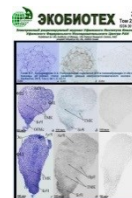




# ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

<http://ecobiotech-journal.ru>

Обзор

## ОРГАНОГЕНЕЗ ЗЛАКОВ НА РАННИХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА *IN VIVO* КАК СТРУКТУРНАЯ ОСНОВА ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ *IN VITRO*

Круглова Н.Н.

Уфимский институт биологии Уфимского федерального  
исследовательского центра РАН, Уфа  
E-mail: [kruglova@anrb.ru](mailto:kruglova@anrb.ru)

В статье приведён обзор работ, посвященных выявлению структурных особенностей органогенеза злаков в динамике развития *in vivo* на самых ранних этапах онтогенеза – от зиготы до зрелого зародыша. Анализируются основанные на этих данных периодизации зиготического эмбриогенеза злаков. Подчеркивается, что экспериментальные исследования зародышей злаков в культуре *in vitro* должны базироваться на данных классической эмбриологии.

**Ключевые слова:** зиготический эмбриогенез, органогенез, злаки

## CEREAL ORGANOGENESIS AT THE EARLY STAGES OF ONTOGENESIS *IN VIVO* AS THE STRUCTURAL BASIS FOR EXPERIMENTAL RESEARCHES *IN VITRO*

Kruglova N.N.

Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Centre  
of the Russian Academy of Sciences, Ufa  
E-mail: [kruglova@anrb.ru](mailto:kruglova@anrb.ru)

The article presents the review of the works devoted to the identification of structural features of cereal organogenesis in the dynamics of development *in vivo* at the early stages of its ontogenesis from zygote to mature embryo. The periodizations of cereal zygotic embryogenesis based on these data are analyzed. It is emphasized that experimental researches of cereal embryos *in vitro* should be based on the data of classical embryology.

**Keywords:** zygotic embryogenesis, biotechnology, cereals

Поступила в редакцию: 1.02.2019

DOI: [10.31163/2618-964X-2019-2-1-36-50](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2019-2-1-36-50)

## ВВЕДЕНИЕ

Зиготический эмбриогенез злаков в естественных условиях *in vivo* представляет собой единый процесс, в результате которого из одной исходной клетки – зиготы – формируется зрелый зародыш. Вместе с тем уже на самых ранних этапах исследований зиготического эмбриогенеза стало ясно, что в своем развитии зародыш проходит через ряд дискретных фаз, различающихся по морфофизиологическим процессам, функциональной нагрузке, продолжительности, значению для дальнейшего развития растения.

У двудольных, зародыш которых приобретает по мере развития морфологически специфические формы, общепринято подразделять зиготический эмбриогенез на фазы глобулярного, сердечковидного, торпедовидного, изогнутого и зрелого зародыша (Поддубная-Арнольди, 1976; Raghavan, 1976, 1997; Банникова, Хведынич, 1982; Goldberg et al., 1994; Plant embryogenesis, 1995; Mordhorst et al., 1997; Reynolds, 1997; Yadegari, Goldberg, 1997; Park, Harada, 2008; Plant embryogenesis, 2008; Harada et al., 2010). Для однодольных включая злаки подобной единой периодизации зиготического эмбриогенеза не представлено, что главным образом связано со структурными особенностями формирования и развития зародышей у представителей этого семейства покрытосеменных растений.

Зародыш злаков выделяется среди однодольных растений формой и строением. Только для зародышей злаков характерны такие специфические органы, как щиток, эпибласт, колеоптиль, мезокотиль, колеориза, сформированный эпикотиль, лигула. В зрелой зерновке зародыш соприкасается с эндоспермом только с одной стороны – щитком, а не окружен его тканью, как у большинства однодольных (Соколовская, 1968; Батыгина, 1974, 1987, 1997а; Поддубная-Арнольди, 1978, 1982; Сравнительная эмбриология ..., 1981; Эмбриология зерновых ..., 1987).

Наш большой интерес вызывает такое направление экспериментальных биотехнологических исследований коммерчески ценных злаков, как эмбриокультура *in vitro* – культивирование разновозрастных (включая автономные) зиготических зародышей с дальнейшим формированием из них полноценных регенерантов (Круглова, Сельдимирова, 2011; Круглова, 2012а, 2013а-в, 2014; Круглова, Никонов, 2012; Круглова и др., 2017б,в, 2018в-д; Сельдимирова и др., 2018а,б). Отдельное направление наших исследований – получение регенерантов злаков через этапы формирования каллусов и/или зародышеподобных структур – эмбриоидов (Круглова и др., 2005; Сельдимирова, 2009, 2013; Батыгина и др., 2010; Круглова, Сельдимирова, 2010, 2011, 2013, 2015, 2018; Круглова, Дубровная, 2011; Зайцев и др., 2013; Сельдимирова, Круглова, 2013; Сельдимирова и др., 2013; Seldimirova, Kruglova, 2013; Seldimirova et al., 2016а-с, 2017а,б; Круглова и др., 2017а, 2018а,б,е; Сельдимирова и др., 2017а-г; Галин и др., 2018; Kruglova et al., 2017; 2018а,б). Во всех этих экспериментальных исследованиях требуются знания классической эмбриологии злаков.

Цель данного обзора – проанализировать структурные особенности зародышей злаков в динамике развития *in vivo* от зиготы до зрелого зародыша как основу различных направлений их экспериментальных исследований *in vitro*.

В литературе предложено несколько периодизаций развития зародыша злаков. Наибольшей теоретической обоснованностью отличается периодизация, разработанная Т.Б. Батыгиной (1987, 1997а). Исследователь выделяет в развитии зародыша злаков две фазы – бластомеризацию и органогенез, которые можно расценивать как критические фазы эмбриогенеза согласно критериям, приведенным в работах этого автора (Батыгина, Васильева, 1983), а также в работе, выполненной на табаке (Yu, Zhao, 2012): во время таких фаз, с одной стороны, закрепляется жесткая детерминация пути развития зародыша, а с другой стороны, при воздействии совокупности неблагоприятных условий именно на этих фазах происходит блокирование эмбриогенеза.

