

УДК 582.594.2:57.085.2

ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ МОРФОГЕНЕЗА ПЕРВИЧНОГО ПРОТОКОРМА ОРХИДНЫХ

Р.В. Иванников

Национальный ботанический сад им. М.М. Гришко НАН Украины,
Киев, Украина

На основе анализа фактического материала высказана гипотеза о том, что форма спорофита орхидных на начальных этапах развития прямо не детерминируется геномом, а находится под его опосредствованным контролем. У каждого вида орхидных линейные размеры протокормов, их масса, элементы структуры обусловлены, с одной стороны, активностью метаболизма индивидуума, с другой – характером его питания и способом существования.

Современное биологическое мышление неразрывно связано с идеями о целесообразности.

В.Б. Касинов

Постсеменное развитие спорофита орхидных, вследствие наличия специфической структуры, которую в ботанической литературе принято называть «протокорм», проходит несколько отлично от основной массы покрытосеменных.

Термин «протокорм» (protocormus от греческого protos – первый, cormos – ствол, побег, клубочек; англ.: protocorm) впервые был употреблен Melchior Treub в 1890 г. для описания структуры сферической формы, формирующейся при развитии гаметофита у плауна, для которого, как и для протокорма орхидных, свойственно сосуществование с гифами симбиотических грибов [8; 1; 9]. Однако по своим цитологическим характеристикам структура, которую называют протокорм, у большинства представителей Lycopodiopsida и Orchidaceae Juss. является спорофитом.

У подавляющего большинства представителей семейства Orchidaceae зародыш и протокорм на первых этапах развития не дифференцированы на отдельные органы. Соответственно литературным данным [21] относительно постсеменного развития зародыша орхидных, принято считать, что процесс формирования проростка из недифференцированного зародыша многоступенчатый и связан с формированием качественно новой постсеменной структуры. Причем в литературе принята точка зрения, согласно которой протокорм орхидных, по своей природе, является не зародышем, а проростком [15].

Заметим, что для периодизации и описания начальных этапов онтогенеза орхидных применяется ряд терминов (зародыш, заросток, проросток, протосома, протокорм и др.), которые характеризуют возрастные состояния спорофита. Однако, из-за отличий формообразовательных процессов у разных видов и нечетких границ определений некоторые авторы для характеристики одной и той же структуры применяют разные термины, вследствие чего в ботанической литературе существует определенное несоответствие [12]. Возникают дискуссии относительно границ определений между терминами «протокормом» и «корневище» [20]. Отметим, что название той или иной стадии спорофита зависит не столько от временных параметров, сколько от структурных. Последние, в зависимости от вида,

детерминируются генетически и факторами окружающей среды, вследствие чего могут варьировать во времени.

Мы рассматриваем протокорм орхидных как самостоятельно существующий в онтогенезе тип морфологического строения тела спорофита, присущий всему семейству, – бионт. Под термином «бионт» понимают самостоятельный тип морфологического строения индивидуумов, который четко отличается от остальных и помогает при определенных условиях переживать флюктуации факторов окружающей среды. Бионты последовательно переходят одни в другие в зависимости от влияния внешних условий или эндогенных факторов. Изменение формы бионтов не случайно и четко соответствует изменению условий окружающей среды [7]. По нашему мнению, протокормы орхидных можно рассматривать как бионты ещё и потому, что их можно культивировать *in vitro* в таком состоянии много лет подряд.

На основании собственного опыта и теоретической базы, изложенной в работах наших предшественников, характеризуя стадии поэтапного развития спорофита орхидных, в своих работах под термином «зародыш» мы понимаем сферическую, не дифференцированную на отдельные органы структуру, которая состоит из группы разнокачественных клеток и располагается по центру семени. Хотя зародыш у представителей большинства видов орхидных не дифференцирован на отдельные органы, в нем уже можно различить базальную и апикальную части. Так, по нашим данным, в семенах видов *Laelia* Lindl. и *Cattleya* Lindl. зародыш ориентирован апикальной частью к халазальному концу, т. е. верхушкой к отверстию [10]. Заметим, что орхидные традиционно относят к группе лейкоэмбриофитов – клетки их зародышей не содержат нормально сформированных хлоропластов [18; 2]. В них можно найти лишь пропластиды.

