УДК 57.05:576+581.3

АКТИВАЦІЯ АВТОФАГІЇ ПІД ЧАС МІКРОСПОРОГЕНЕЗУ І ТАПЕТОГЕНЕЗУ ПОКРИТОНАСІННИХ

О.А. КРАВЕЦЬ, С.Г. ПЛОХОВСЬКА, Т.В. ЧУГУНКОВА, А.І. ЄМЕЦЬ, Я.Б. БЛЮМ

Інститут харчової біотехнології та геноміки НАН України
вул. Байди-Вишневецького, 2а, 04123, Київ, Україна

E-mail: kravetshelen@gmail.com, Svetaplohovska@gmail.com, t.chugunko@gmail.com, yemets.alla@gmail.com, cellbio@cellbio.freenet.viaduk.net

Автор для кореспонденції – О.А. Кравець, e-mail: kravetshelen@gmail.com

В роботі досліджено залучення автофагії до розвитку мікроспорогенезу у грицика звичайного (Capsella bursa-pastoris) як представника дводольних та хости Зибольда (Hosta sieboldiana) і традесканції віргінської (Tradescantia virginiana) як представників однодольних рослин. Показано, що мікроспорогенез у досліджених видів супроводжується розвитком автофагії, активізація якої пов'язана з початком і завершенням мейозу, що відповідає процесам накопичення і деградації регуляторів мейотичного поділу і тапетогенезу. Наявність цитоміксису в профазі мейозу може слугувати додатковим аргументом на користь регуляторної ролі автофагії у мейозі. Підтверджено, що автофагія залучена у функціонування і деградацію тапетуму. У C. bursa-pastoris активні процеси автофагії супроводжують формування тетрад мікроспор, у H. sieboldiana – функціонування і деградацію тапетуму, у T. virginiana – як формування тетрад, так і фінальну деградацію тапетальної тканини. Очевидно, це може бути пов'язано з тим, що досліджені види відрізняються за типом тапетуму (секреторний і плазмодійний). Ця різниця між типами тапетуму не чітко діагностується, а всередині секреторного типу диференціюються різновиди щодо реорганізації, інтенсивності автофагії та часу деградації тапетальної тканини. Отримані результати дозволяють зробити висновок, що в цілому функціонування і деградація тапетуму у досліджених однодольних супроводжуються більш інтенсивною автофагією, ніж у представника дводольних.

Ключові слова: *мікроспорогенез, тапетогенез, автофагія, секреторний тапетум, плазмодійний тапетум, програмована загибель клітин, Capsella bursa-pastoris, Hosta sieboldiana, Tradescantia virginiana.*

Вступ. Автофагія є еволюційно закріпленим і контрольованим механізмом підтримання клітинного гомеостазу за рахунок деградації і рециклінгу цитоплазматичних компонентів клітини. Розрізняють базальну, або конститутивну, і індуковану, або адаптивну автофагію. Базальна автофагія запрограмована у геномі і є рутинним (housekeeping) механізмом клітинного контролю за якістю білків і клітинних структур. Індукована автофагія є формою клітинної відповіді на внутрішні стимули і/або зовнішні впливи (Wang et al., 2017).

Автофагії належить важлива роль у регуляції розвитку рослин, в тому числі, на репродуктивному етапі онтогенезу, який є відповіддю на зовнішні (фотоперіод, температура) та/або внутрішні (гормональні, метаболічні) стимули (Hanamata et al., 2014; Kurusu et al., 2014, 2016, 2017; Dundar et al., 2019; Gotelli et al., 2023; Li et al., 2020; Yagyu and Yoshimoto, 2024). Аутофагія досить часто супроводиться програмованою загибеллю клітин (ПЗК). У рослин загибель клітин іноді поділяють на ПЗК, спричинену середовищем (сПЗК, ePCD) і ПЗК, пов'язану з розвитком (рПЗК, dPCD) (Daneva et al., 2016). Якщо зв'язок між аутофагією і ePCD відносно широко вивчається, то роль аутофагії в dPCD залишається ще слабо дослідженою.

У репродуктивному розвитку автофагія виконує важливі функції для забезпечення фертильності рослин, а, саме: впливає на продуктивність пилку та насіння, врожайність, в тому числі, за несприятливих умов (Kurusu et al., 2014; Hanamata et al., 2014; Tang et al., 2018; Li et al., 2023; Yagyu and Yoshimoto, 2024), супроводжує розвиток чоловічого та жіночого гаметофіту, запилення, запліднення, несумісність, розвиток зародку, накопичення запасних протеїнів у насінні, деградацію нуцелуса, проростання насіння, тощо (Ariizumi and Toriyama, 2011; Wilson et al., 2011; Hanamata et al., 2014; Kurusu et al., 2016; Daneva et al., 2016; Liu et al., 2018; Tang and Bassham, 2018; Hanamata et al., 2019; Gotelli et al., 2023).

© ІНСТИТУТ КЛІТИННОЇ БІОЛОГІЇ ТА ГЕНЕТИЧНОЇ ІНЖЕНЕРІЇ НАН УКРАЇНИ, 2025

Щодо чоловічої репродуктивної системи рослин, то автофагії належить критична роль у формуванні мікроспор і пилкових зерен (Hanamata et al., 2014; 2019; Kurusu et al., 2016; Daneva et al., 2016; Li et al., 2020). Так, автофагія задіяна у деградації клітин вистівного шару стінки пиляка, тапетуму, – тканини, яка виконує цілий ряд важливих функцій у забезпеченні фертильності чоловічої генеративної системи, зокрема: (a) утворенні локулярної рідини (секреторний тапетум); (b) продукції та вивільненні калази; (c) транспортуванні полісахаридного матеріалу в порожнину пиляка; (d) синтезі попередників екзини; (e) синтезі вісцину (клейкої речовини пилку у деяких родин); (g) формуванні орбікул (спорополеніну); (h) синтезі спорофітних білків; (i) продукції трифіну, що оточує пилкові зерна; (j) продукції поленкіту, який вкриває пилкові зерна (Gotelli et al., 2023).

У покритонасінних тип розвитку тапетуму є таксономічною ознакою. Зазвичай виділяють два типи тапетуму, що відрізняються за характером, часом лізису клітинної стінки і деградації клітин (Davis, 1966; Pacini et al., 1985; Gotelli et al., 2016; 2023). У більшості видів ознаки деградації тапетальних клітин з'являються після стадії вільних мікроспор (Li et al., 2012; Quilichini et al., 2014; Gabarayeva et al., 2011; 2019). Показано, що ПЗК тапетуму – складна, транскрипційно та посттранскрипційно регульована мережа з циклами зворотних зв'язків, які мають вирішальне значення для точно визначеного часу загибелі клітин і, таким чином, чоловічої фертильності (Daneva et al., 2016; Kurusu and Kuchitsu, 2017; Liu et al., 2018). Тим не менш, роль автофагії в тапетогенезі та в його регуляції залишається недостатньо вивченою.

Одним з мало досліджених питань чоловічої репродукції у покритонасінних є залучення автофагії до регуляції мікроспорогенезу. Мікроспорогенез, як відомо, є критичним етапом репродуктивного розвитку, де відбуваються такі важливі для геному події, як синтез і репарація ДНК, транскріпція, синапсис і кросинговер гомологів, гаплоїдизація геному (Zickler and Kleckner, 2015; Wang and Copenhaver, 2018). У цьому сенсі найважливіші процеси мікроспорогенезу пов'язані з профазою першого поділу. В мейозі автофагія задіяна у деградації важливих регуляторів подій поділу і у припиненні мейозу. Так, на дріжджах (*atg*-мутантах) показано, що аутофагія необхідна для ініціації, розвитку і зупинки мейозу, а також для правильної сегрегації мейотичних хромосом і формування веретена поділу (Matsuhara and Yamamoto, 2016; Wang et al., 2020). Останні дослідження вказують на зв'язки автофагії з розвитком мейозу і можливістю регуляції мейозу з боку тапетуму, а тапетогенезу – з боку мейоцитів, але як це досягається, наразі залишається неясним (Lei and Liu, 2020; Tidy et al., 2022). Метою нашої роботи було дослідження участі автофагії у формуванні чоловічої репродуктивної сфери, зокрема, мікроспорогенезі і тапетогенезі у представників одно- і дводольних рослин для з'ясування ролі автофагії у забезпеченні фертильності рослин.

