

## ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ГИНОГЕНЕЗА У КУКУРУЗЫ

© 2022 г. М. И. Чумаков<sup>1</sup>, \*, С. И. Мазилев<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт биохимии и физиологии растений и микроорганизмов Российской академии наук, Саратов, 410015 Россия

\*e-mail: chumakov\_m@ibppm.ru

Поступила в редакцию 27.07.2021 г.

После доработки 24.09.2021 г.

Принята к публикации 05.10.2021 г.

В обзоре приведен анализ литературы по истории получения и изучения матроклиных гаплоидов у кукурузы. Рассмотрена литература о генах, контролирующих гиногенез (*pla1* (*mtl*, *nld*), *bbm*, *cenH3*, *dmp*) и взаимодействие гамет (*hap2/gsc1*, *gex2*, *tet*) у кукурузы. Рассматриваются проблема спонтанного деления яйцеклетки, факторы и гены, влияющие на этот процесс.

**Ключевые слова:** гиногенез, анеуплоидия, взаимодействие гамет, гены, кукуруза.

**DOI:** 10.31857/S001667582204004X

История изучения гаплоидных растений насчитывает около века, их идентификация, виды, дающие гаплоиды, описаны в ряде обзорных работ [1–4]. Механизм возникновения гаплоидов у растений тесно связан с процессами оплодотворения и эмбриогенеза. С.Г. Навашин открыл двойное оплодотворение, присущее всем покрытосеменным растениям, в 1898 г. [5], однако молекулярно-генетический механизм этого явления начал изучаться только спустя сто лет.

Большинство видов покрытосеменных растений имеют женский гаметофит в виде зародышевого мешка (ЗМ) типа *Polygonum*, который состоит из семи клеток: двух гамет – (яйцеклетка ( $1n$ ) и центральная клетка ( $2n$ )) и пяти вспомогательных клеток – двух синергид и трех антиподов. Мужской гаметофит (пыльцевое зерно) состоит из двух спермиев ( $1n$ ) и вегетативного ядра. Спермии у цветковых (покрытосеменных) растений не обладают собственной подвижностью и перемещаются к ЗМ женского гаметофита посредством пыльцевой трубки [6–8].

После проникновения пыльцевой трубки в ЗМ происходит слияние одного из двух спермиев с яйцеклеткой, а другого – с центральной клеткой [7]. В результате слияния спермия с яйцеклеткой образуется зигота ( $2n$ ), которая дает начало зародышу, а центральная клетка после тройного слияния (спермия с двумя полярными ядрами центральной клетки (у диплоидов)) образует триплоидный ( $3n$ ) эндосперм.

Слияние спермиев с генеративными клетками женского гаметофита у растений может нарушаться на разных этапах двойного оплодотворения и дальнейшего развития зародыша и эндосперма. Гапло-

идные растения у кукурузы могут получаться при различных аномалиях оплодотворения: апогаметии (гаметоидный партеногенез) или делении клеток ЗМ (синергид, антипод) до вхождения пыльцевой трубки; гиногенезе (частный случай партеногенеза, когда после проникновения спермия в яйцеклетку их ядра не сливаются, и в последующем развитии зародыша участвует только ядро яйцеклетки); андрогенезе (развитие яйцеклетки происходит с мужским ядерным материалом, а материнское ядро элиминирует, от яйцеклетки остается лишь цитоплазма); анеуплоидии (элиминация хромосом в проэмбрио, приводящая к изменению кариотипа, при котором число хромосом в клетках не кратно гаплоидному набору ( $n$ )); аномалии мужского гаметофита, препятствующие оплодотворению яйцеклетки и способствующие партеногенетическому развитию зародыша.

Гаплоидные потомки обычно менее приспособлены и нежизнеспособны по своей природе, но при искусственной диплоидизации из них получают гомозиготные инбредные линии – желательный итог селекционных программ [9, 10]. Одним из решений быстрого получения гомозиготных линий у селекционно-ценных сортов растений, в частности кукурузы, является массовое получение гаплоидов, с их последующей диплоидизацией. Одним из практических результатов, которые интересуют селекционеров, является возникновение гаплоидов в потомстве у линий-гаплоиндукторов.

Молекулярно-генетический контроль процесса возникновения гаплоидов у растений начал изучаться только в последние два десятилетия и преимущественно на арабидопсисе. Первые экс-

периментальные данные по генетическому контролю гиногенеза у кукурузы впервые появились только в 2017 г. [11–14]. За последние пять лет стало значительно больше данных для понимания молекулярно-генетического механизма возникновения матроклиных гаплоидов [15–19].

Цель обзора – анализ молекулярно-генетического механизма возникновения матроклиных гаплоидов на примере кукурузы.

### МАТРОКЛИННЫЕ ГАПЛОИДЫ У КУКУРУЗЫ

Матроклиные гаплоиды – растения, произошедшие из яйцеклетки с редуцированным в 2 раза числом хромосом или из клеток зародышевого мешка, выполняющих функции яйцеклетки. К этому типу относят подавляющее большинство гаплоидов.

Обычно для селекции гомозиготных линий кукурузы уходит около 6–8 поколений. Одним из приемов более быстрого получения гомозиготных линий у кукурузы является использование в качестве опылителей так называемых линий-гаплоиндукторов, при опылении пыльцой которых в потомстве возникают гаплоидные растения в десятки, сотни раз чаще по сравнению с нормой, где процент гаплоидных растений крайне невысок – 0.01–0.1% [20–22]. Например, средняя частота возникновения гаплоидов у 29 линий из европейской и американской коллекций, протестированных в одном из исследований, составила 0.07% [23].

Первые гаплоиды у кукурузы были получены Рандольфом (Randolph) еще в 1929 г. (цит. по [24]). Прорыв в получении эффективных линий-гаплоиндукторов у кукурузы произошел в 1959 г., когда путем многократных скрещиваний были получены определенные генотипы кукурузы (“гаплоидные индукторы”), которые значительно увеличивали частоту возникновения гаплоидов в потомстве мужского родителя по сравнению с нормой 0.01–0.1% [21, 24]. В частности, была получена линия кукурузы Stock 6, у которой частота гаплоидов в потомстве в среднем была 2% и максимально достигала до 3.23% [21]. Причина возникновения повышенной способности к гаплоиндукции у линии кукурузы Stock 6 была расшифрована лишь спустя 60 лет (см. раздел “Гены гиногенеза кукурузы”).

