

БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.3:581.167

ФЕНОМЕН ПОЛИЭМБРИОНИИ. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ГЕТЕРОГЕННОСТЬ СЕМЯН¹

© 2007 г. Т. Б. Батыгина, Г. Ю. Виноградова

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
197376 Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2

E-mail: batygina@TB1390.spb.edu

Поступила в редакцию 15.03.06 г.
Окончательный вариант получен 12.10.06 г.

Рассмотрены различные представления о феномене полиэмбрионии и генетической гетерогенности семян у цветковых растений. Разные типы, способы и формы репродукции растений появились в эволюции как следствие прикрепленного образа жизни и автотрофности. Это обусловило тотипотентность, свойства “стволовости” растительных клеток и наличие постоянно функционирующих меристем, что во многом и определило систему надежности растений. Существуют два способа образования нового индивидуума: с участием мейоза и слияния гамет (половой процесс → гамоспермия) и без мейоза и слияния гамет (бесполой процесс → агамоспермия) – и два типа размножения: семенное и вегетативное. В одном семени могут протекать бок о бок оба процесса, в результате чего формируется много зародышей различного происхождения (унипарентальное и бипарентальное наследование). Традиционно это явление называют полиэмбрионией. В него мы включаем эмбриоидогению (новую категорию вегетативного размножения) – образование соматических зародышей (= эмбриоидов) в цветке, семени и на вегетативных органах. Одним из важнейших признаков семян является генетическая гетерогенность, в основе которой лежат такие различные явления, как эмбриогения, эмбриоидогения, гаметофитный и спорофитный апомиксис. При описании двух типов полиэмбрионии – спорофитной (нуцелярная, интегументальная, кливажная) и гаметофитной (синергидная, антиподальная) – большое внимание уделено характеристике инициальных клеток полового и дополнительного зародышей. С новых позиций (тотипотентность и свойства “стволовости”) разработано новое представление о явлении апогаметии, в основе которого лежит различный генезис клеток яйцевого и антиподального аппаратов. Выделено пять возможных путей образования адвентивных зародышей из клеток яйцевого аппарата. Обсуждаются также особенности формирования дополнительных зародышей при таких формах гаметофитного апомиксиса, как андрогенез и семигамия. Морфогенез полового и дополнительных зародышей протекает в системе материнского организма и определяется происхождением и становлением их инициалей, типами семязачатка и зародышевого мешка, а также особенностями биологии развития организма. Это обуславливает параллелизм в их развитии. Главное отличие заключается в способе репродукции – гетерофазной и гомофазной. Феномен полиэмбрионии и генетической гетерогенности семян имеет большое значение для разработки теории репродукции и прикладных исследований, связанных с изучением семенной продуктивности растений.

Ключевые слова: полиэмбриония, генетическая гетерогенность семян, гаметофитный и спорофитный апомиксис, апогаметия, ствольные клетки, инициальные клетки зародышей.

Различные системы репродукции и своеобразные типы размножения цветковых растений сложились в ходе эволюции как следствие прикрепленного образа жизни и автотрофности (рис. 1). Это обусловило высокую степень тотипотентности клеток и наличие постоянно функционирующих меристем, что является морфофизиологической основой высокой регенерационной способности и большого разнообразия способов образования

нового индивидуума. Образование новой особи у цветковых растений происходит либо половым способом (эмбриогенез), в результате чего в семени из зиготы ($n + n$) развивается зародыш; либо бесполом – из соматической клетки ($n = n$, $2n = 2n$, $3n = 3n$ и т.д.). Первый способ рассматривается как **гетерофазная** (с чередованием поколений) репродукция, второй – как **гомофазная**, т.е. без чередования поколений (Battaglia, 1963). Был выявлен **новый тип вегетативного размножения** у цветковых растений – **эмбриоидогения, элементарной структурной единицей которого является соматический зародыш (эмбриоид)**. Зиготиче-

¹ Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проекты № 05-04-48136, 05-04-08114-офи_а) и Российской государственной программой по поддержке ведущих научных школ (проект № НШ-4834.2006.4).

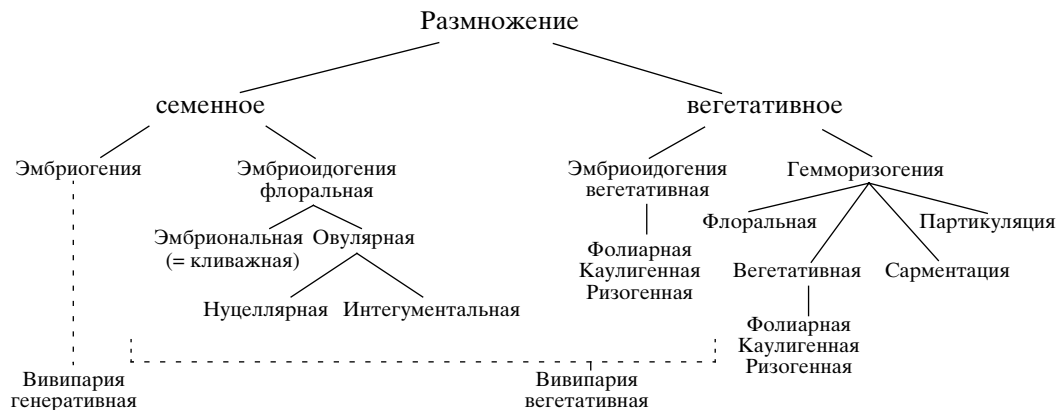


Рис. 1. Классификация типов размножения и способов воспроизведения цветковых растений.

ский и соматический зародыши различаются лишь происхождением. При образовании нового индивидуума бесполом способом возможны два пути морфогенеза: **эмбриоидогенез** (через формирование эмбриоидов) и **гемморизогенез** (через формирование почек и корней) (Батыгина, 1978, 1987, 1993а, 2000; Batygina, 1989, 2006а; Батыгина, Васильева, 2002) (рис. 2, вклейка).

Как известно, семя развивается на базе семязачатка, который закладывается в виде бугорка на плаценте завязи. Дифференциация тканей семязачатка начинается с выделения в нем основных структур – нуцеллуса и интегументов. Одновременно внутри семязачатка (спорофита) развивается женский гаметофит (зародышевый мешок) (рис. 3, вклейка). В сформированном семязачатке зародышевый мешок (Polygonum-типа) состоит из яйцевого аппарата, включающего яйцеклетку и две синергиды, центральной клетки с двумя полярными ядрами и антиподального комплекса, число клеток которого может варьировать у разных видов. Развитие семени происходит после вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок и оплодотворения женских гамет мужскими (спермиями), в результате чего образуется половой зародыш и эндосперм (рис. 3, вклейка).

В некоторых случаях в одном развивающемся семени **половой и бесполой процессы** могут протекать бок о бок. В результате этого в семени образуется несколько зародышей, имеющих различную наследственность: половой зародыш (**бипарентальное наследование**) и зародыш, формирующийся из соматических клеток при клонировании материнского или дочернего спорофита (**унипарентальное наследование**). Традиционно это явление называют **полиэмбрионией** (рис. 4). В него мы включили **эмбриоидогению (образование соматических зародышей в цветке, семени и на вегетативных органах)**.

Один из важнейших признаков семян – генетическая гетерогенность, в ее основе лежат такие различные явления, как эмбриогения, эмбриоидогения, гаметофитный и спорофитный апомиксис.

РАЗВИТИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О ЯВЛЕНИИ ПОЛИЭМБРИОНИИ

Феномен полиэмбрионии был открыт в 1719 г. А. Левенгуком, обнаружившим у *Citrus* два проростка, развивающихся из одного семени. Позднее **Страсбургер** (Strasburger, 1878) описал образование дополнительных зародышей из **клеток нуцеллуса** у *Citrus*. Это явление он назвал нуцеллярной, или **адвентивной, полиэмбрионией**. Эмбриологические исследования XIX–XX вв. показали, что адвентивные зародыши, существующие в семени наряду с половыми, могут формироваться на основе различных структур семязачатка и элементов зародышевого мешка. Накопленный фактический материал по полиэмбрионии привел к необходимости систематизировать эти данные. Первая система была предложена Брауном (Braun, 1859), который описал четыре возможных способа образования адвентивных зародышей: в результате слияния двух и более семязачатков; развития нескольких зародышевых мешков в одном семязачатке; из клеток одного зародышевого мешка или в результате разделения проэмбрио.

Основным критерием классификации Эрнста (Ernst, 1918) является число зародышевых мешков, в которых развиваются дополнительные зародыши. На основании этого он выделял **истинную и ложную полиэмбрионию**. К первой относится образование дополнительных зародышей **из синергид и антипод, из клеток материнского (нуцеллуса, интегумента) или дочернего спорофита** внутри одного зародышевого мешка. К ложной – формирование дополнительных за-

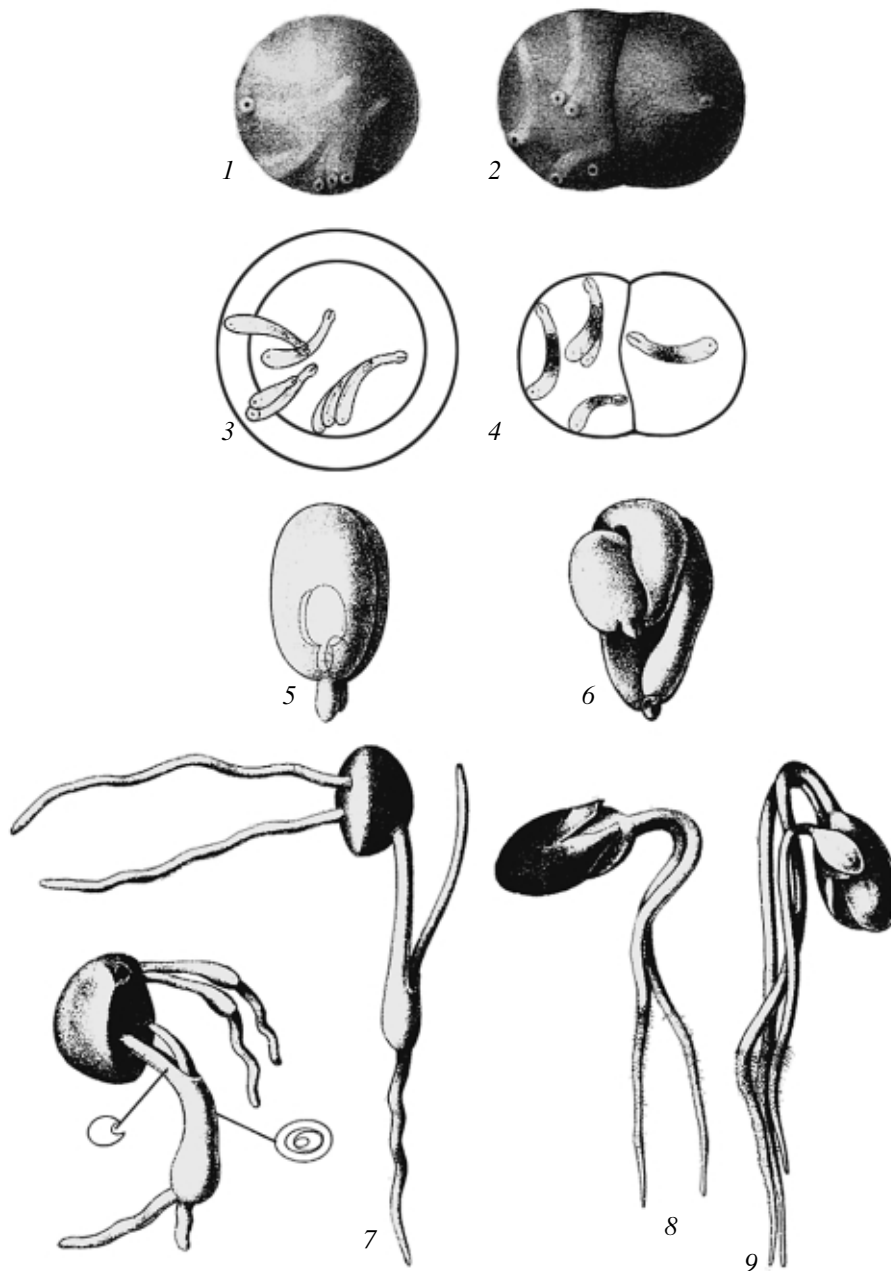


Рис. 4. Полиэмбриония и прорастание многозародышевых семян.

1 – внешний вид семени, видны семь зародышей; 2, 3 – положение зародышей в семени; 4 – два семени из одного плода (вид сверху); 5 – три зародыша в одном семени, два из них, меньшего размера, лежат между семядолями крупного зародыша (их размеры и положение показаны пунктиром); 6 – два зародыша в одном семени, маленький зародыш лежит между семядолями крупного зародыша с неравными семядолями; 7–9 – прорастающие семена.

1–4 – *Ardizia polytoca*; 5, 8, 9 – *Euonymus latifolius*; 6 – *Amygdalis communis*; 7 – *Hemenocallis mexicana* (по: Braun, 1859).

родышей в нескольких зародышевых мешках, образующихся из мегаспороцитов разных нуцеллусов в одном или нескольких семязачатках, или из сестринских мегаспор, а также при развитии зародышевых мешков из археспориальной и нуцеллярной клеток.

Разделение полиэмбрионии на истинную и ложную в дальнейшем при исследованиях этого

явления и построении новых систем и классификаций вызвало дискуссию. Веббер (Webber, 1940) и Магешвари (Maheshwari, 1952) согласились с классификацией Эрнста, но разошлись во мнении о ложной полиэмбрионии. Веббер предлагал относить к этому типу только случаи образования дополнительных зародышей в разных семязачатках при их слиянии или случаи образования более

одного семязачатка в гнезде односемянной завязи, а Магешвари – случаи, где дополнительные зародыши происходят из нескольких зародышевых мешков в одном семязачатке, т.е. из одной или нескольких материнских клеток мегаспор, а также из нуцеллярных клеток.

В отличие от вышеуказанных авторов Джогансен (Johansen, 1950) полагал, что особое внимание **следует обращать на природу зародышей**. Поэтому к истинной полиэмбрионии он относил только те зародыши, которые формируются в результате деления зиготы или проэмбрио, что созвучно с трактовкой полиэмбрионии у животных (см. подробнее: Токин, 1987). Другие способы образования дополнительных зародышей автор рассматривал как ложную полиэмбрионию.

Вопрос о природе зародышей является очень важным. В новых классификациях на основании происхождения дополнительных зародышей были выделены **гаметофитная** (из клеток гаметофита) и **спорофитная** (из клеток материнского и дочернего спорофита) полиэмбрионии (Yakovlev, 1967; Bouman, Boesewinkel, 1969). Боуман и Бозевинкель предлагают в гаметофитной группе рассматривать и выделять “одномешковую” и “многомешковую” полиэмбрионию.

В системе Лакшманана и Амбегаокара (Lakshmanan, Ambegaokar, 1984) полиэмбриония разделяется по числу зародышевых мешков на **простую и множественную**. Наряду с этим авторы считают, что важным фактором в образовании многозародышевых семян является наличие или отсутствие полового процесса (оплодотворения), и предлагают выделять в каждом классе “**половую**” и “**неполовую**” формы. При “половой” форме зародыши могут развиваться из зиготы и из оплодотворенных синергид, при “неполовой” – из неоплодотворенных синергид либо из клеток нуцеллуса и интегумента при нуцеллярной и интегументальной эмбрионии.

При анализе происхождения и морфогенеза полового и соматического зародышей в одном семени один из авторов статьи выявил основные закономерности данных процессов и их универсальность (Батыгина, 1993а, 1994, 2000; Batygina, 1987, 1989–1992, 1996, 2006а). При выделении эмбриоидогении в особый тип вегетативного размножения были использованы два критерия: онтогенетический (гомофазная репродукция, унипарентальное наследование) и морфогенетический (биполярная организация структуры с апексами побега и корня и новой полярной осью). В зависимости **от происхождения и положения** соматических зародышей на материнском растении выделены **две основные формы эмбриоидогении: репродуктивная (флоральная) и вегетативная**. Репродуктивная эмбриоидогения включает: **гаметофитную – формирование соматических зародышей из клеток гаметофита (зародышевого мешка), эмбриональную (монозиготическую кливажную) – на базе зиготы или соматических клеток полового зародыша – и овулярную (нуцеллярную и интегументальную)**. Вегетативная эмбриоидогения (образование соматических зародышей на вегетативных органах – листе, стебле, корне) представлена соответственно **фолиарной, каулигенной и ризогенной формами**. Как правило, эмбриоидогения характеризуется заложением (инициацией) большого количества эмбриоидов. Поэтому **репродуктивная** (гаметофитная, монозиготическая, нуцеллярная, интегументальная) и **вегетативная эмбриоидогении** рассматриваются как формы полиэмбрионии (Батыгина, 1999).