Матеріали і методи. В дослідження було залучено три представники покритонасінних, які відрізняються за ембріональними ознаками і таксономічним положенням. З дводольних – грицики звичайні (*Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik.) з родини Brassicaceae (2n = 2x = 16); з однодольних – хосту Зибольда (*Hosta sieboldiana* (Hook.) Engl.) з родини Asparagaceae (2n = = 4x = 60) і традесканцію віргінську (*Tradescantia virginiana* L.) з родини Commelinaceae (2n = = 2x = 14). Рослини культивувались за умов відкритого грунту.

Для визначення стадії розвитку пиляків використовували загальноприйняту цитологічну методику. Бутони фіксували у ацетоалкоголі, препарували і вміст пиляків фарбували ацетокарміном (2 %) або ацетогематоксиліном (1 %) із залізоамонійними квасцями (0,5 %). Препарати аналізували за допомогою світлового мікроскопу Axiostar (Carl Zeiss, Німеччина).

Для конфокальної мікроскопії тимчасові цитологічні препарати виготовляли зі свіжозібраних пиляків. Вміст пиляків видавлювали в краплину води на предметне скло; при необхідності використовували ензими (суміш целюлази і пектоліази) для розм'якшення клітинних стінок тканин пиляка. Для моніторингу автофагії використовували вітальний флуорохром лізотрекер – LysoTracker™ Red DND-99

(LTR, Invitrogen, USA), 1 мкМ на фосфатному буфері (PBS), для забарвлення хроматину – DAPI (4′,6-диаміно-2-феніліндол), водний розчин 0,1 мкг/мл, для ідентифікації калози – аніліновий синій (AB) (Water blue, Sigma, США), 0,2 % на K_3PO_4. Для LTR довжина хвилі збудження складає 543 нм, емісії – 560 нм, для DAPI – 358 нм і 461 нм, для АВ – 405 нм і 420–480 нм, відповідно. Зображення отримували за допомогою лазерного скануючого конфокального мікроскопу LSM 510 META (Carl Zeiss, Німеччина). Для отримання зображення клітинних структур на основі серії оптичних зрізів (Z–стеків) використовували програмне забезпечення версії 4SP2 LSM 510 META.

Результати та їх обговорення. *Залучення автофагії у мікроспорогенез.* Мікроспорогенез є критичним етапом репродуктивного розвитку, який визначає якісний і кількісний склад мікроспор та фертильність пилкових зерен. Найважливіші процеси мікроспорогенезу пов'язані з профазою першого поділу, а також телофазою другого поділу мейозу, що й обумовило посилену увагу нашого дослідження саме до цих фаз мейозу.

У досліджених видів мікроспорогенез відбувається за сукцесивним типом, який характеризується послідовним закладенням перетинок в телофазі першого і другого поділів. Мікроспороцити (МСЦ), які є ареною цих подій, диференціюються після завершення мітозів у спорогенній тканині пиляку, і являють собою великі клітини із зернистою, базофільною багатою на РНК цитоплазмою, і надзвичайно великим, 4n ядром. Профаза мейозу у досліджених видів проходить типово.

У передмейотичній інтерфазі за допомогою лізотрекеру у мікроспороцитах візуалізуються численні, гетерогенні за розміром і формою скупчення ацидофільних структур (рис. 1, *а*). На цій стадії клітинні стінки МСЦ щільно прилягають одна до одної (рис. 1, *а*). З початком мікроспорогенезу зиготена профази ідентифікується тим, що під первинною клітинною стінкою МСЦ відкладається калоза (рис. 1, *в*), яка забезпечує механічну, хімічну та генетичну ізоляцію клітин, а також бере участь у побудові екзини (Blackmore et al, 2007; Zhang and Yang, 2014). Контури клітин в зиготені заокруглюються, а в оболонці формуються цитоміктичні канали, через які відбувається міжклітинний обмін ядерним і цитоплазматичним матеріалом (рис. 1, *а*, 2, *а*, *б*). До цитоміксису, ймовірно, залучені і автофагосоми, що локалізуються в місцях цитоміктичних каналів суміжних клітин (рис. 1, *б*), отже можуть переміща-тисяразомзцитоплазмоювходіцитоміктичних подій. Наявність цитоміксису в профазі мейозу, до якого залучені автофагосоми, є додатковим підтвердженням регуляторної функції автофагії у мейозі. Калозна оболонка мікроспороцитів протягом мейозу поступово потовщується, досягаючи максимальної товщини при завершенні поділу (рис. 4, *а*, *б*).

У зиготені і пахітені в цитоплазмі мікроспороцитів профарбовуються дрібні (0,5 мкм) і більші за розміром (2 мкм) автофагосоми (рис. 1, *б*, 2, *б*, *в*). Слід зазначити, що скупчення автофагосом, а також деформація клітини і ядра, порушення тонопласту, фрагментація і/або зникнення ядра в окремих мікроспороцитах вказують на розвиток ПЗК, тригером якої виступає автофагія (рис. 1, *а*, *б*, 2, *б*). Впродовж мікроспорогенезу інтенсивність автофагії коливається в певному діапазоні, що, ймовірно, віддзеркалює процеси накопичення і деградації регуляторів подій мейозу.

Автофагія інтенсивно розгортається при завершенні другого поділу мейозу. Окрім профази першого поділу, стадія тетрад в мікроспорогенезі є найтривалішою. Мікроспори в тетрадах розділені калозними перетинками і об'єднані спільною калозною оболонкою (рис. 3, *а*, 4, *а*, *б*), розчинення або розрив якої призводить до вивільнення мікроспор. В цьому процесі бере участь калаза, що синтезується тапетумом (Stieglitz and Stern, 1973; Gotelli et al., 2023). На стадії тетрад на поверхні мікроспор починає формуватися екзина. В тетрадах переважає тетраедричне розташування мікроспор (рис. 3), рідше – білатеральне і ізобілатеральне (у *T. virginiana)* (рис. 4, *б*, *в*).

При завершенні мікроспорогенезу у досліджених видів виявлено суттєві відмінності у часі і локалізації процесів автофагії. Так, у *C. bursa-pastoris* автофагосоми акумулюються переважно у цитоплазмі тетрад мікроспор (рис. 3, *а*). Незважаючи на високу щільність автофагосом, ПЗК в мікроспорах не індукується.