Рассмотрим подробнее структурные особенности эмбриогенеза злаков в критические фазы бластомеризации и органогенеза согласно периодизации (Батыгина, 1997а).

Автор в качестве «точки отсчета» в периодизации эмбриогенеза злаков принимает зиготу – клетку, образующуюся в результате оплодотворения – слияния гаплоидных гамет (женской гаметы- яйцеклетки и мужской гаметы-спермия). Как полагают автор с коллегами, зигота – это инициальная клетка зародыша и начальная фаза онтогенеза амфимиктически размножающихся растений (Батыгина, Васильева, 1997). Такая точка зрения совпадает с мнением ряда эмбриологов (Raghavan, 1976, 1997; Reynolds, 1997; Park, Harada, 2008), однако другие исследователи относят фазу зиготы к собственно эмбриогенезу (Банникова и др., 1991; Круглова, 2012б).

В ходе созревания зиготы злаков происходит существенная ее реорганизация: изменяется объем; увеличивается число органоидов; образуются полисомы и мРНК; возрастает количество белка, РНК, ДНК; изменяется метаболизм углеводов, который проявляется в образовании непрерывной клеточной стенки и соответственной активности диктиосом; исчезают плазмодесмы из оболочки, благодаря чему зигота оказывается изолированной от зародышевого мешка и окружающих материнских тканей; создается гетероциклическая система ядра (Сельдимирова и др., 2017д). Все эти изменения достаточно убедительно свидетельствуют о том, что созревание зиготы является периодом изменения функции клетки и, очевидно, критическим в онтогенезе растения.

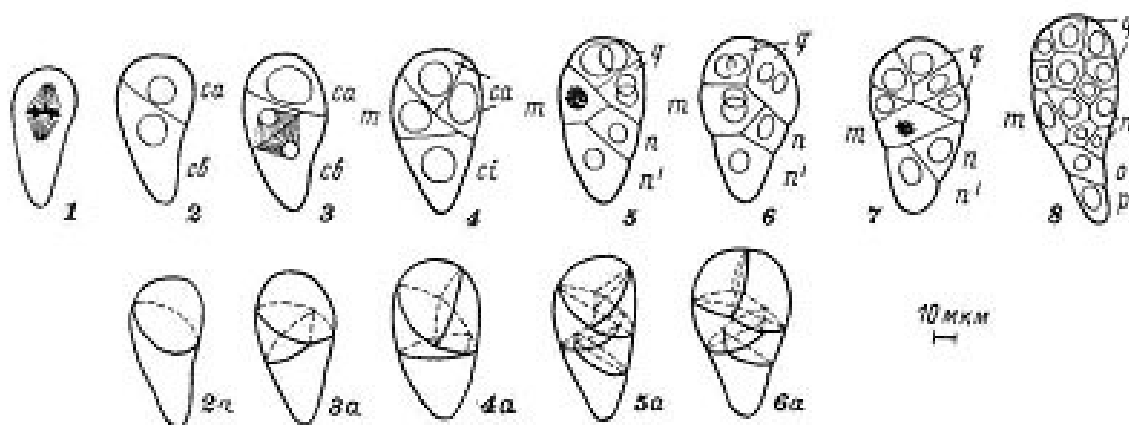
Зигота злаков характеризуются таким структурным свойством, как полярность строения, т.е. существование функционально значимых асимметричных структур, образующихся в ответ на действие векторизованных стимулов, внешних или внутренних (по: Medvedev, 2012). В ходе дальнейшего развития такая полярность обуславливает постепенное формирование апикально-базальной организации, дифференциацию апикального и базального полюсов, апексов побега и корня у зародышей. На основе полярности зиготы возникает морфологическая ось с двумя различными полюсами: апикальным, обращенным к центральной клетке зародышевого мешка, и противоположным базальным. Апикальный полюс зиготы становится зоной синтеза белков, в то время как базальный полюс содержит осмотически активные вещества. Высказано мнение, что полярность зиготы любого растения определяет полярность всего зародыша (Jurgens, 2001). В то же время, на наш взгляд, такая концепция может относиться только к тем зародышам, у которых клеточные деления идут закономерно и предсказуемо.

Зигота – клетка с высокой метаболической активностью. Электронно-микроскопическими исследованиями в перинуклеарном пространстве зиготы пшеницы выявлены многочисленные органоиды, представленные митохондриями с достаточно хорошо развитыми кристами, и амилопластами с крахмальными зернами; в цитоплазме присутствуют рибосомы – как свободные, так и собранные в группы; гранулярный ЭПР представлен удлинёнными, местами расширенными каналами; комплекс Гольджи – стопками диктиосом, отделяющих везикулы; в цитоплазме обнаруживаются липидные капли, как правило, собранные группами и ассоциированные с удлинёнными каналами ЭПР (Сельдимирова и др., 2017д).

Форма зиготы у разных злаков различна. Так, у пшеницы эта клетка, как правило, грушевидная (Батыгина, 1987; Сельдимирова и др., 2017д), однако в процессе развития ее форма может изменяться. Объем зиготы и объем зрелой яйцеклетки у ячменя приблизительно равны (Norstog, 1972), у кукурузы зигота незначительно меньше яйцеклетки (Чеботарь, 1972), тогда как зигота риса незначительно больше яйцеклетки (Zhao et al., 2000). Этим злаки отличаются от двудольных, зигота которых или значительно превосходит зрелую яйцеклетку по объему – *Jasione montana*, *Galanthus nivalis* (Erdelska, 1983), или значительно меньше яйцеклетки – арабидопсис (Jurgens, 2001).

Дорсовентральность строения, характерная для зародышей всех злаков, устанавливается уже на стадии зиготы и проявляется на всем протяжении формирования зародыша, получая на поздних этапах все более осязаемое морфологическое выражение (Батыгина, 1997а).

