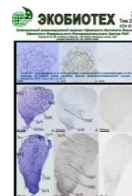




ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

<http://ecobiotech-journal.ru>

Обзор

ПЕРЕМЕЩЕНИЯ ЯДЕР И КЛЕТОК В РАЗВИВАЮЩИХСЯ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЁРНАХ ПРИ ОРГАНОГЕНЕЗЕ ПЫЛЬНИКА ЗЛАКОВ КАК ИНТЕГРИРОВАННОЙ СИСТЕМЫ

Зинатуллина А.Е.

Уфимский институт биологии Уфимского федерального
исследовательского центра РАН, Уфа
E-mail: aneta@ufaras.ru

В обзорной статье приведены результаты анализа данных, посвященных органогенезу пыльника злаков как сложной интегрированной системы. Особое внимание уделено цитологическому феномену перемещения ядер и клеток на определенных фазах микроспорогенеза и микрогаметогенеза. Анализируются внутренние и внешние факторы, обуславливающие такие закономерные перемещения в интегрированной системе пыльника. Подчеркивается, что системный подход к органогенезу пыльника важен в исследованиях не только *in vivo*, но и в биотехнологических исследованиях *in vitro*.

Ключевые слова: пыльник, органогенез, микроспора, пыльцевое зерно, злаки

NUCLEI AND CELLS MOVEMENTS IN DEVELOPED POLLEN GRAINS DURING ORGANOGENESIS OF CEREAL ANTHIER AS INTEGRATED SYSTEM

Zinatullina A.E.

Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Centre
of the Russian Academy of Sciences, Ufa
E-mail: aneta@ufaras.ru

The review article presents the results of the analysis of data devoted to cereal anther organogenesis *in vivo* as a complex integrated system. Special attention is paid to the cytological phenomenon of the movement of nuclei and cells at the certain stages of microsporogenesis and microgametogenesis. The internal and external factors causing such natural movements in the anther integrated system are analyzed. It is emphasized that a systematic approach to the anther organogenesis is important in studies not only *in vivo*, but also in biotechnological studies *in vitro*.

Keywords: anther, organogenesis, microspore, pollen grain, cereals

Поступила в редакцию: 6.12.2018

DOI: [10.31163/2618-964X-2019-2-1-1-18](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2019-2-1-1-18)

ВВЕДЕНИЕ

Культура *in vitro* изолированных пыльников, основанная на биологическом феномене андроклинии (Круглова и др., 2005) – один из перспективных современных биотехнологических подходов в получении конкурентно способных растений-регенерантов (Круглова, 2009а,б, 2011, 2013а,б,в, 2014; *Advances in Haploid Production*, 2009; Батыгина и др., 2010; Dunwell, 2010; Seguí-Simarro, 2010; Игнатова, 2011; Круглова, Сельдимирова, 2011; Dhooghe et al., 2011; Ferrie, Caswell, 2011; Ferrie, Mollers, 2011; Germana, 2011; Круглова, Никонов, 2012; Сатарова и др., 2013; Sanchez-Diaz et al., 2013; Soriano et al., 2013; Takahata et al., 2013; Круглова, Сельдимирова, 2015; Nielsen et al., 2015; Portemer et al., 2015; Doubled Haploidy ..., 2016; Hu et al., 2016; Круглова и др., 2017а,б; Основы биотехнологии растений..., 2017; Begheyn et al., 2017; Ren et al., 2017; Yan et al., 2017; Круглова и др., 2018в,д). Получение растений-регенерантов в данном случае связано с реализацией в культуре *in vitro* двух путей морфогенеза – эмбриоидогенеза и гемморизогенеза (Круглова и др., 1995; Круглова, Горбунова, 1997, 2001; Gorbunova et al., 2001; Круглова, Куксо, 2006а,б; Батыгина и др., 2010; Круглова, Сельдимирова, 2010, 2011, 2013, 2018; Круглова, Дубровная, 2011;

Сельдимирова, Галин, 2013; Сельдимирова, Круглова, 2013, 2014а,б, 2015а,б; Титова и др., 2016; Сельдимирова и др., 2016; Seldimirova et al., 2016a,b,c; Titova et al., 2016; Галин и др., 2018; Круглова и др., 2018а,г). При эмбриоидогенезе инициальная клетка (у яровой мягкой пшеницы – это сильновacuолизованная микроспора (Горбунова, Круглова, 1997; Круглова, Батыгина, 2001; Круглова и др., 2005; Батыгина и др., 2010; Kruglova et al., 2017), по периодизации (Круглова, 1999) дает начало эмбриоиду – биполярной зародышеподобной структуре, которая сразу же развивается в растение-регенерант. При гемморизогенезе инициальная клетка сначала дает начало морфогенному каллусу, в котором затем индуцируют формирование почек и корней. Оба пути морфогенеза *in vitro* ведут к формированию растений-регенерантов. По ряду причин (главным образом, с эмбриологических позиций) биотехнологически оптимальный путь морфогенеза – эмбриоидогенез *in vitro* (Круглова, 2002, 2009а,б; 2012а,б; Круглова и др., 2000; 2005, 2017, 2018б,е; Сельдимирова, 2009, 2013; Батыгина и др., 2010; Круглова, Сельдимирова, 2011; Seldimirova, Kruglova, 2013; Seldimirova et al., 2017; Галин и др., 2018; Сельдимирова и др., 2013, 2015, 2016, 2017а-г, 2018а,б).

Таким образом, в литературе широко представлены сведения, касающиеся главным образом прикладных аспектов биотехнологии культивирования *in vitro* пыльников с целью получить полноценные андроклинные растения-регенеранты. В то же время важно разрабатывать теоретические обоснования успеха культивирования *in vitro* пыльников с различных позиций, в том числе комплексного системного подхода к органогенезу пыльника *in vivo* (Резникова, 1984; Батыгина, 1987, 1994; Круглова, 2001, 2002; Круглова и др., 2005; Батыгина и др., 2010; Круглова, Зинатуллина, 2018).

Цель работы – на примере злаков обсудить с позиции комплексного системного подхода к органогенезу пыльника проблему перемещений ядер и клеток в развивающихся пыльцевых зёрнах.

Пыльник – плодущая (фертильная) часть тычинки, специализированный генеративный орган семенного растения, основная функция которого связана с формированием и развитием мужских гаметофитов – пыльцевых зёрен, содержащих мужские гаметы – спермии. Кроме того, пыльник предназначен для защиты, питания и рассеивания пыльцевых зёрен. Пыльник состоит из небольшого числа высокоспециализированных тканей (спорогенной ткани с ее производными и ткани стенки гнезда), имеющих общее происхождение (Эзау, 1980; Камелина, 1994; Круглова, 2001, 2002; Батыгина, Васильева, 2002; Круглова и др., 2005; Батыгина и др., 2010; Narada et al., 2010).

К настоящему времени пыльник и его развитие у представителей различных семейств покрытосеменных растений изучены достаточно подробно с различных позиций (монографии: Сравнительная эмбриология, 1981; Поддубная-Арнольди, 1982; Резникова, 1984; Эмбриология цветковых растений, 1994; Круглова и др., 2005; Батыгина и др., 2010; обзоры: Allwood et al., 2002; Ma, 2005; Blackmore, Barnes, 2007; Borg et al., 2009; Huang et al., 2011; Dresselhaus, Franklin-Tong, 2013; Arata, Higashiyama, 2014; Fellenberg, Vogt, 2015; Gomes et al., 2015; Russell, Jones, 2015; Hafidh et al., 2016 и др.). Полученные результаты используются для изучения ряда общебиологических проблем, таких как дифференциация клеток, морфогенез, органогенез, апоптоз, стволость, а также для разработки различных прикладных вопросов генетики, селекции, биотехнологии.

В целом, пыльник – специализированную генеративную структуру, основная функция которой связана с формированием пыльцевых зёрен, безусловно следует рассматривать как интегрированную систему (Батыгина, 1987). Развиваясь, каждая из тканей стенки 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, и нормальный ход развития пыльцевых зёрен зависит от нормального функционирования тканей стенки пыльника.

Ряд исследователей (Резникова, 1984; Батыгина, 1987, 1994; Круглова, 1999, 2001, 2002; Круглова А.Е., 2009, 2011а,б, 2012а,б; Круглова, Зинатуллина, 2018 и др.) показали важность системного подхода к генезису пыльника. На основании анализа детальных гистологических данных по формированию, дифференциации и специализации как клеток тканей стенки гнезда пыльника, так и клеток спорогенной ткани и их производных предложены схемы морфогенеза пыльника злаковых (Круглова, 2001, 2002; Круглова, Зинатуллина, 2018) и бобовых (Круглова А.Е., 2011, 2012а,б; Круглова, Зинатуллина, 2018) как интегрированных систем.

