

УДК 635.91/.918:582.145.1:57.085.2

Т.М. ЧЕРЕВЧЕНКО, А.Н. ЛАВРЕНТЬЄВА, Р.В. ИВАННИКОВ

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

ЦВЕТЕНИЕ ВЫСШИХ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ IN VITRO КАК ПРОЯВЛЕНИЕ ПОТЕНЦИАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ НАДЕЖНОСТИ ФОТОСИНТЕЗИРУЮЩИХ АВТОТРОФОВ

*Приведен обзор литературы, посвященной изучению проблемы несвоевременного перехода к этапу репродукции покрытосеменных растений, а также описаны и проанализированы факты цветения ювенильных растений *Dendrobium moniliforme* Sw., *D. parishii* Rehb.f., *Sophranitis sincorana* (Schltr.) Van den Berg & M.W. Chase, *Psychopsis krameriana* (Rehb. f.) H.G. Jones в условиях асептической культуры.*

Согласно классическим представлениям, постсеменное развитие высших цветковых растений разделяют на ряд этапов (этапы онтогенеза), в строгой очередности следующих друг за другом вплоть до момента естественной биологической смерти организма. Каждому этапу онтогенеза присущи определенные характеристики, на основании которых он, собственно, и был выделен как отдельный период в жизни растения. Очередность этапов онтогенетического развития постоянная, а сам процесс подчинен строгой логической парадигме: сначала организмы накапливают определенную биомассу, после чего возможен переход к процессу полового размножения, который может иметь место лишь раз в жизни растений (монокарпические растения) или многократно (поликарпические растения). Такая последовательность обусловлена элементарными физико-химическими законами преобразования вещества и энергии, находящимися в динамическом равновесии. Процессы цветения и плодоношения в энергетическом отношении убыточны, поэтому должны следовать за периодом вегетативного роста.

Каждому возрастному состоянию растения соответствует определенная динамика метаболических процессов, обуславливающая как внутренний гомеостаз организма, так и фенотипические проявления формообразовательных процессов. Принято считать, что очередность наступления этапов онтогенеза детерминирована генетически и у различных видов может несколько отличаться вследствие особенностей их биологии. Однако давно известно, что растения способны переходить к цветению и плодоношению в сравнительно раннем возрасте, задолго до наступления обычных сроков репродуктивного созревания. У растений одного вида, наряду с нормальной очередностью этапов онтогенеза, нередко встречается цветение и плодоношение в очень раннем возрасте. Простейшим и общеизвестным примером может служить цветение однолетних растений-эфемеров, которые иногда, едва сформировав семядоли и 1—2 пары первых листьев, переходят к цветению и плодоношению. Относительно первоцветов эти явления можно объяснить особенностями биологии данных видов, однако, такие же явления можно наблюдать и у групп многолетних покрытосеменных. Более того, способностью давать инфан-

тильные, но быстро зацветающие особи обладают не только травянистые, но и древесные растения. Так, было отмечено цветение проростка кокосовой пальмы (*Cocos nucifera* L.), сформировавшего всего три простых листа (обычно представители этого вида зацветают на 4—6-й год) и необыкновенно ранний, в возрасте 1—2 лет, переход скумпии (*Cotinus coggygria* Scop.) к цветению. Известны факты цветения сеянцев хвойных пород моложе одного года (*Pinus sinensis* Lamb.), а цветение ювенильных форм *Rosa* L. является довольно распространенным явлением [2]. Цветение проростка *Rosa indica* L., развившего только первичные листья, наблюдал А.Л. Тахтаджян [4].

Известно достаточно много примеров раннего цветения и плодоношения растений из разных семейств. Однако определить причины такого явления не всегда представляется возможным. Интересно, что случаи несвоевременного, раннего цветения зарегистрированы не только при культивировании растений традиционными способами, но и при ведении стерильной культуры, что говорит об общности причин и процессов, детерминирующих переход в репродуктивную фазу *in situ* и *in vitro*.

В связи с этим, еще в середине прошлого века М.Х. Чайлахян отмечал, что "в учении об онтогенезе до сих пор еще много загадочного и скрытого — нет твердых представлений о физиологической природе возрастных изменений, а также процессов вегетативного роста и репродуктивного развития, отсутствуют сведения о тех интимных процессах, которые связывают тот или иной обмен веществ в меристематических тканях с образованием новых зачаточных структур" [5].

Исследования, связанные с изучением процессов, происходящих в стеблевом апексе при флоральной индукции, а затем и при структурном формировании новых репродуктивных органов — цветков и соцветий в асептических условиях, чрезвычайно интересны и могут оказаться более продуктивными, нежели подобные исследования *in*

situ. В условиях культуры *in vitro* можно более детально вычленить и проанализировать действие отдельных компонент системы на исследуемые процессы.

