



ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

http://ecobiotech-journal.ru



Обзор

К ПРОБЛЕМЕ УНИФИКАЦИИ ТЕРМИНОЛОГИИ ПРИ РАЗРАБОТКЕ ИННОВАЦИОННОЙ БИОТЕХНОЛОГИИ АНДРОКЛИННОЙ ГАПЛОИДИИ

(на примере яровой мягкой пшеницы)

Круглова Н.Н.

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

С позиции классической и экспериментальной эмбриологии растений проанализирована терминология, используемая при разработке инновационной биотехнологии андроклиной гаплоидии в культуре пыльников *in vitro* (на примере яровой мягкой пшеницы). Предложены некоторые новые термины. Подчеркивается, что используемая терминология должна быть единой при исследованиях в условиях как *in vitro*, так и *in vivo*.

Ключевые слова: биотехнология, культура пыльников *in vitro*, эмбриология растений, яровая мягкая пшеница

FOR THE PROBLEM OF UNIFICATION OF TERMINOLOGY DURING THE ELABORATION OF INNOVATIONAL BIOTECHNOLOGY OF ANDROCLINAL HAPLOIDY

(on the example of spring soft wheat)

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

The terminology using during elaboration of innovational biotechnology of androclinal haploidy in *in vitro* anther culture was analyzed by the position of classical and experimental plant embryology (on the example of spring soft wheat). The some new terms are suggested. It is emphasized that the used terminology should be uniform in studies *in vitro* and *in vivo* conditions.

Keywords: biotechnology, anther culture *in vitro*, plant embryology, spring soft wheat

Поступила в редакцию: 9.11.2018

DOI: [10.31163/2618-964X-2019-2-2-100-115](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2019-2-2-100-115)

Интереснейший биологический феномен андроклинии состоит в переключении программы развития гаплоидных клеток пыльника с обычного гаметофитного пути, связанного с образованием пыльцевого зерна (мужского гаметофита), на иной путь – спорофитный, состоящий в формировании гаплоидного растения-регенеранта (по [Круглова и др., 2005]). Открытие явления андроклинии у растений [Guha, Maheshwari, 1964] можно охарактеризовать как одно из самых значительных в биологии растений за последние годы.

Андроклиная гаплоидия – эффективный биотехнологический подход, перспективный в современных генетико-селекционных исследованиях растений, имеющий несомненный инновационный характер. Основное преимущество использования гаплоидов состоит в возможности быстрого получения гомозиготных константных гаплоидных гибридов 1-го поколения, сохраняющих в генотипе хозяйственно ценные признаки родительских форм. Использование полученных клонов облегчает отбор фенотипов по качественным и количественным признакам и дает возможность ускорить оценку перспективности полученных гибридов. Перевод гаплоидов в дигаплоидное состояние позволяет получать полноценные семена таких растений. В целом, андроклинные гаплоиды и дигаплоиды активно используются с конца прошлого века при биотехнологических и селекционно-генетических исследованиях хозяйственно ценных растений, например зерновых злаков [Kasha et al., 1990; Горбунова, 1993; Hu et al., 1995; Pollen biotechnology..., 1997; Androgenesis and haploid plants, 1998; Anther and pollen, 1999; Datta, 2001; Круглова и др., 2005, 2018а,в; Chen et al., 2007; Belinskaya, 2008; Advances in Haploid Production..., 2009;

Батыгина и др., 2010; Dunwell, 2010; Seguí-Simarro, 2010; Игнатова, 2011; Круглова, Сельдимирова, 2011, 2018; Dhooghe et al., 2011; Ferrie, Caswell, 2011; Ferrie, Mollers, 2011; Germana, 2011; Сатарова и др., 2013; Круглова, 2009а, 2012а; Soriano et al., 2013; Takahata et al., 2013; Круглова, Сельдимирова, 2015; Portemer et al., 2015; Doubled Haploidy ..., 2016; Круглова и др., 2017а,б; Основы биотехнологии растений..., 2017; Begheyn et al., 2017; Ren et al., 2017; Yan et al., 2017; Сельдимирова и др., 2018].

На основе феномена андроклинии разработан метод культуры *in vitro* изолированных пыльников яровой мягкой пшеницы (рис. 1) [Суханов, 1983; Горбунова, Круглова, 1988; Круглова, Батыгина, 2002; Круглова и др., 2005; Круглова, 2009а, 2012; Батыгина и др., 2010; Круглова, Сельдимирова, 2011]. Принципиальная особенность этой разработки заключается в комплексном использовании данных классической эмбриологии растений – науки о закономерностях зарождения и начальных этапах развития растительного организма и данных экспериментальной эмбриологии, цель которой – разработка способов управления сложным процессом эмбрионального развития. Такой подход тем более обоснован, что андроклинию следует рассматривать как особую гомофазную (по схеме: спорофит → спорофит при отсутствии чередования поколений) систему размножения растений, имеющую свои параллели и аналогии с другими системами размножения

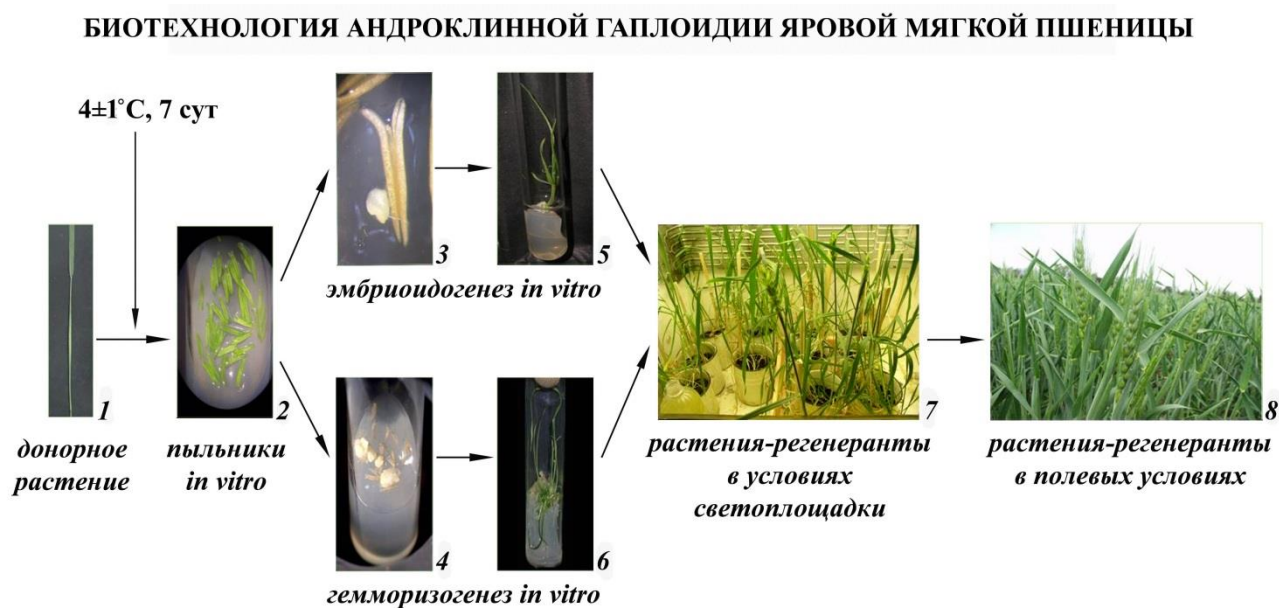


Рис. 1. Этапы биотехнологии андроклинной гаплоидии яровой мягкой пшеницы:

1 – оценка фенотипических критериев донорных растений в полевых условиях; 2 – инокуляция пыльников на питательную среду в условия *in vitro*; 3 – формирование эмбриоида в условиях *in vitro*; 4 – формирование морфогенных каллусов в условиях *in vitro*; 5 – формирование растения-регенеранта из эмбриоида в условиях *in vitro*; 6 – формирование растения-регенеранта из морфогенного каллуса в условиях *in vitro*; 7 – развитие растений-регенерантов в условиях светоплощадки; 8 – развитие растений-регенерантов в полевых условиях (по: [Круглова, 2009])

Одна из важных проблем в этой области – унификация используемой терминологии с позиции эмбриологии растений. Дискуссия о терминах, применяемых в области исследования процессов морфогенеза растений в условиях *in vitro*, открыта более 30 лет назад [Батыгина и др., 1978], хотя имеет длительную историю [Nassius, 1965]. Отсутствие унифицированной терминологии затрудняет анализ работ, осложняет сопоставление данных,

полученных различными авторами, вносит разночтение в понимании процессов и явлений, связанных с изучением андроклинии и её прикладным внедрением. Данная статья – продолжение поднятого автором обсуждения терминологических вопросов в области изучения андроклинии гаплоидии злаков [Круглова, 2009б, 2011].

Рассмотрим на основе эмбриологических данных вопросы унификации терминологии в биотехнологии андроклинии гаплоидии (на примере яровой мягкой пшеницы).

Для обозначения самого феномена образования гаплоидного растения-регенеранта из инициальной клетки пыльника в культуре *in vitro* используются различные термины: «пыльцевой эмбриогенез», «пыльцевой андрогенез», «микроспориальный эмбриогенез», «андрогенный эмбриогенез», «экспериментальный андрогенез», «гаплоидный андрогенез», «экспериментальная гаплоидия», «экспериментальная андроклиния» и наиболее часто, особенно в западной литературе, – «андрогенез *in vitro*», «экспериментальный андрогенез *in vitro*» («*androgenesis in vitro*», «*experimental androgenesis in vitro*»).

Мы предлагаем активно использовать предложенный С.С. Хохловым [Хохлов, 1976] термин «андроклиния» (от греч. *ανδρος* – мужской, *κλίνοσ* – имеющий склонность) как наиболее верно отражающий суть явления. Применять же распространенный термин «андрогенез *in vitro*» эмбриологически некорректно. Нельзя не согласиться с мнением В.С. Тырнова [Тырнов, 2005] о том, что, согласно существующей терминологии, биолог (как ботаник, так и зоолог) подразумевает под «андрогенезом» («мужским партеногенезом») развитие нового организма из гаметы – спермия; кроме того, термин «андрогенез *in vitro*» многословен, зачастую слова «*in vitro*» опускаются, что приводит к путанице двух понятий – «андрогенез *in vitro*» и собственно «андрогенез». Немаловажно и то, что андрогенез в его классическом значении связан с аллоплазматическим состоянием организма (особь имеет материнскую цитоплазму и отцовское ядро), тогда как при так называемом андрогенезе *in vitro* новый организм имеет ядро и цитоплазму только одной особи.

Важнейшая проблема в изучаемой области связана с понятием «инициальная клетка андроклинии» – той гаплоидной клетки пыльника, которая в условиях культуры *in vitro* дает начало растению-регенеранту [Круглова, 2002].

Известно, что пыльник представляет собой фертильную часть тычинки, в микроспорангиях которой осуществляется микроспорогенез, образуются и созревают пыльцевые зерна (мужские гаметофиты) [Батыгина, 1987, 1994; Goldberg et al., 1993; Gomes et al., 2015].

Спорогенные клетки пыльника, например, пшеницы (рис. 2, I-2), берущие начало от клеток археспория (рис. 2, I-1), в своём развитии проходят ряд стадий: микроспороциты (рис. 2, II-1), претерпевающие мейотическое деление (рис. 2, II-2) с формированием гаплоидных микроспор (рис. 2, III-1, III-2, III-3), которые митотически делятся образуя мужские гаметофиты – двуклеточные (рис. 2, III-4) и трёхклеточные (рис. 2, IV) пыльцевые зёрна.

Важно подчеркнуть, что в морфогенезе пыльника находит отражение чередование поколений в жизненном цикле растения: внутри пыльника как специализированного органа спорофита на определенном этапе морфогенеза формируется мужской гаметофит – пыльцевое зерно [Батыгина, 1994]. С эмбриологических позиций инициальная клетка андроклинии – это производная клетки спорогенной ткани пыльника, гаплоидной природы (после мейотического деления), находящаяся на той или иной фазе развития.

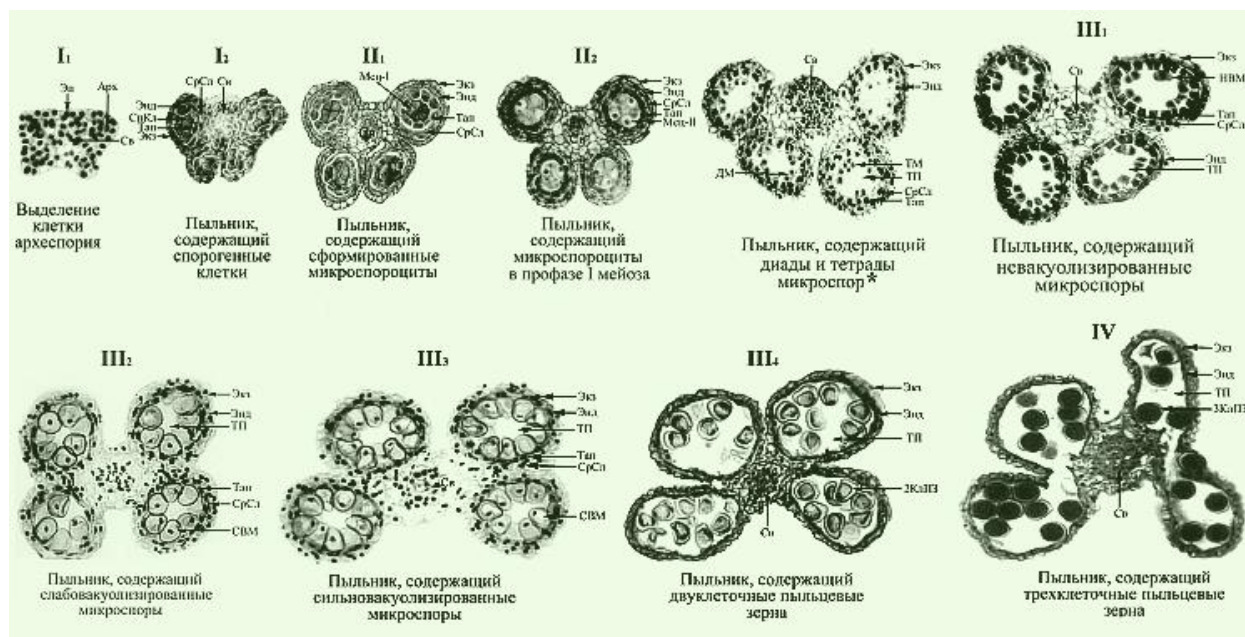


Рис. 2. Развитие спорогенных клеток пыльника пшеницы. Пояснения в тексте.