ПЕРЕМЕЩЕНИЯ ЯДЕР И КЛЕТОК В РАЗВИВАЮЩЕМСЯ ПЫЛЬЦЕВОМ ЗЕРНЕ ЗЛАКОВ

При изучении процесса развития пыльцевых зёрен цветковых растений исследователи сталкиваются с интересным явлением – закономерными перемещениями ядер в микроспоре и клеток/ядер в пыльцевом зерне, генеративной клетки в вегетативной клетке пыльцевого зерна. Злаки в этом отношении представляют особый интерес, в силу ряда своеобразных и специфических особенностей развития и строения пыльника, микроспор и пыльцевых зёрен: характерная форма микроспороцитов (близкая к эллипсоиду) определяет тангентальную ориентировку веретён при обоих делениях (микроспоры и пыльцевого зерна), которая, в свою очередь, приводит к однослойному положению всех микроспор и пыльцевых зёрен, обращенных порами в сторону тапетума; образование утолщенных каллозных оболочек в виде гребней в микроспороцитах, клетках диад и тетрад, направленных в полость микроспорангия (Батыгина, 1987; Поддубная-Арнольди, 1982; Круглова, 2001, 2002).

На рисунке отражена схема перемещений ядер и клеток в развивающемся пыльцевом зерне злаков (по: Круглова, Зинатуллина, 2018).

На определенном этапе развития пыльника ядро микроспоры, находящейся в фазе слабой вакуолизации (по периодизации: Круглова, 1999), перемещается из центра клетки (рис. 1б) к участку клеточной оболочки, расположенной диаметрально противоположно поре прорастания (рис. 1в). За этим следует процесс вакуолизации микроспоры. После дифференцирующего деления микроспоры (фаза сильновакволизированной микроспоры, согласно той же периодизации), ведущего к образованию двуклеточного – вегетативная и генеративная клетки – пыльцевого зерна (рис. 1г), ядро вегетативной клетки перемещается по направлению к поре прорастания во «внешний» район пыльцевого зерна (рис. 1д). В конце концов, оно оказывается расположенным под порой прорастания и в непосредственной близости от нее (рис. 1е).

В развитии пыльцевого зерна наступает фаза девакуолизации, во время которой происходят дальнейшие перемещения генеративной клетки и вегетативного ядра.

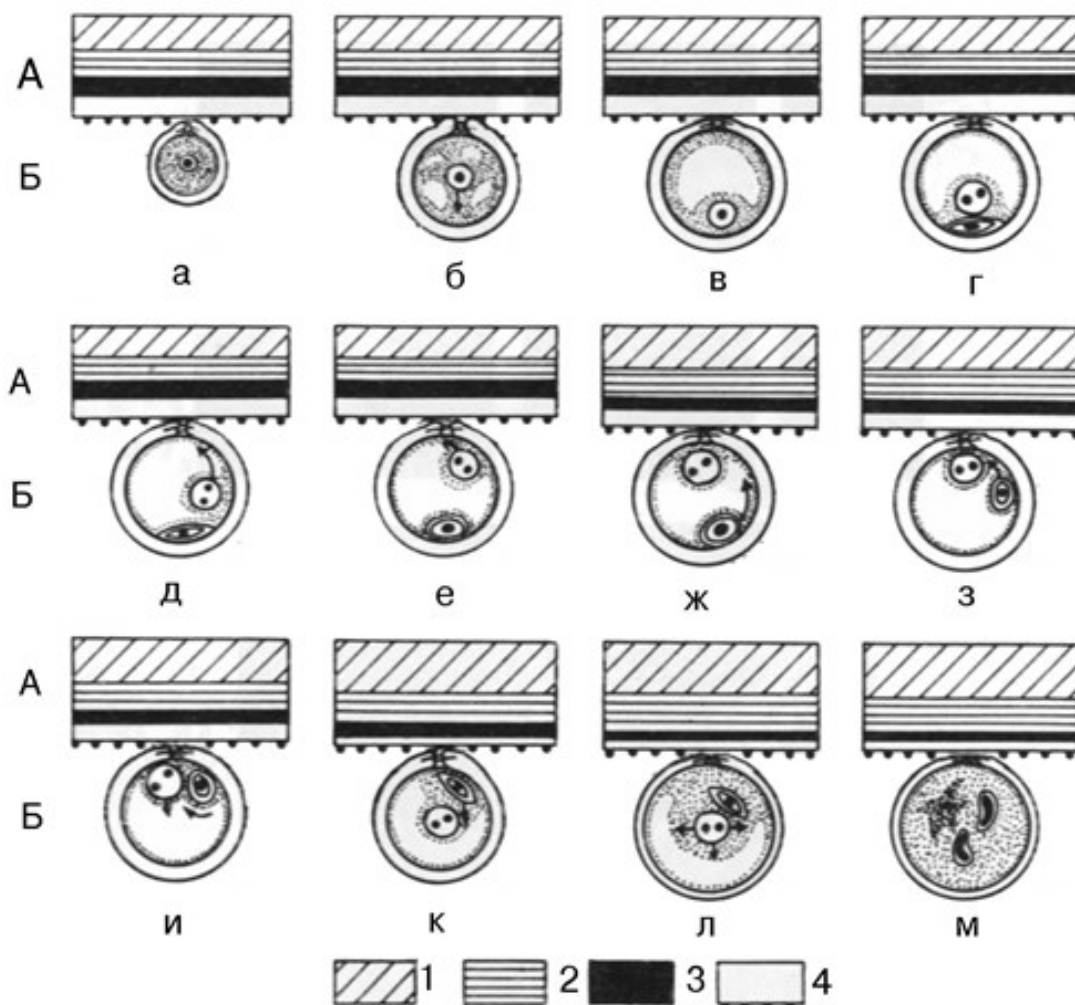


Рис. 1. Динамика трансформации слоев стенки пыльника (А) и особенности перемещений клеток и ядер в ходе развития микроспоры и формирования пыльцевого зерна (Б) злаков. Условные обозначения: А – стенка пыльника, Б – спорогенная клетка (а–в – микроспора, г–м – пыльцевое зерно); 1 – экзотекций, 2 – эндотекций, 3 – средний слой, 4 – тапетум. Стрелками обозначено направление перемещений клеток и ядер (по: Круглова, Зинатуллина, 2018)

Фаза движения генеративной клетки в район поры, где в этот момент находится ядро вегетативной клетки, начинается с ее округления и «отделения» ее от оболочки пыльцевого зерна (рис. 1ж,з,и). Затем по мере нарастания интенсивного синтеза цитоплазмы вегетативной клетки, вакуоль постепенно уменьшается, хотя полностью не исчезает. Далее наступает новая фаза в развитии пыльцевого зерна, во время которой происходит вновь удлинение генеративной клетки (рис. 1к). Последняя отходит от вегетативного ядра, все ещё располагаясь в широком пристенном слое цитоплазмы вегетативной клетки. Затем, ядро вегетативной клетки, также как и сама генеративная клетка, перемещается внутрь протопласта вегетативной клетки (рис. 1л).

В период деления генеративной клетки и образования двух малоплазменных клеток – спермиев, происходит уменьшение окрашиваемости ядра вегетативной клетки, постепенно

исчезают его сильно вакуолизированные ядрышки, само ядро становится лопастным (рис. 1м). В это же время происходит изменение положения спермиев, а также их формы и строения. Форма спермиев с момента их образования в пыльцевом зерне до попадания в пыльцевую трубку и в зародышевый мешок значительно изменяется. Имеются некоторые данные о диморфизме спермиев у злаков (Батыгина, 1974, 1987). Ко времени образования зрелого пыльцевого зерна, спермии и ядро вегетативной клетки чаще всего располагаются рядом, но положение их в пыльцевом зерне по отношению к поре может быть различно. Зрелое пыльцевое зерно злаков, в частности пшеницы, трехклеточное, имеет два вытянутых в длину спермия, с ясно различными концами: одним тупым, другим заостренным.

Таким образом, в процессе развития пыльцевого зерна ядро вегетативной клетки, генеративная клетка и спермии неоднократно меняют свое положение по отношению к поре прорастания. Перемещения клеток и ядер, скорее всего, совершается пассивно, с токами цитоплазмы.

Отметим ряд специфических особенностей в развитии пыльцевого зерна злаков, имеющих отношение к перемещению в нем ядер и клеток. К таким особенностям следует отнести: разнообразное положение фигуры деления в микроспоре (как правило, фигуры деления в микроспоре располагаются асимметрично и не занимают всего пространства цитоплазмы клетки); одновременное образование клеточной стенки между генеративной и вегетативной клетками, состоящей, главным образом, из каллозы, и кратковременность ее существования, вероятно, приводит к тому, что генеративная клетка окружена двумя плазмалеммами: своей и плазмалеммой вегетативной клетки. Сходное развитие микроспоры и пыльцевых зерен у злаков наблюдается у всех изученных в эмбриологическом отношении видов, поэтому это явление можно считать характерным для всех представителей сем. Poaceae.