После получения линии Stock 6 предпринимались многочисленные попытки улучшить способность кукурузы к гаплоиндукции. Так, увеличение частоты гаплоидов было зарегистрировано при рентгеновском облучении и термической обработке пыльцы (Mathur et al., 1976, 1980, цит. по [23]), обработке пестичных нитей кукурузы малеиновым гидразидом (Zuoyu, Mingguang, 1984, цит. по [23]), но с ограниченным успехом [23]. Чейз (Chase) [24] для повышения выхода гаплоидов

у кукурузы использовал прием искусственной задержки опыления, который впервые применил еще Рандольф (Randolph) в 1929 г.

В ходе скрещиваний линии Stock 6 с другими линиями кукурузы и последующей селекции за последние 60 лет способность к гаплоиндукции удалось повысить с 2–3 до 5–14.5% [22, 23, 25–32]. Например, у линий-гаплоиндукторов саратовской селекции (Зародышевый Маркер Саратовской: ЗМС-8 и ЗМС-П), полученных на основе линии Stock 6, удалось повысить выход гаплоидов до 6–8% [27]. Процент гаплоидов у гаплоиндуцирующих линий кукурузы молдавской селекции МН1 и М741Н, выведенных на основе линии ЗМС, также достигал 8 [28, 33]. 5–15% гаплоидов зарегистрировано в потомстве линии-гаплоиндуктора Зародышевый Маркер Краснодарский (ЗМК), выведенной в Краснодаре с участием линии саратовской селекции [31]. 14.5% гаплоидов зарегистрировано в потомстве линии-гаплоиндуктора РН1-3 кукурузы румынской селекции [30], среди предков которой значится молдавская линия МН1, полученная с участием линии саратовской селекции ЗМС, выведенной, в свою очередь, с участием линии Stock 6 [22]. Разработаны линии-гаплоиндукторы, адаптированные для тропиков, которые сочетают хорошие агрономические характеристики и достаточно высокую (6–9%) способность к гаплоиндукции [32]. Всего в мире к 2016 г. насчитывалось более 50 линий-гаплоиндукторов, выведенных с участием линии Stock 6 [34]. Важно отметить, что причины повышенной гаплоиндукции, по сравнению с линией Stock 6 остаются пока неизвестными, некоторые из возможных причин будут рассмотрены в разделе “Гены гиногенеза кукурузы”.

### МЕХАНИЗМ ОБРАЗОВАНИЯ МАТРОКЛИННЫХ ГАПЛОИДОВ У КУКУРУЗЫ

После получения эффективных линий-гаплоиндукторов кукурузы было выдвинуто несколько гипотез о возможных механизмах частого возникновения гаплоидов в их потомстве. Уже более 50 лет назад было предположено, что индукция гаплоидов связана с функционированием спермиев. Первым было предположение Чейза (Chase) о дефектах развития спермиев и/или пыльцы, приводящих к появлению гаплоидов в потомстве, которое не было подтверждено его же экспериментами по анализу пыльцы [24]. Саркар и Кое (Sarkar, Сое) [35] предположили, что гиногенез у кукурузы, по видимому, связан с наличием одного спермия в пыльце, что приводит к появлению гаплоидных растений. Однако массовый анализ пыльцы линии-гаплоиндуктора Stock 6 показал, что моноспермия как причина гаплоидной индукции исключена [35].

Исследователи саратовских линий-гаплоиндукторов, полученных с использованием линии Stock 6, также связывали явление гаплоиндукции с нарушением функционирования спермиев (отсутствие способности к перемещению, сближению и слиянию с женскими половыми клетками). Однако строгих экспериментальных доказательств приведено не было [27].

В работе исследователей из Молдавии было сделано предположение о том, что стимулом к гаплоиндукции может быть разная скорость развития спермиев, один из которых раньше готов к слиянию и он морфологически крупнее [36]. Однако Махендру и Саркар (Mahendru, Sarkar) не смогли найти никакой разницы между двумя спермиями линии-гаплоиндуктора кукурузы [37].

Три года спустя в совместной работе молдавских и немецких исследователей была выдвинута гипотеза, что возможной причиной появления гаплоидов в потомстве линий-гаплоиндукторов кукурузы является анеуплоидия [38]. Позже было показано, что элиминация хромосом действительно наблюдается в потомстве у линий-гаплоиндукторов, созданных на основе линии Stock 6 [39, 40]. Гаплоиндукторы этого типа будут рассмотрены в отдельном разделе этого обзора (см. “Гаплоиндукторы кукурузы на основе анеуплоидии”).

Чем обусловлена способность линии Stock 6 и линий-гаплоиндукторов на ее основе индуцировать образование гаплоидов на генетическом уровне было неизвестно до 2017 г.

## ГЕНЫ ГИНОГЕНЕЗА КУКУРУЗЫ

### Ген *ZmPLA1*

В 1959 г. была получена линия-гаплоиндуктор кукурузы Stock 6, у которой частота гаплоидов в потомстве в среднем была 2% [21]. Механизм возникновения материнских гаплоидов (гиногенез) у линии Stock 6 кукурузы был расшифрован только в 2017 г., когда три независимые группы ученых из Франции, Америки и Китая опубликовали данные о расшифровке спонтанной мутации, которая появилась у линии Stock 6 [11–13]. Установлено, что нуклеотидная последовательность, получившая название *ZmPLA1*, кодирует спермий-специфический белок фосфолипазу А [13]. Авторы других работ, исследовавшие эту же нуклеотидную последовательность (*ZmPLA1*), дали ей другие названия: *NOT LIKE DAD (NLD)* [11], *MATRILINEAL (MTL)* [12]. Вставка четырех нуклеотидов в четвертом экзоне гена *ZmPLA1* сдвинула рамку считывания, изменив 20 аминокислот, что привело к фенотипу как у линии Stock 6, и послужила причиной образования до 2% гаплоидов в потомстве у линии-негаплоиндуктора [13]. Фосфолипаза, которую кодирует ген *ZmPLA1*,

участвует в биодеградации фосфолипидов и синтезе линолиновой кислоты, но ее роль в возникновении способности к гаплоиндукции авторами открытия гена гиногенеза [11–13] не исследована. В 2018 г. М.И. Чумаковым [41] было предположено, что мутация по гену, кодирующему фермент фосфолипазу кукурузы, может привести к изменению в составе липидов мембран и как следствие к изменению способности мембран спермиев к взаимодействию и слиянию с мембраной яйцеклетки.

Следуя этой логике и другие мутации, приводящие к нарушению взаимодействия и слияния мембран спермиев с мембранами яйцеклетки, могут привести к нарушению оплодотворения. Возможная связь гиногенеза и слияния мембран гамет будет рассмотрена в следующем разделе данного обзора.