В литературе часто используется термин “адвентивная эмбриония” для обозначения только нуцеллярной и интегументальной эмбрионии. Однако некоторые авторы (Поддубная-Арнольди, 1976; Grant, 1981; Batygina, 1998, 1999) предлагают рассматривать этот термин шире. Все соматические зародыши, образующиеся независимо от их происхождения, в генеративных и на вегетативных органах спорофита, так же как и зародыши, образующиеся из клеток яйцевого и антиподального аппаратов при гаметофитном апомиксисе, являются адвентивными по отношению к зиготическому зародышу.

Соматические зародыши и формирующиеся из них проростки являются **клонами материнского или дочернего организма** (Батыгина, 1991; 1999; Батыгина, 1999). Например, у некоторых представителей цветковых (Citroideae, Orchidaceae и др.) в одном семени могут образовываться **оба клона – материнского организма** (за счет нуцеллярной и интегументальной эмбриоидогении) и **дочерней особи** (соматические зародыши, образующиеся из недифференцированных клеток яйцевого аппарата и за счет кливажной эмбриоидогении).

ОСНОВНЫЕ ТИПЫ ПОЛИЭМБРИОНИИ

Анализ различных классификаций полиэмбрионии показал, что основными критериями, которые следует учитывать при выделении типов, являются происхождение инициальных клеток, способы образования зародышей и их генетические характеристики (рис. 5, вклейка). На основании этого мы также считаем правомерным разделение полиэмбрионии на два основных типа – гаметофитную и спорофитную (Yakovlev, 1967; Bouman, Boesewinkel, 1969).

Гаметофитная полиэмбриония

Этот тип полиэмбрионии объединяет явления, связанные с формированием дополнительных зародышей из клеток гаметофита: синергид и анти-

под (апогаметия), а также яйцеклеток – при развитии дополнительных зародышевых мешков.

Апогаметия. Понятие апогаметии было введено Реннером (Renner, 1916) в начале XX века для обозначения образования зародышей из клеток гаметофита (**синергид и антипод**), **исключая яйцеклетку**. На основании этого в литературе принято различать две формы апогаметии – синергидную и антиподальную (рис. 6). Синергидная апогаметия описана у 140 видов из 56 семейств двудольных растений и у 83 видов из 19 семейств однодольных, антиподальная – у 10 видов из 5 семейств двудольных и у 17 видов из 9 семейств однодольных (Солнцева, 1999).

Развитие синергидных зародышей, как правило, начинается после оплодотворения яйцеклетки и деления зиготы. В связи с этим, а также с учетом их гаплоидной природы такие зародыши отстают в развитии от полового и в большинстве случаев являясь неконкурентоспособными, в результате чего гибнут на ранних стадиях развития. В некоторых случаях при прорастании большого количества пыльцевых трубок в зародышевый мешок одна из синергид может быть оплодотворена дополнительным спермием (*Najas major* – Guignard, 1901; *Cuscuta reflexa* – Johri, Tiagi, 1952; *Tamarix ericoides* – Johri, Kak, 1954; *Pennisetum squamulatum* – Sindhe et al., 1980) и образовать зародыш. В этом случае оба зародыша, характеризующиеся бипарентальным наследованием, как правило, достигают зрелого состояния.

Образование апогаметичных зародышей отмечено как в гаплоидных зародышевых мешках у амфимиктов (*Lilium martagon* – Cooper, 1943; *Arabis lyallii* – Lebègue, 1948; *Bergenia delavai* – Lebègue, 1949; *Argemone mexicana* – Sachar, 1955; *Fritillaria meleagroides* – Смирнов, Граханцева, 1982; *Ulmus americana* – Shattuck, 1905; *U. glabra* – Ekdahl, 1941), так и в диплоидных – у апомиктов (*Rudbeckia laciniata* – Солнцева, 1973). В большинстве случаев синергидные и антиподальные зародыши развиваются без оплодотворения, поэтому в гаплоидных зародышевых мешках апогаметия может рассматриваться как один из возможных источников возникновения гаплоидов.

Наиболее редко встречаются антиподальные зародыши. Некоторые авторы ставят под сомнение возможность их образования (Johri, Ambegaokar, 1984); другие (Johansen, 1950) считают, что следует различать простую пролиферацию антиподальных клеток и истинные антиподальные зародыши. Например, эмбриологическое исследование четырех видов *Stipa* показало, что все три антиподы рано приступают к делению и каждая из них оказывается инициальной клеткой, дающей начало зародышеподобной структуре. Эти структуры сходны с зиготическим проэмбрио. При дальнейших делениях они теряют сходство с

зародышем, но долго сохраняют свою обособленность друг от друга. Вопрос, можно ли считать такие антиподальные группы клеток зародышами, остается открытым, так как на поздних стадиях развития они дегенерируют (Яковлев, Солнцева, 1965).

У некоторых видов *Allium*, *Ulmus*, *Eragrostis* антиподы, детерминированные к развитию в зародыш, приобретают черты яйцеклетки – специфическую вакуолизацию и расположение ядра. Такие инициальные клетки дают “настоящие” зародыши, развитие которых сходно с развитием зиготического зародыша. На примере *Allium ramosum* мы проследили генезис полового и антиподального зародышей и установили их значительное сходство (Виноградова и др., 2004; Vinogradova et al., 2005). У этого вида лука в процессе дифференциации клеток зародышевого мешка антиподы приобретают сходство с яйцевым аппаратом: одна из клеток становится яйцеклеткоподобной, две другие – синергидоподобными. Из оплодотворенной яйцеклетки образуется зигота, дающая в дальнейшем половой зародыш. В это же время яйцеклеткоподобная антипода претерпевает преобразования, в результате которых становится морфологически сходной с зиготой (увеличиваются ее размеры, утолщается клеточная оболочка, изменяется структура ядра). Однако вопрос о проникновении спермия в яйцеклеткоподобную антиподу остается невыясненным. Деление зиготы и яйцеклеткоподобной антиподы происходит почти одновременно. Первые и последующие деления этих клеток протекают сходным образом. Эмбриогенез адвентивного зародыша, как и полового, соответствует Asterad-типу. В отдельных случаях антиподальные зародыши развиваются вместе с половым до стадии зрелого семени и способны к прорастанию.

Развитие дополнительных зародышей может быть обусловлено формированием нескольких зародышевых мешков. Дополнительные зародышевые мешки могут образовываться в результате различных процессов: 1) апоспория (образование дополнительных зародышевых мешков из соматических клеток нуцеллуса, не являющихся археспориальными, но сохраняющих свойство тотипотентности); 2) слияние семязачатков (*Oryza sativa* – Webber, 1940) или двух нуцеллусов одного семязачатка (*Pterocarya fraxinifolia* – Bouman, Boesewinkel, 1969); 3) развитие множественного археспория; 4) развитие нескольких сестринских мегаспор.

Апоспория. Явление апоспории наиболее широко распространено у представителей семейств Asteraceae, Poaceae, Rosaceae, спорадически отмечается в сем. Adoxaceae, Boraginaceae, Brassicaceae, Chenopodiaceae, Cyrtillaceae, Cucurbitaceae, Globulariaceae, Myrtaceae, Ochnaceae, Orchidaceae,

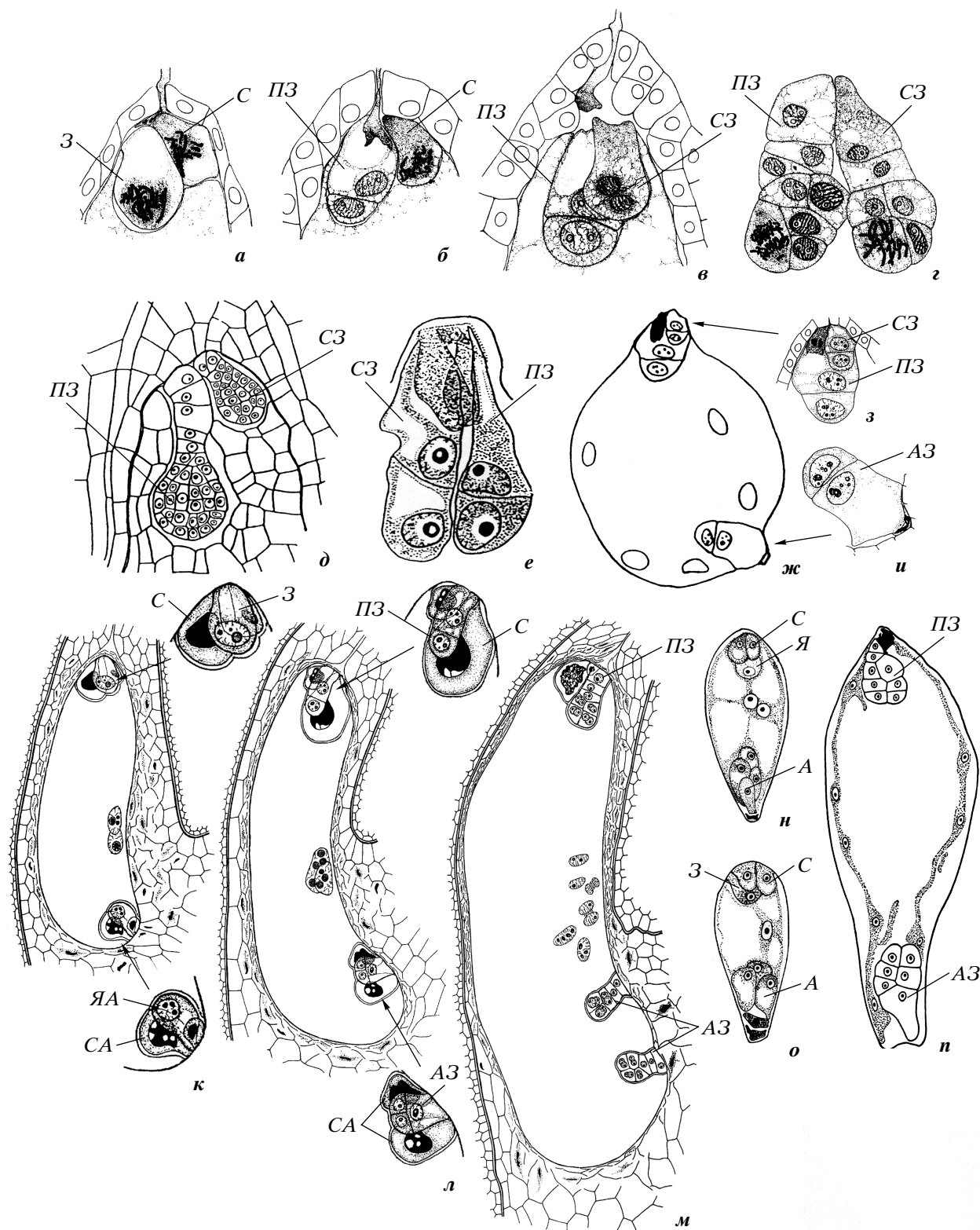


Рис. 6. Гаметофитная полиэмбриония.

а-г – образование синергидных зародышей у: **а-г** – *Lilium martagon* (по: Cooper, 1943); **д** – *Bergenia delavayi* (по: Lebègue, 1949); **е** – *Tamarix ericoides* (по: Johri, Kak, 1954); **ж, з** – *Fritillaria meleagroides* (по: Смирнов, Граханцева, 1982); **и-п** – развитие антиподальных зародышей у: **и** – *Fritillaria meleagroides* (по: Смирнов, Граханцева, 1982); **к-м** – *Allium ramosum* (по: Виноградова, неопубл. данные); **н-п** – *Ulmus glabra* (по: Ekdahl, 1941).

Зародыш: антиподальный (АЗ), половой (ПЗ), синергидный (СЗ); антиподы: синергидоподобная (СА), яйцеклеткоподобная (ЯА); остальные обозначения см. на рис. 5.

Polygonaceae, Ranunculaceae, Rutaceae, Taccaceae, Urticaceae (Наумова, 2000). Существуют два основных типа развития апоспорических зародышевых мешков – *Panicum* и *Hieracium* (Rutishauser, 1969), различающихся по характеру и числу митозов в инициальной клетке зародышевого мешка, расположению, числу ядер и клеток в сформированном зародышевом мешке.

При обоих типах апоспории образуются нередуцированные зародышевые мешки, которые развиваются независимо от тех мешков, которые возникают в результате мейоза. В одном семязачатке оба процесса могут протекать одновременно. Мейотически и апоспорически развивающиеся зародышевые мешки конкурируют друг с другом, в результате чего достигает полного развития, как правило, только один из них (Nogler, 1984).

Процесс апоспорического развития связан не только с развитием нередуцированного зародышевого мешка, но и со способностью нередуцированной яйцеклетки к дальнейшему развитию – образованию партеногенетического зародыша. Материнский гаметофит и вновь образующийся спорофит поэтому обладают одним и тем же уровнем пloidности (матроклинное, унипарентальное наследование). В данном случае можно говорить о “клонировании” материнского организма.

Спорофитная полиэмбриония

Этот тип характеризуется развитием дополнительных зародышей из клеток спорофита – материнского (нуцеллярная и интегументальная полиэмбриония) либо дочернего (монозиготическая кливажная полиэмбриония) (рис. 7).

Нуцеллярная и интегументальная полиэмбриония широко распространены среди покрытосеменных растений. Первая отмечена у 162 видов из 35 семейств двудольных и 33 видов из 11 семейств однодольных; вторая – у 49 видов из 9 семейств двудольных и 9 видов из 2 семейств однодольных (Naumova, 1992). Инициальными клетками адвентивных зародышей при таком типе полиэмбрионии являются соматические клетки нуцеллуса (*Citrus trifoliata* – Osawa, 1912; *Nigritella nigra* – Afzelius, 1928; *Zeuxine sulcata* – Swamy, 1946; *Eugenia jambos* – Roy, 1953; *Mangifera indica* – Sachar, Chopra, 1957; *Syzygium caryophyllifolium* – Roy, Sahai, 1962) или внутреннего интегумента (*Melampodium divaricatum* – Maheswari Devi, Pullaiah, 1976; *Spiranthes cernua* – Swamy, 1948). Адвентивные зародыши, развивающиеся из клеток материнских тканей – нуцеллуса и интегумента, являются соматическими (эмбриониды) и имеют унипарентальное наследование, повторяя гено-тип материнского растения.

Нуцеллярные зародыши могут развиваться из одной клетки (*Poa pratensis* – Батыгина, Фрей-

берг, 1979; *Sarcococca humilis* – Наумова, Виллемсе, 1983; *Poncirus trifoliata*, *Opuntia elata* – Naumova, 1992) либо предварительно из нуцеллярных клеток образуется так называемый эмбрионально-клеточный комплекс (ЭКК) (*P. pratensis* – Батыгина, Фрейберг, 1979). Как правило, такие зародыши развиваются в микропилярной части семязачатка, однако могут формироваться и в латеральной и в халазальной частях. Обычно они являются конкурентоспособными и достигают зрелого состояния; в некоторых случаях (*Opuntia elata* – Archibald, 1939; Naumova, 1992) могут даже замещать половой зародыш, в результате чего в зрелом семени присутствуют только адвентивные зародыши.

Интегументальные зародыши обычно образуются из клеток внутренней эпидермы внутреннего интегумента (например, *Spiranthes cernua* – Swamy, 1948). В некоторых случаях они формируются не только в микропилярной части семязачатка, но и в его средних частях. Это свойственно видам, имеющим “эндотелий” (интегументальный тапетум) – самый внутренний слой внутреннего интегумента, состоящий из крупных клеток с плотной цитоплазмой (*Carthamus tinctorius* – Maheswari Devi, Pullaiah, 1977; *Melampodium divaricatum* – Maheswari Devi, Pullaiah, 1976). Чаше всего такие зародыши не достигают зрелости и начинают дегенерировать на ранних стадиях развития.

