

УДК 633.16:57.085.23:57

DOI: 10.31040/2222-8349-2023-0-3-12-17

Обзор

ЧАСТНЫЕ И ОБЩИЕ КРИТИЧЕСКИЕ ПЕРИОДЫ В ОНТОГЕНЕЗЕ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

© Н.Н. Круглова

Онтогенез как единый процесс формирования и развития особи со всеми специфическими органами до настоящего времени остается сложнейшей фундаментальной проблемой биологии развития различных организмов, включая цветковые растения. Отдельное место в решении этой проблемы занимает разработка концепции критических периодов в онтогенезе особи. Перспективным методологическим подходом при разработке этой концепции является выделение в онтогенезе как частных, так и общих критических периодов. В данной обзорной статье на основании литературных и собственных данных рассмотрено обоснование выделения таких критических периодов в онтогенезе цветковых растений. Дан анализ исследований, результаты которых можно связать с выявлением частных критических периодов в онтогенезе растений на клеточном, тканевом и органном уровнях на основании критериев: (1) особая чувствительность клетки, ткани и органа к действию внешних стрессовых факторов; (2) структурно-функциональные перестройки развивающегося органа. Общие периоды, критические для всей особи, изучаются с позиции сопряженности органообразовательных процессов в онтогенезе растений, в частности, этапов органогенеза и соответствующих им фенологических фаз. Отдельное место занимают исследования общих для всего организма критических периодов, приходящихся на эмбриогенез – самый ранний этап онтогенеза, когда весь организм представлен зародышем. Проанализированы имеющиеся в литературе критерии выделения критических стадий эмбриогенеза: (1) повышенная чувствительность зародыша к внешним и внутренним неблагоприятным воздействиям; (2) смена структурно-функциональных характеристик зародыша и окружающих его тканей семени; (3) автономность незрелого зародыша, способного завершить эмбриогенез вне материнского организма (плода, семени), с формированием нормального растения; (4) возможность переключения программы развития зародыша на альтернативные пути.

Ключевые слова: онтогенез, критические периоды развития, цветковые растения.

Онтогенез как единый процесс формирования и развития особи со всеми специфическими органами до настоящего времени остается сложнейшей фундаментальной проблемой биологии развития различных организмов, включая цветковые растения (по [1]). Отдельное место в решении этой проблемы занимает разработка концепции критических периодов (стадий, фаз) в онтогенезе. Этот вопрос на примере животных был детально изучен П.Г. Светловым [2], предложившим выделять в онтогенезе этих организмов как частные, так и общие критические периоды. Такой методологический подход может оказаться действенным и по отношению к изучению критических периодов развития цветковых растений. Более того, само понятие «критический период» было предложено при исследовании именно растений для обозначения периодов развития, когда растение наиболее чувствительно к действию неблагоприятных факторов внешней среды (Броунов, 1897, по [1]).

Цель данного краткого обзора – на примере литературных и собственных данных проанализировать обоснование выделения частных и общих критических периодов в онтогенезе цветковых растений.

Частные критические периоды в развитии растений. Под частными критическими периодами П.Г. Светлов [2] понимал такие периоды, свойственные для клетки, ткани, органа животных. В литературе представлены исследования, результаты которых можно связать с выявлением частных критических периодов в онтогенезе растений на клеточном, тканевом и органном уровнях, хотя сами авторы, как правило, это понятие не применяют.

Ряд работ можно оценить как исследование частных критических периодов растений на клеточном уровне. Этот вопрос хорошо изучен для злаков в отношении микроспороцитов как спорогенных клеток пыльника, находящихся

в критическом периоде – мейозе – при действии повышенных температур воздуха. Так, экстремальное температурное воздействие на микроспороциты ячменя во время мейоза приводило к прекращению биосинтеза ауксинов в этих клетках, остановке экспрессии генов, участвующих в репликации ДНК, в отдельных случаях – блокированию мейотического деления. Установлено, что микроспороциты пшеницы особенно чувствительны к высоким температурам во время таких фаз мейоза, как интерфаза и лептотена (по [3]). Для злаков достаточно убедительно показан еще один критический период развития спорогенных клеток пыльника, который соответствует митозу микроспор. Так, установлено, что стрессовая обработка высокой температурой пыльников риса, содержащих митотически делящиеся микроспоры, приводила к снижению жизнеспособности пыльцы и/или нарушению ее способности прорасти на рыльце. Выявлена особая уязвимость митоза микроспор ряда злаков к дефициту воды (по [3]).