Значительное количество исследований, посвященных индукции цветения *in vitro*, было выполнено с использованием растений табака. Установлено, что сегменты соцветия нейтрального к длине дня табака регенерируют *in vitro* зачатки цветков, тогда как чувствительные к длине дня — вегетативные почки. М.Х. Чайлахян [5] объясняет это тем, что у нейтрального к длине дня табака компоненты гормонального комплекса цветения синтезируются во всех частях растения. У чувствительных к длине дня растений этот комплекс формируется только в листьях (которые пока отсутствуют), поэтому они образуют только вегетативные почки.

При изучении влияния фотопериода *in vitro* на процессы цветения *Cuscuta japonica* Swingle было установлено, что достаточно трех коротких дней (по 8 ч), чтобы у 33 % эксплантов произошла инициация цветения. Увеличение количества коротких дней повышает количество таких эксплантов до 83 % [17]. На свету удалось получить высокий процент цветущих растений при культивировании эксплантов из междоузлий побегов *Fortunella hindsii* L. на 1/2 среды Мурасиге—Скуга (МС) с 5 % сахарозы и 0,01 мг/л бензиладенина (БА) [11].

В условиях *in vitro* мы наблюдали цветение ювенильных растений астры (*Callistephus* Cass.) в возрасте 65—70 сут при 8-часовом световом дне, после чего растения гибли. Растения, которые культивировались при 12-часовом световом дне, не вступали в репродуктивную фазу, а продолжали наращивать биомассу. Цветение наблюдали на различных по составу питательных средах, из чего можно заключить, что состав среды не являлся определяющим фактором при переходе к цветению у растений этого вида.

Предпринятые попытки культивирования эксплантов меристематического происхождения выявили видовую специфичность и зависимость процесса эвокации от

размера экспланта, что связывают с распределением регуляторов роста в тканях. Вегетативные апексы *Perilla*, изолированные и культивируемые *in vitro*, закладывают цветки как при коротком дне, так и при длинном. В то же время образование *in vitro* цветков растениями рода *Iris* L. происходит только при вычленении апексов из корневищ и понижении температуры культивирования до 13 °С. У представителей рода *Helianthus* L., наоборот, цветение наступает в том случае, если апексы были изолированы с сегментами прилегающей семядольной ткани.

Как было установлено Ж. Бернье с соавт. [1], заложение генеративных структур и цветение *in vitro* также зависят от условий культивирования: длины дня, температуры культивирования, состава питательной среды. Например, во избежание излишней оводненности растений лучше использовать агаризированные среды. При использовании жидких сред цветение стимулируется добавлением гиббереллина (ГК₃) или пролина. Интересен тот факт, что у некоторых видов потеря способности к цветению в неблагоприятных условиях может восстанавливаться после 2-месячного выращивания при пониженных температурах культивирования. Это свидетельствует о том, что экспланты в условиях *in vitro* во многом ведут себя так же, как интактные растения *in vivo*.

На развитие в асептических условиях небольших по размеру эксплантов влияют фаза развития и генотип материнского растения. Цветущие экземпляры, как правило, формировались из эксплантов, отобранных из верхней части побега или соцветия [16]. Так, Т.В. Тран [19] описал эксперимент, в ходе которого небольшие экспланты, состоящие из 3—6 слоев эпидермальных и субэпидермальных клеток, изолированных из соцветия табака, культивировали на питательной среде при непрерывном освещении. Образовавшиеся при этом флоральные структуры покрывали 1/2 поверхности экспланта. Благодаря меньшему объему и низ-

кому уровню эндогенных веществ, они оказались более чувствительны к изменениям уровня экзогенных регуляторов роста и трофических факторов, и поэтому в них быстрее происходила индукция процессов органогенеза: образование корней, вегетативных почек, цветков и каллуса [1].

В литературе описан необычный случай цветения *in vitro* стабильной инбредной линии африканского проса [14]. Растения были получены в течение 60 дней путем соматического эмбриогенеза из незрелых соцветий на среде МС с 0,2 мг/л индолилуксусной кислоты (ИУК), 1 мг/л кинетина, 40 мг/л аденина. Отмечено, что только 40 % образовавшейся пыльцы было фертильной (вместо 99%). Метелки имели размер 1,5—2,0 см (вместо 15—18 см), формировали по 10—12 цветков в соцветии, цветки были нормального размера и строения.