Монозиготическая кливажная полиэмбриония представляет собой способ образования соматических зародышей на базе дочернего спорофита – зиготы или многоклеточного зародыша. Это явление имеет общебиологическое значение для понимания различных аспектов репродукции. Большинство исследователей, занимающихся изучением полиэмбрионии и апомиксиса, к сожалению, не уделяют ему внимания, хотя оно присуще различным представителям растительного и животного мира. Одно из приоритетных направлений – изучение механизмов образования из одной зиготы однойцевых близнецов (двоен, троен).

У покрытосеменных растений существует несколько способов образования дополнительных зародышей. Например, у *Cymbidium bicolor* (Swamy, 1942) в результате деления зиготы обе дочерние клетки могут самостоятельно развиваться в зародыши. В некоторых случаях (*Erythronium americanum* – Jeffrey, 1895; *E. denscanis* – Guérin, 1931; *Tulipa gesneriana* – Ernst, 1901) многократные деления зиготы приводят к образованию клеточной массы, из поверхностных клеток которой образуется сразу несколько зародышей. Соматические зародыши могут возникать при расщеплении проэмбрио (*Nicotiana rustica* – Cooper, 1943; *Lobelia syphilitica* – Crété, 1938; *Eulophia epidendraea* – Swamy, 1943), а также из клеток одно-

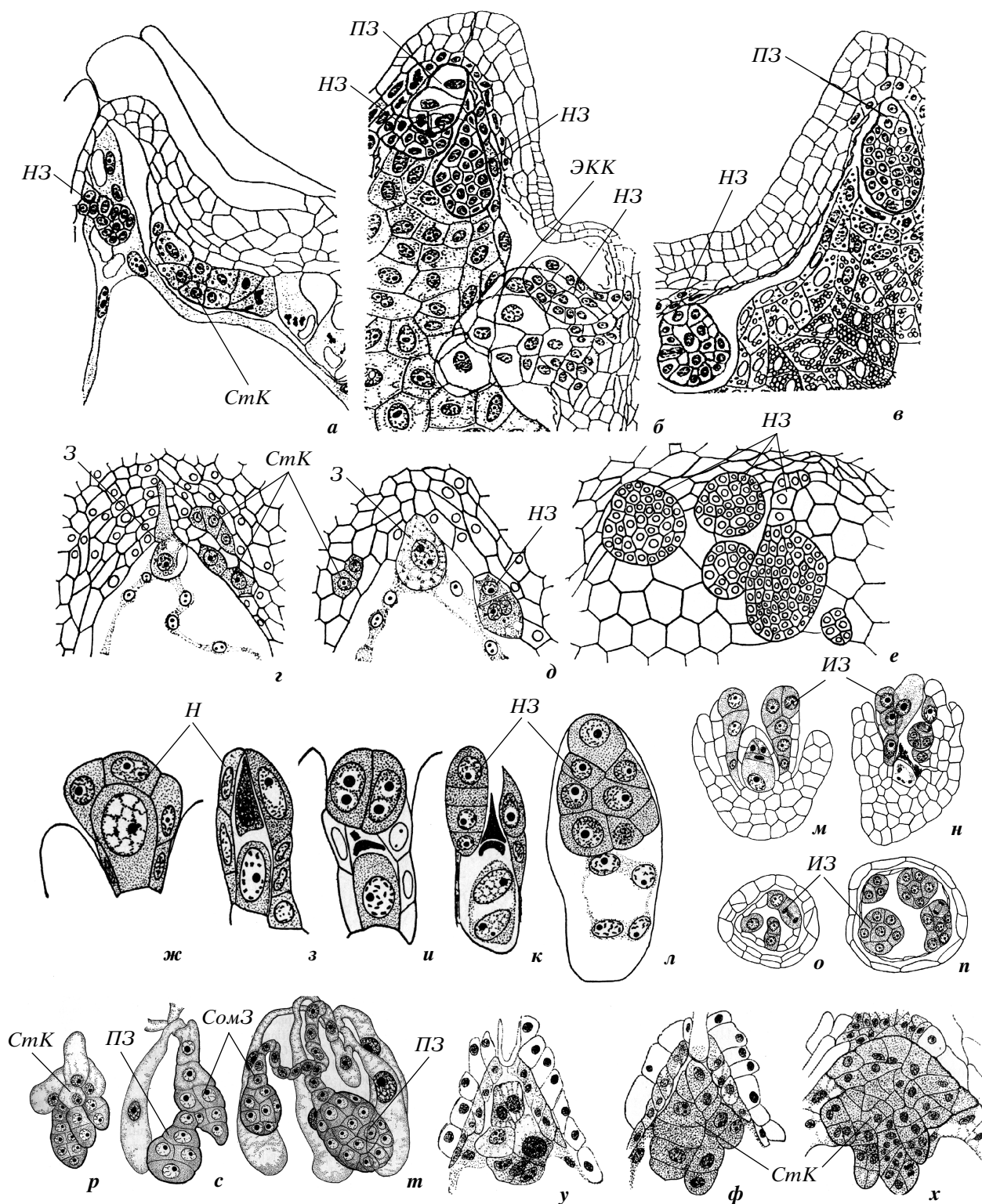


Рис. 7. Спорофитная полиэмбриония.

а-л – развитие нуцеллярных зародышей у: **а-в** – *Poa pratensis* (по: Батыгина, Фрейберг, 1979); **з-е** – *Citrus trifoliata* (по: Osawa, 1912); **ж-л** – *Nigritella nigra* (по: Afzelius, 1928);

м-п – образование интегументальных зародышей у *Spiranthes cernua* (по: Swamy, 1948);

р-х – монозиготическая кливажная полиэмбриония у: **р-т** – *Eulophia epidendrea* (по: Swamy, 1943); **у-х** – *Erythronium americanum* (по: Jeffrey, 1895).

Зародыш: интегументальный (ИЗ), нуцеллярный (НЗ), соматический (СомЗ). Н – нуцеллус, CmK – стволовые клетки, ЭКК – эмбрионально-клеточный комплекс, остальные обозначения см. на рис. 6.

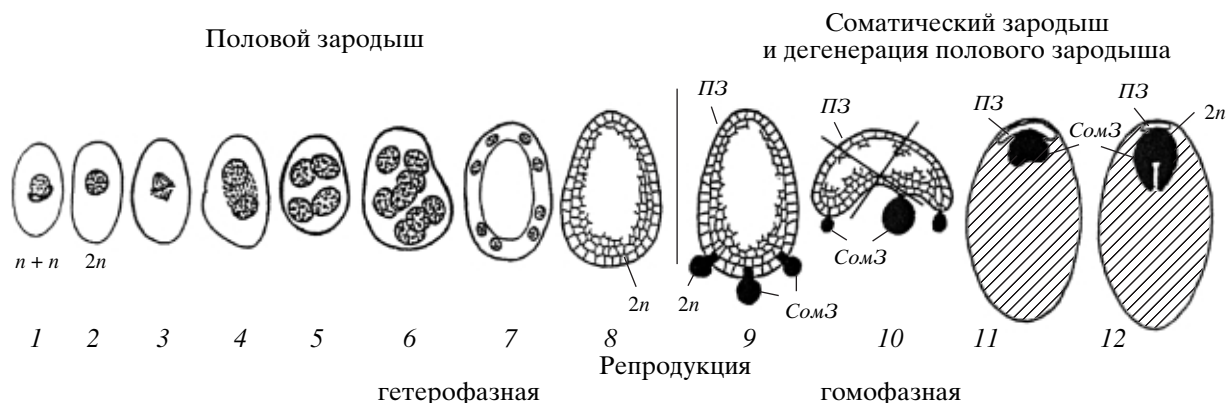


Рис. 8. Переключение программы репродукции с гетерофазной на гомофазную в семени *Paeonia anomala*. 1–8 – развитие полового зародыша от зиготы до ценоцитно-клеточной стадии (гетерофазный этап репродукции); 1 – оплодотворение, 2 – зигота, 3–7 – развитие ценоцитного зародыша, 8 – образование эпидермы на ценоцитно-клеточной стадии; 9–12 – образование соматических зародышей и дегенерация полового зародыша (гомофазный этап репродукции); 9, 10 – несколько эмбрионов на половом зародыше, 11 – один соматический зародыш на сердцевидной стадии, видны остатки полового зародыша, 12 – зрелое семя с соматическим зародышем. Обозначения см. на рис. 6, 7.

рядного суспензора (*Zygophyllum fabago* – Masand, 1963).

Уникальный и особый случай монозиготической кливажной эмбрионии (эмбрионидогении) отмечен у представителей рода *Paeonia*, у которых **соматический зародыш** возникает на базе **ценоцитно-клеточного полового. Эмбриогенез *Paeonia*** (Paeoniad-тип) характеризуется незавершенностью: половой зародыш заканчивает свое развитие на стадии ценоцитно-клеточной структуры, в которой формируется эпидермальный слой (единственный признак его гистогенной дифференциации). После обособления **эпидермального слоя** в ценоцитно-клеточном зародыше начинается **дифференциация соматических клеток** – инициалей будущих соматических зародышей. Уже на стадии инициальной клетки обнаруживается полярность, характерная для зиготы. Заложение эмбрионидов (25–27) происходит преимущественно в апикальной части ценоцитно-клеточного полового зародыша, экзогенно, за счет периклинальных делений клеток эпидермального слоя. Обычно в результате конкурентного развития в зрелом семени остается один соматический зародыш, остальные гибнут на ранних стадиях. Соматический зародыш развивается по Asterad-типу (Batygina, 1989, 1998, 2006a).

Образование соматического зародыша у *Paeonia* – яркий пример клонирования организма на ранних этапах эмбриогенеза с изменением генетической программы развития: **переход от одного способа образования спорофита – полового ($n + n$) – к другому – бесполому (эмбрионидогенезу – $2n = 2n$)** (рис. 8). Вероятно, рассмотренный способ кливажной полиэмбрионии у представителей рода *Paeonia* эволюционно возник в природе при стрессовой ситуации. Некоторые экспериментальные данные, полученные при воздействии на

первые этапы развития полового зародыша *Eranthis* в культуре *in vitro* (Naccius, 1955, 1957, 1960) различных факторов (радиационного, морфактинов и т.д.), сходны с явлением, описанным у пиона (Батыгина, 2000; Batygina, 2006a).

Среди растений кливажная эмбриония наиболее часто встречается у голосеменных. Терехин (1991) выделяет четыре ее типа. Наиболее распространенными являются “простая” и “кливажная” полиэмбрионии. В первом случае сосуществующие в одном гаметофите зародыши развиваются из разных архегониев. При “кливажной” полиэмбрионии тяжи клеток во “вторичной” зиготе (“первичной” автор считает зиготу в ценоцитном состоянии) расщепляются, а точнее – расслаиваются, образуя несколько зародышей. Распределение свободных ядер в “первичной” зиготе предопределяет их дальнейшее обособление в зачатки новых спорофитов. Это особенно ясно видно на примере *Sequoia sempervirens* и *Actinostoebus acuminatus*, у которых уже каждая из первых клеток, образующихся в “первичной” зиготе, формирует в дальнейшем оригинальный “вторичный” зародыш. У голосеменных возможно и “почкование” клеток суспензора или “розеточных клеток”, например у *Torreya*, *Cephalotaxus*, *Ephedra*, *Gnetum* (Johansen, 1950). Кроме вышеперечисленных существует еще один тип – “оригинаторная” полиэмбриония (Терехин, 1991), которая возникает вследствие оригинального (свободного) образования особой оболочки вокруг “первичных” (*Gnetum*) или “вторичных” (*Ephedra*) зигот, из которых развиваются зародыши. “Кливажный” и “оригинаторный” способы полиэмбрионии характеризуют двухфазность (двухэтапность) эмбриогенеза голосеменных.

Эндоспермальная полиэмбриония характеризуется образованием дополнительных зароды-

шей из клеток эндосперма (бипарентальное наследование). Он представляет собой ткань, формирующуюся в результате тройного слияния (полярных ядер и спермия). Реальность существования эндоспермальных зародышей некоторыми исследователями (Johri, Ambegaokar, 1984; Солнцева, 1999) ставится под сомнение, так как примеры их образования немногочисленны (*Triticum* – Yamamoto, 1936; *Isomeris* – Billings, 1937; *Brachiar-ia* – Muniyamma, 1977; *Beta* – Ярмолук и др., 1990), слабо обоснованы и требуют детального переисследования. Однако в культуре *in vitro* из клеток эндосперма получены зародыши (Johri, Bhojwani, 1965; Johri, Nag, 1970; Johri, Srivastava, 1973; Johri et al., 1980), что не исключает возможность их образования и в природе.

ИНИЦИАЛЬНЫЕ КЛЕТКИ ПОЛОВОГО И АДВЕНТИВНЫХ ЗАРОДЫШЕЙ

Важным аспектом проблемы полиэмбрионии является **идентификация** и характеристика инициальных клеток полового и дополнительных зародышей, поскольку **их генезис** в значительной степени обуславливает ход эмбрио- и эмбрионидогенеза. Происхождение и развитие этих клеток зависит от особенностей развития и строения семязачатка, типа зародышевого мешка (16 типов – Романов, 1944), определяющего полярность и симметрию клеток яйцевого и антиподального аппаратов, а также от особенностей биологии развития организма.

Зародышевый мешок в начале своего развития представляет ценоцит. Одним из важнейших этапов, на который исследователи обычно не обращают внимания при изучении детерминации, поляризации и симметрии, является **заложение в нем фрагмопластов и генезис клеток зародышевого мешка** (Батыгина, Васильева, 1997; Batygina, Vasilyeva, 2006). В становлении изолированности яйцеклетки и других клеток зародышевого мешка можно выделить три критических события.

1. **Заложение фрагмопластов и образование единой гетерогенной гаметофитной ткани в 8-ядерном зародышевом мешке.** Клетки этой ткани на первых этапах развития связаны друг с другом, морфологически не различаются и тотипотентны. Однако от расположения в системе зародышевого мешка, где уже существует полярность и симметрия, во многом зависит их дальнейшая судьба.

2. **Начало изоляции клеток и выделение трех функционально различных типов тканей: яйцевого аппарата, антиподального комплекса и центральной клетки (инициали эндосперма).**

3. **Окончание изоляции и образование клеток яйцевого аппарата и антиподального комплекса, результатом которых является сформированный**

зародышевый мешок. В некоторых случаях антиподальный комплекс продолжает оставаться в виде ткани. Клетки яйцевого аппарата (яйцеклетка и синергиды) становятся изолированными, полярными и аксиальными.

Наиболее важным из этих трех этапов является первый, так как именно в момент заложения фрагмопластов все образующиеся клетки зародышевого мешка еще **тотипотентны и характеризуются свойством “стволовости”**.