Частные критические периоды на тканевом уровне выявлены, например, в развитии эндосперма – гетерогенной ткани, служащей не только источником питания зародыша, но и через гормональные сигнальные пути, посредством биохимических, транскрипционных и эпигенетических факторов – одним из регуляторов развития зародыша. Несмотря на то, что на основании молекулярно-генетического анализа ряда мутантов *Arabidopsis thaliana* высказывается мнение о том, что развитие зародыша и развитие эндосперма достаточно независимы [4], в более ранних работах (например, [5]) утверждается, что в развитии эндосперма у этого растения период клеткообразования можно выделить как критический, тесно связанный с развитием зародыша. Это подтверждается многочисленными исследованиями, например, злаков. Хорошо установлено, что вызванные воздействием внешних стрессовых факторов нарушения синтеза и притока запасных веществ, особенно крахмала, на определенных критических стадиях эндоспермогенеза приводят к аномалиям развития зародыша и как итог – щуплости зерновки. Повышенные температуры воздуха приводили к аномалиям дифференциации тапетума в пыльниках риса, пшеницы и ячменя, вплоть до дегенерации этой ткани, приводившей в конечном счете к стерильности пыльцы (по [6]).

Данные по выявлению частных критических периодов в развитии органов растений в

литературе представлены в гораздо большем количестве. Так, цикл работ И.И. Шамрова с соавт. (обобщение: [7]) посвящен изучению критических стадий развития генеративного органа цветка – семязачатка. На основании морфогенетических и морфофизиологических корреляций критическими стадиями авторы называют относительно короткие отрезки времени, связанные со структурно-функциональными перестройками семязачатка. Как полагают исследователи, при определении критических стадий большое значение имеет динамика накопления белков и углеводов в отдельных тканях семязачатка. Сопоставление гистохимических реакций с морфологическими изменениями позволяет оценить темпы дифференциации и функциональную активность разных типов тканей, уточнить последовательность развития семязачатка. Авторы предлагают выделять как общие стадии развития семязачатков, отражающие общие принципы организации этих структур и указывающие на пространственно-временную детерминацию их основных элементов, так и специфические стадии, указывающие на принадлежность семязачатка к определенному типу; при этом одни и те же специфические стадии развития семязачатков данного типа могут отличаться у разных таксонов, а виды с различными типами семязачатка могут иметь одни и те же специфические стадии.

Еще один пример частного критического периода в онтогенезе растений можно видеть при оценке развития другого генеративного органа цветка – пыльника

При такой системе размножения, как андроклиния (или, в другой терминологии, андрогенез *in vitro*) в некоторых компетентных спорогенных клетках пыльника под действием внешних стрессовых факторов происходит прекращение развития с обычного для естественных условий гаметофитного пути на принципиально иной – спорофитный, ведущий к формированию полноценных растений-регенерантов [8]. Для объяснения биологического феномена андроклинии была предложена концепция критического периода развития пыльника, характеризующегося повышенной чувствительностью к действию внешнего стрессового фактора [1]. Эта концепция получила экспериментальное подтверждение в цикле работ, выполненных на пшенице (обобщения: [9, 10]). Выявлено, в частности, что критический период развития пыльника соответствует фазе сильнова-

куолизированной микроспоры в генезисе спорогенных клеток. Как полагают авторы, морфогенетическая компетентность к переключению развития на спорофитный путь морфогенеза определяется структурной организацией такой микроспоры, главным образом наличием крупной центральной вакуоли, что определяет ее повышенную чувствительность к стрессовому воздействию. Отметим, что такой критерий выделения критического периода в развитии пыльника как органа сопряжен с выделением критического периода в развитии микроспоры как клетки. Кроме того, важно подчеркнуть принципиальное сходство строения микроспоры со структурой зрелой вакуолизированной яйцеклетки большинства цветковых растений. Это подтверждает концепцию сродства в морфологии инициальных клеток при различных системах репродукции растений [1].

