ЭКОБИОТЕХ
ISSN 2618-964X http://ecobiotech-journal.ru

УДК 573.2 UDC 573.2

Обзор

ФЕНОМЕН НЕМЕКА В ПЫЛЬНИКАХ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ ПРИ СТРЕССОВЫХ УСЛОВИЯХ

Круглова Н.Н.
Уфимский Институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН, Уфа, Россия
E-mail: Kruglova@anrb.ru

Анализ собственных и приведённых в литературе данных посвящён изучению интереснейшего явления формирования в пыльниках цветковых растений при стрессовых воздействиях так называемых «пыльцевых зародышевых мешков» (феномен Немека). Отмечено, что в этой области исследований накоплены определенные эмпирические данные и сделаны некоторые теоретические обобщения, однако переключение морфогенетической программы развития клетки пыльника со сменой мужской потенции на женскую до настоящего времени не получило окончательного объяснения. Подчеркивается, что базовым подходом к пониманию этого феномена должна явиться дальнейшая разработка проблемы свойств тотипотентности и стволовости клеток как способности к самообновлению и генерированию различных типов клеток, обусловленных, по-видимому, прикрепленным образом жизни растений. Кроме того, немаловажную роль должна сыграть и дальнейшая разработка концепции пыльника как сложной интегрированной системы, поскольку формирование подобных структур индуцируется нарушениями целостности пыльника под действием стрессовых факторов. Данные, полученные при изучении формирования «пыльцевых зародышевых мешков» из клеток пыльник могут способствовать дальнейшему пониманию фундаментальных принципов сложнейшего процесса морфогенеза растений.

Ключевые слова: феномен Немека ◆ пыльник ◆ тотипотентность ◆ стволовость ◆ стрессовое воздействие

THE NEMEC PHENOMENON IN ANTHERS OF FLOWERING PLANTS UNDER STRESS CONDITIONS

Kruglova N.N.
Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia
E-mail: Kruglova@anrb.ru

The analysis of the literature and own data devoted to the study of the most interesting phenomenon of the formation in anthers of flowering plants under stress effects the so-called «pollen embryo sacs» (Nemec phenomenon). It is noted that certain empirical data have been accumulated in this field of research and some theoretical generalizations have been made, however, the switching of the morphogenetic program of anther cell development with the change of male to female potency has not yet been definitively explained. It is emphasized that the basic approach to understanding this phenomenon should be the further development of the problem of the totipotency and stemless cell properties as an ability to self-renew and generate various types of cells, caused, apparently, by the attached lifestyle of plants. In addition, the further development of the concept of the anther as a complex integrated system should play an important role, since the formation of such structures is induced by violations of the integrity of the anther under the influence of stress factors. The data obtained during the study of the formation of «pollen embryo sacs» from anther cells can contribute to further understanding of the fundamental principles of the most complex process of plant morphogenesis.

Keywords: Nemec phenomenon ◆ anther ◆ totipotency ◆ stemless ◆ stress influence

Поступила в редакцию: 06.02.2025 *Принято в печать: 27.02.2025*

Цитировать | Cite as

DOI: 10.31163/2618-964X/2025-2 EDN: JENGTI

ВВЕДЕНИЕ

Сложнейшей фундаментальной проблемой биологии развития растений остается морфогенез – пространственное и временное развитие тканей, органов и организмов, жестко контролируемое сетью генных систем, действующих последовательно или согласованно [Ikeuchi et al., 2019].

На примере ряда растений (главным образом, *Arabidopsis thaliana*) идентифицированы ключевые транскрипционные факторы и гены, ответственные за поливариантную детерминированность развития клеток и дифференциацию тканей в различных органах. Успехи, достигнутые в изучении генов-переключателей развития, позволили приблизиться к пониманию как взаимодействия генов в пространственно-временном развитии, так и регуляции взаимоотношений клеток и тканей в процессе морфогенеза. Быстро накапливается информация об организующих центрах морфогенеза и генах, продукты которых могут играть роль индуктивных сигналов, а также о единстве процессов активации и инактивации генов, контролирующих процессы детерминации и дифференциации в ходе морфогенеза [Gordon-Kamm et al., 2019]. В то же время интегральный характер морфогенетических процессов, их зависимость от многих взаимодействующих внутренних и внешних факторов, участие в этих процессах систем различных транскрипционных факторов и генов обусловливают сложность изучения биологического феномена морфогенеза растений. С этих позиций перспективными модельными системами в области исследования морфогенеза генеративных органов растений могут служить пыльники, характеризующиеся относительной простотой строения.

Многочисленные исследования демонстрируют нормальное развитие пыльников различных цветковых растений в природных условиях *in planta*. В то же время в некоторых случаях под действием стрессовых факторов в пыльниках формируются аномальные структуры. Одним из таких случаев является образование так называемых «пыльцевых зародышевых мешков». Исследование этого феномена может внести свой вклад в дальнейшее решение проблемы морфогенеза растений, в частности, пластичности этого процесса.

Цель данной статьи – на примере литературных и собственных данных проанализировать процессы формирования «пыльцевых зародышевых мешков» как результата аномального развития некоторых клеток (возможно, стволовых) пыльника цветковых растений в стрессовых условиях.