В то же время, движение и изменение местонахождения ядер в ходе жизнедеятельности клеток характерно не только для развивающихся микроспор и пыльцевых зерен. Известны перемещения ядер в ходе мейоза (De Storme, Geelen, 2013; Wijnker, Schnittger, 2013), движение ядра вегетативной клетки и клеток-спермиев при росте пыльцевых трубок (Kasahara et al., 2005, 2012; Chen et al., 2007; Harada et al., 2010; McCue et al., 2011; Guan et al., 2013; Hepler, Winship, 2015; Hafidh et al., 2016) и двойном оплодотворении (Hamamura et al., 2011, 2012; Bleckmann et al., 2014). Хорошо известны перемещения ядер к противоположным полюсам развивающихся мегаспороцитов и зародышевого мешка покрытосеменных (особенно при Polygonum-типе развития), а в зрелом зародышевом мешке – смещение ядер синергид в базальный район этих клеток (Yadegari, Drews, 2004; Kasahara et al., 2005; Beale et al., 2012; Lindner et al., 2015), ядра яйцеклетки – в апикальный ее район (Marton et al., 2005 и др.). Интересны перемещения ядер в эндосперме у *Nicotiana tabacum* (Bokvaj et al., 2015). Изучено перемещение ядра в ходе репродуктивного развития водоросли вольвокс (Hallmann, 2011).

Движение ядер характерно и для клеток животных организмов. Так, смещение клеток отчетливо наблюдается в клетках, продуцирующих эмаль формирующегося зуба: в начале ядро расположено вблизи поверхности клетки, а когда в клетках появляется эмаль, происходит смещение ядра вглубь цитоплазмы (по: Ченцов, 2004).

Таким образом, движение и перемещение ядер в ходе жизнедеятельности клеток следует рассматривать как общебиологическое явление. Известно, что в основе различных

двигательных систем одноклеточных и высших организмов лежат микрофиламенты и фибриллы, но вопрос о механизмах перемещения ядер в микроспорах и клеток в пыльцевых зёрнах остается открытым.

Расположение ядра в любой клетке, безусловно, детерминировано. По всей видимости, локализация ядра определяется как внутриклеточными процессами, так и факторами, действующими на клетку извне. Рассмотрим эти факторы подробнее.

Внутренние факторы. Локализация ядра, которое представляет собой неотъемлемую часть протопласта клетки, является результатом взаимодействия ядра с остальными компонентами клетки. Место равнодействия всех «сил», влияющих на ядро и определяющих его местоположение, Е.Н. Герасимова-Навашина (1955) назвала «динамическим центром» клетки. Иначе говоря, ядро локализуется в «динамическом центре» - том месте, где в определенный момент существования клетки уравниваются все взаимодействия на ядро со стороны остальных клеточных компонентов. Понятие «динамического центра», по-видимому, можно применить и к перемещениям ядер в микроспорах, ядер вегетативных и генеративных клеток в пыльцевых зёрнах злаков. В ходе развития этих структур изменяется их архитектура и физиолого-биохимическое состояние, что, в свою очередь, ведет к изменению внутриклеточных взаимодействий и, следовательно, к перемещению сначала ядра микроспоры, а затем генеративной клетки и ядра вегетативной клетки и ядра вегетативной клетки в новый «динамический центр». Подчеркнем и то немаловажное, на наш взгляд, обстоятельство, что, перемещаясь, генеративная клетка ведет себя подобно ядру вегетативной клетки. Сходное поведение этих структур обусловлено тем обстоятельством, что они имеют размеры одного порядка и обладают сходством в строении оболочек.

По мнению Н.Н. Кругловой (2001, 2002), вопрос о внутренних факторах, определяющих положение ядра в микроспоре, генеративной клетки и ядра вегетативной клетки в пыльцевом зерне, является в том числе и одним из частых вопросов цитологической проблемы полярности протопласта клетки. Как отмечает С.С. Медведев (2012), полярность – существование функционально значимых асимметричных структур, образующихся в ответ на действие векторизованных стимулов, внешних или внутренних. Это характерная для живых организмов пространственная ориентация жизненных процессов, которая имеет преимущественно осевой характер. Так, например, полярность клетки означает, что клеточные компоненты распределены неравномерно и притом так, что эта неравномерность носит упорядоченный и специфический характер (Ивановская, 1983). Полярности придается большое значение во всем процессе развития как отдельных клеток, так и многоклеточного организма. В частности, высказано мнение, что именно полярность зиготы в ходе дальнейшего развития зародыша обуславливает постепенное формирование его апикально-базальной организации, клеточную и гистологическую дифференциацию на отдельные домены, формирование зародышевых апексов побега и корня (Harada et al., 2010). В целом проблема возникновения и поддержания осевой полярности тела в процессе развития и регенерации у одно- и многоклеточных организмов – одна из основных в современной эмбриологии и морфологии как растений, так и животных.

Поляризация трактуется как тенденция организма или отдельных его органов к образованию основной оси, что само по себе предполагает образование противоположных полюсов на концах этой оси. Хороший пример высокополяризованной специфической клетки – яйцо. В качестве внутриклеточных компонентов, которые могут быть ответственны

за создание поляризации протопласта клеток, следует, возможно, выделить мембранные структуры ЭПР и ядерной оболочки. Так, например, ЭПР в значительной степени влияет на форму клетки, конфигурацию ее поверхности и даже на распределение органелл внутри клетки (иначе говоря – на поляризацию клетки) (по: Ченцов, 2004).

Полярность и поляризация в целом играют большую роль в развитии микроспор и пыльцевых зерен. Так, например, изменение полярности экспериментальным или естественным путем ведет к прекращению дальнейшей дифференциации пыльцевого зерна (по: Vogler et al., 2015). Кроме того, нарушение полярности пыльцевых зерен может служить точным и тонким критерием аномального развития пыльцы, что представляет особый интерес для получения андроклиных гаплоидов и массового количества регенерантов (Круглова и др., 2005; Батыгина и др., 2010; Основы биотехнологии растений, 2017).

Требуется своего решения вопрос о зависимости процессов поляризации и перемещения ядра микроспоры, с одной стороны, и вакуолизации микроспоры, с другой. Высказаны различные предположения: вакуолизация оказывает влияние на поляризацию; поляризация выражается в вакуолизации; вакуолизация не затрагивает динамики ядерного расположения, а лишь видоизменяет его выражение (по: Круглова, 2001). Следовательно, перемещение ядра микроспоры объясняется не оттеснением его вакуолью, а физическими и химическими градиентами, имеющимися в микроспоре вследствие ее гетерополярности. Действительно, процесс поляризации протопласта микроспоры происходит до начала вакуолизации, еще в микроспороцитах или тетрадах микроспор. По нашему мнению, перемещение ядра микроспоры из центра клетки к поре – выражение полярности ее протопласта и вакуолизация микроспоры – два достаточно независимых друг от друга процесса, лишь совпадающие по времени.

О полярности микроспор и пыльцевых зерен злаков упоминалось неоднократно. На примере пшеницы (Батыгина, 1987; Круглова, 2001) показано, что полярность в развитии этих структур связана с полярным движением ядра микроспоры во внутренний ее район, со строгой ориентацией движения генеративной клетки и ядра вегетативной клетки из внутреннего во внешний районы пыльцевого зерна. Направленность движения генеративной клетки и ядра вегетативной клетки совпадает с осью полярности, что свидетельствует о наличии некоторого цитоплазматического градиента в пыльцевом зерне.

Определенный цитоплазматический градиент как причина полярного движения ядер отмечен и у представителей семейств *Eragrostaceae* R.Br. и *Cyperaceae* Juss., а на основании денситометрических измерений выявлено, что цитоплазма микроспороцита *Styphelia viridis* And. разбивается на ряд районов с высокой и низкой плотностью, т.е. цитоплазматический градиент устанавливается ещё в микроспороците (по: Круглова, 2001). Существование определенного градиента в цитоплазме тетрад микроспор связывают с упорядоченным расположением внутриклеточных органелл в них (Eady et al., 1995). Органеллы вегетативной (McCue et al., 2011) и генеративной (Mori et al., 2005) клеток также располагаются в определенном порядке, что, возможно, обусловлено наличием определенных градиентов в протопласте этой клетки. Хорошо известный поляризованный рост пыльцевых трубок расценивается как парадигма экспериментального морфогенеза (Michard et al., 2009; Guan et al., 2013; Nepler, Winship, 2015). Идея о наличии определенного градиента в цитоплазме развивающихся микроспор и пыльцевых зерен (включая пыльцевую трубку) может оказать

существенную помощь в объяснении полярного расположения и движения ядер и клеток в них.