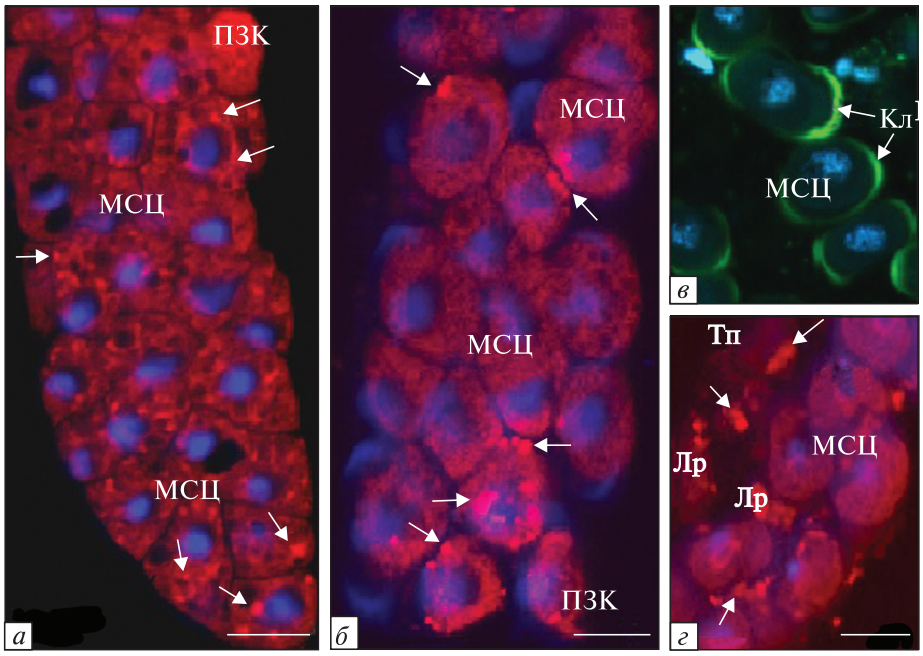

Рис. 1. Передмейотична інтерфаза (*а*) і профаза мікроспорогенезу (*б–г*) у *C. bursa-pastoris*. МСЦ – мікроспороцити, ПЗК – програмована загибель клітин, Кл – калозна стінка, Тп – тапетум, Лр – локулярна рідина. Стрілками позначено автофагосоми. Фарбування: LTR+DAPI (*а, б, г*), DAPI+AS (*в*). Масштабна лінійка:10 мкм

Наприкінці стадії тетрад щільність автофагосом зменшується (рис. 3, *б*).

У представника однодольних *T. virginiana* автофагія поширюється на профазу мейозу і телофазу 2. Процеси автофагії у цього виду менш інтенсивні порівняно з *C. bursa-pastoris*. Наприкінці поділу аутофагосоми візуалізуються в тетрадах мікроспор (рис. 4, *в*).

У *H. sieboldiana* автофагія в мікроспороцитах активізується протягом профази мейозу (рис. 2, *б*, *в*). При завершенні мейозу, у тетрадах, як правило, не спостерігається інтенсивної автофагії. Натомість, численні автофагосоми формуються у локулярній рідині, яка секретується тапетальними клітинами (рис. 6, *а*).

Отже, згідно отриманих нами даних, автофагія супроводжує весь процес мікроспорогенезу, при цьому, найвища її активність спостерігається протягом профази першого поділу, де вона може бути залучена до накопичення і деградації регуляторів цієї важливої фази мейозу, і при завершенні мейотичного поділу, коли акумуляція автофагосом відбиває регуляторні механізми припинення мейозу.

Залучення автофагії у тапетогенез. Незважаючи на те, що базові клітинні механізми деградації тапетуму ще потребують дослідження, накопичується все більше даних, які вказують на критичну необхідність автофагії не тільки для ПЗК тапетуму (Kurusu et al., 2014, 2016; Marshall and Vierstra, 2018), але й задля його функціонування (Ariizumi and Toriyama, 2011; Kurusu et al., 2014; Li et al., 2016), проте роль автофагії у цих процесах вивчена ще недостаньо. Тапетум у видів *Capsella* і *Hosta* відноситься до одного й того ж секреторного типу, який є систематичною ознакою рослин з родин Brassicaceae і Asparagaceae (Davis, 1962; Pacini et al., 1985). У *T. virginiana* тапетум периплазмодійного типу. Відмінності між секреторним і периплазмодійним типами полягають, головним чином, у часі та ступеню лізису клітинної стінки (Davis, 1966; Pacini et al., 1985; Pacini, 2010).

У *C. bursa-pastoris* інтенсивна автофагія супроводжує переважно стадію формування тетрад, а в ході тапетогенезу вона слабо прослідковується (рис. 3, *а*, *б*). Секреція клітин тапетального шару на початку мікроспорогенезу

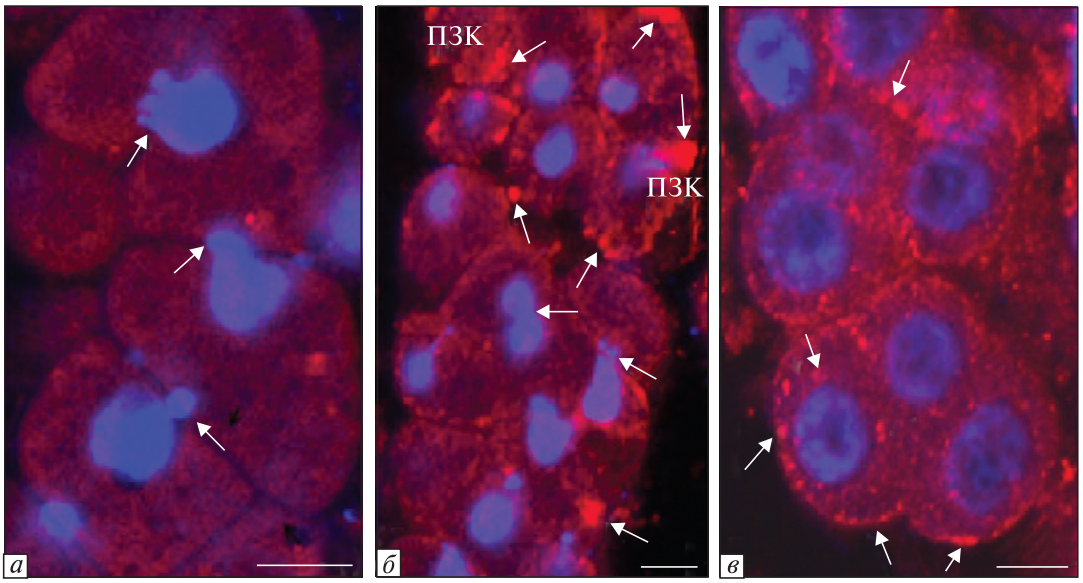

Рис. 2. Профаза мікроспорогенезу у *H. sieboldiana*: зиготена, цитоміксис (*а*, *б*), пахітена (*в*). ПЗК – програмована загибель клітин. Стрілками позначено цитоміктичну транслокацію хроматину (*а*, *б*) і автофагосоми (*б*, *в*). Фарбування: LTR+DAPI. Масштабна лінійка: 10 мкм

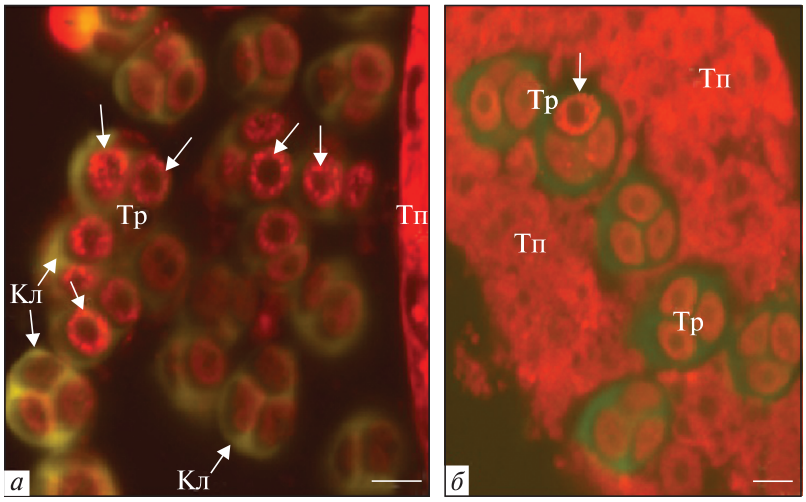

Рис. 3. Автофагія в тетрадах мікроспор у *C. bursa-pastoris*. Тр – тетради, Тп – тапетум, Кл – калозні оболонки. Стрілками позначено автофагосоми і калозні оболонки. Фарбування: LTR+AS. Масштабна лінійка: 10 мкм

призводить до появи локулярної рідини поміж мікроспороцитами (рис. 1, *г*). Склад і структура локулярного секрету і тапетуму з часом змінюються, він набуває щільності (рис. 3, *б*, 5, *а*, *б*). Автофагія в тапетумі залучає лише окремі включення та інвазивні тапетальні клітини. Реорганізація тапетуму у багатоядерний синцитій відбувається на пізній стадії тетрад (рис. 5). В структурі синцитію довгий час зберігається нормальна організація протопластів і ядер (рис. 5, *б*). Фінальна деградація тапетуму із залученням автофагії відбувається на стадії формування пилкових зерен.