Несколько иное понимание проблемы критических периодов в онтогенезе хлебных злаков в отношении пыльников представлено в обзорной работе [11]. Как полагают авторы, репродуктивная стадия в целом сама по себе уже является критическим периодом в онтогенезе растений, поскольку напрямую связана с формированием и развитием новой особи; при этом именно пыльники наиболее чувствительны к воздействию стрессовых абиотических факторов (подробнее: [12]).

Общие критические периоды в развитии растений. П.Г. Светлов [2] выделял и критические периоды онтогенеза, общие для всего организма. Разработке этого вопроса посвящена обширная литература, преимущественно отечественная.

Общие периоды, критические для всей особи, активно изучаются с позиции сопряженности органообразовательных (морфологических и морфогенетических) процессов в онтогенезе растений. Для злаков этот вопрос детально исследован на примере этапов органогенеза и соответствующих им фенологических фаз. Так, показано, что потеря урожая зерна пшеницы во многом зависит от действия неблагоприятных факторов и их длительности, когда растение находится в фенофазе кушения (сопряжено с заложением колосков в колосе), фенофазе трубкования (сопряжено с заложением цветков в колоске), фенофазе цветения (сопряжено с процессами опыления и оплодотворения), фенофазе молочной спелости (сопряжено с ранним развитием зародыша) [13].

В литературе проанализированы также и общие для всего организма критические периоды, происходящие во время эмбриогенеза, т.е. на том этапе раннего онтогенеза, когда весь организм представлен зародышем. Иначе говоря, формирование и развитие зародыша (эмбриогенез) можно расценивать как ранний этап онтогенеза особи [14, 15]. Высказано мнение, что уже образование зиготы при такой системе размножения, как амфимиксис, представляет собой начальную фазу онтогенеза – одноклеточный зародыш [1].

На примере представителей различных отделов и семейств цветковых растений хорошо установлено, что эмбриогенез представляет собой единый процесс, в результате которого из инициальной тотипотентной клетки – зиготы – формируется зрелый зародыш со всеми свойственными ему специфическими органами [1, 16, 17]. Установлено также, что развитие зародыша подчиняется определенным паттернам клеточных делений согласно так называемым эмбриогенетическим законам (закон происхождения, закон чисел, закон расположения, закон назначения, закон экономии, закон критической массы) (по: [1]). Результаты молекулярно-генетических исследований [18, 19] подтверждают сложную интегративную сущность эмбриогенеза растений.

В то же время в ходе развития зародыша цветковых растений как единого процесса ряд авторов выделяют взаимосвязанные стадии, которые различаются по продолжительности, морфофизиологическим параметрам, структурно-функциональным показателям, а в целом – по значению для дальнейшего развития зародыша. Выделение стадий эмбриогенеза однодольных растений, например, злаков, отражено в работах [20–23], стадии эмбриогенеза двудольных, например, *Arabidopsis thaliana*, приведены в работах [24, 25].

Предложенные в литературе периодизации эмбриогенеза цветковых растений различаются критериями выделения стадий развития зародыша (время после опыления, морфометрический параметр длины зародыша, количество клеток зародыша, закладка и дифференциация тех или иных органов, экспрессия транскрипционных факторов и других специфических генов и др.). Важно, однако, подчеркнуть, что в целом в таких периодизациях находит отражение пульсирующий характер развития зародыша как динамической системы [1].

Ряд исследователей расценивают некоторые стадии эмбриогенеза растений как критические. Поскольку подробный анализ этой проблемы представлен в цикле экспериментальных и обзорных работ по злакам [26–34], только кратко отметим имеющиеся в литературе критерии выделения таких критических стадий, общих для всего организма – развивающегося зародыша: (1) повышенная чувствительность зародыша к внешним и внутренним неблагоприятным воздействиям; (2) смена структурно-функциональных характеристик зародыша и окружающих его тканей семени; (3) автономность как особое морфофизиологическое и структурно-функциональное состояние развивающегося зародыша, способного к саморегуляции независимо от окружающих материнских тканей и способного завершить эмбриогенез вне материнского организма (плода, семени), с формированием нормального растения; (4) возможность переключения программы развития зародыша на альтернативные пути (по [6, 35]).