Структуру, которая появляется вследствие прорастания семени (после освобождения зародыша от семенных оболочек), принято называть «протокорм». На начальных этапах развития протокорму также присуща сферическая форма. В анатомическом плане он представляет собой группу разных по размеру, разнокачественных клеток. В базальной части находятся клетки сферической формы, размеры которых могут быть на порядок больше чем у клеток, которые находятся в апикальной части – в зоне меристемы. Согласно данным некоторых авторов [4] плоидность клеток базальной и апикальной части протокорма может быть разной. В базальной части были отмечены полиплоидные клетки, что может свидетельствовать об их высокой метаболической активности. Мелкие клетки апикальной части образуют многослойную, полярно организованную клеточную популяцию, которая представляет собой верхушечную меристему протокорма. Клетки протокормов (особенно у эпифитных видов) через 7 – 10 суток с момента прорастания семени приобретают зеленый цвет – в них начинается формирование собственных фотосинтетических систем. Протокормы наземных видов (особенно у видов умеренной зоны) питаются гетеротрофно значительно дольше, иногда годами. Поэтому их спорофиты могут длительное время не формировать нормальных пластид (даже при освещении). Им присуща беловатая окраска, а собственно процессы образования нормальных хлоропластов, запуск процессов фотосинтеза, начинается лишь во время формирования первого настоящего ассимилирующего листка. Исходя из этого, есть основания говорить о генетической детерминированности начала процессов биосинтеза фотосинтетических пигментов и формирования полноценных пластид.

На гистологических срезах протокормов, которые еще не сформировали валик первого листа, нам не удалось заметить элементов транспортной системы. Собственно ее формирование, по нашему мнению, связано прежде всего с развитием структур первого листка, который у орхидных закладывается акропетально. В результате формирования и развития протокорма образовывается биполярная структура –

проросток, в дальнейшем развивающийся в ювенильную особь (сеянец), у которой можно выделить все вегетативные органы, присущие растению (листок, стебель, корень).

Зародыш, протокорм, проросток и структуры, которые в дальнейшем из него дифференцируются, мы рассматриваем как единую последовательную систему возрастных состояний спорофита, способную сохранять гомеостаз и развиваться. Изменяя факторы окружающей среды, можно вызвать смещение этого равновесия в одну или другую сторону. Это можно использовать для управления процессами развития с целью оптимизации методик искусственного размножения орхидных.

Кратко очертив терминологическое поле, вернёмся к главному вопросу, который мы стремимся осветить в данной работе, а именно – выяснить функциональный статус протокорма в онтогенезе орхидных, установить связь между формой, функцией первичного протокорма и жизненной формой индивидуума. Для объективного ответа на эти вопросы необходимо сначала выстроить логический ряд фактов и рассмотреть некоторые структурно-функциональные аспекты строения спорофита орхидных на клеточном, а затем на организменном уровнях.

Считается, что в органическом мире господствует принцип морфо-функциональной целесообразности, детерминированный генетически. Однако всегда, при обсуждении вопросов, связанных с морфогенезом, возникают вопросы относительно категоричности этого императива: все ли морфологические признаки обусловлены генетической экспрессией и в какой мере? В последнее время все чаще высказываются мысли о том, что не все признаки организмов прямо детерминируются генетически.

