
ПРОТОКОРМ ОРХІДНИХ: ЗВ'ЯЗОК ФОРМИ ТА ФУНКЦІЇ, ЗНАЧЕННЯ В ОНТОГЕНЕЗІ

На основі аналізу фактичного матеріалу висловлено гіпотезу про те, що форма спорофіту орхідних на початкових етапах розвитку прямо не детермінується геномом, а перебуває під його опосередкованим контролем. У кожного виду орхідних лінійні розміри протокормів, їхня маса, елементи структури зумовлені, з одного боку, активністю метаболізму індивіду, з іншого — характером його живлення та способом існування.

Постнасіньвий розвиток спорофіту орхідних через наявність специфічної структури, яку в ботанічній літературі прийнято називати «протокорм», відбувається з певними відмінностями порівняно з рештою покритонасіньних.

Термін «протокорм» (Protocormus від гр. *protos* — перший, *cormos* — стовбур, пагін, клубочок; англ.: *protocorm*) вперше був вжитий Melchior Treub у 1890 р. для опису структури сферичної форми, яка формується при розвитку гаметофіту плауна, для якого, як і для протокорму орхідних, властиве співіснування з гіфами симбіотичних грибів [1, 8, 9]. Однак за своїми цитологічними характеристиками структура, яку називають протокорм, у більшості представників *Lycorodiopsida* та *Orchidaceae* Juss. є спорофітом.

У переважної більшості представників родини *Orchidaceae* зародок і протокорм на перших етапах розвитку не диференційовані на окремі органи. Відповідно до літературних даних [20] щодо постнасіньвого розвитку зародка орхідних прийнято вважати, що процес формування проростка з недиференційованого зародка є багатоступеневим і пов'язаний з формуванням якісно

нової постнасіньвої структури. Причому в літературі прийнята точка зору, згідно з якою протокорм орхідних за своєю природою є не зародком, а проростком [15].

Для періодизації та опису початкових етапів онтогенезу орхідних застосовують низку термінів (зародок, заросток, проросток, протосома, протокорм та ін.), які характеризують вікові стани спорофіту. Однак через існування відмінностей у формотворчих процесах у різних видів та нечіткі визначення термінів деякі автори для характеристики однієї і тієї самої структури застосовують різні терміни, внаслідок чого [12] виникають дискусії щодо визначень протокорму та кореневища [19]. Назва тієї чи іншої стадії спорофіту залежить не стільки від часових параметрів, скільки від структурних. Останні, залежно від виду, детермінуються генетично та факторами навколишнього середовища і можуть варіювати у часі.

Ми розглядаємо протокорм орхідних як самостійно існуючий в онтогенезі тип морфологічної будови тіла спорофіту, властивий всім представникам родини, — біонт. Під терміном "біонт" розуміють самостійний тип морфологічної будови індивідуумів який чітко відрізняється від решти і допомагає за певних умов пережити флуктуації

факторів навколишнього середовища. Біонти переходять одні в інші залежно від впливу зовнішніх умов або ендогенних факторів. Зміна форми біонтів — не випадковість і чітко відповідає зміні умов навколишнього середовища [7]. На нашу думку, протокорми орхідних можна розглядати як біонти, оскільки їх можна культивувати *in vitro* у такому стані впродовж багатьох років.

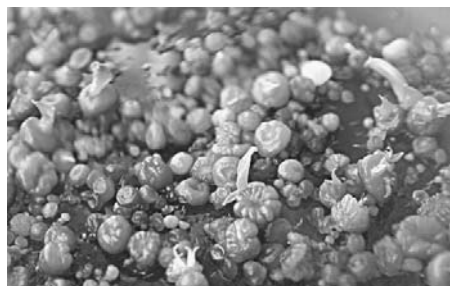
На підставі власного досвіду та даних наших попередників, характеризуючи стадії поетапного розвитку спорофіту орхідних, під терміном "зародок орхідних" ми розуміємо сферичну, не диференційовану на окремі органи структуру, яка складається з групи різноякісних клітин і розташовується в центрі насінини. Хоча зародок у представників більшості видів орхідних не диференційований на окремі органи, однак в ньому вже можна вирізнити базальну та апікальну частини. Так, за нашими даними, в насінини видів *Laelia Lindl.* та *Cattleya Lindl.* зародок орієнтований апікальною частиною до халазального кінця, тобто верхівкою обернений до отвору.

