

УДК 631.526:57.085.2

СОМАТИЧЕСКИЙ ЭМБРИОГЕНЕЗ КАК СИСТЕМА IN VITRO РАЗМНОЖЕНИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ

И.В. МИТРОФАНОВА

*Никитский ботанический сад — Национальный научный центр Украинской
академии аграрных наук
98648 Ялта, пгт Никита, Автономная Республика Крым
e-mail: in_vitro@ukr.net*

Проанализирован процесс соматического эмбриогенеза in vitro, показана зависимость формирования соматических зародышей культурных растений от эпигенетических, трофических, гормональных и физических факторов культивирования. Продемонстрированы перспективы использования данной биотехнологической системы.

Ключевые слова: эмбриоид, in vitro, соматический эмбриогенез, регенерант.

Тотипотентность клеток растений является фундаментальной основой биологии высших растений. При этом соматический эмбриогенез — наиболее яркое свидетельство тотипотентности растительной клетки. В отличие от зиготического эмбриогенеза соматический можно разделить на две стадии: 1) начальная клеточная фаза; 2) переход к эмбриогенезу и развитию зародыша in vitro, начиная с глобулярной стадии, через стадии сердечка и торпеды к семядольной фазе и развитию проростка. Изучение самых ранних этапов процесса эмбриогенеза in vitro является одним из важных моментов исследований в области соматического эмбриогенеза. Ученые могут выявить не только сигналы и индукторы этого процесса, но и механизмы переключения дедифференцированной клетки на другой путь развития. Первые результаты по индукции соматического эмбриогенеза получены в суспензионной культуре моркови [75, 85]. В 1980 г. описаны два пути соматического эмбриогенеза [78]. Первый путь — прямой соматический эмбриогенез, когда зародыши образуются непосредственно из клеток эксплантата без этапа каллюсообразования. В этом случае соматические зародыши формируются из «проэмбриогенных детерминированных клеток», которые уже работают на развитие эмбриоида и нуждаются только в освобождении. Второй — непрямой, или косвенный, эмбриогенез, когда пролиферация каллюса является необходимым этапом. В непрямом соматическом эмбриогенезе задействованы «индуцированные эмбриогенные детерминированные клетки». Наряду с первичным соматическим эмбриогенезом происходит вторичный эмбриогенез, когда на поверхности сформировавшихся соматических зародышей образуются добавочные эмбриоиды.

Батыгиной [1] в 1978 г. в качестве новой категории вегетативного размножения было введено понятие «эмбриоидогения». При выделении эмбриоидогении в особый тип репродукции и размножения она исполь-

зовала два критерия: онтогенетический и морфологический. Кроме того, в зависимости от происхождения и положения соматических зародышей на материнском растении были выделены две основные формы «эмбриоидогении»: репродуктивная, или флоральная (образование проэмбрио в цветке и семени), и вегетативная (формирование адвентивных зародышей на листьях, побегах и корнях).

В настоящее время известно, что соматические зародыши образуются у растений, относящихся к разным таксонам и произрастающих в разных экологических зонах. Данные литературных источников подтверждают, что за последние десятилетия для ряда древесных растений, таких как *Acacia koa* Gray [81], *Aesculus hippocastanum* L. [42, 46], *Albizia richardiana* King. [86], *Camellia japonica* L., *Camellia sinensis* L. [45, 68, 89], *Castanea sativa* Mill. [19], *Citrus* sp. [31], *Cocos nucifera* L. [15], *Coffea arabica* L. [64, 83], *Eucalyptus* sp. [60], *Feijoa sellowiana* Berg. [21, 22], *Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Müll. Agr. [59], *Juglans cinerea* L. [70], *Juglans regia* L. [16], *Liriodendron tulipifera* L. [56], *Pistacia vera* L. [67], *Prunus subhirtella* Miq. [17], *Robinia pseudoacacia* L. [39], *Theobroma cacao* [69, 82], *Zizyphus jujuba* Mill. [9, 58], разработаны способы их регенерации in vitro через соматический эмбриогенез.

Развитие соматических зародышей очень пластично и подвержено влиянию таких факторов как генотип растения-донора и его физиологическое состояние, тип исходного эксплантата, степень его целостности, время отбора. Различные культуры и генотипы исследуемых видов имеют очень широкий спектр морфогенетических реакций по отношению к условиям культивирования [5, 25, 37, 46, 53, 68]. Основными индукторами дифференциации соматических эмбриоидов и дальнейшей регенерации растений из них являются специфически необходимые регуляторы роста растений, осмотически активные вещества, консистенция и pH среды, интенсивность освещения, фотопериод, температура и влажность [23, 32, 50, 65].

Эмбриональный и овулярный соматический эмбриогенез. У большинства культур незиготические зародыши были получены из нуцеллуса, так как его клетки уже готовы к адвентивному эмбриогенезу [78]. Однако в результате такого пути развития растения имели нежелательные ювенильные характеристики, такие как позднее начало и периодичность плодоношения, некоторые физические признаки плода, наличие шипов [12, 50]. Многие виды семейства Rutaceae в естественных условиях склонны к процессу адвентивной полиэмбрионии. Для большинства видов *Citrus* sp. характерно образование в среднем до 40 эмбриоидов в одном семени [31]. Наряду с этим формирование соматических зародышей из нуцеллуса характерно не только для полиэмбриогенных типов, но и для моноэмбриогенных типов цитрусовых, культур *Mangifera indica* L., какао, *Eriobotrya japonica* Lindl. [5, 50]. Кроме того, для индукции соматического эмбриогенеза были успешно использованы цветочные бутоны и стаминодии какао [49], соковые мешочки *Citrus unshiu* Marc. [63], эндосперм *Actinida chinensis* Planch. [34], семядоли, гипокотиль *Punica granatum* L. [44, 62] и *Zizyphus jujuba* [58]. Эмбриогенный каллюс маслины европейской (*Olea europaea* L.) формировался на незрелых зиготических зародышах [77]. На поверхности незрелых и зрелых зиготических зародышей *Feijoa sellowiana* активно образовывались соматические эмбриоиды, однако частота регенерации растений была невысокой [22]. В каллюсной культуре, полученной из незрелых зиготических зародышей акации

арабской (*Acacia arabica* (Lam.) Willd.) in vitro, в результате непрямого соматического эмбриогенеза происходила регенерация полноценных растений [61]. Первые работы по соматическому эмбриогенезу *Eucalyptus* sp. появились в 1970—1980 гг. Из двухсуточного каллюса зародышевого происхождения *Eucalyptus citriodora* Hook. был индуцирован активный соматический эмбриогенез и получены полноценные растения. Соматические эмбриоиды формировались также на поверхности 3-недельных проростков *Eucalyptus nitens* (H. Deane & Maiden) Maiden [60]. Наряду с этим был разработан способ соматического эмбриогенеза из незрелых зиготических зародышей тюльпанового дерева с желтой окраской лепестков [56].