Инициальная клетка полового зародыша – яйцеклетка – в процессе трансформации в зиготу проходит сложный многоступенчатый путь развития. Согласно предложенной ранее периодизации (рис. 9) (Батыгина, Васильева, 1997, 2002; Batygina, Vasilyeva, 2001, 2006), этот процесс включает следующие этапы (периоды):

ядро будущей яйцеклетки – нижнее из гаплоидных микропилярных ядер восьмиядерного зародышевого мешка, сестринское верхнему полярному ядру;

инициаль яйцеклетки – одна из клеток (обычно латеральная) гаметофитной гаплоидной ткани яйцевого аппарата, образовавшейся в результате заложения фрагмопластов (**тотипотентная, непolarная**, по структуре ядра и цитоплазмы подобная меристематической клетке); эта стадия соответствует началу образования семиклеточного восьмиядерного зародышевого мешка (в случае развития зародышевого мешка Polygonum-типа);

незрелая яйцеклетка – незрелая женская гамета с момента обособления ее от остальных клеток яйцевого аппарата до завершения ее формирования (**снижение тотипотентности, становление полярности**, оси и определенного типа симметрии), которая занимает, как правило, латеральное положение к оси зародышевого мешка; эта стадия соответствует сформированному зародышевому мешку, когда все его элементы сформированы, но не готовы к оплодотворению;

зрелая яйцеклетка – зрелая женская гамета, характеризующаяся миграцией ядра, специфической вакуолизацией и прошедшая путь развития от сформированной до способной к оплодотворению (**высокодифференцированная, специализированная, нетотипотентная, полярная** (апикально-базальная модель организации)); приобретает окончательную форму, специфичную для каждого таксона растений; эта стадия соответствует зрелому зародышевому мешку, готовому к двойному оплодотворению;

инициаль зиготы – зрелая яйцеклетка, в которую вошел спермий, от образования ценоцитной структуры (дикарион) до начала контакта половых ядер (контакт наружных ядерных мембран через эндоплазматический ретикулум) (**специализированная клетка, в которой начинается дедифференциация** под воздействием триггера –

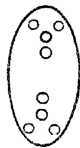
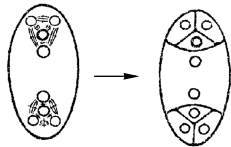
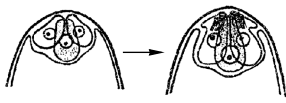
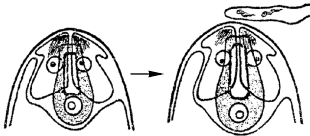
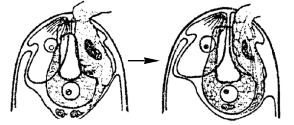
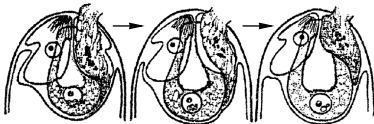
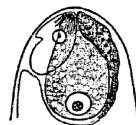
Зародышевый мешок	Яйцеклетка и зигота
Образование ценоцита (восьмиядерный зародышевый мешок)	ЯДРО БУДУЩЕЙ ЯЙЦЕКЛЕТКИ 
Целлюляризация с образованием гетерогенной гаметофитной ткани (семиклеточный, восьмиядерный зародышевый мешок)	ИНИЦИАЛЬ ЯЙЦЕКЛЕТКИ 
Обособление клеток и формирование элементов (сформированный зародышевый мешок)	НЕЗРЕЛАЯ ЯЙЦЕКЛЕТКА 
Созревание элементов (зрелый зародышевый мешок, готовый к оплодотворению)	ЗРЕЛАЯ ЯЙЦЕКЛЕТКА 
Вхождение пыльцевой трубки в зародышевый мешок, плазмогамия	ИНИЦИАЛЬ ЗИГОТЫ 
Кариогамия	НЕЗРЕЛАЯ ЗИГОТА 
Завершение двойного оплодотворения	ЗРЕЛАЯ ЗИГОТА 

Рис. 9. Периодизация развития яйцеклетки и зиготы у покрытосеменных растений (по: Батыгина, Васильева, 1997).

спермия; полярная (апикально-базальная модель организации)); характеризуется увеличением объема, движением ядер, определенным типом симметрии, большим количеством органелл; эта стадия соответствует зародышевому мешку, прошедшему прогамную фазу оплодотворения;

незрелая зигота – зигота от начала кариогамии (слияния наружных и внутренних мембран оболочек мужских и женских ядер и образования мостиков между ядрами) до полного слияния ядер (характеризуется потерей специализации, приобретением тотипотентности, полярностью (апи-

кально-базальная модель организации), определенным типом симметрии, мужские и женские ядрышки могут быть слиты);

зрелая зигота – зигота, прошедшая путь развития от завершения слияния половых ядер до начала деления (**тотипотентная клетка, способная к пролиферации, полярная** (апикально-базальная модель организации), имеющая определенный тип симметрии, ядро с амплификацией ядрышек). Длительность каждой стадии развития яйцеклетки и зиготы варьирует от нескольких секунд до нескольких дней.

“Яйцеклетка-зигота” является “прародительницей” стволовых клеток других порядков и всех апикальных меристем (Батыгина и др., 2004; Батыгина, Рудский, 2006; Batygina, 2006c). Зигота в значительной степени уникальна, что обусловлено ее происхождением (в результате сингамии – объединения яйцеклетки со спермием), особенностями строения, функционирования и детерминированностью процессов, происходящих в ней: образование ценоцитной структуры, содержащей два ядра разного происхождения (мужское и женское), движение этих ядер; асинхронное преобразование хроматина ядер сливающихся гамет, обусловленное неодновременным прохождением гаметами периодов интерфазы; привнесение в цитоплазму яйцеклетки органелл мужского происхождения.

Образование зиготы представляет собой начальную фазу онтогенеза. В процессе реализации запрограммированной последовательности сложных морфогенетических процессов зигота развивается в многоклеточный зародыш. **В системе “яйцеклетка-зигота” имеет место пульсирующий характер процессов: дифференциация, специализация, дедифференциация и снова дифференциация и пролиферация** (рис. 10, вклейка).

Между тем многие вопросы, связанные с характеристикой инициальных клеток различного типа зародышей, до сих пор остаются слабо изученными и дискуссионными. Отсутствие точных критериев выделения фаз в генезисе этих клеток осложняет установление закономерностей их развития и сравнительный анализ литературных данных. При исследовании развития инициальных клеток необходимо учитывать не только их морфологические признаки – такие как полярность, степень изолированности, характер первого деления, но и особенности клеточного цикла, которые также являются важной и недостаточно разработанной проблемой. Имеются лишь единичные работы, в которых сделана попытка сопоставить явления, происходящие при оплодотворении яйцеклетки растений, с периодами и фазами митотического цикла (Герасимова-Навашина, 1971, 1980; Vallade, 1980; Банникова и др., 1985; Friedman, 1991; Carmichael, Friedman, 1995; Батыгина, Васильева, 1997, 2002; Batygina, Vasilyeva, 2006). Показано, что митотический цикл яйцеклетки включает периоды G_1 , S , G_2 и M , а также период вынужденного покоя – G_0 . Женская гамета, пройдя полный митотический цикл, вступает в период G_1 , подвергается дифференциации и выходит в период G_0 , в котором находится до оплодотворения. Переход из периода G_1 в G_0 может быть обратимым: $G_1 \rightarrow G_0$ представляет собой путь клеточной дифференциации и остановки митоза, а $G_0 \rightarrow G_1$ – возвращение в пролиферирующее состояние. Сложность и филогенетическое разнообразие механизмов, контролирующих пе-

реходы $G_0 \longleftrightarrow G_1$, можно объяснить не только обратимостью, но и разнообразием факторов, управляющих этим процессом у различных видов (Jacobs, 1992).

Для изучения **инициальных клеток полового и адвентивных зародышей** также важны вопросы, касающиеся апоптоза (генетически запрограммированной гибели) на разных этапах развития семязачатка и зародышевого мешка.

Инициальные клетки адвентивных зародышей (при синергидной и антиподальной апогамии). В свете новых представлений явление апогамии заслуживает значительного интереса, поскольку в данном случае инициальными клетками адвентивных зародышей являются клетки гаметофита. Как было отмечено выше, инициали яйцевого и антиподального аппаратов характеризуются определенной степенью “стволовости” и самоподдержания, так как являются тотипотентными и пребывают в состоянии относительного покоя (Батыгина, Рудский, 2006). Самоподдержание обусловлено образованием нескольких инициальных клеток, способных давать зародыши различного происхождения.

Ранее отмечено, что изначально клетки гаметофита (может быть, исключая центральную клетку) сходны как морфологически, так и генетически (имеют общее происхождение из одной мегаспоры). На основании этого можно предположить, что они потенциально способны выполнять одинаковые функции. Но в силу их топографического расположения и взаимодействий с окружающими тканями клетки яйцевого и антиподального аппаратов начинают по-разному дифференцироваться и специализироваться, выполняя различные функции.

Основной функцией синергид является привлечение пылевой трубки в зародышевый мешок, освобождение ее содержимого и проведение спермиев к женским гаметам, что обусловлено их особым строением (наличие “filiform apparatus”). Кроме того, синергиды могут выполнять и другие функции: транспортную, запасающую, трофическую. Они также могут пролиферировать и образовывать дополнительные зародыши. Следует отметить, что у видов с Plumbago- и Plumbagella-типами развития зародышевого мешка синергиды не образуются.

Одной из главных функций антипод является транспорт питательных веществ из материнского организма через халазальный район семязачатка и семени в зародышевый мешок. У видов сем. Roaseae они выполняют как транспортную, так и запасающую функции; у некоторых видов они могут многократно делиться, образуя более трехсот клеток антипод, или антиподальную ткань, а иногда зародышеподобные структуры. Клетки антипод, как правило, дифференцируются пер-

выми, а у отдельных таксонов превосходят по величине (или числу) клетки яйцевого аппарата; при некоторых типах развития зародышевого мешка (*Oenothera*-тип) антиподы вообще не образуются. Форма и продолжительность существования синергид и антипод видоспецифичны.

Образование зародышей из синергид и антипод, возможно, связано с нарушениями или воздействиями извне (из окружающих тканей) на ранних этапах развития этих клеток, в результате чего происходит переключение программы их развития на эмбрио- или эмбриоидогенную.

Рассмотрим **теоретически возможные пути формирования и развития адвентивных зародышей** из клеток яйцевого аппарата зародышевого мешка (рис. 11, вклейка).

В “норме” инициальные клетки яйцевого аппарата дифференцируются в яйцеклетку и две синергиды. Синергида выполняет основную функцию – доставку спермиев в зародышевый мешок, а яйцеклетка объединяется с одним из спермиев (сингамия), формируя **половой зародыш** (I – рис. 11, 1, 2).

Одна из инициальных клеток яйцевого аппарата может оставаться тотипотентной и не переходить к дифференциации и специализации, а может сразу перейти к пролиферации, и в результате ее делений образуется **соматический зародыш** (II – рис. 11, 1). Две другие клетки дифференцируются как яйцеклетка и синергида и выполняют свои функции, участвуя в оплодотворении и образуя **половой зародыш**.

В некоторых случаях инициальные клетки яйцевого аппарата (две или все три) дифференцируются как “яйцеклетки”. Судьба таких “яйцеклеток” может быть различна. При вхождении пыльцевой трубки в зародышевый мешок одна из “яйцеклеток” оплодотворяется и образует **половой зародыш**, другая может развиваться в **соматический зародыш** без оплодотворения (IIIa – рис. 11, 1). Развитие последнего, вероятно, связано с индуцирующим влиянием содержимого пыльцевых зерен, находящихся на рыльце пестика, или второй пыльцевой трубки, входящей в зародышевый мешок. В случае вхождения нескольких пыльцевых трубок в зародышевый мешок могут быть оплодотворены и обе “яйцеклетки”, в результате чего образуются **два половых зародыша** (IIIб – рис. 11, 1, 3).

Один из путей формирования адвентивных зародышей может быть связан со сложным, многоэтапным процессом развития клеток яйцевого аппарата и с переключением их генетической программы. Сначала клетки яйцевого аппарата развиваются типичным образом, т.е. дифференцируется одна яйцеклетка и две синергиды. Одна из синергид участвует в оплодотворении, проводя пыльцевую трубку, вторая при этом может оставаться интактной и продолжительное время со-

храняться после оплодотворения. Возможно, что в результате воздействия экзогенных и эндогенных факторов эта клетка вступает на новый этап развития, сопровождающийся дедифференциацией, “возвратом” к тотипотентности и способности пролиферировать. Вследствие этого развивается дополнительный **соматический зародыш** (унипарентальное наследование) (IV – рис. 11, 1).

Ни одна из клеток яйцевого аппарата не переходит к дифференциации и специализации, оставаясь тотипотентной и сохраняя при этом свойство “стволовости” и способность к делению (V – рис. 11, 1, 4). **Соматические зародыши**, развивающиеся из **недифференцированных клеток яйцевого аппарата**, имеют унипарентальное наследование и могут быть рассмотрены как различные линии отдельных клонов материнского организма. Инициали этих адвентивных зародышей сходны с инициалами нуцеллярных и интегументальных зародышей. Оплодотворение в этом случае исключается.

Особый интерес представляет **апоптоз инициали яйцеклетки**, сопровождаемый остановкой дальнейшей дифференциации двух других клеток яйцевого аппарата, которые сохраняют тотипотентность и свойство “стволовости”. В результате из этих клеток также могут формироваться **соматические зародыши** (VI – рис. 11, 1). Однако не исключен вариант, когда одна из этих клеток может пойти по пути дифференциации и специализации яйцеклетки (гаметы).

Таким образом, можно говорить о шести вариантах реализации программы развития инициальных клеток яйцевого аппарата. Имеются литературные данные, которые можно интерпретировать как примеры вышеуказанных путей (рис. 6). Однако для окончательного вывода о происхождении дополнительных зародышей в этих случаях необходимо детальное и корректное исследование их развития, начиная с самых ранних стадий.

Инициальные клетки адвентивных зародышей (при нуцеллярной, интегументальной, кливажной эмбрионии) у различных цветковых растений относительно сходны по своей морфологии и ультраструктуре, хотя имеют разное происхождение и генетические характеристики (унипарентальное наследование при нуцеллярной и интегументальной эмбрионии и бипарентальное – при кливажной).

В настоящее время установлено, что инициальные клетки, начинающие развиваться в эмбриониды, имеют ряд общих признаков, характерных для клеток со свойствами “стволовости”: малые размеры, плотную цитоплазму с мелкими вакуолями, крупное ядро с заметно увеличенным ядрышком. Гистохимические и ультраструктурные их особенности свидетельствуют об интенсивном синтезе РНК и метаболической активно-

сти (Batygina, 1984; Williams, Maheswaran, 1986). Отмечено, что у некоторых видов растений в процессе развития оболочка инициальных клеток нуцеллярных зародышей утолщается, исчезают плазмодесмы, что, несомненно, важно для транспорта веществ (Maheshwari, 1950; Naumova, 1992).

У некоторых растений, например *Nothoscordum fragrans* (Halperin, 1970), *Poa pratensis* (Батыгина, Фрейберг, 1979), было показано, что соматические ткани материнского организма имеют различную судьбу: **одни клетки нуцеллуса** в процессе развития остаются тотипотентными (“меристема ожидания”), другие – дифференцируются. Первые могут сразу же функционировать как инициали яйцеклетки–зиготы, вторые проходят этап дедифференциации, сопровождающийся пролиферацией нуцеллярной ткани, в результате чего образуется ЭКК, формирующий эмбриониды, а часть клеток нуцеллуса на разных этапах развития подвергается апоптозу.

Аналогично можно интерпретировать судьбу клеток эмбрионной массы у *Erythronium americanum* (Jeffrey, 1895) и *Tulipa gesneriana* (Ernst, 1901), развивающейся из зиготы и дающей соматические зародыши при **монозиготической кливажной полиэмбрионии**. Мы считаем, что, как и в нуцеллярном ЭКК, все клетки этой эмбрионной массы являются тотипотентными, но часть из них проходит дифференциацию, а часть сохраняет свойства тотипотентности и “стволовости”.

Инициальные клетки адвентивных и половых зародышей во многом сходны. Как и яйцеклетке, этим клеткам свойственна высокая метаболическая активность, тотипотентность и определенная степень “стволовости”. В процессе развития они становятся изолированными и полярными, в характере их делений присутствует сходство с яйцеклеткой. Следует отметить, что не только нуцеллярные клетки могут пролиферировать с образованием ЭКК, но и сама зигота может формировать клеточную массу, из клеток которой образуются адвентивные зародыши (рис. 7). Все это говорит о единстве путей морфогенеза инициальных клеток полового и адвентивных зародышей.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ РАЗВИТИЯ ПОЛОВОГО И АДВЕНТИВНЫХ ЗАРОДЫШЕЙ

Зародыш цветковых растений представляет собой различные стадии развития нового дочернего спорофита – от зиготы до его дифференцированного состояния на ткани и органы. Процесс формирования половых зародышей называют эмбриогенезом, а само явление – эмбриогенией. Сформированный зародыш автотрофного расте-

ния обычно состоит из нескольких основных органов, обеспечивающих развитие проростка: **семядолей, эпикотилия**, располагающегося между основаниями семядолей, **гипокотилия**, находящегося между основанием семядолей и радикулой, и собственно **радикулы** (зародышевого корня). Если эпикотиль достаточно развит и несет зачатки первых настоящих листьев, его называют **почечкой** (плюмулой). Одним из наиболее характерных признаков зародышей является закономерный и таксоноспецифичный морфогенез, проходящий в соответствии с эмбриогенетическими законами – **происхождения, чисел, расположения, назначения** (Souèges, 1937) и **экономии** (Johansen, 1950). Классификации типов эмбриогенеза обычно основаны на последовательности и характере делений клеток (бластомеров) в первый период развития зародышей, а также на морфогенетических потенциях образующихся бластомеров. В последнее время некоторые исследователи, занимающиеся вопросами классификации эмбриогенеза, предлагают учитывать структуру и функции отдельных органов зародыша в постсеменном развитии (Batygina, 1969; Батыгина, 1974; Yamazaki, 1982).