Орхідні відносять до групи лейкоембріофітів [2, 17] — клітини їхніх зародків не містять нормально сформованих хлоропластів. У них можна знайти лише пропластиди.

Структуру, яка з'являється внаслідок проростання насінини (після звільнення зародка від насінневих оболонок), прийнято називати протокормом. На початкових етапах розвитку протокорму також властива сферична форма. В анатомічному плані він являє собою групу різних за розміром та якістю клітин. У базальній частині розташовані клітини сферичної форми, розміри яких можуть на порядок перевищувати аналогічні показники клітин, розташованих в апікальній частині — в зоні меристеми. За даними деяких авторів [4], плідність клітин базальної та апікальної частини протокорму може бути різною. В базальній частині були виявлені поліплоїдні клітини, що може свідчити про їхню високу мета-



А



Б

Рис. 1. Протокорми геофітів та епіфітів: А — протокорми *Cypripedium calceolus* L. (на 325-ту добу); Б — *Laelia lobata* (Lindl.) Veitch (на 120-ту добу)

болічну активність. Дрібні клітини апікальної частини утворюють багатошарову, полярно організовану клітинну популяцію, що являє собою верхівкову меристему протокорму.

Клітини протокормів (особливо у тропікогенних епіфітів) через 7—10 діб від моменту проростання насіння набувають зеленого кольору — в них розпочинається формування власних фотосинтетичних систем. Протокорми наземних видів (особливо видів помірної зони) живляться гетеротрофно значно довше, іноді роками. Тому їхні протокорми можуть тривалий час не формувати нормальні пластиди (навіть при освітленні). Їм притаманне білувате забарвлення. Власне процеси утворення нормальних хлоропластів та фотосинтез розпочинаються лише під час формування першого справжнього асимілюючого листка (рис. 1). Виходячи з цього, є підстави говорити про

генетичну детермінованість початку процесів біосинтезу фотосинтетичних пігментів та формування повноцінних пластид.

На гістологічних зрізах протокормів, які ще не сформували валик першого листка, нам не вдалося помітити елементи провідної системи. Її формування, на нашу думку, пов'язано насамперед з розвитком структур першого листка, який у орхідних закладається акропетально. В результаті формування і розвитку протокорму утворюється біполярна структура — проросток орхідних, який у подальшому розвивається в ювенільну особину (сіянець), в якій можна виявити всі вегетативні органи, притаманні рослині (листок, стебло, корінь).

Зародок, протокорм, проросток і структури, які в подальшому з нього диференціюються, ми розглядаємо як єдину систему, що здатна підтримувати гомеостаз та розвиватися. Під дією факторів навколишнього середовища можливе зміщення цієї рівноваги в той чи інший бік. Це можна використати для управління процесами розвитку з метою оптимізації штучного розмноження.

Головне питання, яке ми намагалися дослідити у своїй роботі, — з'ясування функціонального статусу протокорму в онтогенезі орхідних, встановлення зв'язку між формою, функцією первинного протокорму та життєвою формою індивіда. Для цього необхідно спочатку виділити ряд факторів і розглянути деякі структурно-функціональні аспекти будови спорофіту орхідних на клітинному рівні і на рівні організму.