В работах известного шведского цитогенетика А. Лима де Фариа [14], указывается на сходство сферической формы клеток и формы мыльных пузырей. Утверждается, что это сходство не является случайным, так как в формировании поверхности пузырей и плазматической мембраны клеток основную роль играют биполярные липиды. В клетке это в основном группы фосфолипидов и галактолипидов, а в мыльных пузырях это соли жирных кислот. Те и другие образуют двойной бимолекулярный остов – оболочку, которая, формируя запертое пространство, соответственно элементарным физико-химическим законам, «стремится» уравновесить поверхностное натяжение, образовав фигуру с наименьшей площадью поверхности и максимальным объемом – сферу, фигуру, форма которой, оптимально, не разрушаясь, в условиях действия земных физико-химических законов выдерживает деформации. С точки зрения геометрии, сфера – фигура, которая имеет все вероятные элементы симметрии геометрических фигур (т. е. бесконечное количество плоскостей симметрии, ось и центр симметрии). Указывается на связь между сферической (или эллиптической) формой псевдомалахита или фишерита, кристаллы которых являются водными фосфатами меди и алюминия, и наличием фосфора в этих соединениях (большинство липидов в билипидном слое плазматической мембраны также являются фосфолипидами). Кроме того, если принять, что сферическая форма клеток детерминируется генетически, то как объяснить наличие в клетке сферических органелл (ядро, лизосомы, пластиды, митохондрии), оболочки которых также состоят из плазматических мембран?

В материальном мире сферическую форму (или близкую к ней) имеет множество разнообразнейших структур (многие из которых в своем составе вообще не содержат нуклеиновых кислот), начиная от минералов и заканчивая разными живыми системами (бактериальные клетки, клетки крови, половые клетки). Капля жидкости в воздухе приобретает сферическую форму. Сфера – фигура с наименьшей поверхностной энергией. Форма шара обуславливает наличие максимального внутреннего объема при минимальной внешней поверхности.

Принимая сторону А. Лима де Фариа, можно предположить, что полифосфатный остов порождает силы связывания, которые являются непременным условием образования сферической формы. Значит, что простейшая и наимпримитивнейшая форма клетки – сферическая, причем это свойство может прямо не детерминироваться генетически, а обуславливаться лишь физико-химическими свойствами соединений, которые входят в состав плазмалеммы. Соответственно все варианты и отклонения от формы сферы обусловлены лишь изменением химического состава плазматической мембраны и целлюлозной оболочки конкретной клетки (по А. Лима де Фариа, генетически детерминируются лишь варианты формы).

С этим предположением согласовываются идеи, которые на 20 лет раньше высказывал в своих работах В.Б. Касинов [11]. По его мнению, как возникновение, так и нарушение симметрии в живых системах следует рассматривать как результат действия биофизических механизмов, которые регулируются направлением процессов роста и дифференцировки в соответствии со специфическими внутренними и внешними условиями.

Таким образом, мы приходим к выводу о том, что на клеточном уровне сферическая форма не обязательно прямо детерминируется генетически – это не всегда целесообразно. Некоторые особенности формы структур (шарообразная форма) могут обуславливаться физико-химическими свойствами соединений, которые входят в их состав. Контроль за формообразовательными процессами осуществляется опосредованно, через изменение количественного и качественного состава белков, синтезируемых во время трансляции.

На уровне организма спорофиту на стадии протокорма присущи все функции, которые характерны для ювенильной особи покрытосеменных (газообмен, транспирация, закрепление тела в пространстве, позднее фотосинтез и др.). Кроме того, очевидно, протокорм одна из первых структур спорофита, которая начинает активно «сотрудничать» с гифами микосимбионта – в этом заключается одна из основных его функций. Соответственно на этой стадии спорофит уже имеет полноценные системы, которые обеспечивают активное гетеротрофное питание. Как свидетельствуют результаты наших опытов относительно асептического семенного размножения орхидных, способность к гетеротрофному питанию присуща всем возрастным стадиям спорофита, начиная от зародыша семени.

Прорастание семени начинается с того, что в клетки зародыша пассивно, по градиенту концентрации, поступает вода. На первых этапах развития семени достаточно лишь одной физической силы – осмотического давления. Какую простейшую фигуру может сформировать сферический зародыш, который состоит из округлых или удлинённых клеток, равномерно увеличиваясь во всех направлениях? Очевидно, это шар – структура сферической формы, которая характерна для протокормов большинства видов орхидных и *Lycorodiopsida*. Как видим, форма тела спорофита орхидных на начальных этапах развития также может прямо не детерминироваться генетическим аппаратом.