ФОРМИРОВАНИЕ И РАЗВИТИЕ ПЫЛЬНИКОВ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ *IN PLANTA*

Хорошо известно, что пыльник (например, пшеницы: рис. 1) – это фертильная часть тычинки, специализированный генеративный орган семенного растения, основная функция которого связана с формированием и развитием мужских гаметофитов – пыльцевых зерен, содержащих мужские гаметы – спермии. Кроме того, это система специализированных гетерогенных тканей, предназначенная для защиты, питания и рассеивания пыльцевых зерен [Hafidh et al., 2016].

Первые морфологические описания пыльников относятся к концу XVII в. [Gomes et al., 2015]. К настоящему времени пыльники представителей разных семейств цветковых растений изучены достаточно подробно с различных позиций ([Батыгина, 2014; Halbritter et al., 2018; Круглова, 2019, 2022, 2023б; Chaban et al., 2020; Зинатуллина, 2021; Ranjan et al., 2022; Kruglova, Zinatullina, 2023; Шевченко, Кузьмина, 2024; Zhao et al., 2024] и мн. др.).

Рис. 1. Пыльник пшеницы по морфологическим данным. X25.
Фото из открытых источников сети Internet.

Установлено что пыльник состоит из небольшого числа высокоспециализированных тканей (спорогенная ткань с ее производными и ткани стенки гнезда), имеющих общее происхождение. Дифференциация пыльника проходит на тычиночном бугорке. При этом сначала формируются примордии тычинок как осевые структуры. После заложения тычинкам продолжительное время свойственен апикальный рост, который сменяется интеркалярным. С увеличением размера тычиночного бугорка в нем происходит образование четырех лопастей пыльника одновременно с формированием специализированной ткани – связника. Далее каждая лопасть преобразуется в гнездо пыльника (микроспорангий). Два латеральных гнезда составляют теку; теки соединены между собой связником, в котором начинает формироваться единственный сосудисто-проводящий пучок. Чаще всего пыльник содержит четыре микроспорангия, в большинстве случаев, расположенных симметрично. Такова в самых общих чертах схема развития и строения пыльника цветковых растений (по [Камелина, 2009, 2011]).

Формирование стенки пыльника протекает быстро, однако окончательная дифференциация каждой ткани достаточно длительна. Клетки каждой ткани проходят в дальнейшем совершенно различные пути развития и достигают разного уровня специализации, что связано с выполняемыми ими функциями в процессах микроспоро-

и микрогаметогенеза. В то же время, как полагают ряд авторов [Батыгина, 2014; Круглова, Зинатуллина, 2018; Круглова, 2022, 2023б], дифференциацию тканей стенки пыльника нельзя сводить только к процессам, протекающим на клеточном уровне. Развитие микроспорангия следует рассматривать как развитие определенной целостной структуры (системы), обладающей своим регуляторным механизмом и имеющей свой особый ритм развития в границах пыльника в целом. Принято различать сформированный пыльник, стенка гнезда которого представлена конечным числом слоев, специфичным для каждого таксона, и зрелый пыльник – в момент вскрывания. В целом, развиваясь, каждая из тканей стенки гнезда пыльника и спорогенная ткань морфологически и структурно достигают высокой специализации, связанной с выполнением основных их функций. Вместе с тем клетки тканей стенки пыльника и клетки спорогенной ткани, происходящие от общих инициалей, развиваются взаимосвязано и сопряженно в пределах единой интегрированной системы, и нормальный ход развития пыльцевых зерен зависит от нормального функционирования всех тканей стенки гнезда пыльника.

Предложенные нами I-IV стадии формирования и развития пыльника и пыльцевого зерна пшеницы схематично отражены на рис. 2.