Явление полярности протопласта микроспоры интересно рассмотреть в связи с дифференцирующим митозом в ней, дающим начало двум клеткам с резко различающимися судьбами. Было высказано мнение (Герасимова-Навашина, 1955), веретено фигуры деления в клетке располагается в уже поляризованном протопласте. По мнению Е.В. Ивановской (1983), перед дифференцирующим митозом должна происходить поляризация протопласта клетки в отношении морфогенетически значимых веществ, т.е. расположение их в конечных зонах фигуры будущего деления; нарушения в развитии микроспоры, приводящие к отсутствию дифференцирующего митоза, связаны в том числе и с изменением полюсов деления. Эти мнения подтверждены экспериментальными данными, свидетельствующими, что поляризация протопласта клетки предшествует дифференцирующему митозу и является отдельным от митоза процессом (Hafidh et al., 2012).

Основываясь на известных цитологических картинах митоза, Е.В. Ивановская (1983) полагает, что влияние «морфогенетических» веществ, действующих на дочерние клетки, можно связать с многократно описанным нахождением участков эндоплазматической сети и ядерной оболочки между двумя нитями веретена у полюсов деления в контакте с телофазными хромосомами. Автор делает вывод о том, что эндоплазматическая сеть и ядерная оболочка могут иметь отношение к передаче информации внутри клетки и обеспечивать генетически обусловленную дифференциацию клетки. Кроме того, эндоплазматической сети и ядерной оболочке правомочно приписать функцию регулирующей системы клетки, подчиненной генному контролю. Эта же система, вероятно, должна участвовать и в процессе поляризации протопласта. Таким образом, поляризация протопласта, т.е. полярное расположение морфогенетически значимых веществ в цитоплазме перед делением, подчинена генному контролю. Становится понятным, почему поляризация микроспоры и пыльцевого зерна злаков, обуславливающая в числе прочих факторов перемещение ядер и клеток, и сама, в свою очередь, обусловленная генетически, так видоспецифична и, кроме того, характерна для всего семейства.

Большое внимание исследователи уделяют расположению генеративной клетки, образовавшейся в результате дифференцирующего митоза. Локализация этой клетки по отношению к поре произрастания видоспецифична, а зачастую константна и во всех видах рода или семейства (по: Круглова, 2001; Mori et al., 2005). Этот вывод особенно действенен по отношению к представителям семейства злаковых.

Внешние факторы. Поразительно закономерное перемещение ядер в микроспорах, ядер вегетативных и генеративных клеток пыльцевых зерен злаков следует связать с не менее поразительным упорядоченным размещением этих структур в микроспорангиях пыльника. Как было выше отмечено, микроспоры и пыльцевые зерна злаков расположены в микроспорангиях в один слой вдоль его стенок; таким образом, эти структуры в течение всего своего развития единообразно ориентированы в пыльнике. Можно полагать, что положение микроспоры и пыльцевого зерна в микроспорангии пыльника злаков влияет на процесс поляризации протопласта клеток. В этом отношении злаки обнаруживают сходство с осоковыми. В целом же развитие пыльника у представителей этих двух семейств является своеобразным исключением, поскольку у большинства изученных видов поляризация

обусловлена, главным образом, внутренними особенностями протопласта микроспоры и пыльцевого зерна.

С этой точки зрения небезынтересно рассмотреть корреляцию между морфофизиологическим состоянием стенки микроспорангия пыльника и движением ядер в микроспорах, ядер вегетативных и генеративных клеток в пыльцевых зернах злаков. На рисунке отражено состояние тканей стенки гнезда пыльника злаков в соответствии с этапами перемещения ядер в микроспорах, ядер вегетативных и генеративных клеток в пыльцевых зёрнах.

Особый интерес вызывают клетки тапетума – внутренней ткани стенки микроспорангия, находящейся в непосредственном контакте с микроспорами и пыльцевыми зёрнами. Тапетальные клетки резко отличаются от клеток остальных тканей стенки микроспорангия значительной физиологической и биохимической активностью (Резникова, 1984; Pacini, 1990). В период разворачивания синаптонемального клубка в микроспорах злаков ядра клеток тапетума вступают в синхронный митоз без дальнейшего цитокинеза, что ведет к образованию двуядерных клеток. Ядра при этом могут сливаться, а полиплоидизацию ядер тапетальных клеток также связывают с физиологической активностью этой ткани. Уже на стадии тетрад микроспор в клетках тапетума начинаются процессы деструкции. Эти процессы в дальнейшем усиливаются, и к этапу зрелого пыльника тапетум злаков практически полностью дегенерирует, что рядом исследователей расценивается как проявление апоптоза – запрограммированной клеточной смерти (Phan et al., 2011). От клеток тапетума остаются лишь спорополлениновые оболочки с орбикулами (рис. 1м). Продукты распада конституционных и запасных веществ, синтезированных в тапетуме, используются развивающимися микроспорами и пыльцевыми зёрнами; таким образом, тапетум характеризуется как трофическая ткань пыльника (Gomes et al., 2015). Таким образом, деструкция богатых энергетическими и иными веществами клеток тапетума строго координирована с развитием микроспор и пыльцевых зёрен: начало ее приходится на стадию тетрад микроспор, завершается деструкция этих клеток к моменту созревания пыльцевых зёрен.

Вполне допустимо предположить, что поступающие в развивающиеся микроспоры и пыльцевые зёрна энергетические вещества (как и энергетические вещества, продуцируемые самими микроспорами и пыльцевыми зёрнами) используются, в том числе, и для перемещения ядер и клеток внутри этих структур. Однако роль синтезированных в тапетуме метаболитов в развитии микроспор и пыльцевых зёрен пока ещё не ясна. Выявление же трофических функций остальных тканей стенки гнезда пыльника затруднено тем, что запасенные в них питательные вещества могут быть использованы как развивающимися микроспорами и пыльцевыми зёрнами, так и самими тканями стенки микроспорангия при их морфологических преобразованиях (например, при формировании фиброзных утолщений в оболочках клеток эндотеция, отложения кутикулы в оболочках клеток эндотеция, образование каллозных гребней и т. д.).

В целом, в закономерных перемещениях ядер и клеток в развивающихся микроспорах и пыльцевых зёрнах злаков находит свое отражение сопряженность процессов развития этих структур и тканей стенки в сложной интегрированной системе – пыльнике.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В закономерных перемещениях ядер и клеток в развивающихся пыльцевых зёрнах злаков можно видеть яркое проявление пыльника как сложной интегрированной системы, состоящей из определенных структурных элементов (тканей стенки гнезда и клеток спорогенной ткани), между которыми существуют строго определенные морфофизиологические корреляции.

Системный подход к органогенезу пыльника, осуществимый при условии сочетания описательных и экспериментальных методов эмбриологического исследования, должен включать, по мнению Т.Б. Батыгиной (1987, 1994), ряд принципиальных моментов, таких как изучение генезиса пыльника в динамике, изучение формирования и развития спорогенных клеток во взаимосвязи с окружающими тканями стенки гнезда пыльника. Системный подход предусматривает и моделирование условий для каждого этапа развития пыльника на основе данных комплексных морфофизиологических исследований. Важно учитывать и то обстоятельство, что дифференциация пыльника протекает в системе «пыльник – окружающая среда». С таким подходом нельзя не согласиться.

Тем не менее в абсолютном большинстве публикаций, посвящённых культивируемому пыльникам *in vitro* анализируется как правило развитие микроспор и пыльцевых зёрен, не принимая во внимание состояние тканей стенки гнезда пыльника, взаимодействие их как друг с другом, так и с развивающимися микроспорами и пыльцевыми зёрнами.

В результате выполнения комплексных сравнительных исследований пыльника злаков в естественных условиях *in vivo* и в условиях культуры *in vitro* (Круглова и др., 2005; Батыгина и др., 2010) показано, что системный подход к органогенезу пыльника должен экстраполироваться и на органогенез пыльника в условиях культуры *in vitro*. Успех культивирования *in vitro*, ведущий к формированию полноценных растений-регенерантов *ex vitro*, во многом определяется нарушением целостности интегрированной системы пыльника, индуцирующим переключение развития пыльцевых зёрен с традиционного гаметофитного пути *in vivo* на принципиально иной – спорофитный путь *in vitro*.

Работа выполнена в рамках государственного задания Минобрнауки России № 075-00326-19-00 по теме № АААА-А18-118022190099-6.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Батыгина Т.Б. Эмбриология пшеницы. Л.: Колос, 1974. 206 с.
2. Батыгина Т.Б. Хлебное зерно: атлас. Л.: Наука, 1987. 103 с.
3. Батыгина Т.Б. Пыльник как модель изучения морфогенетических потенциалов и путей морфогенеза // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 1: Генеративные органы цветка / Ред. Т.Б. Батыгина. СПб.: Мир и семья, 1994. С. 120-121.
4. Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. Размножение растений. СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2002. 232 с.
5. Батыгина Т.Б., Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю., Титова Г.Е., Сельдимирова О.А. От микроспоры – к сорту. М.: Наука. 2010. 178 с.
6. Батыгина Т.Б., Рудский И.В. Роль ствольных клеток в морфогенезе растений // Доклады Академии наук. 2006. Т. 410. № 5. С. 1-3.