Имеющиеся научные публикации в области соматического эмбриогенеза косточковых плодовых культур весьма малочисленны. Так, в середине 1990-х годов был разработан способ непрямого соматического эмбриогенеза из зиготических зародышей черешни (*Prunus avium* L.). Эмбриогенные линии, полученные в результате реиндукции эмбриогенного каллюса из соматических зародышей, сохранялись на протяжении 3 лет [29]. При этом у подвоя вишни сорта Colt изучена лишь частота вторичного соматического эмбриогенеза [36].

Среди исследуемых декоративных культур непрямой соматический эмбриогенез удалось индуцировать у цикламена (*Cyclamen persicum* Mill.) из пыльников, завязей и зиготических зародышей [47]. Настоящий прогресс в индукции развития эмбриогенной культуры был достигнут у пеларгонии (*Pelargonium* sp.). Все 30 исследованных сортов пеларгонии были способны образовывать соматические зародыши из эксплантатов гипокотила [51]. Вместе с тем интересным оказался тот факт, что бактериальное заражение в культуре in vitro увеличило частоту соматического эмбриогенеза у сорта зональной пеларгонии Ringo Rose [90].

Вегетативный соматический эмбриогенез. В последнее время вегетативные органы, такие как листья, корни, сегменты побега или стебля, все чаще начали использовать в качестве эксплантатов для создания систем соматического эмбриогенеза in vitro. Среди многолетних растений изучены этапы индукции развития, созревания и прорастания соматических зародышей в культуре листовых эксплантатов *Agave fourcroydes* [71]. Образование эмбриогенного каллюса было инициировано из основания листовых эксплантатов и тканей ризомы 'AA', 'AAA', 'ABB' бананов. Соматические эмбриоиды формировались непосредственно в клеточной суспензии через 3—4 недели культивирования [66].

Различные типы эксплантатов вегетативного происхождения исследованы также в процессе индукции соматического эмбриогенеза *Anthurium scherzerianum* Schott. [38] и *Anthurium andreanum* Lind. [48]. Установлено, что листовые эксплантаты с микроразмножаемых in vitro растений обладали высокой частотой индукции формирования соматических зародышей. Из соматических зародышей обоих видов антуриума были получены полноценные растения. Ученым из Канады [57] удалось индуцировать стеблевой органогенез и соматический эмбриогенез из листьев и черешков узумбарской фиалки (*Saintpaulia ionantha* Wendl.). Среди ряда исследованных сортов были выделены два (Benjamin и William), обладающие высокой регенерационной способностью. Образование эмбриогенного каллюса, а затем и формирование соматических зародышей было индуцировано из чешуек луковиц гладиолуса. Таким способом исследователи размножили более 10 сортов этой цветочной культуры [43,

84]. Разработан эффективный способ соматического эмбриогенеза и регенерации растений из каллюсной культуры симподиальных орхидей *Oncidium hybridum* сорта Gower Ramsey. Продолжительность от инициации каллюсообразования до формирования растений составила 12—14 недель [18]. Использование в качестве первичных эксплантатов вегетативных почек клематиса (*Clematis* L.) и листовых эксплантатов каладиума (*Caladium hortulanum* Birdsey.) и фикуса лировидного (*Ficus lyrata* Warb.) позволило создать систему соматического эмбриогенеза in vitro этих ценных многолетних декоративных культур, размножить и сохранить растения в коллекции Никитского ботанического сада [6—8]. Исследования, проведенные болгарскими учеными с 2 сортами розы, показали возможность эффективной индукции прямого соматического эмбриогенеза из листовых эксплантатов. Количество регенерировавших растений составило соответственно 69,73 и 58,93 % для сортов Anny и Evmolpia [87].

Роль состава питательных сред, pH и консистенции среды, интенсивности освещения и температуры в индукции соматического эмбриогенеза, развитии соматических зародышей и регенерации растений. Известно, что соматические зародыши культивируются на ряде питательных сред, таких как Уайта, Нитча, Гамборга (B5), Мурасиге и Скуга (МС), WPM, DKW, Гресшофа и Доу (ГД) и др. Среда МС чаще всего используется в половинной концентрации макро- и микросолей и является базовой питательной средой для многих культурных и диких видов растений [3, 5, 25, 53, 54]. Для каждого этапа соматического эмбриогенеза (индукции каллюсообразования и поддержания роста каллюса и суспензии, созревания соматических зародышей, роста и развития растений из них) применяются, как правило, соответствующие питательные среды. Так, растения какао были получены in vitro при последовательной смене девяти питательных сред [82]. В то же время для фейхоа было достаточно смены двух сред, в результате чего из соматических зародышей регенерировали нормальные растения [21]. Формирование in vitro растений из эмбрионного каллюса соковых мешочков мандарина и из семядолей зиготических зародышей зизифуса китайского происходило при смене трех питательных сред [58, 63].

Регуляторы роста как индукторы и ингибиторы процесса соматического эмбриогенеза. У *Citrus sinensis* (L.) Osbeck соматические зародыши образуются на питательных средах без фитогормонов, так как эксплантаты этого растения содержат преддетерминированные эмбрионные клетки. Однако для культур, которые регенерируют из дифференцированной ткани, необходимо содержание в питательной среде экзогенных регуляторов роста. Пределы эффективных концентраций ауксинов могут составлять 1,1—22,6 мкМ для 2,4-Д и 0,5—1,7 мкМ для НУК. Однако у *Theobroma cacao* успешно применялись высокие концентрации 2,4-Д (67,9 мкМ). Форма поступления азота в растения и его оптимальная концентрация зависят также от концентрации таких ауксинов, как пиклорам и дикамба. Субкультивирование зародышей со среды, содержащей ауксины, на среду без ауксинов способствует дифференциации их органов. Имеется ряд публикаций, в которых авторы констатируют тот факт, что цитокинины не играют существенной роли в соматическом эмбриогенезе большинства растений. Тем не менее для индукции образования эмбрионного каллюса из эксплантатов необходимо содержание в среде кинетина и БАП. Бензиладенин (БА) чаще всего применяют на эта-

пах пролиферации соматических зародышей и их регенерации в полноценные растения [5—7, 25, 32, 37, 61, 77, 83]. Среди веществ цитокининового типа действия в настоящее время для индукции прямого соматического эмбриогенеза и органогенеза из генеративных и вегетативных тканей растений широко применяется тидиазурон (ТДЗ). У трудно-размножаемых видов растений его использование повышает частоту соматического эмбриогенеза до 90—100 % [18, 57, 67].