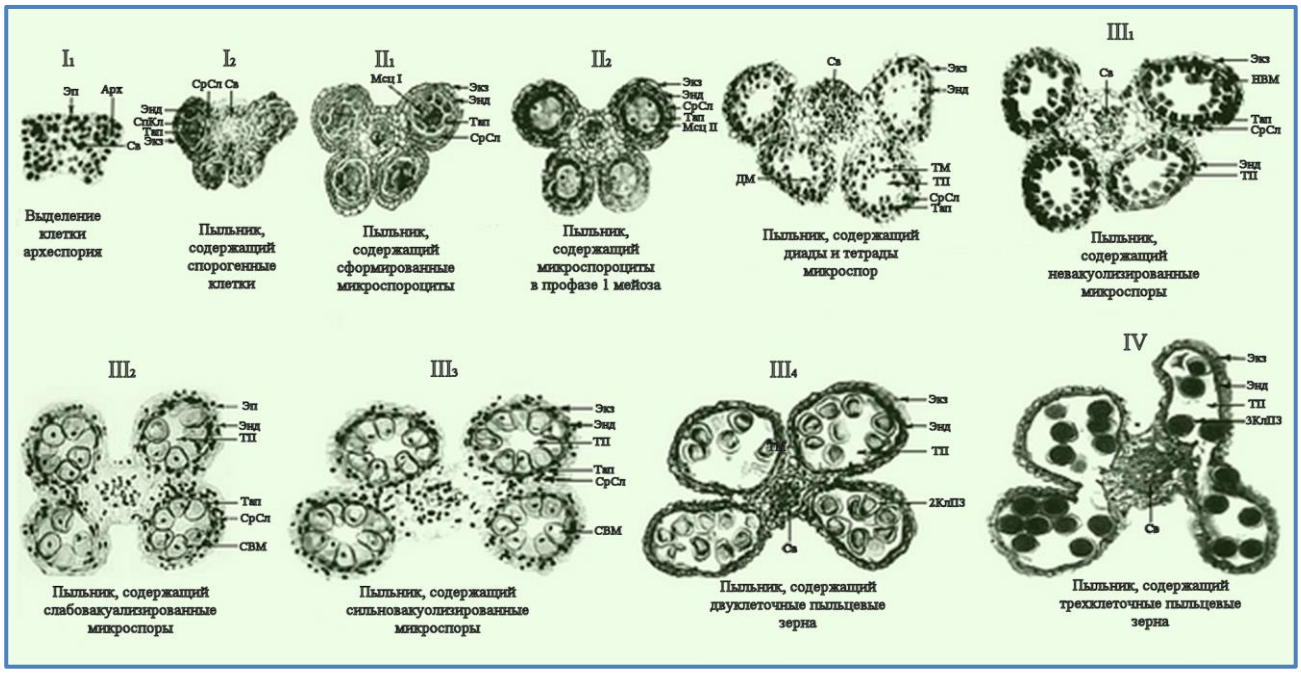

Рис. 2. Схема формирования и развития пыльника и пыльцевого зерна пшеницы. Стадия I_1 – выделение клетки археспория. Стадия I_2 – формирование спорогенной клетки. Стадия II_1 – формирование микроспороцита. Стадия II_2 – мейоз микроспороцита, формирование диады и тетрады микроспор. Стадия III_1 – формирование невакуолизированной микроспоры. Стадия III_2 – формирование слабовакуолизированной микроспоры. Стадия III_3 – формирование сильновакуолизированной микроспоры. Стадия III_4 – формирование двуклеточного пыльцевого зерна, представленного вегетативной и генеративной клетками. Стадия IV – формирование трёхклеточного пыльцевого зерна, представленного генеративной клеткой и двумя клетками-спермиями. *Условные обозначения*: Арх – клетка археспория, ДМ – диада микроспор, Мсц – микроспороцит, НВМ – невакуолизированная микроспора, Св – связник, СВМ – сильновакуолизированная микроспора, СпКл – спорогенная клетка, СрСл – средний слой, Тап – тапетум, ТМ – тетрада микроспор, Экз – экзотеций, Энд – эндотеций, Эп – эпидермис, 2КлПЗ – двуклеточное пыльцевое зерно, 3КлПЗ – трёхклеточное пыльцевое зерно. Данные световой микроскопии, поперечные срезы. Оригинальные данные.

Таким образом, зрелые пыльники содержат пыльцевые зерна – микрогаметофиты. В ходе нормального микрогаметофитогенеза пыльцевое зерно формируется из микроспоры, которая, в свою очередь, берет начало от археспориальной клетки на самых ранних этапах развития пыльника.

ФЕНОМЕН НЕМЕКА: РАЗВИТИЕ «ЗАРОДЫШЕВЫХ МЕШКОВ» В ПЫЛЬНИКАХ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

В 1898 г. B. Nemec впервые описал образование восьмиядерных структур в пыльцевых зернах ряда сортов *Hyacinthus orientalis* при ускоренной выгонке растений под воздействием стрессовых температурных факторов на луковицы этого растения (по [Alves, 2013]). Такие структуры были названы исследователем «пыльцевыми зародышевыми мешками». Иными словами, B. Nemec впервые выявил экспериментальное изменение сексуализации пыльцевых зерен (с мужской на женскую) в стрессовых экспериментальных условиях; такое явление в русскоязычной литературе получило название феномен Немека, в англоязычной литературе – Nemec phenomenon.

Позднее аналогичное явление наблюдали в пыльниках других сортов *Hyacinthus orientalis,* которые также были подвергнуты тем или иным стрессовым воздействиям [De Mol, 1923; Stow, 1930, 1934; Naithani, 1937]. Важно подчеркнуть, что сравнительное морфологическое исследование «зародышевых мешков», развивающихся в пыльцевых зернах, и нормальных зародышевых мешков, образующихся в природных условиях *in planta* в семязачатке *Hyacinthus orientalis*, выявило их большое сходство; более того, у этого вида «зародышевые мешки» успешно оплодотворялись собственными пыльцевыми трубками, сформированными нормальными пыльцевыми зернами [Stow, 1930], что служит подтверждением их нормальной «женской потенции».

К настоящему времени изменение сексуализации пыльцевого зерна установлено и у таких видов, как *Ornithogalum nutans, Leptomeria billardieri, Hechera micrantha, Hordeum vulgare, Triticum aestivum* (по [Батыгина, 2014]). Выявлено, что в пыльцевых зернах этих видов растений, в зависимости от числа делений и характера распределения ядер в ценоцитах, формируются «зародышевые мешки» Polygonum-, Plumbago- или Penaea-типов (согласно классификации типов зародышевых мешков цветковых растений по [Романов, 1994]). Как правило, такие «зародышевые мешки» характеризуются нормальной структурой, однако в отдельных случаях в их строении отмечены аномалии в виде отсутствия заложения перегородок.

Аномальные «зародышевые мешки» ранних стадий развития по типу Polygonum отмечены и нами при исследовании развития сильновакуолизированных микропор в изолированных пыльниках пшеницы *Triticum aestivum* на 3 сут стрессового холодового воздействия (4°C) перед инокуляцией в условия культуры *in vitro* (рис. 3).

Тот факт, что «пыльцевые зародышевые мешки» выявлены у представителей разных семейств покрытосеменных растений, позволяет отнести феномен Немека к общебиологическим явлениям.

