



ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

<http://ecobiotech-journal.ru>

ОБЗОР

РЕГУЛЯЦИЯ ЭМБРИОНАЛЬНОГО ОРГАНОГЕНЕЗА ЗЛАКОВ В УСЛОВИЯХ *IN VITRO*

Круглова Н.Н.

Уфимский Институт биологии Уфимского федерального
исследовательского центра РАН, Уфа (Россия)
E-mail: kruglova@anrb.ru

В статье приведён краткий обзор литературных и собственных работ, посвященных особенностям эмбрионального органогенеза злаков на ранних этапах онтогенеза в условиях культуры *in vitro* (так называемый соматический эмбриогенез, или эмбриоидогенез *in vitro*). Особое внимание обращается на вопросы гормональной регуляции развития соматических зародышей злаков от инициальных клеток до зрелых структур в условиях *in vitro*. Сравнение соматического эмбриогенеза *in vitro* с аналогичными событиями при зиготическом эмбриогенезе *in vivo* подтверждает правомочность принципа универсальности процессов морфогенеза *in vivo* и *in vitro* (Батыгина, 2014). Обсуждается перспективность использования соматического эмбриогенеза *in vitro* в качестве модели для изучения сложнейшего биологического феномена – зиготического эмбриогенеза растений *in vivo*.

Ключевые слова: соматический эмбриогенез *in vitro* ♦ зиготический эмбриогенез *in vivo* ♦ хлебные злаки

REGULATION OF CEREAL EMBRYONIC ORGANOGENESIS *IN VITRO* CONDITIONS

Kruglova N.N.

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

The article provides the brief review of the literature and own works devoted to the peculiarities of the cereal embryonic organogenesis at the early stages of ontogenesis in the conditions of *in vitro* culture (the so-called somatic embryogenesis, or embryoidogenesis *in vitro*). Particular attention is paid to the issues of hormonal regulation of the development of somatic cereal embryos from initial cells to mature structures *in vitro*. A comparison of somatic embryogenesis *in vitro* with similar events in zygotic embryogenesis *in vivo* confirms the validity of the principle of universality of morphogenesis processes *in vivo* and *in vitro* (Batygina, 2014). The prospects of using somatic embryogenesis *in vitro* as a model for studying the most complex biological phenomenon – zygotic plant embryogenesis *in vivo* – are discussed.

Keywords: somatic embryogenesis *in vitro* ♦ zygotic embryogenesis *in vivo* ♦ cereals

Поступила в редакцию: 24.02.2021

DOI: [10.31163/2618-964X-2021-4-1-11-23](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2021-4-1-11-23)

ВВЕДЕНИЕ

Ранние этапы онтогенеза растений в естественных условиях *in vivo* связаны, как правило, с формированием и развитием зародышей в ходе эмбриогенеза. У растений, развивающихся *in vivo* путём амфимиксиса, зародыши берут начало от оплодотворенных яйцеклеток – зигот. На примере представителей различных отделов и семейств хорошо установлено, что зиготический эмбриогенез представляет собой единый процесс, в результате которого из одной исходной тотипотентной клетки – зиготы – формируется зрелый зародыш согласно определенным паттернам клеточных делений и эмбриогенетическим законам; зиготические зародыши при оптимальных условиях дают начало растениям (Эмбриология цветковых..., 2000; Батыгина, 2014).

Экспериментальными исследованиями в условиях культуры *in vitro* на примере представителей различных отделов и семейств растений выявлена такая система размножения, как соматический эмбриогенез *in vitro* (синоним: эмбриоидогенез) –

асексуальное формирование соматических зародышей (синоним: эмбриониды) из соматической клетки/группы клеток в ответ на экзогенные и/или эндогенные сигналы; соматические зародыши при оптимальных условиях развиваются в растения-регенеранты (In Vitro embryogenesis..., 2016; Somatic Embryogenesis..., 2016). Эта система размножения оценивается как форма проявления тотипотентности растительной клетки в условиях *in vitro* (Horstman et al., 2017; Feher, 2019).

Заметим, что соматический эмбриогенез в отдельных случаях выявлен и в условиях *in vivo*, например, при вивипарии (Батыгина и др., 2006), адвентивной эмбрионии и апомиксисе (Hand et al., 2016) и иных случаях (Kalinowska et al., 2019), однако анализ этого биологического феномена не входит в задачи данного обзора.