**Бластомеризация, или фаза первичной дифференциации зародыша злаков** (рис. 1). Как правило, через сутки после оплодотворения зигота злаков приступает к делению. Фигура первого деления располагается наклонно к продольной оси вследствие неравномерной ее вакуолизации и оказывается сдвинутой к апикальному концу клетки. В результате такого асимметричного митоза как следствия полярности зиготы образуются две неравные клетки двуклеточного проэмбрио (рис. 1, 2, 2a). Апикальная клетка по объему оказывается меньше, чем базальная, которая к тому же более сильно вакуолизирована. Вторая клеточная перегородка обычно располагается наклонно в плоскости, перпендикулярной к первой перегородке (рис. 1, 3, 3a). Это деление, как и несколько последующих, также асимметричное и приводит к формированию клеток-производных (рис. 1, 4, 4a). Третье деление происходит в апикальной клетке зародыша, при этом клеточная перегородка также закладывается наклонно к первой (рис. 1, 4), однако ее ориентация относительно оси зародыша переменна. Следующее асимметричное деление происходит в базальной клетке. Перегородка здесь закладывается также наклонно, образуя бластомеры (рис. 1, 5, 5a). Апикальная клетка делится перегородкой вертикально, образуя две новые клетки (рис. 1, 6, 6a). В результате следующих наклонных делений образуются новые бластомеры (рис. 1, 7, 8).



**Рис. 1. Схема развития зародыша злаков: фаза бластомеризации** (по: Батыгина, 1987, 1997а). Пояснения в тексте

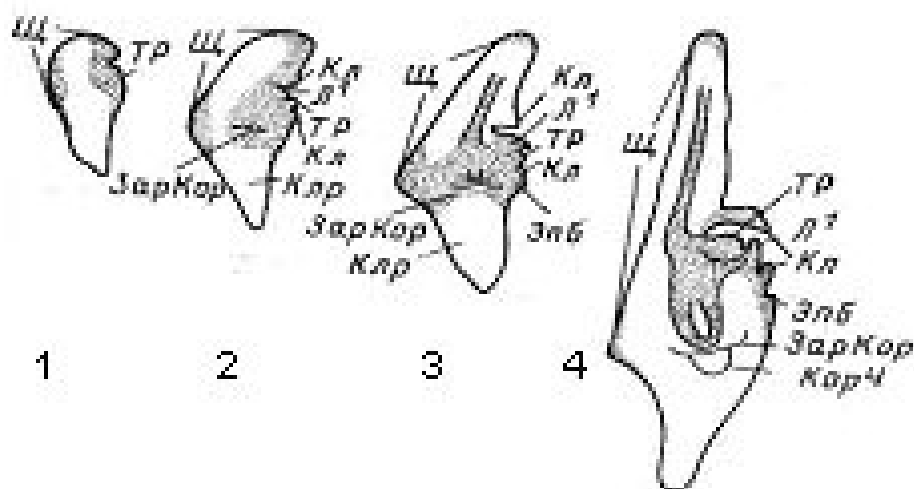
В начале фазы бластомеризации внутренние клеточные стенки зародышей пшеницы характеризуются наличием плазмодесм (Сельдимирова и др., 2017д), что вполне объяснимо, поскольку плазмодесмы обеспечивают тесную связь между клетками и опосредуют передачу факторов, обеспечивающих рост, деления и дифференциацию (обзор: Trewavas, 2012).

На примере пшеницы выявлено (Сельдимирова и др., 2017д), что клетки зародышей злаков в фазе бластомеризации (и далее в начале фазы органогенеза), как и зигота, характеризуются высокой метаболической активностью, необходимой для синтеза конституционных веществ в ходе серии делений, приводящих к увеличению числа клеток. Это подтверждается наличием в клетках зародышей хорошо развитых митохондрий и пластид; в цитоплазме клеток зародышей визуально возрастает количество и длина цистерн ЭПР; агранулярный ЭПР располагается, как правило, между липидными каплями, и, по-видимому, участвует в их синтезе; пролиферация агранулярного ЭПР связана с синтезом

материалов, необходимых для построения клеточных стенок. В этом процессе также участвует комплекс Гольджи, активность которого в клетках зародышей возрастает, что проявляется в появлении везикул, отделяемых от его цистерн. Наличие цистерн гранулярного ЭПР, а также возрастание числа полисомов обычно связано с активным синтезом белка (Ченцов, 2004). Выявленное в клетках зародышей на этих фазах развития возрастание количества митохондрий, усложнение их внутренней мембранной структуры и расположение их рядом с липидными каплями, возможно, свидетельствует о возрастании энергозатрат клеток, как это показано на других растениях и для других органов (Ченцов, 2004).

Эмбриодерма (протодерма) в зародыше развивается базипетально, т.е. сначала она дифференцируется в апикальной части зародыша, но вскоре образуется и в базальной области.

**Фаза органогенеза** (рис. 2). В течение этой фазы в результате пульсирующих делений в определенных кластерах клеток зародыш злаков становится многоклеточным, образуются его уникальные органы и структуры. В процессе роста и развития зародыша сильно изменяется его форма.



**Рис. 2. Схема развития зародыша злаков: фаза органогенеза** (по: Батыгина, 1987, 1997а). Условные обозначения: ЗарКор – зародышевый корень, Кл – колеоптиль, Клр – колеориза, КорЧ – корневой чехлик, Л – лист, ТР – точка роста, Щ – щиток, Эпб – эпибласт

Во всех сложных преобразованиях, происходящих в ходе органогенеза, определяющую роль играют последовательные изменения ритма митотической активности и ориентация клеточных делений в разных областях зародыша, что обуславливает своеобразное положение и строение органов зародыша злаков. В местах активных делений клетки меньших размеров и богаче цитоплазмой; там, где митозы редки, они крупнее, более вакуолизированы и беднее цитоплазмой. По степени окрашиваемости клеток можно судить об очагах меристематической активности в развивающемся зародыше и об определенных «волнах» митотических делений. Когда зародыш достигает значительной степени дифференциации и формируются все его органы, митозы обнаруживаются как в апикальной и базальной частях щитка, так и в некоторых других зонах зародыша (корень и др.).