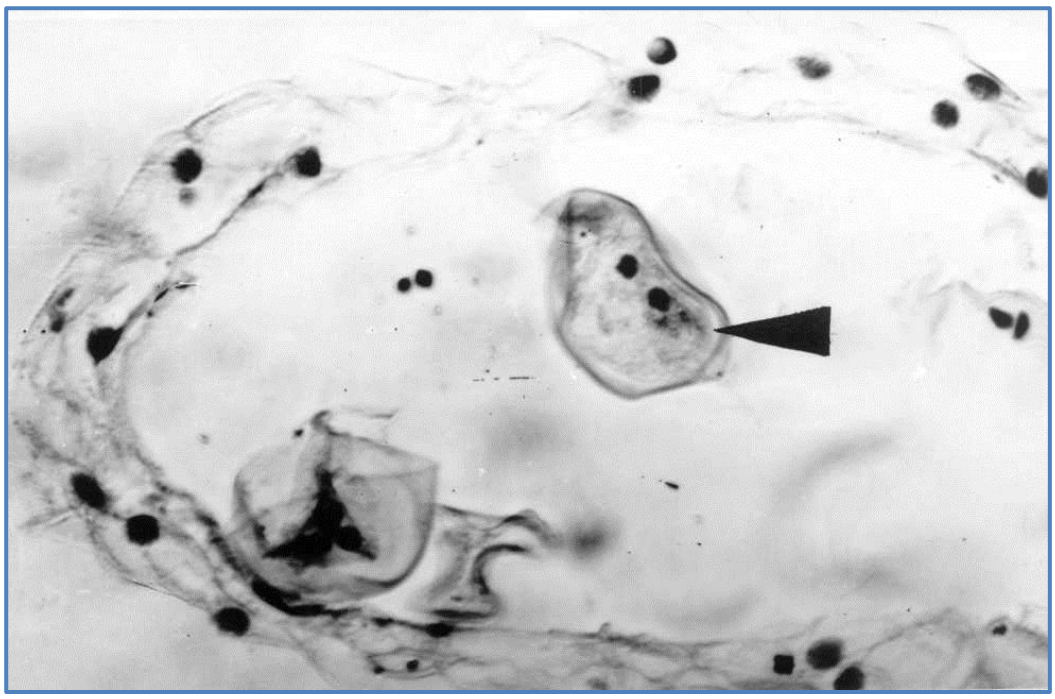

Рис. 3. Начало формирования «зародышевого мешка» Polygonum-типа (отмечен стрелкой) в сильновакуолизированной микроспоре пшеницы на 3 сут стрессового холодового воздействия. Световая микроскопия, продольный срез. X250. Оригинальные данные.

Интересен вопрос о клеточных механизмах формирования «пыльцевых зародышевых мешков». Согласно B. Nemec (1898, по [Alves, 2013]), такие структуры образуются в результате трех повторяющихся делений вегетативного ядра пыльцевого зерна (точнее: ядра вегетативной клетки пыльцевого зерна. – *Авт.*), в то время как генеративное ядро (точнее: ядро генеративной клетки пыльцевого зерна. – *Авт.*) дегенерирует. W. De Mol [1923] объяснял происхождение аномальных «зародышевых мешков» дупликацией генеративного ядра (точнее: ядра генеративной клетки пыльцевого зерна. – *Авт.*).

Детально этот вопрос был изучен I. Stow [1930]. Исследователь выявил, что к образованию «пыльцевого зародышевого мешка» приводят деления ядра микроспоры. Сначала микроспора увеличивается в размерах, затем ядро претерпевает три последовательных деления, образуя 8 дочерних ядер. Из них 3 находятся на том конце, где экзина микроспоры не повреждена (при этом 1 ядро соответствуют ядру будущей «яйцеклетки», а 2 – ядрам будущих «клеток-синергид»), 3 – на противоположном конце (соответствуют будущим «клеткам-антиподам»), и 2 – посередине; далее 6 ядер на двух полюсах объединяются в клетки, в то время как оставшиеся два сливаются в центре. В следующей своей работе I. Stow [1934] описал выявленные у *Hyacinthus orientalis* типы «пыльцевых зародышевых мешков»: (1) 8 ядер, образующих яйцеклетку, два полюса и пять антиподальных клеток; (2) 4 ядра, образующие яйцеклетку, два полюса и одну антиподальную клетку; (3) 4 ядра, образующие полярную и три антиподальные клетки, но без яйцеклетки; (4) 16 ядер, образующих яйцеклетку из 5-10 клеток, один или два полюса и несколько клеток-антипод; (5) более 16 ядер без четкого расположения.

Таким образом, взгляды на клеточный механизм происхождения «пыльцевых зародышевых мешков» довольно противоречивы. Тем не менее, Т.Б. Батыгиной [2014] сделано следующее обобщение: такие структуры могут образоваться четырьмя

морфогенетическими путями: в результате деления микроспороцита, микроспоры, вегетативной и генеративной клеток пыльцевого зерна; таким «зародышевым мешкам» предшествуют ценоцитные структуры, при этом необходимы дополнительные факторы, обусловливающие организацию морфогенетической оси полярности будущего «пыльцевого зародышевого мешка».

В целом, нельзя не согласиться с мнением Е.Н. Герасимовой-Навашиной [1958], полагавшей, что при развитии «зародышевого мешка» из микроспоры пыльника важно не внешнее сходство с развитием «нормального» зародышевого мешка из мегаспоры в семязачатке, а принципиальное тождество обоих процессов как результата одинакового проявления основных законов клеточного развития в сходных условиях.

