

УДК 576.3:576.535:577.175.152

СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ И ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ЭМБРИОГЕНЕЗА ЗЛАКОВ

© 2019 г. Н. Н. Круглова¹, *, О. А. Сельдимирова¹, А. Е. Зинатуллина¹

¹Уфимский Институт биологии УФИЦ РАН, Уфа, Россия

*e-mail: kruglova@anrb.ru

Поступила в редакцию 04.12.2018 г.

После доработки 05.03.2019 г.

Принята к публикации 05.03.2019 г.

На основе анализа данных описательной эмбриологии рассматриваются цито-гистологические особенности формирования специфических органов, становления апикально-базальной организации и дорсовентральности строения зародышей злаков согласно Graminad-типу эмбриогенеза. Анализируется периодизация развития зародыша злаков с выделением фаз бластомеризации (от зиготы до обособления эмбриодермы многоклеточного зародыша) и органогенеза (от дифференциации гистогенов в многоклеточном зародыше до формирования органов зародыша). Приводятся различные мнения о морфологической сущности специфических органов зрелых зародышей злаков. Обсуждается роль ряда ведущих гормонов: ауксины, цитокинины, абсцизовая кислота (АБК) – и их взаимодействий при эндогенной регуляции определенных стадий эмбриогенеза злаков. Приводятся данные иммуногистохимических исследований по локализации указанных гормонов в развивающихся органах зародышей злаков. Подчеркивается, что гормональные и иные экспериментальные исследования эмбриогенеза злаков следует проводить на основе данных о структурных особенностях статуса исследуемых зародышей на том или ином этапе развития с позиции описательной эмбриологии растений.

Ключевые слова: эмбриогенез, зародыш, фитогормоны, злаки

DOI: 10.1134/S0042132419040057

ВВЕДЕНИЕ

Эмбриогенез злаков, как и всех растений, размножающихся *in vivo* путем амфимиксиса, представляет собой единый процесс, в результате которого из одной исходной клетки – зиготы – формируется зрелый зародыш согласно определенным паттернам клеточных делений (Эмбриология цветковых..., 1997, 2000; Батыгина, 2014; Raghavan, 1976, 1997; Embryology of angiosperms, 1984; Plant embryogenesis, 1995; Methods..., 2008; Capron et al., 2009; Narada et al., 2010). Выявленные эмбриогенетические законы: закон происхождения, закон чисел, закон расположения, закон экономии (Шамров, 1997) – отражают сложность этого процесса.

Эмбриологическими исследованиями установлено, что зрелый зародыш злаков выделяется среди остальных зародышей покрытосеменных растений своими специфическими органами и дорсовентральным строением. В зерновке такой зародыш соприкасается с эндоспермом только с одной стороны – щитком, а не окружен его тканью, как у большинства однодольных (Батыгина, 1968б, 1997а; Поддубная-Арнольди, 1978, 1982;

Сравнительная эмбриология..., 1981; Основы..., 1991). Более того, особенности процесса развития зародыша злаков позволили выделить отдельный Graminad-тип эмбриогенеза (Батыгина, 1968а, 1974, 1987, 1997б).

Такие структурные особенности эмбриогенеза злаков вызывают к ним традиционный теоретический интерес с позиций решения ряда проблем морфологии, эволюции, систематики и филогении растений (Яковлев, 1950, 1981; Тахтаджян, 1966; Данилова, Соколовская, 1973; Терехин, 1996; Батыгина, Красников, 1997; Цвелев, 2005; Батыгина, 2014; Batygina, 2012). В последние годы в связи с бурным ростом биотехнологических исследований возрастает и практический интерес к эмбриогенезу злаков (Круглова, Катасонова, 2009; Игнатова, 2011; Круглова, 2012а; Сельдимирова и др., 2017а, 2018б; Elhiti, Stasolla, 2011; Plant embryo culture..., 2011; Rostami et al., 2013; Slesak et al., 2013; Delporte et al., 2014; Zhang et al., 2015). Особое значение в этом плане придается изучению роли гормонов – регуляторов взаимодействия клеток, тканей и органов в ходе эмбрионального развития злаков как коммерчески ценных объектов биотехнологий.

Цель данного обзора – проанализировать структурные особенности зародышей злаков на разных стадиях их развития и оценить роль ряда эндогенных гормонов в эмбриогенезе.

СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ И РАЗВИТИЯ ЗАРОДЫШЕЙ ЗЛАКОВ

Уже на самых ранних этапах исследований эмбриогенеза растений стало ясно, что зародыш в своем морфогенезе проходит через ряд дискретных стадий (или, в терминологии различных авторов, периодов, фаз, этапов), различающихся как по морфофизиологическим процессам, функциональной нагрузке, продолжительности, так и по значению для дальнейшего хода эмбриогенеза. Каждая из стадий эмбриогенеза направлена на реализацию морфогенетического потенциала зародыша и онтогенетической программы особи в целом (Батыгина, 2014).

Первое обстоятельное изучение закономерностей эмбриогенеза злаков на примере *Poa annua* было предпринято в 1924 г. (Soueges, 1924), при этом исследователь пришел к выводу, что ранние этапы развития зародыша однодольных и двудольных принципиально сходны. Позднее многие ученые внесли свой вклад в изучение развития зародыша злаков (Яковлев, 1946, 1950; Соколовская, 1968; Батыгина, 1968а,б, 1987, 1997а,б, 2014; Чеботарь, 1972; Основы..., 1991; Brown, 1959, 1960, 1965; Guignard, 1961; Guignard, Mestre, 1971).

В литературе предложено несколько периодизаций развития зародыша злаков. Наибольшей теоретической обоснованностью отличается периодизация (Батыгина, 1987, 1997а, 2014), выделяющая в развитии зародыша злаков две фазы: blastomerization и organogenesis, которые можно расценивать как критические, согласно обоснованным критериям (Батыгина, Васильева, 1983, 2002). Во время этих фаз, с одной стороны, закрепляется жесткая детерминация пути развития зародыша, с другой стороны, при воздействии совокупности неблагоприятных условий именно на этих фазах происходит блокирование эмбриогенеза.

Рассмотрим кратко структурные особенности эмбриогенеза злаков в критические фазы blastomerization и organogenesis (Батыгина, 1997а). Детальный сравнительный анализ данной периодизации и других периодизаций эмбриогенеза злаков приведен в работе (Круглова, 2019).

В качестве точки отсчета в периодизации эмбриогенеза злаков всеми исследователями принимается зигота как диплоидная клетка, образующаяся в результате оплодотворения – слияния гаплоидных гамет (женской гаметы – яйцеклетки и мужской гаметы – спермия). Как полагают, зигота – это инициальная клетка зародыша и на-

чальная фаза онтогенеза амфимиктически размножающихся растений (Батыгина, Васильева, 1997).

В ходе созревания зиготы злаков происходит существенная ее реорганизация и становление высокой метаболической активности. Так, электронно-микроскопическими исследованиями зиготы пшеницы в перинуклеарном пространстве этой клетки выявлены многочисленные органоиды, представленные митохондриями с достаточно хорошо развитыми кристами и амилопластами с крахмальными зернами. В цитоплазме присутствуют рибосомы как свободные, так и собранные в группы; гранулярный эндоплазматический ретикулум (ЭПР) представлен удлинненными местами расширенными каналами; комплекс Гольджи – стопками диктиосом, отделяющих везикулы. В цитоплазме обнаруживаются также липидные капли, как правило, собранные группами и ассоциированные с удлинненными каналами ЭПР (Сельдимирова и др., 2017в). Аналогичные данные получены в ходе электронно-микроскопических исследований зиготы других злаков (Чеботарь, 1972; Norstog, 1972; Russell, 1979). Следует подчеркнуть, что сходные ультраструктурные данные получены и для инициальных клеток зародышеподобных структур (эмбриоидов) пшеницы (Bonet, Olmedilla, 2000), ячменя (Careda et al., 2000; Maraschin et al., 2005) и кукурузы (Goralski et al., 2005) в условиях культуры *in vitro*. Все эти изменения достаточно убедительно свидетельствуют о том, что созревание зиготы/других инициальных клеток является периодом изменения функции клетки и, очевидно, критическим в онтогенезе растения/регенеранта.