Вважається, що в рослинному світі панує принцип морфофункціональної доцільності, детермінований генетично. Однак, при обговоренні питань, пов'язаних з морфогенезом, завжди виникають питання щодо категоричності цього імперативу: чи всі морфологічні ознаки зумовлені генетичною експресією і якою мірою? Останнім часом дедалі частіше висловлюють припущення про те, що не всі ознаки організмів прямо детермінуються генетично. В своїх працях відомий шведський цитогенетик А. Ліма де

Фаріа вказує на подібність сферичної форми клітин і форми мильних бульбашок [14]. Він стверджує, що ця подібність не є випадковою, оскільки при формуванні поверхні як бульбашок, так і клітин основну роль відіграють біполярні ліпіди. В клітині це групи фосфоліпідів та галактоліпідів, а в бульбашках — солі жирних кислот. Усі вони утворюють подвійний бімолекулярний остов — оболонку, яка, формуючи замкнений простір, відповідно до елементарних фізико-хімічних законів, "прагне" врівноважити поверхневий натяг, утворивши фігуру з найменшою площею поверхні та максимальним об'ємом — кулю, форма якої, не руйнуючись, витримує деформації. З точки зору геометрії куля — це фігура, яка має всі ймовірні елементи симетрії геометричних фігур (багато площин симетрії, вісей і центр симетрії). Крім того, якщо прийняти, що сферична форма клітин детермінується генетично, то як пояснити наявність у клітині сферичних органел (ядро, лізосоми, пластиди, мітохондрії), оболонки яких також складаються із плазматичних мембран?

Сферичну форму (або близьку до неї) мають багато найрізноманітніших структур (більшість з яких у своєму складі взагалі не мають нуклеїнових кислот), починаючи від мінералів і закінчуючи живими системами (бактеріальні клітини, клітини крові, статеві клітини). Крапля рідини у повітрі набуває сферичної форми. Куля — це фігура з найменшою поверхневою енергією. Форма кулі зумовлює наявність максимального внутрішнього об'єму при мінімальній зовнішній поверхні.

Погоджуючись з А. Ліма де Фаріа, можна припустити, що поліфосфатний остов породжує сили зв'язування, які є неодмінною умовою утворення сферичної форми. Звідси випливає, що найпростішою та найпримітивнішою формою клітини є сферична, причому вона може не детермінуватися генетично, а бути зумовленою лише фізико-хімічними властивостями сполук, які входять до складу плазмалемі. Відповідно всі варі-

анти і відхилення від форми сфери зумовлені лише зміною хімічного складу плазматичної мембрани та целюлозної оболонки конкретної клітини (за А. Ліма де Фарія [14] генетично детермінуються лише варіанти форми). З цим припущенням узгоджуються ідеї, які на 20 років раніше висловлював у своїх працях В.Б. Касінов [11]. На його думку, як виникнення, так і порушення симетрії в живих системах слід розглядати як результат дії біофізичних механізмів, які регулюються напрямком процесів росту та диференціювання в специфічних внутрішніх та зовнішніх умовах.

Таким чином, ми дійшли висновку, що на клітинному рівні сферична форма не обов'язково прямо детермінується генетично — це не завжди доцільно. Деякі особливості форми структур (наприклад, куляста форма) можуть зумовлюватися фізико-хімічними властивостями сполук, які входять до їхнього складу. Контроль за формотворними процесами здійснюється опосередковано, через зміну кількісного та якісного складу білків, що утворюються під час трансляції.

На рівні організму спорофіту орхідних на стадії протоорму властиві всі функції, притаманні ювенільній особині покритонасінних (газообмін, транспірація, закріплення тіла у просторі, пізніше фотосинтез тощо). Крім того, протоорм, імовірно, є однією з перших структур спорофіту, яка починає активно "співпрацювати" з гіфами мікосимбіонту, — в цьому полягає одна з основних його функцій. На цій стадії спорофіт вже має повноцінні системи, які забезпечують активне гетеротрофне живлення. Як свідчать результати наших дослідів щодо асептичного насінневого розмноження орхідних, здатність до гетеротрофного живлення властива всім віковим стадіям спорофіту, починаючи від зародку насінини.