Через несколько суток после оплодотворения происходит разрастание апикально-латеральной области проэмбрио в сторону плацентохалазы. Клетки этой области активно делятся, они несколько крупнее, чем клетки с противоположной стороны зародыша, где вскоре будет формироваться апекс побега. Дальнейшее разрастание апикально-латеральной области зародыша приводит к образованию щитка. В это время значительное увеличение размеров клеток наблюдается и в верхней центральной части зародыша.

В ходе дальнейшего развития происходят сложные преобразования, в результате которых щиток из латерального положения переходит в терминальное положение, свойственное зрелому зародышу. Таким образом, в зародыше злаков органогенез начинается с образования щитка.

Основная функция щитка – установление связи между эндоспермом и всеми структурами зародыша. Щиток состоит из гетерогенных клеток. Эпидермис щитка, прилегающий непосредственно к эндосперму, имеет специфическую форму и строение. В специализированном эпидермальном слое, содержащем большое количество гидролитических ферментов, происходят превращения веществ, поступающих из эндосперма в зародыш и в дальнейшем в проросток.

В процессе развития зерновки и при ее прорастании в клетках щитка происходят значительные изменения. На щитке формируется лигула (брюшная чешуя), представляющая собой вырост щитка. Его клетки рассматривают как передаточные и секреторные. В щитке дифференцируется проводящая система в виде прокамбиального тяжа.

Несколько позднее, после начала разрастания щитка, наблюдается увеличение количества митотически делящихся клеток в зоне образования апекса побега (точки роста), который закладывается терминально. Дальнейшее развитие этой области приводит к появлению перетяжки, разделяющей семядолю и точку роста, а затем – к обособлению колеоптиля, дифференциации листьев и точки роста почки (плюмулы).

Колеоптиль имеет форму полого конуса с расположенным в верхней его части отверстием, через которое побег выходит наружу во время прорастания. На примере овса методами световой и электронной микроскопии выявлено, что отверстие имеет форму щели, в которой внутренняя и наружная эпидермы смыкаются между собой. Обычно на обеих поверхностях колеоптиля сосредоточено большое количество устьиц, причем некоторые из них функционируют в качестве гидатодных пор (по: Эзау, 1980). Главная функция колеоптиля состоит в защите конуса нарастания при «пробивании» почвы прорастающим семенем.

Заложение колеоптиля и дифференциация прокамбиального тяжа в щитке совпадают по времени с началом образования первого зародышевого корня, поэтому область митотической активности видна в это время в центральной части зародыша и в основании щитка, где начинается дифференциация прокамбия. Элементы ксилемы и флоэмы в зародышевом корне расположены группами, чередующимися по окружности стели, как это выявлено у риса (Jung, 1937). Таким образом, формирование корня начинается эндогенно в базальной части зародыша, вблизи основания щитка. Наличие самостоятельных гистогенов плеромы, периблемы и чехлика корня у зародыша позволяет отнести развитие корня злаков к закрытому типу (по: Guttenberg, 1960). Дерматоген корня образуется из внешнего слоя периблемы.

У различных видов злаков в зародыше может закладываться разное количество адвентивных корней, например, у пшеницы – 2–4, у ржи – 3–4, а у кукурузы – 5. Корневой чехлик и колеориза (корневое влагалище) возникают и развиваются как единое образование, и лишь в конце эмбриогенеза, когда зародыш созревает, происходит отделение колеоризы от чехлика. Функция колеоризы – защита зародышевого корня, а также поставка воды и питательных веществ, необходимых для роста корня (или корней) при прорастании. Так, в клетках колеоризы пшеницы обнаружены алейроновые зерна.

Эпибласт дифференцируется позже, чем корень, и располагается на стороне, противоположной щитку, образуя чешуевидный вырост, не содержащий сосудов. По характеру строения клеток эпибласт близок к колеоризе. У пшеницы в отдельных клетках обнаружены алейроновые зерна, сходные с таковыми щитка и колеоризы. Судя по изменению формы и размеров клеток при прорастании зерновки, эпибласт, так же как и колеориза, поставляет воду развивающемуся зародышу.

Различия в функциях щитка (выполняющего гаусториальную роль) и эпибласта (поглощающего влагу в момент прорастания зерна) позволяют понять также более позднее заложение и развитие последнего. Эпибласт не контактирует, как щиток, с эндоспермом; возможно, этим и определяется его функция. Наличие эпибласта или отсутствие, а также его размеры зависят от условий произрастания той или иной группы злаков, что имеет существенное значение при прорастании зерновки.

Анализ строения различных структур и органов зародыша злаков выявил, что в колеоптиле имеются два проводящих пучка. В эпибласте, колеоризе и лигуле сосудистой ткани нет. Прокамбиальный тяж в щитке сильно разветвлён (Яковлев, 1950). Проводящие пучки щитка и колеоптиля входят в стелу оси зародыша в одном и том же узле, представляя собой единую систему (Данилова, Соколовская, 1973). Таким образом, эпибласт, колеоптиль и семядоля-щиток представляют собой единую структуру. Семядоля – продукт деятельности апикальной меристемы зародыша, поэтому щиток и эпибласт можно рассматривать как семядолю и первый, модифицированный лист, соответственно.

На одном из этапов органогенеза зародыша происходит дальнейшая дифференциация почечки (плюмулы). Внутри нее дифференцируются листья, закладывающиеся валиком, количество которых у разных видов злаков различно (от 2 до 4). Зачаточный побег представляет собой ось, состоящую из узлов и междоузлий. Междоузлия сближены и имеют вид «пачки» плоских дисков. В каждом междоузлии формируется лист путем интеркалярного роста. Рост конуса нарастания происходит за счет инициальных клеток апикальной меристемы, находящейся на самой верхушке побега.