Хоча тапетум у *C. bursa-pastoris* і *H. sieboldiana* відноситься до одного й того ж типу, поміж видами ідентифікуються відмінності щодо функціонування і деградації тапетуму. У *H. sieboldiana* тапетогенез без виразної реорганізації відбувається з початком спорогенезу. Наприкінці мейозу тапетальні клітини остаточно

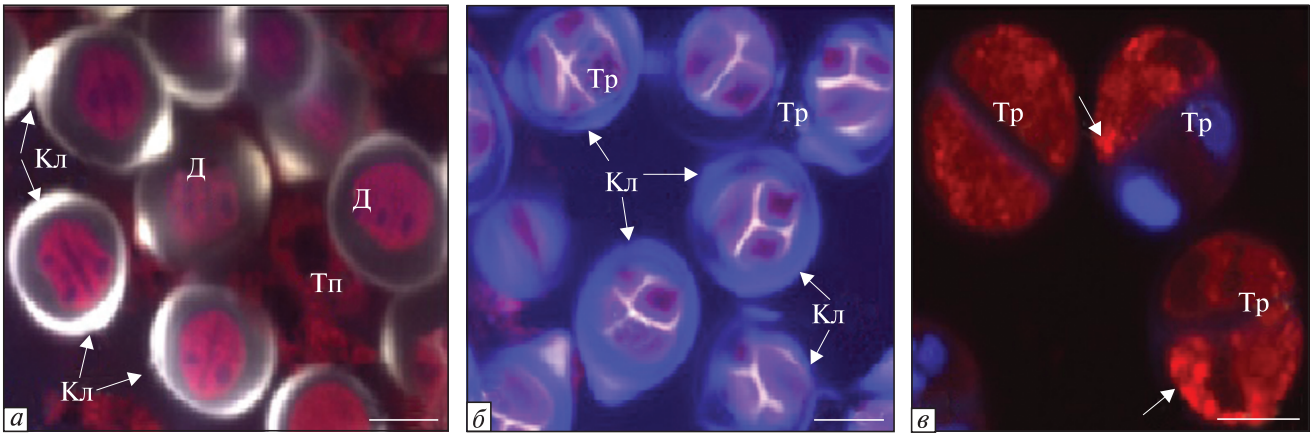

Рис. 4. Мікроспорогенез *у T. virginiana*. Д – диади, Тр – тетради, Тп – тапетум, Кл – калозна оболонка. Стрілками позначено калозну оболонку (*а*, *б*) і автофагосоми (*в*). Фарбування: LTR+DAPI+AS (*а*, *б*), LTR+DAPI (*в*). Масштабна лінійка: 10 мкм

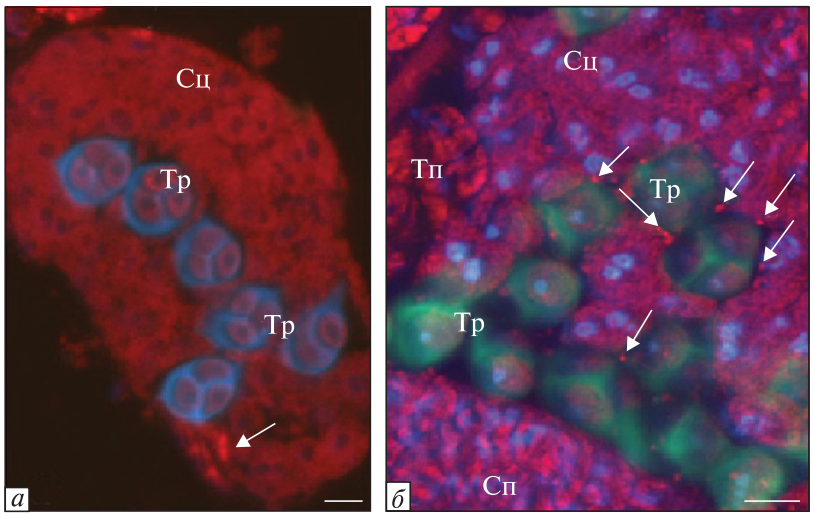

Рис. 5. Реорганізація тапетума і утворення синцитію у *C. bursa-pastoris:* Тр – тетради, Тп – тапетум, Сц – синцитій. Сп – стінка пиляка. Стрілками позначено аутофагосоми. Фарбування: LTR+AS(*а*). LTR+DAPI+AS(*б*) Масштабна лінійка:10 мкм

звільняються від оболонки і відшаровуються від стінки; їхній вміст руйнується, а ядра фрагментуються. Локулярний секрет і протопласти тапетальних клітин, що оточують тетради, містять численні гетерогенні автофагосоми (рис. 6, *а*). Це свідчить про інтенсивність автофагії, що супроводжує функціонування та деградацію тапетуму аж до форму-вання пилкових зерен (рис. 6, *б*).

Отже, тапетум у грициків і хости відноситься до секреторного типу, головною рисою якого вважається збереження клітинами індивідуальності до кінця мікроспорогенезу. Автофагія, при цьому, охоплює локулярну рідину і інвазивні протопласти тапетальних клітин. У досліджених видів тапетогенез значно різниться за наявністю реорганізації, залученням автофагії у процеси функціонування і часом фінальної деградації тканини. У *C. bursa-pastoris* реорганізація тапетуму у синцитій супроводжується лише окремими подіями автофагії, а в структурі синцитію довгий час зберігається нормальна організація протопластів і ядер. Фінальна деградація тапетуму відбувається пізніше, на стадії пилкових зерен. У *H. sieboldiana* виразна реорганізація тапетуму відсутня, а деградація тапетуму розпочинається на стадії тетрад і продовжується до стадії формування пилкових зерен.