На перших етапах формотворних процесів достатньо лише однієї фізичної сили — осмотичного тиску [14]. Проростання насінини розпочинається з того, що в клітині її зародка пасивно, за градієнтом концентрації,

надходить вода. Всередині клітин зростає осмотичний тиск. Яку найпростішу за формою фігуру може сформувати сферичний зародок, який складається з округлих або видовжених клітин, рівномірно збільшуючись у всіх напрямках? Очевидно, це куля — структура сферичної форми, характерна на початкових етапах розвитку для протоормів більшості видів орхідних та *Lycoperidopsida*. Таким чином, форма тіла спорофіту орхідних на початкових етапах розвитку також може прямо не детермінуватися генетичним апаратом.

У літературі висловлюється думка про те, що форма протоорму є таксоноспецифічною ознакою [1], тобто за нею можна визначити приналежність до виду чи роду. Вважають, що різні види орхідей відрізняються за формою протоорму, що пов'язано з встановленою в процесі еволюції «критичною масою» протоорму для кожного виду. Їй відповідає «критична маса» меристематичного центру, з якого ендогенно формується перша верхівкова брунька [3].

Отримані нами результати свідчать, що в умовах асептичної культури у тропікогенних видів орхідних на початкових етапах розвитку утворюються протоорми, які мають форму кулі. Згодом сферичні протоорми епіфітних видів іноді стають злегка приплюснутими у дорзивентральному напрямку. У наземних видів протоорми зазвичай набувають видовженої форми. Чим, з точки зору морфофізіологічної доцільності, може бути зумовлена така форма первинних протоормів та відмінність у їх подальшому розвитку?

Форма будь-якого живого організму визначається проекцією суми двох величин: комплексом едафічних факторів середовища та внутрішніх морфофізіологічних характеристик, детермінованих генетично (тобто середовищем та способом існування). Інакше кажучи, форма будь-якого організму визначається способом його живлення та надходженням енергетичних потоків з навколишнього середовища.

Протокорм — це осьова структура. В умовах асептичної культури форма протокормів на початкових етапах розвитку наближається до сферичної. Припускаємо, що на початковому етапі онтогенезу сферична форма є оптимальною з точки зору транспірації, живлення, розташування у просторі тощо. Заростки *Lycorodiopsida* також мають форму, подібну до сфери. Можливо, кулеподібна форма протокормів *Orchidaceae* та *Lycorodiopsida* зумовлена співіснуванням з мікосимбіонтами. Та чи детермінована форма протокорму генетично, на рівні виду?

Форма організму, як і всі його функціональні ознаки, безпосередньо залежить від умов існування. На думку К. Шмидт-Нельсена [16], відносно легко змінюються дві функціональні ознаки — маса та лінійні розміри. Форма, як ознака, є більш консервативною. Згідно з концепцією А. Лима де Фариа [14], гени не є істотним елементом механізму формоутворення. Водночас синтез білка, на відміну від вуглеводів, детермінований генетично, тобто від наявності певного білка (а, відповідно, генів) залежать лише деталі форми тіла, характерні для більшості видів.

Проводячи аналогії з неорганічним світом, В.Б. Касінов [11] звертав увагу на те, що організми, подібно до кристалів, являють собою приклади високопорядкованих систем, але характер їхньої впорядкованості інший. Крім того, кристали обмежені площинами, а організми — кривими поверхнями. Форма протокорму ніколи не буває ідеальною, і тому не існує двох абсолютно однакових протокормів (навіть одного виду).

Чому ж у ході еволюції було "обрано" саме сферичну форму? Механізми реалізації певного фенотипу в конкретних умовах середовища досі вивчені недостатньо. Ймовірно, культивуючи рослини в асептичних умовах, ми маємо справу з одним із багатьох можливих варіантів прояву фенотипу, який може ніколи не виявлятися повністю *ex vitro*.