Интересные данные получены при культивировании *in vitro* эксплантов из эпикотилия сеянцев и междоузлий взрослых цветущих растений *Murraya paniculata* (L.) Jack. Для индукции цветения у эксплантов из междоузлий абсолютно необходимыми были свет и наличие в среде 5 % сахарозы и 0,01 мг/л БА. У эксплантов из тканей эпикотилия формировались только вегетативные почки, тогда как на эксплантах, полученных из междоузлий, — как вегетативные, так и генеративные структуры [10].

Большой интерес вызывают исследования по опылению, оплодотворению и получению семян *in vitro*. Однако таких работ сравнительно мало. В своей работе В. Тилтон с соавт. [18] приводят краткий обзор развития метода опыления и оплодотворения *in vitro*. В настоящее время наиболее простым способом является искусственное нанесение пыльцы на рыльце культивируемого *in vitro* гинецея. Этот прием обеспечивает получение большого количества жизнеспособных семян у растений, имеющих лишь несколько семязпочек в завязи. Успешным является и культивирование целых цветков. Часто пыльцу наносят непосредственно на обнаженные семязпочки и

плаценту. Так, у *Brassica oleraceae* L. удалось получить семена при нанесении пыльцы на семяпочки, освобожденные от всех тканей гинецея. Используют также и другие модификации этого метода:

- прививку столбика с рыльцем совместимого гинецея на завязь несовместимого гинецея;
- нанесение пыльцевых зерен на свежесрезанную поверхность столбика;
- удаление с рыльца собственного экссудата и нанесение на него экссудата с рыльца растения-донора.

Для стимуляции процессов развития семяпочек применяют различные химические вещества. Культивируя пыльники томата на среде МС с кинетином, 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислотой (2,4-Д) и ИУК при 16-часовом фотопериоде, удалось получить плод размером 20 мм в длину и 10 мм в ширину. Он отличался от нормального дольчатостью и отсутствием семязачатков. Однако данный опыт повторить не удалось, и фактор, способствующий этому феномену, остался невыясненным [15].

Применяемые методы опыления *in vitro* можно использовать для изучения взаимодействия между мужскими и женскими органами у растений. В биотехнологии находит широкое применение селекция пыльцы. Зная, что геном пыльцевых зерен содержит в себе нужный ген, и комбинируя методику искусственного опыления с техникой культуры *in vitro*, можно отобрать отдельные семяпочки. Используя микроинъекции, можно включать гены в геном пыльцевых зерен или в ядра, находящиеся в пыльцевых трубках, еще до опыления. Технология опыления и оплодотворения *in vitro*, наряду с другими методами, применяемыми в биотехнологии, может стать неотъемлемой составной частью многих селекционных программ [3, 18].

Изучением индукции цветения *in vitro* растений семейства *Orchidaceae* Juss. занимались многие исследователи. Впервые растение, цветущее *in vitro* (*×Laeliocattleya*) наблюдал Л. Кнудсон. Этот экземпляр был

получен из семян. Впоследствии цветение *in vitro* было отмечено и у других видов и гибридов орхидных [16]. В статьях, посвященных цветению орхидных *in vitro*, описаны условия, при которых наблюдались эти явления, однако, в большинстве случаев причины, провоцирующие переход к образованию репродуктивных органов, остались невыясненными [6].

Одним из первых, кто обратил внимание на индукцию цветения *in vitro* у растений из семейства *Orchidaceae*, был С.Д. Goh [9]. Им был изучен процесс закладки цветочных почек у гибридов *×Aranda*. В результате было установлено, что использование в качестве эксплантов сегментов соцветий, спящих почек соцветий и флоральных почек без ущерба для материнского растения дает хорошие результаты.

При индукции цветения *in vitro* у эксплантов *×Aranda*, *×Renantanda* было обнаружено, что оно во многом определяется апикальным доминированием. Удаление верхушки, а также обработка почек пастой, содержащей цитокинины, приводили также к появлению терминальных и пазушных соцветий *in vitro* у гибридов *Dendrobium Sw.*

Орхидные, как и другие цветковые, оказались чувствительны к составу и композиции питательных сред. Показано, что составляющие питательной среды (макро- и микроэлементы) влияют на развитие сеянцев и растений-регенерантов орхидных в асептических условиях. Выявлено, что в качестве источника азота лучше использовать NH_4NO_3 [8]. Согласно результатам проведенных исследований установлено, что экспланты соцветий гибридов *Dendrobium* при асептической культуре регенерируют два вида протокормов. Один — медленно-растущий, но образующий побеги с нормальными листьями, а второй — с карликовыми листьями. Модифицируя состав питательных сред и условия культивирования, у протокормов первого типа удалось стимулировать появление цветков, идентичных по размеру нативным. Успешными были и опыты с протокормами, полученными из се-