Причины индуцирования феномена Немека до конца не выяснены, однако практически все исследователи, изучавшие этот вопрос, считают, что образование таких «зародышевых мешков» происходит вследствие нарушений в развитии стенки гнезда пыльника и в первую очередь тапетума. Важность тапетума в нормальном прохождении генезиса пыльцевого зерна подчеркивается во многих обзорах [Круглова, Зинатуллина, 2018; Bai et al., 2019; Lei, Liu, 2019; Che et al., 2022; Cross et al., 2022; Круглова, 2023б; Kruglova, Zinatullina, 2023; Tariq et al., 2023]. Более того, имеются сведения об образовании «зародышевых мешков» из отдельных тапетальных клеток стенки гнезда пыльника *Calotus lappulacea* под действием различных стрессовых факторов [Davis, 1968]. Мы полагаем, однако, что в силу интегральности системы пыльника в формирование «зародышевых мешков» в пыльниках вносят вклад аномалии и других тканей стенки гнезда, не только тапетума.

Принципиально важен, на наш взгляд, вопрос о стадии микроспоро- и микрогаметофитогенеза, во время которой может произойти индукция формирования «пыльцевых зародышевых мешков» в ответ на стрессовое воздействие. Как сообщают B. Nemec (1898, по [Alves, 2013]) и I. Stow [1930, 1934], мейоз (микроспороцита. – *Авт.*) или митоз (микроспоры. – *Авт.*) являются теми стадиями, во время которых возможно это индуцирование у изученных сортов *Hyacinthus orientalis.* Эти наблюдения подтверждаются и нашими экспериментальными данными по пшенице *Triticum aestivum*, поскольку «зародышевые мешки» в изолированных пыльниках этого растения, по всей видимости, являются результатом аномальных митотических делений сильновакуолизированной микроспоры (см. рис. 3). Можно полагать, что митоз в данном случае является критической стадией развития пыльцевого зерна, во время которой возможно переключение морфогенетических программ микроспоро- и гаметофитогенеза на образование «зародышевого мешка». Отметим, что стадия сильновакуолизированной микроспоры пшеницы является критической и для переключения программы развития этой клетки по пути формирования растения-регенеранта в условиях *in vitro* (подробнее см [Круглова, 2019]).

Образование «зародышевых мешков» связано со значительной дегенерацией остальных микроспор в гнезде пыльника пшеницы (см. рис. 3). Эти данные свидетельствуют в пользу гипотезы I. Stow [1934] о наличии в пыльнике специфического некротического гормона, индуцирующего формирование и развитие «пыльцевых зародышевых мешков». Однако данная гипотеза не получила полного экспериментального подтверждения.

Изменение сексуализации полагают и проявлением различных генетических отклонений в развитии пыльцевых зерен [Батыгина, 2014].

ФОРМИРОВАНИЕ «ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗАРОДЫШЕВЫХ МЕШКОВ» КАК ПРОЯВЛЕНИЕ СВОЙСТВ ТОТИПОТЕНТНОСТИ И СТВОЛОВОСТИ КЛЕТОК В УСЛОВИЯХ СТРЕССА

Е.Н. Герасимовой-Навашиной [1958] высказано мнение о том, что приписывать микроспороциту, микроспоре или клеткам пыльцевого зерна какие-либо «мужские» или «женские» потенции не совсем корректно, поскольку у любой клетки есть одна «потенция» - развиваться и дифференцироваться в соответствующих условиях. Если изменяются условия, то неизбежно меняется и характер развития клетки. Это мнение, на наш взгляд, теснейшим образом связано с таким свойством клеток, как тотипотентность.

Еще в 1902 г. G. Haberlandt (по [Kutschera, Ray, 2022]) предложил концепцию тотипотентности соматической растительной клетки как способности формировать новый организм. Современная трактовка этой концепции представлена, например, в работе [Su et al., 2020]. Предложены и разработаны также такие концепции, как плюри-, мульти-, уни-, омни-, олигопотентность клеток растений (подробнее см. [Istiaq, Ohta, 2021; Müller-Xing, Xing, 2022; Круглова, 2023а; Kruglova, Zinatullina, 2024]). В то же время, по-видимому, именно свойство тотипотентности как способности компетентных клеток пыльника при стрессовых воздействиях к формированию зародышевых мешков, клетки которых далее, в соответствующих условиях, участвуют в образовании нового организма, следует считать базовым при исследовании феномена Немека.

В то же время по отношению к такой клетке пыльника, как микроспора, на наш взгляд, возможно примение и понятие «стволовость».