Зигота, и не только злаков, характеризуется особым структурным свойством – полярностью строения, то есть существованием функционально значимых асимметричных структур, образующихся в ответ на действие векторизованных стимулов, внешних или внутренних (Медведев, 2012). Что касается зиготы, то в данном случае речь идет о возникновении в клетке морфологической оси с двумя различными полюсами: апикальным (зона синтеза белков) и противоположным базальным (зона синтеза осмотически активных запасных веществ). Высказано мнение, что именно полярность зиготы в ходе дальнейшего развития зародыша обуславливает постепенное формирование его апикально-базальной организации, клеточную и гистологическую (гистогенную) дифференциацию на отдельные домены, формирование зародышевых апексов побега и корня (Souter, Lindsey, 2000; Jurgens, 2001; Willemsen, Scheres, 2004; Harada et al., 2010).

На примере злака *Aegilops tauschii* изолирован и охарактеризован ряд генов семейства *WOX*, играющих роль координаторов транскрипции в ходе раннего эмбриогенеза (Zhao et al., 2015). В целом

же, молекулярно-генетические исследования раннего эмбриогенеза злаков немногочисленны, в отличие от аналогичных исследований двудольных, особенно *Arabidopsis thaliana* (Творогова, Лутова, 2018; Lian et al., 2014).

Дорсовентральность строения, характерная для зародышей злаков, также устанавливается на стадии зиготы и проявляется на всем протяжении формирования зародыша, получая на поздних этапах все более ощутимое морфологическое выражение.

Бластомеризация, или фаза первичной дифференциации зародыша злаков. Как правило, через сутки после оплодотворения зигота злаков приступает к первому делению с формированием двухклеточного предзародыша (проэмбрио). Фигура первого деления располагается наклонно к продольной оси зиготы вследствие неравномерной ее вакуолизации и оказывается сдвинутой к ее апикальному концу. В результате такого асимметричного митоза как следствия полярности зиготы образуются две неравные клетки проэмбрио. Апикальная клетка по объему оказывается меньше, чем базальная, которая к тому же более сильно вакуолизована. Серия дальнейших множественных делений апикальной и базальной клеток и их производных приводит к формированию массы клеток зародыша; так формируется многоклеточный зародыш. Фаза бластомеризации заканчивается обособлением эмбриодермы, которая развивается базипетально, то есть сначала дифференцируется в апикальной части зародыша, а затем образуется и в базальной его части.

В начале фазы бластомеризации внутренние клеточные стенки зародышей пшеницы характеризуются наличием плазмодесм (Сельдимирова и др., 2017в), что вполне объяснимо, поскольку плазмодесмы обеспечивают тесную связь между клетками и опосредуют передачу факторов, обеспечивающих рост, деление и дифференциацию (Trewavas, 2012).

Ультраструктурными исследованиями пшеницы выявлено (Сельдимирова и др., 2017в), что клетки зародыша в фазе бластомеризации (и далее в начале фазы органогенеза) характеризуются высокой метаболической активностью, необходимой для синтеза конституционных веществ в ходе серии делений, приводящих к увеличению числа клеток. Выявленное в клетках зародышей на этих фазах развития возрастание количества митохондрий, усиление их внутренней мембранной структуры и расположение их рядом с липидными каплями, возможно, свидетельствует о возрастании энергозатрат клеток, как это показано на других растениях и для других органов (Ченцов, 2004).

Фаза органогенеза зародыша злаков начинается с дифференциации гистогенов в многоклеточном

зародыше, продолжается обособлением зачатков органов и заканчивается дифференциацией органов. Во всех сложных преобразованиях, происходящих в ходе органогенеза, определяющую роль играют последовательные изменения ритма митотической активности и ориентация клеточных делений в разных областях (кластерах) многоклеточного зародыша, что обуславливает своеобразное положение и строение органов зрелого зародыша злаков.

Разрастание апикально-латеральной области зародыша приводит к образованию первого органа — щитка. В ходе дальнейшего развития происходят сложные преобразования, в результате которых щиток из латерального положения переходит в терминальное положение, свойственное зрелому зародышу. Основная функция щитка — установление связи между эндоспермом и всеми структурами и органами зародыша. Четко выделяющийся эпидермис щитка, прилегающий к эндосперму, содержит большое количество гидролитических ферментов, способствующих биохимическим превращениям веществ, поступающих из эндосперма в зародыш и в дальнейшем в проросток. На щитке у некоторых видов злаков формируется лигула (брюшная чешуя), представляющая собой вырост щитка. В основании щитка дифференцируется прокамбиальный тяж.

После начала разрастания щитка наблюдается увеличение количества митотически делящихся клеток в зоне образования апекса побега, который закладывается терминально. Дальнейшее развитие этой области приводит к обособлению колеоптиля, дифференциации листьев и точки роста почечки (плюмулы).

Колеоптиль имеет форму полого конуса с расположенным в верхней его части отверстием, через которое побег выходит наружу во время прорастания. Главная функция колеоптиля состоит в защите конуса нарастания при “пробивании” почвы прорастающим семенем.

Заложение колеоптиля и дифференциация прокамбиального тяжа в основании щитка совпадают по времени с началом образования первого зародышевого корня эндогенно в базальной части зародыша (заметим, что формирование корня также относится к особенностям эмбриогенеза злаков, а использование термина “зародышевый корень” по отношению к зародышу злаков — вопрос дискуссионный). Наличие самостоятельных гистогенов плеромы, перилемы и чехлика корня у зародыша позволяет отнести развитие корня злаков к закрытому типу (Guttenberg, 1960). Дерматоген корня образуется из внешнего слоя перилемы.

Чехлик и колеориза (корневое влагалище) возникают и развиваются как единое образование. Функция колеоризы — защита зародышевого

корня, а также поставка воды и питательных веществ, необходимых для роста корня (или корней) при прорастании. В конце эмбриогенеза происходит отделение колеоризы от чехлика.

Эпибласт дифференцируется позднее, чем корень, и располагается на стороне, противоположной щитку, образуя чешуевидный вырост, не содержащий сосудов. По строению клеток эпибласт близок к колеоризе, поскольку, как и колеориза, поставляет воду развивающемуся зародышу. Эпибласт присутствует в зрелом зародыше большинства видов злаков (пшеница, рожь, ячмень, овес), однако в зародыше кукурузы его не отмечено.

Анатомический анализ строения различных структур и органов зародыша злаков выявил, что в колеоптиле имеются два проводящих пучка, тогда как в эпибласте, колеоризе и лигуле сосудистая ткань отсутствует. Прокамбиальный тяж в щитке сильно разветвлен. Проводящие пучки щитка и колеоптиля входят в стелу оси зародыша в одном и том же узле, представляя собой единое целое. Таким образом, эпибласт, колеоптиль и щиток представляют собой единую структуру.

На одном из этапов органогенеза зародыша происходит дифференциация почечки (плюмулы). Внутри нее дифференцируются листья, закладывающиеся валиком, количество которых у разных видов злаков различно (от 2 до 4). Зачаточный побег представляет собой ось, состоящую из узлов и междоузлий. Междоузлия сближены и имеют вид пачки плоских дисков. В каждом междоузлии путем интеркалярного роста формируется лист. Рост конуса нарастания происходит за счет инициальных клеток апикальной меристемы, находящейся на самой верхушке побега.

Что касается ультраструктурных особенностей клеток зародышей злаков в конце фазы органогенеза, то на пшенице показано (Сельдиминова и др., 2017в), что длина цистерн ЭПР значительно уменьшается, в цитоплазме клеток увеличивается количество свободных рибосом, наблюдается ювенилизация митохондрий. Авторы полагают, что такие изменения обусловлены подготовкой зародыша к периоду покоя.

Этими же авторами (Сельдиминова и др., 2017в) в клетках апексов побегов зародышей пшеницы в конце фазы органогенеза впервые выявлены хорошо развитые хлоропласты. Такие данные позволяют характеризовать зародыши пшеницы как обладающие свойством хлорофиллоносности, а пшеницу отнести к группе хлороэмбриофитов – растений, зародыш которых содержит хлорофилл (Жукова, 1997; Puthur et al., 2013). Высказано мнение, что специфика эмбрионального фотосинтеза заключается в его преимущественной направленности на накопление в формирующихся семенах запасных питательных веществ, а синтезируемые в световых реакциях АТФ и НАД(Ф) • Н расходуют-

ся главным образом на превращение поступающей из материнского растения сахарозы в жирные кислоты (Смоликова, Медведев, 2016).