Серед досліджених видів лише *T. virginiana* характеризується наявністю справжнього периплазмодійного тапетуму. Його клітини втра-

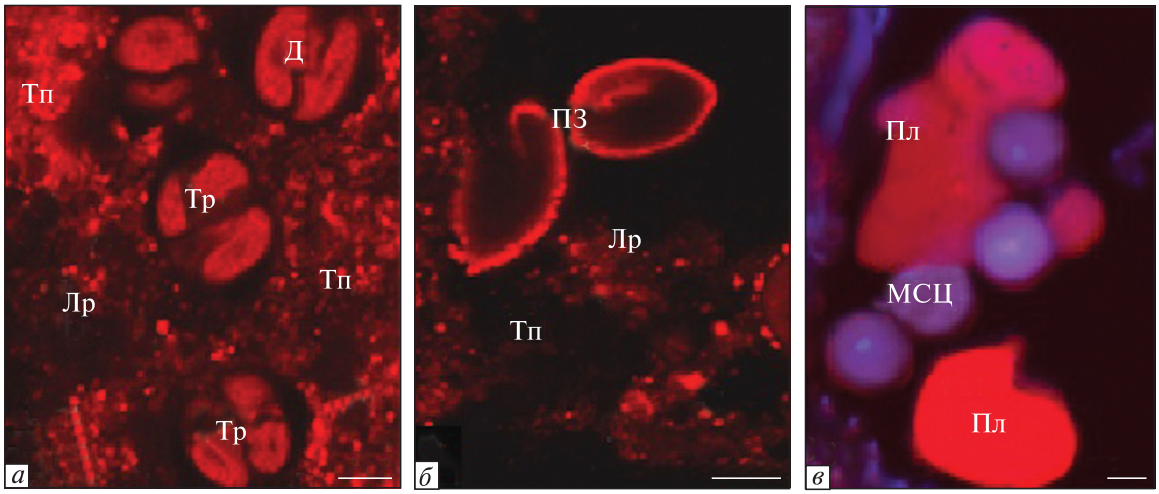

Рис. 6. Автофагія у тапетумі у *H. sieboldiana* на стадії тетрад (*а*) і формування пилкових зерен (*б*); тапетогенез у *T. virginiana,* рання стадія формування плазмодію (*в*). Тр – тетради, Тп – тапетум, Лр – локулярна рідина, ПЗ – пилкові зерна, МСЦ – мікроспороцити, Пл – плазмодій. Фарбування: LTR (*а*, *б*), LTR+ +DAPI (*в*). Масштабна лінійка: 20 мкм (*а*) і 10 мкм (*б*, *в*)

чають клітинні стінки вже на початку мейозу мікроспороцитів (рис. 6, *в*). Під час мейозу протопласти поступово зливаються між собою і інтегруються у порожнину пиляка, утворюючи типовий периплазмодій (рис. 6, *в*). У постмейотичний період периплазмодій заповнює всю порожнину мікроспорангію і щільно оточує мікроспори і пилкові зерна. Протопласти тапетальних клітин на етапі утворення плазмодію містять дрібні автофагосоми. Отже, особливістю периплазмодійного типу тапетуму, характерного для *T. virginiana,* є ранній початок реорганізації тканини у плазмодій через втрату клітинами оболонки, тривале функціонування і пізня фінальна деградація. Загалом, функціонування і деградація секреторного тапетума у досліджених однодольних супроводжуються більш інтенсивною автофагією, ніж у представника дводольних рослин.

Автофагія відіграє важливу роль у регуляції розвитку і метаболізму рослин, контролюючи деградацію регуляторних факторів, молекулярних перемикачів та субстратів для рециклінгу органел і ПКЗ (Marshall and Vierstra, 2018; Sera et al., 2019; Li et al., 2023; Zhao et al., 2024). Вважають, що в мікроспорогенезі автофагія бере участь у регуляції, ініціації, перебігу і зупинці мейозу (Matsuhara and Yamamoto, 2016; Wang et al., 2020). Виявлено тісний зв'язок між аутофагією і ліпідним метаболізмом (Zhao et al., 2024). Зокрема, ліпіди можуть служити як регуляторними молекулами, так і субстратами для автофагічної деградації (Dall'Armi et al., 2013; Shatz et al., 2016). У тапетумі автофагія також залучена у деградацію ліпідних включень (Ariizumi and Toriyama, 2011; Kurusu et al., 2014, 2016; Li et al., 2016; Marshall and Vierstra, 2018; Li et al., 2020). Показано, що тапетум містить ліпідні тільця, що включають тригліцериди, які постачають необхідні компоненти пилку (Li et al., 2016; Fan et al., 2019). Тригліцериди, що зберігаються в ліпідних краплях, можуть підпадати селективній аутофагії, тобто ліпофагії. Пригнічення аутофагії значно збільшує вміст тригліцеридів у ліпідних краплинах (Singh et al., 2009). Останні дослідження підтверджують подвійну роль аутофагії в метаболізмі ліпідів, яка включає участь у деградації та біогенезі тригліцеридів (Fan et al., 2019; Zhao et al., 2024).

Аутофагія може впливати на фертильність пилку пиляка через гормональну регуляцію, саме через регуляцію метаболізму і ендогенних рівнів гіберелінів і цитокініну (Hanamata et al., 2014; Kurusu et al., 2017; Li et al., 2020). Вважають, що гіберелін функціонує як важливий фітогормон для диференціації тапетуму та ініціації ПЗК (Plackett et al., 2014). Автофагія розглядається як тригер ПЗК і як один з механізмів клітинного гомеостазу (Hanamata et

al., 2014). В наших дослідженнях показано, що в ході мікроспорогенезу може відбуватися вибіркова загибель мікроспороцитів, а при функціонуванні тапетуму – поступова і вибіркова загибель його клітин, яка, ймовірно, ініціюється автофагією.

Хоча тип тапетуму має значення для таксономії, диференціація між секреторним і периплазмодійним типами є нечіткою. За нашими даними, у секреторного типу зустрічаються різновиди, головною відмінністю яких є наявність реорганізації і час фінальної деградації тапетума, а також, інтенсивність і тривалість автофагії. Відомо, що на клітинному рівні у тапетуму різних типів є багато спільного: великі розміри і ефемерність клітин, багатоядерність і поліплоїдність, метаболічна і секреторна активність клітин, фінальна деградація органел і ПЗК (Pacini, 2010; Quilichini et al., 2014; Kordyum and Kravets, 2021). Електронно-мікроскопічні дослідження підтверджують метаболічну активність тапетальних клітин, яка зберігається до кінця мікроспорогенезу, зазвичай до стадії вільних мікроспор (Quilichini et al., 2014; Gotelli et al., 2016, 2023; Gabarayeva et al., 2011, 2019). Із завершенням секреторної функції клітини тапетуму втрачають оболонку і органоїди, їхні ядра деформуються або зникають (Li et al., 2012; Gabarayeva et al., 2011, 2019). Вважається, що секреторний тапетум більш поширений як серед однодольних, так і дводольних, а також більш варіабельний, ніж периплазмодійний (Pacini et al., 1985). Ймовірно, периплазмодійний тапетум є еволюційно більш молодим, і неодноразово з'являвся у ранніх покритонасінних, особливо в однодольних (Furness and Rudall, 2001). Загалом, спорідненість ультраструктури цитоплазми, поведінки ядер та фізіологічної активності периплазмодійного і секреторного типів дає підставу розглядати їх як прояв структурної спеціалізації внутрішнього шару стінки мікроспорангію (Kordyum and Kravets, 2021).

Оскільки тапетальні клітини підпадають ПЗК для утилізації компонентів своїх клітин мікроспорами і пилковими зернами (Zhang and Yang, 2014), час і характер ПЗК тапетальних клітин має вирішальне значення для фертильності рослин (Chen and Liu, 2014; Tang et al., 2018). Хоча час загибелі тапетальних клітин різниться серед видів рослин, затримка або передчасна ініціація ПЗК спричиняє дефекти розвитку пилку і може призводити до чоловічої стерильності. Порушення розвитку тапетуму спричиняє зміни в експресії великої кількості генів, які беруть участь у мейозі і формуванні чоловічого гаметофіту (Lei et al., 2020).

Недавні дослідження вказують на регуляторну функцію автофагії в мейозі і тапетогенезі, а також на можливість перехресної корегуляції цих процесів (Lei and Liu, 2020; Tidy et al., 2022). Так, у рису, з одного боку, ПЗК тапетума запускається глікопротеїном MTR1, який синтезується виключно в мікроспороцитах і тетрадах (Tang et al., 2012). З іншого боку, малі РНК (sRNA), які продукуються тапетальними клітинами, а також транскрипційний фактор тапетуму відіграють потенційно важливу роль у контролі чоловічого мейозу (Lei and Liu, 2020; Tidy et al., 2022). Відомо також, що у рослин з порушеним розвитком тапетуму спостерігається зупинка мейотичного клітинного циклу (Murmu et al., 2010; Cui et al., 2018).

