4. – С. 45-60.

Рецензенты:

Новоселова Л. В., д.б.н., профессор кафедры ботаники и генетики растений, ФГБОУ ВПО «Пермский Государственный национальный исследовательский университет», Пермь.

Колясникова Н. Л., д.б.н., доцент, зав. кафедрой ботаники, генетики, физиологии растений и биотехнологий ФГБОУ ВПО «Пермская ГСХА», г. Пермь.