В зиготе первое деление, как правило, неравное, приводящее к образованию двух клеток: меньшей апикальной (*ca*) и более крупной, более вакуолизированной базальной (*cb*). Апикальная клетка и ее дериваты становятся зоной активного белкового синтеза, где сосредоточены органеллы и включения, – это полюс роста и морфогенеза. В зависимости от типа развития зародыша (8 типов – Батыгина, 1974) первая перегородка, как и последующие, располагается по-разному относительно оси проэмбрио. Во всех сложных преобразованиях в ходе органогенеза определяющую роль играют **ритм и темп митотической активности и ориентация клеточных делений** в разных областях зародыша. В процессе **эмбриогенеза** обычно выделяют несколько стадий, отражающих изменения морфогенеза: **проэмбриональную, глобулярную, сердечковидную, торпедовидную и стадии сформированного и зрелого зародышей** (Батыгина, Васильева, 2002).

После первого деления зиготы в клетках *ca* и *cb* сохраняется высокая тотипотентность, свойственная зрелой зиготе. С развитием зародыша в процессе гистогенной дифференциации и интеграции отдельных комплексов клеток тотипотентность сохраняется лишь в отдельных клеточных кластерах (морфогенетических полях) зародыша, проростка и растения. Суэж (Souèges, 1934) выявил в зародыше большинства видов цветковых **эпифизарную и гипофизарную области** и их **инициали** (характеризующиеся свойством “стволовости” – Т.Б.), **дериваты которых дают апексы побега и главного корня**. Формирование этих районов, так же как и их инициалей, у представи-

телей различных таксонов обычно происходит на разных этапах развития зародыша.

На ранних стадиях развития зародышу большинства покрытосеменных растений присуща радиальная симметрия, сменяющаяся на поздних стадиях на билатеральную. У некоторых видов покрытосеменных (например, у злаков) отмечается дорсовентральное строение зародышей с самых ранних стадий. В ходе развития зародыша может происходить переход от одного типа симметрии к другому (Батыгина, 1993б). Некоторые авторы считают, что переход от радиальной к билатеральной симметрии происходит в момент формирования семядолей (Raghavan, 1986; Jürgens, 1995). Другие подчеркивают, что глобулярный зародыш в формальном смысле радиально несимметричен (Goldberg et al., 1994).

При описании эмбриональных структур часто употребляются понятия “критическая стадия”, или “критический период”, характеризующие смену структурно-функциональных характеристик в развитии зародыша и окружающих тканей семени и плода. В основу их выделения положены морфогенетические и морфофизиологические корреляции в развитии репродуктивных структур (Батыгина, 1974). Одной из важнейших является стадия автономности, начиная с которой происходит переход зародыша на самостоятельный путь развития (Васильева, Батыгина, 1997; Vasilyeva, Batygina, 2006).

Архитектоника половых зародышей у некоторых видов цветковых растений **не укладывается в классическую модель эмбриогенеза**, описанную, например, для *Capsella bursa-pastoris*, из-за отсутствия инициалей и типичных центров полярной организации (эпифизиса и гипифизиса) и главного зародышевого корня (Batygina, Zakharova, 1997). Кроме того, известны такие зародыши, у которых апекс побега или почечка и адвентивные корни есть, а **радикула отсутствует** (*Nelumbo nucifera*), и такие, у которых **нет апексов побега и корня**, а почечка и адвентивные корни формируются только при прорастании (Orchidaceae). У паразитных растений (Orobanchaceae) **зародыши состоят всего лишь из нескольких клеток и до полного созревания семян остаются недифференцированной клеточной массой** (Терехин, 1977; 1997; Терехин, Никитичева, 1981; Teryokhin, 2006).

Разнообразие типов эмбриогенеза и способов развития проростков свидетельствуют о большом полиморфизме половых зародышей, связанном с экологическими условиями произрастания таксона и происхождением инициалей зародышей. Высокая степень тотипотентности инициальных клеток, в том числе яйцеклетки-зиготы, делает возможным глубокие морфогенетические перестройки на разных этапах развития зародыша и проростка с сохранением их общей органи-

зации. Перестройки в процессе адаптивной эволюции происходят, вероятно, в результате **нарушения определенных морфогенетических и морфофизиологических корреляций** (на клеточном, тканевом, органном, организменном и, возможно, популяционном уровнях). Они могут проявляться на самых первых (иррегулярность делений, разное участие дериватов *ca* и *cb* в построении тела зародыша), на средних (**отсутствии гипифизиса и эпифизиса**) и поздних (**отсутствии главного корня** и адвентивных корней не только у зародыша, но и у проростка) этапах развития, а также в общей редукции зародыша начиная с ранних этапов. В ходе таких перестроек изменяется время появления первичной полярности полового зародыша и становится возможным ее изменение в процессе образования проростка.

Анализ литературных и оригинальных данных показал, что **развитие адвентивных зародышей во многом сходно с половым**. Наибольшим сходством (в характере делений) обладают синергидные и антиподальные зародыши, развивающиеся в одном зародышевом мешке с половым. Вероятно, это обусловлено, главным образом, генетическими признаками таксона и его биологией развития, а также “родством” инициальных клеток этих зародышей. Например, у некоторых видов *Lilium*, *Allium*, *Fritillaria* выявлено, что первые деления инициальных клеток и заложение перегородок между дочерними клетками адвентивных зародышей повторяют ход развития зиготического зародыша. Иногда цитокинез в синергидах не наблюдается и образуется ценоцитный проэмбрио (*Argyropsis candida* – Ворсобица, Солнцева, 1990).

Вопрос о характере первых делений инициальных клеток нуцеллярных зародышей остается дискуссионным, так как существует значительная вариабельность в расположении первой перегородки между дочерними клетками. Дальнейшие деления этих клеток приводят к образованию многоклеточного зародыша, который только на глобулярной стадии принимает сходство с половым. Сформированные нуцеллярные зародыши обычно лишены суспензора, однако у некоторых видов, таких как *Opuntia dillenii* (Maheshwari, Chopra, 1954), *Mammillaria tenuis* (Tiagi, 1957), *Poa pratensis* (Батыгина, Фрейберг, 1979), он хорошо развит. Образование нуцеллярных зародышей происходит неодновременно, поэтому в зрелом семени могут присутствовать зародыши разных стадий развития.

Таким образом, при сравнительном анализе морфогенеза полового и адвентивных зародышей четко прослеживается параллелизм в их развитии, который подчиняется основным закономерностям морфогенеза: наличие полярности (биполярность и формирование новой оси) и симметрии (радиальная, билатеральная, дорсовен-

тральная), клеточная и гистогенная дифференциация, установление морфогенетических и морфофизиологических корреляций, способности к пролиферации (Batygina, Zakharova, 1997; Batygina, 2006b). В их генезисе можно выделить общие критические стадии: заложение первых перегородок, дифференциация на органы, становление автономности и т.д. (Batygina, Vasilyeva, 2003). Как половые, так и адвентивные зародыши характеризуются полиморфизмом, их различие заключается в способе репродукции: гетерофазной (половой зародыш) или гомофазной (соматический зародыш).

ФАКТОРЫ, ВЫЗЫВАЮЩИЕ ЯВЛЕНИЕ ПОЛИЭМБРИОНИИ

Хотя многие исследователи обращают внимание на факторы, индуцирующие или влияющие на частоту полиэмбрионии, ее причины и механизмы вызывают дискуссию. Веббер (Webber, 1940) отмечал, что большинство случаев образования дополнительных зародышей у покрытосеменных относится к апомиксису и что явления полиэмбрионии и апомиксиса следует рассматривать во взаимосвязи.

Родес (Rhoades, 1961) предложил цитологическое объяснение появлению семян с несколькими зрелыми зародышами. По мнению автора, важное значение имеет хромосомный баланс между зародышем, эндоспермом и материнскими тканями. Соотношение 2 : 3 : 2 представляет “формулу успеха” для диплоидного зародыша, триплоидного эндосперма и диплоидной спорофитной ткани. Любой дисбаланс такого соотношения должен приводить к дегенерации зародыша.

Некоторые авторы считают, что полиэмбриония – рецессивный признак, контролируемый группой генов (Karpert, 1933; Leroy, 1947; Maheshwari, Rangaswamy, 1958). Ноглер (Nogler, 1984), исследуя апомиктический *Ranunculus auricomus*, показал, что гаметофитный апомиксис (апоспория и диплоспория) представляет собой моногенное наследование. Сэвидан (Savidan, 2000), в отличие от Ноглера, утверждает, что апомиксис контролируется несколькими доминантными генами.

В любом случае, как считают Гросниклаус с соавторами (Grossniklaus et al., 2001), апомиктические растения являются гетерозиготными, и поэтому потенциально способны к половой репродукции, но в более подавленной степени, так как этому процессу мешает присутствие доминантного фактора апомиксиса. Гетерогенность апомиктических популяций подтверждается наличием факкультативных апомиктов и появлением половых потомков при скрещивании апомиктов (Hörandl, Greilhuber, 2002). Полиплоидизация и различные хромосомные перестройки у полиплоидов также

являются важными факторами для инициации апомиксиса (Roche et al., 2001).

Причиной апомиксиса могут быть одна или несколько последовательных мутаций (Mogie, 1992). Так, на примере мутанта *twn Arabidopsis* было выявлено, что мутагенез стимулирует формирование дополнительных зародышей из клеток суспензора (Vernon, Meinke, 1994). Авторы показали, что у данного мутанта происходит снятие ингибирующего действия гена *TWN* на эмбриональные потенции клеток суспензора, в результате чего его клетки начинают делиться и формировать дополнительные зародыши.

Кармен (Carman, 1997) предлагает гипотезу асинхронности экспрессии дубликатных генов у полиплоидов, которая, на его взгляд, является причиной апомиксиса и полиэмбрионии. С точки зрения этого автора, апомиксис представляет собой результат гибридизации между экотипами (внутри или между видами), каждый из которых различается по условиям индукции цветения, времени мейоза, образования зародышевого мешка и эмбрионии (асинхронности экспрессии генов, контролирующих развитие данных структур) относительно развития окружающих тканей. Вследствие этого создается новый (апомиктический) фенотип с гибридным развитием цветка.

По мнению Батыгиной (Batygina, 1989; Батыгина, 1999), одной из причин перехода к бесполому способу образования зародыша и эмбриоидогенному типу вегетативного размножения является нарушение интеграции и организации зародыша и окружающих его структур, а также морфогенетических и морфофизиологических корреляций. Это приводит к нарушению аллометрии. При дезинтеграции всего зародыша или его частей часто происходит отмирание отдельных клеток (апоптоз), тогда как в других клетках начинаются процессы дедифференциации, дифференциации и пролиферации, которые приводят к полиэмбрионии. Это подтверждается экспериментальными данными о том, что на формирование и развитие археспория, зародышевого мешка и зародыша влияют сигналы от окружающих тканей, которые индуцируют клеточную активность или проявляют репрессию клеточных делений (Koltunow, 1993, 2000).

Немаловажную роль в появлении полиэмбрионных семян играют ростовые гормоны. Опыты Хациус (Nassius, 1953, 1955, 1957, 1960) показали, что при обработке недифференцированных зародышей *Eranthis hiemalis* 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислотой (2,4-D) в концентрации 500–1000 мг/л процесс дифференциации в них временно приостанавливался при сохранении высокой митотической активности. После снятия ингибиторного эффекта процесс дифференциации возобновляется, иницируется развитие дополнительного за-

родыша и формируется двойня. Обработка таких же зародышей цитратно-фосфатным буфером (рН 3.5–4.5) подавляла меристематическую активность клеток зародыша, но клетки суспензора оставались жизнеспособными и начинали активно делиться, образуя нормальные или аномальные зародыши. Дальнейшие опыты с 2,4-D подтвердили образование двоен путем расщепления зародыша и у других растений: *Datura* (Sanders, 1950), *Triticum* (Ferguson et al., 1979), *Zea* (Erdelska, Vidovencova, 1992).

Возможно, что в развитии зародыша важную роль играет полярный транспорт ауксинов, который определяет его симметрию (Fisher et al., 1997). При его подавлении фитотропинами (N-1-нафтилфталамовой кислотой) и флавоноидами (кверцитином) – ингибиторами разных классов – наблюдалось образование дополнительных меристем (побеговой и корневой) и дополнительных органов (колеоптиле и щитка) у *Triticum vulgare*. Это приводило к образованию дополнительных зародышей.

Наряду с физиологическими факторами, способствующими индукции полиэмбрионии, важную роль играют и экологические условия. Например, семена манго (*Mangifera indica*) в одном ареале оказываются моноэмбрионными, а в другом – полиэмбрионными (Juliano, 1937). Внешняя среда существенно влияет не только на формирование и развитие, но и на выживание проростков, возникающих из одного семени (Treub, 1936). Полиэмбриония в естественных условиях может определяться различными биотическими и абиотическими факторами. Дисбаланс между половым зародышем и окружающими его структурами семени приводит к появлению дополнительных зародышей.

ПОЛИЭМБРИОНИЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ГЕТЕРОГЕННОСТЬ СЕМЯН

Обычно семена содержат только **половые** (зиготические) зародыши (**гамоспермия**). Однако новое поколение может развиваться из семян, в которых зародыш образуется **без оплодотворения** (**агамоспермия**). Существует несколько типов агамоспермии в зависимости от способа образования зародышей: на базе гаметофита (партеногенез – из яйцеклетки, апогаметия – из синергиды и т.д.), на базе материнского (овулярная, т.е. семязачаточная, – нуцеллярная и интегументальная эмбриоидогения) и дочернего (эмбриональная – монозиготическая кливажная эмбриоидогения, т.е. образование однояйцевых близнецов – двоен, троен и т.д.) спорофита.

Как известно, семена цветковых растений различаются по ряду признаков: морфологических, биохимических, физиологических, генетических,

экологических. Неоднородность, или гетерогенность, семян необходимо рассматривать не только с позиции индивидуальной изменчивости, но и с учетом соотношения различных способов и форм репродукции в жизненном цикле. Один из важнейших признаков семян – **генетическая гетерогенность** (рис. 12). В основе ее лежат различные явления, а именно: эмбриогения, эмбриоидогения (овулярная и эмбриональная) и гаметофитный апомиксис.

Обычно генетически разнокачественные семена фенотипически неразличимы. В некоторых случаях, когда родительские формы хорошо различаются по фенотипу (ксении и метаксении у кукурузы), генотипическая и фенотипическая гетерогенность семян становится явной. Генетическая гетерогенность семян у цветковых растений – далеко не новая проблема. Достаточно вспомнить, что Г. Мендель не смог подтвердить в опытах с *Hieracium* тот характер расщепления (3 : 1), который был им выявлен в эксперименте с *Pisum sativum*. Позже эмбриологи установили факт образования зародышей без оплодотворения (апомиксис) в семенах *Hieracium*.

Сопоставление явлений, составляющих разные формы воспроизведения и размножения и играющих различную роль в онтогенезе, позволило **разработать принципиально новую схему путей формирования генетической гетерогенности семян, обусловленной происхождением зародышей**.

Половые зародыши (бипарентальное наследование) формируются в результате **оплодотворения яйцеклетки** (классическая схема полового процесса) либо **одной из синергид (или антипод)**, прошедшей дифференциацию **гаметы**. Оба эти пути сопровождаются рекомбинацией, и образующиеся зародыши являются результатом гибридизации родительских форм.

Партеногенетические зародыши (унипарентальное наследование) формируются без оплодотворения из клеток яйцевого или антиподального аппаратов при различных формах гаметофитного апомиксиса и разных способах образования зародышевого мешка:

некоторые формы диплоспории (Тагахасим-, Ихерис-типы развития зародышевого мешка) характеризуются большим или меньшим участием мейоза (рекомбинационных процессов); они имеют меньший резерв изменчивости по сравнению с половым воспроизведением;

апоспория и некоторые формы диплоспории (Antennaria- и Allium-типы развития зародышевого мешка) имеют **матроклинную наследственность и, следовательно, сходны с собственно вегетативным размножением**.