Влияние абсцизовой кислоты и активированного угля на получение соматических зародышей. Известно, что для созревания и регенерации соматических зародышей исследователи часто используют абсцизовую кислоту (АБК). АБК обеспечивает нормальное развитие соматических зародышей *in vitro*, стимулируя накопление запасных веществ и ингибируя раннее прорастание [2, 14, 76].

Характерной особенностью зиготических и соматических зародышей крупносемянных субтропических и тропических видов является их достаточно большой размер. Установлено, что такие зародыши прорастают в условиях *in vitro* только при полном их созревании. Включение кокосового молока и АБК в питательную среду без ауксина обеспечивало созревание эмбрионов манго. Эти вещества также поддерживали развитие зародыша до полной физиологической зрелости. Выявлена особенность влияния АБК на созревание незиготических зародышей в эмбрионных каллюсах, полученных из семян цитрусовых и нуцеллуса какао при культивировании их в условиях низкой освещенности [5, 12, 50].

Введение же в питательную среду активированного угля (АУ) обеспечило связывание и вывод ряда токсических веществ, которые содержатся в средах, в том числе и некоторых фенольных соединений, выделяющихся в процессе культивирования органов и тканей растений [3, 12]. Для прорастания проэмбрио банана использовали систему двойного слоя (среда «нянька»). При этом жидкая безгормональная половинная среда МС покрывала агаризованную среду, содержащую 1,0 г/л АУ [66]. Добавление в питательную среду АУ благоприятно влияло на развитие соматических зародышей какао и масличной пальмы [50]. Известно также, что недостаток АУ снижает осмотический потенциал среды. Поэтому зрелые сформировавшиеся соматические эмбрионы тюльпанного дерева активно прорастали только на среде, содержащей 2,0 г/л АУ [56].

Роль углеводов в процессе соматического эмбриогенеза. В зависимости от видовой принадлежности растений их потребности в тех или иных соединениях питательной среды могут существенно различаться, однако элементы углеводного питания остаются доминирующими. Наиболее распространенными углеводами, используемыми в процессе соматического эмбриогенеза, являются сахароза и глюкоза, реже — мальтоза, галактоза, лактоза, сорбит и маннит. Высокие концентрации сахарозы (5—6 %) использовали для культуры соматических зародышей манго, папайи [50] и какао [82]. Введение в питательную среду 4 % сахарозы способствовало регенерации растений из соматических зародышей в культуре лепестков граната [62]. Содержание глюкозы в среде активизировало процесс эмбриогенеза из высечек листа киви (*Actinidia deliciosa* (Chev.) Liang, Ferguson) сорта Hayward [5]. Тип и концентрация углеводов оказывала значительное влияние на созревание и прорастание соматических зародышей европейского каштана. Оптимальным оказалось содержание в среде 6 % сахарозы, 3 и 6 % мальтозы. Для дальнейшей регенерации

растений соматические зародыши помещали на 2 мес в условия с температурой 4 °С и добавляли в среду 3 % мальтозы [19]. Наряду с этим применение галактозы стимулировало развитие проэмбрио в культуре каллюсов, полученных из семян цитрусовых. Галактоза также индуцировала формирование и дальнейшее развитие соматических зародышей в каллюсной культуре, полученной из семян цитрусовых [31, 50].

Влияние pH и консистенции питательной среды. Одними из важных условий успешной реализации процесса соматического эмбриогенеза являются правильно подобранный pH питательной среды и ее консистенция. В зависимости от потребностей растений концентрация ионов водорода может быть различной в пределах 4,0—7,5. Так, эмбриогенез маслины наблюдали при pH 5,7 [77]. Эффективность соматического эмбриогенеза папайи повышалась при культивировании эксплантатов на среде с pH 5,8 [50]. Образование эмбрионного каллюса из листовых дисков киви происходило только при pH 7,0—7,5, а последующая регенерация растений — при pH 5,7 [5]. Изучение влияния pH среды на процессы эмбриогенеза гемерокаллиса показало, что низкое значение pH (4,0—4,5) способствовало сохранению проэмбрио на преглобулярной стадии. Дальнейшего развития и формирования растений удалось добиться путем повышения pH до 5,8. Соматические зародыши *Nerine* sp. развивались из меристематических кластеров на жидкой питательной среде, а позже их культивировали в биореакторах [53]. Для выращивания соматических зародышей кофе (*Coffea robusta* (L.) Linden) использовали фотоавтотрофную культуру. Тиражирование эмбриоидов и последующее развитие растений было наиболее эффективным при применении TRI-биореактора (система временного погружения зоны корней) [13].

Роль интенсивности освещения и температуры. Спектральный состав света, интенсивность освещения и температура оказывают значительное влияние на жизнедеятельность растений, в том числе на процессы их роста и развития. Известно, что существует тесная взаимосвязь между качеством света и накоплением в растении отдельных гормонов и ингибиторов роста [4, 11]. Кроме того, доказано, что оптимальная температура, при которой культивируются соматические зародыши большинства видов растений, находится в пределах 21—25 °С [21, 25, 32, 39, 47, 53, 57, 87]. Соматические зародыши зизифуса были получены из семядолей зиготических зародышей в течение 30—45 сут культивирования при отсутствии освещения, тогда как вторичные эмбриоиды формировались независимо от этого фактора [58]. Для образования соматических зародышей киви сорта Hayward и каладиума сортов Pink Gem и Triumphe de Comptе высечки листа помещали в условия темноты на 1,5 мес [5, 8]. Установлено, что при отсутствии освещения частота эмбриогенеза папайи возрастала при культивировании каллюса, полученного из гипокотилей [50]. Вместе с тем отсутствие освещения способствовало образованию соматических зародышей фейхоа, однако для созревания и развития эмбриоиды помещали в культуральную комнату с интенсивностью освещения 40 мкМ/(м² · с) и фотопериодом 16 ч [22]. Эмбрионный каллюс *Eucalyptus citriodora* поддерживали в темноте при температуре 27 °С. Дифференциация проэмбрио происходила только в условиях освещения [60]. Снижение интенсивности освещения до 35 мкМ/(м² · с) индуцировало формирование соматических зародышей в каллюсе, образовавшемся из корней ириса (*Iris pseudacorus* L.) [53]. Формирование соматических зародышей *Agave fourcroydes* происходило только в темноте,

при этом для созревания и прорастания были необходимы освещение с фотопериодом 16 ч и температура 25 ± 2 °С [71]. Холодовая обработка оказалась достаточно эффективным приемом для инициации вторичного соматического эмбриогенеза и развития зародышей подвоя вишни сорта Colt до семядольной стадии [36]. У полученных из нуцеллуса каллюсных культур цитрусовых эмбриогенный потенциал снижался по мере снижения температуры от 27 до 12 °С [31]. У таких культур, как фейхоа, клематис, каладиум и фикус лировидный соматический эмбриогенез и регенерация растений происходили при температуре 25 °С [6–8, 22].