Что касается ультраструктурных особенностей клеток зародышей злаков в конце фазы органогенеза, то на пшенице показано (Сельдимирова и др., 2017д), что длина цистерн ЭПР значительно уменьшается, что, по-видимому, связано с подготовкой зародыша к периоду покоя. С такой подготовкой исследователи связывают увеличение в цитоплазме клеток количества свободных рибосом и ювенилизацию митохондрий. Этими же авторами в клетках апексов побегов зародышей пшеницы в конце фазы органогенеза впервые выявлены хорошо развитые хлоропласты. Эти данные позволяют охарактеризовать зародыши пшеницы как обладающие свойством хлорофиллоносности, а пшеницу отнести к группе хлороэмбриофитов – растений, зародыш которых содержит хлорофилл (Puthur et al., 2013). Высказано мнение, что специфика эмбрионального фотосинтеза заключается в его

преимущественной направленности на накопление в формирующихся семенах запасных питательных веществ, а синтезируемые в световых реакциях АТФ и НАД(Ф)•Н расходуются главным образом на превращение поступающей из материнского растения сахарозы в жирные кислоты (Смоликова, Медведев, 2016). Отличительная черта ультраструктурных характеристик клеток зародышей злаков состоит и в динамике синтеза крахмала в клетках в процессе развития. У ранних зародышей пшеницы пластидом представлен, как правило, небольшими амилопластами с единичными мелкими крахмальными зёрнами, начало аккумуляции крахмала отмечается главным образом к концу фазы органогенеза в клетках щитка (Сельдимирова и др., 2017д).

Для зрелого зародыша большинства злаков характерно наличие следующих органов: щитка, эпибласта, колеоптиля, мезокотилия, колеоризы, почечки, состоящей из нескольких примордиев листьев, и корня (или нескольких корней). Зародыши таких злаков, как пшеница, рожь, ячмень и овес, относятся к фестукоидному типу развития (у них имеется эпибласт), тогда как зародыш кукурузы – к паникоидному (эпибласт отсутствует) (Соколовская, 1968; Поддубная-Арнольди, 1978, 1982).

В литературе представлены различные взгляды на морфологическую сущность органов зародыша злаков. Щиток принимают за единственную настоящую семядолю, колеоптиль – за ее вырост или за первый лист почечки (по: Батыгина, 1997а). Относительно происхождения эпибласта высказаны две точки зрения. Одни исследователи (например Eames, 1961) считают эпибласт редуцированной семядолей, другие (Соколовская, 1968; Guignard, Mestre, 1971) рассматривают эпибласт как вырост щитка или колеоризы. Как полагает Т.Б. Батыгина (1997б), щиток, колеориза и эпибласт являются производными одной семядоли, которые в процессе эволюции приобрели различные функции.

Своеобразный способ развития и строения раннего проэмбрио наряду с особенностями органогенеза и строения зрелого зародыша позволили выделить развитие зародыша злаков в особый тип эмбриогенеза – Graminad-тип (Батыгина, 1968а,б, 1997б, 2014). Тип Graminad характеризуется серией наклонных перегородок (по отношению к продольной оси зародыша), обуславливающих дорзовентральность внутреннего строения раннего проэмбрио и зрелого зародыша, а также спецификой органогенеза и уникальным строением органов, присущих только зародышу злаков.

Таким образом, среди растений злаки выделяются особенностями как процесса эмбриогенеза (выделен Graminad-тип эмбриогенеза), так и строения зрелого зародыша, достигающего высокой степени дифференциации.

Проанализированная выше периодизация зиготического эмбриогенеза злаков предполагает выделение таких фаз, как бластомеризация и органогенез. Такая периодизация теоретически обоснована. В то же время использование этой периодизации в практике биотехнологических исследований злаков представляет определенные сложности, связанные, например, с отсутствием морфологического и временного критериев выделяемых фаз эмбриогенеза.

В работе (Круглова, 2012б) предложена периодизация эмбриогенеза злаков, удобная в биотехнологической практике (Круглова, 2012б). Взяв за основу периодизацию (Батыгина, 1997а) и обобщив результаты детальных гистологических исследований зародыша пшеницы в динамике развития от зиготы до зрелой структуры, через каждые 0,5 сут после искусственного опыления, автор предлагает на основании морфологических (длина



зародыша) и временных (сутки после искусственного опыления) данных выделять следующие этапы и стадии зиготического эмбриогенеза злаков *in vivo*, с характеристикой значения каждой стадии в процессе эмбриогенеза.

I. Этап недифференцированного зародыша. Включает стадии: зигота; двухклеточный зародыш; четырехклеточный зародыш, многоклеточный зародыш.

Зигота (длина зародыша 0,001 мм, время после опыления 0,5 сут) – первая инициальная клетка нового дочернего организма, формирующаяся после осуществления процесса оплодотворения. Значение этой стадии в эмбриогенезе: становление полярности зародыша.

Двуклеточный зародыш (длина зародыша 0,05-0,1 мм, время после опыления 1,5-2,0 сут) состоит из апикальной и базальной клеток как результата асимметричного деления зиготы. Значение этой стадии в эмбриогенезе: становление клеточной специализации зародыша.

Четырехклеточный зародыш (длина зародыша 0,12-0,14 мм, время после опыления 2,5 сут) состоит из двух клеток апикального полюса и двух клеток базального полюса как результата асимметричных делений соответствующих клеток двухклеточного зародыша. Значение этой стадии в эмбриогенезе: становление дорсовентральности зародыша.

Многоклеточный зародыш (длина зародыша 0,15-0,2 мм, время после опыления 3,0-4,0 сут) – результат интенсивных клеточных делений апикальной и базальной клеток двухклеточного зародыша. Значение этой стадии в эмбриогенезе: накопление массы клеток (возможно, критической), необходимой для дифференциации зародыша.

II. Этап дифференциации зародыша. Включает стадию органогенеза, которую можно подразделить на три подстадии.

В течение подстадии 1 (длина зародыша 0,4-0,6 мм, время после опыления 4,5-8,0 сут) происходят интенсивные клеточные деления в зародыше, главным образом в апикальной его части. Зародыш быстро растет. В нем постепенно формируется первый орган – щиток (единственная семядоля), закладывается точка роста – область меристематических клеток.

Во время подстадии 2 (длина зародыша 0,8-1,3 мм, время после опыления 8,5-12,0 сут) клеточные деления замедляются, что ведет к приостановке роста зародыша. Формируется еще один орган – колеоптиль.