Соматические зародыши (унипарентальное наследование) возникают без оплодотворения из

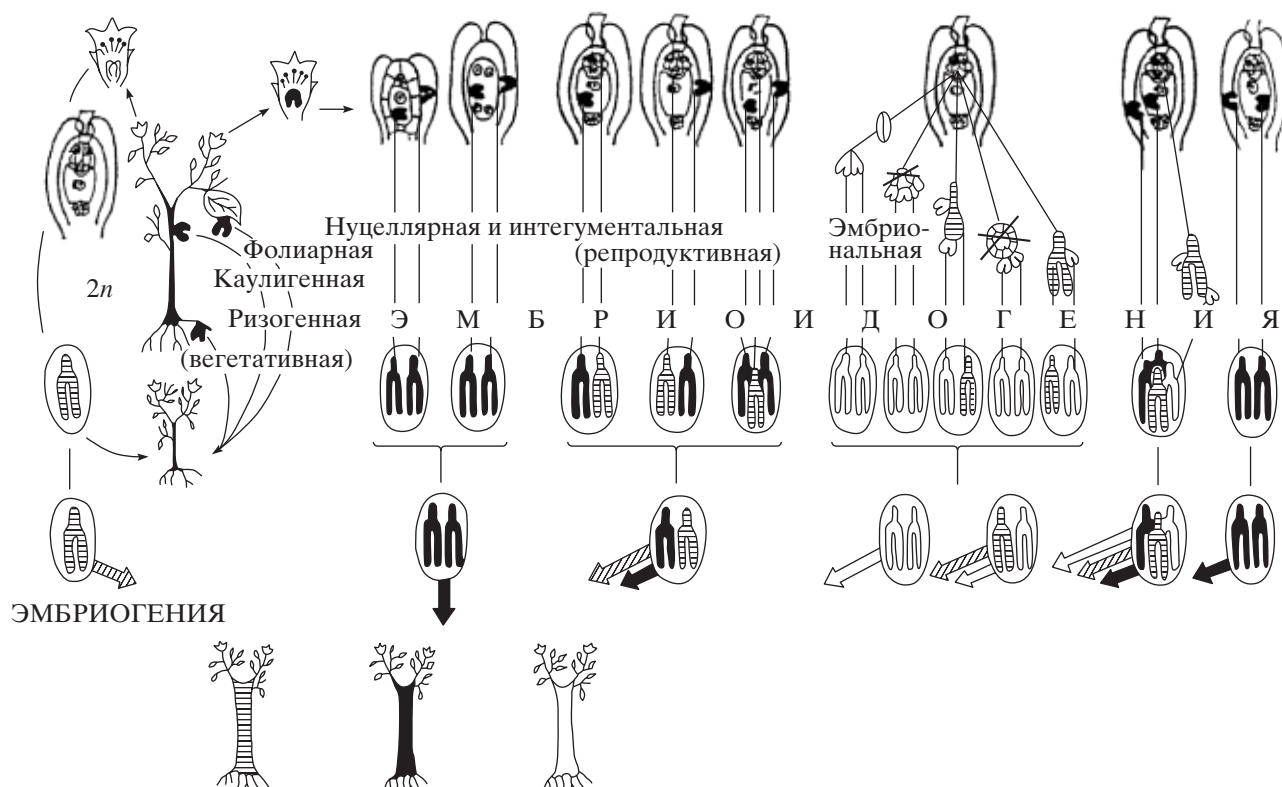


Рис. 12. Гетерогенность семян: половой и бесполой способы образования (эмбриогенный и эмбриоидогенный типы репродукции).

(♀ ♂) – эмбриониды различных поколений одно- и двудольных растений; (♂) – семя с половым зародышем и эмбрионидом различных поколений; (♂) – стадии развития гаметофита; (●) – клон материнского растения; (○) – клон дочернего растения; (⊕) – новый дочерний спорофит.

соматических клеток материнского или дочернего спорофита или из клеток гаметофита, не прошедших дифференциацию и оставшихся соматическими (при апоспории и некоторых формах диплоспории):

из клеток нуцеллуса и интегумента; в этом случае уровень возможной наследственной изменчивости теоретически равен таковому при вегетативном размножении;

в результате расщепления зиготы или полового зародыша; монозиготические эмбриониды по отношению к половому зародышу, из которого они образовались, представляют собой новое дочернее поколение и имеют иной генотип по сравнению с клетками и тканями семязачатка;

из недифференцированных клеток яйцевого и антиподального аппаратов; яйцеклетка также может рассматриваться в этой категории, если она не прошла дифференциацию до гаметы и осталась соматической, поэтому зародыш, образующийся из такой “гаметы”, является не половым, а соматическим.

В этой схеме не рассматриваются случаи генетической гетерогенности гибридных семян и семян, в которых половые зародыши и эмбриониды могут образоваться из разных зародышевых мешков или завязей.

Основываясь на происхождении зародышей, можно выделить следующие категории семян:

с **половыми (зиготическими) зародышами (би-парентальное наследование);**

с **гемигамными химерными зародышами (би-парентальное или унипарентальное наследование);**

с **партеногенетическими зародышами (унипарентальное – материнское или отцовское наследование):** диплоидными (нередуцированный партеногенез), гаплоидными (редуцированный партеногенез или редуцированный андрогенез);

с **соматическими зародышами (эмбриониды) (унипарентальное наследование):** нуцеллярными, интегументальными, монозиготическими.

Особого внимания заслуживает генетическая гетерогенность семян при таких формах апомиксиса, как **андрогенез** и **гемигамия (семигамия)**.

При **андрогенезе** ядро яйцеклетки после опыления дегенерирует, и образуется зигота, содержащая женскую цитоплазму и мужское ядро, что дает начало гаплоидному зародышу, развивающемуся в проросток, похожий на отцовское растение.

Семигамия (гемигамия) представляет собой незавершенный процесс сингамии, при котором спермий проникает в яйцеклетку, но мужское и женское ядра не сливаются. В зиготе происходят многочисленные деления ядер яйцеклетки, спермиды и их производных. В отдельных случаях может происходить кариогамия – слияние отдельных производных мужских и женских ядер. Все эти процессы приводят к формированию **мозаичного химерного зародыша и проростка**. Генетика отдельных частей зародыша, таким образом, различается, что в дальнейшем определяет характер формирования апексов побега и корня. У хлопчатника семигамия передается через яйцеклетку и пыльцевое зерно, но она может быть реализована, если ядро яйцеклетки содержит фактор семигамии, представленный одним доминантным геном (Солнцева, 1997; Solntseva, 2006). Семигамия необлигатна, она не замещает и не элиминирует амфимиксис. Естественные популяции семигамных растений полиплоидны, что, вероятнее всего, происходит благодаря слиянию нескольких ядер в зародыше.

Таким образом, в семени теоретически могут сформироваться несколько типов зачатков организмов с различной наследственностью, способных дать новые поколения растений. **Половые и партеногенетические** (при *Taraxacum*- и *Ixeris*-типах развития зародышевого мешка) зародыши несут в себе **значительные источники изменчивости для новых популяций**. **Апомиктичные зародыши**, образующиеся при апоспории и некоторых формах диплоспории (*Antennaria*- и *Allium*-типы развития зародышевого мешка), являются **хранителями материнского генотипа и не способны (или слабо способны) к поддержанию генетического разнообразия**. С этих позиций способ их образования соответствует вегетативному размножению, хотя они и заключены в семени.

Эмбриониды, участвующие в вегетативном размножении **путем клонирования** старого материнского или нового дочернего спорофита (зиготы-зародыша) в семени, **снижают уровень генетической изменчивости в семенах**. В то же время такие соматические зародыши, составляя часть семени, имеют широкие возможности семенного **распространения по принципу “там и тогда”** в отличие от классических форм вегетативного раз-

множения, обеспечивающих воспроизведение и **размножение “здесь и теперь”**.

Таким образом, в **одном семени** могут образовываться **генетически разные клоны: клон материнского** (на базе нуцеллярной и интегументальной эмбрионидогении и гаметофитного апомиксиса) и **клон дочернего** (на базе монозиготической кливажной эмбрионидогении) спорофитов. Клонирование разных структур семени (нуцеллуса, интегумента, зиготы или зародыша) может быть вызвано опылением, гибридизацией, физическими, химическими факторами и условиями произрастания.

Теоретически можно полагать, что только за счет **кливажной и вегетативной эмбрионидогении** в течение **одного сезона** можно наблюдать **генетически однородную, но разновозрастную** популяцию. В то же время за счет **нуцеллярных и интегументальных эмбрионидов**, производных той же зиготы, что и эмбриониды, образующихся при кливажной и вегетативной эмбрионидогении, **в течение нескольких сезонов, а иногда даже лет сохраняется родительский генотип в популяции**. При этом следует отметить, что **в одном и том же семени** наряду с нуцеллярными и интегументальными эмбриоидами **может образоваться новая зигота**, дающая в популяции генетически новое потомство. Нельзя забывать о **разных формах гаметофитного апомиксиса** (партеногенезе, апогаметии, семигамии, андрогенезе), которые также **усиливают генетическую гетерогенность семян**. Таким образом, наличие в одном семени половых зародышей и эмбрионидов разного происхождения создает генетическую гетерогенность семян, т.е. **гетерогенность “эмбриональной популяции”**. Это явление встречается в природе относительно часто, хотя многие исследователи, занимающиеся изучением семян и сеянцев, его игнорируют.

Значительный интерес представляют и **полностью агамоспермные системы размножения**, при которых в семенах могут воспроизводиться **спорофиты с разной материнской наследственностью, т.е. разного происхождения**: эмбриониды – монозиготические, нуцеллярные, интегументальные – и гаметофитные зародыши (образующиеся в результате партеногенеза, андрогенеза, семигамии и апогаметии).

Степень преобразования генетического материала при различных типах репродукции в процессе смены поколений постепенно уменьшается **в следующем направлении**: гамоспермия (при перекрестном опылении) → гамоспермия (при самоопылении) → агамоспермия (в случае гаметофитного апомиксиса) → агамоспермия (монозиготическая, нуцеллярная и интегументальная эмбрионидогения) → аспермия (в случае гемморизогении, фолиарной, каулигенной и ризогенной эмбрионидогении). В этом ряду постепенно

ослабевает роль мейотических преобразований и происходит замена семенной репродукции на вегетативную. Смена форм репродукции и соотношение типов и способов репродукции в одном жизненном цикле, вероятно, связаны с изменениями условий обитания растений. Меньшие преобразования генетического материала (например, при апомиксисе) не расширяют адаптивные возможности организма в отличие от генерации в перекрестноопыляемых популяциях (гамоспермия). Все вышерассмотренные тенденции могут одновременно реализовываться и закрепляться в потомстве. Примером служит репродукция посредством семян и плодов, содержащих одновременно зачатки индивидуумов с принципиально различной наследственностью – половые и соматические зародыши.

При полиэмбрионии образуются семена, которые могут содержать половой, партеногенетический зародыши и эмбриониды в различных сочетаниях. Развитие зародышей в генетически гетерогенных семенах и образование из них проростков происходит на конкурентной основе. В отличие от нормальных, содержащих только зиготические зародыши в таких семенах **бок о бок протекают различные процессы образования нового индивидуума (половой и бесполой)**. При этом часто ни один из репродуктивных процессов не представлен в чистом виде. Например, образование однойяйцевых близнецов (двоен, троен и т. д.) предшествует половой процесс, который затем сменяется бесполом, т.е. происходит переключение программы развития. Все эти сложные многоступенчатые процессы в семени обеспечивают возможность воспроизведения и размножения новых поколений, имеющих разные генотипы.

Генетическая **неоднородность семян** создается даже **при автогамии благодаря мейозу**, в результате семенное потомство генетически отличается от материнской особи, чего никогда не бывает в клоне при вегетативном размножении. В перекрестноопыляющихся популяциях (**при аллогамии**) создаются высокий уровень **гетерозиготности** и большой **“маневренный фонд” рецессивных генов**.

Проблема генетической разнокачественности семян и популяций недостаточно изучена, дальнейшая ее разработка представляет интерес как для теоретических исследований, так и для практических (создание новых форм, сортов растений и т.п.). Несомненно, феномен полиэмбрионии и генетическая гетерогенность семян имеют прямое отношение к общей проблеме сохранения биологического разнообразия на нашей планете.

ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ ПОЛИЭМБРИОНИИ

Образование в одном семени **двоен и троен с различным наследованием** (унипарентальное, би-парентальное) уже широко применяется в селекционной и садоводческой практике. Особое внимание уделено нуцеллярной эмбриоидогении. Высокая способность некоторых видов (*Mangifera*, *Citrus*) образовывать **нуцеллярные зародыши** помогает **выбирать родительский генотип, обеспечивающий высокую численность зародышей и разнообразие форм в потомстве**. В случае получения гибридных сортов нуцеллярная эмбриоидогения способствует быстрому их закреплению в потомстве и размножению. Следовательно, она может быть использована как **метод клональной селекции** (Поддубная-Арнольди, 1976). Нуцеллярная эмбриония дает также возможность получения растений, свободных от вирусов. Известно, что при обычном вегетативном размножении **черенки часто бывают инфицированы различными патогенами**, тогда как **нуцеллярные зародыши и проростки, выращенные из них, свободны от вирусов**.

Следует отметить, что **сеянцы *Citrus*, образующиеся из нуцеллярных эмбрионидов**, развиваются **“омоложенными”** и сходными с проростками (наличие колючек), возникшими из половых зародышей. Сеянцы же, образующиеся из вегетативных почек на спорофите, лишены колючек (Maheshwari, 1950). Клоны *Citrus*, постоянно размножаемые вегетативно (черенками), становятся ослабленными и стерильными; садоводы обновляют их, используя для этого **“нуцеллярные” сеянцы**, развивающиеся лучше получаемых из черенков.

Генетически однотипные формы возможны при образовании **двоен и троен** на базе деления зиготы или проэмбрио (**монозиготическая клонная полиэмбриония**). Такое явление часто встречается в межрасовых, межвидовых и межродовых скрещиваниях, при воздействии высоких и низких температур, опылении облученной пылью и используется в сельскохозяйственной и садоводческой практике для **увеличения числа жизнеспособных растений, обладающих одинаковым генотипом**.

Сочетание при полиэмбрионии **полового процесса с различными формами апомиксиса** (апо-спория, диплоспория, апогаметия, партеногенез) позволяет получать генетически разнородное потомство. **Ряд особенностей апомиксиса** – выпадение мейоза, отсутствие оплодотворения, нерасщепляемость гетерозигот, возникновение гаплоидных спорофитов – открывает широкие перспективы для работы **в области селекции и биотехнологии**, так как создается возможность зафиксировать **любую желаемую гетерозигот-**

ную комбинацию генов и сохранить **новые гетерозиготные сорта** с хозяйственно-ценными качествами.

Получение апомиктичного потомства **на базе гаметофитного апомиксиса в полиэмбрионных семенах** широко используется в работах **по гибридизации**, потому что способствует закреплению гетерозиса у гибридов в силу отсутствия у апомиктов расщепления в последующих поколениях.

Одним из направлений селекционной работы является **получение гаплоидов**. С этой точки зрения представляет интерес **апогаметия (синергидная и антиподальная)**. Гаплоидные растения, образующиеся при этом типе полиэмбрионии, представляют ценность как **исходный материал для создания гомозиготных диплоидных линий**, широко используемых в селекции. Гаплоиды используются и для получения полиплоидов, анеуплоидов и транслокаций, преодоления несовместимости при скрещиваниях с дикими родственными видами, имеющими ценные хозяйственные признаки, и др. (Тырнов, 2000). **Гаплоиды могут использоваться и для решения теоретических задач**, таких как **геномный анализ и эволюция геномов, генетика и морфология мейоза, генетика количественных признаков, определение функциональной диплоидизации полиплоидов, контроль гомо- и гетерозиготности, гетерозис**.