Онтогенез соматических зародышей. Соматический эмбриогенез позволяет исследователям глубже изучить механизмы регуляции процессов индукции и развития адвентивных зародышей. Батыгиной [1] с позиции новых представлений о системе репродукции цветковых растений и использования экспериментальных данных о развитии зародышей разных видов пиона в естественных условиях и в культуре *in vitro* внесены определенные коррективы в понимание природы зародышей, формирующихся в семени пиона — выделен новый *Раеoniad*-тип эмбриогенеза. Она доказала, что у представителей семейства *Раеониасеа* произошло переключение программ развития с гетерофазной репродукции на гомофазную на раннем этапе эмбриогенеза.

Известно, что эмбриониды представляют собой биполярные структуры, одновременно развивающие корневой и стеблевой апексы [8, 12, 23, 25, 32, 55, 58]. Образование глобулярных зародышей в культуре эмбриогенного каллюса *Cuscuta reflexa* Roxb. происходит путем деления эпидермальных клеток. По мере развития такого зародыша он становится похожим на апекс побега с прилистниками. Отмечено также развитие эмбрионидов из кортикальных клеток *Petunia inflata* и из эпидермальных клеток в культурах *Ranunculus sceleratus* L. и *Daucus carota* L. [12]. В культурах ткани моркови и фисташки эмбриогенные клетки претерпевают последовательные деления, образуя меристематическую ткань или зону эмбриогенных клеток, из которых впоследствии формируются соматические зародыши [41, 67].

Васил [88] указывал, что начало эмбриогенному каллюсу дает строго ограниченное число эмбриогенно компетентных клеток. Однако в постоянно растущем каллюсе любая недифференцированная клетка обладает способностью к эмбриогенезу. На примере *Ranunculus sceleratus* было показано, что проэмбрио дифференцировался непосредственно из каллюса, а сами эмбриогенные клетки отличались более плотной цитоплазмой, крупным ядром и большим количеством рибосом [12]. Имеются также сообщения о том, что при превращении каллюсной клетки в эмбриогенную в ней происходит перераспределение микротрубочек: хаотическое расположение микротрубочек сменяется их линейной ориентацией параллельно оси клетки [72, 91]. Зависимость типа онтогенеза зародышей в каллюсных культурах от положения эмбриогенной клетки в каллюсной паренхиме показана на примере *Tylophora indica* Merr. [73]. Если клетка расположена в толще каллюса, ее первые деления напоминают начальные стадии развития зародыша. В тех случаях, когда эмбриогенез протекает в наружных слоях каллюса, он начинается с нерегулярных делений.

Изучение соматических зародышей, развивающихся в культуре *in vitro*, позволило также исследователям наблюдать формирование не только эмбриогенных, но и суспензорных клеток. Однако в условиях *in vitro* суспензор практически не несет функциональной нагрузки, так как

эмбриониды абсорбируют питательные вещества всей своей поверхностью [12, 55].

До сих пор дискуссионным остается вопрос о соответствии морфогенеза соматического зародыша *in vitro* закономерностям развития полового зародыша. Так, в культуре ткани сладкого апельсина соматический эмбриогенез связан с формированием популяции структур сферической формы, диаметр которых изменяется в пределах 100—500 мкм. Моисеева и соавт. [10] в результате изучения морфогенетических потенций и структурной организации, включающего качественный и количественный анализ клеток сферических структур диаметром 68—110 мкм, установили, что эти сферические структуры сопоставимы с половыми зародышами, имеющими на глобулярной стадии развития приблизительно такой же размер.

Гистологические исследования инициации формирования соматических зародышей фисташки и их дальнейшее развитие в массе эмбрионных клеток проводили на турецком сорте *Antep*. Результаты показали, что индукция и развитие соматических зародышей из листовых эксплантатов у фисташки происходит из одиночных эпидермальных и субэпидермальных клеток [67]. Соматические зародыши камелии формировались также в эпидермальных и субэпидермальных клетках гипокотыля и семядолей, отделенных от зиготического зародыша. В 1995 г. было показано, что проэмбрио камелии образуется непосредственно из субэпидермальных паренхимных клеток листа, побега и семядолей [68].

Возможные пути использования системы соматического эмбриогенеза *in vitro*. Многие растения являются стерильными и не способны производить семена. Кроме того, некоторые виды растений образуют очень плотные семена, которые трудно высушивать и таким образом невозможно продолжительное время сохранять в специализированных банках семян. Использование соматических зародышей как синтетических или «искусственных» семян в настоящее время является альтернативой для большинства вегетативно размножающихся растений. Качество искусственных семян зависит от типа и концентрации регуляторов роста, состава минеральных солей и неразрывно связано с физическими факторами культивирования [23—25, 33].

Первые полученные искусственные семена были слабо обезвожены и использовались только для массового размножения. Вместе с тем лабораторные затраты превысили ожидаемые [33]. Только с разработкой альгинатной технологии удалось защитить проэмбрио от механических повреждений. Помещенные в альгинат обезвоженные зародыши могли сохраняться при низких температурах достаточно продолжительное время [28, 74].

Настоящим прорывом стала десикация соматических зародышей до уровня влажности не выше 20 % [52]. Это обеспечило практическое соответствие их настоящим семенам — одинаковые уровни урожайности, сохранности и распространения. Вместе с тем известно, что высушивание соматических зародышей вызывает изменения в метаболизме, особенно в метаболизме углеводов [40]. Например, перед высушиванием соматические зародыши люцерны (*Medicago sativa* L.) содержали высокие концентрации сахарозы, глюкозы и фруктозы. Однако после десикации количество глюкозы и фруктозы значительно уменьшилось (в 5—10 раз). Концентрация сахарозы при этом снижалась только в 2 раза. Капсулирование эмбрионидов после высушивания обеспечивало контроль водно-

го баланса, состояния питательных веществ и защиты от механических повреждений, необходимый при выращивании в полевых условиях.