## ГЕНЫ, КОНТРОЛИРУЮЩИЕ КОНТАКТ И СЛИЯНИЕ МЕМБРАН ГАМЕТ

### Ген *hap2/gcs1*

Первые данные о гене, контролирующем взаимодействие мембран гамет у растений (*hap2/gcs1 (HAPLESS2/Generative Cell Specific 1)*), были опубликованы для арабидопсиса в 2006 г. двумя независимыми группами исследователей из Японии [42] и Америки [43]. Следует отметить, что в геноме *A. thaliana* есть ген *gcs1*, который кодирует фермент альфа-глюкозидазу 1 (alpha-glucosidase I), что может создать некоторую путаницу в названии гена *hap2/gcs1*. Показано, что продукт гена *hap2/gcs1* белок HAP2/GCS1 экспрессируется в мембране спермиев арабидопсиса и обеспечивает рост пыльцевых трубок по направлению к яйцеклетке [43]. Белок HAP2/GCS1 экспрессируется на поверхности мембраны спермия после активации небольшим белком EC1 (EGG CELL 1), который экскретируется из яйцеклетки арабидопсиса [6, 44]. Считается, что белок HAP2/GCS1 функционирует после адгезии гамет, на более близком расстоянии, при слиянии (fusion) мембраны спермиев с мембранами яйцеклетки и центральной клетки [45]. В связи с этой функцией белок HAP2/GCS1 содержит N-концевой сигнал секреции, один трансмембранный домен и C-концевой гистидин-богатый домен [43]. Белок-фьюзоген HAP2/GCS1 является высококонсервативным и обеспечивает слияние мембран гамет как у растений, так и у животных и вирусов [7, 16, 46]. Рецептор для белка HAP2/GCS1 на поверхности мембран женских половых клеток пока не известен [7]. Предполагается, что слияние гамет цветковых растений происходит с помощью амфифильной спирали белка HAP2 [47].

Гомология (67% идентичности) была показана для гена *hap2/gcs1* арабидопсиса и последователь-

ности кукурузы ZM\_VFb0162K03 (1921 пн), содержащей консервативный регион, полностью идентичный соответствующим регионам генов арабидопсиса и лилии [19]. Установлено, что экспрессия гена *hap2/gcs1* кукурузы не является спермий-специфичной, поскольку мРНК обнаружена в образцах, выделенных из семязачатков, корней и листьев кукурузы [19]. Однако роль белка HAP2/GCS1 в гаплоиндуцирующей способности кукурузы пока не доказана.

#### *Ген gex2*

В 2014 г. опубликованы данные, что помимо белка HAP2/GCS1 на этапе контакта (адгезии) мембран спермия и яйцеклетки арабидопсиса необходим еще белок GEX2 (GAMETE EXPRESSED 2) [45]. В результате поиска транслированных белковых последовательностей у кукурузы был найден белок ZM\_GEX2, гомологичный белку GEX2, экспрессирующемуся в мембране спермиев арабидопсиса [19]. Роль белка ZM\_GEX2 в возникновении гаплоиндуцирующей способности кукурузы пока не доказана.

#### *Гены семейства tet*

Во взаимодействие гамет как у арабидопсиса, так и у кукурузы вовлечены белки тетраспанинового семейства (TET9, TET11, TET12) с характерными четырьмя трансмембранными доменами и двумя внеклеточными петлями, которые локализуются в плазматической мембране спермия. Белок TET9 был обнаружен в плазматической мембране яйцеклетки и центральной клетки арабидопсиса [44, 48]. В результате поиска транслированных белковых последовательностей у кукурузы были найдены белки, гомологичные белкам TET11 и TET12, экспонированным в мембранах спермиев арабидопсиса [19, 48]. Данное семейство белков играет важную роль в клеточной адгезии, подвижности клеток, пролиферации и является высококонсервативным у растений и животных [16]. Данные белки могут функционировать в качестве посредников при слиянии мембран, схожим образом с функционированием белков семейства CD9 у млекопитающих [16]. Роль белков семейства TET в гаплоиндуцирующей способности кукурузы и арабидопсиса не исследована.

#### *Ген dmp9*

Ген *dmp9* специфически экспрессируется в мембранах женской и мужской гамет растений и регулирует их контакт [49]. Нокаут гена *dmp9* арабидопсиса приводит к нарушению оплодотворения яйцеклетки в большей степени, чем центральной клетки [50]. В 2019 г. доказано, что ген *dmp9* контролирует также гаплоиндукцию у куку-

рузы [17]. Данный ген, картированный в 2015 г., расположен в локусе *qh1r8* (789 пн). Ген *dmp9* у кукурузы экспрессируется на поздней стадии развития пыльцы, кодируемый им белок локализуется в плазматической мембране спермия кукурузы и участвует в прикреплении спермия к поверхности яйцеклетки или центральной клетки. С помощью позиционного клонирования была обнаружена последовательность GRMZM2G465053, которая кодирует мембранный домен белка DUF679. Роль гена *dmp9* в гаплоиндукции кукурузы была доказана в экспериментах по нокауту гена с помощью геномного редактирования (CRISPR-Cas9). Однонуклеотидная замена в последовательности гена *dmp9* у кукурузы приводит к аминокислотной замене метионина на треонин, что влияет на повышение коэффициента гаплоиндукции в 2–3 раза [17].

### ГАПЛОИНДУКТОРЫ КУКУРУЗЫ НА ОСНОВЕ АНЕУПЛОИДИИ

#### *Ген cenH3*

В 2003 г. Чалык (Chalyk) с соавт. на основании проведенных ими экспериментов была выдвинута гипотеза, что возможной причиной появления гаплоидов в потомстве линий-гаплоиндукторов кукурузы является анеуплоидия (элиминация хромосом) у части популяции мужских половых клеток, которая вызывает стимуляцию деления яйцеклетки без оплодотворения [38]. Элиминация хромосом действительно подтвердилась у линий-гаплоиндукторов кукурузы, созданных на основе линии Stock 6 [39, 40]. У *CENH3*-мутантов кукурузы процент гаплоидов в потомстве мужского родителя может достигать 3.6% [15].

У арабидопсиса элиминация хромосом и появление гаплоидов в потомстве также наблюдались при мутации в гене, кодирующем центромер-специфичный гистоновый белок *CENH3*, который необходим для прикрепления веретена в митозе и мейозе. Мутация приводила к несовместимости хромосом и их потере в первых зиготических делениях [51].

Исследования механизма анеуплоидии у кукурузы показали, что гаплоиндукция возникает при модификации N-конца белка *CENH3* или C-концевого складчатого гистонового домена, либо путем замены белка *CENH3* на ортолога [15]. В работе [18] были рассмотрены различия в возникновении гаплоиндукции у растений с диким и мутантным типами белка *CENH3*. Авторы утверждают, что при одновременной ко-экспрессии гена *CENH3* дикого и мутантного типов способность к гаплоиндукции пропадает, так же как и в случае экспрессии чужеродной центромеры *CENH3* у стабильных гибридов.