В литературе высказывается мысль о том, что форма протокорма является таксоноспецифическим признаком [1], т. е. по ней можно определить принадлежность к роду или даже виду орхидных. Считают, что разные виды орхидей различаются формой протокорма, что связано с отработанной в процессе эволюции «критической массой» протокорма для каждого вида. Ей соответствует «критическая масса» меристематического центра, из которого эндогенно формируется первая верхушечная почка [3].

Опираясь на собственные экспериментальные данные [16], отметим, что в условиях асептической культуры у тропикогенных видов орхидных, на начальных этапах развития образуются протокормы, которые имеют форму шара. Со временем сферические протокормы эпифитных видов становятся слегка приплюснутыми в

дорзовентральном направлении. Обычно у наземных видов протокормы приобретают удлинённую форму. Чем с точки зрения морфо-физиологической целесообразности может быть обусловлена такая форма первичных протокормов и последующая разница в их развитии?

Форма любого живого организма определяется проекцией суммы двух величин: комплексом эдафических факторов среды и внутренних морфо-физиологических характеристик, детерминированных генетически (т. е. внешней средой и способом существования). Другими словами форма любого организма определяется способом его питания, т.е. морфогенез полностью адекватен частоте и способу поступления энергетических потоков из окружающей среды.

Протокорм – осевая структура. В условиях асептической культуры форма протокормов на начальных этапах развития приближается к сферической. Допускаем, что на начальном отрезке онтогенеза сферическая форма является оптимальной с точки зрения транспирации, питания, топографии в пространстве, жизни в условиях земного притяжения и т.п. Проростки *Lycoperidopsida* также имеют форму, подобную сфере. Возможно, округлая форма протокормов *Orchidaceae* и *Lycoperidopsida* обусловлена сосуществованием с микосимбионтами, но детерминирована ли форма протокорма генетически, на уровне вида?

Форма организма, как и все его функциональные признаки, непосредственно связаны с условиями среды. Согласно мнению К. Шмидт-Нельсена [17], относительно легко изменяются два из них – масса и линейные размеры. Форма – наиболее консервативный признак. Согласно концепции А. Лима де Фариа [14], гены не являются существенным элементом механизма формообразования, который имеет в своей основе минеральное происхождение. В тот же время синтез белка, в отличие от углеводов, детерминирован генетически, т. е. от наличия белка (соответственно генов) зависят лишь детали формы.

Проводя аналогии с неорганическим миром, В.Б. Касинов [11] обращал внимание на то, что организмы, подобно кристаллам, представляют собой примеры высокоупорядоченных систем, но характер их упорядоченности несколько иной. Вероятно, упорядоченность организмов осуществляется с меньшей точностью, чем упорядоченность кристаллов. Кроме того, кристаллы ограничены плоскостями, а организмы – кривыми поверхностями. Форма протокорма никогда не бывает идеальной и потому не существует двух абсолютно одинаковых протокормов (даже у представителей одного вида).

Почему же в ходе эволюции было «отдано предпочтение» именно сферической форме? Механизмы реализации определенного фенотипа в конкретных условиях среды до сих пор изучены не достаточно. Вероятно, культивируя растения в асептических условиях, мы имеем дело с одним из многих возможных вариантов проявления реализации фенотипа, который может никогда не проявляться полностью *ex vitro*.