Для массового тиражирования растений *Coffea arabica* сорта Catimor была разработана автоматизированная система выращивания клеточной суспензии [27]. С помощью этой системы удалось получить 1884 эмбриоида в 50 мл питательного раствора.

Наряду с разработкой метода соматического эмбриогенеза как способа размножения растений появилась необходимость и в длительном сохранении эмбриоидов. На примере нескольких генотипов лимона была проведена криоконсервация завязей и соматических зародышей с использованием техники капсулирования-дегидратации. Гистологические исследования показали, что эмбриоиды, прошедшие капсулирование-дегидратацию, имели высокую концентрацию сахарозы, что позволяло им быстро восстанавливаться после криосохранения [30]. Криосохранение соматических зародышей черного ириса (*Iris nigricans* Dinsm.) проводили также методом капсулирования-дегидратации. Зародыши размером 2—3 мм имели высокую выживаемость после криоконсервации [79]. Успешной оказалась криоконсервация соматических зародышей европейского каштана. После криоконсервации количество зародышей, имеющих эмбриогенный потенциал, достигало 68 % [20]. Соматические зародыши маслины европейской также успешно подвергались криоконсервации путем капсулирования-дегидратации и капсулирования-витрификации. Оба метода позволили успешно сохранять соматические зародыши, однако в первом случае жизнеспособность эмбриоидов достигала 48, во втором — 64 % [80].

Подводя итоги, можно сказать, что преимущество соматического эмбриогенеза перед органогенезом заключается в возможности более широкого практического применения данного способа размножения [5, 24, 26, 35, 53, 54]. Однако существует несколько проблем, которые нужно решить прежде, чем соматический эмбриогенез может быть использован для улучшения растений. Так, у многих экономически важных растений еще не разработана инициация образования эмбриогенных культур из вегетативных органов. Соматические эмбриоиды получены, главным образом, из зрелых зиготических зародышей [12, 23, 55]. Низкая частота образования и прорастания соматических зародышей является одной из проблем при работе с эмбриогенными культурами. Недостаток контроля за морфологическими изменениями, трудность в акклиматизации растений *in vivo* и необходимость развития методов инкапсулирования также ограничивают широкое использование соматического эмбриогенеза как биотехнологической системы *in vitro*. Несмотря на расширение и углубление понимания и оценки факторов, контролирующих соматический эмбриогенез, развитие и созревание соматических зародышей, превращение эмбриоидов в растения, сам процесс до сих пор не стал технологией массового размножения для большинства культурных растений.

1. Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. Размножение растений: Учебник. — СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2002. — 232 с.
2. Зайнутдинова Э.М., Круглова Н.Н., Шаяхметов И.Ф. Роль АБК в соматическом эмбриогенезе растений в культуре *in vitro* // Физиология и биохимия культ. растений. — 2005. — 37, № 3. — С. 208—219.
3. Калинин Ф.Л., Кушнир Г.П., Сарнацкая В.В. Технология микрклонального размножения растений. — Киев: Наук. думка, 1992. — 232 с.

4. Константинова Т.Н., Аксенова Н.П., Сергеева Л.И., Чайлахян М.Х. Взаимное влияние света и гормонов на регуляцию морфогенетических процессов в культуре in vitro // Физиология растений. — 1987. — **34**, № 4. — С. 795—802.
5. Митрофанова И.В. Микрклональное размножение субтропических и тропических плодовых культур (обзор литературы) // Тр. Никит. бот. сада. — 1997. — **119**. — С. 63—95.
6. Митрофанова И.В., Зубкова Н.В., Соколова М.К. Сравнительное изучение особенностей прямого соматического эмбриогенеза 8 сортов клематиса (*Clematis* sp.) // Там же. — 2007. — **128**. — С. 12—24.
7. Митрофанова И.В., Митрофанова О.В., Челомбит С.В. Соматический эмбриогенез и органогенез фикуса лировидного (*Ficus lyrata* Warb.) в условиях in vitro как основа биотехнологической системы микроразмножения // Теоретические и прикладные аспекты биохимии и биотехнологии растений: Сб. науч. тр. по материалам III Междунар. науч. конф. (Минск, 14—16 мая, 2008). — Минск: Издательский центр БГУ, 2008. — С. 291—295.
8. Митрофанова И.В., Соколова М.К., Митрофанова О.В. и др. Биотехнологическая система получения растений каладиума (*Caladium hortulanum* Birdsley.) через соматический эмбриогенез и органогенез // Тр. Никит. бот. сада. — 2007. — **127**. — С. 50—60.
9. Митрофанова И.В., Шевелуха В.С. Соматический эмбриогенез зизифуса (*Zizyphus jujuba* Mill.) в культуре in vitro // Изв. ТСХА. — 1995. — Вып. 1. — С. 120—127.
10. Моисеева Н.А., Серебрякова В.Н., Полецкая Т.Л., Бутенко Р.Г. Идентификация соматических зародышей, находящихся на глобулярной стадии развития в культуре ткани сладкого апельсина // Биология клеток растений in vitro и биотехнология: Тез. докл. VIII Междунар. конф. (Саратов, 9—13 сентября, 2003). — Саратов, 2003. — С. 393.
11. Уоринг Ф., Филипп И. Рост растений и дифференцировка. — М.: Мир, 1984. — 512 с.
12. Эмбриология растений: использование в генетике, селекции и биотехнологии: Пер. с англ.: В 2 т. / Под ред. И.П. Ермакова. — Т. 2. — М.: Агропромиздат, 1990. — 463 с.
13. Afreen F., Zobayed S.M.A., Kozai T. Photoautotrophic culture of *Coffea arabusta* somatic embryos: development of bioreactor for large-scale plantlet conversion from cotyledonary embryos // Ann. Bot. — 2002. — **90**. — P. 21—29.
14. Ammirato P.V. Patterns of development in culture // Tissue culture in forestry and agriculture / Eds. R.R. Henke, K.W. Hughes, M.J. Constantin, A. Hollaender. — New York: Plenum Press, 1985. — P. 9—29.
15. Branton R.L., Blake J. Development of organized structures in callus derived from explants of *Cocos nucifera* L. // Ann. Bot. — 1983. — **52**. — P. 673—678.
16. Breton Ch., Cornu D., Chriqui D. et al. Somatic embryogenesis, micropropagation and plant regeneration of «Early Mature» walnut trees (*Juglans regia*) that flower in vitro // Tree Physiol. — 2004. — **24**. — P. 425—435.
17. Camara Machado A.D., Puschmann M., Puhlinger H. et al. Somatic embryogenesis of *Prunus subhirtella* and regeneration of transgenic plants after *Agrobacterium*-mediated transformation // Plant Cell Rep. — 1995. — **14**. — P. 335—340.
18. Chen J., Chang W. Efficient plant regeneration through somatic embryogenesis from callus cultures of *Oncidium* (Orchidaceae) // Plant Sci. — 2000. — **160**, N 1. — P. 87—93.
19. Corredoira E., Ballester A., Vieitez A.M. Proliferation, maturation and germination of *Castanea sativa* Mill. somatic embryos originated from leaf explants // Ann. Bot. — 2003. — **92**. — P. 129—136.
20. Corredoira E., San-Jose M.C., Ballester A., Vieitez A.M. Cryopreservation of zygotic embryo axes and somatic embryos of European chestnut // Cryo Lett. — 2004. — **25**, N 1. — P. 33—42.
21. Cruz G.S., Canhoto J.M., Abreu M.A.V. Somatic embryogenesis and plant regeneration from zygotic embryos of *Feijoa sellowiana* Berg. // Plant Sci. — 1990. — **66**, N 2. — P. 263—270.
22. Dal Vesco L.L., Guerra M.P. The effectiveness of nitrogen sources in *Feijoa* somatic embryogenesis // Plant Cell, Tissue, Organ Cult. — 2001. — **64**. — P. 19—25.
23. Dodeman V.L., Ducreux G., Kreis M. Zygotic embryogenesis versus somatic embryogenesis // J. Exp. Bot. — 1997. — **48**, N 313. — P. 1493—1509.
24. Dudits D., Hesky L. Noveny biotechnologia. — Budapest: Mezogazdasagi Kiado, 1990. — 310 old.
25. Dunstan D.I., Tautorus T.E., Thorpe T.A. Somatic embryogenesis in woody plants // In vitro Embryogenesis in Plants / Ed. T.A. Thorpe. — Netherlands, Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1995. — P. 471—538.
26. Eastmond A., Herrera J.L., Robert M.L. La biotecnologia aplicada al henequen: alternativas para el futuro. — Yucatan: Mexico: CICY: Merida, 2000. — 106 p.
27. Flermoso-Gallardo L., Menondez-Yuffa A. Massive multiplication of coffee (*Coffea arabica* L. cv. Catimor) through embryogenic cell suspension culture // Acta Cient. Venez. — 2000. — **51**, N 2. — P. 90—95.
28. Fujii J.A., Stade D., Aguirre Rascon J., Redenbaugh K. Field planting of alfalfa artificial seeds // In vitro Cellular Dev. Biol. — 1992. — **28**. — P. 73—80.