*Партеногенез и спонтанное развитие зародыша из неоплодотворенной яйцеклетки у кукурузы*

После проникновения пыльцевой трубки в ЗМ в норме происходит слияние одного из двух спермиев с яйцеклеткой, а другого — с центральной клеткой [7]. Слияние спермия с яйцеклеткой у кукурузы сопровождается переполаризацией мембраны яйцеклетки, вызывающей изменение уровня внутриклеточного кальция, что запускает деление зиготы [7]. При партеногенезе (гиногенезе) у растений происходит развитие зародыша из неоплодотворенной яйцеклетки. При этом развитие зародыша может быть индуцированным (с опылением, но дефектными спермиями, неспособными оплодотворять яйцеклетку). Мы этот случай и его возможные механизмы рассмотрели выше у матроклинных гаплоидов. Развитие зародыша из неоплодотворенной яйцеклетки может быть также и спонтанным, без опыления или в период искусственной задержки опыления. Что запускает деление яйцеклетки в отсутствие опыления? Рассмотрим этот случай ниже.

**СПОНТАННОЕ РАЗВИТИЕ ЗАРОДЫША  
У КУКУРУЗЫ ПРИ ГИНОГЕНЕЗЕ.  
САМОПРОИЗВОЛЬНОЕ ДЕЛЕНИЕ  
ЯЙЦЕКЛЕТКИ И ТРИГГЕРЫ  
ЭМБРИОГЕНЕЗА**

Хотя половое размножение является доминирующим у покрытосеменных, оно не единственный способ размножения, и бесполое (апомиктическое) размножение существует у многих видов растений, включая злаки [52]. Апомиктические растения “обходят” мейоз и оплодотворение яйцеклетки, развивая партеногенетические зародыши, являющиеся генетическими клонами материнского растения [53]. Гиногенез (партеногенез) является элементом апомиктического размножения у многих растений, которое происходит семенами, полученными без опыления.

Апомиксис, как правило, характерен для дикорастущих и не наблюдается у культурных форм растений возможно потому, что традиционная селекция культурных растений на протяжении тысячелетий проводилась человеком путем гибридизации и отбора (т.е. путем полового размножения). Дикая предок кукурузы трипсакум (*Tripsacum dactyloides* L.) и гибриды кукурузы и трипсакума способны к апомиктическому способу размножения [53–55], тогда как культурная форма кукурузы считается неспособной к апомиктическому размножению.

Считается, что у современных сортов и линий кукурузы апомиксис отсутствует, однако саратовскими селекционерами около 40 лет назад была получена диплоидная линия кукурузы АТ-1 [56] и ее производные АТ-3 [27], АТ-4 [57], АТТМ [58],

у которых автономные (без опыления) эмбрио- и эндоспермогенез наблюдались с повышенной (6–50% и более) частотой. Интересно отметить, что линия АТ-1 выделена в самоопыленном потомстве гибрида, полученного после скрещивания линии Stock 6 [21] и линии Коричневый тестер [56]. Для линии АТ-1 характерен наследуемый тип партеногенеза с независимым от опыления эндоспермогенезом, полиэмбрионией, образованием гаплоидов в потомстве. Этот признак является ядерным и передается через пыльцу и яйцеклетку из поколения в поколение. Линия АТ-3 была получена путем скрещивания линии АТ-1 и скороспелой линии ГПЛ-1 для получения фертильных растений в континентальной зоне Юго-Востока России [27, 56]. У линии АТ-3 партеногенетические зародыши развились из неопыленных яйцеклеток через 7–10 дней после появления пестичных рыльцев. У диплоидной линии АТ-4 кукурузы, полученной путем скрещивания тетраплоидной линии КРП-1 (Краснодар) и диплоидной АТ-1 (Саратов), было исследовано 2800 зародышевых мешков (ЗМ) после задержки опыления на 10 дней и было обнаружено 16 ЗМ (0.6%), в которых найдены развивающиеся (от двухклеточных до глобулярных (93 клетки)) зародыши [57].

При двойном оплодотворении сравнительные схемы развития зародыша арабидопсиса и кукурузы и гены, участвующие в этих этапах, представлены в статье Жао (Zhao) с соавт. [59]. При партеногенетическом размножении репрессия генов, контролирующих спонтанное деление яйцеклеток до оплодотворения, отсутствует или сильно снижена, как это бывает при половом размножении [60].

Что запускает деление яйцеклетки в отсутствие опыления? В работе Мола (Mol) с соавт. [61] показано, что при имитационном опылении пестичных нитей кукурузы песком начинается повышение синтеза этилена и ауксина, которое влияет на созревание и дифференциацию яйцеклетки. При попадании пыльцы или песка на волоски пестичных нитей изменяется электрический сигнал пестичных нитей, который передается в зародышевый мешок и вызывает ускорение созревания яйцеклетки и ее дифференциацию [62].

В этом свете интересны наблюдения А.Н. Завалишиной [63] о повышении выхода гаплоидов у кукурузы линии-гаплоиндуктора, если сначала опылить реципиент несовместимой с кукурузой пыльцой, а потом пыльцой линии-гаплоиндуктора. Возможно, после имитационного опыления чужой пыльцой запускаются процессы дифференциации у части яйцеклеток и спермий родной пыльцы уже не может оплодотворить дифференцирующуюся яйцеклетку, что приводит к развитию гаплоидного зародыша.

В эту картину также укладываются опыты с искусственной задержкой опыления, которые в 1929 г. предложил Рандольф (Randolph). При искусственной задержке опыления количество гаплоидов в потомстве увеличивалось [24]. У партеногенетической линии кукурузы саратовской селекции АТ-1 и ее производных (АТ-3, АТ-4, АТТМ) автономный (без опыления) эмбрио- и эндоспермогенез наблюдался с частотой 6–50% и более при искусственной задержке опыления на 3–14 дней [27, 56–58].

Партеногенез может индуцироваться факторами, ответственными за спонтанную де-репрессию хроматина и активацию транскрипции. Факторы, участвующие в ремоделировании хроматина и транскрипционной регуляции, являются кандидатами на роль в партеногенетическом развитии [64, 65]. Для деления яйцеклетки и развития эмбриона важна роль сигналов от окружающих клеток, в частности от центральной клетки зрелого гаметофита и/или эндосперма [66, 67]. У партеногенетических гибридов кукурузы с *Tripsacum* наблюдаются высокие общие уровни транскрипции у ранних эмбрионов по сравнению с зародышами половой формы, развивающимися в партеногенетических условиях [64].

