

---

**АКТУАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ  
БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ**


---

УДК 581.14

**БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ: ПРОГРЕСС И ПЕРСПЕКТИВЫ**

От решения фундаментальных проблем биологии развития растений во многом зависят успехи современной агробиотехнологии. Результаты изменений генотипа (полученные с использованием традиционных методов селекции и мутагенеза или клеточных и генно-инженерных технологий) связаны с особенностями организации, функционирования и взаимодействия клеток, тканей, органов, общей архитектуры растения. Сложность процессов развития обусловлена тем, что реализация генетической программы определяется большим числом внешних и внутренних факторов. По образному выражению М.Е. Лобашева, чей 100-летний юбилей отмечают российские генетики в ноябре 2007 года, “Программа действия генов в системе генотипа, определяющего онтогенез, напоминает партитуру симфонии. Эта партитура записана нотами в виде генов. Композитором является эволюционный процесс, оркестром – развивающийся организм, а дирижером исполнения симфонии соответственно партитуре и составу оркестра – уровню организации онтогенеза – внешняя среда” (Лобашев, 1967).

Действительно, на согласованную экспрессию генов, контролирующих морфогенез растений, влияют многие условия: световой и температурный режим, водный статус, снабжение микроэлементами, источниками питания и другие факторы, действие которых опосредовано через системы получения и передачи сигналов из окружающей среды. Гены, ответственные за последовательные этапы морфогенеза, взаимодействуют с генами путей сигнальной трансдукции и регуляции процессов метаболизма. О сложности генетического контроля онтогенеза Б.Л. Астауров говорил так: “Каждый ген влияет на все признаки организма, хотя его влияние на некоторые из них может быть исчезающе мало; любой признак зависит от всего генотипа, хотя зависимость от некоторых генов очень незначительна” (Астауров, 1974). Эта формулировка, отражающая глобальную координацию функционирования различных групп генов, соответствует современным представлениям о генных и метаболических сетях.

Расшифровка генных сетей процессов развития требует консолидации усилий генетиков, физиологов, биохимиков, цитологов, специалистов в области биоинформатики. В отличие от ботаников и физиологов, которые еще до начала расцвета генетики и молекулярной биологии предложили концептуальные теории (теория развития цветка В. Гете, гормональная теория цветения М.Х. Чайлахяна), генетики в течение ряда десятилетий со-

здавали коллекции мутантов и накапливали информацию о генах, контролирующих процессы роста и развития, разрабатывали новые методы и подходы, которые позволили совершить в 1990–2005 гг. реальный прорыв в познании закономерностей процессов онтогенеза на молекулярном, клеточном и организменном уровнях. Основными вехами биологии развития растений являются: создание генетических моделей развития цветка (1989–1990); выяснение принципов эмбриогенеза (1991), механизмов поддержания активности и постоянного размера апикальной меристемы побега (1991–1993), взаимодействия клеток за счет передвижения между ними регуляторных белков в апикальных меристемах побега и корня (1995–1997); открытие явления замолкания (сайленсинга) генов (1997); установление консервативности генетических механизмов инициации и полярности листа (1999–2001); открытие роли микроРНК в регуляции развития растений (2002) и функции ауксина в контроле филлотаксиса (2003); разработка компьютерных моделей онтогенеза (2002–2005). Содержательное изложение этих достижений дано в недавно опубликованном обзоре (Lijsebettens, Montagu, 2005).

Прогресс в генетике развития растений связан с продуктивным использованием модельных объектов, в первую очередь представителя семейства крестоцветных *Arabidopsis thaliana* (Sommerville, Koornneef, 2002; Ежова и др., 2003). Важную роль в генетике развития сыграли также исследования на львином зеве *Antirrhinum majus*, петунии *Petunia hybrida*, томатах *Lycopersicon esculentum*, кукурузе *Zea mays*. Благодаря секвенированию и анализу геномов *A. thaliana* и риса *Oryza sativa*, совершенствованию методов генетической трансформации, сравнительной и функциональной геномики (включая применение микрочипов, репортерных генов, генонаправленного мутагенеза и т.д.) стало возможным существенно расширить круг объектов, в том числе имеющих большое практическое значение. Сравнительный анализ систем генетической регуляции процессов онтогенеза у различных таксонов дает важную информацию о путях конвергенции и дивергенции в эволюции морфогенеза растений.