Однако решение прикладных задач с использованием явления полиэмбрионии сталкивается с **определенными трудностями** (получение жизнеспособных гаплоидных проростков, повышение частоты полиэмбрионии), для преодоления которых необходимы дальнейшие теоретические и экспериментальные исследования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на многочисленные исследования в области апомиксиса и полиэмбрионии и связанной с ними генетической гетерогенности семян, остается много актуальных и нерешенных вопросов. Например, при построении классификации типов полиэмбрионии следует учитывать совокупность таких признаков, как происхождение и генезис инициальных клеток адвентивных зародышей, а также способы образования и генетические характеристики последних, которые связаны с процессами мейоза и оплодотворения.

Особое внимание следует обратить на сравнительные характеристики инициальных клеток адвентивных и половых зародышей. Подробный анализ развития яйцеклетки и ее трансформации в зиготу позволил определить основные принципы такого сравнения (Батыгина, Васильева, 1997). Можно полагать, что инициальным клеткам адвентивных зародышей, как и системе “яйцеклетка–зигота”, свойствен пульсирующий ха-

рактер процессов морфогенеза: дифференциация, специализация, дедифференциация и вновь дифференциация и пролиферация. С позиций новой концепции “стволовых клеток” авторы полагают, что инициальные клетки адвентивных зародышей, как и “яйцеклетка–зигота”, характеризуются определенной степенью “стволовости”.

Сравнение инициальных клеток соматических зародышей как с яйцеклеткой, прошедшей многоступенчатый путь дифференциации и ставшей гаметой, так и с “яйцеклеткой”, не прошедшей путь специализации и оставшейся недифференцированной клеткой яйцевого аппарата зародышевого мешка (спорофитом), является правомерным. Как известно, яйцеклетка некоторых видов в природных условиях дает партеногенетический зародыш, развивающийся по определенным законам. Однако вопрос о том, является ли яйцеклетка, встающая на путь партеногенеза, по своему структурно-функциональному состоянию действительно яйцеклеткой (гаметой) или она остается тотипотентной, со свойствами “стволовости”, во многом дискуссионный. Явление партеногенеза при некоторых формах апомиксиса (апоспории и диплоспории) представляет значительный интерес и требует цитологических и молекулярно-генетических исследований.

Важным моментом является характеристика инициальных клеток синергидных и антиподальных зародышей в связи с дискуссионностью вопроса о функциональном назначении этих клеток и правомерном рассмотрении их в качестве гамет. Мы обсудили теоретически возможные пути развития клеток яйцевого аппарата и образования из них половых или соматических зародышей (рис. 11, вклейка). Для сравнения дано нормальное формирование яйцевого аппарата, состоящего из двух синергид и одной яйцеклетки, выполняющих свои типичные функции (**I**). Эти способы связаны: 1) с сохранением тотипотентности одной или нескольких инициальных клеток яйцевого аппарата, которые без дифференциации начинают пролиферировать и формируют соматические зародыши (**II, V**); это также может быть вызвано апоптозом одной из инициалей (яйцеклетки) (**VI**); 2) с дифференциацией нескольких яйцеклеток в одном яйцевом аппарате, которые либо оплодотворяются и дают зиготические зародыши (**IIIб**), либо одна из них не оплодотворяется, формируя соматический зародыш (**IIIа**); 3) с длительным сохранением одной из синергид, не участвующей в оплодотворении, и переходом ее к дедифференциации и пролиферации с образованием также соматического зародыша (**IV**).

Анализ инициальных клеток и развития полового и адвентивных зародышей показал, что их морфогенез, как было отмечено выше, подчиняется общим закономерностям, что говорит о зна-

чительном параллелизме их развития. Основное различие состоит в способе их образования – посредством гетерофазной (половой зародыш) или гомофазной репродукции (соматический зародыш).

Исследование взаимосвязи явлений полиэмбрионии и апомиксиса позволяет сделать вывод об общих факторах индукции. К их числу относятся: изменение генетической программы развития клеток или их гормонального статуса, следствием которого могут быть нарушения морфогенетических и морфофизиологических корреляций в развитии зародыша и окружающих структур семени. Также одним из факторов индукции может служить стрессовое изменение условий окружающей среды. Вероятно, появление полиэмбрионии и различных форм апомиксиса связано с комплексным воздействием ряда упомянутых факторов. Выявление механизмов индукции и регуляции полиэмбрионии важно не только для разработки фундаментальных проблем биологии (например, популяционных аспектов репродукции), но и для практических целей (генетико-селекционных работ).

Развитие в одном семени нескольких зародышей, характеризующихся различными способами репродукции, обуславливает генетическую гетерогенность семян. На основе характера наследования (унипарентальное или бипарентальное) выделены четыре категории семян, содержащие зародыши различного происхождения: семена с половыми, гемигамными (химерными), партеногенетическими зародышами и с эмбриоидами (Batygina, 1999).

Особенности развития семян (образование зародышей разного происхождения, запас питательных веществ, прочные покровы, период покоя и др.) способствуют созданию банка живых семян в почве. Это обеспечивает во многом гомеостаз вида, популяции, ценоза. Многовариантность способов, пластичность и толерантность репродукции в одном жизненном цикле у цветковых растений, несомненно, имеет адаптивное значение, обеспечивая выживание вида в норме и при стрессе. Системы репродукции у растений следует рассматривать на аутоэкологическом, популяционном, экосистемном уровнях, а также в эволюционном аспекте.

Мы приносим искреннюю благодарность нашим коллегам В.Е. Васильевой, Г.Е. Титовой, И.И. Шамрову и Е.А. Брагиной за ценные советы при подготовке рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Банникова В.П., Хведьнич О.А., Шпилевая С.П. и др. Половые клетки и оплодотворение у покрытосеменных и водорослей. Киев: Наук. думка, 1985. 220 с.
- Батыгина Т.Б. Эмбриология пшеницы. Л.: Колос, 1974. 206 с.
- Батыгина Т.Б. О некоторых закономерностях морфогенеза при регенерации растений *in vitro* // Тез. докл. регион. конф. “Теоретические вопросы регенерации растений”. Махачкала, 1978. С. 13–14.
- Батыгина Т.Б. Новое представление о бесполом размножении и его классификации у цветковых растений // Науч. докл. V Всесоюз. школы по теорет. морфологии растений. Львов: Изд-во АН СССР, 1987. С. 92–97.
- Батыгина Т.Б. Эмбриоидогения – новая категория способов размножения цветковых растений // Тр. Ботан. ин-та им. В.Л.Комарова. 1993а. Вып. 8. С. 15–25.
- Батыгина Т.Б. Некоторые аспекты морфогенетической полярности в онтогенезе растений // Тез. докл. III съезда ВОФР. СПб., 1993б. С. 258.
- Батыгина Т.Б. Апомиксис, агамоспермия и вивипария и их роль в системе репродукции цветковых растений // Тр. междунар. симп. “Апомиксис у растений: состояние проблемы и перспективы исследований”. Саратов, 1994. С. 16–18.
- Батыгина Т.Б. Генетическая гетерогенность семян: эмбриологические аспекты // Физиология растений. 1999. Т. 46. № 3. С. 438–454.
- Батыгина Т.Б. Эмбриоидогения // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции. СПб.: Мир и семья, 2000. С. 628–634.
- Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. Зигота // Там же. Т. 2. Семя. 1997. С. 307–321.
- Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. Размножение растений. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2002. 230 с.
- Батыгина Т.Б., Рудский И.В. Роль ствольных клеток в морфогенезе растений // Докл. АН. 2006. Т. 410. № 5. С. 1–3.
- Батыгина Т.Б., Фрейберг Т.Е. Полиэмбриония у *Roa pratensis* L. (Роасеae) // Ботан. журн. 1979. Т. 64. № 6. С. 793–804.
- Батыгина Т.Б., Титова Г.Е., Шамров И.И. и др. Проблема ствольных клеток у растений (с позиций эмбриологии) // Материалы X шк. по теорет. морфологии “Конструкционные единицы в морфологии растений”. Киров: ВятГГУ, 2004. С. 20–30.
- Васильева В.Е., Батыгина Т.Б. Автономность зародыша // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 2. Семя. СПб.: Мир и семья, 1997. С. 579–588.
- Виноградова Г.Ю., Батыгина Т.Б., Титова Г.Е. Происхождение и генезис адвентивных зародышей при апогаметии // Материалы X шк. по теорет. морфологии растений “Конструкционные единицы в морфологии растений”. Киров: ВятГГУ, 2004. С. 153–155.
- Ворсобиная Л.И., Солнцева М.П. Семейство Amaryllidaceae // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Однодольные. Butomaceae – Lemnaceae / Под ред. Батыгиной Т.Б., Яковлева М.С. Л.: Наука, 1990. С. 87–96.
- Герасимова-Навашина Е.Н. О гаметофите и об основных чертах развития и функционирования воспроизводящих элементов у покрытосеменных растений // Про-

- блемы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Вып. 3. С. 125–167.
- Герасимова-Навашина Е.Н. Двойное оплодотворение покрытосеменных и некоторые его теоретические аспекты // Проблемы эмбриологии / Под ред. Зосимовича В.П. Киев: Наук. думка, 1971. С. 113–152.
- Герасимова-Навашина Е.Н. Двойное оплодотворение и митоз // Цитология и генетика. 1980. Т. 14. № 6. С. 69–82.
- Наумова Т.Н. Апоспория // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции. СПб.: Мир и семья, 2000. С. 146–151.
- Наумова Т.Н., Виллемсе М.Т.М. Ультраструктурные аспекты нуцеллярной полиэмбрионии у *Sarcococca humilis* (Вухасеа). Деление инициальной клетки и нуцеллярные проэмбрио // Ботан. журн. 1983. Т. 68. № 9. С. 1184–1195.
- Поддубная-Арнольди В.А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976. 507 с.
- Романов И.Д. Эволюция зародышевых мешков цветковых растений: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Ташкент: САГУ, 1944. 45 с.
- Смирнов А.Г., Граханцева Л.Ш. Некоторые особенности эмбриологии *Fritillaria meleagroides* (Liliaceae) // Ботан. журн. 1982. Т. 67. № 4. С. 491–499.
- Солнцева М.П. Типы развития зародышевого мешка и морфология зародыша *Rudbeckia laciniata* L. // Эмбриология покрытосеменных растений / Под ред. Коварского А.И. и др. Кишинев: Штиинца, 1973. С. 47–57.
- Солнцева М.П. Гемигамия // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 2. Семья. СПб.: Мир и семья, 1997. С. 197–200.
- Солнцева М.П. Проблемы апогамии // Ботан. журн. 1999. Т. 84. № 8. С. 1–23.
- Терехин Э.С. Паразитные цветковые растения. Л.: Наука, 1977. 219 с.
- Терехин Э.С. Проблемы эволюции онтогенеза семенных растений // Тр. Ботан. ин-та им. В.Л. Комарова. 1991. Вып. 2. 67 с.
- Терехин Э.С. Редуцированные и недифференцированные зародыши // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 2. Семья. СПб.: Мир и семья, 1997. С. 197–200.
- Терехин Э.С., Никитичева З.И. Семейство Orobanchaceae. Онтогенез и филогенез. Л.: Наука, 1981. 228 с.
- Токин Б.П. Общая эмбриология. М.: Высш. шк., 1987. 487 с.
- Тырнов В.С. Прикладные аспекты гаметофитного апомиксиса // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции. СПб.: Мир и семья, 2000. С. 203–206.
- Яковлев М.С., Солнцева М.П. Некоторые вопросы морфологии цветка и эмбриологии ковылей // Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. М.; Л.: Наука, 1965. С. 61–73.
- Ярмолюк Г.И., Ширяева Г.И., Кулик А.Г. Эндоспемальная эмбриония – новая форма апомиксиса у сахарной свеклы // Докл. ВАСХНИЛ. 1990. № 3. С. 8–11.
- Afzelius K. Die Embryobildung bei *Nigritella nigra* // Svensk. Bot. Tidskr. 1928. Bd. 22. № 1–2. S. 82–91.
- Archibald E.E.A. The development of the ovule and seed jointed cactus *Opuntia durantiaca* Lindley // S. Afr. J. Sci. 1939. V. 39. P. 195–211.
- Battaglia E. Apomixis // Recent advances in the embryology of angiosperms / Ed. Maheshwari P. Delhi: Univ. Delhi, 1963. P. 221–264.
- Batygina T.B. On the possibility of separation of a new type of embryogenesis in Angiospermae // Rev. Cytol. Biol. Vég. 1969. T. 32. № 3–4. P. 335–341.
- Batygina T.B. Problems of morphogenesis *in situ*, *in vivo* and *in vitro* // Proc. Int. Symp. "Plant tissue and cell culture application to crop improvement". Prague, 1984. P. 43–56.
- Batygina T.B. New concept of asexual reproduction in flowering plants // Abstr. XIV Int. Bot. Congress. Berlin, 1987. P. 5.
- Batygina T.B. New approach to the system of reproduction in flowering plants // Phytomorphology. 1989. V. 39. № 4. P. 311–325.
- Batygina T.B. Embryoidogenic type of reproduction in flowering plants // Apomixis Newsletter. 1990. № 2. P. 58–66.
- Batygina T.B. New hypothesis about the initials and genesis of embryoids (somatic embryos) and a position of embryoidogeny in the reproductive system // Ibid. 1991. № 3. P. 19–24.
- Batygina T.B. Position of phenomenon of embryoidogeny in the system of flowering plants reproduction // Proc. XI Intern. Symp. "Embryology and seed reproduction". L.: Nauka, 1992. P. 6–10.
- Batygina T.B. Parallel development of somatic and sexual embryos // Abstr. XIV Int. Congr. on Sexual Plant Reproduction. Australia, Lorne, 1996. P. 4.
- Batygina T.B. Morphogenesis of somatic embryos developing in natural conditions // Biologija. 1998. V. 3. P. 61–64.
- Batygina T.B. Genetic heterogeneity of seeds // Acta Biol. Cracov. Ser. Botanica. 1999. V. 41. P. 39–50.
- Batygina T.B. Embryoidogeny // Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. V. 2. Seed. Enfield, Plymouth: Sci. Publ., 2006a. P. 403–409.
- Batygina T.B. Model objects for study of pollination and fertilization // Ibid. 2006b. P. 17–36.
- Batygina T.B. New concept on gametophyte cells in relation with polyembryony problem // Abstr. XIX Int. Congr. on Sexual Plant Reproduction "From gametes to genes". 2006c. P. 98–99.
- Batygina T.B., Vasilyeva V.E. *In vivo* fertilization // Current trends in the embryology of angiosperms / Eds. Bhojwani S.S., Soh W.Y. Dordrecht et al.: Kluwer Acad. Publ., 2001. P. 101–143.
- Batygina T.B., Vasilyeva V.E. Periodization in the development of flowering plant reproductive structures: critical periods // Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 2003. V. 45. № 1. P. 27–36.
- Batygina T.B., Vasilyeva V.E. Zygote // Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. V. 2. Seed. Enfield, Plymouth: Sci. Publ., 2006. P. 186–195.