В течение подстадии 3 (длина зародыша 1,5-2,0 мм, время после опыления 12,5-17,0 сут) клеточные деления также замедлены, рост зародыша происходит за счет растяжения клеток. Постепенно формируются апекс побега, зародышевый корень, колеориза, эпибласт, лигула. К концу этой подстадии рост зародыша постепенно снижается, а затем стабилизируется, и заметных изменений в размерах зародыша не происходит.

Значение этой стадии в эмбриогенезе: происходят важнейшие морфогенетические процессы – морфологическая дифференциация зародыша, формирование всех присущих зародышу злаков органов.

III. Этап дифференцированного зародыша. Включает стадии: сформированный зародыш, зрелый зародыш.

В сформированном зародыше (длина зародыша 2,1-2,2 мм, время после опыления 17,5-20,0 сут) наличествуют все органы, характерные для зародыша злаков. Происходит незначительный рост органов зародыша (за счет растяжения клеток), хотя размеры зародыша существенно не изменяются. Формируется первый лист. Начинается интенсивное

накопление запасных питательных веществ (главным образом, крахмала), которые будут использованы в ходе прорастания. Значение этой стадии в эмбриогенезе: подготовка зародыша к вступлению в период покоя.

Таким образом, в литературе предложены несколько периодизаций зиготического эмбриогенеза злаков *in vivo*, каждая из которых имеет свои достоинства.

В целом, исследователи, выясняющие общие структурно-функциональные особенности эмбриогенеза, и не только злаков, концентрируют свои усилия в двух направлениях: получение детальных цито-гистологических характеристик отдельных фаз для разных видов растений и поиск надежных интегральных критериев для установления временных границ фаз (стадий) зиготического эмбриогенеза. Такого рода данные, полученные для развивающихся зародышей *in vivo*, совершенно необходимы как методологическая основа оптимизации экспериментальных исследований *in vitro*.

С другой стороны, зародыши в строго контролируемых экспериментальных условиях культуры *in vitro* могут служить адекватными модельными системами для дальнейшего изучения зиготического эмбриогенеза *in vivo*. Такой подход позволит приблизиться к пониманию онтогенетических программ развития с позиции реализации систем надежности развивающегося растительного организма.

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

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Банникова В.П., Хведынич О.А. Основы эмбриологии растений. Киев: Наукова думка, 1982. 164 с.
2. Банникова В.П., Хведынич О.А., Кравец Е.А. и др. Основы эмбриогенеза злаков. Киев: Наукова думка, 1991. 176 с.
3. Батыгина Т.Б. О возможности выделения нового типа эмбриогенеза Angiospermae // ДАН СССР. 1968а. Т. 186. № 6. С. 1499–1502.
4. Батыгина Т.Б. Эмбриогенез в роде *Triticum* (в связи с вопросами однодольности и отдаленной гибридизации у злаков) // Ботан. журнал. 1968б. Т. 53. № 4. С. 480–490.
5. Батыгина Т.Б. Эмбриология пшеницы. Л.: Колос, 1974. 206 с.
6. Батыгина Т.Б. Хлебное зерно. Л.: Наука, 1987. 103 с.
7. Батыгина Т.Б. Эмбриогенез злаков // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 2. Семя / Ред. Т.Б. Батыгина. СПб.: Мир и семья, 1997а. С. 528-538.
8. Батыгина Т.Б. Graminad-тип эмбриогенеза // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 2: Семя / Ред. Т.Б. Батыгина. СПб.: Мир и семья, 1997б. С. 520-526.
9. Батыгина Т.Б. Биология развития растений. Симфония жизни. СПб.: Изд-во ДЕАН, 2014. 764 с.
10. Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. Целесообразность системного подхода к проблеме дифференциации зародыша покрытосеменных растений // Онтогенез. 1983. Т. 14. № 3. С. 304-311.

11. Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. Зигота // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 2: Семя / Ред. Т.Б. Батыгина. СПб.: Мир и семья, 1997. С. 307-321.
12. Батыгина Т.Б., Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю., Титова Г.Е., Сельдимирова О.А. От микроспоры – к сорту. М.: Наука, 2010. 178 с.
13. Галин И.Р., Зайцев Д.Ю., Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н. Участие цитокининов в начальных этапах эмбриогенеза *in vitro* в зародышевых каллусах пшеницы // Биомика. 2018. Т. 10. № 2. С. 141-145. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs2018-17
14. Данилова М.Ф., Соколовская Т.Б. Анатомия проростка некоторых видов злаков и вопрос о происхождении однодольных // Ботан. журнал. 1973. Т. 58. № 3. С. 337–349.
15. Зайцев Д.Ю., Сельдимирова О.А., Галин И.Р., Круглова Н.Н. Иммунолокализация цитокининов в клетках корней, формирующихся в каллусах пшеницы зародышевого происхождения // Известия Самарского научного центра РАН. 2013. Т. 15. № 3(5). С. 1606-1609.
16. Круглова Н.Н. Оптимизация биотехнологии получения растений пшеницы в культуре *in vitro* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2012а. № 3. С. 57-61.
17. Круглова Н.Н. Периодизация эмбриогенеза пшеницы как методологический аспект биотехнологических разработок // Известия Уфимского научного центра РАН. 2012б. № 1. С. 56-61.
18. Круглова Н.Н. Выявление критической стадии автономности зародыша пшеницы в культуре *in vitro* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2013а. № 1. С. 42-45.
19. Круглова Н.Н. Лабораторная оценка регенерантов пшеницы, полученных в экспериментальной селективной эмбриокультуре *in vitro* // Пермский аграрный вестник. 2013б. № 1. С. 35-38.
20. Круглова Н.Н. Цитогенетический анализ регенерантов пшеницы, полученных в селективной эмбриокультуре *in vitro* // Вестник БГАУ. 2013в. № 2. С. 16-18.
21. 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.
22. Круглова Н.Н., Батыгина Т.Б., Горбунова В.Ю., Титова Г.Е., Сельдимирова О.А. Эмбриологические основы андроклинии пшеницы. М.: Наука. 2005. 99 с.
23. Круглова Н.Н., Дубровная О.В. Морфогенез андроклинных каллусов злаков *in vitro* // Физиология и биохимия культурных растений. 2011. Т. 43. № 1. С. 15–25.
24. 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.
25. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Морфогенез в андроклинных каллусах злаков: цитогистологические особенности // Успехи современной биологии. 2010. Т. 130. № 3. С. 247–257.
26. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Регенерация пшеницы *in vitro* и *ex vitro*: цитогистологические аспекты. Уфа: Гилем, 2011. 124 с.
27. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Пути морфогенеза *in vitro* клеток андроклинного каллуса пшеницы // Физиология растений и генетика. 2013. Т. 45. № 5. С. 382-389.

28. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Сравнительная оценка частоты образования андроклинных эмбриоидов у родительских сортов, гибридов F1 и дигаплоидных линий гибридов F1 яровой мягкой пшеницы // Пермский аграрный вестник. 2015. № 2(10). С. 66-71.
29. 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)
30. 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. 2017а. Т. 9. № 4. С. 289-297.
31. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зайцев Д.Ю., Галин И.Р., Зинатуллина А.Е., Анохина Н.С. Развитие андроклинных регенерантов пшеницы в лабораторных условиях *in vitro* и *ex vitro* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2017б. № 3. С. 21-25.
32. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зайцев Д.Ю., Галин И.Р., Зинатуллина А.Е., Анохина Н.С. Развитие андроклинных регенерантов пшеницы в полевых условиях *in vivo* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2017в. № 3. С. 26-30.
33. 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 современной биологии. 2018а. Т. 138. № 3. С. 283-293. DOI: [10.7868/S0042132418030067](https://doi.org/10.7868/S0042132418030067)
34. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е., Веселов Д.С. Участие абсцизовой кислоты в стимулировании соматического эмбриогенеза растений *in vitro* // Успехи современной биологии. 2018б. Т. 138. № 5. С. 516-528. DOI: [10.7868/S0042132418050083](https://doi.org/10.7868/S0042132418050083)
35. 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. 2018в. № 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)
36. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е., Веселов Д.С. Критическая стадия автономности зародыша пшеницы *in planta* // Биомика. 2018г. Т. 10. № 1. С. 1-6. DOI: [10.31301/2221-6197.bmcs2018-1](https://doi.org/10.31301/2221-6197.bmcs2018-1)
37. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е., Никонов В.И. 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)
38. Круглова Н.Н., Титова Г.Е., Сельдимирова О.А. Каллусогенез как путь морфогенеза *in vitro* у злаков // Онтогенез. 2018е. Т. 49. № 5. С. 273-288. DOI: [10.1134/S0475145018050038](https://doi.org/10.1134/S0475145018050038)
39. Поддубная-Арнольди В.А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. Основы и перспективы. М.: Наука, 1976. 508 с.
40. Поддубная-Арнольди В.А. Цитоэмбриологическая характеристика семейства злаковых // Бюлл. Гл. Ботан. сада АН СССР. 1978. № 109. С. 57-60.
41. Поддубная-Арнольди В.А. Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М.: Наука, 1982. 351 с.
42. Сельдимирова О.А. Формирование полиэмбриоидов в культуре *in vitro* пыльников пшеницы // Физиология и биохимия культурных растений. 2009. Т. 41. № 6. С. 531-538.

43. 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.
44. 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 // Физиология растений. 2017а. Т. 64. № 6. С. 461-472. DOI: [10.1134/S1021443717060085](https://doi.org/10.1134/S1021443717060085)
45. 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 (I). С. 114-118.
46. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н. Особенности начальных этапов эмбриогенеза *in vitro* в каллусах различного происхождения // Известия РАН. Серия биологическая. 2013. № 5. С. 565-573. DOI: [10.7868/S0002332913050159](https://doi.org/10.7868/S0002332913050159)
47. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н., Веселов Д.С., Яновская А.А. Оптимизация состава питательной среды для индукции каллусообразования у ячменя сорта Septoe и его АБК-дефицитного мутанта AZ34 // Биомика. 2017в. Т. 9. № 4. С. 298-303.
48. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н., Зинатуллина А.Е. Роль фитогормонов в индукции каллусогенеза и регуляции путей морфогенеза каллусов злаков *in vitro*: обзор проблемы // Научный результат. Серия физиология. 2017г. 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)
49. 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. 2017д. Т. 48. № 3. С. 220-233. DOI: [10.7868/S0475145017030119](https://doi.org/10.7868/S0475145017030119)
50. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н., Галин И.Р., Веселов Д.С. Сравнительная оценка уровня ИУК, АБК и цитокининов в эмбриогенезе *in vivo* ячменя сорта Septoe и его АБК-дефицитного мутанта // Экобиотех. 2018а. № 3. В печати.
51. 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)
52. 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.
53. Смоликова Г.Н., Медведев С. С. Фотосинтез в семенах хлороэмбриофитов // Физиология растений. 2016. Т. 63. № 1. С. 3-16. DOI: [10.7868/S0015330315060160](https://doi.org/10.7868/S0015330315060160)
54. Соколовская Т.Б. Природа органов зародыша злаков: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1968. 24 с.
55. Сравнительная эмбриология цветковых растений. Winteraceae – Juglandaceae / Ред. Яковлев М.С. Л.: Наука, 1981. 264 с.
56. Чеботарь А.А. Эмбриология кукурузы. Кишинев, 1972. 384 с.