мян гибрида *Dendrobium* 'Madam Trong-In'. Используя указанную выше методику, удалось индуцировать развитие цветков по истечении 5 мес культивирования [9]. В другом случае добавление к питательной среде МС одновременно нафтилуксусной кислотой (НУК), БА, бензиламинопурина (БАП) способствовало цветению *in vitro* гибридов рода *Dendrobium* [22]. В то же время, в работах Дж. Кербани [12] имеется указание на то, что применение комплексных добавок, таких как кокосовое молоко, гомогенат банана, томатного и березового соков, ростовых регуляторов, не выявило их положительного действия на цветение. Влияние углеводов на этот процесс также не являлось, по его мнению, определяющим, тогда как температурный стресс и добавка ингибиторов роста (абсцизовой кислоты (АБК)) к среде МС способствовали цветению сеянцев *Oncidium varicosum* Lindl.

Эффект pH питательной среды также воздействует на процессы эвокации *in vitro*, поскольку кислотность во многом определяет доступность для растений многих трофических компонентов, в том числе и регуляторов роста. При pH 4,0—8,0 (среда МС) было отмечено цветение у некоторых видов *Dendrobium*. Показано, что наличие в питательной среде НУК, БА, спермидина, АБК или этилена может стимулировать цветение сеянцев орхидных *in vitro*. Некоторые сеянцы формировали репродуктивные органы и без этих добавок [6].

Многие виды орхидей очень чувствительны к изменениям фотопериода. Чередую временные циклы продолжительности светового дня, удалось получить соцветия у представителей *Doriella* [7].

Значительное количество исследований посвящено влиянию температурного фактора на цветение *in vitro*. Вероятно, он является определяющим для растений, произрастающих в местностях с климатом, для которого характерны сезонные или суточные перепады температур. В этих условиях изменение температуры может служить сигналом к формированию репродуктивных

органов. Известно, что к изменению температуры чувствительны растения из родов *Cymbidium* Sw., *Dendrobium*, *Oncidium* Sw., *Phalaenopsis* Blume [13].

Показательны, на наш взгляд, работы, касающиеся цветения растений-регенерантов, полученных при микроклональном размножении. Как правило, питательные среды, на которых они культивировались, содержали ауксины, цитокинины и различные добавки (кокосовое молоко и др.). Авторы особо подчеркивают положительный эффект наличия в среде кокосового молока и гомогената банана [7, 20, 21].

В ходе исследований, проводимых в лаборатории семенного и клонального размножения Национального ботанического сада им. Н.Н. Гришко НАН Украины (НБС) в течение ряда лет с различными видами орхидных, мы наблюдали цветение *in vitro* представителей таких видов, как *Dendrobium moniliforme* Sw., *D. parischii* Rchb.f., *Sophranitis sincorana* (Schltr.) Van den Berg & M.W. Chase, *Psychopsis krameriana* (Rchb. f.) H.G. Jones.

Семена исследуемых видов орхидных получали путем искусственного опыления растений в оранжереях отдела тропических и субтропических растений НБС. Стерилизацию растительного материала, посев и субкультивирование ювенильных растений проводили в ламинарном боксе. Семена исследуемых видов стерилизовали в специальных мешочках из шелковой ткани согласно разработанному нами режиму. Мешочки с семенами последовательно опускали в стаканы со стерилизующими веществами (Thimerosal (0,01%) — 15 мин, Chlorox — 15 мин, H₂O₂ (15%) — 10 мин с последующей трехкратной промывкой стерильной водой). После чего мешочки с семенами просушивали между листами стерильной фильтровальной бумаги. Затем производили высев семян с помощью стерильного скальпеля на поверхность питательной среды. Растения выращивали на питательных средах Кнудсона, Мурасиге—Скуга, Пирика, модифицированных добавками аденина, гомогената банана,



Рис. 1. Цветущий сеянец *Dendrobium moniliforme* Sw.