Дискуссионный вопрос о наличии у растений стволовых клеток, особенно в сравнении с существованием аналогичных клеток у животных, привлекает большое внимание исследователей (например, обзоры [Батыгина, 2014; Зубов, 2016а,б; Воронина, Пшенникова, 2020; Umeda et al., 2021; Kutschera, Ray, 2022; Круглова, 2023а; Kruglova et al., 2023; Kruglova, Zinatullina, 2024]). Предложенные в литературе дефиниции стволовых клеток в целом не противоречат друг другу: это недифференцированные клетки многоклеточных организмов, способные делиться посредством митоза, самообновляться и дифференцироваться в специализированные клетки [Додуева и др., 2016]; это недифференцированные клетки, способные к симметричному и ассиметричному делению, длительному самообновлению и дифференциации в один или несколько специализированных клеточных типов [Зубов, 2016а]; это клетки многоклеточных организмов, которые обладают способностью к самообновлению и продуцированию дифференцированных клеток [Ishikawa, Hasebe, 2022]; это клетки, обладающие уникальной способностью к самовосстановлению и выступающие в качестве исходных клеток для роста и развития многоклеточных организмов [Hong, Fletcher, 2023]. Наиболее обобщающее определение стволовых клеток, по нашему мнению, приведено в работе B. Goncalves [2020]: это недифференцированные клетки с неограниченной способностью к самообновлению и генерированию различных типов клеток, составляющих организм. По отношению к растениям стволовые клетки расцениваются как источник всех постэмбриональных органов и в этом смысле – как источник жизнеспособности растений [Hayashi et al., 2023]. Все эти дефиниции так или иначе отражают внутренние «потенции» микроспоры к формированию как мужских (в нормальных условиях), так и женских (в условиях стресса) гаметофитов.

Отметим, что вопрос о наличии у микроспоры свойства стволовости впервые подробно проанализирован Т.Б. Батыгиной [2014]. Автор подчеркивает, что для микроспоры

характерны такие особенности стволовых клеток, как (1) самоподдержание (создание пула клеток в основном за счет симметричных делений и системы межклеточных взаимодействий); (2) способность пролиферировать и образовывать клетки-предшественники различных типов органов («ниш») за счет асимметричных делений в ответ на определенные сигналы; (3) пульсирующий и многоступенчатый характер формирования органа; (4) способность переключать программу своего развития. Эти особенности выявлены нами в результате исследования такой экспериментальной системы размножения пшеницы в условиях *in vitro*, как андроклиния, в основе которой лежит способность стресс-обработанной микроспоры к переключению программы развития на формирование регенеранта вместо формирования пыльцевого зерна [Круглова, Зинатуллина, 2018; Kruglova et al., 2018; Круглова, 2019].

В то же время далеко не каждая клетка пыльника, несмотря на свойства тотипотентности и, возможно, стволовости в соответствующих стрессовых условиях станет инициальной и даст начало «пыльцевому зародышевому мешку». Можно полагать, что в таком отрицательном ответе свою роль должны сыграть и эпигенетическая природа инициальной клетки, и «неподходящая» фаза ее клеточного цикла, в которой хроматин не способен воспринимать сигнал, и низкий уровень специфичности самого стрессового сигнала-индуктора.

В целом, в области исследования феномена Немека к настоящему времени накоплены определенные эмпирические данные и сделаны некоторые теоретические обобщения, однако дискуссионная проблема переключения морфогенетической программы развития клетки пыльника со сменой мужской потенции на женскую в ответ на стрессовые воздействия еще не решена полностью. По нашему мнению, основным методологическим подходом к пониманию этого феномена в первую очередь должна явиться дальнейшая разработка концепций тотипотентности и стволовости клеток как способности к самообновлению и генерированию различных типов клеток, обусловленных, по-видимому, прикрепленным образом жизни растений. Кроме того, немаловажную роль должна сыграть и дальнейшая разработка концепции пыльника как интегрированной системы, поскольку формирование подобных аномальных структур индуцируется нарушениями целостности пыльника под действием стрессовых факторов.

Данные, полученные при изучении формирования «пыльцевых зародышевых мешков» из клеток пыльника, могут способствовать дальнейшему пониманию фундаментальных принципов сложнейшего процесса морфогенеза растений, в частности, пластичности этого биологического феномена.

ФИНАНСОВАЯ ПОДДЕРЖКА

Работа выполнена по теме № 123020800002-2 в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ № 075-01134-23-00.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Батыгина Т.Б.* Биология развития растений. Симфония жизни: монография. СПб.: Изд-во ДЕАН, 2014. 764 с.
2. *Воронина А.С., Пшенникова Е.С.* Стволовые клетки растений // Молекулярная биология. 2020. Т. 54(2). С. 187–203. DOI: 10.31857/S0026898420020172
3. *Герасимова-Навашина Е.Н.* О гаметофите и об основных чертах развития и

функционирования воспроизводящих элементов у покрытосеменных растений // Проблемы ботаники. 1958. Вып. 3. С. 125–167.