29. Garin E., Grenier E., Grenier-De March Gh. Somatic embryogenesis in wild cherry (*Prunus avium*) // Plant Cell, Tissue, Organ Cult. — 1997. — **48**, N 2. — P. 83–91.
30. Gonzalez-Arno M.T., Juarez J., Ortega C. et al. Cryopreservation of ovules and somatic embryos of citrus using the encapsulation-dehydration technique // Cryo Lett. — 2003. — **24**, N 2. — P. 85–94.
31. Gosal S.S., Gill M.I.S., Grewal H.S. Somatic embryogenesis in *Citrus* species // Somatic Embryogenesis in Woody Plants. Angiosperms / Eds. S.M. Jain, P.K. Gupta, R.J. Newton. — Vol. 2. — Netherlands; Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1995. — P. 1–21.
32. Gray D.J. Nonzygotic embryogenesis // Plant Tissue Culture Concepts and Laboratory Exercises / Eds. R.H. Trigiano, D.J. Gray. — Tokyo: CRC Press, 1996. — P. 133–147.
33. Gray D.J., Purohit A. Somatic embryogenesis and development of synthetic seed technology // Crit. Rev. Plant Sci. — 1991. — **10**. — P. 33–61.
34. Gui Y.L., Mu X.J., Xu T.Y. Studies on morphological differentiation of endosperm plantlets of Chinese gooseberry in vitro // Acta Bot. Sinica. — 1982. — **24**, N 3. — P. 216–221.
35. Gupta P.K., Timmis R., Timmis K. et al. Increase in forest productivity through biotechnology // Crop Productivity and Sustainability-Shaping the Future / Eds. V.L. Chopra, R.B. Singh, A. Verma. — New Delhi: Oxford&IBH Publishing Co. Pvt. Ltd., 1999. — P. 745–752.
36. Gutierrez P.P., Rugini E. Influence of plant growth regulators, carbon sources and iron on the cyclic secondary somatic embryogenesis and plant regeneration of transgenic cherry rootstock 'Colt' (*Prunus avium* × *Prunus pseudocerasus*) // Abstracts 5th Intl. Symp. «Plant Biotechnology: Progress and Development», Stara Lesna, Slovak Republic, Sep. 7–13, 2003. — Stara Lesna, 2003. — P. 52.
37. Hamama L., Baaziz M., Letouze R. Somatic embryogenesis and plant regeneration from leaf tissue of jojoba // Plant Cell Tissue and Organ Cult. — 2001. — **65**, N 2. — P. 109–113.
38. Hamidah M., Karin A.Gh.A., Debergh P. Somatic embryogenesis and plant regeneration in *Anthurium scherzerianum* // Plant Cell, Tissue, Organ Cult. — 1997. — **48**, N 3. — P. 189–193.
39. Han K.H., Park Y.G. Somatic embryogenesis in black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) // Somatic Embryogenesis in Woody Plants / Eds. S.M. Jain, P.K. Gupta, R.J. Newton. — Vol. 5. — Great Britain, Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1999. — P. 149–161.
40. Horobowicz M., Obendorf R.L., McKersie B.D., Viands D.R. Soluble saccharides and cyclitols in alfalfa (*Medicago sativa* L.) somatic embryos, leaflets and mature seeds // Plant Sci. — 1995. — **109**. — P. 191–198.
41. Jones L.H. Factors influencing embryogenesis in carrot cultures (*Daucus carota* L.) // Amer. J. Bot. — 1974. — **38**. — P. 1077–1088.
42. Jorgensen J. Somatic embryogenesis in *Aesculus hippocastanum* L. by culture of filament callus // J. Plant Physiol. — 1989. — **135**. — P. 240–241.
43. Kamo K. A cultivar comparison of plant regeneration from suspension cells, callus and cormel slices of *Gladiolus* // In vitro Cellular Dev. Biol. — 1995. — **31**. — P. 113–115.
44. Kanchan J., Mehra P.N. Morphogenesis in *Punica granatum* (Pomegranate) // Can. J. Bot. — 1986. — **64**, N 8. — P. 1644–1653.
45. Kato M. Micropropagation through cotyledon culture in *Camellia japonica* L. and *Camellia sinensis* L. // Jap. J. Breed. — 1986. — **36**. — P. 82–83.
46. Kiss J., Heszy L.E., Kiss E., Gyulai G. High efficiency adventive embryogenesis in somatic embryos of anther, filament, and immature proembryo origin in horsechestnut (*Aesculus hippocastanum* L.) tissue culture // Plant Cell, Tissue, Organ Cult. — 1992. — **30**, N 1. — P. 59–64.
47. Kiviharju E., Tuominen U., Tormala T. The effect of explant material on somatic embryogenesis of *Cyclamen persicum* Mill. // Ibid. — P. 187–194.
48. Kuehnle A., Chen F.C., Sugii N. Somatic embryogenesis and plant regeneration in *Anthurium andreaeanum* // Plant Cell Rep. — 1992. — **11**. — P. 438–442.
49. Li Z., Traore A., Maximova S., Guiltian M.J. Somatic embryogenesis and plant regeneration from floral explants of cacao (*Theobroma cacao* L.) using thidiazuron // In vitro Cellular Dev. Biol. — 1998. — **34**. — P. 293–299.
50. Litz R.E. Somatic embryogenesis in tropical fruit trees // Tissue Culture in Forestry and Agriculture / Eds. R.R. Henke, K.W. Hughes, M.P. Constantin, A. Hollaender. — New York: Plenum Press., 1985. — P. 179–193.
51. Marsolais A.A., Wilson D.P.M., Tsujita M.J., Senaratna T. Somatic embryogenesis and artificial seed production in Zonal (*Pelargonium* × *hortorum*) and Regal (*Pelargonium* × *domesticum*) geranium // Can. J. Bot. — 1991. — **69**. — P. 1188–1193.
52. McKersie B.D., Senaratna T., Bowley S.R. et al. Application of artificial seed technology in the production of hybrid alfalfa (*Medicago sativa*) // In vitro Cellular Dev. Biol. — 1989. — **25**. — P. 1183–1188.
53. Merkle S.A. Somatic embryogenesis in ornamentals // Biotechnology of Ornamental Plants / Eds. R.L. Geneve, J.E. Preece, S.A. Merkle. — Wallingford: CAB International, 1997. — P. 13–33.