Відомо, що активний спосіб життя (активне пересування у навколишньому середовищі) сприяє формуванню в організмів білатеральної симетрії тіла. Рослини у своїй більшості є автотрофними організмами, які ведуть прикріпленний спосіб життя. Для таких організмів характерна радіальна симетрія тіла. Для орхідних на ранніх етапах розвитку (стадія протокорму) це також властиво. Отримані нами дані свідчать про те, що на перших етапах розвитку і в подальшому протокорми мають форму тіла, близьку до сферичної. Згодом вони розвиваються у багатосиметричні або асиметричні організми. Насамперед це стосується симподіальних орхідних, у яких на 1—2-му році життя з'являються пагони другого і наступних порядків або підземне кореневище, після чого радіальна симетрія втрачається організмом. Це можна порівняти з переходом до більш активного способу життя — симподіальні орхідні в ході онтогенезу повільно переміщують своє тіло по поверхні субстрату у напрямку локалізації оптимальних абіотичних факторів. Отже, одним з можливих факторів, що зумовлюють форму спорофіту орхідних на початкових етапах розвитку, є його рухова активність (моторика) у навколишньому середовищі.

Під час росту *in vitro* протокорм рівномірно збільшується в розмірах у всіх напрямках, зберігаючи до певного часу свою форму. На нашу думку, це не випадково. В природі насіння, що дозріло, висипається з коробочок та потрапляє у нерівності поверхні навколишнього середовища (насіння наземних видів — у лісову підстилку, епіфітів — у тріщини кори дерев тощо), де за сприятливих умов проростає. На цьому етапі одна з можливих функцій протокорму як самостійної структури полягає у механічному закріпленні на поверхні субстрату. В який спосіб це може зробити індивід сферичної форми, якщо на його поверхні немає жодних виростів, крім груп поглинальних волосків, розташованих у базальній частині тіла? Тип волосків, що

утворюються на базальній частині протокорму і в зоні епіблеми кореня, однаковий: однорядний (*Coeloglossum*, *Dactyloriza Nevski*, *Gymnadenia*, *Orchis*) або багаторядний (*Bletilla*, *Dendrobium phalaenopsis*, *Thunia*) [4, 10].

Очевидно, що рівномірно розростаючись у всіх напрямках, протокорм може набути форми тієї заглибини, в яку потрапила насінина. Виходячи з такого трактування стає зрозумілим, чому протокорми багатьох видів в умовах культури *in vitro* мають сферичну форму, а перший корінь у більшості епіфітів розвивається над тілом протокорму, а саме з пазухи першого або наступних листків. Адже відомо, що у деяких видів корені утворюються після формування пагонів і мають адвентивну природу [18]. У решти орхідних меристема зародкового кореня закладається в базальній частині протокорму.

У наземних видів можна спостерігати іншу життєву тактику: для насінини, яка потрапила у лісову підстилку, лімітуючим фактором може бути світло. Тому встановлення та розвиток зв'язків з мікосимбіонтом, а згодом і отримання доступу до світла, є життєво необхідним. Це частково пояснює витягнуту форму протокормів наземних видів та більш пізнє формування фотосинтетичних систем порівняно з епіфітами. Така інтерпретація цілком узгоджується з даними щодо індіферентної, а іноді і пригнічуючої дії світла на процеси проростання насіння наземних орхідей [5, 13].

Чим спричинені подальші зміни форми первинних протокормів? Як відомо, ріст їх напряму пов'язаний з типом живлення організму. Спочатку спорофіт орхідних живиться виключно гетеротрофно за рахунок грибного партнера або вуглеводів, що містяться у поживному середовищі. Згодом він поступово переходить до міксотрофного типу живлення. У різних видів баланс між автотрофним та гетеротрофним живленням коливається у широких межах. Загалом можна стверджувати, що в епіфітних видів

протокорми залишаються сферичними тому, що вони майже одразу після проростання формують системи для автотрофного живлення, тоді як наземні види тривалий час взагалі не утворюють повноцінних фотосистем і живляться за рахунок грибного партнера. Таким чином, наземним видам вигідно збільшувати поверхню власного тіла для збільшення площі контакту з мікосимбіонтом, а епіфітам — для збільшення фотосинтезуючої поверхні. В результаті форма сфери для протокормів наземних видів стає недоцільною, тому вони видовжуються і формують підземні кореневища, причому завжди різної форми.