57. *Ченцов Ю.С.* Введение в клеточную биологию. М.: Академкнига, 2004. 495 с.
58. *Эзау К.* Анатомия семенных растений. Т. 1. М.: Мир, 1980. 218 с.
59. Эмбриология зерновых, бобовых и овощебахчевых возделываемых растений / Отв. ред. Яковлев М.С. Кишинев: Штиинца, 1987. 225 с.
60. *Яковлев М.С.* Структура эндосперма и зародыша злаков как систематический признак // Труды БИН АН СССР. Сер. VII. 1950. № 1. С. 121–218.
61. *Eames A.J.* Morphology of the Angiosperms. N.Y.–Toronto–London: Mc-Grawhill, 1961. 518 p.
62. *Erdelska O.* Microcinematographical investigation of the female gametophyte, fertilization and endosperm development // Proc. 7<sup>th</sup> Int. Symp. On Fertilization and Embryogenesis in Ovulated Plants. High Tatra, Bratislava. 1983. P. 49–54.
63. *Goldberg R., de Paiva G., Yadegari R.* Plant Embryogenesis: Zygote to Seed // Science. 1994. V. 266. P. 605-614. DOI: [10.1126/science.266.5185.605](https://doi.org/10.1126/science.266.5185.605)
64. *Guignard J.L., Mestre J.C.* L'embryon des Graminees // Phytomorphology. 1971. V. 20. № 2. P. 190–197.
65. *Guttenberg H. von.* Gründzuge der Histogenese von höherer Pflanzen. I. Die Angiospermen. Handb. Pflanzenanat. Berlin: Gebrüder Bornträger, 1960. 315 S.
66. *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)
67. *Jung C.T.* Developmental anatomy of the seedling of the rice plant // Bot. Caz. 1937. V. 99. P. 786–802.
68. *Jurgens G.* Apical-basal pattern formation in *Arabidopsis* embryogenesis // EMBO Journ. 2001. V. 20. № 14. P. 3609–3616. DOI: [10.1093/emboj/20.14.3609](https://doi.org/10.1093/emboj/20.14.3609)
69. *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)
70. *Kruglova N.N., Seldimirova O.A., Zinatullina A.E.* In Vitro Callus as a Model System for the Study of Plant stress-Resistance to Abiotic Factors (on the Example of Cereals) // Biol. Bull. Rev. 2018a. V. 8. № 6. P. 518-526. DOI: [10.1134/S2079086418060063](https://doi.org/10.1134/S2079086418060063)
71. *Kruglova N.N., Titova G.E., Seldimirova O.A.* Callusogenesis as an in vitro Morphogenesis Pathway in Cereals // Russ. Journ. Develop. Biol. 2018b. V. 49. No 5. P. 245-259. DOI: [10.1134/S106236041805003X](https://doi.org/10.1134/S106236041805003X)
72. *Medvedev S.S.* Mechanisms and physiological role o polarity in plants // Russ. Journ. Plant Physiol. 2012. V. 59. № 4. P. 502-514. DOI: [10.1134/S1021443712040085](https://doi.org/10.1134/S1021443712040085)
73. *Mordhorst A.P., Toonen M.A.J., de Vries S.C.* Plant embryogenesis // Crit. Rev. Plant Sci. 1997. V. 16. P. 535–576.
74. *Norstog K.* Early development of the barley embryo: fine structure // Amer. J. Bot. 1972. V. 59. № 2. P. 123–132.
75. *Park S., Harada J.J.* Arabidopsis Embryogenesis // Methods in Molecular Biology. V. 427: Plant Embryogenesis / Suarez M.E., Bozhkov P.V. (eds). Totowa, N.J.: Humana Press, 2008. P. 3-16. DOI: [10.1007/978-1-59745-273-1](https://doi.org/10.1007/978-1-59745-273-1)
76. Plant embryogenesis / Ed. Thorpe T.A. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1995. 344 p.
77. Plant embryogenesis // Methods in Molecular Biology / Suarez V.F., Bozhkov P.V. (eds). Human Press, 2008. 191 p.

78. Puthur J.T., Shackira A.M., Saradhi P.P., Bartels D. Chloroembryos: a unique photosynthesis system // J. Plant Physiol. 2013. V. 170. P. 1131–1138.
79. Raghavan V. Experimental eembryogenesis in vascular plants. London: Acad. Press, 1976. 603 p.
80. Raghavan V. Molecular embryology of flowering plants. Cambridge: Cambridge Univer. press, 1997. 565 p.
81. Reynolds Th. Plant embryogenesis // Plant Mol. Biol. 1997. V. 33. № 1. P. 1–10.
82. 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)
83. 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)
84. 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)
85. Seldimirova O.A., Bezrukova M.V., Galin I.R., lubyanova A.R., Shakirova F.M., Kruglova N.N. 24-Epibrassinolide Effect on *in vitro* Callus Tissue formation, Growth, and Regeneration in Wheat Varieties with Contrasting Drought Resistance // Russ. J. Plant Physiol. 2017a. V. 64. No 6. P. 920-930. DOI: [10.1134/S1021413717060085](https://doi.org/10.1134/S1021413717060085)
86. 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. № 5. P. 447–454. DOI: [10.1134/S1062359013050154](https://doi.org/10.1134/S1062359013050154)
87. 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. 2017b. V. 48. P. 185–197. DOI: [10.1134/S1062360417030109](https://doi.org/10.1134/S1062360417030109)
88. Trewavas A. Information, Noise and Communication: Thresholds as Controlling Elements in Development // Witzany G., Baluška F. (eds). Biocommunication of Plants. Signaling and Communication in Plants. Vol. 14. Springer, Berlin, Heidelberg, 2012. P. 11-35. DOI: [10.1007/978-3-642-23524-5\\_2](https://doi.org/10.1007/978-3-642-23524-5_2)
89. Yadegari R., Goldberg R.B. Embryogenesis in dicotyledonous plants // Larkins B.A., Vasil I.K. (eds). Cellular and Molecular Biology of Plant Seed Development. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1997. P. 3–52.
90. Yu M., Zhao J. The cytological changes of tobacco zygote and proembryo cells induced by beta-glucosyl Yariv reagent suggest the involvement of arabinogalactan proteins in cell division and cell plate // BMC Plant Biology. 2012. V. 12. P. 126. DOI: [10.1186/1471-2229-12-126](https://doi.org/10.1186/1471-2229-12-126)
91. Zhao J., Zhou C., Yang H.Y. Isolation and *in vitro* culture of zygotes and central cells of *Oryza sativa* L. // Plant Cell Repts. 2000. V. 19. № 3. P. 321–326. DOI: [10.1007/s002990050020](https://doi.org/10.1007/s002990050020)