Известно, что активный образ жизни (активное передвижение в окружающей среде) оказывает воздействие на формирование у организмов билатеральной симметрии. Растения в своем большинстве автотрофные организмы, которые ведут прикрепленный образ жизни. Для таких организмов характерна радиальная симметрия тела. Для орхидных на ранних этапах развития (стадия протокорма) это также свойственно. Полученные нами данные свидетельствуют о том, что на первых этапах развития и в дальнейшем протокормы имеют форму тела, близкую к сферической. Со временем они развиваются в полисимметричные или асимметричные организмы. Прежде всего это касается симподиальных орхидных, у которых, на 1 – 2 годах жизни, появляются побеги второго и последующих порядков или подземное корневище, после чего радиальная симметрия организмом в целом теряется. Это можно связать с переходом к более активному образу жизни – симподиальные орхидные в ходе

онтогенеза медленно перемещают свое тело по поверхности субстрата в направлении локализации оптимума абиотических факторов. Т. е., одна из возможных причин, которая обуславливает форму спорофита орхидных на начальных этапах развития, его двигательная активность (моторика).

В процессе роста *in vitro* протокорм равномерно увеличивается в размерах во всех направлениях, сохраняя до определенного момента сферическую форму. По нашему мнению, это также не случайно. В природе созревшие семена высыпаются из коробочек и попадают в разнообразных неровности и щели (семена наземных видов – в лесную подстилку, семена эпифитов – в трещины коры деревьев, и т.п.), где при благоприятном стечении обстоятельств прорастают. На этом этапе одна из возможных функций протокорм, как самостоятельной структуры состоит в механическом закреплении индивидуума на поверхности субстрата. Каким образом это может сделать индивид сферической формы, не имея на своей поверхности никаких выростов, кроме групп поглотительных волосков, расположенных в базальной части? Тип волосков, которые характерны для базальной части протокорма и для зоны эпиблемы корня, одинаковый: однорядный (*Coeloglossum*, *Dactyloriza nevski*, *Gymnadenia*, *Orchis*, *Laelia*) или многорядный (*Bletilla*, *Dendrobium phalaenopsis*, *Thunia*) [4;10].

Очевидно, равномерно разрастаясь во всех направлениях, протокорм может приобрести форму того углубления, в которое попало семя. Исходя из такой трактовки, становится понятным, почему протокормы многих видов в условиях культуры *in vitro* имеют сферическую форму, а первый корень в большинстве случаев развивается над телом протокорма, а именно из пазухи первого или следующих листочков. Ведь известно, что у многих видов корни образуются после формирования побегов и имеют адвентивную природу [19]. У остальных орхидных меристема зачаточного корня закладывается в базальной части протокорма.

У наземных видов можно наблюдать иную жизненную тактику: для семени, которое попало в слой лесной подстилки, лимитирующим фактором может выступать свет. Поэтому установление и развитие связей с микосимбиотом, а в дальнейшем получение доступа к свету – жизненно необходимые условия. Это частично объясняет и удлиненную форму протокормов наземных видов, и более позднее формирование фотосинтетических систем у их проростков в сравнении с эпифитами. Такая интерпретация целиком согласовывается с данными относительно индифферентного, а иногда и угнетающего действия света на процессы прорастания семян наземных орхидных [13; 5].

Чем же вызваны дальнейшие изменения формы первичных протокормов? Как известно, морфогенез напрямую связан с формой питания организма. Сначала спорофит орхидных питается исключительно гетеротрофно за счет грибного партнера или углеводов, которые находятся в питательной среде. Со временем он переходит к миксотрофному типу питания. У разных видов баланс между автотрофным и гетеротрофным питанием во временном промежутке колеблется в широких границах. Можно сказать, что у эпифитов протокормы остаются сферическими потому, что их зародыши практически сразу после прорастания формируют системы, связанные с автотрофным питанием. В тот же время наземные виды довольно продолжительное время вообще не образуют полноценных фотосистем и питаются за счет грибного партнера. В таком случае наземным видам выгодно увеличивать общую поверхность тела для увеличения площади контакта с микосимбиотом, а эпифитам – для увеличения фотосинтезирующей поверхности. В результате форма сферы для протокормов наземных видов становится невыгодной, поэтому они удлиняются и формируют подземные корневища, причем всегда разной формы.

Проверим нашу гипотезу средствами геометрии. Вообразим форму протокормов гипотетического вида наземных орхидных как сумму форм цилиндров.