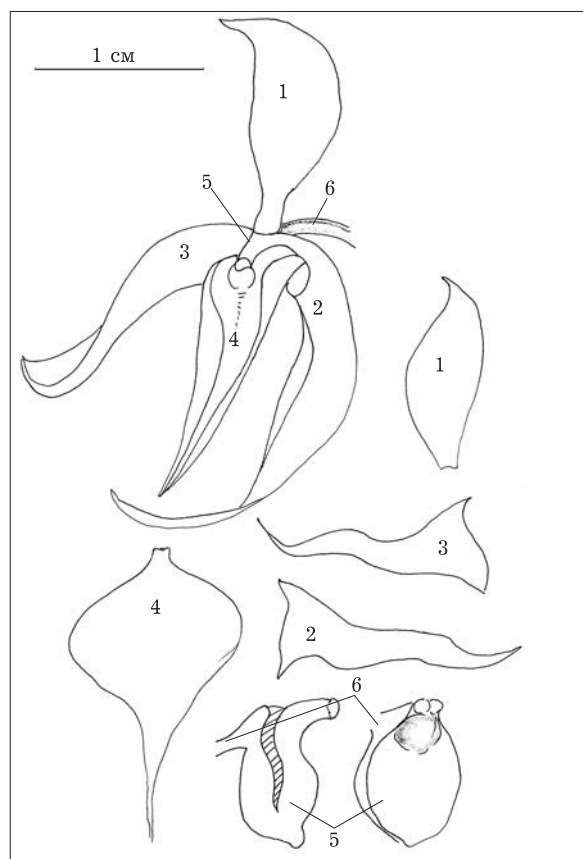


Рис. 2. Цветок *Dendrobium moniliforme* Sw. и его элементы: 1, 2, 3 — элементы чашечки; 4 — элементы венчика; 5 — колонка; 6 — цветонос

активированного угля. Для стимулирования процессов ризогенеза в среды вносили регуляторы роста (ИУК, НУК или индолилмасляную кислоту (ИМК)) в разных соотношениях. Формирование корневой системы у *Dendrobium moniliforme*, *D. parishii* более интенсивно происходило на среде WPM (Woody plant medium). Пересадку растений проводили каждые 1—2 мес. Питательные среды стерилизовали в автоклаве при давлении 0,75 атм (температура 115 °С) в течение 20—25 мин. Емкости с растениями содержали в культуральном помещении при температуре 26—27 °С, фотопериоде 16 ч и освещенности 6—8 тыс. лк. Анатомио-морфологическое изучение сеянцев и их репродуктивных органов проводили с помощью микроскопа "МБИ-15".

Цветущий экземпляр сеянца *Dendrobium moniliforme* мы наблюдали при культивировании сеянцев на питательной среде WPM (рис. 1). Следует отметить, что до перенесения на эту среду сеянцы в течение трех лет культивировали на среде МС с 4 мг/л аденина и 750 мг/л активированного угля. Цветонос у данного экземпляра был сформирован на побеге второго порядка из терминальной меристемы в пазухе 5-го листа. Побег, на котором был расположен цветонос, имел 5 междоузлий, 4 ассимилирующих листа (10 мм в длину и 2 мм в ширину) и 2 корня (до 35 мм в длину и 1 мм в диаметре). Побег предыдущего порядка уже частично утратил листья и на тот момент имел только 1 ассимилирующий лист в верхней части (15 мм в длину и 3 мм в ширину). Цветок имел белую окраску и легкий аромат. У него была нормальная трехчленная чашечка и недоразвитый венчик, в котором не хватало 2 лепестков. Губа белого цвета была сформирована нормально, по центру слегка опушена, с зеленоватым основанием. Колонка недоразвита, укорочена, светлых тонов, переходящих в зеленые. На рыльце колонки имелся липкий секрет, хотя полинии были слабо развиты. Отметим, что все части цветка были развиты несимметрично (рис. 2).

В процессе семенного размножения *Dendrobium parishii* нами было отмечено цветение семян этого вида в условиях асептической культуры. В момент цветения растения культивировались на среде Пирика. Возраст растения составлял 152 дня. Цветение продолжалось 8 суток. Элементы цветка были асимметричны, поэтому было проблематично определить их соответствие нативным (рис. 3).

Цветение ювенильного растения *Sophranitis sincorana* (рис. 4) мы наблюдали после культивирования на среде МС с добавкой гомогената банана (200 мг/л). На момент формирования репродуктивных органов растение имело возраст около двух лет. Цветок розовых тонов располагался на сильно укороченном цветоносе "монстрозного" побега (см. рис. 3). В результате этого создавалось впечатление, что цветок расположен непосредственно на розетке листьев. Размер листьев составлял до 11 мм в длину и 3—4 мм в ширину. Корни длиной до 30 мм, диаметром до 1 мм. Следует также отметить непропорциональные размеры самого цветка относительно всего растения — сеянец и цветок были почти сопоставимых размеров. Все элементы цветка были смещены относительно оси по часовой стрелке. Интересно, что цветок имел два колонковидных формирования (или раздвоенную колонку). Одна колонка (или ее часть) была развита лучше, чем другая. Обе имели рыльцевую поверхность, но не имели нормально сформированных полиниев. Более развитая колонка (часть колонки) частично срослась с боковой долей губы. Из-за сильно измененной формы цветка более точно идентифицировать элементы цветка было достаточно проблематично. По нашему предположению, в его составе было еще до 3 лепестков и 2—3 чашелистика (рис. 5).