Уже на ранних этапах работы по изучению андроклинии возникло представление о существовании в пыльниках особой фракции морфогенетически компетентных клеток, способных развиваться по спорофитному пути с формированием растений. Вопрос о том, приобретает ли компетентность к спорофитному развитию только в условиях *in vitro* или морфологическим эквивалентом компетентных клеток являются различного рода аномальные клетки, уже присутствующие в пыльниках до инокуляции *in vitro*, не решен однозначно.

Многочисленными исследованиями показана принципиальная важность стадии развития спорогенной клетки в индукции андроклинии. Такие наблюдения указывают на наличие некой критической стадии в генезисе спорогенной клетки, во время которой она морфогенетически компетентна к смене программы развития. Иначе говоря, в качестве инициальной клетки андроклинии, скорее всего, следует рассматривать нормальную спорогенную клетку, находящуюся в критической стадии. Важно подчеркнуть, что данные о критической стадии развития при нормальном генезисе инициальных клеток получены и на примере другого биотехнологически важного экспланта – зиготического зародыша, в том числе пшеницы [Круглова, 2012б; 2013а,б,в, 2014; Круглова, Никонов, 2012; Круглова и др., 2018в,д].

Установлено, что оптимальная для индукции андроклинии спорогенная клетка яровой мягкой пшеницы находится в фазе сильновакуолизированной микроспоры [Горбунова, Круглова, 1997; Круглова и др., 2000, 2005; Круглова, Батыгина, 2001; Круглова, Горбунова, 2001; Круглова, 2002; Круглова, Куксо, 2006а,б; Круглова, Сельдимирова, 2011; Kruglova et al., 2017; Зинатуллина, 2019] (согласно периодизации [Круглова, 1999]). О стадии сильновакуолизированной микроспоры как наиболее благоприятной для индукции андроклинии в культуре пыльников сообщается и в других работах, выполненных на примере многих представителей семейства злаков [Liu et al., 2002; Zheng et al., 2001, 2015; Zheng, 2003; Daghma et al., 2012; Sanchez-Diaz et al., 2013; Noga et al., 2016; Mayakaduwa, Silva, 2017 и др.].

Способность сильновакуолизированной микроспоры к переключению программы развития с гаметофитного пути на спорофитный *in vitro* определяется, по нашему мнению, рядом обстоятельств, главное из которых – её определенная структурная организация: наличие крупной вакуоли, крупного ядра, расположенного строго противоположно поре прорастания, что, несомненно, влияет на полярность этой клетки. В этом смысле существует структурное сходство сильновакуолизированной микроспоры и зиготой *in vivo* (в понимании Т.Б. Батыгиной, В.Е. Васильевой [1997]): наличие крупного ядра, хорошо развитой центральной вакуоли, апикально-базальная организация клетки. Возможно, существует принципиальное сходство морфологии инициальных клеток при различных системах репродукции в естественных условиях *in vivo* и в культуре *in vitro* [Батыгина, Осадчий, 2015]. Немаловажное значение, на наш взгляд, имеет и пограничный статус микроспоры – между спорофитным и гаметофитным поколениями растения (рис. 3).

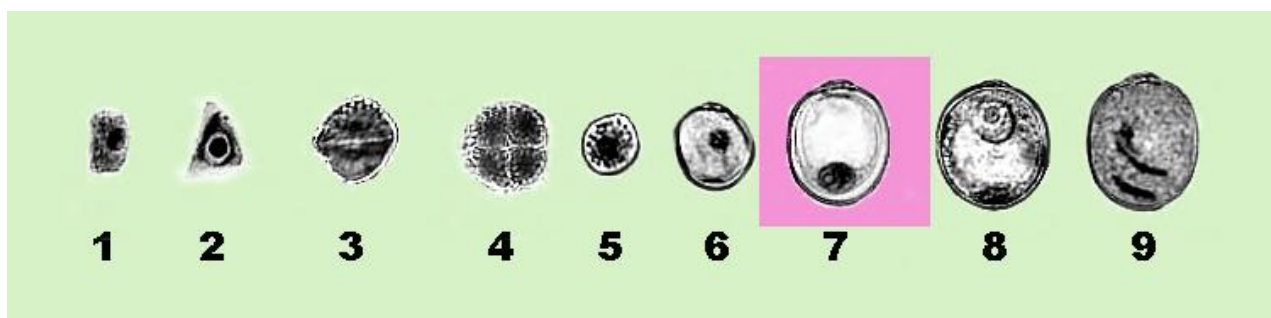


Рис. 3. Пограничный статус сильновакуолизированной микроспоры яровой мягкой пшеницы (1-6 – спорофитное поколение растения, 8-9 – гаметофитное поколение растения) Пояснения в тексте.

В то же время в литературе приводятся данные и о других фазах развития микроспор злаков, а также клетках пыльцевых зерен злаков, проявивших свойства инициальных клеток андроклинии [Круглова, Куксо, 2006б]. Нельзя исключить и тот вариант, что морфогенетически компетентная фаза развития спорогенной клетки может зависеть и от соотношения морфометрических и архитектурных параметров цветка и соцветия [Круглова, 2002].

Предложено немало терминов для обозначения таких морфогенетически компетентных микроспор (или клеток пыльцевого зерна). Так, морфогенетически компетентными считаются так называемая S-пыльца (от английского small – мелкий) и так называемые P-пыльцевые зерна (от английского premeiotic – премейотический). Используются такие термины, как «спорофитная пыльца», «андрогенная пыльца», «андрогенная микроспора», «эмбриогенная микроспора». По-видимому, эти термины, за исключением последнего, имеют право на существование. Термин же «эмбриогенная микроспора» вызывает серьезные возражения. Как известно, эмбриогенез – процесс развития зародыша, образующего путем амфимиксиса, т.е. объединения гамет. Эмбриогенная микроспора в понимании авторов термина дает начало либо эмбриоиду, либо каллусу (см ниже), поэтому было бы правильнее назвать ее либо эмбриоидогенной, либо каллусогенной. Однако на стадии микроспоры практически невозможно определить, по какому пути морфогенеза – эмбриоидогенезу или каллусогенезу – будет развиваться эта клетка (если она вообще вступит на путь морфогенеза). Поэтому для обозначения такой сильновакуолизированной микроспоры, морфогенетически компетентной к смене

программы развития и формированию растения, мы предлагаем пользоваться термином «морфогенная микроспора» [Круглова, 2002].

