

УДК 582.594.2:281

АЛЛЕЛОПАТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СИМБИОТИЧЕСКИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА ORCHIDACEAE

Симагина Н. О., Лысякова Н. Ю., Булавин И. В.

Таврический Национальный Университет им. В. И. Вернадского, Симферополь, nsimagina@list.ru

Согласно качественным гистохимическим реакциям у некоторых корневищных и клубневых видов семейства Orchidaceae Juss. выявлены изменения накопления лигнина, суберина, пектиновых веществ, меланоидов, фенольных соединений в процессе онтогенеза. Это обусловлено проявлением аллелопатической активности, как механизма регуляции взаимодействия микобионта и высшего растения.

Ключевые слова: Orchidaceae, аллелопатические взаимодействия, микобионт

ВВЕДЕНИЕ

Виды семейства Orchidaceae Juss. характеризуются наличием микоризы, которая образуется у всех наземных орхидных. Симбиоз с почвенными грибами в форме специфического типа микоризы эумицетной толипофоговой или реже птиофаговой эндомикоризы, является важнейшей особенностью биологии орхидных, определяющей все стороны их жизнедеятельности. Роль симбиотического гриба особенно велика на стадии прорастания семени и развития проростка орхидных. После начала формирования подземных органов и перехода к автотрофному питанию некоторые виды могут расти без микоризы. Однако многие автотрофные орхидеи имеют сильно развитую микоризу на протяжении всего жизненного цикла [1, 2].

Микобионт, локализуясь в паренхиме коры корня орхидей, проникает только в клетки мезодермы и может достигать эндодермы [3]. Возможно, что ткани орхидных вырабатывают специфические вещества, препятствующие проникновению грибного мицелия в центральный цилиндр. Это свидетельствует о реализации защитных механизмов в форме аллелопатических взаимодействий.

Г. П. Богдан многолетними гистохимическими, анатомическими, электронно-микроскопическими исследованиями доказала, что защитной реакцией растительного организма на действие аллелопатического фактора является избыточное накопление лигнина, пектиновых веществ и меланина [4].

Актуальность проводимых исследований обусловлена тем, что на территории Крымского полуострова произрастает 38, а на территории Украины – 64 вида семейства Orchidaceae Juss, относящиеся к редким и исчезающим. Для проведения эффективных мероприятий по сохранению этих видов необходимо выявление механизмов регуляции взаимодействия высших растений и микосимбионта.

Цель исследований состояла в выявлении аллелопатических аспектов микосимбиотрофизма некоторых видов семейства Orchidaceae.

Задачи включали: проведение качественных гистохимических реакций на выявление лигнина, пектина, суберина, меланоидов в тканях придаточных корней некоторых клубневых и корневищных видов орхидей; анализ степени накопления этих веществ в гистологических элементах растений; определение микотрофности у исследуемых видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследования являлись виды клубневых орхидей: *Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich. – анакамптис пирамидальный, *Epipactis helleborine* (L.) Crantz – дремлик широколистный, *Orchis purpurea* Huds. – ятрышник пурпурный, *Platanthera chlorantha* (Cust.) Reichenb. – любка зеленоцветная; и корневищных: *Neottia nidus-avis* (L.) Rich. – гнездовка настоящая, *Limodorum abortivum* (L.) Sw. – лимодорум недоразвитый.

Для исследования использовали придаточные корни растений различных возрастных состояний. Материал фиксировали в растворе спирта, глицерина и воды. Качественные гистохимические реакции по основным соединениям, участвующим в аллелопатических взаимодействиях, проводили по общепринятым методикам [5, 6, 7].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно ранее проведенным исследованиям виды семейства Orchidaceae имеют первичное анатомическое строение корня [8, 9].

У особей *Anacamptis pyramidalis*, *Epipactis helleborine*, *Neottia nidus-avis*, *Limodorum abortivum*, *Platanthera chlorantha*, находившихся в генеративном периоде онтогенеза, отмечена лигнификация элементов ксилемы центрального цилиндра и начальная стадия лигнификации эндодермы. У *Platanthera chlorantha* происходит незначительная лигнификация пелотонов в паренхиме коры. У проростков *Orchis purpurea* и *Platanthera chlorantha* отмечена лигнификация только элементов ксилемы центрального цилиндра. Лигнин представляет собой сложное гетерогенное вещество, придающее клеточной стенке прочность. Лигнин не остается неизменным, а превращается в более простые соединения, которые могут участвовать в сложных реакциях вторичного метаболизма, приводящих к образованию нового типа веществ – суберина и меланоидов [10].