Важно подчеркнуть, что использование зародышей во время выделенных критических стадий эмбриогенеза имеет несомненное прикладное значение. Так, зародыши хлебных злаков в некоторых критических стадиях активно используются при разработке или оптимизации биотехнологических программ в селекционных целях по созданию засухоустойчивых сортов пшеницы [36–42].

Заключение. Онтогенез растений представляет собой единый процесс формирования и развития особи со всеми свойственными специфическими органами. В то же время с методологической точки зрения в этом интегративном процессе можно выделить определенные критические периоды, частные и общие, которые различаются по продолжительности, морфофизиологическим и структурно-функциональным параметрам клетки, ткани, органа и особи в целом. Анализ представленных в литературе данных свидетельствует, что проблема частных критических периодов наиболее подробно разработана в отношении органов цветка (семяпочка, пыльник), общих критических периодов – в отношении зародыша как особи на самом раннем этапе своего онтогенеза.

Работа выполнена в рамках Государственного задания Минобрнауки России № 075-01134-23-00 по теме № 123020800002-2.

Литература

1. Батыгина Т.Б. Биология развития растений. СПб.: ДЕАН, 2014. 764 с.
2. Светлов П.Г. Теория критических периодов развития и ее значение для понимания принципов действия среды на онтогенез // Вопросы цитологии и общей физиологии. М.; Л.: АН СССР, 1960. С. 263–285.
3. Круглова Н.Н. Экспериментальное выявление засухоустойчивых генотипов хлебных злаков на основе использования пыльников как интегрированных систем: постановка проблемы // ТВАН. 2022. № 4(32). С. 106–121.
4. Smit M.E., Llavata-Peris C.I., Roosjen M. et al. Specification and regulation of vascular tissue identity in the *Arabidopsis* embryo // Development. 2020. V. 147. DOI: 10.1242/dev.186130
5. Meinke D.W. Seed development in *Arabidopsis thaliana* // Arabidopsis / E.M. Meyerowitz, C.R. Somerville (eds). Cold Spring Harbor, New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1994. P. 253–295.
6. Круглова Н.Н., Титова Г.Е., Зинатуллина А.Е. Критические стадии эмбриогенеза злаков: теоретическое и прикладное значение // Онтогенез. 2022. Т. 53. № 6. С. 437–453.
7. Шамров И.И. Семязачаток цветковых растений. Строение, функции, происхождение. М.: Т-во научных изданий КМК. 2008. 360 с.
8. Круглова Н.Н. Инновационная биотехнология андроклиной гаплоидии пшеницы на основе комплекса эмбриологических и цитофизиологических данных // Экобиотех. 2019. Т. 2. № 3. С. 232–243.
9. Батыгина Т.Б., Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю. и др. От микроспоры – к сорту. М.: Наука, 2010. 174 с.
10. Кулуев Б.Р., Круглова Н.Н., Зарипова А.А., Фархутдинов Р.Г. Основы биотехнологии растений Уфа: БашГУ, 2017. 244 с.
11. Zhang Z., Hu M., Xu W. et al. Understanding the molecular mechanism of anther development under abiotic stresses // Plant Mol. Biol. 2021. V. 105. P. 1–10.
12. Круглова Н.Н., Зинатуллина А.Е. Некоторые методологические подходы к выявлению жароустойчивых генотипов культурных растений (на примере хлебных злаков) // Успехи современной биологии. 2023. Т. 143. № 2. С. 180–191.
13. Батыгина Т.Б. Хлебное зерно: атлас. Л.: Наука, 1987. 103 с.
14. De Smet I., Lau S., Mayer U., Jurgens G. Embryogenesis – the humble beginnings of plant life // Plant J. 2010. V. 61. P. 959–970.
15. 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.
16. Kruglova N.N., Seldimirova O.A., Zinatulina A.E. Structural features and hormonal regulation of the zygotic embryogenesis in cereals // Biol. Bull. Rev. 2020. V. 10. P. 115–126.