Считается, что апомиксис и гиногенез (матроклинный партеногенез) могут возникнуть в результате изменения регуляции транскрипционных программ, контролирующих половое размножение у растений [53, 68–72]. Так, при сравнении экспрессии генов, связанных с метилированием ДНК, и генов, кодирующих ферменты, модифицирующие хроматин (*dmt102*, *dmt103*, *dmt105*, *hdt104*, *chr106*, *hon101*), у кукурузы и апомиксического гибрида кукурузы и трипсакума (С38) было выявлено, что экспрессия четырех (*dmt102*, *dmt103*, *dmt105*, *chr106*) из шести вышеуказанных генов у гибрида была подавлена на трех стадиях развития (спорогенез, зрелый зародышевый мешок до оплодотворения, ранний эмбриогенез (три дня после оплодотворения)), а еще два гена (*hon101*, *hdt104*) имели гетерохронную экспрессию [64]. Исследование уровней экспрессии генов, кодирующих ферменты, модифицирующие хроматин (*hon101* и *hdt104*), у партеногенетической (АТ-3) и обычной (ГПЛ-1) линий кукурузы при искусственной задержке опыления на 7–10 дней показало, что экспрессия этих генов различалась между партеногенетической и обычной линиями и может быть причиной для развития спонтанного зародыша [65]. У растений с половым размножением в конце формирования женского гаметофита зрелая яйцеклетка характеризуется сильно конденсированным репрессированным хроматином и относительно спокойным транскрипционным состоянием [61].

Исследование развития спонтанных зародышей у партеногенетических линий кукурузы по-

казывает, что спонтанные зародыши могут достигать глобулярной формы, но после 12–14 дней развития наступает их деградация [57], поскольку развитие зародыша не поддерживается одновременным развитием эндосперма. Эндосперм необходим для нормального роста и развития зародыша и без координированного развития с эндоспермом развитие зародыша прекращается. Несмотря на то что у партеногенетических линий кукурузы спонтанное развитие эндосперма наблюдалось [22, 73, 74], полноценное развитие семян не было отмечено [75]. То есть одновременное спонтанное развитие зародыша и эндосперма – крайне редкое явление.

Исследование генов, контролирующих начало спонтанного (независимого от опыления) эмбрио- (*ZmFis*) и эндоспермогенеза (*ZmFie*), было начато на арабидопсисе [76]. В 2015 г. было продемонстрировано, что ген *PsASGR-BBML* экспрессируется в яйцеклетках просо до оплодотворения и может индуцировать партеногенез (развитие эмбриона из неоплодотворенной яйцеклетки) и производство гаплоидного потомства у трансгенного полового жемчужного проса [77]. Гены *BBM* являются частью большого семейства генов, семейства ДНК-связывающих доменов *APETALA2/ERF* этиленового фактора ответа. Позже роль гена *PsASGR-BBML* в индукции партеногенеза была продемонстрирована этими же исследователями для кукурузы и риса [78]. Проведенный компьютерный поиск гомологов *fis*-генов арабидопсиса по первичной нуклеотидной и аминокислотной последовательностям в геноме кукурузы положительных результатов не дал (Гусев, 2021, личное сообщение).

Гены, контролирующие у современных непартеногенетических линий кукурузы независимое от опыления развитие эндосперма (*ZmFie*), сходны с генами группы *Polycomb*, регулирующими ранние этапы в развитии дрозофилы и арабидопсиса. *Polycomb Repressive Complex 2* (*PRC2*) у арабидопсиса представляет собой белковый комплекс (*FIS1/MEDEA/FIS2/MSI1*), который катализирует триметилирование лизина 27 в гистоне H3, что способствует изменению состояния хроматина и может подавлять транскрипцию целевых генов [79]. Существенная роль гена риса *Fie2* в подавлении автономного развития эндосперма показана у фенотипов риса с пониженной функцией *PRC2* [80].

У кукурузы гены *ZmFie1* и *ZmFie2*, контролирующие начало эндоспермогенеза, изучались у непартеногенетических линий [61, 81, 82]. В отличие от функционирования одного гена *Fie* у арабидопсиса у кукурузы обнаружено два *Fie*-гена (*ZmFie1* и *ZmFie2*), геномные последовательности которых демонстрируют значительную гомологию между собой в кодирующих областях [81–83]. Гены, кодирующие субъединицы комплекса *PRC2* у ку-

курузы, продублированы: пять гомологов MSI1, три E(z), два ESC и два Su(z)12. Ген *ZmFie1* экспрессируется преимущественно в эндосперме, в то время как остальные гены экспрессируются во многих тканях.

Ген *ZmFie1* кукурузы не экспрессируется в спермиях, яйцеклетке, центральной клетке до оплодотворения, но начинает экспрессироваться в эндосперме через 2 дня после опыления, достигая максимума активности на 10–11-й день после опыления [81]. В то же время ген *ZmFie2* кукурузы экспрессируется в яйцеклетке и центральной клетке до опыления и вероятно является репрессором развития эндосперма у всех непартеногенетических линий кукурузы [81, 82]. У партеногенетической линии кукурузы АТ-4 в 2021 г. был впервые зафиксирован необычный характер экспрессии генов *ZmFie1* и *ZmFie2*, наряду с экспрессией некоторых генов, контролирующих хроматин-модифицирующие белки, что может явиться причиной спонтанного (без опыления) развития зародыша и эндосперма [65].

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, за последние пять лет открыто и описано несколько новых генов, контролирующих гиногенез (*pla1(mtl, nld)*, *bbm*, *cenH3*, *dmp*) и взаимодействие гамет (*hap2/gsc1*, *gex2*, *tet*) у кукурузы. Факторы и гены, влияющие на гиногенез, связаны со спонтанным делением яйцеклетки. Вероятно, в ближайшее время нас ждут еще открытия в этой области, поскольку не ясны генетические детерминанты высокой частоты гаплоиндукции у образцов кукурузы, полученных селекционерами.

Работа выполнена по Программе фундаментальных научных исследований государственных академий наук РФ (№ гос. регистрации АААА-А17-117102740101-5) и при финансовой поддержке грантов РФФИ: № 20-016-00020а (*Zm\_gex2*) и № 20-316-80020/20 (*Zm\_gcs1*).