Накопление суберина в экзодерме, эндодерме и элементах ксилемы центрального цилиндра отмечено у растений *Limodorum abortivum* (рис. 1), *Neottia nidus-avis*, *Epipactis helleborine*, *Platanthera chlorantha* в генеративном периоде онтогенеза и на стадии проростка *Orchis purpurea*. Так же отмечено окрашивание пелотонов клеток паренхимы коры у всех растений. На стадии проростка у *Orchis purpurea* интенсивность окрашивания увеличивается по мере приближения пелотонов к эндодерме. Следовательно, исследуемые растения отвечают на проникновение гиф гриба и образование пелотонов синтезом суберина и его накоплением в структурах микобионта.

Качественная реакция по выявлению меланоидов у генеративных растений *Anacamptis pyramidalis*, *Epipactis helleborine*, а также проростка *Orchis purpurea* дает

слабую светло-салатовую окраску клеточных стенок коры и центрального цилиндра, что свидетельствует о незначительном количестве этих веществ. Меланоидины возникают лишь при недостатке в среде основных дыхательных субстратов углеводов. У особей *Neottia nidus-avis* в генеративном возрастном состоянии интенсивную светло-зеленую окраску приобрел центральный цилиндр, эндодерма и прилегающие к ней клетки паренхимы коры, что говорит о накоплении этих веществ. Пелотоны в клетках коры на стадии проростка у *Orchis purpurea* приобретают светло-салатовую окраску.

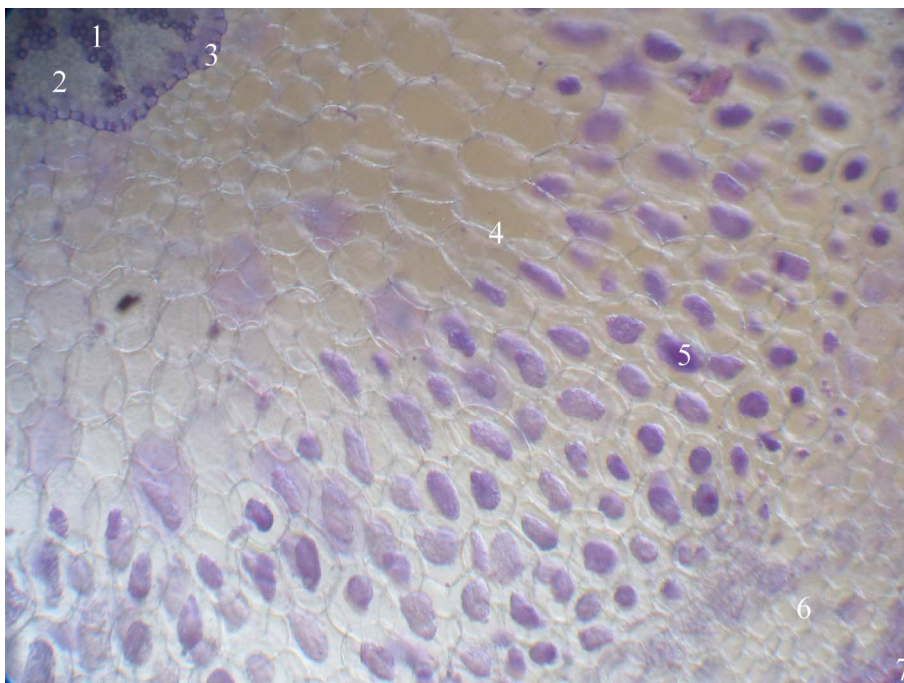


Рис. 1. Накопление суберина в тканях генеративного растения

Limodorum abortivum (L.) Sw. (увеличение 10 x 8)

1 – ксилема, 2 – флоэма, 3 – эндодерма, 4 – мезодерма, 5 – пелотон, 6 – экзодерма, 7 – эпиблема.