Автофагія в мікроспорогенезі і тапетогенезі може відбуватися за різними типами або шляхами. Ми припускаємо, що у функціонуванні мікроспороцитів і тетрад, а також тапетуму (у *C. bursa-pastoris* і *T. virginiana)* залучена селективна макроавтофагія, в якій беруть участь рецептори для вибіркової деградації вантажів (Marshall and Vierstra, 2018). Селективна макроавтофагія вимагає участі специфічних білків-рецепторів вантажу, які взаємодіють з одним з ключових білків автофагії, ATG8, через їх ATG8-взаємодіючий мотив для розпізнавання субстрату (Marshall and Vierstra, 2018; Johansen and Lamark, 2020). Вибіркова загибель мікроспороцитів і тапетальних клітин, а також фінальна деградація тапетуму, ймовірно, може відбуватися через мегааутофагію, що супроводжується руйнацією тонопласту, органел і ядра.

Таким чином, мікроспорогенез у досліджених видів одно- і дводольних рослин супроводжується аутофагією, що відповідає процесам накопичення і деградації регуляторів мейотичного поділу і тапетогенезу. Автофагія залучена у метаболізм, функціонування і деградаціютапетуму, а також, ймовірно, індукує ПЗК окремих клітин. Різниця між секреторним і плазмодійним типами тапетуму проявля-

ється нечітко, а всередині секреторного типу спостерігаються різновиди щодо реорганізації, інтенсивності автофагії і часу фінальної деградації тапетальної тканини. Залучення автофагії у синхронні і взаємозалежні процеси мікроспорогенезу і тапетогенезу, переважна локалізація автофагосом або в мікроспороцитах, або тапетумі, свідчать про можливість перехресної корегуляції мікроспорогенезу і тапетогенезу.

Висновки. Початок і завершення мікроспорогенезу у досліджених видів супроводжується посиленням автофагії, що, ймовірно, відповідає процесам накопичення і деградації регуляторів мейотичного поділу і тапетогенезу. Наявність цитоміксису в профазі мейозу, до якого залучені автофагосоми, є додатковим підтвердженням регуляторної ролі автофагії у мейозі. У дводольного *C. bursa-pastoris* активні процеси автофагії супроводжують формування тетрад мікроспор, у однодольного *H. sieboldii* – функціонування і деградацію тапетуму, у *T. virginiana* – як формування тетрад, так і фінальну деградацію тапетальної тканини.

Автофагія залучена у метаболізм тапетуму, а також індукує програмовану загибель тапетальної тканини. Різниця між секреторним і плазмодійним типами тапетуму проявляється нечітко; всередині секреторного типу присутні різновиди щодо реорганізації, інтенсивності аутофагії і часу фінальної деградації тапетальної тканини. Особливістю формування періплазмодійного типу тапетуму, властивого *T. virginiana,* є ранній початок реорганізації тканини у плазмодій, тривале функціонування і пізня деградація. Загалом, функціонування і деградація тапетуму у однодольних супроводжується більш інтенсивною автофагією, ніж у дводольного.

Залучення автофагії у синхронні і взаємозалежні процеси мікроспорогенезу і тапетогенезу, переважна локалізація автофагосом або в мікроспороцитах, або тапетумі, свідчать про можливість перехресної корегуляції мікроспорогенезу і тапетогенезу.

Дотримання етичних стандартів. Стаття не містить жодних досліджень, які були виконані із використанням лабораторних препаратів, клітинних ліній або інтактних організмів тварин або людини.

Конфлікт інтересів. Автори декларують відсутність конфлікту інтересів.

Фінансування. Робота виконана в рамках бюджетної теми Національної академії наук України (номер державної реєстрації 0120U100937. 2020–2024).

ACTIVATION OF AUTOPHAGY DURING MICROSPOROGENESIS AND TAPETOGENESIS IN ANGIOSPERMS

O.A. Kravets, S.G. Plokhovska, T.V. Chugunkova, A.I. Yemets, Ya.B. Blume

Institute of Food Biotechnology and Genomics of the National Academy of Sciences of Ukraine, Baidy-Vyshnevetskoho str., 2A, Kyiv, 04123, Ukraine

E-mail: kravetshelen@gmail.com, Svetaplohovska@gmail.com, t.chugunko@gmail.com, yemets.alla@gmail.com, cellbio@cellbio.freenet.viaduk.net

In this research the involvement of autophagy in the development of microsporogenesis in shepherd's purse (*Capsella bursa-pastoris*) as a representative of dicotyledons and in Siebold's plantain lily (*Hosta sieboldiana*) and Virginia spiderwort (*Tradescantia virginiana*) as representatives of monocotyledons was investigated. It was shown that microsporogenesis in the studied species is accompanied by the development of autophagy, the activation of which is associated with the onset and completion of meiosis, which corresponds to the processes of accumulation and degradation of regulators of meiotic division and tapetogenesis. The presence of cytomixis in meiosis prophase may serve as additional argument in favor of the regulatory role of autophagy in meiosis. It was confirmed that autophagy is involved in the functioning and degradation of the tapetum. In *C. bursa-pastoris*, active autophagy processes accompany the formation of microspore tetrads, in *H. sieboldiana* – the functioning and degradation of the tapetum, in *T. virginiana* – both the formation of tetrads and the final degradation of the tapetum tissue. Obviously, this may be due to the fact that the studied species differ in the type of tapetum (secretory and plasmodial). This difference between the types of tapetum is not clearly diagnosed, and within the secretory type, varieties are differentiated in terms of reorganization, intensity of autophagy and time of degradation of the tapetum tissue. The obtained results allow us to conclude that in general, the functioning and degradation of the tapetum in the studied monocots are accompanied by more intense autophagy than in the representative of dicots.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

Abiko, M., Akibayashi, K., Sakata, T., et al., High-

temperature induction of male sterility during barley (*Hordeum vulgare* L.) anther development is mediated by transcriptional inhibition, *Sex Plant Reprod.*, 2005, vol. 18, pp. 91–100. https://doi.org/10.1007/s00497-005-0004-2

Ariizumi, T., and Toriyam, K., Genetic regulation of sporopollenin synthesis and pollen exine development, *Ann. Rev. Plant. Biol.*, 2011, vol. 62, pp. 437–460. https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042809-112312

Blackmore, S., Wortley, A.H., Skvarla, J.J., et al., Pollen wall development in flowering plants, *New Phytol.*, 2007, vol. 174, no. 3, pp. 483–498. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02060.x

Cai, C.-F., Zhu, J., Lou, Y. et al., The functional analysis of OsTDF1 reveals a conserved genetic pathway for tapetal development between rice and Arabidopsis, *Sci. Bull.*, 2015, vol. 60, pp. 1073–1082. https://doi.org/10.1007/s11434-015-0810-3

Chaurasia, M., Bhatt, A.N., Das, A., et al., Radiation-induced autophagy: mechanisms and consequences, *Free Radical. Res.*, 2016, vol. 50, no. 3, pp. 273–290. https://doi.org/10.3109/10715762.2015.1129534

Chen, L., and Liu, Y.G., Male sterility and fertility restoration in crops, *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2014, vol. 65, no. 1, pp. 579–606. https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050213-040119

Codogno, P., and Meijer, A.J., Autophagy and signaling: their role in cell survival and cell death, *Cell Death Differ,* 2005, vol. 12, pp. 1509–1518. https://doi.org/10.1038/sj.cdd.4401751