В целом в ходе фазы органогенеза в результате множественных делений определенных кластеров клеток образуются уникальные органы и структуры зародыша злаков. Для зрелого зародыша большинства злаков характерно наличие следующих органов: щиток, эпибласт, колеоптиль, мезокотиль, колеориза, почечка, состоящая из нескольких примордиев листьев, и корень (или нескольких корней).

В литературе представлены различные взгляды на морфологическую сущность органов зародыша злаков. Щиток принимают за единственную настоящую семядолю, колеоптиль – за ее вырост или за первый лист почечки (Батыгина, 1997а). Относительно происхождения эпибласта высказаны две точки зрения. Одни исследователи (Eames, 1961; Norstog, 1972) считают эпибласт редуцированной семядолей, другие (Соколовская, 1968; Guignard, Mestre, 1971) – рассматривают эпибласт как вырост щитка или колеоризы. Предположительно (Батыгина, 1997б), щиток, колеориза и эпибласт являются производными одной семядоли, которые в процессе эволюции приобрели различные функции. На основании детального анализа развития соматических зародышей пшеницы *in vitro* методом сканирующей электронной микроскопии высказано следующее мнение о морфологической природе органов зародыша злаков (Титова и др., 2016): меристема побега – это осевой орган, щиток – латеральный вырост этой оси, колеоптиль – производное меристемы побега, но сросшееся со щитком; терминальность щитка – результат линейной фасциации и искривления оси зародыша, произошедшей в историческом прошлом.

Своеобразный способ развития и строения раннего проэмбрио наряду с особенностями органогенеза и строения зрелого зародыша позволили выделить развитие зародыша злаков в особый тип эмбриогенеза – Graminad-тип (Батыгина, 1968а,б, 1997б; Batygina, 1969). Тип Graminad характеризуется серией наклонных перегородок (по отношению к продольной оси зародыша), обуславливающих дорзовентральность внутреннего строения раннего проэмбрио и зрелого зародыша, а также спецификой органогенеза и уникальным строением органов, присущих только зародышу злаков.

Таким образом, эмбриологическими исследованиями установлено, что среди покрытосемянных растений злаки выделяются особенностями как процесса эмбриогенеза (выделен отдельный Graminad-тип эмбриогенеза), так и строения зрелого зародыша, достигающего высокой степени дифференциации.

РОЛЬ НЕКОТОРЫХ ЭНДОГЕННЫХ ГОРМОНОВ В ФОРМИРОВАНИИ И РАЗВИТИИ ЗАРОДЫШЕЙ ЗЛАКОВ

Многокомпонентная взаимодействующая система эндогенных гормонов на уровне целых растений достаточно хорошо изучена на поздних этапах их онтогенеза (Медведев, Шарова, 2011; Petrašek, Friml, 2009; Plant hormones..., 2010; Phytohormones..., 2012; Wani et al., 2016). Что касается раннего онтогенеза, то многочисленные исследования посвящены гормональной регуляции постэмбрионального развития — покоя и прорастания семян, роста и развития проростков, формирования и развития побега и корня (и особенно — развития меристем апексов побега и корня) (Обручева, 2012, 2014; Додуева и др., 2014; Cutler et al., 2010; Finkelstein, 2010; Su et al., 2011; Bielach et al., 2012; El-Showk et al., 2013; Miransaria, Smith, 2014; Schuster et al., 2014; Winkelmann, 2016).

Однако и результатов исследований гормонального статуса развивающихся зародышей растений в литературе представлено немало. Выявлено, что собственная гормональная система растений формируется постепенно в ходе эмбриогенеза и активно участвует в регуляции всех процессов роста и развития зародышей. Этот важный вопрос изучается главным образом при анализе эмбриогенеза двудольных растений (особенно *Arabidopsis thaliana*) преимущественно на примере ауксинов и цитокининов — ведущих гормонов морфогенеза растений (Творогова, Лутова, 2018; Ribnicky et al., 2001; Jenik, Barton, 2005; Jenik et al., 2007; Muller, Sheen, 2008; Park, Harada, 2008; Chen et al., 2010; Harada et al., 2010; Polar Auxin..., 2013; Robert et al., 2015). Установлено, например, что градиент ауксина способствует формированию апикально-базальной оси в зародыше растений (Hamann, 2001; Friml et al., 2003), а правильный порядок и поддержание локальной аккумуляции ауксина влияет на ход эмбриогенеза в целом (Sauer, Friml, 2008; Möller, Weijers, 2009; Rademacher et al., 2012). Большое внимание уделяется молекулярно-биологическим исследованиям генов, контролирующих гормональную регуляцию эмбриогенеза, главным образом у *Arabidopsis thaliana* (Творогова, Лутова, 2018; Gazzarini et al., 2004; Cheng et al., 2007; Szemenyei et al., 2008; Su et al., 2009; Ueda et al., 2011; Bai et al., 2013; D'Angeli et al., 2013; Wendrich et al., 2015).

Ряд исследований посвящен выявлению роли АБК в зрелых зародышах двудольных растений и накопления в них запасных веществ (Gawronska et al., 2000; Finkelstein, 2010; Wu et al., 2011). Установлено, что максимум этого гормона совпадает с поздними фазами развития семян, когда происходит резкое снижение их влажности (Nambara et al., 2010), при этом АБК запускает синтез белков-дегидринов, поддерживающих нативную структуру

биополимеров созревающих семян при дегидратации (Аллагулова и др., 2003). Предположение о возможном участии АБК в регуляции активности водных каналов при созревании семян базируется на сведениях о способности этого гормона влиять на экспрессию генов, кодирующих эти белки, и уровень их содержания в клеточных мембранах (Chaumont, Tuerman, 2014).

В результате многочисленных исследований установлена стимулирующая роль эндогенных гормонов и в соматическом эмбриогенезе *in vitro* двудольных, включая регуляцию экспрессии генов, кодирующих запасные белки при этом (Круглова и др., 2018а,в; Jimenez, 2005; Harada et al., 2010; Rai et al., 2011; Feher, 2015; Mahdavi-Darvari et al., 2015; Altamura et al., 2016; Somatic embryogenesis..., 2016; Winkelmann, 2016; Horstman et al., 2017).

Исследования роли гормонов в эмбриогенезе злаков не так многочисленны и отражены в единичных обзорах, например (Круглова, Сельдимирова, 2011; Hess et al., 2002). Основное внимание авторы традиционно уделяют ауксинам и цитокининам, а также АБК.

Применение иммуногистологической локализации гормонов с помощью антител, меченных коллоидным золотом (Веселов, 1998), позволило выявить индолилуксусную кислоту (ИУК) в клетках зародышей пшеницы на всех этапах эмбриогенеза, начиная с самых ранних; при этом наиболее интенсивное окрашивание на ИУК отмечено в клетках апикальной части зародыша в фазе blastomerization, в развивающихся органах в начале фазы органогенеза, в клетках coleorhiza и нижней части щитка в конце фазы органогенеза, в клетках coleorhiza в сформированном зародыше, в клетках формирующихся сосудов и растущих органов (побегов и корней) при постэмбриональном развитии (Сельдимирова и др., 2017б). Выявленное этими исследователями интенсивное окрашивание на ИУК клеток апикальной части зародыша пшеницы в фазе blastomerization согласуется с результатами аналогичных исследований проэмбрио кукурузы (Forestan et al., 2010). Анализ результатов экспериментов с изолированными зиготическими и соматическими зародышами злаков в культуре *in vitro* (Титова и др., 2016; Fischer, Neuhaus, 1996; Fischer et al., 1997; Kumlehn et al., 1998; Zhao et al., 2000; Fischer-Iglesias et al., 2001; Przetakiewicz et al., 2003; Forestan et al., 2010; Zhao et al., 2014) подтверждает зависимость формирования эмбриональных паттернов от полярного транспорта ауксина и распределения этого гормона на всех этапах развития зародышей, особенно при становлении билатеральной симметрии. Эти данные лишней раз подчеркивают ключевую роль ауксинов во всех морфогенетических процессах растений.

В отличие от ИУК, роль АБК, как и у двудольных растений, выявлена преимущественно в позднем эмбриогенезе злаков, при переходе зерновки в стадию покоя – у пшеницы (Сельдиминова и др., 2017б; Williamson et al., 1985; Kawakami et al., 1997; Suzuki et al., 2000), кукурузы (Jones, Brenner, 1987; Rivin, Grudt, 1991; Zocchi, de Nisi, 1996).