Цветение семян *Psychopsis krameri* мы наблюдали на среде МС, модифицированной добавкой аденина и активированного угля. Цвело одновременно несколько растений. Цветки были окрашены в желто-зеленые тона и имели небольшие бурые



Рис. 3. Цветущий сеянец *Dendrobium parishii* Rchb. f.



Рис. 4. Цветущий сеянец *Sophranitis sincorana* (Schltr.) Van den Berg & M.W. Chase

вкрапления (для генеративнозрелых растений характерна желто-красная гамма окраски элементов венчика). Диаметр цветка составлял около 5 мм. Его размеры были относительно пропорциональны размеру растения (рис. 6). Растения имели нормальную морфологическую структуру и через некоторое время были высажены в оранжерейные условия для адаптации.

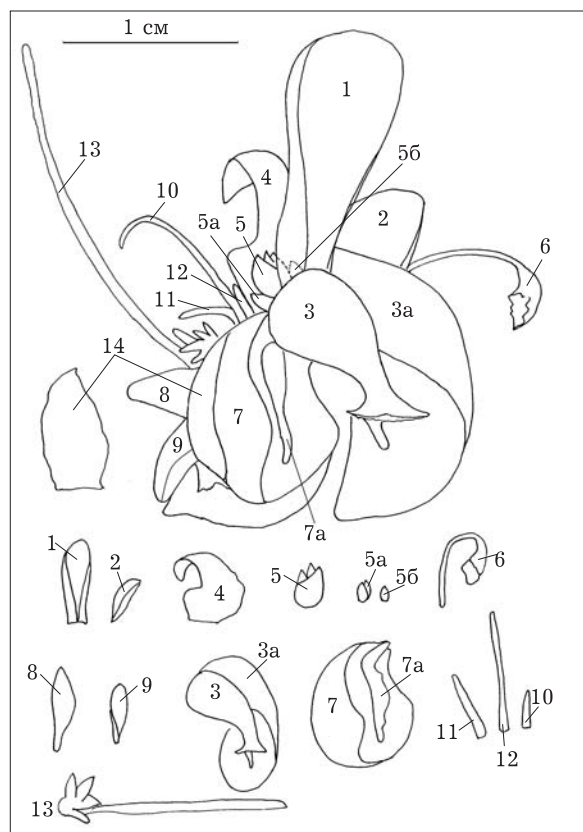


Рис. 5. Цветок *Sophronitis sincorana* (Schltr.) Van den Berg & M.W. Chase и его элементы: 1, 2 — листья; 3 — колонка; 3а — губа; 4 — элемент чашечки; 5, 5а, 5б — почки различной степени дифференциации; 6 — колонка; 7, 7а — элементы веночка; 8, 9 — листья; 10—12 — элементы чашечки; 13 — структура неопределенной природы; 14 — элемент чашечки



Рис. 6. Цветущий сеянец *Psychopsis krameriana* (Rchb. f.) H.G. Jones

В данной публикации описаны случаи цветения представителей семейства орхидных, которые не были ранее зарегистрированы в специальной литературе. Цветение ювенильных растений носило спонтанный характер. Общим для всех случаев было то, что экземпляры, которые зацвели, сравнительно долго (2—3 года) субкультивировали в условиях *in vitro*. Формирование репродуктивных органов мы наблюдали на различных по составу питательных средах. Анатомо-морфологическое изучение цветков исследуемых видов орхидных, сформировавшихся в асептических условиях, показало, что все они были развиты непропорционально, асимметрично, имели недоразвитые половые органы, хотя окраска в большинстве случаев соответствовала нативной, а некоторые (например, *Dendrobium moniliforme*) даже имели характерный аромат. Особо отметим тот факт, что цветение представителей различных видов хотя и происходило намного ранее обычных сроков, характерных для вида в целом, однако лишь после того, как спорофитом был пройден период развития, необходимый для накопления определенного количества биомассы.

Исходя из вышеизложенного, можно предположить, что взаимодействие внешней среды, тканей и отдельных органов растения играет основную роль в регуляции процесса формирования репродуктивных органов у орхидных в частности и у покрытосеменных в целом как в природе, так и в условиях *in vitro*. Запуск программ цветения (флоральная индукция) регулируется как эндогенными (физиологическое состояние растения, апикальное доминирование и др.), так и экзогенными (длина светового дня, температура, длительность субкультивирований, концентрация и соотношение компонентов питательных сред и др.) факторами.