Пектиновые вещества являются одной из групп полисахаридов, входящих в состав матрикса клеточной оболочки. Известно, что при патологических изменениях, растения выделяют вещества близкие к пектиновым в виде гелей и слизей [11]. Переход пектиновых веществ в растворенную форму может происходить при действии гидролитических ферментов. При качественной реакции на пектин у всех растений отмечалась яркая окраска сине-голубого цвета экзодермы и центрального цилиндра. Клеточные стенки паренхимных клеток коры приобретали фиолетовый цвет. У *Epipactis helleborine* наиболее интенсивная окраска отмечена возле центрального цилиндра. Пелотоны в клетках генеративных

растений *Limodorum abortivum* и *Platanthera chlorantha* дают положительную окраску на пектин. У *Platanthera chlorantha* интенсивнее окрашиваются наиболее крупные пелотоны. Их окрашивание может свидетельствовать о том, что гриб поставляет высшему растению пектин, как строительный материал клеточной стенки или же о защитной реакции высшего растения [12].

Тканям придаточных корней некоторых орхидей свойственна высокая активность образования фенольных соединений – наиболее токсичных аллелопатических агентов [13]. Качественная реакция на фенольные соединения показала, что у растений в генеративном периоде онтогенеза *Neottia nidus-avis*, *Epipactis helleborine* и *Limodorum abortivum* происходит окрашивание элементов ксилемы центрального цилиндра и эндодермы в желто-зеленый цвет. У *Limodorum abortivum* слои клеток под эндодермой окрашивались в светло-коричневый цвет; в генеративном периоде онтогенеза у *Platanthera chlorantha*, *Anacamptis pyramidalis* и на стадии проростков *Orchis purpurea*, *Platanthera chlorantha* центральный цилиндр и пелотоны приобрели коричневый цвет, что свидетельствует о значительном накоплении фенольных соединений, которые обладают фунгицидным действием (рис. 2).

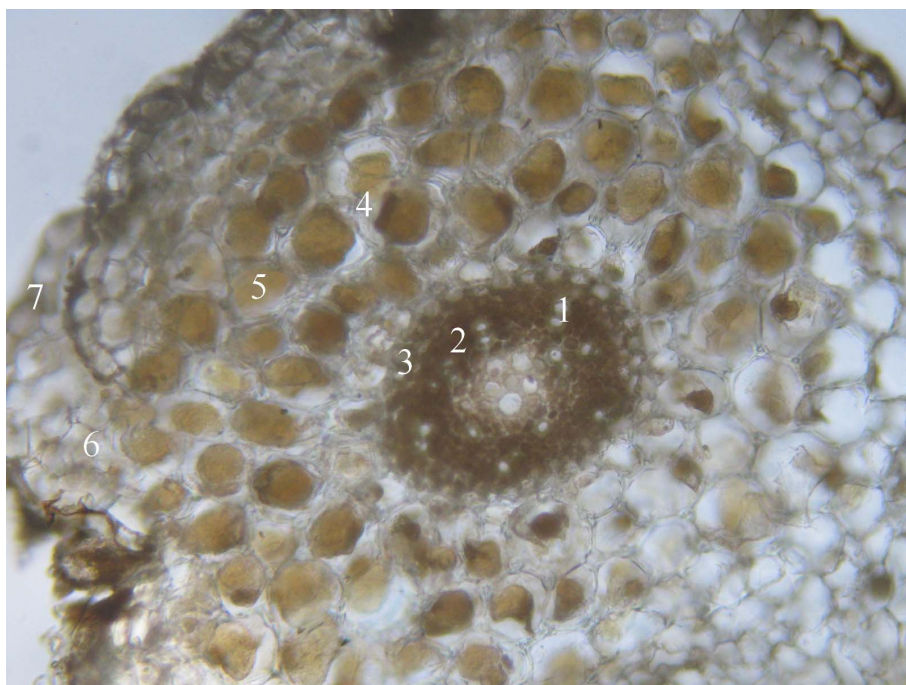


Рис. 2. Накопление фенольных соединений в тканях генеративного растения *Platanthera chlorantha* (Cust.) Reichenb. (увеличение 12 x 8)

1 – ксилема, 2 – флоэма, 3 – эндодерма, 4 – мезодерма, 5 – пелотон, 6 – экзодерма, 7 – эпиблема.