4. *Додуева И.Е., Творогова В.Е., Азарахш М. и др.* Стволовые клетки растений: единство и многообразие // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016. Т. 20(4). С. 441–458. DOI: 10.18699/VJ16.172
5. *Зинатуллина А.Е.* Качество пыльцевых зерен в зрелых пыльниках пшеницы в условиях *in planta* (на примере сорта Жница) // Экобиотех. 2021. Т. 4(1). С. 24–32. DOI: 10.31163/2618-964X-2021-4-1-24-32
6. *Зубов Д.А.* Стволовые клетки растений и животных: две стороны одной медали. Часть 1 // Гены & клетки. 2016а. Т. XI(3). С. 14–22.
7. *Зубов Д.А.* Стволовые клетки растений и животных: две стороны одной медали. Часть 2 // Гены & клетки. 2016б. Т. XI(4). С. 6–17.
8. *Камелина О.П.* Систематическая эмбриология цветковых растений. Двудольные монография. Барнаул: Изд-во Артика, 2009. 501 с.
9. *Камелина О.П.* Систематическая эмбриология цветковых растений. Однодольные: монография. Барнаул: Изд-во Артика, 2011. 191 с.
10. *Круглова Н.Н.* Инновационная биотехнология андроклинной гаплоидии пшеницы на основе комплекса эмбриологических и цитофизиологических данных // Экобиотех. 2019. Т. 2(3). С. 234–245. DOI: 10.31163/2618-964X-2019-2-3-234-245
11. *Круглова Н.Н.* Экспериментальное выявление засухоустойчивых генотипов хлебных злаков на основе использования пыльников как интегрированных систем // Таврический вестник аграрной науки. 2022. № 4(32). С. 106–121. EDN: AHNJVD
12. *Круглова Н.Н.* Органогенез *in vitro* как реализация свойства плюрипотентности стволовых клеток морфогенного каллуса // Экобиотех. 2023а. Т. 6(2). С. 104-112. DOI: 10.31163/2618-964X-2023-6-2-104-112
13. *Круглова Н.Н.* Системный подход к морфогенезу пыльника цветковых растений // Plant Biol. Horticult. theory, innovation. 2023б. № 1 (166). С. 7–15. DOI: 10.36305/0513-1634-2020-135-50-56
14. *Круглова Н.Н., Зинатуллина А.Е.* Системный подход к органогенезу пыльника *in vivo* как методологическая основа экспериментальных исследований *in vitro* (на примере злаковых и бобовых) // Экобиотех. 2018. Т. 1(3). С. 143–160. DOI: 10.31163/2618-964X-2018-1-3-143-160
15. *Романов И.Д.* Принципы классификации типов развития зародышевого мешка // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 1. СПб.: Мир и семья, 1994. С. 213–216.
16. *Шевченко С.В., Кузьмина Т.Н.* Особенности антэкологии некоторых редких растений Крыма // Известия УНЦ РАН. 2024. № 3. С. 53–60. DOI: 10.31040/2222-8349-2024-0-3-53-60
17. *Alves R.* Pollen embryo sacs and the Nemec phenomenon. Němec, Bohumil (1898): O pylu petaloidních tyčinek hyacintu (*Hyacinthus orientalis* L.) 4 Rozpr. Čes. Akad. 7 (17): 1-18. https://www.researchgate.net/publication/259357449_2013_Bohumil_Nemec_translation
18. *Bai W., Wang P., Hong J., et al.* Earlier Degraded Tapetum1 (EDT1) encodes an ATP-citrate lyase required for tapetum programmed cell death // Plant Physiol. 2019. V. 181(1). P. 1223–1238. DOI: 10.1104/pp.19.00202

19. *Chaban I.A., Kononenko N.V., Gulevich A.A., et al.* Morphological Features of the Anther Development in Tomato Plants with Non-Specific Male Sterility // Biology. 2020. V. 9(2). DOI: 10.3390/biology9020032
20. *Che R., Hu B., Wang W., et al.* POLLEN STERILITY, a novel suppressor of cell division, is required for timely tapetal programmed cell death in rice // Sci. China Life Sci. 2022. V. 65(6). P. 1235–1247. DOI: 10.1007/s11427-021-2011-2
21. *Cross A., Li J.B, Waugh R., et al.* Grain dispersal mechanism in cereals arose from a genome duplication followed by changes in spatial expression of genes involved in pollen development // Theor. Appl. Genet. 2022. V. 135(4). P. 1263–1277. DOI: 10.1007/s00122-022-04029-8
22. *Davis G.L.* Apomixis and abnormal anther development in *Calotus lappulacea* Benth. (Compositae) // Aust. J. Bot. 1968. V. 16(1). P. 1–17.
23. *De Mol W.E.* Duplication of generative nuclei by means of physiological stimuli and its significance // Genetica. 1923. V. 5(1). P. 225–272.
24. *Gomes J.F., Talle B., Wilson Z.A.* Anther and pollen development: A conserved developmental pathway // J. Integr. Plant Biol. 2015. V. 57(11). P. 576–591. DOI: 10.1111/jipb.12425
25. *Goncalves B.* Stem Cells in Plant Development // Rodrigues G., Roelen B.A.J. (eds). Concepts and Applications of Stem Cell Biology. Learning Materials in Biosciences: monography. Cham: Springer, 2020. DOI: 10.1007/978-3-030-43939-2_7
26. *Gordon-Kamm B., Sardesai N., Arling M., et al.* Using Morphogenic Genes to Improve and Regeneration of Transgenic Plants // Plants. 2019. V. 8(1). DOI: 10.3390/plants8020038
27. *Hafidh S., Fila J., Honys D.* Male gametophyte development and function in angiosperms: a general concept // Plant Reprod. 2016. V. 29(1-2). P. 31–51. DOI: 10.1007/s00497-015-0272-4
28. *Halbritter H., Ulrich S., Grimsson F.* Illustrated Pollen Terminology: monography. Cham: Springer, 2018. 483 p.
29. *Hayashi M., Mähönen A.P., Sakakibara H., et al.* Plant Stem Cells: The Source of Plant Vitality and Persistent Growth // Plant Cell Physiol. 2023. V. 64(3). P. 271–273. DOI: 10.1093/pcp/pcad009
30. *Hong L., Fletcher J.C.* Stem Cells: Engines of Plant Growth and Development // Int. J. Mol. Sci. 2023. V. 24(1). DOI: 10.3390/ijms241914889
31. *Ikeuchi M., Favero D.S., Sakamoto Y., et al.* Molecular Mechanisms of Plant Regeneration // Ann. Rev. Plant Biol. 2019. V. 70. P. 377–406. DOI: 10.1146/annurev-arplant-050718-100434
32. *Ishikawa M., Hasebe M.* Molecular mechanisms of reprogramming of differentiated cells into stem cells in the moss *Physcomitrella patens* // Curr. Opin. Plant Biol. 2022. V. 65. Art. number 102123. DOI: 10.1016/j.pbi.2021.102123
33. *Istiaq A., Ohta K.* Ribosome-Induced Cellular Multipotency, an Emerging Avenue in Cell Fate Reversal // Cells. 2021. V. 10(9). Art. number 2276. DOI: 10.3390/cells10092276
34. *Kruglova N.N., Zinatullina A.E.* Some Methodological Approaches to the Identification of Heat-Resistant Genotypes of Crop Plants (by the Example of Cereals) // Biol. Bull. Rev. 2023. V. 13(4). P. 371–381. DOI: 10.1134/S2079086423040060
35. *Kruglova N.N., Zinatullina A.E.* Organogenesis as the Realization of the Morphogenetic Potential of Callus Cells in In Vitro Conditions // Rus. J. Dev. Biol. 2024. V. 55(3). P. 140–152. DOI: 10.1134/S1062360424700127
36. *Kruglova N.N., Zinatullina A.E., Yegorova N.A.* Histological Approach to the Study of Morphogenesis in Callus Cultures In Vitro: A Review // Int. J. Plant Biol. 2023. V. 14(2). P. 533–545. DOI: 10.3390/ijpb14020042