Известно, что меньшие тела имеют большие площади поверхности по отношению к их объему, чем большие тела той же формы. Если построить график зависимости величины площади поверхности от единицы объема, то мы получим прямую с наклоном $-0,33$ [17]. Формульно эту зависимость можно выразить так:

$$S/V = kV^{-0,33} \quad (1)$$

где S – общая площадь поверхности фигуры; V – объем фигуры; k – коэффициент.

Другими словами, относительная площадь поверхности уменьшается при увеличении объема фигуры. С другой стороны, с увеличением объема тела его поверхность увеличивается не пропорционально, а как объем в степени $2/3$.

$$S/V^{2/3} \text{ или } S = k^{0,67} \quad (2)$$

Если вообразить форму протокорма эпифитов как шар, а форму проростка геофитов как ряд узких и длинных цилиндров, у которых длина больше, чем их радиус, то объемы этих фигур можно вычислить следующим образом:

для цилиндра:

$$V = hR\pi \quad (3)$$

где: h – высота цилиндра; R – радиус цилиндра; $\pi = 3,1415\dots$

для шара:

$$V = 3/4\pi R^3 \quad (4)$$

где: R – радиус шара; $\pi = 3,1415\dots$

Таким образом, исходя из элементарных геометрических выражений, мы приходим к выводу, что у шара и узкого, длинного цилиндра одинакового объема общая площадь поверхности большей будет у цилиндра. Площадь шара зависит от квадрата его радиуса, объем – от радиуса в третьей степени. Для цилиндра площадь и объем зависят от радиуса в первой степени. Можно сказать, что площадь поверхности цилиндра прямо пропорциональна его объему. У шара эта пропорциональность выражается в степени $2/3$. Т.е. у шара и цилиндра одинакового объема, при условии равного увеличения объемов, общая поверхность цилиндра будет увеличиваться быстрее приблизительно на $1/3$ (для цилиндра – в первой степени, а для шара – в степени $2/3$). Это означает, что спорофиту наземных орхидных на стадии протокорма не целесообразно сохранять сферическую форму, т. к. поверхность, которой он потенциально может контактировать с микосимбионтом, у цилиндрической структуры значительно большая, чем у шара. По мере роста это преимущество становится все более весомым.

Эпифитные виды сферическая форма протокорма также может «удовлетворить» только в начале. Однако они решили эту проблему иначе. Можно допустить, что грибы, которые заселяют общую экологическую нишу с эпифитами, более ограничены в ресурсах, чем грибы лесной подстилки. На взаимоотношения эпифитов и микоризы накладывается масса лимитирующих факторов среды (дефицит влаги, питательных веществ и т. п.). Соответственно этому спорофит эпифитных видов вынужден быстро формировать собственные эффективные фотосистемы. Эффективность фотосинтеза прямо зависит от объема ассимилирующей паренхимы и фотосинтезирующей площади. В растительном мире для этого ничего более эффективного, чем система побегов, не существует. На наш взгляд, это одна из причин, вследствие которой эпифиты не наращивают массу и объем протокорма, а сразу формируют систему зеленых побегов.

Увеличивать массу и объем протокорма эпифитным видам нецелесообразно (да и невозможно) еще и по другой причине. Известно, что центральным звеном в процессе поддержания гомеостаза растений есть циркуляция водных растворов в

системе восходящего тока ксилемы и нисходящего флоэмы. В паренхиме происходит аналогичный обмен между эндопластом и апопластом. Водный обмен покрытосеменных рассчитан на чрезмерное водоснабжение, которое регулируется устьичным аппаратом. Степень избыточности и скорость циркуляции варьирует в широком диапазоне и в основном зависит от окружающих условий [6].

С другой стороны, одним из способов передачи необходимой информации внутри группы клеток есть кодирование и перенос сигнала в виде химических соединений. Молекулы веществ-сигнализаторов относительно невелики. Химический способ коммуникации является общим и основным как для автотрофов, так и для гетеротрофов. Поэтому он был и есть определяющим в морфологическом становлении современных органических форм [14].