54. Merkle S.A., Dean J.E. Forest tree biotechnology // Curr. Opin. Biotechnol. — 2000. — **11**, N 3. — P. 298—302.
55. Merkle S.A., Parrott W.A., Flinn B.S. Morphogenic aspects of somatic embryogenesis // In vitro embryogenesis in plants / Ed. T.A. Thorpe. — Netherlands: Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1995. — P. 155—203.
56. Merkle S.A., Sommer H.E. Somatic embryogenesis in tissue cultures of *Liriodendron tulipifera* // Can. J. For. Res. — 1986. — **16**. — P. 420—422.
57. Mithila J., Hall J.C., Victor J.M., Saxena P.K. Thidiazuron induces shoot organogenesis at low concentrations and somatic embryogenesis at high concentrations on leaf and petiole explants of African violet (*Saintpaulia ionantha* Wendl) // Plant Cell Rep. — 2003. — **21**, N 5. — P. 408—414.
58. Mitrofanova I.V., Mitrofanova O.V., Pandei D.K. Somatic embryogenesis and plant regeneration in *Zizyphus jujuba* Mill. in vitro // Russian J. Plant Physiol. — 1997. — **44**, N 1. — P. 94—99.
59. Montoro P., Etienne H., Ferriere Michaux N., Carron M.P. Callus friability and somatic embryogenesis in *Hevea brasiliensis* // Plant Cell, Tissue, Organ Cult. — 1993. — **33**, N 1. — P. 331—338.
60. Muralidharan E.M., Mascarenhas A.F. Somatic embryogenesis in *Eucalyptus* // Somatic Embryogenesis in Woody Plants. Angiosperms / Eds. S.M. Jain, P.K. Gupta, R.J. Newton. — Vol. 2. — Netherlands, Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1995. — P. 23—40.
61. Nanda R., Rout G.R. In vitro somatic embryogenesis and plant regeneration in *Acacia arabica* // Plant Cell, Tissue, Organ Cult. — 2003. — **73**, N 2. — P. 131—135.
62. Nataraja K., Neelambika G.K. Somatic embryogenesis and plantlet from petal cultures of pomegranate, *Punica granatum* L. // Indian J. Exp. Biol. — 1996. — **34**, N 7. — P. 719—721.
63. Nito N., Iawamasa M. In vitro plantlet formation from juice vesicle callus of satsuma (*Citrus unshiu* Mare.) // Plant Cell, Tissue, Organ Cult. — 1990. — **20**, N 2. — P. 137—140.
64. Noerhadi T., Yasuda T., Siregar A., Budji R.G. Induction of somatic embryos in cultured leaf explants of *Coffea arabica* // Proc. Inst. Tehnol. Bandung. — 1985. — **18**, N 2—3. — P. 41—49.
65. Nomura K., Komamine A.I. Physiological and biochemical aspects of somatic embryogenesis // In vitro Embryogenesis in Plants. Current Plant Science and Biotechnology in Agriculture / Ed. T.A. Thorpe. — Vol. 20. — Dordrecht; Boston; London: Kluwer Acad. Publ., 1995. — P. 417—470.
66. Novak F.J., Afza R., Van Duren M. et al. Somatic embryogenesis and plant regeneration in suspension culture dessert (AA and AAA) and cooking bananas (*Musa* spp.) // Biotechnology. — 1989. — **7**. — P. 154—159.
67. Onay A. Histology of somatic embryogenesis in cultured leaf explants of pistachio (*Pistacia vera* L.) // Turk. J. Bot. — 2000. — **24**. — P. 91—95.
68. Pedroso M.C., Pais M.S. Explant region-specific embryogenic competence and plant recovery in *Camellia japonica* // In vitro Cellular and Dev. Biol. — 1995. — **31**. — P. 8—14.
69. Pence V.C., Hasegawa P.M., Janick J. Asexual embryogenesis in *Theobroma cacao* L. // J. Amer. Soc. Hort. Sci. — 1979. — **104**. — P. 145—148.
70. Pijut P.M. Somatic embryogenesis in butternut, *Juglans cinerea* // Can. J. For. Res. — 1993. — **23**. — P. 835—838.
71. Piven N.M., Barredo-Pool F.A., Borges-Argaez I.C., Robert N.L. Key events in the regulation of somatic embryogenesis in monocots: Agaves // Bull. State Nikitsky Bot. Gardens. — 2002. — N 86. — P. 12—16.
72. Raghavan V. Applied aspects embryo culture // Applied and fundamental aspects of plant cell, tissue and organ culture / Eds. I. Reinert, Y.P.S. Bajaj. — Berlin, New York: Springer-Verlag, 1977. — P. 375—398.
73. Rao P.S., Narayanaswamy S., Benjamin B.D. Differentiation ex-ovulo of embryos and plantlets in stem tissue cultures of *Thylophora indica* // Physiol. Plant. — 1970. — **23**. — P. 140—144.
74. Redenbaugh K., Paasch B.D., Nichol J.W. et al. Somatic seed: encapsulation of asexual plant embryos // Biotechnology. — 1986. — **4**. — P. 797—801.
75. Reinert J. Morphogenese und ihre Kontrolle und Gewenbekulturen aus Carotten // Naturwissenschaften. — 1958. — **45**. — S. 344—345.
76. Roberts D.R., Flinn B.S., Webb D.T. et al. Abscisic acid and indole-3butric acid regulation of maturation and accumulation of storage proteins in somatic embryos of interior spruce // Physiol. Plant. — 1990. — **78**. — P. 355—360.
77. Rugini E. Somatic embryogenesis and plant regeneration in olive (*Olea europaea* L.) // Plant Cell, Tissue, Organ Cult. — 1988. — **14**, N 3. — P. 207—214.
78. Sharp W.R., Sondahl M.R., Caldas L.S., Marraffa S.B. The physiology of in vitro asexual embryogenesis // Hort. Rev. — 1980. — **2**. — P. 268—310.
79. Shibli R.A. Cryopreservation of black iris (*Iris nigricans*) somatic embryos by encapsulation-dehydration // Cryo Lett. — 2000. — **21**, N 1. — P. 39—46.
80. Shibli R.A., Al-Juboory K.H. Cryopreservation of 'Nabali' olive (*Olea europaea* L.) somatic embryos by encapsulation-dehydration and encapsulation-vitrification // Ibid. — N 6. — P. 357—366.