Иммуногистохимическими исследованиями подтверждено, что эндогенная АБК выявляется в клетках зародыша пшеницы на поздних стадиях развития, к концу формирования органов зародыша, при этом окрашивание на АБК отмечается во всех клетках зародыша, но наиболее интенсивно – в клетках колеоризы и нижней части щитка, прилегающей к оси зародыша; в полностью сформированном зародыше окрашивание на АБК исчезает в клетках зародышевой оси, однако интенсивно выявляется в клетках колеоризы (Сельдиминова и др., 2017б). Полученные данные авторы объясняют тем, что АБК как так называемый гормон стресса индуцирует синтез дегидринов – белков, участвующих в обезвоживании семян (Аллагулова и др., 2003; Finkelstein, 2010), поэтому окрашивание на АБК выявляется в позднем эмбриогенезе пшеницы, перед переходом к фазе восковой спелости зерна, во время которой содержание воды в семени значительно снижается. Эти данные подтверждаются аналогичными исследованиями соматического эмбриогенеза *in vitro* у пшеницы (Qureshi et al., 1989) и ячменя (Wouamta et al., 2011). В то же время в завязях пшеницы (Гусаковская и др., 2005, 2008; Гусаковская, Блинцов, 2006) и зерновках ячменя (Сельдиминова и др., 2018а) относительно высокое содержание эндогенной АБК отмечено при раннем эмбриогенезе. По-видимому, на содержание АБК в зародышах этих злаков на ранних стадиях развития оказывают влияние ткани стенки завязи/зерновки.

В контексте данной статьи интересна и важна проблема выявления взаимодействия и взаимовлияния различных гормонов при тех или иных событиях в ходе оплодотворения, эмбриогенеза и раннего постэмбрионального развития растений. На примере двудольных растений эта проблема обобщена при анализе гормональной координации цветения (Campos-Rivero et al., 2017) при оценке взаимодействий ауксинов и цитокининов в процессах эмбриогенеза (Muller, Sheen, 2008), морфогенеза проростков (Su et al., 2011; Ruzicka et al., 2009; El-Showk et al., 2013; Schuster et al., 2014; Schaller et al., 2015). Что касается злаков, то такого рода исследования немногочисленны. Имеются иммуногистохимические данные о взаимоотношениях цитокининов и ауксинов в ходе органогенеза *in vitro* в каллусах пшеницы (Seldimirova et al., 2016).

Данные о сопряженности содержания различных гормонов на разных стадиях эмбриогенеза

злаков немногочисленны. Выявлено, например, что АБК совместно с гибберелловой кислотой регулируют функционирование алейронового слоя зерновки при позднем эмбриогенезе ряда хлебных злаков (Bethke et al., 2002). Пары АБК/цитокинины и АБК/ауксины рассматриваются, как правило, с позиции их антагонистического взаимодействия (Веселов и др., 2017; Du et al., 2012). Это мнение подтверждается, например, данными определения содержания ауксина ИУК, цитокининов и АБК в развивающихся зерновках ячменя и его АБК-дефицитного мутанта: у мутанта пониженное содержание АБК коррелирует с повышенным содержанием ИУК и цитокининов (Сельдиминова и др., 2018а). В целом, такого рода комплексные исследования, несомненно, перспективны для более полного понимания роли взаимодействия гормонов в регуляции формирования, роста и созревания зародышей.

В целом, установлено, что эндогенные гормоны участвуют в индукции морфогенетических процессов, ведущих к формированию зародышей, и в собственно процессах эмбриогенеза как у злаков, так и у представителей других семейств.

Этот вопрос тесно связан со становлением автономности как особого структурно-функционального состояния развивающегося зародыша, отражающего его способность к саморегуляции и проявляющегося в способности завершить нормальный эмбриогенез вне материнского организма, в том числе и без участия материнских гормонов. Автономность рассматривается как один из этапов автономизации онтогенеза, с которого зародыш (новый спорофит) переходит на относительно самостоятельный путь развития (Батыгина, 1987, 2014; Васильева, Батыгина, 1997). Становление автономности зародыша – сложный многоступенчатый процесс. Предложено различать полную и относительную автономность зародыша растений. Полная автономность достигается по завершении прорастания семени и образования проростка, когда прекращаются все структурные и функциональные связи зародыша с материнским организмом. Относительную автономность зародыш приобретает, когда становится независимым от ряда физиологических и биохимических факторов материнского организма (Васильева, Батыгина, 1997). Стадия относительной автономности зародыша для растений разных таксонов различна, поскольку определяется в основном разнообразием структур материнского организма, которые окружают зародыш и обуславливают как специфику его строения и развития, так и особенности формирования проростка и растения в целом. Экспериментально выявлено, что, например, у представителей семейства Orchidaceae это глобулярная стадия (Батыгина, Васильева, 1980), Brassicaceae – сердечковидная (Meinke, 1994), Fabaceae – торпедовидная с

разной степенью развития почечки (Eisenberg, Mascarenhas, 1985), Nelumbonaceae – торпедовидная с хорошо развитой почечкой (Васильева, Батыгина, 1981). Что касается злаков, то одни авторы указывают, что стадии относительной автономности зародыша соответствует стадия дифференциации щитка и апекса побега (Давоян, Сметанин, 1979; Лукьянюк, 1983; Игнатова, 2011; Sharma, Gill, 1982; Symons et al., 1983), другие – стадия сформированного зародыша со всеми присущими злакам органами (Круглова, 2012б,в, 2013, 2014; Круглова и др., 2018б).

Автономный зародыш должен характеризоваться определенным уровнем эндогенных гормонов, обеспечивающих в сочетании с другими веществами его дальнейшее нормальное прорастание. В литературе представлены работы, посвященные выявлению эндогенных гормонов в развивающихся зародышах разных видов растений, однако, без связи с проблемой автономности. В то же время выявление уровня эндогенных гормонов зародыша в стадии автономности, начиная с которой зародыш способен завершить эмбриогенез вне материнского организма с формированием полноценного растения, представляет значительный интерес с позиций исследования функционального взаимодействия эндогенных гормонов в процессах эмбрионального развития растений.

Таким образом, выявлена роль ведущих гормонов (ауксины, цитокинины, АБК) в регуляции тех или иных процессов в эмбриогенезе злаков, однако исследования в этой области не так обширны, как у двудольных растений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

К настоящему времени достоверно установлено, что для индукции и поддержания разнообразных физиологических программ растениям необходимо определенное качественное сочетание и количественное соотношение взаимодействующих гормонов. Как свидетельствует анализ литературных данных, подавляющее большинство исследований в этой области выполнено на примере двудольных растений. В то же время современные бурно развивающиеся экспериментальные исследования в различных областях биологии и биотехнологии, касающихся коммерчески ценных злаков, требуют новых данных о гормональном контроле явлений и процессов у представителей этого семейства.

Отдельное место в исследовании этих проблем следует отвести выявлению совместного действия гормонов в эмбриогенезе злаков – важнейшем, если не критическом, периоде в онтогенезе растений, все события которого направлены на реализацию системы надежности организма (Батыгина, 2014). В то же время, на наш взгляд, гор-

мональные и иные исследования эмбриогенеза злаков (и не только злаков) следует проводить с позиции описательной эмбриологии растений и на основе данных о структурных особенностях статуса исследуемых зародышей на том или ином этапе развития.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 17-04-01477).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аллагулова Ч.Р., Гималов Ф.Р., Шакирова Ф.М., Вахитов В.А. Дегидрины растений: их структура и предполагаемые функции // Биохимия. 2003. Т. 68. № 9. С. 1157–1165.
- Батыгина Т.Б. О возможности выделения нового типа эмбриогенеза Angiospermae // Докл. АН СССР. 1968а. Т. 186. № 6. С. 1499–1502.
- Батыгина Т.Б. Эмбриогенез в роде *Triticum* (в связи с вопросами однодольности и отдаленной гибридизации у злаков) // Ботан. журн. 1968б. Т. 53. № 4. С. 480–490.
- Батыгина Т.Б. Эмбриология пшеницы. Л.: Колос, 1974. 206 с.
- Батыгина Т.Б. Хлебное зерно. Л.: Наука, 1987. 103 с.
- Батыгина Т.Б. Эмбриогенез злаков // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 2. Семя / Ред. Т.Б. Батыгина. СПб.: Мир и семья, 1997а. С. 528–538.
- Батыгина Т.Б. Graminad-тип эмбриогенеза // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 2. Семя / Ред. Т.Б. Батыгина. СПб.: Мир и семья, 1997б. С. 520–526.
- Батыгина Т.Б. Биология развития растений. Симфония жизни. СПб.: ДЕАН, 2014. 764 с.
- Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. Система воспроизведения у орхидных // Тез. докл. Всесоюз. симп. "Охрана и культивирование орхидей". Таллин, 1980. С. 107–110.
- Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. Целесообразность системного подхода к проблеме дифференциации зародыша покрытосеменных растений // Онтогенез. 1983. Т. 14. № 3. С. 304–311.
- Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. Зигота // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 2. Семя / Ред. Т.Б. Батыгина. СПб.: Мир и семья, 1997. С. 307–321.

- Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. Размножение растений. СПб.: СПбГУ, 2002. 232 с.
- Батыгина Т.Б., Красников Л.Н. Новая концепция происхождения зародыша однодольных // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 2. Семя / Ред. Т.Б. Батыгина. СПб.: Мир и семья, 1997. С. 470–492.
- Васильева В.Е., Батыгина Т.Б. Культивирование *in vitro* зародышей и семяпочек лотоса, изолированных на разных стадиях развития // Физиол. раст. 1981. Т. 28. № 2. С. 319–327.
- Васильева В.Е., Батыгина Т.Б. Автономность зародыша // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 2. Семя / Ред. Т.Б. Батыгина. СПб.: Мир и семья, 1997. С. 579–588.
- Веселов С.Ю. Использование антител для количественного определения, очистки и локализации регуляторов роста. Уфа: БашГУ, 1998. 138 с.
- Веселов Д.С., Кудоярова Г.Р., Кудрякова Н.В., Кузнецов В.В. Роль цитокининов в стресс-устойчивости растений // Физиол. раст. 2017. Т. 64. № 1. С. 19–32.
- Гусаковская М.А., Блинов А.Н. Пространственное и временное распределение свободной и связанной форм АБК в завязях пшеницы и одуванчика в период активности яйцеклетки // Физиол. раст. 2006. Т. 53. № 3. С. 397–401.
- Гусаковская М.А., Блинов А.Н., Бобкова А.Ф. О динамике свободной и связанной форм АБК у *Triticum aestivum* L. и *Taraxacum officinale* WEB. в начале эмбриогенеза // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. 2005. № 4. С. 8–14.
- Гусаковская М.А., Блинов А.Н., Лебедева А.Ф. Сравнительный анализ пространственно-временного распределения эндогенных гормонов в завязях пшеницы и одуванчика в период активности яйцеклетки // Вестн. Моск. ун-та. Серия 16. Биология. 2008. № 3. С. 12–20.
- Давоян Э.И., Сметанин А.П. Получение каллуса и регенерация растений риса // Физиол. раст. 1979. Т. 26. № 2. С. 323–328.
- Данилова М.Ф., Соколовская Т.Б. Анатомия проростка некоторых видов злаков и вопрос о происхождении однодольных // Ботан. журн. 1973. Т. 58. № 3. С. 337–349.
- Додуева И.Е., Ганчева М.С., Осипова М.А. и др. Латеральные меристемы высших растений: фитогормональный и генетический контроль // Физиол. раст. 2014. Т. 61. № 5. С. 611–631.
- Жукова Г.Я. Хлорофиллоносность зародыша как признак классификации цветковых растений // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 2. Семя / Ред. Т.Б. Батыгина. СПб.: Мир и семья, 1997. С. 461–470.
- Игнатова С.А. Клеточные технологии в растениеводстве, генетике и селекции возделываемых растений: задачи, возможности, разработки систем *in vitro*. Одесса: Астропринт, 2011. 224 с.
- Круглова Н.Н. Оптимизация биотехнологии получения растений пшеницы в культуре *in vitro* // Изв. Уфим. науч. центра РАН. 2012а. № 3. С. 57–61.
- Круглова Н.Н. Оценка коллекции генотипов яровой мягкой пшеницы по устойчивости автономных зародышей на селективных средах *in vitro*, имитирующих засуху // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2012б. Т. 14. № 1 (9). С. 2243–2245.
- Круглова Н.Н. Периодизация развития зародыша пшеницы как методологический аспект биотехнологических разработок // Изв. Уфим. науч. центра РАН. 2012в. № 2. С. 21–24.
- Круглова Н.Н. Выявление критической стадии автономности зародыша пшеницы в культуре *in vitro* // Изв. Уфим. науч. центра РАН. 2013. № 1. С. 42–45.
- Круглова Н.Н. Выявление автономности зародыша пшеницы как этап разработки экспресс-диагностической биотехнологии получения засухоустойчивых образцов // Перм. аграр. вестн. 2014. № 1 (5). С. 38–43.
- Круглова Н.Н. Органогенез злаков на ранних этапах онтогенеза *in vivo* как структурная основа их экспериментальных исследований *in vitro* // Экобиотех. 2019. Т. 2. № 1. С. 36–50.
- Круглова Н.Н., Катасонова А.А. Незрелый зародыш пшеницы как морфогенетически компетентный эксплант // Физиол. биохим. культ. раст. 2009. Т. 41. № 2. С. 124–131.
- Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Регенерация пшеницы *in vitro* и *ex vitro*: цито-гистологические аспекты. Уфа: Гилем, 2011. 124 с.
- Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е., Веселов Д.С. Абсцизовая кислота в системах культуры *in vitro* эксплантов // Изв. Уфим. науч. центра РАН. 2018а. № 2. С. 55–60.
- Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е., Веселов Д.С. Критическая стадия автономности зародыша пшеницы *in planta* // Биомика. 2018б. Т. 10. № 1. С. 1–6.
- Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е., Веселов Д.С. Участие абсцизовой кислоты в стимулировании соматического эмбриогенеза растений *in vitro* // Успехи соврем. биол. 2018в. Т. 138. № 5. С. 516–528.
- Лукьянюк С.Ф. Разработка приемов *in vitro* для получения гаплоидов ячменя и тритикале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИОГен АН СССР, 1983. 18 с.
- Медведев С.С. Механизмы формирования и физическая роль полярности в растениях // Физиол. раст. 2012. Т. 59. № 4. С. 543–556.
- Медведев С.С., Шарова Е.И. Биология развития растений. Т. 1. Начала биологии развития растений. Фитогормоны. СПб.: СПбГУ, 2011. 253 с.
- Обручева Н.В. Переход от гормональной к негормональной регуляции на примере выхода семян из покоя и запуска прорастания // Физиол. раст. 2012. Т. 59. № 4. С. 591–600.
- Обручева Н.В. Гормональная регуляция в онтогенезе плодов у растений // Онтогенез. 2014. Т. 45. № 1. С. 14–27.
- Основы эмбриогенеза злаков / Ред. М.С. Яковлев. Киев: Наукова думка, 1991. 176 с.
- Поддубная-Арнольди В.А. Цитоэмбриологическая характеристика семейства злаковых // Бюл. Гл. Ботан. сада АН СССР. 1978. № 109. С. 57–60.