- Batygina T.B., Zakharova A.A. Polymorphism of sexual and somatic embryos as an evidence of their resemblance // Bull. Pol. Acad. Sci. 1997. V. 45. № 2–4. P. 235–255.
- Billings F.H. Some new features in the reproductive cytology of angiosperms, illustrated by *Isomeris arborea* // New Phytol. 1937. V. 36. P. 301–326.
- Bouman F., Boesewinkel F.D. On a case of polyembryony in *Pterocarya fraxinifolia* (Junglandaceae) and on polyembryony in general // Acta Bot. Neerl. 1969. V. 18. № 1. P. 50–57.
- Braun A. Über Polyembryonie und Keimung von Coelebogyne. Ein Nachtrag zu der Abhandlung über Parthenogenesis bei Pflanzen. Berlin: Abh. Kon. Akad. Wiss., 1859. S. 109–263.
- Carman J.G. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispority, tetraspority and polyembryony // Biol. J. Linn. Soc. 1997. V. 61. P. 51–94.
- Carmichael J.S., Friedman W.E. Double fertilization in *Gnetum gnemon*: the relationship between the cell cycle and sexual reproduction // Plant Cell. 1995. V. 7. № 12. P. 1975–1988.
- Cooper D.C. Haploid-diploid twin embryos in *Lilium* and *Nicotiana* // Am. J. Bot. 1943. V. 30. № 6. P. 408–413.
- Crété P. La Polyembryonie chez le *Lobelia syphilitica* L. // Bull. Soc. Bot. Fr. 1938. № 85. P. 580–583.
- Ekdahl J. Die Entwicklung von Embryo bei *Ulmus glabra* Huds. // Sven. Bot. Tidskr. 1941. Bd. 35. № 2. S. 143–156.
- Erdelska O., Vidovencova Z. Cleavage polyembryony in maize // Sex. Plant Reprod. 1992. № 5. P. 224–226.
- Ernst A. Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Embryosackes und des Embryos (Polyembryonie) von *Tulipa gesneriana* L. // Flora. 1901. Bd. 88. № 1. S. 37–77.
- Ernst A. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Eine Hypothese zur experimentellen Vererbung- und Abstammungslehre. Jena: G. Fischer, 1918. 666 S.
- Ferguson J.D., McEwan J.M., Card K.A. Hormonally induced polyembryos in wheat // Physiol. Plant. 1979. V. 45. P. 470–474.
- 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. № 10. P. 1767–1780.
- Friedman W.E. Double fertilization in *Ephedra trifurca*, a non-flowering seed plant: the relationship between fertilization events and the cell cycle // Protoplasma. 1991. V. 165. P. 106–120.
- Grant V. Plant speciation. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1981. 528 p.
- Goldberg R.B., Paiva G., Yadegari R. Plant embryogenesis: zygote to seed // Science. 1994. V. 266. № 5185. P. 605–614.
- Grossniklaus U., Nogler G.A., van Dijk P.J. How to avoid sex: the genetic control of gametophytic apomixis // Plant Cell. 2001. V. 13. № 7. P. 1491–1498.
- Guérin P. L'ovule et la graine de l'*Erythronium dens-canis* L. La Polyembryonie // Le Botaniste. 1931. Ser. 23. № 34. P. 185–195.
- Guignard L. La double fécondation dans le *Naias major* // J. Botanique. 1901. T. 15. P. 205–213.
- Haccius B. Histogenetische untersuchungen an wurzelhaube und kotyledonarscheide geophiler keimpflanzen (*Podophyllum* und *Eranthis*) // Planta. 1953. Bd. 41. № 5. S. 439–458.
- Haccius B. Experimentally induced twinning in plants // Nature. 1955. V. 176. № 4477. P. 355–356.
- Haccius B. Regenerationserscheinungen an pflanzlichen embryonen nach behandlung mit antimitotisch wirksamen Substanzen // Beitr. Biol. Pflanz. 1957. Bd. 34. № 1. S. 3–18.
- Haccius B. Experimentell induzierte Einkeimblattrigkeit bei *Eranthis hiemalis*. II. Monokotylie durch Phenylborsaure // Planta. 1960. Bd. 54. № 5. S. 482–497.
- Halperin W. Embryos from somatic plant cell // Proc. Symp. Int. Soc. Cell Biol. "Control mechanism in the expression of cellular phenotypes" / Ed. Padykula H.A. N. Y.; L.: Acad. Press, 1970. V. 9. № 4. P. 169–191.
- Hörandl E., Greilhuber J. Diploid and autotetraploid sexuals and their relationships to apomicts in the *Ranunculus cassubicus* group: insights from DNA content and isozyme variation // Plant Syst. Evol. 2002. V. 234. № 1–4. P. 85–100.
- Jacobs T.W. Control of the cell cycle // Devel. Biol. 1992. V. 153. P. 1–15.
- Jeffrey E.C. Polyembryony in *Erythronium americanum* // Ann. Bot. 1895. № 5. P. 537–541.
- Johansen D.A. Plant embryology. Waltham, USA: Chronica Botan. Comp., 1950. 305 p.
- Johri B.M., Ambegaokar K.B. Embryology: then and now // Embryology of angiosperms / Ed. Johri B.M. Berlin: Springer-Verlag, 1984. P. 1–52.
- Johri B.M., Bhojwani S.S. Growth responses of mature endosperm in cultures // Nature. 1965. V. 208. № 5017. P. 1345–1347.
- Johri B.M., Kak D. The embryology of *Tamarix* Linn. // Phytomorphology. 1954. V. 4. № 1–2. P. 230–247.
- Johri B.M., Nag K.K. Endosperm of *Taxillus vestitus* Wall.: a system to study the effect of cytokinins *in vitro* in shoot bud formation // Curr. Sci. 1970. V. 39. № 8. P. 177–179.
- Johri B.M., Srivastava P.S. Morphogenesis in endosperm culture // Zeitschr. Pflanzenphysiol. 1973. Bd. 70. № 4. S. 285–304.
- Johri B.M., Tiagi B. Floral morphology and seed formation in *Cuscuta reflexa* Roxb. // Phytomorphology. 1952. V. 2. № 2–3. P. 162–180.
- Johri B.M., Srivastava P.S., Raste A.P. Endosperm culture // Perspectives in plant cell and tissue culture / Ed. Vasil I.K. N.Y. et al.: Acad. Press, 1980. P. 157–182.
- Juliano J.B. Embryos of carabao mango, *Mangifera indica* L. // Philip. J. Agric. 1937. V. 25. P. 749–760.
- Jürgens G. Axis formation in plant embryogenesis: cues and clues // Cell. 1995. V. 81. P. 467–470.
- Kappert H. Erbliche polyembryonie bei *Linum usitatissimum* // Biol. Zentralbl. 1933. Bd. 53. № 5–6. S. 276–307.
- Koltunow A.M. Apomixis: embryo sacs and embryos formed without meiosis or fertilization in ovules // Plant Cell. 1993. V. 5. № 10. P. 1425–1437.
- Koltunow A.M. The genetic and molecular analysis of apomixis in the model plant *Hieracium* // Acta Biol. Cracov. Ser. Botanica. 2000. № 42/2. P. 61–72.

- Lakshmanan K.K., Ambegaokar K.B. Polyembryony // Embryology of angiosperms / Ed. Johri B.M. Berlin: Springer-Verlag, 1984. P. 448–475.
- Lebègue A. Embryologie des Crucifères: Polyembryonie chez l'*Arabis lyallii* S.Wats. // Bull. Soc. Bot. Fr. 1948. T. 95. № 7–9. P. 250–252.
- Lebègue A. Embryologie des Saxifragacées. Polyembryonie chez le *Bergenia delavayi* Engl. // Ibid. 1949. T. 96. № 1–3. P. 38–39.
- Leroy J.F. La polyembryonie chez les *Citrus*, Son intérêt dans la culture et l'amélioration // Rev. Intl. Bot. Appl. Agric. Trop. 1947. V. 27. P. 483–495.
- Maheswari Devi H., Pullaiah T. Embryological investigation in the Melampodinae. I. *Melampodium divaricatum* // Phytomorphology. 1976. V. 26. № 1. P. 77–86.
- Maheswari Devi H., Pullaiah T. Embryological abnormalities in *Carthamus tinctorius* Linn. // Acta Bot. Indica. 1977. № 5. P. 8–15.
- Maheshwari P. An introduction to the embryology of angiosperms. N.Y. et al.: McGraw-Hill Book Comp. Inc., 1950. 453 p.
- Maheshwari P. Polyembryony in angiosperms // Palaeobotanist. 1952. V. 1. P. 319–329.
- Maheshwari P., Chopra R.N. Polyembryony in *Opuntia dilenii* L. // Curr. Sci. 1954. V. 23. № 4. P. 130–131.
- Maheshwari P., Rangaswamy N.S. Polyembryony and *in vitro* culture of embryos of *Citrus* and *Mangifera* // Indian J. Hortic. 1958. V. 15. № 3–4. P. 275–282.
- Masand P. Embryology of *Zygophyllum fabago* Linn. // Phytomorphology. 1963. V. 13. № 3. P. 293–302.
- Mogie M. The evolution of asexual reproduction in plants. L.: Chapman and Hall, 1992. 276 p.
- Muniyamma M. Triploid embryo from endosperm *in vivo* // Ann. Bot. 1977. V. 41. № 175. P. 1077–1079.
- Naumova T.N. Apomixis in angiosperms. Nucellar and integumentary embryony. L.: Boca Ration Ann. Arbor, 1992. 144 p.
- Nogler G.A. Gametophytic apomixis // Embryology of angiosperms / Ed. Johri B.M. Berlin: Springer-Verlag, 1984. P. 475–518.
- Osawa I. Cytological and experimental studies in *Citrus* // J. Col. Agr. Imp. Univ. Tokyo. 1912. V. 4. P. 83–116.
- Raghavan V. Embryogenesis in Angiosperms: a developmental and experimental study. Cambridge: Univ. Press, 1986. 303 p.
- Renner O. Zur Terminologie des pflanzlichen Generation-swechsels // Biol. Zentralbl. 1916. № 36. S. 337–374.
- Rhodes M.M. Unusual events in seed development // U.S.D.A. Year Book. Beltsville USA, 1961. P. 75–79.
- Roche D., Hanna W.W., Ozias-Akins P. Is supernumerary chromatin involved in gametophytic apomixis of polyploid plants // Sex. Plant Reprod. 2001. V. 13. P. 343–349.
- Roy S.K. Embryology of *Eugenia jambos* L. // Curr. Sci. 1953. V. 22. № 8. P. 249–250.
- Roy S.K., Sahai R. The embryo sac and embryo of *Syzygium caryophyllifolium* D.C. // J. Indian Bot. Soc. 1962. V. 41. № 1. P. 45–51.
- Rutishauser A. Embryologie und Fortpflanzungsbiologie der Angiospermen. Berlin: Springer-Verlag, 1969. P. 104–121.
- Sachar R.C. The embryology of *Argemone mexicana* L. – a reinvestigation // Phytomorphology. 1955. V. 5. № 2–3. P. 200–218.
- Sachar R.C., Chopra R.N. A study of the endosperm and embryo in *Mangifera* L. // Indian J. Agric. Sci. 1957. V. 27. № 2. P. 219–228.
- Sanders M.E. Development of self and hybrid *Datura* embryos in artificial culture // Am. J. Bot. 1950. V. 37. № 1. P. 6–15.
- Savidan Y. Apomixis: genetics and breeding // Plant Breed. Rev. 2000. № 18. P. 13–86.
- Shattuck C.H. A morphological study of *Ulmus americana* // Bot. Gaz. 1905. V. 40. P. 209–223.
- Sindhe A.N.R., Swamy B.G.L., Govindappa D.A. Synergid embryo in *Penisetum squamulatum* // Curr. Sci. 1980. № 49. P. 914–915.
- Solntseva M.P. Hemigamy // Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. V. 2. Seed. Enfield, Plymouth: Sci. Publ. Inc., 2006. P. 97–100.
- Souèges R. L'hypophyse et l'épiphyse: les problèmes d'histogenèse qui leur sont liés // Bull. Soc. Bot. France. 1934. V. 81. P. 737–748, 769–778.
- Souèges R. Exposes d'embryologie et de morphologie végétales. VII. Les lois du développement // Act. Sci. Indust. 1937. V. 521. P. 1–94.
- Strasburger E. Über Polyembryonie. Jena: Z. Naturwiss., 1878. № 12. S. 647–670.
- Swamy B.G.L. Female gametophyte and embryogeny in *Cymbidium bicolor* Lindl. // Proc. Indian Acad. Sci. Sect. B. 1942. V. 15. № 4. P. 194–201.
- Swamy B.G.L. Gametogenesis and embryogeny of *Eulophia epidendrea* Fischer. // Proc. Natl. Inst. Sci. India. Part. B. 1943. № 9. P. 59–65.
- Swamy B.G.L. The embryology of *Zeuxine sulcata* Lindl. // New Phytol. 1946. V. 45. № 1. P. 132–136.
- Swamy B.G.L. Agamospermy in *Spiranthes cernua* // Lloydia. 1948. V. 11. № 3. P. 149–162.
- Teryokhin E.S. Reduced and undifferentiated embryos // Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. V. 2. Seed. Enfield, Plymouth: Sci. Publ. Inc., 2006. P. 281–291.
- Tiagi Y.D. Studies in floral morphology. III. A contribution to the floral morphology of *Mammillaria tenuis* D.C. // J. Univ. Saugar. Sect. B. 1957. № 6. P. 7–31.
- Traub H.P. Artificial control of nucellar embryony in *Citrus* // Science. 1936. № 83. P. 165–166.
- Vallade J. Données cytologiques sur la proembryogénèse du *Pétunia*: intérêt pour une interprétation morphogénétique du développement embryonnaire // Bull. Soc. Bot. France. 1980. V. 127. № 3–4. P. 19–37.
- Vasilyeva V.E., Batygina T.B. Autonomy of the embryo // Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. V. 2. Seed. Enfield, Plymouth: Sci. Publ. Inc., 2006. P. 375–382.

Vernon D.M., Meinke D.W. Embryogenic transformation of the suspensor in twin, a polyembryonic mutant of *Arabidopsis* // *Devel. Biol.* 1994. № 165. P. 566–573.

Vinogradova G.Y., Batygina T.B., Titova G.E. Apogamety and genetic heterogeneity in genus *Allium* L. (Alliaceae L.) // *Abstr. XVII Intern. Bot. Congress. Austria, Viena, 2005*. P. 483.

Webber J.M. Polyembryony // *Bot. Rev.* 1940. V. 6. № 11. P. 575–598.

Williams E.G., Maheshwaran G. Somatic embryogenesis: factors influencing coordinated behavior of cells as an embryogenic group // *Ann. Bot.* 1986. V. 57. № 4. P. 443–462.

Yakovlev M.S. Polyembryony in higher plants and principles of its classification // *Phytomorphology*. 1967. V. 17. № 1–4. P. 278–282.

Yamamoto Y. Über das vorkommen von triploiden pflanzen bei mehelings-keimlingen von *Triticum vulgare* Vill. // *Cytologia*. 1936. Bd. 7. № 3. S. 431–436.

Yamazaki T. Recognized types in early development of the embryo and the phylogenetic significance in the Dicotyledons // *Acta Phytotax. Geobot.* 1982. V. 33. P. 400–409.

Phenomenon of Polyembryony. Genetic Heterogeneity of Seeds

T. B. Batygina and G. Yu. Vinogradova

Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences, ul. Professora Popova 2, St. Petersburg, 197376 Russia

E-mail: batygina@TB1390.spb.edu

Abstract—Different concepts of polyembryony and genetic heterogeneity of seeds in flower plants have been reviewed. Different types, ways, and forms of plant reproduction appeared in the course of evolution as a consequences of the attached mode of life and autotrophy. This is ascribed to totipotency, “stemminess” of plant cells, and presence of constantly functioning meristems, which determined to a great extent the system of plant safety. There are two ways of formation of a new individual: sexual process → gamospermy involving meiosis and gamete fusion and asexual process → agamospermy without meiosis and gamete fusion and two types of reproduction: seed and vegetative. Both processes may take place simultaneously in one seed, as a result of which many embryos of different origins are formed: uniparental and biparental inheritance. Traditionally, this phenomenon is called polyembryony. It comprises embryoidogeny (a new category of vegetative reproduction): formation of somatic embryos (= embryoids) in the flower, seed, and on vegetative organs. Genetic heterogeneity is one of the most important characteristics of seeds, which is based on different phenomena, such as embryogeny, embryoidogeny, and gametophytic and sporophytic apomixes. When describing two types of polyembryony, sporophytic (nucellar, integumental, cleavage) and gametophytic (synergidal, antipodal), a great attention is paid to characterization of initial cells of the sexual and adventive embryos. A new concept of apogamety is developed from new positions (totipotency and “stemminess”), which is based on different genesis of cells of the egg and antipodal systems. Five possible pathways of formation of the adventive embryos have been proposed from cells of the egg apparatus. Specific features of the formation of adventive embryos in the case of gametophytic apomixis, such as androgenesis and semigamy, are discussed. Morphogenesis of the sexual and adventive embryos proceeds in the mother organism and is determined by the origin and formation of their initials, types of ovule and germ sac, and specific features of developmental biology. This determines parallelism in their development. The main difference consists in the way of reproduction: heterophasic and homophasic. The phenomenon of polyembryony and genetic heterogeneity of seeds is essential for development of the theory of reproduction and applied research related to seed productivity of plants.

Key words: polyembryony, genetic heterogeneity of seeds, gametophytic and sporophytic apomixis, apogamety, stem cells, initial cells of embryos.