7. Галин И.Р., Зайцев Д.Ю., Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н. Участие цитокининов в начальных этапах эмбриогенеза *in vitro* в зародышевых каллусах яровой мягкой пшеницы // Биомика. 2018. Т. 10. № 2. С. 141-145. DOI: [10.31301/2221-6197.bmcs2018-17](https://doi.org/10.31301/2221-6197.bmcs2018-17)
8. Герасимова-Навашина Е.Н. Двойное оплодотворение покрытосемянных, его природа и происхождение: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1955. 42 с.
9. Горбунова В.Ю., Круглова Н.Н. Индукция андрогенеза *in vitro* у яровой мягкой пшеницы. Оптимальная фаза микроспорогенеза // Известия РАН. Серия биол. 1997. № 6. С. 668-676.
10. Ивановская Е.В. Цитоэмбриологическое исследование дифференцировки клеток растений. М.: Изд-во Московск. ун-та, 1983. 152 с.
11. Игнатова С.А. Клеточные технологии в растениеводстве, генетике и селекции возделываемых растений: задачи, возможности, разработки систем *in vitro*. Одесса: Астропринт. 2011. 224 с.
12. Камелина О.П. Пыльник // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 1. Генеративные органы цветка. СПб.: Мир и семья, 1994. С. 39-40.
13. Круглова А.Е. Эмбриология редкого вида Южного Урала остролодочника сходного: морфогенез пыльника // Вестник Оренбургского государственного университета. 2009. № 6 (100). С. 172-173.
14. Круглова А.Е. Оценка качества пыльцевых зерен в зрелых пыльниках остролодочника сходного в условиях интродукции // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 2011а. Вып. 1. С. 67-74.
15. Круглова А.Е. Периодизация морфогенеза пыльника растений рода остролодочник *Oxytropis* DC. (Fabaceae) // Известия Самарского научного центра РАН. 2011. Т. 13. № 5 (3). С. 55-58.
16. Круглова А.Е. Эмбриология растений семейства Fabaceae Lindl. // Известия Уфимского научного центра РАН. 2012а. № 3. С. 26-34.
17. Круглова А.Е. Эмбриология редкого эндемика Южного Урала остролодочника башкирского *Oxytropis baschkirensis* Knjasev (Fabaceae Lindl.) в условиях интродукции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2012б. 24 с.
18. Круглова Н.Н. Периодизация развития пыльника злаков как методологический аспект изучения андрогенеза *in vitro* // Известия РАН. Серия биол. 1999. № 3. С. 275-281.
19. Круглова Н.Н. Морфогенез в культуре пыльников пшеницы: эмбриологический подход. Уфа: Гилем. 2001. 203 с.
20. Круглова Н.Н. Микроспора злаков как модельная система для изучения путей морфогенеза: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2002. 48 с.
21. Круглова Н.Н. Инновационная биотехнология андроклиной гаплоидии яровой мягкой пшеницы: эмбриологический подход // Аграрная Россия. 2009а. № 1. С. 34–38.
22. Круглова Н.Н. Унификация терминологии при разработке инновационной биотехнологии андроклиной гаплоидии *in vitro*: постановка проблемы // Физиол. и биохим. культ. раст. 2009б. Т. 41. № 6. С. 476-486.
23. Круглова Н.Н. К проблеме унификации терминологии при разработке инновационной биотехнологии андроклиной гаплоидии // Известия Уфимского научного центра РАН. 2011. № 3. С. 37-42.
24. Круглова Н.Н. Оптимизация биотехнологии получения растений пшеницы в культуре *in vitro* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2012а. № 3. С. 57-61.
25. Круглова Н.Н. Периодизация эмбриогенеза пшеницы как методологический аспект биотехнологических разработок // Известия Уфимского научного центра РАН. 2012б. № 1. С. 56-61.

26. Круглова Н.Н. Выявление критической стадии автономности зародыша пшеницы в культуре *in vitro* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2013а. № 1. С. 42-45.
27. Круглова Н.Н. Лабораторная оценка регенерантов пшеницы, полученных в экспериментальной селективной эмбриокультуре *in vitro* // Пермский аграрный вестник. 2013б. № 1. С. 35-38.
28. Круглова Н.Н. Цитогенетический анализ регенерантов пшеницы, полученных в селективной эмбриокультуре *in vitro* // Вестник БГАУ. 2013в. № 2. С. 16-18.
29. Круглова Н.Н. Выявление автономности зародыша пшеницы как этап разработки экспресс-диагностической биотехнологии получения засухоустойчивых образцов // Пермский аграрный вестник. 2014. № 1 (5). С. 38-43.
30. Круглова Н.Н., Батыгина Т.Б. Стресс как фактор индукции андроклинии у злаков. Компетентный объект стрессового воздействия // Успехи соврем. биологии. 2001. Т. 121. № 1. С. 67-78.
31. Круглова Н.Н., Батыгина Т.Б., Горбунова В.Ю., Титова Г.Е., Сельдимирова О.А. Эмбриологические основы андроклинии пшеницы. М.: Наука. 2005. 99 с.
32. Круглова Н.Н., Батыгина Т.Б., Сельдимирова О.А. Морфогенетический потенциал спорогенных клеток пыльника злаков // Успехи соврем. биологии. 2000. Т. 120. № 5. С. 490-501.
33. Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю. Каллусогенез как путь как путь морфогенеза в культуре пыльников злаков // Успехи соврем. биологии. 1997. Т. 117. Вып. 1. С. 83-94.
34. Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю. Стресс как фактор индукции андроклинии у злаков. Стресс-реакция *in situ* морфогенных спорогенных клеток пыльника // Успехи соврем. биологии. 2001. Т. 121. № 4. С. 378-387.
35. Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю., Батыгина Т.Б. Эмбриоидогенез как путь морфогенеза в культуре изолированных пыльников злаков // Успехи соврем. биологии. 1995. Т. 115. Вып. 6. С. 692-705.
36. Круглова Н.Н., Дубровная О.В. Морфогенез андроклинных каллусов злаков *in vitro* // Физиол. и биох. культ. раст. 2011. Т. 43. № 1. С. 15-25.
37. Круглова Н.Н., Зинатуллина А.Е. Системный подход к органогенезу пыльника *in vivo* как методологическая основа экспериментальных исследований *in vitro* // Экобиотех. 2018. Т. 1. № 3. С. 143-160. DOI: [10.3163/2618-964X-2018-1-3-143-160](https://doi.org/10.3163/2618-964X-2018-1-3-143-160)
38. Круглова Н.Н., Куксо П.А. Начальный этап андроклинии // Успехи соврем. биологии. 2006а. Т. 126. № 5. С. 462-471.
39. Круглова Н.Н., Куксо П.А. Стрессовая индукция андроклинии // Успехи соврем. биологии. 2006б. Т. 126. № 3. С. 275-285.
40. Круглова Н.Н., Никонов В.И. Оценка экспланта для биотехнологических разработок в целях адаптационной селекции яровой мягкой пшеницы в засушливых условиях Южного Урала // Известия Уфимского научного центра РАН. 2012. № 3. С. 15-18.
41. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Морфогенез в андроклинных каллусах злаков: цитогистологические особенности // Успехи соврем. биологии. 2010. Т. 130. № 3. С. 247-257.
42. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Регенерация пшеницы *in vitro* и *ex vitro*: цитогистологические аспекты. Уфа: Гилем, 2011. 124 с.
43. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Пути морфогенеза *in vitro* клеток андроклинного каллуса пшеницы // Физиол. раст. и генетика. 2013. Т. 45. С. 382-389.
44. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Сравнительная оценка частоты образования андроклинных эмбриоидов у родительских сортов, гибридов F1 и дигампоидных линий гибридов F1 яровой мягкой пшеницы // Пермский аграрный вестник. 2015. № 2(10). С. 66-71.

45. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Потенциально морфогенный каллус пшеницы в культуре *in vitro* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2018. № 2. С. 61-65. DOI: [10.31040/2222-8349-2018-0-2-61-65](https://doi.org/10.31040/2222-8349-2018-0-2-61-65)
46. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Веселов Д.С. К вопросу об участии ауксинов в индукции и регуляции морфогенеза в модельной каллусной системе *in vitro* (на примере злаков) // Биомика. 2017. Т. 9. № 4. С. 289-297.
47. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зайцев Д.Ю., Галин И.Р., Зинатуллина А.Е., Анохина Н.С. Развитие андроклинных растений пшеницы в лабораторных условиях *in vitro* и *ex vitro* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2017а. № 3. С. 21-25.
48. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зайцев Д.Ю., Галин И.Р., Зинатуллина А.Е., Анохина Н.С. Развитие андроклинных растений пшеницы в полевых условиях *in vivo* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2017б. № 3. С. 26-30.
49. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. Каллус *in vitro* как модельная система для исследования стресс-устойчивости растений к абиотическим факторам (на примере злаков) // Успехи соврем. биологии. 2018а. Т. 138. № 3. С. 283-293. DOI: [10.7868/50042132418030067](https://doi.org/10.7868/50042132418030067)
50. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е., Веселов Д.С. Абсцизовая кислота в системах культуры *in vitro* эксплантов // Известия Уфимского научного центра РАН. 2018б. № 2. С. 55-60. DOI: [10.31040/2222-8349-2018-0-2-55-60](https://doi.org/10.31040/2222-8349-2018-0-2-55-60)
51. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е., Веселов Д.С. Критическая стадия автономности зародыша пшеницы *in planta* // Биомика. 2018в. Т. 10. № 1. С. 1-6. DOI: [10.31301/2221-6197.bmcs.2018-1](https://doi.org/10.31301/2221-6197.bmcs.2018-1)
52. Круглова Н.Н., Титова Г.Е., Сельдимирова О.А. Каллусогенез как путь морфогенеза *in vitro* у злаков // Онтогенез. 2018г. Т. 49. № 5. С. 273-288. DOI: [10.1134/S0475145018050038](https://doi.org/10.1134/S0475145018050038)
53. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е., Никонов В.Е. Выявление относительной автономности *in planta* зиготических зародышей яровой мягкой пшеницы для оптимизации биотехнологических исследований // Известия Уфимского научного центра РАН. 2018д. № 3. С. 28-33. DOI: [10.31040/2222-8349-2018-0-3-28-33](https://doi.org/10.31040/2222-8349-2018-0-3-28-33)
54. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е., Веселов Д.С. Участие абсцизовой кислоты в стимулировании соматического эмбриогенеза растений *in vitro* // Успехи соврем. биологии. 2018е. Т. 138. № 5. С. 516-528. DOI: [10.7868/S0042132418050083](https://doi.org/10.7868/S0042132418050083)
55. Медведев С.С. Механизмы формирования и физиологическая роль полярности в растениях // Физиология растений. 2012. Т. 59. № 4. С. 543-556.
56. Основы биотехнологии растений / Б.Р. Кулуев, Н.Н. Круглова, А.А. Зарипова, Р.Г. Фархутдинов. Уфа: РИЦ БашГУ, 2017. 244 с.
57. Поддубная-Арнольди В.А. Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитозембриологическим признакам. М.: Наука, 1982. 352 с.
58. Резникова С.А. Цитология и физиология развивающегося пыльника. М.: Наука, 1984. 270 с.
59. Сатарова Т.Н., Черчель В.Ю., Черенков А.В. Кукуруза: биотехнологические и селекционные аспекты гаплоидии. Днепропетровск: Новая идеология, 2013. 552 с.
60. Сельдимирова О.А. Формирование полиэмбриоидов в культуре *in vitro* пыльников пшеницы // Физиол. и биохим. раст. 2009. Т. 41. № 6. С. 531-538.
61. Сельдимирова О.А. Гистохимический анализ динамики содержания крахмала в микроспориальных эмбриоидах *in vitro* у яровой мягкой пшеницы // Известия Уфимского научного центра РАН. 2013. № 2. С. 62-66.

62. Сельдимирова О.А., Безрукова М.В., Галин И.Р., Лубянова А.Р., Шакирова Ф.М., Круглова Н.Н. Влияние 24-эпибрассинолида на формирование, ростовые показатели и регенерационную способность каллусов *in vitro* контрастных по засухоустойчивости сортов пшеницы // Физиол. раст. 2017а. Т. 64. № 6. С. 461-472. DOI: [10.1134/S1021443717060085](https://doi.org/10.1134/S1021443717060085)
63. Сельдимирова О.А., Галин И.Р. Цито-гистологический анализ особенностей морфогенеза полиэмбриоидов в культуре *in vitro* пыльников пшеницы // Вестник БГАУ. 2013. № 1 (25). С. 39-41.
64. Сельдимирова О.А., Галин И.Р., Круглова Н.Н., Веселов Д.С. Распределение ИУК и АБК в развивающихся зародышах пшеницы *in vivo* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2017б. № 3. С. 114-118.
65. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н. Особенности начальных этапов эмбриогенеза *in vitro* в каллусах различного происхождения // Известия РАН. Серия биол. 2013. Т. 40. № 5. С. 565-573. DOI: [10.1134/S1062359013050154](https://doi.org/10.1134/S1062359013050154)
66. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н. Андроклиный эмбриогенез *in vitro* у злаков // Успехи совр. биологии. 2014а. Т. 134. № 5. С. 476-487.
67. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н. Формирование полиэмбриоидов в культуре *in vitro* как этап биотехнологии клонирования пшеницы // Известия Уфимского научного центра РАН. 2014б. № 1. С. 22-26.
68. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н. Баланс эндогенных и экзогенных гормонов и пути морфогенеза в андроклиных каллусах пшеницы *in vitro* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2015а. № 1. С. 35-39.
69. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н. Комплексный цито-физиологический подход к изучению андроклиного эмбриогенеза // Современные проблемы науки и образования. 2015б. № 3. URL: <http://www.science.education.ru/123-17413>.
70. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н., Веселов Д.С., Яновская А.А. Оптимизация состава питательной среды для индукции каллусообразования у ячменя сорта Steptoe и его АБК-дефицитного мутанта AZ34 // Биомика. 2017б. Т. 9. № 4. С. 298-303.
71. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н., Зинатуллина А.Е. Роль фитогормонов в индукции каллусогенеза и регуляции путей морфогенеза каллусов злаков *in vitro* // Научный результат. Серия физиол. 2017в. Т. 3. № 1. С. 8-13. DOI: [10.18413/2409-0298-2017-3-1-8-13](https://doi.org/10.18413/2409-0298-2017-3-1-8-13)
72. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н., Галин И.Р., Веселов Д.С. Сравнительная оценка уровня ИУК и цитокининов в эмбриогенезе *in vivo* ячменя сорта Steptoe и его АБК-дефицитного мутанта AZ34 // Экобиотех. 2018а. Т. 1. № 3. С. 71-79. DOI: [10.3163/2618-964X-2018-1-3-134-142](https://doi.org/10.3163/2618-964X-2018-1-3-134-142)
73. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н., Никонов В.И. Оценка коллекции генотипов яровой мягкой пшеницы по отзывчивости эксплантов на условия культуры *in vitro* как биотехнологического приёма // Экобиотех. 2018б. Т. 1. № 2. С. 71-79. DOI: [10.31163/2618-964X-2018-1-2-71-79](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2018-1-2-71-79)
74. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н., Титова Г.Е., Батыгина Т.Б. Сравнительный ультраструктурный анализ формирующихся микроспориальных эмбриоидов *in vitro* и зиготических зародышей *in vivo* пшеницы как основа понимания цитофизиологических аспектов их развития // Онтогенез. 2017г. Т. 48. № 3. С. 220-233. DOI: [10.1134/S1062360417030109](https://doi.org/10.1134/S1062360417030109)
75. Сельдимирова О.А., Титова Г.Е., Галин И.Р., Круглова Н.Н. Структурные механизмы становления симметрии у микроспориальных эмбриоидов пшеницы: данные