- Поддубная-Арнольди В.А.* Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М.: Наука, 1982. 351 с.
- Сельдимирова О.А., Безрукова М.В., Галин И.Р. и др.* Влияние 24-эпибрасинолида на формирование, ростовые показатели и регенерационную способность каллусов *in vitro* контрастных по засухоустойчивости сортов пшеницы // Физиол. раст. 2017а. Т. 64. № 6. С. 461–472.
- Сельдимирова О.А., Галин И.Р., Круглова Н.Н., Веселов Д.С.* Распределение ИУК и АБК в развивающихся зародышах пшеницы *in vivo* // Изв. Уфим. науч. центра РАН. 2017б. № 3 (1). С. 114–118.
- Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н., Титова Г.Е., Батыгина Т.Б.* Сравнительный ультраструктурный анализ формирующихся микроспориальных эмбрионов *in vitro* и зиготических зародышей *in vivo* пшеницы как основа понимания цитофизиологических аспектов их развития // Онтогенез. 2017в. Т. 48. № 3. С. 220–233.
- Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н., Галин И.Р., Веселов Д.С.* Сравнительная оценка уровня ИУК, АБК и цитокининов в эмбриогенезе *in vivo* ячменя сорта Стертое и его АБК-дефицитного мутанта AZ34 // Экобиотех. 2018а. Т. 1. № 3. С. 134–142.
- Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н., Никонов В.И.* Оценка коллекции генотипов яровой мягкой пшеницы по отзывчивости эксплантов на условия культуры *in vitro* как биотехнологического приема // Экобиотех. 2018б. Т. 1. № 2. С. 71–79.
- Смоликова Г.Н., Медведев С.С.* Фотосинтез в семенах хлороэмбриофитов // Физиол. раст. 2016. Т. 63. № 1. С. 3–16.
- Соколовская Т.Б.* Природа органов зародыша злаков: Дис. ... канд. биол. наук. Л.: БИН АН СССР, 1968. 103 с.
- Сравнительная эмбриология цветковых растений. Winteraceae – Juglandaceae / Ред. М.С. Яковлев. Л.: Наука, 1981. 264 с.
- Тахтаджян А.Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 610 с.
- Творогова В.Е., Лутова Л.А.* Генетическая регуляция зиготического эмбриогенеза у покрытосеменных растений // Физиол. раст. 2018. Т. 65. № 1. С. 3–17.
- Терехин Э.С.* Семя и семенное размножение. СПб.: Мир и семья, 1996. 376 с.
- Титова Г.Е., Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н. и др.* Феномен “сиамских зародышей” у злаков *in vivo* и *in vitro*: кливажная полиэмбриония и фасциации // Онтогенез. 2016. Т. 47. № 3. С. 152–169.
- Цвелев Н.Н.* Проблемы теоретической морфологии и эволюции высших растений: сборник избранных трудов / Ред. Д.В. Гельтман. М.–СПб.: КМК, 2005. 407 с.
- Чеботарь А.А.* Эмбриология кукурузы. Кишинев: Штиинца, 1972. 384 с.
- Ченцов Ю.С.* Введение в клеточную биологию. М.: Академкнига, 2004. 495 с.
- Шамров И.И.* Эмбриогения // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 2. Семя / Ред. Т.Б. Батыгина. СПб.: Мир и семья, 1997. С. 297–307.
- Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 2. Семя / Ред. Т.Б. Батыгина. СПб.: Мир и семья, 1997. 824 с.
- Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции / Ред. Т.Б. Батыгина. СПб.: Мир и семья, 2000. 652 с.
- Яковлев М.С.* Опыт построения системы злаков на основе морфологии зародыша и структуры эндосперма: Дис. ... д-ра биол. наук. Л.: БИН АН СССР, 1946. 313 с.
- Яковлев М.С.* Структура эндосперма и зародыша злаков как систематический признак // Тр. БИН АН СССР. Сер. VII. 1950. № 1. С. 121–218.
- Яковлев М.С.* Сравнительная эмбриология цветковых растений. Winteraceae – Juglandaceae. Л.: Наука, 1981. 264 с.
- Altamura M.M., Della Rovere F., Fattorini L. et al.* Recent advances on genetic and physiological bases of *in vitro* somatic embryo formation // *In vitro* embryogenesis in higher plants / Eds M.A. Germana, M. Lambardi. N.Y.: Springer, 2016. P. 47–85.
- Bai B., Su Y.H., Yuan J. et al.* Induction of somatic embryos in *Arabidopsis* requires local *YUCCA* expression mediated by the down-regulation of ethylene biosynthesis // Mol. Plant. 2013. V. 6. P. 1247–1260.
- Batygina T.B.* On the possibility of separation of a new type of embryogenesis in Angiospermae // Rev. Cytol. Biol. Veg. 1969. V. 32. P. 335–341.
- Batygina T.B.* Integrity and reliability system in ontogenesis and evolution // Intern. J. Plant Reprod. Biol. 2012. V. 4. P. 107–120.
- Bethke P.C., Fath A., Spiegel Y.N. et al.* Abscisic acid, gibberellin and cell viability in cereal aleurone // Euphytica. 2002. V. 126. P. 3–11.
- Bielach A., Duclercq J., Marhavy P., Benkova E.* Genetic approach towards the identification of auxin–cytokinin crosstalk components involved in root development // Phil. Trans. R. Soc. B. 2012. V. 367. P. 1469–1478.
- Bonet F.J., Olmedilla A.* Structural changes during early embryogenesis in wheat pollen // Protoplasma. 2000. V. 211. P. 94–102.
- Bouamama B., Salem A.B., Youssef F.B. et al.* Somatic embryogenesis and organogenesis from mature caryopses of North African barley accession “Kerkeni” (*Hordeum vulgare* L.) // *In Vitro* Cell. Dev. Biol. Plant. 2011. V. 47. P. 321–327.
- Brown W.* The epiblast and coleoptile of the grass embryo // Bull. Torrey Bot. Club. 1959. V. 86. P. 13–16.
- Brown W.* The morphology of grass embryo // Phytomorphology. 1960. V. 10. P. 215–233.
- Brown W.* The grass embryo – a rebuttal // Phytomorphology. 1965. V. 15. P. 274–284.
- Campos-Rivero G., Osorio-Montalvo P., Sanches-Borges R. et al.* Plant hormone signaling in flowering: An epigenetic point of view // J. Plant Physiol. 2017. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2017.03.018>
- Capron A., Chatfield S., Provart N., Berleth T.* Embryogenesis: pattern formation from a single cell // The Arabidopsis Book. Rockville, MD: The American Society of Plant Biologists, 2009. P. 1–28.