Conner, J.K., and Neumeier, R., The effects of ultraviolet-B radiation and intraspecific competition on growth, pollination success, and lifetime female fitness in *Phacelia campanularia* and *P. purshii* (Hydrophyllaceae), *Amer. J. Bot.* 2002, vol. 89, pp. 103–110. https://doi.org/10.3732/ajb.89.1.103

Dall'Armi, C., Devereaux, K.A., and Di Paolo, G., The role of lipids in the control of autophagy, *Curr. Biol.*, 2013, vol. 23, no. 1, pp. R33-45. https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.10.041

Daneva, A., Gao, Z., Van Durme, M., and Nowack, M.K., Functions and regulation of programmed cell death in plant development, *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.*, 2016, vol. 32, pp. 441–468. https://doi.org/10.1146/annurev-cellbio-111315-124915

Davis, G.L., Systematic Embryology of the Angiosperms. New York: Wiley, 1966, 528 p. https://biostor.org/reference/162360

Dundar, G., Shao, Z., Higashitani, N., Kikuta, M., Izumi, M., and Higashitani, A., Autophagy mitigates high-temperature injury in pollen development of *Arabidopsis thaliana, Dev. Biol.*, 2019, vol. 456, no. 2, pp. 190–200. https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2019.08.018

Fan, J., Yu, L., and Xu, C., Dual role for autophagy in lipid metabolism in Arabidopsis, *Plant Cell*, 2019, vol. 31, no. 7, pp. 1598–1613. https://doi.org/10.1105/tpc.19.00170

Furness, C.A., and Rudall, P.J., The tapetum in basal angiosperms: Early diversity, *Int. J. Plant Sci.,* 2001, vol. 162, pp. 375–392. c10.1086/319580

Gabarayeva, N.I., Grigorjeva, V.V., and Polelova, S., Exine and tapetum development in *Symphytum officinale* (Boraginaceae). Exine substructure and its interpretation, *Plant Syst. Evol.,* 2011, vol. 296, no. 1, pp. 101–112. https://doi.org/10.1007/s00606-011-0479-2

Gabarayeva, N., Polevova. S., Grigorjeva. V., et al., Suggested mechanisms underlying pollen wall development in *Ambrosia trifida* (Asteraceae: Heliantheae), *Protoplasma*, 2019, vol. 256, no. 2, pp. 555–574. https://doi.org/10.1007/s00709-018-1320-3

Ghiglione, H.O., Gonzalez, F.G., Serrago, R., et al., Autophagy regulated by day length determines the number of fertile florets in wheat, *Plant J.* 2008, vol. 55, pp. 1010–1024. https://doi.org/10.1111/j.1365-313X. 2008.03570.x

Gotelli, M.M., Galati, B.G., Zarlavsky, G., and Medan, D., Pollen and microsporangium development in *Hovenia dulcis* (Rhamnaceae): a different type of tapetal cell ultrastructure, *Protoplasma*, 2016, vol. 253, no. 4, pp. 1125–1133. https://doi.org/10.1007/s00709-015-0870-x

Gotelli, M., Lattar, E.C., Melisa, Z.L., et al., Review on tapetal ultrastructure in angiosperms, *Planta,* 2023, vol. 257, pp. 100. https://doi.org/10.1007/s00425-023-04138-8

Gou, W., Li, X., Guo, S., et al., Autophagy in plant: a new orchestrator in the regulation of the phytohormones homeostasis, *Int. J. Mol. Sci.*, 2019, vol. 20, pp. 2900. https://doi.org/10.3390/ijms20122900

Hanamata, S., Hitoshi, S., and Kazuyuki, K., Autophagy-mediated regulation of phytohormone metabolism during rice anther development, *Plant Signal Behavior.*, 2017, vol. 12, no. 9. https://doi.org/10.1080/15592324.2017.1365211

Hanamata, S., Kurusu, T., and Kuchitsu, K., Roles of autophagy in male reproductive development in plants, *Front. Plant Sci.*, 2014, vol. 5, pp. 457. https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00457

Hanamata, S., Sawada, J., Toh, B., and Ono, S., Monitoring autophagy in rice tapetal cells during pollen maturation, *Plant Biotechnol.*, 2019, vol. 36, no. 2, pp. 99–105. https://doi.org/10.5511/plantbiotechnology.19.0417a

Hernández-Pinzyn, I., Ross, J.H., Barnes, K.A., et al., Composition and role of tapetal lipid bodies in the biogenesis of the pollen coat of *Brassica napus*, *Planta*, 1999, vol. 208, pp. 588–598. https://doi.org/10.1007/s004250050597

Harrison-Lowe, N.J., and Olsen, L.J., Autophagy protein 6 (ATG6) is required for pollen germination in *Arabidopsis thaliana, Autophagy*, 2008, vol. 4, pp. 339–348. https://doi.org/10.4161/auto.5629

Johansen, T., and Lamark, T., Selective autophagy: ATG8 family proteins, LIR motifs and cargo receptors, *J. Mol. Biol.*, 2020, vol. 432, pp. 80–103. https://doi.org/10.1016/j.jmb.2019.07.016

Kordyum, E.L., and Kravets, H.A., Evolutionary patterns of the internal structures of generative organs in angiosperm plants. In: Plant Reproductive Ecology – Recent Advances, IntechOpen, 2021, USA (26 p). https://doi.org/10.5772/intechopen.100593.

Kurusu, T., Hanamata, S., and Kuchitsu, K., Quantitative live cell imaging of autophagic flux and roles of autophagy in reproductive development in plants, *Bioimages*, 2016, vol. 24, pp. 1–11. https://doi.org/10.11169/bioimages.24.1

Kurusu, T., Koyano, T., Hanamata, S., et al., OsATG7 is required for autophagy-dependent lipid metabolism in rice postmeiotic anther development, *Autophagy*, 2014, vol. 10, pp. 878–888. https://doi.org/10.4161/auto.28279

Kurusu, T., Koyano, T., Kitahata, N., et al., Autophagy-mediated regulation of phytohormone metabolism during rice anther development, *Plant Signal Behavior*, 2017, vol.12, no. 9. https://doi.org/10.1080/15592324.2017.1365211

Kurusu, T., and Kuchitsu, K., Autophagy, programmed cell death and reactive oxygen species in sexual repro-duction in plants, *J. Plant Res.*, 2017, vol. 130, no. 3, pp. 491–499. https://doi.org/10.1007/s10265-017-0934-4

Lei, X., and Liu, B., Tapetum-dependent male meiosis progression in plants: increasing evidence emerges, *Front. Plant Sci.*, 2020, vol. 16, no. 10, pp. 1667. https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01667

Li, N., Xu, C., Li-Beisson, Y., and Philippar, K., Fatty acid and lipid transport in plant cells, *Trends Plant Sci.*, 2016, 21(2):145–158. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.10.011

Li, S., Yan, H., Mei, W.-M., et al., Boosting autophagy in sexual reproduction: a plant perspective, *New Phytologist.*, 2020, vol. 226, no. 3, pp. 679–689. https://doi.org/10.1111/nph.16414

Li, Y., Suen, D.F., Huang, C.Y., et al., The maize tapetum employs diverse mechanisms to synthesize and store proteins and flavonoids and transfer them to the pollen surface, *Plant Physiol.*, 2012, vol. 158, no. 4, pp. 1548–1561. https://doi.org/10.1104/pp.111.189241

Li, Y., Xu, X., Qi, G., et al., Mechanisms of autophagy function and regulation in plant growth, development, and response to abiotic stress, *Crop J.*, 2023, vol. 11, no. 6, pp. 1611–1625. https://doi.org/10.1016/j.cj.2023.09.005