- сканирующей электронной микроскопии // Известия Самарского научного центра РАН. 2013. Т. 15. № 3(5). С. 1676–1679.
76. Сельдимирова О.А., Титова Г.Е., Круглова Н.Н. Андроклинные «сиамские зародыши» пшеницы *in vitro* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2015. № 4(1). С. 137-142.
77. Сельдимирова О.А., Титова Г.Е., Круглова Н.Н. Комплексный морфолого-гистологический подход к изучению морфогенных структур в культуре *in vitro* пыльников пшеницы // Известия РАН. Серия биол. 2016. Т. 43. № 2. С. 155-161.
78. Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т. 1: Winteraciae-Juglandaceae / Отв. ред. М.С.Яковлев. Л.: Наука, 1981. 264 с.
79. Терёхин Э.С. Семя и семенное размножение. СПб.: Мир и семья, 1996. 376 с.
80. Титова Г.Е., Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н., Галин И.Р., Батыгина Т.Б. Феномен «сиамских зародышей» у злаков *in vivo* и *in vitro*: кливажная полиэмбриония и фасциации // Онтогенез. 2016. Т. 47. № 3. С. 152-169. DOI: [10.7868/S047514590160300X](https://doi.org/10.7868/S047514590160300X)
81. Ченцов Ю.С. Введение в клеточную биологию. М.: Академкнига, 2004. 495 с.
82. Эзау К. Анатомия семенных растений. Т. 1. М., 1980. 218 с.
83. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 1: Генеративные органы / Под ред. Т.Б. Батыгиной. СПб., 1994. 508 с.
84. Advances in Haploid Production in Higher Plants / [Eds. A.Touraev, B.P.Forster, S.M. Jain]. Springer Netherlands, 2009. 348 p. DOI: [10.1007/978-1-4020-8854-4](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8854-4)
85. Allwood E.G., Anthony R.G., Smertenko A.P., Reichelt S., Drobak B.K., Doonan J.H., Weeds A.G., Hussey P.J. Regulation of the pollen-specific actin-depolymerizing factor LIADF1 // Plant Cell. 2002. V. 14. P. 2915–2927. DOI: [10.1105/tpc.005363](https://doi.org/10.1105/tpc.005363)
86. Arata H., Higashiyama T. Poly(dimethylsiloxane)-based microdevices for studying plant reproduction // Biochem. Soc. 2014. V. 42. P. 320–324. DOI: [10.1042/bst20130258](https://doi.org/10.1042/bst20130258)
87. Beale K.M., Leydon A.R., Johnson M.A. Gamete fusion is required to block multiple pollen tubes from entering an *Arabidopsis* ovule // Curr. Biol. 2012. V. 22. P. 1090–1094. DOI: [10.1016/j.cub.2012.04.041](https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.04.041)
88. Begheyn R.F., Roulund N., Vangsgaard K., Kopecký D., Studer B. Inheritance patterns of the response to *in vitro* doubled haploid induction in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) // Plant Cell. Tiss. Org. Cult. 2017. V. 130. P. 667–679. DOI: [10.1007/s11240-017-1255-y](https://doi.org/10.1007/s11240-017-1255-y)
89. Blackmore S., Barnes S.H. Pollen ontogeny // Ann. Bot. 2007. V. 82. P. 605-614.
90. Bleckmann A., Alter S., Dresselhaus T. The beginning of a seed: regulatory mechanisms of double fertilization // Front. Plant Sci. 2014. V. 5. P. 452. DOI: [10.3389/fpls.2014.00452](https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00452)
91. Bokvaj P., Hafidh S., Honys D. Transcriptome profiling of male gametophyte development *Nicotiana tabacum* // Genom Data. 2015. V. 3. P. 106–111.
92. Borg M., Brownfield L., Twell D. Male gametophyte development: a molecular perspective // J. Exp. Bot. 2009. V. 60:1465–1478. DOI: [10.1093/jxb/ern355](https://doi.org/10.1093/jxb/ern355)
93. Chen Y.H., Li H.J., Shi D.Q. et al. The central cell plays a critical role in pollen tube guidance in *Arabidopsis* // Plant Cell/ 2007. V. 19. P. 3563–3577. DOI: [10.1105/tpc.107.053967](https://doi.org/10.1105/tpc.107.053967)
94. De Storme N., Geelen D. Cytokinesis in plant male meiosis // Plant Signal Behav. 2013. V. 8:e23394. DOI: [10.4161/psb.23394](https://doi.org/10.4161/psb.23394)
95. Dhooghe E., Van Laere K., Eeckhaut T., Leus L., Van Huylenbroeck J. Mitotic chromosome doubling of plant tissues *in vitro* // Plant Cell Tiss. Organ Cult. 2011. V. 104. P. 359-373. DOI: [10.1007/s11240-010-9786-5](https://doi.org/10.1007/s11240-010-9786-5)
96. Doubled Haploidy in Model and Recalcitrant Species / Ed. Segui-Simarro J.M. Front. Plant Sci. 2016. V. 6. DOI: [10.3389/978-2-88919-783-5](https://doi.org/10.3389/978-2-88919-783-5)

97. Dresselhaus T., Franklin-Tong N. Male–female crosstalk during pollen germination, tube growth and guidance, and double fertilization // *Mol. Plant*. 2013. V. 6. P. 1018–1036. DOI: [10.1093/mp/sst061](https://doi.org/10.1093/mp/sst061)
98. Dunwell J.M. Haploids in flowering plants: origins and exploitation // *Plant Biotechnology Journal*. 2010. V. 8. P. 377–424. DOI: [10.1111/j.1467-7652.2009.00498.x](https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2009.00498.x)
99. Eady C., Lindsey K., Twell D. The significance of microspore division and division symmetry for vegetative cell-specific transcription and generative cell differentiation // *Plant Cell*. 1995. V. 7. P. 65–74. DOI: [10.1105/tpc.7.1.65](https://doi.org/10.1105/tpc.7.1.65)
100. Fellenberg C., Vogt T. Evolutionarily conserved phenylpropanoid pattern on angiosperm pollen // *Trends Plant Sci*. 2015. V. 20. P. 212–218. DOI: [10.1016/j.tplants.2015.01.011](https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.01.011)
101. Ferrie A.M.R., Caswell K.L. Isolated microspore culture techniques and recent progress for haploid and doubled haploid plant production // *Plant Cell Tiss. Organ. Cult*. 2011. V. 104. P. 301–309. DOI: [10.1007/s11240-010-9800-y](https://doi.org/10.1007/s11240-010-9800-y)
102. Ferrie A.M.R., Mollers Ch. Haploids and doubled haploids in Brassica spp. for genetic and genomic research // *Plant Cell Tiss. Organ. Cult*. 2011. V. 104. P. 375–386. DOI: [10.1007/s11240-010-9831-4](https://doi.org/10.1007/s11240-010-9831-4)
103. Germana M.A. Anther culture for haploid and doubled haploid production // *Plant Cell Tiss. Organ Cult*. 2011. V. 104. P. 283–300. DOI: [10.1007/s11240-010-9852-z](https://doi.org/10.1007/s11240-010-9852-z)
104. Gomes J.F., Talle B., Wilson Z.A. Anther and pollen development: A conserved developmental pathway // 2015. DOI: [10.1111/jipb.12425](https://doi.org/10.1111/jipb.12425)
105. Gorbunova V.Yu., Kruglova N.N., Abramov S.N. The Induction of Androgenesis *in vitro* in Spring Soft Wheat. Balance of Exogenous and Endogenous Phytohormones // *Biol. Bull*. 2001. V. 28. P. 25–30. DOI: [10.1023/A:1026602603527](https://doi.org/10.1023/A:1026602603527)
106. Guan Y., Guo J., Li H., Yang Z. Signaling in pollen tube growth: crosstalk, feedback, and missing links // *Mol. Plant*. 2013. V. 6. P. 1053–1064. DOI: [10.1093/mp/sst070](https://doi.org/10.1093/mp/sst070)
107. Hafidh S., Breznenova K., Honys D. De novo post-pollen mitosis II tobacco pollen tube transcriptome // *Plant Signal Behav*. 2012. V. 7. P. 918–921. DOI: [10.4161/psb.20745](https://doi.org/10.4161/psb.20745)
108. Hafidh S., Fila J., Honys D. Male gametophyte development and function in angiosperms: a general concept // *Plant Reprod*. 2016. V. 29. P. 31–51. DOI: [10.1007/s00497-015-0272-4](https://doi.org/10.1007/s00497-015-0272-4)
109. Hallmann A. Evolution of reproductive development in the volvocine algae // *Sex. Plant Reprod*. 2011. V. 24. P. 97–112. DOI: [10.1007/s00497-010-0158-4](https://doi.org/10.1007/s00497-010-0158-4)
110. Hamamura Y., Nagahara S., Higashiyama T. Double fertilization on the move // *Curr. Opin. Plant Biol*. 2012. V. 15. P. 70–77. DOI: [10.1016/j.pbi.2011.11.001](https://doi.org/10.1016/j.pbi.2011.11.001)
111. Hamamura Y., Saito C., Awai C. et al. Live-cell imaging reveals the dynamics of two sperm cells during double fertilization in *Arabidopsis thaliana* // *Curr. Biol*. 2011. V. 21. P. 497–502. DOI: [10.1016/j.cub.2011.02.013](https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.02.013)
112. Harada J.J., Belmonte M.F., Kwong R.W. *Plant Embryogenesis (Zygotic and Somatic)* // LS. John Wiley & Sons Ltd, Chichester, 2010. DOI: [10.1002/9780470015902.a0002042.pub2](https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0002042.pub2)
113. Hepler P.K., Winship L.J. The pollen tube clear zone: clues to the mechanism of polarized growth // *J. Integr. Plant Biol*. 2015. V. 57. P. 79–92. DOI: [10.1111/jipb.12315](https://doi.org/10.1111/jipb.12315)
114. Hu H., Schrag T.A., Peis R. et al. The Genetic Basis of Haploid Induction in Maize Identified with a Novel Genome-Wide Association Method // *Genetics*. 2016. V. 202. P. 1267–1276. DOI: [10.1534/genetics.115.184234](https://doi.org/10.1534/genetics.115.184234)
115. Huang M.D., Hsing Y.I., Huang A.H. Transcriptomes of the anther sporophyte: availability and uses // *Plant Cell Physiol*. 2011. V. 52. P. 1459–1466. DOI: [10.1093/pcp/pcr088](https://doi.org/10.1093/pcp/pcr088)
116. Kasahara R.D., Maruyama D., Hamamura Y., Sakakibara T., Twell D., Higashiyama T. Fertilization recovery after defective sperm cell release in *Arabidopsis* // *Curr. Biol*. 2012. V. 22. P. 1084–1089. DOI: [10.1016/j.cub.2012.03.069](https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.03.069)