Перевіримо нашу гіпотезу засобами геометрії. Уявімо форму протокормів гіпотетичного виду наземних орхідних як суму форм циліндрів. Відомо, що менші тіла мають більші площі поверхні по відношенню до їх об'єму, ніж більші тіла тієї ж форми. Якщо побудувати графік залежності величини площі поверхні від одиниці об'єму, то отримаємо пряму з нахилом $-0,33$ [16]. Цю залежність можна виразити такою формулою:

$$S/V = kV^{-0,33},$$

де S — загальна площа поверхні фігури; V — об'єм фігури; k — коефіцієнт.

Інакше кажучи, відносна площа поверхні зменшується при збільшенні об'єму. З другого боку, із збільшенням об'єму тіла його поверхня збільшується не пропорційно, а у ступені $2/3$:

$$S \approx V^{2/3} \text{ або } S = kV^{0,67}.$$

Якщо уявити форму протокорму епіфітів як кулю, а форму проростка геофітів — як ряд вузьких і довгих циліндрів, в яких довжина більша за радіус, то їхні об'єми можна розрахувати так:

для циліндра:

$$V = hR\pi,$$

де h — висота циліндра; R — радіус циліндра;

для кулі:

$$V = 3/4\pi R^3,$$

де R — радіус кулі.

Таким чином, виходячи з елементарних геометричних виразів, ми доходимо висновку, що у кулі і вузького довгого циліндра однакового об'єму загальна площа поверхні буде більшою у циліндра. Площа кулі залежить від квадрата радіуса, її об'єм — від радіуса у третьому ступені. Для циліндра і площа, і об'єм залежать від радіуса у першому ступені, тобто площа поверхні циліндра прямо пропорційна його об'єму. У кулі ця пропорційність виражається ступенем $2/3$. Тобто за умови однакового збільшення об'ємів кулі і циліндра однакового об'єму загальна поверхня циліндра буде збільшуватися приблизно на $1/3$ (для циліндра — в першому ступені, а для кулі — у ступені $2/3$). Це означає, що спорофіту наземних орхідних на стадії протокорму недоцільно зберігати сферичну форму, оскільки площа поверхні, якою він потенційно може контактувати з мікосимбіонтом, у циліндричної структури значно більша, ніж у сфери. Причому з ростом ця перевага стає дедалі вагомішою.

Епіфітні види сферична форма протокорму також може "задовольнити" тільки на початковому етапі. Але вони вирішили цю проблему інакше. Можна припустити, що гриби, які заселяють спільну екологічну нішу з епіфітними орхідними, більш обмежені у ресурсах, ніж ті, які зростають у шарі лісової підстилки. На взаємовідносини епіфітів та мікоризи впливають й інші лімітуючі чинники середовища (дефіцит вологи, поживних речовин тощо). Відповідно до цього спорофіт епіфітних видів змушений швидко формувати власні ефективні фотосистеми. Ефективність фотосинтезу прямо залежить від об'єму асимілюючої паренхіми та площі, яка фотосинтезує. У рослинному світі для цього нічого більш ефективного, ніж система пагонів, не існує. На нашу думку, це одна з причин, через яку епіфіти не нарощують масу та об'єм протокорму, а одразу формують систему зелених пагонів.

Збільшувати масу та об'єм протокорму епіфітним видам недоцільно (та й неможли-

во) ще з іншої причини. Відомо, що центральною ланкою в процесі підтримання гомеостазу рослин є циркуляція водних розчинів у системі висхідного току ксилеми та низхідного — флоєми. В паренхімі відбувається аналогічний обмін між ендопластом та апопластом. Водний обмін у всіх покритонасінних зазвичай регулюється за допомогою продихів. Ступінь надлишковості та швидкість циркуляції водних розчинів варіюють у широкому діапазоні і переважно залежать від навколишніх умов [6].

З іншого боку, одним із способів передачі необхідної інформації всередині групи клітин є кодування та перенос сигналу у вигляді хімічних сполук. Молекули речовин-сигналізаторів є відносно невеликими. Хімічний спосіб комунікації є спільним і основним для автотрофів та гетеротрофів, тому він був і є визначальним для сучасних органічних форм [14].