Как указывалось выше, цветковые растения могут формировать репродуктивные органы в довольно раннем возрасте, намного меньшем, чем это обычно происходит *in*

situ. Эта особенность присуща им как в природе, так и в условиях культуры *in vitro*. Кроме того, в асептических условиях отмечены случаи одновременного цветения нескольких экземпляров. На наш взгляд, этот факт указывает на существование единого механизма флоральной индукции у всех покрытосеменных, а отличие в деталях зависит от биологических особенностей вида. Можно предположить, что эвокация инициируется полигенной системой, состоящей из некоторого количества генов, прямо или опосредованно связанных с цветением. Сам механизм инициации перехода к половому размножению нам представляется в виде цепи последовательных событий с системой прямых и обратных связей. Факторы, ответственные за индукцию эвокации, различны и, по всей видимости, взаимозаменяемы. Приоритет фактора детерминируется условиями среды, на фоне которых происходило становление представителей таксона в филогенезе, т.е. теоретически, при определенном стечении обстоятельств, спорофит покрытосеменных после прохождения начальных стадий органогенеза на любом последующем этапе онтогенетического развития может приступить к формированию репродуктивных органов и далее к половому размножению. Мы усматриваем в этом одну из систем надежности высших автотрофов.

В известной степени данное предположение гипотетично и требует дальнейших обоснований, однако, если проанализировать известные на сегодня факты относительно становления и развития растительных сообществ, становится очевидной правдоподобность высказанного предположения. Современные высшие покрытосеменные, произрастая в различных биотопах, характеризуются удивительным разнообразием жизненных форм и вариантов цикла развития. Конечной целью всех этих приспособлений является подготовка спорофита к переходу в репродуктивную фазу, которая завершается формированием новых генетически разнородных особей (се-

мян). Условия среды (как абиотические, так и биотические) любого биотопа не являются константными — они динамичны во времени. Кроме того, векторность изменений отдельных параметров также не постоянна. В таком случае вероятность стабильного существования организма с неизменными требованиями к индукции цветения очень мала. Физико-химические параметры среды флуктуируют со скоростью, сопоставимой с длительностью онтогенеза индивида, т.е. организмы "успевают" адекватно отреагировать на их изменения. В связи с этим, можно предположить, что ведущая роль в процессе индукции цветения принадлежит экзогенным факторам среды. Кроме того, по всей видимости, приоритетность их в ходе филогенеза может изменяться. В роли индуктора необязательно выступает один фактор (к примеру, температура), их может быть несколько.

Существует и вторая группа факторов — эндогенные, вероятно, они вторичны и появляются в ответ на сигналы извне.

Обе группы после индукции эвокации действуют на растение согласованно и одновременно, обеспечивая тем самым нормальное течение полового процесса.

На практике мы достаточно редко встречаемся с явлениями несвоевременного (раннего) цветения покрытосеменных, что, с одной стороны, говорит о строгой упорядоченности и скоординированности процесса полового размножения. С другой стороны, наличие таких случаев и возможность их искусственной индукции в различных семействах высших цветковых растений свидетельствует о существовании четких, генетически детерминированных механизмов и закономерностей, определяющих этот процесс и обеспечивающих высокую надежность растительных организмов.

1. Бернье Ж., Кинс Ж.-М., Сакс Р. Физиология цветения. Переход к репродуктивному развитию. — М.: Агропромиздат, 1985. — Т. 2. — 317 с.

2. Васильченко И.Т. Неотенические изменения у растений. — М; Л.: Наука, 1965. — 84 с.