17. Chen H., Miao Y., Wang K., Bayer M. Zygotic Embryogenesis in Flowering Plants // *Meth. Mol. Biol.* 2021. V. 2288. P. 73–88.
18. Armenta-Medina A., Gillmor C.S., Gao P. et al. Developmental and genomic architecture of plant embryogenesis: from model plant to crops // *Plant Commun.* 2020. V. 2. DOI: 10.1016/j.xplc.2020.100136
19. Pabon-Mora N., Goldman M.H.S., Smyth D.R. et al. Molecular Mechanisms of Flowering Plant Reproduction // *Front. Plant Sci.* 2022. V. 12. DOI: 10.3389/fpls.2021.828136
20. Круглова Н.Н. Периодизация эмбриогенеза пшеницы как методологический аспект биотехнологических разработок // *Известия Уфимского научного центра РАН.* 2012. № 2. С. 21–24.
21. Xiang D., Quilichini T.D., Liu Z. et al. The transcriptional landscape of polyploid wheats and their diploid ancestors during embryogenesis and grain development // *Plant Cell.* 2019. V. 31. P. 2888–2911.
22. Gao P., Quilichini T.D., Zhai C. et al. Alternative splicing dynamics and evolutionary divergence during embryogenesis in wheat species // *Plant Biotech. J.* 2021. V. 19. P. 1624–1643.
23. Зинатуллина А.Е. Периодизации зиготического эмбриогенеза злаков *in planta* и их использование в биотехнологических исследованиях *in vitro* // *Известия Уфимского научного центра РАН.* 2022. № 1. С. 60–69.
24. Smit M.E., Llavata-Peris C.I., Roosjen M. et al. Specification and regulation of vascular tissue identity in the *Arabidopsis* embryo // *Development.* 2020. V. 147. DOI: 10.1242/dev.186130
25. Harnvanichvech Y., Gorelova V., Sprakel J., Weijers D. The *Arabidopsis* embryo as a quantifiable model for studying pattern formation // *Quant. Plant Biol.* 2021. V. 2. P. 1–13.
26. Круглова Н.Н. Выявление критической стадии автономности зародыша пшеницы в культуре *in vitro* // *Известия Уфимского научного центра РАН.* 2013. № 1. С. 42–45.
27. Seldimirova O.A., Kruglova N.N., Titova G.E., Batygina T.B. Comparative Ultrastructural Analysis of the *in vitro* Microspore Embryoids and *in vivo* Zygotic Embryos of Wheat as a Basis for Understanding of Cytophysiological Aspects of Their development // *Russ. J. Dev. Biol.* 2017. V. 48. P. 185–197.
28. Kruglova N.N., Titova G.E., Seldimirova O.A. Callusogenesis as a *in vitro* Morphogenesis Pathway in Cereals // *Russ. J. Dev. Biol.* 2018. V. 49. P. 245–259.
29. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Потенциально морфогенный каллус пшеницы в культуре *in vitro* // *Известия Уфимского научного центра РАН.* 2018. № 2. С. 61–65.
30. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. Гистологический статус зародыша пшеницы в стадии органогенеза *in vivo*, оптимальной для получения морфогенного каллуса *in vitro* // *Известия Уфимского научного центра РАН.* 2019. № 1. С. 25–29.
31. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. Каллус *in vitro* как модельная система для изучения органогенеза растений // *Известия Уфимского научного центра РАН.* 2019. № 2. С. 44–54.
32. Kruglova N.N., Titova G.E., Seldimirova O.A. et al. Embryo of Flowering Plants at the Critical Stage of Embryogenesis Relative Autonomy // *Russ. J. Dev. Biol.* 2020. V. 51. P. 1–15.
33. Kruglova N.N., Titova G.E., Seldimirova O.A., Zinatullina A.E. Cytophysiological features of the Cereal-based Experimental System «Embryo *In Vivo* – Callus *In Vitro*» // *Russ. J. Dev. Biol.* 2021. V. 52. P. 199–214.
34. Круглова Н.Н. Пути морфогенеза *in vitro* клеток андроклиных каллусов растений: возможная роль позиционного расположения целевых клеток и действия эпигенетических факторов // *Известия Уфимского научного центра РАН.* 2021. № 2. С. 64–73.
35. Kruglova N.N., Titova G.E. Criteria for distinguishing the critical stages of early ontogenesis in flowering plants // *Trends Dev. Biol.* 2022. V. 15. In press.
36. Круглова Н.Н. Оптимизация биотехнологии получения растений пшеницы в культуре *in vitro* // *Известия Уфимского научного центра РАН.* 2012. № 3. С. 57–61.
37. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е., Никонов В.И. Выявление относительной автономности *in planta* зиготических зародышей яровой мягкой пшеницы для оптимизации биотехнологических исследований // *Известия Уфимского научного центра РАН.* 2018. № 3. С. 28–33.
38. Kruglova N.N., Seldimirova O.A., Zinatullina A.E. *In vitro* Callus as a Model System for the Study of Plant Stress-resistance to Abiotic factors (on the example of Cereals) // *Biol. Bull. Rev.* 2018. V. 8. P. 518–526.
39. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. Каллусные культуры *in vitro* в экспериментальной оценке засухоустойчивости хлебных злаков // *ТВАН.* 2021. № 1(25). С. 124–139.
40. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. Эмбриокультура *in vitro* в экспериментальной оценке засухоустойчивости хлебных злаков // *ТВАН.* 2021. № 2(26). С. 127–144.
41. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Эмбриогенез *in vivo* засухоустойчивых регенерантов яровой мягкой пшеницы, полученных в эмбриокультуре *in vitro* // *ТВАН.* 2022. № 1(29). С. 65–78.
42. Kruglova N.N., Zinatullina A.E. *In Vitro* Culture of Autonomous Embryos as a Model System for the Study of Plant Stress Tolerance to Abiotic Factors (on the Example of Cereals) // *Biol. Bull. Rev.* 2022. № 2. P. 201–211.