На фоне очевидного прогресса в понимании механизмов эмбриогенеза, в идентификации и клонировании генов, контролирующих морфогенез, образование и функционирование меристемы корня и побега (Itoh et al., 2006; Menand et al.,

2007), в изучении роли фитогормонов (Hay et al., 2004; Flemming, 2006), природы эпигенетических систем регуляции (Ванюшин, 2006; Eckardt, 2006; Henderson Jacobsen, 2007) отчетливо видны перспективные направления исследований ближайшего будущего. К их числу относятся вопросы изучения механизмов коммуникации между клетками, тканями и органами, регуляторной роли микроРНК и небольших пептидов, ствольных клеток, систем инициации перехода от клеточного цикла к дифференцировке. Необходимо выяснить функции большого числа генов с использованием двойных и тройных мутантов, методов анализа белок-белковых взаимодействий и координированной экспрессии генов. Актуальны задачи системного подхода к изучению “виртуального растения” (Gutierrez et al., 2005), разработки новых методов поиска и анализа “молчащих” генов адаптивного ответа (Погорелко и др., 2007), создания комплексных компьютерных программ для изучения синтении геномов, прогностических моделей процессов развития растений (Алексеев и др., 2005; Prusinkiewicz et al., 2007), построения многовекторных генно-метаболических сетей и протеомных карт у различных видов растений и разработки на их основе рекомендаций для использования в селекции и семеноводстве, в генной и клеточной инженерии (Devos, 2005). Прикладные аспекты биологии развития растений нашли отражение в международных научных программах Евросоюза, направленных на развитие геномики и биотехнологии растений (“Plants for the Future” – [http://europa.eu.int/comm/research/rtdinfo/index\\_en.html](http://europa.eu.int/comm/research/rtdinfo/index_en.html)), на решение инновационных задач биотехнологии, сельского и лесного хозяйства, повышения качества и безопасности продуктов питания (7-я Рамочная программа FP7 ЕС).

В этом номере журнала собрано несколько обзоров и экспериментальных работ, представленных российскими исследователями, успешно работающими в области изучения онтогенеза растений. В обзоре В.Б. Иванова в историческом контексте рассматриваются проблемы ствольных клеток и обсуждаются причины различной трактовки понятия “стволовости” в биологии развития растений. Большое внимание уделено функции покоящегося центра корня, который, по мнению автора, представлен ствольными клетками. Сформулированы представления о соответствии корневого чехлика нише ствольных клеток и участии этой структуры в регуляции транспорта ауксина, роста корня, инициации и поддержании пула ствольных клеток.

В обзоре Л.А. Лутовой и И.Е. Додуевой проанализированы сведения о генетическом контроле поддержания апикальной меристемы побега и роли гомеобоксных генов подсемейств *KNOX* и *WOX* в этом процессе; обсуждается важная роль фитогормонов в регуляции экспрессии гомеобоксных генов и значение гомеобоксных генов в

регуляции содержания гормонов и контроле клеточного цикла. Систематизированы данные об образовании опухолей у растений, в том числе и у инбредных линий редиса, коллекция которых создана на кафедре генетики и селекции Санкт-Петербургского университета. Показано, что опухолеобразование может возникать в результате нарушения работы генов, контролирующих пролиферативную активность меристем.

Разные аспекты проблем развития листа рассмотрены в ряде публикаций. В обзоре Т.А. Ежовой обобщены данные о генетическом контроле начальных этапов развития листа, включая разметку положения будущих примордиев, детерминацию клеток листовой меристемы, определение адаксиально-абаксиальной полярности листа. Консервативность генетической регуляции этих этапов у растений разных таксонов позволяет предполагать, что идентифицированные гены участвовали в ранних этапах эволюции листа в соответствии с теломной теорией. Рассматриваются взаимодействия между физиологическими (распределение ауксина) и генетическими факторами, осуществляющими противоположные функции в поддержании меристематического состояния клеток и их дифференцировки в процессе морфогенеза листа. В формировании примордия листа вносят вклад клетки всех слоев туники и периферии корпуса апикальной меристемы побега. Генетическое маркирование этих слоев позволяет изучать вклад клеток разных слоев в развитие листа и выявлять факторы, определяющие закономерности его развития. Исследования пестролистных химер фикуса, проведенные Е.А. Лабунской и др., подтверждают концепцию пластичности процессов морфогенеза у растений и свидетельствуют о том, что соотношение в листе фотосинтезирующих и нефотосинтезирующих (мутантных) клеток контролируется донорно-акцепторными отношениями, складывающимися в растении. Авторы предполагают, что закономерности развития листа пестролистной химеры определяются в момент закладки листа действием на меристему метаболических сигналов, в роли которых могут выступать продукты фотосинтеза (сахара).

Пионы являются объектом с “нетрадиционной” структурой цветка. В отличие от большинства покрытосеменных, у которых генеративные органы собраны в центре цветка, у культурных сортов пионов наблюдается неоднократное чередование генеративных органов и органов околоцветника. В работе М.Д. Логачевой и др. особенности формирования цветка рассматриваются в свете существующих моделей развития цветка – ABC (Coen, Meyerowitz, 1991) и LABC (Шестаков и др., 2005). Авторы внесли новые элементы в разработку методов математического моделирования процессов развития растений и путем компьютерного моделирования показали, что нетипичное чередование

органов цветка у пиона можно объяснить увеличением пула и продолжительности жизни стволовых клеток.