3. *Лутова Л.А.* Биотехнология высших растений. — СПб.: Изд-во Санкт-Петербур. ун-та, 2003. — 228 с.
4. *Тахтаджян А.Л.* Основы эволюционной морфологии растений. — М.; Л.: Наука, 1964. — 205 с.
5. *Чайлахан М.Х., Бутенко Р.Г.* Влияние аденина и кинетина на дифференцировку цветочных почек у изолированных верхушек периллы // Докл. АН СССР. — 1959. — **129**, № 1. — С. 224 — 227.
6. *Chia T., Arditti J., Monique S.* et al. Review: in vitro flowering of orchids // Lindleyana. — 1999. — **14**, N 2. — P. 60—76.
7. *Duan J.X., Yazawa S.* 6-Benzyladenine and low night temperature treatments induce early flowering in young Phalaenopsis seedlings // Jap. J. Trop. Agricult. — 1994. — **38**. — P. 258—260.
8. *Duan J.X., Yazawa S.* In vitro floral development in Doriella Tiny (*Dooritis pulcherrima Kingiella philippinensis*) // Sci. Hort. — 1994. — **59**. — P. 253—264.
9. *Goh C.J.* Production of flowering orchids seedlings and plantlets // Malayan Orchid Rev. — 1996. — **30**, N 49. — P. 27—29.
10. *Jumin H.B., Nito N.* Florification in vitro *Fortunella hindsii* // Plant Cell Repts. — 1996. — **15**, N 7. — P. 484—488.
11. *Jumin H.B., Nito N.* Florification *Murraya paniculata* in vitro // Experientia. — 1996. — **52**, N 3. — P. 268—272.
12. *Kerbany G.B.* In vitro flowering of *Oncidium varicosum* mericlones (Orchidaceae) // Plant Sci. Letters. — 1984. — **35**. — P. 73—75.
13. *Kostenyuk Y.* The induction of flowering in orchid *Cymbidium niveomarginatum* in vitro // These 2nd Intern. Symp. On Plant Biotechnology. — Kiev, 1998. — P. 67.
14. *Kulkarni V.M., Choudhari A.N., Shah B.S.* et al. Florification in vitro african panic grass // Ind. J. Exp. Biol. — 1995. — **33**, N 2. — P. 142—143.
15. *Pions T., Mythili J.* The development tomato pollen in similar fruit structure, produce in vitro // Curr. Sci. (India). — 1995. — **69**, N 2. — P. 94—95.
16. *Scorza R.* In vitro flowering // Hort. Rev. — 1982. — **4**. — P. 106—127.
17. *Tanaka O., Yoshikawa S., Takeba G.* et al. The photoperiodic reaction *Cuscuta japonica* by cultivation in vitro // Man. Konah Univ. Sci. Ser. — 1995. — **42**, N 1. — P. 143—151.
18. *Tilton V.R., Russell S.H.* Application of method in vitro for pollination // Bio. Sci. — 1984. — **34**, N 4. — P. 239—242.
19. *Tran T.V.* Induction of flowering in plants // Planta. — 1973. — N 87. — P. 115—119.
20. *Wang J.* Tissue culture of *Cymbidium*: plant and flower induction in vitro // Lindleyana. — 1988. — N 3. — P. 184—189.
21. *Wang J., Xu L., Chia T., Chua N.* In vitro flower formation of *Cymbidium ensifolium* // Abstr. Orchid Conference. — Tokio, 1992. — P. 290.
22. *Wang J., Xu L., Chia T., Chua N.* In vitro flowering of an orchid (*Dendrobium candidum*) // Thes. Conf. "Biotechnology in Agriculture". — Peking, 1993. — P. 373—378.

Рекомендовала к печати Л.А. Ковальская

Т.М. Черевченко, А.М. Лаврентьева, Р.В. Иванников
Національний ботанічний сад
ім. М.М. Гришка НАН України,
Україна, Київ

ЦВІТІННЯ ВИЩИХ СУДИННИХ РОСЛИН IN VITRO ЯК ПОТЕНЦІЙНИЙ ПРОЯВ СИСТЕМ НАДІЙНОСТІ ФОТОСИНТЕЗУЮЧИХ АВТОТРОФІВ

Наведено огляд літератури, присвяченої вивченню проблеми несвоєчасного переходу до етапу репродукції покритонасінневих рослин, а також описано та проаналізовано факти цвітіння ювенільних рослин *Dendrobium moniliforme* Sw., *D. parishii* Rchb.f., *Sophranitis sincorana* (Schltr.) Van den Berg & M.W. Chase, *Psychopsis krameriana* (Rchb. f.) H.G. Jones в умовах асептичної культури.

Т.М. Cherevchenko, A.M. Lavrentyeva, R.V. Ivannikov
M.M. Gryshko National Botanical Gardens,
National Academy of Sciences of Ukraine,
Ukraine, Kyiv

BLOOMING OF THE HIGHEST VASCULAR PLANTS IN VITRO AS EXHIBITING OF POTENTIAL SYSTEM OF RELIABILITY OF PHOTOSYNTHESIZING AUTOTROPHS

Work is devoted to a problem of studying of untimely transition to a stage of a reproduction in vitro. The facts of blooming of juvenile plants of such kinds as *Dendrobium moniliforme* Sw., *Dendrobium parishii* Rchb.f., *Sophranitis sincorana* (Schltr.) Van den Berg & M.W. Chase, *Psychopsis krameriana* (Rchb. f.) H.G. Jones in conditions of aseptic cultures are described and analysed.