117. Kasahara R.D., Portereiko M.F., Sandaklie-Nikolova L., Rabiger D.S., Drews G.N. MYB98 is required for pollen tube guidance and synergid cell differentiation in *Arabidopsis* // *Plant Cell*. 2005. V. 17. P. 2981–2992. DOI: [10.1105/tpc.105.034603](https://doi.org/10.1105/tpc.105.034603)
118. Kruglova N.N., Seldimirova O.A., Zinatullina A.E. Morphogenic microspore as a initial cell of androgenesis *in vitro*: the review of problem // Научный результат. Серия физиология. 2017. Т. 3. № 1. С. 3-7. DOI: [10.18413/2409-0298-2017-3-1-3-7](https://doi.org/10.18413/2409-0298-2017-3-1-3-7)
119. Lindner H., Kessler S.A., Muller L.M. et al. TURAN and EVAN mediate pollen tube reception in *Arabidopsis* synergids through protein glycosylation // *PLoS Biol*. 2015. DOI: [10.1371/journal.pbio.1002139](https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002139)
120. Ma H. Molecular genetic analyses of microsporogenesis and microgametogenesis in flowering plants // *Ann. Rev. Plant Biol*. 2005. P. 393–434.
121. Marton M.L., Cordts S., Broadhvest J., Dresselhaus T. Micropylar pollen tube guidance by egg apparatus of maize // *Science*. 2005. V. 307. P. 573–576. DOI: [10.1126/science.1104954](https://doi.org/10.1126/science.1104954)
122. McCue A.D., Cresti M., Feijo J.A., Slotkin R.K. Cytoplasmic connection of sperm cells to the pollen vegetative cell nucleus: potential roles of the male germ unit revisited // *J. Exp. Bot*. 2011. V. 62. P. 1621–1631. DOI: [10.1093/jxb/err032](https://doi.org/10.1093/jxb/err032)
123. Michard E., Alves F., Feijo J.A. The role of ion fluxes in polarized cell growth and morphogenesis: the pollen tube as an experimental paradigm // *Intern. J. Dev. Biol*. V. 53. P. 1609–1622. DOI: [10.1387/ijdb.072296em](https://doi.org/10.1387/ijdb.072296em)
124. Mori T., Kuroiwa H., Higashiyama T., Kuroiwa T. GENERATIVE CELL SPECIFIC 1 is essential for angiosperm fertilization // *Nat. Cell Biol*. 2005. V. 8. P. 64–71. DOI: [10.1038/ncb1345](https://doi.org/10.1038/ncb1345)
125. Nielsen N.H., Andersen S.U., Stougaard J. et al. Chromosomal regions associated with the *in vitro* culture response of wheat (*Triticum aestivum* L.) microspores // *Plant Breed*. 2015. V. 134. P. 255–263. DOI: [10.1111/pbr.12257](https://doi.org/10.1111/pbr.12257)
126. Pacini E. Tapetum and microspore function // Blackmore S., Knox R.B. (eds). *Microspores: evolution and ontogeny*. London: Academic Press, 1990. P. 213–237.
127. Phan H.A., Iacuone S., Li S.F., Parish R.W. The MYB80 transcription factor is required for pollen development and the regulation of tapetal programmed cell death in *Arabidopsis thaliana*. // *Plant Cell*. 2011. V. 23. P. 2209–2224. DOI: [10.1105/tpc.110.082651](https://doi.org/10.1105/tpc.110.082651)
128. Portemer V., Renne Ch., Guillebaux A., Mercier R. Large genetic screens for gynogenesis and androgenesis haploid inducers in *Arabidopsis thaliana* failed to identify mutants // *Front. Plant Sci*. 2015. V.6. DOI: [10.3389/fpls.2015.00147](https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00147)
129. Ren J., Wu P., Trampe B. et al. Novel technologies in doubled haploid line development // *Plant Biotechnol. Journ*. 2017. DOI: [10.1111/pbi.12805](https://doi.org/10.1111/pbi.12805)
130. Russell S.D., Jones D.S. The male germline of angiosperms: repertoire of an inconspicuous but important cell lineage // *Front Plant Sci*. 2015. V. 6. P. 173. DOI: [10.3389/fpls.2015.00173](https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00173)
131. Sanchez-Diaz R.A., Castillo A.M., Valles M.-P. Microspore embryogenesis in wheat: New markers genes for early, middle and late stages of embryo development // *Plant Reprod*. 2013. V. 26. № 3. P. 287-296. DOI: [10.1007/s00497-013-0225-8](https://doi.org/10.1007/s00497-013-0225-8)
132. Segui-Simarro J.M. Androgenesis Revisited // *Bot. Rev*. 2010. V. 76. P. 377-404. DOI: [10.1007/s12229-010-9056-6](https://doi.org/10.1007/s12229-010-9056-6)
133. Seldimirova O.A., Kruglova N.N. Properties of the initial stages of embryoidogenesis *in vitro* in wheat calli of various origin // *Biol. Bull*. 2013. V. 40. P. 447–454. DOI: [10.1134/S1062359013050154](https://doi.org/10.1134/S1062359013050154)
134. Seldimirova O.A., Kruglova N.N., Titova G.E., Batygina T.B. Comparative ultrastructural analysis of the *in vitro* microspore embryoids and *in vivo* zygotic embryos of wheat as a basis

- for understanding of cytophysiological aspects of their development // Russ. J. Develop. Biol. 2017. V. 48. P. 185–197. DOI: [10.1134/S1062360417030109](https://doi.org/10.1134/S1062360417030109)
135. Seldimirova O.A., Kudoyarova G.R., Kruglova N.N., Zaytsev D.Yu., Veselov S.Yu. Changes in distribution of zeatin and indolil-3-acetic acid in cells during callus induction and organogenesis *in vitro* in immature embryo culture of wheat // *In Vitro Cellular and Developmental Biology – Plant*. 2016a. V. 52. № 3. P. 251-264. DOI: [10.1007/s11627-016-9767-4](https://doi.org/10.1007/s11627-016-9767-4)
136. Seldimirova O.A., Titova G.E., Kruglova N.N. A complex morpho-histological approach to the *in vitro* study of morphogenic structures in a wheat anther culture // *Biol. Bull.* 2016b. V. 43. P. 121–126. DOI: [10.1134/S1062359016020084](https://doi.org/10.1134/S1062359016020084)
137. Seldimirova O.A., Zaytsev D.Yu., Galin I.R., Kruglova N.N. Phytohormonal regulation of *in vitro* formation of wheat androgenic structures // *Научный результат. Серия физиология*. 2016c. Т. 2. С. 3-8. DOI: [10.18413/2409-0298-2016-2-1-3-8](https://doi.org/10.18413/2409-0298-2016-2-1-3-8)
138. Soriano M., Li H., Boutilier K. Microspore embryogenesis: establishment of embryo identity and pattern in culture // *Plant Reprod.* 2013. V. 26. P. 181-196. DOI: [10.1007/s00497-013-0226-7](https://doi.org/10.1007/s00497-013-0226-7)
139. Takahata V., Takahashi Y., Tsuwamoto R. Microspore Culture and Doubled Haploid Technology. Chapter 4 // *Biotechnology of Crucifers* / Ed. S.K. Gupta. NY: Springer, 2013. P. 45–62. DOI: [10.1007/978-1-4614-7795-2_4](https://doi.org/10.1007/978-1-4614-7795-2_4)
140. Titova G.E., Seldimirova O.A., Kruglova N.N., Galin I.R., Batygina T.B. Phenomenon of “Siamese embryos” in cereals *in vivo* and *in vitro*: Cleavage polyembryony and fasciations // *Russ. J. Develop. Biol.* 2016. V. 47. P. 122–137. DOI: [10.1134/S1062360416030061](https://doi.org/10.1134/S1062360416030061)
141. Vogler F., Konrad S.S.A., Sprunck S. Knockin’ on pollen’s door: live cell imaging of early polarization events in germinating *Arabidopsis* pollen // *Front. Plant Sci.* 2015. DOI: [10.3389/fpls.2015.00246](https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00246)
142. Wijnker E., Schnittger A. Control of the meiotic cell division program in plants // *Plant Reprod.* 2013. V. 26. P. 143–158. DOI: [10.1007/s00497-013-0223-x](https://doi.org/10.1007/s00497-013-0223-x)
143. Yadegari R., Drews G.N. Female gametophyte development // *Plant Cell*. 2004. V. 16. P. 133–141. DOI: [10.1105/tpc.018192](https://doi.org/10.1105/tpc.018192)
144. Yan G., Liu H., Wang H., Lu Zh., Wang Y., Mullan D., Hamblin J., Liu Ch. Accelerated Generation of Selfed Pure Line Plants for Gene Identification and Crop Breeding // *Front. Plant Sci.* 2017. V. 8. Article 1786. DOI: [10.3389/fpls.2017.01786](https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01786)