Тіло первинного протокорму у певному сенсі можна порівняти з ділянкою асимілюючої паренхіми. Як зазначалося вище, на поздовжніх зрізах первинних протокормів не вдається помітити елементи провідних тканин. Обмін водними розчинами метаболітів між клітинами протокорму відбувається шляхом дифузії по системі апопласту та симпласту, яка завдяки плазмодесмам об'єднує клітини в домени. Такий спосіб комунікації клітин протокорму є ефективним між сусідніми клітинами і на невеликих відстанях. Але швидкість дифузії та симпластного обміну різко знижується при збільшенні відстані між об'єктами (в даному випадку — конкретними клітинами), інтенсивність та векторність процесів дифузії обмежені у часі (лімітуючи таким чином розміри самих організмів). Відомо, що будь-які процеси росту характеризуються певними градієнтами: чим меншим є часовий проміжок, тим меншим є розмір структури, що утворилася. Саме тому, в процесі росту спорофіт змушений формувати спеціалізовану провідну систему, що призводить до зміни форми протокорму.



Рис. 2. Схема зумовленості та векторності процесів морфогенезу спорофіту орхідних на початкових етапах розвитку

Зрештою це спричиняє зміну всієї структури в цілому і перехід спорофіту від стадії протокорму до стадії проростка. Тому наземні орхідні формують підземні або напівпідземні кореневища, а епіфіти — систему зелених пагонів.

Підсумовуючи літературні дані та власні результати, ми дійшли висновку, що перед ювенільними особинами епіфітів та геофітів стоять два принципово різних завдання, зумовлені специфікою їхнього живлення: перед епіфітами — формування власних фотосистем, тобто перехід на автотрофне живлення, а перед геофітами — співіснування з мікосимбіонтом, тобто перехід на гетеротрофний спосіб живлення.

Таким чином, узагальнюючи вищевикладені факти, можна говорити про специфічність форми протокорму досить умовно з таких причин (рис. 2):

- сферична форма первинного протокорму — це ознака, яка зумовлюється як на клітинному рівні, так і на рівні організму. На клітинному рівні вирішальними є фізико-хімічні властивості плазматичних мембран, що визначаються їхнім біохімічним складом. На рівні організму округла форма первинного протокорму визначається комплексом факторів, зокрема округлою формою зародка, відсутністю елементів транспортної системи, необхідністю закріпитися на поверхні субстрату, прикріпленням способом життя;

- розвиток та морфогенез первинного протокорму визначаються типом живлення, який превалує, та активністю метаболічних процесів у його клітинах. У геофітів це здебільшого гетеротрофний спосіб живлення за рахунок органіки, яка надходить від грибного партнера чи з поживного

середовища. Відповідно до цього етіологовані спорофіти набувають витягнутої форми. Епіфіти є переважно автотрофами, тому для ефективного фотосинтезу їхні спорофіти розвивають систему зелених пагонів. Метаболічні потреби спорофітів обох груп апопластний та симпластний обмін задовольнити вже не можуть, тому виникає необхідність у створенні елементів ксилеми та флоєми. Таким чином, розвиток первинного протокорму прямо пов'язаний із екологією виду.

Робота виконана у рамках науково-тематичного плану відділу тропічних і субтропічних рослин НБС ім. М.М. Гришка НАН України "Теоретичні й практичні аспекти комплексної охорони фітогенетичного фонду тропічних і субтропічних рослин в Україні".

Автор щиро вдячний ст. наук. співр., канд. біол. наук А.М. Лаврентьєвій, д-ру біол. наук Т.М. Черевченко, д-ру біол. наук Н.В. Заїменко, д-ру біол. наук В.Г. Собко за обговорення матеріалів роботи та висловлені зауваження, ст. наук. співр., канд. біол. наук Л.І. Буюн, ст. наук. співр., канд. біол. наук Л.А. Ковальській, пров. інж. Н.С. Іванніковій за надання матеріалу для досліджень і допомогу у проведенні експериментів.