Характеристика морфогенной микроспоры как инициальной клетки андроклинии – важный момент в понимании путей морфогенеза и способов формирования растений. Выявлено, например, структурное сходство сильновакуолизированной микроспоры пшеницы с яйцеклеткой, дающей после слияния со спермием начало зародышу в случае амфимиксиса [Круглова, 2002, Круглова и др., 2005; Батыгина и др., 2010] В целом, несмотря на специфичность систем размножения растений, строение инициальных клеток, дающих начало новым организмам, достаточно универсально.

Во многом реализация потенциала морфогенных микроспор определяется их тотипотентностью (термин предложен G. Haberlandt [1909]; понятие разработано Р.Г. Бутенко [1964, 1994, 1999] и Т.Б. Батыгиной [1987, 2014]) и меристематичностью, главным образом по наличию крупного ядра [Meristematic tissues ..., 2002]. Тем самым по признаку «меристематичность» микроспора структурно сходна с яйцеклеткой-зиготой, дающими начало половому зародышу при амфимиксисе, и клетками зародышевого мешка, нуцеллуса и интегумента, образующими адвентивные зародыши при апомиксисе (по: [Круглова, Батыгина, 2001; Круглова, 2002]). Это позволило сделать вывод о гомологии инициальных клеток при различных системах репродукции растений [Батыгина, Осадчий, 2015].

Инициальные клетки андроклинии Т.Б. Батыгиной [Batygina, 2005, 2011; Батыгина, Рудский, 2006; Батыгина и др., 2010; Батыгина, 2014; Батыгина, Осадчий, 2015] предложено рассматривать в аспекте проблемы ствольных клеток, поскольку для них характерны свойства стволовости: определенная степень тотипотентности, длительное пребывание в покое (интерфазе) перед переходом к пролиферации и способность к переключению программы развития с гаметофитной на спорофитную, т.е. переключению способа репродукции с полового на бесполой.

У пшеницы именно морфогенная микроспора на начальных этапах культуры *in vitro*, как правило, под действием стрессовых факторов претерпевает равное митотическое деление, аномальное по отношению к неравному делению при формировании пыльцевого зерна. Аномальное равное деление как принципиальный начальный этап морфогенеза микроспоры по спорофитному пути ведет к формированию двуклеточной структуры.

В результате многократных митотических делений каждой из клеток образовавшейся двуклеточной структуры формируется многоклеточная структура – группа клеток, располагающихся в пределах одной неповрежденной оболочки инициальной клетки андроклинии. Для обозначения этой группы клеток предложены термины: «эмбриоподобная микроскопическая структура», «индуцированная микроструктура», «многоклеточная пыльцевая единица», «многоклеточная масса», «микроструктура-синцитий», «потенциальная эмбриогенная клеточная масса», «многоклеточный агрегат», «эмбриогенная клеточная масса», «многоклеточная андрогенная масса» и, наконец, наиболее употребимый термин – «многоклеточное пыльцевое зерно». С точки зрения эмбриологии пыльцевым зерном данная группа клеток, разумеется, не является. На наш взгляд, называть ее «многоклеточной структурой» корректнее. Многоклеточная структура – обязательный этап формирования и эмбриоидов и каллусов (см ниже) при культивировании пыльников *in vitro*.

В процессе культивирования микроспора пшеницы реализует, в зависимости от условий культивирования (главным образом гормональных [Gorbunova et al., 2001; Seldimirova et al., 2016с; Круглова и др., 2017], как и в культивируемых зародышевых каллусах пшеницы [Сельдимирова и др., 2017а-д; Галин и др., 2018; Круглова и др., 2018б;

Круглова, 2019; Круглова и др., 2019]), два пути морфогенеза *in vitro*: прямой эмбриоидогенез/полиэмбриоидогенез и органогенез (по типам: непрямой эмбриоидогенез, геммогенез, ризогенез, гемморизогенез, гистогенез), через этап образования эмбриоида и каллуса, соответственно [Gorbunova et al., 2001; Круглова, 2002; Круглова, Сельдимирова, 2011, 2013, 2018; Сельдимирова, 2013; Беккужина и др., 2014; Сельдимирова, Круглова, 2014а, 2015а,б; Сельдимирова и др., 2013, 2015, 2016; Zur et al., 2015, 2016; Seldimirova et al., 2016а,б,с; Круглова и др., 2018б] (рис. 4).

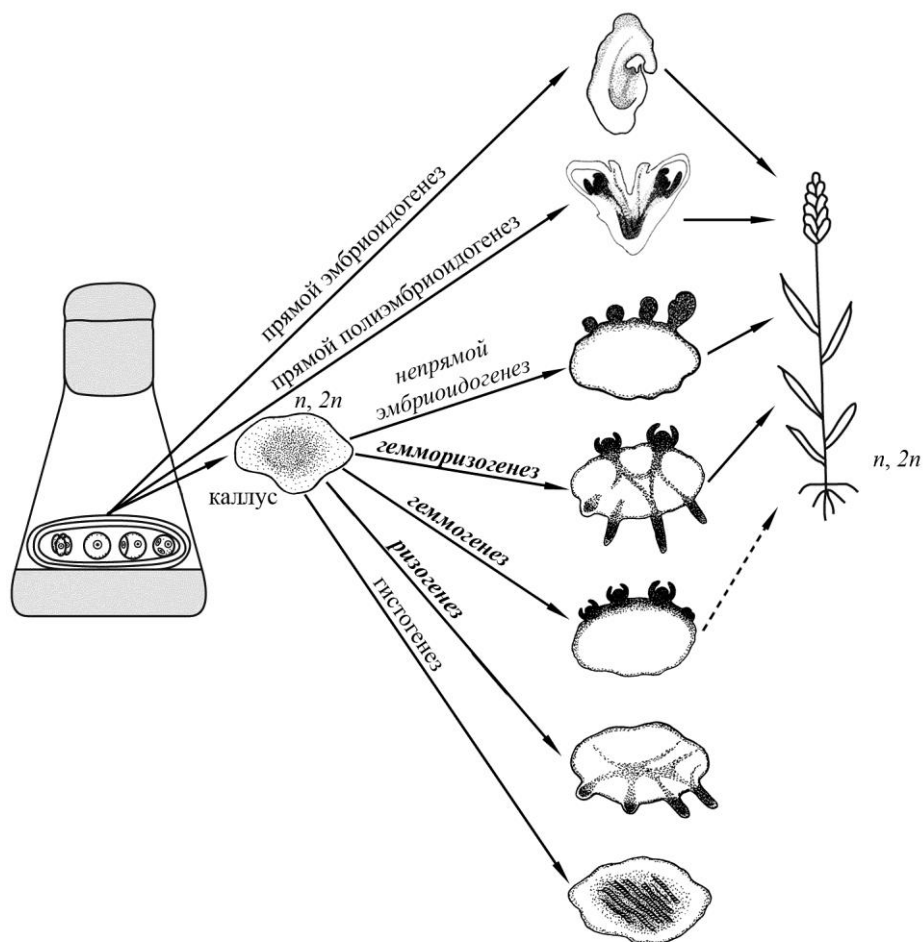


Рис. 4. Пути морфогенеза в культуре *in vitro* пыльников яровой мягкой пшеницы. Примечание: жирным курсивом выделены типы органогенеза *in vitro* в каллусах, пунктирной линией – возможный способ образования регенерантов из почек после индуцирования формирования корней в каллусе.