**PARTICULAR AND GENERAL CRITICAL PERIODS IN ONTOGENESIS
OF FLOWERING PLANTS**

© N.N. Kruglova

Ufa Institute of biology – Subdivision of the Ufa Federal Research Centre
of the Russian Academy of Sciences,
69, prospect Oktyabrya, 450054, Ufa, Russian Federation

Ontogenesis as the single process of formation and development of an individual with all specific organs remains to this day the most complex fundamental problem of the biology of the development of various organisms, including flowering plants. A separate place in solving this problem is occupied by the development of the concept of critical periods in the ontogenesis of an individual. The promising methodological approach to the development of this concept is the distinguishing both particular and general critical periods in ontogenesis. In this review based on the literature and own data the justification for the allocation of such critical periods in the ontogenesis of flowering plants is considered. The analysis of studies, the results of which can be associated with the identification of particular critical periods in plant ontogenesis at the cellular, tissue and organ levels based on criteria: (1) sensitivity of cells, tissues and organs to the action of external stress factors; (2) structural and functional rearrangements of the developing organ. The general periods critical for the whole individual are studied from the perspective of the conjugacy of organ-forming processes in plant ontogenesis, in particular the stages of organogenesis and their corresponding phenological phases. A special place is occupied by studies of critical periods common to the whole organism that occur during embryogenesis – the earliest stage of ontogenesis, when the whole organism is represented by the embryo. The criteria available in the literature for the identification of critical stages of embryogenesis are analyzed: (1) hypersensitivity of the embryo to external and internal adverse effects; (2) change of the structural and functional characteristics of the embryo and the surrounding seed tissues; (3) the autonomy of an immature embryo capable of completing embryogenesis outside the maternal organism (fetus, seed), with the formation of a normal plant; (4) the possibility of switching the embryo development program to alternative pathways.

Keywords: ontogenesis, critical periods of development, flowering plants.