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием в качестве объекта животных.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием в качестве объекта людей.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Хохлов С.С., Тырнов В.С., Гришина Е.С. и др. Гаплоидия и селекция. М.: Наука, 1976. 221 с.
2. Chang M.T., Coe E.H. Doubled Haploids // Molecular Genetic Approaches to Maize Improvement Biotechnology in Agriculture and Forestry. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 2009. V. 63. P. 127–140.
3. Dunwell J.M. Haploids in flowering plants: origins and exploitation // Plant Biotechnology J. 2010. V. 8. P. 377–424. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2009.00498.x>
4. Jacquier N.M.A., Gilles L.M., Pyott D.E. et al. Puzzling out plant reproduction by haploid induction for innovations in plant breeding // Nature Plants. 2020. V. 6. P. 610–619. <https://doi.org/10.1038/s41477-020-0664-9>
5. Навашин С.Г. Избранные труды. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. Т. 1. 364 с.
6. Dresselhaus T., Snell W.J. Fertilization: A sticky sperm protein in plants // Current Biology. 2014. V. 24. R164–R166. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.12.044>
7. Dresselhaus T., Sprunck S., Wessel G.M. Fertilization mechanisms in flowering plants (review) // Current Biology. 2016. V. 26. P. R125–R139. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.12.032>
8. Zhang J., Huang Q., Zhong S. et al. Sperm cells are passive cargo of the pollen tube in plant fertilization // Nat. Plants. 2017. V. 3(6). P. 1–5. <https://doi.org/10.1038/nplants.2017.79>
9. Chaikam V., Molenaar W., Melchinger A.E. et al. Doubled haploid technology for line development in maize: technical advances and prospects // Theor. Appl. Genet. 2019. V. 132. P. 3227–3243. <https://doi.org/10.1007/s00122-019-03433-x>
10. Trentin H.U., Frei U.K., Lübberstedt T. Breeding maize maternal haploid inducers // Plants. 2020. V. 9(5). P. 614. <https://doi.org/10.3390/plants9050614>
11. Gilles L.M., Khaled A., Laffaire J.B. et al. Loss of pollen-specific phospholipase NOT LIKE DAD triggers gynogenesis in maize // EMBO J. 2017. e201796603. <https://doi.org/10.15252/embj.201796603>
12. Kelliher T., Starr D., Richbourg L. et al. MATRILINEAL, a sperm-specific phospholipase, triggers maize haploid induction // Nature. 2017. V. 542. P. 105–109. <https://doi.org/10.1038/nature20827>
13. Liu C., Li X., Meng D. et al. A 4-bp insertion at ZmPLA1 encoding a putative phospholipase a generates haploid induction in maize // Mol. Plant. 2017. V. 10. P. 520–522. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2017.01.011>
14. Conner J.A., Podio M., Ozias-Akins P. Haploid embryo production in rice and maize induced by PsASGR-BBML transgenes // Plant Reprod. 2017. V. 30(1). P. 41–52. <https://doi.org/10.1007/s00497-017-0298-x>
15. Kelliher T., Starr D., Wang W. et al. Maternal haploids are preferentially induced by CENH3-tailswap transgenic complementation in maize // Front. Plant Sci. 2016. V. 7. P. 414. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00414>
16. Valansi C., Moi D., Leikina E. et al. Arabidopsis HAP2/GCS1 is a gamete fusion protein homologous to somatic and viral fusogens // J. Cell Biol. 2017. V. 216. P. 571–581. <https://doi.org/10.1083/jcb.201610093>

17. *Zhong Y., Liu C., Qi X. et al.* Mutation of *ZmDMP* enhances haploid induction in maize // *Nat. Plants*. 2019. V. 5. P. 575–580. <https://doi.org/10.1038/s41477-019-0443-7>
18. *Wang S., Jin W., Wang K.* Centromere histone H3- and phospholipase-mediated haploid induction in plants // *Plant Methods*. 2019. V. 15. Article number 42. <https://doi.org/10.1186/s13007-019-0429-5>
19. *Волохина И.В., Мусеева Е.М., Гусев Ю.С. и др.* Анализ генов слияния гамет у гапло-индуцирующей линии кукурузы ЗМС-П // *Онтогенез*. 2017. № 2. С. 134–139. <https://doi.org/10.7868/S0475145017020094>
20. *Chase S.S.* Monoploid frequencies in a commercial double cross hybrid maize, and its component single cross hybrids and inbred lines // *Genetics*. 1949. V. 34. P. 328–332.
21. *Coe E.H.* A line of maize with high haploid frequency // *Am. Naturalist*. 1959. V. 59. P. 381–382. <https://doi.org/10.1086/282098>
22. *Тырнов В.С., Завалишина А.Н.* Индукция высокой частоты возникновения матроклиных гаплоидов кукурузы // *Докл. АН СССР*. 1984. Т. 276. С. 735–738.
23. *Lashermes P., Beckert M.* Genetic control of maternal haploidy in maize (*Zea mays* L.) and selection of haploid inducing lines // *Theor. Appl. Genet.* 1988. V. 76. P. 405–410.
24. *Chase S.S.* Monoploids and monoploid-derivatives of maize (*Zea mays* L.) // *Bot. Review*. 1969. V. 35. P. 117–167.
25. *Shatskaya O.A., Zabirowa E.R., Shcherbak V.S., Chumak M.V.* Mass induction of maternal haploids in corn // *Maize Genet. Coop. Newsl.* 1994. V. 68. P. 51.
26. *Sarkar K.R., Pandey A., Gayen P. et al.* Stabilization of high haploid inducer lines // *Maize Genet. Coop. Newsl.* 1994. V. 68. P. 64–65.
27. *Еналеева Н.Х., Тырнов В.С., Селиванова Л.П., Завалишина А.Н.* Одинарное оплодотворение и проблема гаплоиндукции у кукурузы // *Докл. АН СССР*. 1997. Т. 353. С. 405–407.
28. *Eder J., Chalyk S.* *In vivo* haploid induction in maize // *Theor. Appl. Genet.* 2002. V. 104. P. 703–708. <https://doi.org/10.1007/s00122-001-0773-4>
29. *Röber F.K., Gordillo G.A., Geiger H.H.* *In vivo* haploid induction in maize-performance of new inducers and significance of doubled haploid lines in hybrid breeding // *Maydica*. 2005. V. 50. P. 275–283.
30. *Rotarenco V., Dicu G., State D., Fuia S.* New inducers of maternal haploids in maize // *Maize Genet. Coop. Newsl.* 2010. V. 84. P. 1–7.
31. *Шацкая О.А.* Создание гаплоиндукторов кукурузы: три цикла отбора на высокую частоту индукции матроклиных гаплоидов // *С.-х. биология*. 2010. Т. 45. № 5. С. 79–86.
32. *Chaikam V., Molenaar W., Melchinger A.E. et al.* Doubled haploid technology for line development in maize: technical advances and prospects // *Theor. Appl. Genet.* 2019. V. 132. P. 3227–3243. <https://doi.org/10.1007/s00122-019-03433-x>
33. *Chalyk S.T.* Use of maternal haploids for improving maize inbred lines // *Maize Genet. Coop. Newsl.* 1999. V. 73. P. 54–56.
34. *Hu H., Schrag T.A., Peis R. et al.* The genetic basis of haploid induction in maize identified with a novel genome-wide association method // *Genetics*. 2016. V. 202(4). P. 1267–1276. <https://doi.org/10.1534/genetics.115.184234>
35. *Sarkar K.R., Coe E.H.* A genetic analysis of the origin of maternal haploids in maize // *Genetics*. 1966. V. 54. P. 453–464.
36. *Bylich V.G., Chalyk S.T.* Existence of pollen grains with a pair of morphologically different sperm nuclei as a possible cause of the haploid-inducing capacity in ZMS line // *Maize Genet. Coop. Newsl.* 1996. V. 70. P. 33.
37. *Mahendru A., Sarkar K.R.* Cytological analysis of the pollen of haploidy inducer lines in maize // *Indian J. Genet. Plant Breed.* 2000. V. 60. P. 37–43.
38. *Chalyk S., Baumann A., Daniel G. et al.* Aneuploidy as a possible cause of haploid-induction in maize // *Maize Genet. Coop. Newsl.* 2003. V. 77. P. 29–30.
39. *Zhang Z.L., Qiu F.Z., Liu Y.Z. et al.* Chromosome elimination and *in vivo* haploid production induced by Stock 6-derived inducer line in maize (*Zea mays* L.) // *Plant Cell Rep.* 2008. V. 27. P. 1851–1860. <https://doi.org/10.1007/s00299-008-0601-2>
40. *Qiu F., Liang Y., Li Y. et al.* Morphological, cellular and molecular evidences of chromosome random elimination *in vivo* upon haploid induction in maize // *Curr. Plant Biol.* 2014. V. 1. P. 83–90. <https://doi.org/10.1016/j.cpb.2014.04.001>
41. *Чумаков М.И.* Матроклиная гаплоидия и взаимодействие гамет у кукурузы (обзор) // *Генетика*. 2018. Т. 54. № 10. С. 1120–1124.
42. *Mori H., Kuroiwa T., Kranz E., Scholten S.* GENERATIVE CELL SPECIFIC 1 is essential for angiosperm fertilization // *Nat. Cell Biol.* 2006. V. 8. P. 64–71. <https://doi.org/10.1038/ncb1345>
43. *Besser V.K., Frank A.C., Johnson M.A., Preuss D.* *Arabidopsis* HAP2(GCS1) is a sperm-specific gene required for pollen tube guidance and fertilization // *Development*. 2006. V. 133. P. 4761–4769. <https://doi.org/10.1242/dev.02683>
44. *Sprunck S., Rademacher S., Vogler F. et al.* Egg cell-secreted EC1 triggers sperm cell activation during double fertilization // *Science*. 2012. V. 338. P. 1093–1097. <https://doi.org/10.1126/science.1223944>
45. *Mori T., Igawa T., Tamiya G. et al.* Gamete attachment requires GEX2 for successful fertilization in *Arabidopsis* // *Current Biology*. 2014. V. 24. R170–R175. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.11.030>
46. *Okamoto M., Yamada L., Fujisaki Y. et al.* Two HAP2-GCS1 homologs responsible for gamete interactions in the cellular slime mold with multiple mating types: Implication for common mechanisms of sexual reproduction shared by plants and protozoa and for male-female differentiation // *Dev. Biol.* 2016. V. 415. P. 6–13. <https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2016.05.018>
47. *Fedry J., Forcina J., Legrand P. et al.* Evolutionary diversification of the HAP2 membrane insertion motifs to drive gamete fusion across eukaryotes // *PLoS Biol.*