81. *Skolmen R.G.* Acacia (*Acacia koa* Gray) // Biotechnology in Agriculture and Forestry. Trees 1 / Ed. Y.P.S. Bajaj. — Vol. 1. — Berlin: Springer Verlag, 1986. — P. 375—384.
82. *Sondahl M.R., Sereduk T.B., Bellato C.M., Chen Z.* Somatic embryogenesis and plant regeneration of cacao // Patent N 0293598, EP, 1987, МК A01H 1/02, A01G 7/00, C12N 5/00, НК 88/49.
83. *Sondahl M.R., Sharp W.R.* High-frequency induction of somatic embryos in cultured leaf explants of *Coffea arabica* L. // Z. Pflanzenphysiol. — 1977. — **81**, N 5. — P. 395—408.
84. *Stefaniak B.* Somatic embryogenesis and plant regeneration of gladiolus // Plant Cell Rep. — 1994. — **13**. — P. 380—386.
85. *Steward F.C.* Growth and development of cultivated cells. III. Interpretations of the growth from free cell to carrot plant // Amer. J. Bot. — 1958. — **45**. — P. 709—713.
86. *Tomar U.K., Gupta S.C.* Somatic embryogenesis and organogenesis in callus cultures of a tree legume — *Albizia richardiana* King. // Plant Cell Rep. — 1988. — **7**. — P. 70—73.
87. *Uzunova K.* Development and germination of *Rosa hybrida* L. somatic embryos // Propagation of Ornamental plants / Eds. I. Iliev, P. Zhelev, I. Tzvetkov. — Sofia: SEEK&SHARE, 1998. — P. 135—140.
88. *Vasil I.K.* Developing cell tissue culture systems for the improvement of cereal and grass crops // J. Plant Physiol. — 1987. — **128**, N 3. — P. 193—218.
89. *Vieitez A.M., San Jose C., Vieitez F.J., Ballester A.* Somatic embryogenesis from roots of *Camellia japonica* plantlets cultured in vitro // J. Amer. Soc. Hort. Sci. — 1991. — **116**. — P. 753—757.
90. *Visser-Tenyenhuis C., Murthy B.N.S., Odumeru J., Saxena P.K.* Modulation of somatic embryogenesis in hypocotyl-derived cultures of geranium (*Pelargonium × hortorum* Bailey) cv. Ringo-Rose by bacterium // In vitro Cell Dev. Biol. — 1994. — **30**. — P. 140—143.
91. *Wochok Z.S.* Microtubules and multivesicular bodies in cultured tissue of wild carrot: Changes during transitions from the undifferentiated to the embryonic condition // Cytobios. — 1973. — **7**. — P. 87—95.

Получено 16.04.2009

СОМАТИЧНИЙ ЕМБРІОГЕНЕЗ ЯК СИСТЕМА IN VITRO РОЗМНОЖЕННЯ КУЛЬТУРНИХ РОСЛИН

I.V. Митрофанова

Нікітський ботанічний сад — Національний науковий центр Української академії аграрних наук, Ялта

Проаналізовано процес соматичного ембріогенезу in vitro, показано залежність формування соматичних зародків культурних рослин від епігенетичних, трофічних, гормональних і фізичних факторів культивування. Продемонстровано перспективи використання цієї біотехнологічної системи.

SOMATIC EMBRYOGENESIS AS AN IN VITRO SYSTEM OF CULTIVATED PLANTS PROPAGATION

I.V. Mitrofanova

Nikita Botanical Garden — National Scientific Centre, Ukrainian Academy of Agricultural Sciences
Yalta, 98648, Crimea, Ukraine

The process of somatic embryogenesis in vitro have been analysed and the dependence of somatic embryo formation for cultivated plants from epigenetic, trophic, hormonal and physical factors of cultivation have been shown. The prospects of this biotechnological system usage have been given.

Key words: embryo, in vitro, somatic embryogenesis, regenerant.