Тело первичного протокорма в определенном смысле можно сравнить с участком ассимилирующей паренхимы. Как отмечалось выше, на продольных срезах первичных протокормов не удастся заметить элементов проводящих тканей. Обмен водными растворами метаболитов между клетками протокорма происходит путем диффузии в системе апопласт – симпласт, которая благодаря плазмодесмам объединяет клетки в домены. Такой способ коммуникации клеток протокорма эффективен между соседними клетками на небольших расстояниях. Но скорость диффузии симпластного обмена резко падает при увеличении расстояния между объектами (в данном случае конкретными клетками), интенсивность и векторность процессов диффузии ограничена во времени (лимитируя, таким образом, размеры самых организмов). Известно, что любые процессы роста характеризуются временными градиентами: чем меньше временной промежуток, отведенный для роста, тем меньше размер структуры, которая сформировалась. Именно поэтому в процессе роста спорофит вынужден формировать специализированную транспортную систему, которая приводит к изменению формы всего индивида (протокорма). В конечном результате это вызывает изменение всей структуры в целом и переход спорофита от стадии протокорма к стадии проростка. Поэтому наземные орхидные формируют подземные или полуподземные корневища, а эпифиты – систему зеленых побегов.

Резюмируя приведенные данные, мы приходим к следующему выводу: перед ювенильными особями эпифитов и геофитов в онтогенезе стоит одна задача, которую они решают двумя различными способами – эпифиты двуцелены на формирование собственных фотосистем, т. е. на автотрофное питание, а геофиты – на сосуществование с микосимбионтом – гетеротрофный способ питания.

Таким образом, говорить о специфичности формы протокорма можно довольно условно по следующим причинам:

- «сферическая» форма первичного протокорма – признак, который обуславливается как на клеточном, так и на организменном уровне. На клеточном уровне решающими являются физико-химические свойства плазматических мембран, которые определяются их биохимическим составом. На организменном уровне округлая форма первичного протокорма определяется целым комплексом факторов, среди которых можно назвать округлую форму зародыша, отсутствие элементов транспортной системы, необходимость к закреплению на поверхности субстрата, прикрепленный образ жизни, гравитацию и др.;

- развитие и морфогенез первичного протокорма определяется как способом его питания, который превалирует, так и активностью метаболических процессов в его клетках. У геофитов основная часть поступающей органики добывается гетеротрофно (поступает от грибного партнера или из питательной среды). Вследствие этого этиолированные спорофиты приобретают удлинённую форму. Эпифиты это преимущественно автотрофы, поэтому для эффективного фотосинтеза их спорофиты развивают систему зеленых побегов (листочестельная форма роста). Удовлетворить метаболические потребности спорофитов обеих групп апопластный и симпластный

обмен оказывается не в состоянии, поэтому возникает необходимость в формировании элементов ксилемы и флоэмы. Т. е., развитие первичного протокорма напрямую связано с экологией вида.

Благодарности

Автор искренне признателен коллегам ст.н.с., к.б.н. А.Н. Лаврентьевой, д.б.н. Т.М. Червченко, д.б.н. Н.В. Заименко, д.б.н. В.Г. Собко за обсуждение материалов работы и конструктивные замечания, ст.н.с., к.б.н. Л.И. Буюн, ст.н.с., к.б.н. Л.А. Ковальской, вед. инж. Н.С. Иванниковой за предоставление материала для исследований и помощь в проведении экспериментов.