Пояснения в тексте. По [Батыгина и др., 2010] с изменениями

Следует отметить, что нет единого мнения и в отношении термина, общего для эмбриоидов и каллусов. Например, зачастую их объединяют термином «новообразования», по-видимому, неточным, так как этот термин уже «занят» в медицине для обозначения опухолей. Мы предлагаем использовать объединяющий термин «андроклинные структуры».

Эмбриоид (embryoid) – биполярная зародышеподобная структура, образующаяся асексуально; зачаток нового растительного организма. Термин предложен I. Vasil, A.C. Hildebrandt [1966] для обозначения зародышеподобных структур, возникающих как *in vivo* («нуцеллярные» и «фолиарные» зародыши), так и *in vitro*. Термин «эмбриоидогенез» соответствует термину «соматический эмбриогенез», предложенному рядом авторов (например Б.П. Токиным [1969]) для обозначения развития целых организмов из соматических клеток.

В разработанной Т.Б. Батыгиной концепции репродукции [1997, 2000] эмбриоид рассматривается как одна из структурных единиц бесполого размножения цветковых растений в условиях *in vivo* и *in vitro*. Исследователь выделяет эмбриоидогенный тип репродукции, рассматривает эмбриоидогению как особый способ образования нового индивидуума, а эмбриоидогенез – как оригинальный способ образования спорофита при гомофазном (спорофит → спорофит) воспроизведении. Эмбриоид, аналогично зиготическому зародышу, характеризуется сопряженным развитием апексов побега и корня, развиваясь как отдельная (от материнского организма или каллуса) единая система с закрытым радикулярным полюсом. Эмбриоидогения оценивается как тип бесполого размножения растений [Батыгина, 2000].

Эмбриоиды могут возникать на разных органах растения и на разных стадиях онтогенеза [Круглова и др., 1995]. В наших исследованиях пшеницы – это пыльники, содержащие сильновакуолизованные микроспоры [Круглова, 2002; Круглова и др., 2005; Батыгина и др., 2010; Сельдимирова, Круглова, 2013; Сельдимирова и др., 2017г; Seldimirova et al., 2017].

При исследовании эмбриоидов, образовавшихся в процессе культивирования изолированных пыльников, в литературе употребляются термины «андрогаенный зародыш» («androgenic embryo»), «пыльцевой зародыш» («pollen embryo»). На наш взгляд, эти термины неприемлемы. Применяемый же термин «пыльцевой эмбриоид» («pollen embryo») эмбриологически корректнее. Термин «эмбриоподобная структура» («embryo-like structure») удачен, но не отражает происхождения этой структуры. Мы предлагаем использовать термин «микроспориальный эмбриоид» («microsporial embryo») по аналогии с понятием «зиготический зародыш» [Сельдимирова, Круглова, 2014а].

У пшеницы нами выявлен и детально исследован особый тип эмбриоидов с множественными, часто слившимися в той или иной степени, органами – полиэмбриоидов, связанный с особым путём морфогенеза *in vitro* – прямым полиэмбриоидогенезом [Сельдимирова, 2009; Сельдимирова, Галин, 2013; Сельдимирова, Круглова, 2014б; Сельдимирова и др., 2015; Титова и др., 2016; Titova et al., 2016].

При таком пути морфогенеза *in vitro*, как органогенез, инициальная клетка андроклинии сначала формирует недифференцированный каллус. Затем после переноса на питательную среду, индуцирующую органогенез, в каллусе, в зависимости от гормональных условий [Сельдимирова, Круглова, 2015а], отмечаются процессы ризогенеза, геммогенеза, гемморизогенеза, а также непрямого эмбриоидогенеза. При этом в культуре *in vitro* пыльников яровой мягкой пшеницы к желаемому результату – образованию растений-регенерантов из каллусов – приводят только гемморизогенез и непрямого эмбриоидогенез [Gorbunova et al., 2001; Круглова и др., 2005; Батыгина и др., 2010; Круглова, Дубровная, 2011; Круглова, Сельдимирова, 2010, 2011, 2013; Сельдимирова, Круглова, 2013; Seldimirova, Kruglova, 2013]. Гемморизогения оценивается как тип бесполого размножения растений [Батыгина, 2000].

Несмотря на достаточную длительную историю изучения каллусогенеза как в условиях *in vivo*, так и в условиях *in vitro* [Круглова, Горбунова, 1997; Ikeuchi, 2013; Sugiyama, 2015], однако однозначного определения каллуса не предложено. В своих исследованиях мы придерживаемся следующего определения: каллус представляет собой изначально гетерогенную интегрированную систему, образующуюся как экзогенно в результате пролиферации клеток отдельных структур растительного организма, так и эндогенно в глубине ткани; состоит из групп неоднородных клеток, имеющих

видоспецифичные морфогенетические потенции, которые в условиях *in vitro* реализуются различными путями (по [Батыгина, 1987; Круглова и др., 2018]).

Для характеристики каллуса, возникшего в культуре изолированных пыльников, по-видимому, имеет смысл согласиться с терминами «микроспоральный каллус» («microsporial callus»), «пыльцевой каллус» («pollen callus») в редакции «андроклинный каллус» («androclinic callus»). На наш взгляд, термин «андрогенный каллус» («androgenic callus») не вполне допустим, поскольку, как указывалось выше, необходимо различать понятия «андрогенез *in vitro*» и собственно «андрогенез».

В целом, важность унификации терминологии, используемой в любой отрасли науки, очевидна. Безусловно прав L. van der Pijl [1969], полагавший, что дифференциация терминов – это не просто игра словами, но совершенно необходимое условие, чтобы разобраться в природе вещей.