Установлено, что микобионт, в основном, располагается в клетках паренхимы коры. У особей *Limodorum abortivum* и *Neottia nidus-avis* в генеративной стадии онтогенеза пелотоны локализуются под экзодермой. Они крупные, располагаются кольцом и занимают полностью всю клетку (3–5 слоев). По мере приближения к эндодерме размеры пелотонов уменьшаются. Последняя особенность наблюдается также у *Epipactis helleborine* (рис. 3). Пелотоны в тканях проростка *Orchis purpurea* распределены в клетках коры равномерно и доходят до центрального цилиндра. Они крупные занимают от 1/4 до 1/2 части клетки. В паренхиме коры проростка *Platanthera chloranta* пелотоны распределены неравномерно, они крупные, занимают большую часть клетки. В генеративном периоде онтогенеза у *Platanthera chloranta* и *Anacamptis pyramidalis* пелотоны крупные, занимают большую часть клетки. В тканях растений *Platanthera chloranta* микобионт распределен равномерно по всей коре, а у *Anacamptis pyramidalis* микокомпонент локализуется неравномерно. Клетки паренхимы коры у *Limodorum abortivum* и *Neottia nidus-avis* заполнены крахмальными зернами.

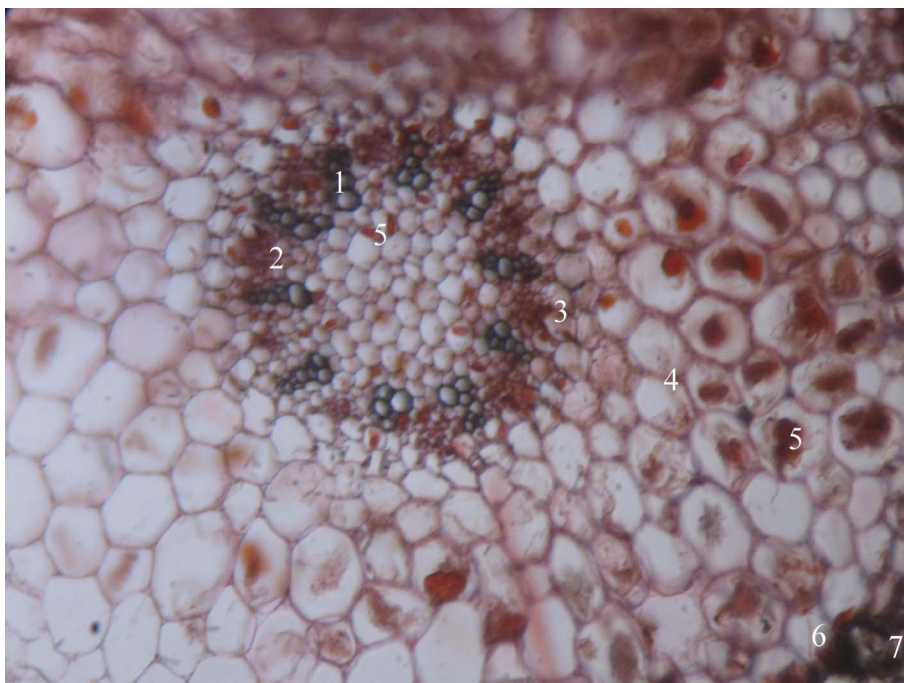


Рис. 3. Степень микотрофности центрального цилиндра
Epipactis helleborine (L.) Crantz (увеличение 12 x 8)

1 – ксилема, 2 – флоэма, 3 – эндодерма, 4 – мезодерма, 5 – пелотон, 6 – экзодерма, 7 – эпиблема.

В центральном цилиндре большинства исследуемых растений были обнаружены структуры, по форме сходные с пелотонами. Качественная

гистохимическая реакция по выявлению гриба подтвердила его локализацию в центральном цилиндре у растений *Epipactis helleborine* и *Anacamptis pyramidalis* (рис. 3). Степень микотрофности центрального цилиндра *Epipactis helleborine* составила – 14,4%, *Anacamptis pyramidalis* – 10,1%.

В процессе филогенеза у представителей семейства Орхидные развивались симбиотические взаимоотношения с грибами – микоризообразователями. При контакте и проникновении гиф, последние начинают развиваться в клетках паренхимы коры высшего растения. Проведенные качественные гистохимические реакции позволяют заключить о функционировании защитных механизмов у высшего растения, регулирующих степень взаимодействия с микокомпонентом.