1. Андропова Е.В., Батыгина Т.Б., Васильева Е.В. Протокорм // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Под ред. Т.Б. Батыгиной. — СПб.: Мир и семья, 2000. — С. 324—329.
2. Банникова В.П., Хведынич О.А. Основы эмбриологии растений. — К.: Наук. думка, 1982. — 164 с.
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. — К.: Наук. думка, 1983. — С. 73—75.
5. Буюн Л.І., Ковальська Л.А., Іванніков Р.В., Вахрушкін В.С. Біологія розвитку *Paphiopedilum delenatii* Guillaum. (Orchidaceae Juss.) — рідкісного

виду флори В'єтнаму — в умовах оранжерейної культури і культури *in vitro* // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. — 2004. — Вип. 36. — С. 207—214.

6. Гамалей Ю.В. Транспортная система сосудистых растений. — СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2004. — 424 с.

7. Гродзинский Д.М. Надежность растительных систем. — К.: Наук. думка, 1983. — 386 с.

8. Жизнь растений. Т. 4. Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения / Под ред. И.В. Грушвицкого, С.Г. Жилина. — М.: Просвещение, 1978. — 447 с.

9. Жмьлев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А. и др. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. — 2-е изд., испр. и доп. — М.: Наука, 2005. — 256 с.

10. Іванніков Р.В. Біологія розвитку видів роду *Laelia* Lindl. в умовах оранжерейної культури та культури *in vitro*: Дис. ... канд. біол. наук. — К., 2001. — 152 с.

11. Касинов В.Б. О симметрии в биологии. — Л.: Наука, 1971. — 48 с.

12. Коломейцева Г.Л. Морфо-экологические особенности адаптации тропических орхидных при интродукции: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М., 2006. — 36 с.

13. Лаврентьева А.Н., Вахрушкин В.С., Ковальская Л.А. Особенности семенного и клонального размножения видов рода *Paphiopedilum* Pfitz. (Orchidaceae Juss.) в культуре *in vitro* // Биол. вестн. Харьк. ун-та. — 2003. — 7, № 1-2. — С. 39—42.

14. Лима де Фариа А. Эволюция без отбора: Автотэволюция формы и функции. — М.: Мир, 1991. — 455 с.

15. Терехин Э.С., Никитичева З.И. О принципах создания экологической классификации зародышей покрытосеменных растений // Актуальные вопросы эмбриологии покрытосеменных. — Л.: Наука, 1979. — С. 120—130.

16. Шмидт-Нельсен К. Размеры животных: почему они так важны? — М.: Мир, 1987. — 259 с.

17. Яковлев М.С., Жукова Г.Я. Покрытосеменные растения с зеленым и бесцветным зародышем (хлоро- и лейкоэмбриофиты). — Л.: Наука, 1973. — 116 с.

18. Andronova E.V. On the morphological and physiological polarity of embryo: an opinion and facts // Bull. Polish Acad. Sci. (Biol. Sci.) — 1997. — 45, N 2-4. — P. 217—223.

19. 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. — 46. — P. 71—74.

20. *Veuret Y.* Embryogenie comparee et blastogenie chez les *Orcidaceae*. — *Monandrae*, Paris, 1965. — 106 p.

Рекомендувала до друку
Т.М. Черевченко

Р.В. Иванников

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

**ПРОТОКОРМ ОРХИДНЫХ: СВЯЗЬ ФОРМЫ
И ФУНКЦИИ, ЗНАЧЕНИЕ В ОНТОГЕНЕЗЕ**

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 опосредованным контролем. У каждого вида орхидных линейные размеры протоцормов, их масса, элементы структуры обусловлены, с одной стороны, ак-

тивностью метаболизма индивида, с другой — характером его питания и способом существования.

R.V. Ivannikov

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

**PROTOCORM OF ORCHID FAMILY:
CONNECTION OF THE FORM AND FUNCTION,
VALUE IN THE ONTOGENESIS**

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 and method existence.