Перспективный подход, позволяющий решить ряд остро дискуссионных терминологических вопросов при разработке инновационной биотехнологии андроклинной гаплоидии, – применение данных эмбриологии растений – как классической, так и экспериментальной.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Батыгина Т.Б. Хлебное зерно: атлас. Л.: Наука, 1987. 103 с.
2. Батыгина Т.Б. Пыльник как модель изучения морфогенетических потенций и путей морфогенеза // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 1: Генеративные органы цветка / под ред. Т.Б. Батыгиной. СПб.: Мир и семья, 1994. С. 120-121.
3. Батыгина Т.Б. Эмбриод // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 2. Семя / Ред. Т.Б. Батыгина. СПб.: Мир и семья, 1997. С. 624-628.
4. Батыгина Т.Б. Воспроизведение, размножение и возобновление растений // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3: Системы репродукции / Ред. Т.Б. Батыгина. СПб.: Мир и семья, 2000. С. 35-39.
5. Батыгина Т.Б. Биология развития растений. Симфония жизни. СПб.: ДЕАН, 2014. 764 с.
6. 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.
7. Батыгина Т.Б., Васильева В.Е., Маметьева Т.Б. Проблемы морфогенеза *in vivo* и *in vitro* (эмбриодогенез у покрытосеменных) // Ботан. журнал. 1978. Т. 63. № 1. С. 87-111.
8. Батыгина Т.Б., Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю., Титова Г.Е., Сельдимирова О.А. От микроспоры – к сорту. М.: Наука. 2010. 178 с.
9. Батыгина Т.Б., Осадчий Я.В. Выявление гомологии клеточных элементов репродуктивных и формообразовательных структур // Успехи соврем. биологии. 2015. Т. 135. С. 337-345.
10. Батыгина Т.Б., Рудский И.В. Роль ствольных клеток в морфогенезе растений // ДАН. 2006. Т. 410. № 5. С. 1-3.
11. Беккужина С.С., Боровиков С.Н., Рахимбаев И. Сигнальные функции гормонов и реакция ответа на стрессоры при индукции пыльцевого эмбриогенеза // Биотехнология. Теория и практика. 2014. № 3. С. 28-36. DOI: [10.11134/btp.3.2014.4](https://doi.org/10.11134/btp.3.2014.4)

12. Бутенко Р.Г. Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений. М.: Наука, 1964. 272 с.
13. Бутенко Р.Г. Клеточные и молекулярные аспекты морфогенеза растений *in vitro* // I Чайлахяновские чтения. Пущино: Пущинский НЦ, 1994. С. 7-26.
14. Бутенко Р.Г. Биология клеток высших растений *in vitro* и биотехнологии на их основе. М.: ФБК-ПРЕСС, 1999. 160 с.
15. Галин И.Р., Зайцев Д.Ю., Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н. Участие цитокининов в начальных этапах эмбриодогенеза *in vitro* в зародышевых каллусах яровой мягкой пшеницы // Биомика. 2018. Т. 10. № 2. С. 141-145. DOI: [10.31301/2221-6197.bmcs.2018-17](https://doi.org/10.31301/2221-6197.bmcs.2018-17)
16. Горбунова В.Ю. Генетические предпосылки спорофитного пути развития микроспор злаков в условиях *in vitro*. Уфа: УНЦ РАН, 1993. 104 с.
17. Горбунова В.Ю., Круглова Н.Н. Методические аспекты культивирования изолированных пыльников пшеницы. Уфа: БНЦ УрО АН СССР. 1988. 20 с.
18. 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.
19. Зинатуллина А.Е. Перемещения ядер и клеток в развивающихся пыльцевых зернах при органогенезе пыльника злаков как интегрированной системы // Экобиотех. 2019. Т. 2. № 1. С. 1-18. DOI: [10.31163/2618-964X-2019-2-1-1-18](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2019-2-1-1-18)
20. Игнатова С.А. Клеточные технологии в растениеводстве, генетике и селекции возделываемых растений: задачи, возможности, разработки систем *in vitro*. Одесса: Астропринт. 2011. 224 с.
21. Круглова Н.Н. Периодизация развития пыльника злаков как методологический аспект изучения андрогенеза *in vitro* // Известия РАН. Серия биол. 1999. № 3. С. 275-281.
22. Круглова Н.Н. Микроспора злаков как модельная система для изучения путей морфогенеза: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2002. 48 с.
23. Круглова Н.Н. Инновационная биотехнология андроклиной гаплоидии яровой мягкой пшеницы: эмбриологический подход // Аграрная Россия. 2009а. № 1. С. 34-38.
24. 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.
25. Круглова Н.Н. К проблеме унификации терминологии при разработке инновационной биотехнологии андроклиной гаплоидии // Известия Уфимского научного центра РАН. 2011. № 3. С. 37-42.
26. Круглова Н.Н. Оптимизация биотехнологии получения растений пшеницы в культуре *in vitro* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2012а. № 3. С. 57-61.
27. Круглова Н.Н. Периодизация эмбриогенеза пшеницы как методологический аспект биотехнологических разработок // Известия Уфимского научного центра РАН. 2012б. № 1. С. 56-61.
28. Круглова Н.Н. Выявление критической стадии автономности зародыша пшеницы в культуре *in vitro* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2013а. № 1. С. 42-45.
29. Круглова Н.Н. Лабораторная оценка регенерантов пшеницы, полученных в экспериментальной селективной эмбриокультуре *in vitro* // Пермский аграрный вестник. 2013б. № 1. С. 35-38.
30. Круглова Н.Н. Цитогенетический анализ регенерантов пшеницы, полученных в селективной эмбриокультуре *in vitro* // Вестник БГАУ. 2013в. № 2. С. 16-18.
31. 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.

32. Круглова Н.Н. Органогенез злаков на ранних этапах онтогенеза *in vivo* как структурная основа экспериментальных исследований *in vitro* // Экобиотех. 2019. Т. 2. № 1. С. 36-50. DOI: [10.31163/2618-964X-2019-2-1-36-50](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2019-2-1-36-50)
33. 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.
34. Круглова Н.Н., Батыгина Т.Б. Методические рекомендации по использованию морфогенетического потенциала пыльника в биотехнологических исследованиях яровой мягкой пшеницы. Уфа: Гилем. 2002. 39 с.
35. Круглова Н.Н., Батыгина Т.Б., Горбунова В.Ю., Титова Г.Е., Сельдимирова О.А. Эмбриологические основы андроклинии пшеницы. М.: Наука. 2005. 99 с.
36. 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.
37. 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.
38. 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.
39. 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.
40. Круглова Н.Н., Дубровная О.В. Морфогенез андроклинных каллусов злаков *in vitro* // Физиол. и биох. культ. раст. 2011. Т. 43. № 1. С. 15-25.
41. Круглова Н.Н., Куксо П.А. Стрессовая индукция андроклинии // Успехи соврем. биологии. 2006а. Т. 126. № 3. С. 275-285.
42. Круглова Н.Н., Куксо П.А. Начальный этап андроклинии // Успехи соврем. биологии. 2006б. Т. 126. № 5. С. 462-471.
43. 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 НЦ РАН. 2012. № 3. С. 15-18.
44. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Морфогенез в андроклинных каллусах злаков: цитогистологические особенности // Успехи соврем. биологии. 2010. Т. 130. № 3. С. 247-257.
45. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Регенерация пшеницы *in vitro* и *ex vitro*: цитогистологические аспекты. Уфа: Гилем, 2011. 124 с.
46. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Пути морфогенеза *in vitro* клеток андроклинного каллуса пшеницы // Физиология растений и генетика. 2013. Т. 45. С. 382-389.
47. 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.
48. 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)
49. 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.
50. 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.