- Caredda S., Doncoeur C., Devaux P. et al. Plastid differentiation during androgenesis in albino and non-albino producing cultivars of barley (*Hordeum vulgare* L.) // Sex. Plant Reprod. 2000. V. 13. P. 95–104.
- Chaumont F., Tyerman S.D. Aquaporins: highly regulated channels controlling plant water relations // Plant Physiol. 2014. V. 164. P. 1600–1618.
- Chen D., Ren Y., Deng Y. et al. Auxin polar transport is essential for the development of zygote and embryo in *Nicotiana tabacum* L. and correlated with ABPI and PM H⁺-ATPase activities // J. Exp. Bot. 2010. V. 61. P. 1853–1867.
- Cheng Y., Dai X., Zhao Y. Auxin synthesized by the YUCCA flavin monooxygenases is essential for embryogenesis and leaf formation in *Arabidopsis* // Plant Cell. 2007. V. 19. P. 2430–2439.
- Cutler S.R., Rodriguez P.L., Finkelstein R.R. et al. Abscisic acid: emergence of a core signaling network // Ann. Rev. Plant Biol. 2010. V. 61. P. 651–679.
- D'Angeli S., Falasca G., Matteucci M., Altamura M.M. Cold perception and gene expression differ in *Olea europaea* seed coat and embryo during drupe cold acclimation // New Phytol. 2013. V. 197. P. 123–138.
- Delporte F., Pretova A., du Jardin P., Watillon B. Morphology and genotype dependence of *in vitro* morphogenesis in mature embryo cultures of wheat // Protoplasma. 2014. V. 251. P. 1455–1470.
- Du H., Wu N., Fu J. et al. A GH3 family member, OsGH3-2, modulates auxin and abscisic acid levels and differentially affects drought and cold tolerance in rice // J. Exp. Bot. 2012. V. 63. P. 6467–6480.
- Eames A.J. Morphology of the angiosperms. N.Y., Toronto, L.: McGrawhill, 1961. 518 p.
- Eisenberg A.J., Mascarenhas J.P. Abscisic acid and the regulation of synthesis of specific seed proteins and their messenger RNAs during culture of soybean embryos // Planta. 1985. V. 166. P. 505–514.
- Elhiti M., Stasolla C. The use of zygotic embryos as explants for *in vitro* propagation: an overview // Meth. Mol. Biol. 2011. V. 710. P. 229–255.
- El-Showk S., Ruonala R., Helariutta Y. Crossing paths: cytokinin signaling and crosstalk // Development. 2013. V. 140. P. 1373–1383.
- Embryology of angiosperms / Ed. B.M. Johri. Berlin, Heidelberg, N.Y., Tokyo: Springer-Verlag, 1984. 567 p.
- Feher A. Somatic embryogenesis – stress-induced remodeling of plant cell fate // Biochim. Biophys. Acta. 2015. V. 1849. P. 385–402.
- Finkelstein R.R. The role of hormones during seed development and germination // Plant hormones biosynthesis, signal transduction, action / Ed. P.J. Davies. Dordrecht, Heidelberg, L., N.Y.: Springer, 2010. P. 549–573.
- Fischer C., Neuhaus G. Influence of auxin on the establishment of bilateral symmetry in monocots // Plant J. 1996. V. 9. P. 659–669.
- Fischer C., Speth V., Fleig-Eberenz S., Neuhaus G. Induction of zygotic polyembryos in wheat: influence of auxin polar transport // Plant Cell. 1997. V. 9. P. 1767–1780.
- Fischer-Iglesias C., Sundberg B., Neuhaus G., Jones A.M. Auxin distribution and transport during embryonic pattern formation in wheat // Plant J. 2001. V. 26. P. 115–129.
- Forestan C., Meda S., Varotto S. ZmPIN1-mediated auxin transport is related to cellular differentiation during maize embryogenesis and endosperm development // Plant Physiol. 2010. V. 152. P. 1373–1390.
- Friml J., Vieten A., Sauer M. et al. Efflux-dependent auxin gradients establish the apical-basal axis of *Arabidopsis* // Nature. 2003. V. 426. P. 147–153.
- Gawronska H., Burza W., Bolesta E., Malepszy S. Zygotic and somatic embryos of cucumber (*Cucumis sativus* L.) substantially differ in their levels of abscisic acid // Plant Sci. 2000. V. 157. P. 129–137.
- Gazzarini S., Tsuchiya Y., Lumba S. et al. The transcription factor *FUSCA3* controls developmental timing in *Arabidopsis* through the hormones gibberellin and abscisic acid // Dev. Cell. 2004. V. 7. P. 373–385.
- Goralski G., Rozier F., Matthys-Rochon E., Przywara L. Cytological features of various microspore derivatives appearing during culture of isolated maize microspores // Acta Biol. Cracov. Bot. 2005. V. 47. P. 75–83.
- Guignard J.L. Recherches sur l'embryogenie des graminées; rapports des graminées avec les autres monocotylédones // Ann. Sci. Nat. Bot. 1961. V. 12. P. 491–610.
- Guignard J.L., Mestre J.C. L'embryon des graminées // Phytomorphology. 1971. V. 20. P. 190–197.
- Guttenberg H. Gründzuge der Histogenese von höherer Pflanzen. I. Die Angiospermen. Handb. Pflanzenanat. Berlin: Gebrüder Bornträger, 1960. 315 s.
- Hamann T. The role of auxin in apical-basal pattern formation during *Arabidopsis* embryogenesis // J. Plant Growth Regul. 2001. V. 20. P. 292–299.
- Harada J.J., Belmonte M.F., Kwong R.W. Plant embryogenesis (zygotic and somatic) // Encyclopedia of Life Sciences. Chichester: John Wiley & Sons Ltd, 2010. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0002042.pub2>
- Hess J.R., Carman J.G., Banowitz G.M. Hormones in wheat kernels during embryony // J. Plant Physiol. 2002. V. 159. P. 379–386.
- Horstman A., Bemer M., Boutilier K. A transcriptional view on somatic embryogenesis // Regeneration. 2017. V. 4. P. 201–216.
- Jenik P.D., Barton M.K. Surge and destroy: the role of auxin in plant embryogenesis // Development. 2005. V. 132. P. 3577–3585.
- Jenik P.D., Gillmor C.S., Lukowitz W. Embryonic patterning in *Arabidopsis thaliana* // Ann. Rev. Cell Dev. Biol. 2007. V. 23. P. 207–236.
- Jimenez V.M. Involvement of plant hormones and plant growth regulators on *in vitro* somatic embryogenesis // Plant Growth Regul. 2005. V. 47. P. 91–110.
- Jones R.J., Brenner M.L. Distribution of abscisic acid in maize kernel during grain filling // Plant Physiol. 1987. V. 83. P. 905–909.
- Jurgens G. Apical-basal pattern formation in *Arabidopsis* embryogenesis // EMBO J. 2001. V. 20. P. 3609–3616.
- Kawakami N., Miyake Y., Noda K. ABA insensitivity and low ABA levels during seed development of non-dormant wheat mutants // J. Exp. Bot. 1997. V. 48. P. 1415–1421.
- Kumlehn J., Lorz H., Kranz E. Differentiation of isolated wheat zygotes into embryos and normal plants // Planta. 1998. V. 205. P. 327–333.

- Lian G., Ding Z., Wang Q. et al. Origins and evolution of WUSCHEL-related homeobox protein family in plant kingdom // *Sci. World J.* 2014. P. e534140.
- Mahdavi-Darvari F., Noor N., Ismanizan I. Epigenetic regulation and gene markers as signals of early somatic embryogenesis // *Plant Cell Tiss. Org. Cult.* 2015. V. 120. P. 407–422.
- Maraschin S.F., Vennik M., Lamers G.E.M. et al. Time-lapse tracking of barley androgenesis reveals position determined cell death within pro-embryos // *Planta.* 2005. V. 220. P. 531–540.
- Meinke D.W. Seed development in *Arabidopsis thaliana* // *Arabidopsis* / Eds E.M. Meyerowitz, C.R. Somerville. N.Y.: Cold Spring Harbor Lab. Press, 1994. P. 253–295.
- Methods in molecular biology. V. 427. Plant Embryogenesis / Eds M.E. Suarez, P.V. Bozhkov. Totowa, N.Y.: Humana Press, 2008. 184 p.
- Miransaria M., Smith D.L. Plant hormones and seed germination // *Env. Exp. Bot.* 2014. V. 99. P. 110–121.
- Möller B., Weijers D. Auxin control of embryo patterning // *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.* 2009. V. 1. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a001545>
- Muller B., Sheen J. Cytokinin and auxin interaction in root stem – cell specification during early embryogenesis // *Nature.* 2008. V. 453. P. 1094–1097.
- Nambara E., Okamoto M., Tatematsu K. et al. Abscisic acid and the control of seed dormancy and germination // *Seed Sci. Research.* 2010. V. 20. P. 55–67.
- Norstog K. Early development of the barley embryo: fine structure // *Am. J. Bot.* 1972. V. 59. P. 123–132.
- Park S., Harada J.J. *Arabidopsis* embryogenesis // *Meth. Mol. Biol.* 2008. V. 427. P. 3–16.
- Petrašek J., Friml J. Auxin transport routes in plant development // *Development.* 2009. V. 136. P. 2675–2688.
- Phytohormones and abiotic stress tolerance in plants / Eds N.A. Khan, R. Nazar, N. Iqbal, N.A. Anjum. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2012. 306 p.
- Plant embryo culture: methods and protocols / Eds T.A. Thorpe, E.C. Yeung. N.Y., L., Dordrecht, Heidelberg: Springer, 2011. 377 p.
- Plant embryogenesis / Ed. T.A. Thorpe. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1995. 344 p.
- Plant hormones: biosynthesis, signal transduction, action / Ed. P.J. Davies. Dordrecht, Heidelberg, L., N.Y.: Springer, 2010. 802 p.
- Polar auxin transport / Eds R. Chen, F. Baluska. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2013. 343 p.
- Przetakiewicz A., Orczyk W., Nadolska-Orczyk A. The effect of auxin on plant regeneration of wheat, barley and triticale // *Plant Cell Tiss. Organ. Cult.* 2003. V. 73. P. 245–256.
- Puthur J.T., Shackira A.M., Saradhi P.P., Bartels D. Chloroembryos: a unique photosynthesis system // *J. Plant Physiol.* 2013. V. 170. P. 1131–1138.
- Qureshi J.A., Kartha K.K., Abrams S.R. et al. Modulation of somatic embryogenesis in early and late stage embryos of wheat (*Triticum aestivum* L.) under the influence of (±)-abscisic acid and its analogs // *Plant Cell Tiss. Org. Cult.* 1989. V. 18. P. 55–69.
- Rademacher E.H., Lokerse A.S., Schlereth A. et al. Different auxin response machineries control distinct cell fates in the early plant embryo // *Dev. Cell.* 2012. V. 22. P. 211–222.
- Raghavan V. Experimental embryogenesis in vascular plants. L.: Acad. Press, 1976. 603 p.
- Raghavan V. Molecular embryology of flowering plants. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1997. 565 p.
- Rai M.K., Shekhawat N.S., Gupta A.K. et al. The role of abscisic acid in plant tissue culture: a review of recent progress // *Plant Cell Tiss. Org. Cult.* 2011. V. 106. P. 179–190.
- Ribnicky D.M., Cohen J.D., Hu W.S., Cooke T.J. An auxin surge following fertilization in carrots: a mechanism for regulating plant totipotency // *Planta.* 2001. V. 214. P. 505–509.
- Rivin C.J., Grudt T. Abscisic acid and the developmental regulation of embryo storage proteins in maize // *Plant Physiol.* 1991. V. 95. P. 358–365.
- Robert H.S., Khaitova L.C., Mroue S. et al. The importance of localized auxin production for morphogenesis of reproductive organs and embryos in *Arabidopsis* // *J. Exp. Bot.* 2015. V. 66. P. 5029–5042.
- Rostami H., Giri A., Nejad A.S.M., Moslem A. Optimization of multiple shoot induction and plant regeneration in Indian barley (*Hordeum vulgare*) cultivars using mature embryos // *Saudi J. Biol. Sci.* 2013. V. 20. P. 251–255.
- Russell S.D. Fine structure of megagametophyte development in *Zea mays* L. // *Canad. J. Bot.* 1979. V. 57. P. 1093–1110.
- Ruzicka K., Simaskova M., Duclercq J. et al. Cytokinin regulates root meristem activity via modulation of the polar auxin transport // *PNAS.* 2009. V. 106. P. 4284–4289.
- Sauer M., Friml J. Visualization of auxin gradients in embryogenesis // *Meth. Mol. Biol.* 2008. V. 427. P. 137–144.
- Schaller G.E., Bishopp A., Kieber J.J. The yin-yang of hormones: cytokinin and auxin interactions in plant development // *Plant Cell.* 2015. V. 27. P. 44–63.
- Schuster Ch., Gaillochet Ch., Medzihradsky A. et al. A regulatory framework for shoot stem cell control integrating metabolic, transcriptional, and phytohormone signals // *Dev. Cell.* 2014. V. 28. P. 438–449.
- Seldimirova O.A., Kudoyarova G.R., Kruglova N.N. et al. Changes in distribution of zeatin and indole-3-acetic acid in cells during callus induction and organogenesis *in vitro* in immature embryo culture of wheat // *In Vitro Cell. Dev. Biol. Plant.* 2016. V. 52. P. 251–264.
- Sharma H.C., Gill B.C. Effect of embryo age and culture media on plant growth and vernalization response in winter wheat // *Euphytica.* 1982. V. 31. P. 629–634.
- Slesak H., Goralski G., Pawłowska H. et al. The effect of genotype on a barley scutella culture. Histological aspects // *Cent. Eur. J. Biol.* 2013. V. 8. P. 30–37.
- Somatic embryogenesis: fundamental aspects and applications / Eds V. Loyola-Vargas, N. Ochoa-Alejo. Cham: Springer, 2016. 506 p.
- Soueges R. Embryogenie des graminées, developpement de l'embryon chez le *Poa annua* L. // *Compt. Rend. Held. Sea. Acad. Sci.* 1924. V. 178. P. 1307–1310.
- Souter M., Lindsey K. Polarity and signaling in plant embryogenesis // *J. Exp. Bot.* 2000. V. 51. P. 971–983.