37. *Kruglova N.N., Titova G.E., Seldimirova O.A.* Callusogenesis as an in vitro Morphogenesis Pathway in Cereals // Russ. J. Dev. Biol. 2018. V. 49(5). P. 245–259. DOI: 10.1134/S106236041805003X
38. *Kutschera U., Ray P.M.* Forever young: stem cell and plant regeneration one century after Haberlandt 1921 // Protoplasma. 2022. V. 259(1). P. 3–18. DOI: 10.1007/s00709-021-01683-5
39. *Lei X., Liu B.* Tapetum-dependent male meiosis progression in plants: Increasing evidence emerges // Front. Plant Sci. 2019**.** V. 10. Art. number 1667. DOI: 10.3389/fpls.2019.01667
40. *Müller-Xing R., Xing Q.* The plant stem-cell niche and pluripotency: 15 years of an epigenetic perspective // Front. Plant Sci. 2022. V. 13. Art. number 1018559. DOI: 10.3389/fpls.2022.1018559
41. *Naithani S.P.* Chromosome studies in *Hyacinthus orientalis* L. III. Reversal of sexual state in the anthers of *H. orientalis* var. Yellow Hammer // Annals of Botany. 1937. V. 1. P. 369–377.
42. *Ranjan R., Malik N., Sharma S., et al. OsCPK29* interacts with *MADS68* to regulate pollen development in rice // Plant Sci. 2022. V. 321. Art. number 111297. DOI: 10.1016/j.plantsci.2022.111297
43. *Stow I.* Experimental studies on the formation of the embryo sac-like pollen in the anthers of *Hyacianthus orientalis* // Cytologia. 1930. V. 1. P. 417–439.
44. *Stow I.* On the female tendencies of the embryo sac-like giant pollen grains of *Hyacianthus orientalis* // Cytologia. 1934. V. 5. P. 88–108.
45. *Su Y.H., Tang L.P., Zhao X.Y., Zhang X.S.* Plant cell totipotency: Insights into cellular reprogramming // J. Integr. Plant Biol. 2020. V. 63(1). P. 228–243. DOI: 10.1111/jipb.12972
46. *Tariq N., Yaseen M., Xu D., et al.* Rice anther tapetum: a vital reproductive cell layer for sporopollenin biosynthesis and pollen exine patterning // Plant Biol. 2023. V. 25(2). P. 233–245. DOI: 10.1111/plb.13485
47. *Umeda M., Ikeuchi M., Ishikawa M., et al.* Plant stem cell research is uncovering the secrets of longevity and persistent growth // Plant J. 2021. V. 106(2). P. 326–335. DOI: 10.1111/tpj.15184
48. *Zhao C., Siddique A.B., Guo, C., et al.* A high-throughput protocol for testing heat-stress tolerance in pollen // *aBIOTECH*. 2024. DOI: 10.1007/s42994-024-00183-3

Цитировать как
Круглова Н.Н. Феномен Немека как возможное проявление свойства стволовости клеток пыльника цветковых растений в стрессовых условиях // Экобиотех. 2025. Т. 8. № 1. С. 22-33. DOI: 10.31163/2618-964X/2025-2 EDN: JENGTI

Cited as
Kruglova N.N. The Nemec phenomenon as a possible manifestation of the stemness property of anther cells of flowering plants under stress conditions. *Ecobiotech*. 2025. V. 8 (1). P. 22-33. DOI: 10.31163/2618-964X/2025-2 EDN: JENGTI (In Rus.)

Сведения об авторе

Наталья Николаевна Круглова, д.б.н., Уфимский Институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Уфа, Россия. E-mail: kruglova@anrb.ru, AuthorID: 34092, ORCID: 0009-0001-0610-2644

Information About the Author

Natalya N. Kruglova, Doctor in Biological Sciences, Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Ufa, Russian Federation. E-mail: kruglova@anrb.ru, AuthorID: 34092, ORCID: 0009-0001-0610-2644