2018. V. 16(8): e2006357.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2006357>
48. *Boavida L., Qin P., Broz M. et al.* *Arabidopsis* tetraspanins are confined to discrete expression domains and cell types in reproductive tissues and form homo- and heterodimers when expressed in yeast // *Plant Physiol.* 2013. V. 163. P. 696–712.  
<https://doi.org/10.1104/pp.113.216598>
  49. *Takahashi T., Mori T., Ueda K. et al.* The male gamete membrane protein DMP9/DAU2 is required for double fertilization in flowering plants // *Development.* 2018. V. 45. dev170076.  
<https://doi.org/10.1242/dev.170076>
  50. *Cyprys P., Lindemeier M., Sprunck S.* Gamete fusion is facilitated by two sperm cell-expressed DUF679 membrane proteins // *Nat. Plants.* 2019. V. 5. P. 253–257.  
<https://doi.org/10.1038/s41477-019-0382-3>
  51. *Ravi M., Chan S.W.L.* Haploid plants produced by centromere-mediated genome elimination // *Nature.* 2010. V. 464. P. 615–619.  
<https://doi.org/10.1038/nature08842>
  52. *Хохлов С.С., Малышева Н.А.* Распространение и формы апомиксиса у злаков // *Апомиксис и селекция.* М.: Наука, 1970. С. 21–55.
  53. *Grimanelli D.* Epigenetic regulation of reproductive development and the emergence of apomixes in angiosperms // *Current Opinion in Plant Biology.* 2012. V. 15. P. 57–62.  
<https://doi.org/10.1016/j.pbi.2011.10.002>
  54. *Белова И., Тараканова Т., Абдырахманова Э. и др.* Хромосомный контроль апомиксиса у гибридов кукурузы с гамаграссом // *Генетика.* 2010. Т. 46. № 9. С. 1188–1191.  
<https://doi.org/10.1134/S1022795410090103>
  55. *Leblanc O., Grimanelli D., Hernandez-Rodriguez M., et al.* Seed development and inheritance studies in apomictic maize-*Tripsacum* hybrids reveal barriers for the transfer of apomixis into sexual crops // *Int. J. Dev. Biol.* 2009. V. 53. P. 585–596.  
<https://doi.org/10.1387/ijdb.082813ol>
  56. *Тырнов В.С., Еналеева Н.Х.* Автономное развитие зародыша и эндосперма у кукурузы // *Докл. Акад. наук.* 1983. Т. 272. С. 722–725.
  57. *Kolesova A.Y., Tyrnov V.S.* Embryological peculiarities of tetraploid parthenogenetic maize forms // *Maize Genet. Coop. Newsl.* 2012. V. 85. P. 65–66.
  58. *Гуторова О.В., Апанасова Н.В., Юдакова О.И.* Создание генетически маркированных линий кукурузы с наследуемым и индуцированным типами партеногенеза // *Изв. Самарского науч. центра РАН.* 2016. Т. 18. № 2. С. 341–344.
  59. *Zhao P., Begcy K., Dresselhaus T., Sun M.-X.* Does early embryogenesis in eudicots and monocots involve the same mechanism and molecular players? // *Plant Physiology.* 2017. V. 173. P. 130–142.
  60. *Vijverberg K., Ozias-Akins P., Schranz M.E.* Identifying and engineering genes for parthenogenesis in plants // *Frontiers in Plant Science.* 2019. V. 10. Article 128.  
<https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00128>
  61. *Mól R., Filek M., Dumas C., Matthys-Rochon E.* Cytoplasmic calcium in silk trichomes after pollen grain reception and post-pollination changes of the electric potential in pistil tissues of maize // *Plant Sci.* 2004. V. 166. P. 1461–1469.  
<https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2004.01.027>
  62. *Mól R., Filek M., Machackova I., Matthys-Rochon E.* Ethylene synthesis and auxin augmentation in pistil tissues are important for egg cell differentiation after pollination in maize // *Plant Cell Physiol.* 2004. V. 45(10). P. 1396–1405.  
<https://doi.org/10.1093/pcp/pch167>
  63. *Завалишина А.Н.* Роль мужского родителя в индукции матроклининой гаплоидии у кукурузы: Дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 1985. 190 с.
  64. *García-Aguilar M., Michaud C., Leblanc O., Grimanelli D.* Inactivation of a DNA methylation pathway in maize reproductive organs results in apomixis-like phenotypes // *The Plant Cell.* 2010. V. 22(10). P. 3249–3267.  
<https://doi.org/10.1105/tpc.109.072181>
  65. *Volokhina I., Gusev Y., Moiseeva Y. et al.* Gene expression in parthenogenetic maize proembryos // *Plants.* 2021. V. 10. P. 964.  
<https://doi.org/10.3390/plants10050964>
  66. *Doll N.M., Depege-Fargeix N., Rogowsky P.M., Widiez T.* Signaling in early maize kernel development // *Mol. Plant.* 2017. V. 10. P. 375–388.  
<https://doi.org/10.1016/j.molp.2017.01.008>
  67. *Bruchin V., Baskar R.* A brief note on genes that trigger components of apomixes // *J. Biosci.* 2019. V. 44. P. 45.  
<https://doi.org/10.1007/s12038-019-9850>
  68. *Grimanelli D., García M., Kaszas et al.* Heterochronic expression of sexual reproductive programs during apomictic development in *Tripsacum* // *Genetics.* 2003. V. 165(3). P. 1521–1531.
  69. *Koltunow A.M., Grossniklaus U.* Apomixis: a developmental perspective // *Annu. Rev. Plant Biol.* 2003. V. 54. P. 547–574.  
<https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.54.110901.160842>
  70. *Bicknell R., Koltunow A.* Understanding apomixis: recent advances and remaining conundrums // *The Plant Cell.* 2004. V. 16. P. 228–245.  
<https://doi.org/10.1105/tpc.017921>
  71. *Bradley J., Carman J., Jamison M., Naumova T.* Heterochronic features of the female germline among several sexual diploid *Tripsacum* L. (Andropogoneae, Poaceae) // *Sexual Plant Reproduction.* 2007. V. 20. P. 9–17.  
<https://doi.org/10.1007/s00497-006-0038-0>
  72. *García-Aguilar M., Gillmor C.S.* Zygotic genome activation and imprinting: parent-of-origin gene regulation in plant embryogenesis // *Curr. Opin. Plant. Biol.* 2015. V. 27. P. 29–35.  
<https://doi.org/10.1016/j.pbi.2015.05.020>
  73. *Tyrnov V.S.* Development of seeds with haploid embryo on haploid plants of parthenogenetic line // *Maize Genet. Coop. Newsl.* 1997. V. 71. P. 74–75.
  74. *Enaleeva N.Kh., Tyrnov V.S.* Cytological investigation of apomixis in AT-1 plants of corn // *Maize Genet. Coop. Newsl.* 1997. V. 71. P. 74–75.
  75. *Smolkina Y.V., Tyrnov V.S.* Development of haploids of parthenogenetic maize lines in crosses  $n \times 2n$  by different pollen delay terms // *Maize Genet. Coop. Newsl.* 2003. V. 77. P. 65.
  76. *Luo M., Bilodeau P., Koltunow A. et al.* Genes controlling fertilization-independent seed development in