- Su Y.H., Zhao X.Y., Liu Y.B. et al. Auxin-induced *WUS* expression is essential for embryonic stem cell renewal during somatic embryogenesis in *Arabidopsis* // *Plant J.* 2009. V. 59. P. 448–460.
- Su Y.H., Liu Y.B., Zhang X.S. Auxin–cytokinin interaction regulates meristem development // *Mol. Plant.* 2011. V. 4. P. 616–625.
- Suzuki T., Matsuura T., Kawakami N., Noda K. Accumulation and leakage of abscisic acid during embryo development and seed dormancy in wheat // *Plant Growth Regul.* 2000. V. 30. P. 253–260.
- Symons S.J., Angold R.E., Black M.A., Chapman J.M. Changes in the growth capacity of the developing wheat embryo // *J. Exp. Bot.* 1983. V. 34. P. 1541–1550.
- Szemenyei H., Hannon M., Long J.A. *TOPLESS* mediates auxin-dependent transcriptional repression during *Arabidopsis* embryogenesis // *Science.* 2008. V. 319. P. 1384–1386.
- Trewavas A. Information, noise and communication: thresholds as controlling elements in development // *Biocommunication of plants. Signaling and communication in plants* / Eds G. Witzany, F. Baluška. V. 14. Berlin, Heidelberg: Springer, 2012. P. 11–35.
- Ueda M., Zhang Zh., Laux Th. Transcriptional activation of *Arabidopsis* axis patterning genes *WOX8/9* links zygote polarity to embryo development // *Dev. Cell.* 2011. V. 20. P. 264–270.
- Wani Sh., Kumar V., Shriram V., Sah S.K. Phytohormones and their metabolic engineering for abiotic stress tolerance in crop plants // *Crop J.* 2016. V. 4. P. 162–176.
- Wendrich J.R., Möller B.K., Uddin B. et al. A set of domain-specific markers in the *Arabidopsis* embryo // *Plant Reprod.* 2015. V. 28. P. 153–160.
- Willemsen V., Scheres B. Mechanisms of pattern formation in plant embryogenesis // *Ann. Rev. Genet.* 2004. V. 38. P. 587–614.
- Williamson J.D., Quatrano R.S., Cuming A.C. Em polypeptide and its messenger RNA levels are modulated by abscisic acid during embryogenesis in wheat // *Eur. J. Biochem.* 1985. V. 152. P. 501–507.
- Winkelmann T. Somatic versus zygotic embryogenesis: learning from seeds // *Meth. Mol. Biol.* 2016. V. 1359. P. 25–46.
- Wu K., Wang J., Kong Z., Ma Z.-Q. Characterization of a single recessive yield trait mutant with elevated endogenous ABA concentration and deformed grains, spikelets and leaves // *Plant Sci.* 2011. V. 180. P. 306–312.
- Zhang W., Wang X., Fan R. et al. Effects of inter-culture, arabinogalactan proteins, and hydrogen peroxide on the plant regeneration of wheat immature embryos // *J. Integr. Agricult.* 2015. V. 14. P. 11–19.
- Zhao J., Zhou C., Yang H.Y. Isolation and *in vitro* culture of zygotes and central cells of *Oryza sativa* L. // *Plant Cell Repts.* 2000. V. 19. P. 321–326.
- Zhao S., Jiang Q., Ma J. et al. Characterization and expression analysis of *WOX5* genes from wheat and its relatives // *Gene.* 2014. V. 537. P. 63–69.
- Zhao S., Jiang Q., Ma J. et al. Characterization and expression analysis of *WOX2* homeodomain transcription factor in *Aegilops tauschii* // *Genet. Mol. Biol.* 2015. V. 38. P. 79–85.
- Zocchi G., de Nisi P. Physiological and biochemical mechanisms involved in the response to abscisic acid in maize coleoptiles // *Plant Cell Physiol.* 1996. V. 37. P. 840–846.

Structural Features and Hormonal Regulation of the Zygotic Embryogenesis in Cereals

N. N. Kruglova^a, *, O. A. Seldimirova^a, A. E. Zinatullina^a

^aUfa Institute of biology of UFRC RAS, Ufa, Russia

*e-mail: kruglova@anrb.ru

Received December 04, 2018

Revised March 5, 2019

Accepted March 5, 2019

Based on the analysis of the data of plant descriptive embryology, the unique structural features of the formation and development of cereal zygotic embryos at the phase of blastomerization as well as the phase of organogenesis, according to Graminad-type of embryogenesis, are considered. Different opinions on the morphology of specific organs of cereal mature embryos are given. The role of a number of leading endogenous hormones (auxins, cytokinins, ABA) in the regulation of the formation and development of cereal zygotic embryos is discussed. It is emphasized that hormonal and other experimental studies of cereal zygotic embryogenesis should be carried out on the basis of data on the structural features of the status of the studied embryos at a particular developmental stage from the position of plant descriptive embryology.

Keywords: zygotic embryogenesis, zygotic embryo, phytohormones, cereals