51. 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.
52. 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/S0042132418030067](https://doi.org/10.7868/S0042132418030067)
53. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. Гистологический статус зародыша пшеницы в стадии органогенеза *in vivo*, оптимальной для получения морфогенного каллуса *in vitro* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2019. № 1. С. 25-29. DOI: [10.31040/2222-8349-2019-0-1-25-29](https://doi.org/10.31040/2222-8349-2019-0-1-25-29)
54. 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)
55. 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)
56. 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)
57. 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)
58. 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)
59. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. Каллус *in vitro* как модельная система для изучения органогенеза растений // Известия Уфимского научного центра РАН. 2019. В печати.
60. Основы биотехнологии растений / Б.Р. Кулуев, Н.Н. Круглова, А.А. Зарипова, Р.Г. Фархутдинов. Уфа: РИЦ БашГУ, 2017. 244 с.
61. Сатарова Т.Н., Черчель В.Ю., Черенков А.В. Кукуруза: биотехнологические и селекционные аспекты гаплоидии. Днепропетровск: Новая идеология, 2013. 552 с.
62. Сельдимирова О.А. Формирование полиэмбриоидов в культуре *in vitro* пыльников пшеницы // Физиол. и биохим. раст. 2009. Т. 41. № 6. С. 531-538.
63. 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.
64. 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)
65. 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.

66. 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. 2017в. № 3. С. 114-118.
67. 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)
68. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н. Андроклиный эмбриогенез *in vitro* у злаков // Успехи соврем. биологии. 2014а. Т. 134. № 5. С. 476-487.
69. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н. Формирование полиэмбрионов в культуре *in vitro* как этап биотехнологии клонирования пшеницы // Известия Уфимского научного центра РАН. 2014б. № 1. С. 22-26.
70. 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.
71. 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>.
72. 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. 2017д. Т. 3. № 1. С. 8-13.
73. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н., Титова Г.Е., Батыгина Т.Б. Сравнительный ультраструктурный анализ формирующихся микроспориальных эмбрионов *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)
74. 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. 2017б. Т. 9. № 4. С. 298-303.
75. 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. 2018. Т. 10. № 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)
76. Сельдимирова О.А., Титова Г.Е., Галин И.Р., Круглова Н.Н. Структурные механизмы становления симметрии у микроспориальных эмбрионов пшеницы: данные сканирующей электронной микроскопии // Известия Самарского научного центра РАН. 2013. Т. 15. № 3(5). С. 1676-1679.
77. Сельдимирова О.А., Титова Г.Е., Круглова Н.Н. Андроклиные «сиамские зародыши» пшеницы *in vitro* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2015. № 4(1). С. 137-142.
78. 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.
79. Суханов В.М. Андроклиния и ее особенности у пшеницы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 1983. 24 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/S047514501603006X](https://doi.org/10.7868/S047514501603006X)
81. Токин Б.П. Бесполое размножение, соматический эмбриогенез и регенерация // Журнал общей биологии. 1969. Т. 30. № 1. С. 15-21.
82. Тырнов В.С. Гаплоидия у растений: терминология и классификация. Саратов: Изд-во СарГУ, 2005. 41 с.

83. Хохлов С.С. Общие вопросы гаплоидии // Гаплоидия и селекция. М.: Наука. 1976. С. 5-14.
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. Androgenesis and haploid plants (in memory of J.-P. Bourgin) / Eds Y. Chupeau, M. Caboche, Y. Henry. Berlin; Heidelberg; New York: Springer-Verlag, 1998. 297 p.
86. Anther and pollen. From biology to biotechnology. Berlin; Heidelberg; New York: Springer-Verlag, 1999. 318 p.
87. Batygina T.B. Sexual and asexual processes in reproductive systems of flowering plants // Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 2005. V. 47. P. 51-60. DOI: [10.1007/s00709-014-0704-2](https://doi.org/10.1007/s00709-014-0704-2)
88. Batygina T.B. Stem cells and morphogenetic developmental programs in plants // Stem Cell Res. J. 2011. V. 3. № 1-2. P. 45-120.
89. 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. № 3. P. 667-679. DOI: [10.1007/s11240-017-1255-y](https://doi.org/10.1007/s11240-017-1255-y)
90. Belinskaya E.V. Inheritance of potential for *in vitro* androgenesis in spring barley // Cytol. Genet. 2008. V. 42. № 4. P. 237-245. DOI: [10.3103/S009545270804004X](https://doi.org/10.3103/S009545270804004X)
91. Chen X.-W., Cistué L., Muñoz-Amatriain M., Sanz M., Romagosa I., Castillo A.-M., Vallés M.-P. Genetic markers for doubled haploid response in barley // Euphytica. 2007. V. 158. № 3. P. 287-294. DOI: [10.1007/s10681-006-9310-5](https://doi.org/10.1007/s10681-006-9310-5)
92. Daghma D., Kumlehn J., Hensel G., Rutten T., Melzer M. Timelapse imaging of the initiation of pollen embryogenesis in barley (*Hordeum vulgare* L.) // J. Exp. Bot. 2012. V. 63. P. 6017-6021. DOI: [10.1093/jxb/ers254](https://doi.org/10.1093/jxb/ers254)
93. Datta S.K. Androgenesis in cereals // Current trends in the embryology of Angiosperms / Eds. Bhojwani S.S., Soh W.Y. Dordrecht, Boston, London: Kluwer Acad. Publ, 2001. P. 471-488. DOI: [10.1007/978-94-017-1203-3_19](https://doi.org/10.1007/978-94-017-1203-3_19)
94. 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. № 3. P. 359-373. DOI: [10.1007/s11240-010-9786-5](https://doi.org/10.1007/s11240-010-9786-5)
95. Doubled Haploidy in Model and Recalcitrant Species / Ed. Seguí-Simarro J.M. Front. Plant Sci. 2016. V. 6: 01175. DOI: [10.3389/fpls.2015.01175](https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01175)
96. Dunwell J.M. Haploids in flowering plants: origins and exploitation // Plant Biotechnology Journal. 2010. V. 8. № 4. P. 377-424. DOI: [10.1111/j.1467-7652.2009.00498.x](https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2009.00498.x)
97. 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. № 3. P. 301-309. DOI: [10.1007/s11240-010-9800-y](https://doi.org/10.1007/s11240-010-9800-y)
98. 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)
99. 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)
100. Goldberg R.B., Beales Th.P., Sanders P.M. Anther Development: Basic Principles and Practical Applications // Plant Cell. 1993. V. 5. P. 1217-1229.
101. Gomez J.F., Behzad T., Wilson Z.A. Anther and pollen development: A conserved developmental pathway. Online publication 27 August 2015. DOI: [10.1111/jipb.12425](https://doi.org/10.1111/jipb.12425)
102. Gorbunova V.Yu., Kруглова 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. № 1. P. 25-30. DOI: [10.1023/A:1026602603527](https://doi.org/10.1023/A:1026602603527)
103. Guha S., Maheshwari S. *In vitro* production of embryos from anther of *Datura* // Nature. 1964. V. 204. № 4957. P. 497. DOI: [10.1038/204497a0](https://doi.org/10.1038/204497a0)