Liu, Z,, Shi, X., Li, S., Hu, G., Zhang, L., Song, X., et al., Tapetal-delayed programmed cell death (PCD) and oxidative stress-induced male sterility of *Aegilops uniaristata* cytoplasm in wheat, *Int. J. Mol. Sci.*, 2018, vol. 19. https://doi.org/10.3390/ijms19061708

Marshall, R.S., and Vierstra, R.D., Autophagy: The master of bulk and selective recycling, *Annu. Rev. Plant. Biol.*, 2018, vol. 69, pp. 173–208. https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042817-040606

Matsuhara, H., and Yamamoto, A., Autophagy is required for efficient meiosis progression and proper meiotic chromosome segregation in fission yeast, *Genes to Cells*, 2015, vol. 21, no. 1, pp. 65–87. https://doi.org/10.1111/gtc.12320

Mondal, R., Antony, S., Roy, S., and Chattopadhyay, S.K., Programmed cell death (PCD) in plant: molecular mechanism, regulation, and cellular dysfunction in response to development and stress. In: Regulation and Dysfunction of Apoptosis – Recent Advances, *IntechOpen*, 2021, pp. 97940. https://doi.org/10.5772/intechopen.97940

Murmu, J., Bush, M.J., DeLong, C., et al., Arabidopsis basic leucine-zipper transcription factors TGA9 and TGA10 interact with floral glutaredoxins ROXY1 and ROXY2 and are redundantly required for anther development, *Plant Physiol.*, 2010, vol. 154, pp. 1492–1504. https://doi.org/10.1104/pp.110.159111

Oshino, T., Abiko, M., Saito, R., et al., Premature progression of anther early developmental programs accompanied by comprehensive alterations in transcription during high-temperature injury in barley plants, *Mol. Genet. Genom.*, 2007, vol. 278, pp. 31–42. https://doi.org/10.1007/s00438-007-0229-X

Pacini, E., Relationships between tapetum, loculus, and pollen during development, *Int. J. Plant Sci.*, 2010, vol. 171, pp. 1–11. https://doi.org/10.1086/647923

Pacini, E., Franchi, G.G., and Hesse, M., The tapetum: Its form, function, and possible phylogeny in Embryophyta, *Pl. Syst. Evol.*, 1985, vol. 149, pp. 155–185. https://doi.org/10.1007/bf00983304

Plackett, A.R.G., Ferguson, A,C., Powers, S.J., et al., DELLA activity is required for successful pollen development in the Columbia ecotype of Arabidopsis, *New Phytologist.*, 2014, vol. 201, pp. 825–836. https://doi.org/10.1111/nph.12571

Plackett, A.R.G., Thomas, S.G., Wilson, Z.A., and Hedden, P., Gibberellin control of stamen development: a fertile field, *Trends Plant Sci.*, 2011, vol. 16, pp. 568–78. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.06.007

Quilichini, T.D., Douglas, C.J., and Samuels, A.L.,

New views of tapetum ultrastructure and pollen exine development in *Arabidopsis thaliana*, *Ann. Bot.*, 2014, vol. 114, no. 6, pp. 1189–1201. https://doi.org/10.1093/aob/mcu042

Ryu, H.W., Choi, S.H., Namkoong, S. et al., Simulated microgravity contributes to autophagy induction by regulating AMP-activated protein kinase, *DNA Cell Biol.*, 2014, vol. 33, no. 3, pp. 128–135. https://doi.org/10.1089/dna.2013.2089

Sakata, T., and Higashitani, A., Male sterility accompanied with abnormal anther development in plants – Genes and environmental stresses with special reference to high temperature injury, *Int. J. Plant Dev. Biol. Global Sci. Books*, 2008, vol. 2, pp. 42–51.

Senatore, A., Trobacher, C.P., and Greenwood, J.S., Ricinosomes predict programmed cell death leading to anther dehiscence in tomato, *Plant Physiol.*, 2009, vol. 149, pp. 775–790. https://doi.org/10.1104/pp.108.132720

Sera, Y., Hanamata, S., Sakamoto, S., et al., Essential roles of autophagy in metabolic regulation in endosperm development during rice seed maturation, *Sci. Rep.*, 2019, vol. 9, no. 1, pp. 18544. https://doi.org/10.1038/s41598-019-54361-1

Singh, R., Kaushik, S., Wang, Y., et al., Autophagy regulates lipid metabolism, *Nature*, 2009, vol. 458, pp. 1131–1135. https://doi.org/10.1038/nature07976

Shatz, O., Holland, P., Elazar, Z., and Simonsen, A., Complex relations between phospholipids, autophagy, and neutral lipids, *Trends Biochem. Sci.,* 2016, vol. 41, no. 11, pp. 907–923. https://doi.org/10.1016/j.tibs.2016.08.001

Stebbins, G.L., Comparative aspects of plant morphogenesis: a cellular, molecular, and evolutionary approach, *Am. J. Bot.*, 1992, vol. 79, pp. 589–598. https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1992.tb14597.x

Stieglitz, H., and Stern, H., Regulation of β-1,3-glucanase activity in developing anthers of *Lilium*, *Dev. Biol.*, 1973, vol. 34, no. 1, pp. 169–173. https://doi.org/10.1038/ature0797610.1016/0012-1606(73)90347-3

Tang, J., and Bassham, D.C., Autophagy in crop plants*:* what's new beyond Arabidopsis?, *Open Biol*, 2018, vol. 8, pp. 180162. http://dx.doi.org/10.1098/rsob.180162

Wang, F., Denic, V., and Lacefield, S., Autophagy prevents runaway meiotic divisions, *Autophagy*, 2020, vol. 16, no. 5, pp. 969–970. https://doi.org/10.1080/15548627.2020.1739449

Wang, P., Mugume, Y., and Bassham, D.C., New advances in autophagy in plants: regulation, selectivity and function, *Cell Dev. Biol.*, 2017, vol. 20, no. 80, pp. 113–122. https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2017.07.018

Wang, Y., and Copenhaver, G.P., Meiotic recombination: mixing it up in plants, *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2018, vol. 69, pp. 577–609. https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042817-040431

Wilson, Z.A., Song, J., Taylor, B., and Yang, C., The final split: the regulation of anther dehiscence, *J. Exp. Bot.*, 2011, vol. 62, pp. 1633–1649. https://doi.org/10.1093/jxb/err014

Yagyu, M., and Yoshimoto, K., New insights into plant autophagy: molecular mechanisms and roles in development and stress responses, *J. Exp. Bot.*, 2024, vol. 75, no. 5, pp. 1234–1251. https://doi.org/10.1093/jxb/erad459

Yoshimoto, K., Beginning to Understand Autophagy, an Intracellular Self-Degradation System in Plants, *Plant Cell Physiol.*, 2012, vol. 53, no. 8, pp. 1355–1365. https://doi.org/10.1093/pcp/pcs099

Zhao, L.L., Chen, R., Bai, Z., Liu, J., Zhang, Y., Zhong, Y., Sun, M.X., and Zhao, P., Autophagy-mediated degradation of integumentary tapetum is critical for embryo pattern formation, *Nature Communications*, 2024, vol. 15, pp. 2676. https://doi.org/10.1038/s41467-024-46902-8

Zhang, D., and Yang, L., Specification of tapetum and microsporocyte cells within the anther. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2014, vol. 17, pp. 49–55. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2013.11.001

Zickler, D., and Kleckner, N., Recombination, pairing, and synapsis of homologs during meiosis, *Cold Spring. Harb. Perspect. Biol.*, 2015. https://doi.org/10.1101/cshperspect.a016626

Надійшла в редакцію 07.01.2025
Після доопрацювання 17.01.2025
Прийнята до друку 18.05.2025