- Arabidopsis thaliana* // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1999. V. 96. P. 296–301.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.96.1.296>
77. Conner J.A., Mookkan M., Huo H. et al. A parthenogenesis gene of apomict origin elicits embryo formation from unfertilized eggs in a sexual plant // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2015. V. 112(36). P. 11205–11210.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1505856112>
78. Conner J.A., Podio M., Ozias-Akins P. Haploid embryo production in rice and maize induced by PsASGR-BBML transgenes // Plant Reprod. 2017. V. 30(1). P. 41–52.  
<https://doi.org/10.1007/s00497-017-0298-x>
79. Mozgova I., Kohler C., Hennig L. Keeping the gate closed: functions of the polycomb repressive complex PRC2 in development // The Plant J. 2015. V. 83. P. 121–132.  
<https://doi.org/10.1111/tbj.12828>
80. Li S., Zhou B., Peng X. et al. OsFIE2 plays an essential role in the regulation of rice vegetative and reproductive development // New Phytol. 2014. V. 201. P. 66–79.  
<https://doi.org/10.1111/nph.12472>
81. Danilevskaya O.N., Hermon P., Hantke S. et al. Duplicated *fi* genes in maize: expression pattern and imprinting suggest distinct functions // Plant Cell. 2003. V. 15. P. 425–438.  
<https://doi.org/10.1105/tpc.006759>
82. Hermon P., Srilunchang K., Zou J. et al. Activation of the imprinted *Polycomb* group *Fie1* gene in maize endosperm requires demethylation of the maternal allele // Plant Mol. Biol. 2007. V. 64. P. 387–395.  
<https://doi.org/10.1007/s11103-007-9160-0>
83. Springer N.M., Danilevskaya O.N., Hermon P. et al. Sequence relationships, conserved domains, and expression patterns for maize homologs of the *Polycomb* group genes *E(z)*, *esc*, and *E(Pc)* // Plant Physiol. 2002. V. 128. P. 1332–1345.  
<https://doi.org/10.1104/pp.010742>

## Genetic Control of Maize Gynogenesis

M. I. Chumakov<sup>a, \*</sup> and S. I. Mazilov<sup>a</sup>

<sup>a</sup>*Institute of Biochemistry and Physiology of Plants and Microorganisms, Russian Academy of Sciences, Saratov, 410015 Russia*

*\*e-mail: chumakov\_m@ibppm.ru*

The review provides the literature's analysis on the history and studying of the maize matroclinic haploids. The literature concerning genes controlling gynogenesis (*pla1(mtl, nld)*, *bbm*, *cenH3*, *dmp*), and maize gamete interactions (*hap2/gsc1*, *gex2*, *tet*) are reviewed. The problem of spontaneous egg division, factors and genes affecting this process are considered.

**Keywords:** gynogenesis, aneuploidy, gamete interactions, maize, genes.