104. Haberlandt G. Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig: Engelmann, 1909. 650 S.
105. Haccius B. Untersuchungen uber Somatogenese aus den Sypensorenzellen von *Eranthis hiemalis* Embryonen // *Planta*. 1965. V. 64. P. 219-224.
106. Hu T.C., Ziauddin A., Simion E., Kasha K.J. (1995) Isolated Microspore Culture of Wheat (*Triticum aestivum* L.) in a Defined Media, I. Effects of Pretreatment, Isolation Methods, and Hormones // *In Vitro Cell. Dev. Biol. – Plant*. 1995. V. 31. P. 79-83. DOI: [10.1007/BF02632241](https://doi.org/10.1007/BF02632241)
107. Ikeuchi M., Sugimoto K., Iwase A. Plant callus: mechanisms of induction and repression // *Plant Cell*. 2013. V. 25. P. 3159-3173. DOI: [10.1105/tpc.113.116053](https://doi.org/10.1105/tpc.113.116053)
108. Kasha K.J., Ziauddin A., Cho U.H. Haploids in Cereal Improvement: Anther and Microspore Culture // *Gene Manipulation in Plant Improvement II* / Ed. Gustafson J.P. New York: Plenum Press, 1990. P. 213-235. DOI: [10.1007/978-1-4684-7047-5_11](https://doi.org/10.1007/978-1-4684-7047-5_11)
109. 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.
110. Liu W.G., Zheng M.Y., Polle E., Konzak C.F. Highly Efficient Doubled-Haploid Production in Wheat (*Triticum aestivum* L.) via Induced Microspore Embryogenesis // *Crop Sci*. 2002. V. 42. P. 686-692. DOI: [10.2135/cropsci2002.0686](https://doi.org/10.2135/cropsci2002.0686)
111. Mayakaduwa D.M.R.G., Silva T.D. A cytological indicator allows rapid assessment of microspore maturity, leading to improved *in vitro* anther response in Indica rice (*Oryza sativa* L.) // *In Vitro Cell. Dev. Biol. – Plant*. 2017. V. 53. № 6. P. 591-597. DOI: [10.1007/s11627-017-9855-0](https://doi.org/10.1007/s11627-017-9855-0)
112. Meristematic tissues in plant growth and development / Eds McManus M.T., Veit B. Sheffield: Sheffield Acad. Press, 2002. 301 p.
113. Noga A., Skrzypek E., Warchoł M. et al. Conversion of oat (*Avena sativa* L.) haploid embryos into plants in relation to embryo developmental stage and regeneration media // *In Vitro Cell. Dev. Biol. – Plant*. 2016. V. 52. № 6. P. 590-597. DOI: [10.1007/s11627-016-9788-z](https://doi.org/10.1007/s11627-016-9788-z)
114. Pijl L. van der. Principles of dispersal in higher plants. Berlin: Springer-Verlag, 1969. 169 p.
115. Pollen biotechnology for crop production and improvement / Eds K.R. Shivanna, V.K. Sawhney. Cambridge: Cambridge Univ. press, 1997. 464 p.
116. 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: 147. DOI: [10.3389/fpls.2015.00147](https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00147)
117. 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)
118. 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)
119. Segui-Simarro J.M. Androgenesis Revisited // *Bot. Rev*. 2010. V. 76. № 3. P. 377-404. DOI: [10.1007/s12229-010-9056-6](https://doi.org/10.1007/s12229-010-9056-6)
120. 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)
121. 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)

122. 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*. 2016c. V. 52. № 3. P. 251-264. DOI: [10.1007/s11627-016-9767-4](https://doi.org/10.1007/s11627-016-9767-4)
123. 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.* 2016a. V. 43. P. 121-126. DOI: [10.1134/S1062359016020084](https://doi.org/10.1134/S1062359016020084)
124. 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*. 2016b. 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)
125. Soriano M., Li H., Boutilier K. Microspore embryogenesis: establishment of embryo identity and pattern in culture // *Plant Reprod.* 2013. V. 26. № 3. P. 181-196. DOI: [10.1007/s00497-013-0226-7](https://doi.org/10.1007/s00497-013-0226-7)
126. Sugiyama M. Historical review of research on plant cell dedifferentiation // *J. Plant Research*. 2015. V. 128. № 5. P. 349-359. DOI: [10.1007/s10265-015-0706-y](https://doi.org/10.1007/s10265-015-0706-y)
127. 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)
128. 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/S10623604160300x61](https://doi.org/10.1134/S10623604160300x61)
129. Vasil I., Hildebrandt A.C. Variations of morphogenetic behavior in plant tissue cultures. I. *Cichorium endivia* // *American Journal of Botany*. 1966. V. 53. № 9. P. 869-874.
130. 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: 1786. DOI: [10.3389/fpls.2017.01786](https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01786)
131. Zheng M.Y. Microspore Culture in Wheat (*Triticum aestivum*)—Double Haploid Production via Induced Embryogenesis // *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*. 2003. V. 73. P. 213-230. DOI: [10.1023/A:1023076213639](https://doi.org/10.1023/A:1023076213639)
132. Zheng M.Y., Bieren K., Griggs R. Developmental Dynamics of Wheat (*Triticum aestivum* L.) Microspores under Culture // *Advances in Bioscience and Biotechnology*. 2015. V. 6. P. 693-701. DOI: [10.4236/abb.2015.612072](https://doi.org/10.4236/abb.2015.612072)
133. Zheng M.Y., Liu W., Weng Y., Polle E., Konzak C.F. Culture of Freshly Isolated Wheat (*Triticum aestivum* L.) Microspores Treated with Inducer Chemicals // *Plant Cell Reports*. 2001. V. 20. P. 685-690. DOI: [10.1007/s00299-001-0393-0](https://doi.org/10.1007/s00299-001-0393-0)
134. Zur I., Dubas E., Krzewska M. et al. Hormonal requirements for effective induction of microspore embryogenesis in triticale (xTriticosecale Wittm.) anther cultures // *Plant Cell Repts.* 2015. V. 34. P. 47-62. DOI: [10.1007/s00299-014-1686-4](https://doi.org/10.1007/s00299-014-1686-4)
135. Zur I., Dubas E., Krzewska M., Janowiak F. Current insights into hormonal regulation of microspore embryogenesis // *Front. Plant Sci.* 2015. 6: 424. DOI: [10.3389/fpls.2015.00424](https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00424)