Список литературы

1. Татаренко И. В. Экспериментальное изучение микоризы и морфогенеза побегов *Dactylorhiza fuchsii* (Orchidaceae) в зависимости от интенсивности фотосинтеза / И. В. Татаренко, И. В. Варьвдини // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел. биология. – 2006. – Т. 111, вып. 4. – С. 46–50.
2. Куликов П. В. Особенности микоризообразования в онтогенезе орхидных умеренной зоны в природе и культуре in vitro / П. В. Куликов, Е. Г. Филиппов // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел. биология. – 2003. – Т. 108, вып. 1. – С. 51–59.
3. Вахрамеева М. Г. Орхидеи нашей страны / М. Г. Вахрамеева, Л. В. Денисова, С. В. Никитина. – М.: Наука, 1981. – 224 с.
4. Богдан Г. П. Природа защитной реакции растений / Г. П. Богдан. – К.: Наукова думка, 1981. – 207 с.
5. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы / [Р. П. Барыкина, Т. Д. Веселова, А. Г. Девятков и др.]. – М.: МГУ, 2004. – 312 с.
6. Матвеев Н. М. Практикум по курсу «Основы химического взаимодействия растений» / В. М. Матвеев. – Куйбышев: Куйбыш. университет, 1987. – 56 с.
7. Пирс Э. Гистохимия / Э. Пирс. – М.: Ил., 1962. – 768 с.
8. Теплицкая Л. М. Особенности микотрофности некоторых видов орхидей флоры Крыма / Л. М. Теплицкая, Н. Ю. Лысякова, Э. Г. Бирюлева // Ученые записки Таврического национального университета. Серия «Биология, химия». – 2003. – № 1. – С. 79–85.
9. Симагина Н. О. Аллелопатические аспекты микосимбиотрофизма *Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce. / Н. О. Симагина, И. В. Булавин // Актуальні проблеми ботаніки та екології Міжнародна конференція молодих учених (11–15 серпня 2009 р., м. Кременець): матер. – Тернопіль, 2009. – С. 248.
10. Freudenberg K. Lignin: Its constitution and formation from p-hydroxycinnamyl alcohols / K. Freudenberg // Science. – 1971. – Vol. 148. – P. 533–537.
11. Гродзінський А. М. Гістохімічне вивчення пектинових речовин, лігніну, суберину та меланінів у рослинах, що перебували під впливом аллелопатично активних речовин / А. М. Гродзінський, Г. П. Богдан // Укр. бот. журн. – 1972. – Т. 29, № 2. – С. 137–139.
12. Кучер Е. Н. Микориза орхидных / Е. Н. Кучер // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана (тематич. сб. науч. тр.): [ред. колл. В. Г. Мишнев и др.]. – 2001. – Вып. 11. – С. 63–68.
13. Маракаев О. А. Содержание фенольных соединений и состояние микосимбионта в вегетативных органах зимующей орхидеи / О. А. Маракаев, Т. Н. Николаева, А. К. Клявина, Н. В. Загоскина // Вестник Тверского государственного университета. Серия «Биология и экология». – 2007. – № 8, вып. 4. – С. 20–25.

Сімагіна Н. О., Лисякова Н. Ю., Булавін І. В. Аллопатичні аспекти симбіотичних взаємин деяких видів сімейства Orchidaceae // Екосистеми, їх оптимізація та охорона. Сімферополь: ТНУ, 2009. Вип. 20. С. 50–56.

Згідно якісним гістохімічним реакціям в деяких кореневищних і бульбових видів сімейства Orchidaceae Juss. виявлені зміни накопичення лігніну, суберина, пектинових речовин, меланоидов, фенольних з'єднань в процесі онтогенезу. Це обумовлено проявом аллопатичної активності, як механізму регуляції взаємодії мікобіонта і вищої рослини.

Ключові слова: Orchidaceae, аллопатичні взаємодії, мікобіонт.

Simagina N. O., Lysyakova N. Yu., Bulavin I. V. The allelopathic aspects of symbiotic interactions of some species of family Orchidaceae // Optimization and Protection of Ecosystems. Simferopol: TNU, 2009. Iss. 20. P. 50–56.

According to quality histological reactions at some rhizome and tuberous species of family Orchidaceae Juss. the changes of accumulation of lignin, suberin, pectin substances, melanoids, phenolic in connections of ontogenesis stage are revealed. It is conditioned by the display of allelopathic activity, as a mechanism of regulation of interaction between micobiont and higher plant.

Key words: Orchidaceae, allelopathicinteractions, micobiont.

Поступила в редакцію 26.10.2009 г.