Эффективность математического моделирования в исследовании сложных физиологических и генетических процессов продемонстрирована в работах ученых из Института цитологии и генетики СО РАН. В работе В.А. Лихошвая и др. представлена одномерная модель распределения ауксина в корне растений, которая позволяет выявлять различные типы градиентов концентрации ауксина и предлагать возможные сценарии роста корня и формирования латеральных корней; рассмотрены биологические интерпретации различных режимов поведения модели. В работе С.В. Николаева и др. создана приоритетная математическая модель, формализующая взаимодействие продуктов генов *CLV3*, *CLV1/CLV2* и *WUS* с учетом скоростей их синтеза, диффузии и распределения концентраций. Эта модель открывает новые возможности для анализа механизмов, определяющих структуру апикальной меристемы побега, положение в ней организующего центра и стволовых клеток.

Составители номера выражают надежду на то, что публикуемые статьи будут интересны для широкого круга специалистов, изучающих процессы развития растений с позиций генетики, физиологии, морфологии и системной биологии.

В первом номере журнала "Онтогенез" в 2008 г. будет дополнительно опубликована серия экспериментальных работ, продолжающих обсуждение актуальных проблем биологии развития растений.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев Д.В., Ежова Т.А., Козлов В.Н. и др. Закономерности разметки органов цветка *Arabidopsis thaliana*. Математическое моделирование // Докл. АН. 2005. Т. 401. № 4. С. 570–573.
- Астауров Б.Л. Наследственность и развитие. М.: Наука, 1974. 359 с.
- Ванюшин Б.Ф. Метилирование ДНК и эпигенетика // Генетика. 2006. Т. 42. № 9. С. 1186–1199.
- Ежова Т.А., Лебедева О.В., Огаркова О.А. и др. *Arabidopsis thaliana* – модельный объект генетики растений / Под ред. Скрыбина К.Г., Пирузян Э.С. М.: Макс-Пресс, 2003. 215 с.
- Лобашиев М.Е. Генетика. Л.: Изд-во Ленинградск. ун-та, 1967. 552 с.
- Погорелко Г.В., Фурсова О.В., Огаркова О.А., Тарасов В.А. Новая система векторов для индукции суперэкспрессии генов у двудольных растений // Генетика. 2007. Т. 43. № 2. С. 194–204.
- Шестаков С.В., Пенин А.А., Логачева М.Д., Ежова Т.А. Новая модифицированная схема генетического контроля развития цветка // Технологии живых систем. 2005. Т. 2. № 1–2. С. 37–46.
- Coen E.S., Meyerowitz E.M. The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development // Nature. 1991. V. 353. P. 31–37.
- Devos K.M. Updating the "crop circle" // Curr. Opin. Plant Biol. 2005. V. 8. P. 155–162.
- Eckardt N.A. Genetic and epigenetic regulation of embryogenesis // Plant Cell. 2006. V. 18. P. 1327–1329.
- Fleming A.J. Plant signalling: the inexorable rise of auxin // Trends Cell Biol. 2006. V. 16. № 8. P. 397–402.
- Gutierrez R.A., Shasha D.E., Coruzzi C.M. Systems biology for the virtual plant // Plant Physiol. 2005. V. 138. P. 550–554.
- Hay A., Craft J., Tsiantis M. Plant hormones and homeoboxes: bridging the gap? // BioEssays. 2004. V. 26. P. 395–404.
- Henderson I.R., Jacobsen S.E. Epigenetic inheritance in plants // Nature. 2007. V. 447. P. 418–424.
- Itoh J., Sato Y., Nagato Y., Matsuoka M. Formation, maintenance and function of the shoot apical meristem in rice // Plant. Mol. Biol. 2006. V. 60. № 6. P. 827–842.
- Lijsebettens M. van, Montagu M. van. Historical perspectives on plant developmental biology // Int. J. Devel. Biol. 2005. V. 49. P. 453–465.
- Menand B., Yi K., Jouannic S. et al. An ancient mechanism controls the development of cells with a rooting function in land plants // Science. 2007. V. 316. № 5830. P. 1477–1480.
- Prusinkiewicz P., Erasmus Y., Lane B. et al. Evolution and development of inflorescence architectures // Ibid. P. 1452–1456.
- Somerville C., Koornneef M. A fortunate choice: the history of *Arabidopsis* as a model plant // Nat. Rev. Genet. 2002. V. 3. P. 883–889.
- С.В. Шестаков, Т.А. Ежова  
E-mail: shestakovgen@mail.ru

## Developmental Biology of Plants: Progress and Perspectives

© 2007 г. S. V. Shestakov and T. A. Ezhova

E-mail: shestakovgen@mail.ru