Работа выполнена в рамках научно-тематического плана отдела тропических и субтропических растений НБС им. Н.Н. Гришко НАН Украины «Теоретические и практические аспекты комплексной охраны фитогеофлоры тропических и субтропических растений в Украине».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андропова Е.В., Батыгина Т.Б., Васильева Е.В. Протокорм // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. / Под ред. Т.Б. Батыгиной., СПб., 2000. С. 324 – 329.
2. Банникова В.П., Хведынич О.А. Основы эмбриологии растений. Киев, 1982.
3. Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. Система воспроизведения у орхидных // Охрана и культивирование орхидей: Тез. докл. Таллин, 1980. С. 107 – 110.
4. Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. Развитие зародыша и проростка некоторых орхидных // Охрана и культивирование орхидей. Киев, 1983., С.73–75.
5. Буюн Л.И., Ковальська Л.А., Іванніков Р.В., Вахрушкін В.С. Біологія розвитку *Raphiopedilum delenatii* Guillaum. (Orchidaceae Juss.) – рідкісного виду флори В'єтнаму – в умовах оранжерейної культури і культури *in vitro* // Вісник Львів. ун-ту. Сер. біолог. 2004. Вип. 36. С. 207 – 214.
6. Гамалей Ю.В. Транспортная система сосудистых растений. СПб., 2004.
7. Гродзинский Д.М. Надёжность растительных систем. Киев, 1983.
8. Жизнь растений: В 6 т. / Под ред. И.В. И.В. Грушвицкого, С.Г. Жилина. М., 1978. Т. 4: Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения.
9. Жмылёв П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А. и др. Биоморфология растений: Иллюстрированный словарь: Учеб. пособие. 2-е изд., испр. и доп. М., 2005.
10. Іванніков Р.В. Біологія розвитку видів роду *Laelia* Lindl. в умовах оранжерейної культури та культури *in vitro*: Дис. ... канд. біол. наук. Київ, 2001.
11. Касинов В.Б. О симметрии в биологии. Л., 1971.
12. Коломейцева Г.Л. Морфо-экологические особенности адаптации тропических орхидных при интродукции: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Москва, 2006.
13. Лаврентьева А.Н., Вахрушкин В.С., Ковальская Л.А. Особенности семенного и клонального размножения видов рода *Raphiopedilum* Pfitz. (Orchidaceae Juss.) в культуре *in vitro* // Биол. вестн. Харьк. ун-та. 2003. Т. 7, № 1-2. С. 39 – 42.
14. Лима де Фариа А. Эволюция без отбора: Автоэволюция формы и функции. М., 1991.
15. Терёхин Э.С., Никитичева З.И. О принципах создания экологической классификации зародышей покрытосеменных растений // Актуальные вопросы эмбриологии покрытосеменных. Л., 1979. С. 120 – 130.
16. Червченко Т.М., Лаврентьєва А.М., Іванніков Р.В. Біотехнологія тропічних і субтропічних рослин *in vitro*. Київ, 2008.
17. Шмидт-Нельсен К. Размеры животных: почему они так важны? М., 1987.

18. Яковлев М.С., Жукова Г.Я. Покрытосеменные растения с зелёным и бесцветным зародышем (хлоро- и лейкоэмбриофиты). Л., 1973.
19. Andronova E.V. On the morphological and physiological polarity of embryo: an opinion and facts // Bull. Polish Acad. Sci. (Biol. Sci.). 1997. V. 45, N 2 – 4., P. 217 – 223.
20. Chang C., Chen Y.C., Yen H.F. Protocorm or rhizome? The morphology of seed germination in *Cymbidium dayanum* Reichb. // Bot.Bull.Acad.Sinica. 2005. V.46. P.71 – 74.
21. Veyret Y. Embryogenie comparee et blastogenie chez les Orchidaceae. Paris., 1965.

CONDITIONALITY OF A MORPHOGENESIS OF ORCHIDS PRIMARY PROTOCORM

R. Ivannikov

N.N. Grishko National Botanical Garden of NASU, Kiev, Ukraine

On the basis of analysis of an actual stuff in work it is come out with the assumption that the form of a sporophyte of orchid family at the initial stages of development directly is not determined by a genome, and is under not the direct control. At each genus of orchid the linear dimensions of protocorms, their mass, building blocks are caused, on the one hand, by activity of metabolism of an individual, with another, character of their feed.