Феномен соматического эмбриогенеза *in vitro* лежит в основе ряда прикладных методов биотехнологии растений (Митрофанова, 2009; Игнатова, 2011; Круглова, Сельдимирова, 2011; Круглова, 2012; Сатарова и др., 2013; Сельдимирова, Круглова, 2014б; Somatic Embryogenesis..., 2016; Основы биотехнологии ..., 2017; Зинатуллина, 2019). Несмотря на то, что практическое применение соматического эмбриогенеза сопряжено с возникновением соматических мутаций, стабильных модификаций хроматина (De-la-Peña et al., 2015), а в некоторых случаях – апоптозом клеток (Smertenko, Bozhkov, 2014), такие биотехнологии расцениваются как перспективные, особенно при размножении *in vitro* растений с длительным репродуктивным циклом или низким выходом семян в естественных условиях.

Большой интерес вызывают вопросы регуляции соматического эмбриогенеза растений *in vitro* и особенно роли в этом процессе эндогенных гормонов как основных регуляторов взаимодействия клеток, тканей и органов в ходе всего онтогенеза растений. Важно при этом дать оценку регуляторов соматического эмбриогенеза у хлебных злаков как коммерчески ценной группы растений.

Цель данного обзора – дать оценку роли некоторых эндогенных факторов, участвующих в регуляции самых ранних этапов онтогенеза злаков в ходе соматического эмбриогенеза в условиях *in vitro*.

ОБЩИЕ ВОПРОСЫ ИЗУЧЕНИЯ СОМАТИЧЕСКОГО ЭМБРИОГЕНЕЗА *IN VITRO* РАСТЕНИЙ

Соматический эмбриогенез *in vitro* у растений был впервые обнаружен в 1958 г. независимо F. Steward и J. Reinert при изучении морфогенеза в суспензионной культуре паренхимных клеток моркови *Daucus carota* L. (Somatic embryogenesis ..., 2016). За прошедшие годы этот биологический феномен как проявление тотипотентности клеток выявлен и изучен у более чем 200 видов растений из различных таксонов, при этом показано, что образование соматических зародышей в условиях *in vitro* возможно на всех этапах онтогенеза и из различных органов растений.

Соматический эмбриогенез расценивается и как эмбрионидогения – тип бесполой (в широком смысле слова, вегетативной) репродукции растений *in vivo* и *in vitro*, элементарной структурной единицей которой является эмбрионид (Батыгина, 2014).

Ещё в ранних исследованиях этого феномена выявлены два пути соматического эмбриогенеза *in vitro*. Прямой путь состоит в формировании и развитии соматических зародышей из детерминированных к соматическому эмбриогенезу эмбрионных клеток эксплантов, тогда как непрямой (у некоторых авторов: косвенный) путь связан

с образованием соматических зародышей из клеток предварительно полученных эмбриогенных каллусов, а также из суспензионных культур, полученных из таких каллусов (Круглова и др., 2001; Feher et al., 2003; Namasivayam, 2007; Круглова, Сельдимирова, 2010, 2011; Feher, 2015; Horstman et al., 2017; Круглова и др., 2018б,г; Kruglova et al., 2018a,b; Liu et al., 2018; Lowe et al., 2018; Feher, 2019; Сельдимирова и др., 2019; Seldimirova et al., 2019a; Зинатуллина, 2020; Круглова, Сельдимирова, 2020; Godel-Jedrychowska et al., 2020; Круглова и др., 2020; Kruglova et al., 2020b; Meira et al., 2020).

Зародыши, сформировавшиеся как прямым, так и непрямым путём соматического эмбриогенеза, морфологически схожи, однако различаются на уровне генома: не прямой путь ведет к соматическим вариациям в силу более длительного периода культивирования *in vitro* (Horstman et al., 2017).

Соматические зародыши могут также использоваться для индуцирования нового «раунда» соматического эмбриогенеза *in vitro*, называемого вторичным соматическим эмбриогенезом, что не наблюдается при зиготическом эмбриогенезе *in vivo*. Вторичные соматические зародыши могут быть индуцированы непосредственно из первичных зародышей напрямую или косвенно, после образования эмбриогенного каллуса (Horstman et al., 2017). Это позволяет расширить спектр использования соматических зародышей в биотехнологических исследованиях.

В отличие от непрерывного процесса зиготического эмбриогенеза *in vivo*, процесс соматического эмбриогенеза *in vitro* условно рядом авторов делится на две отдельные фазы: индукцию и экспрессию. Во время фазы индукции дифференцированные соматические клетки приобретают эмбриогенную компетентность, в фазе экспрессии такие клетки проявляют свою эмбриогенную компетентность и дифференцируются с формированием соматических зародышей (Namasivayam, 2007).

Высказана и другая точка зрения на периодизацию соматического эмбриогенеза растений. Развитие соматического зародыша *in vitro* и зиготического *in vivo* рассматривается как проявление параллельных программ развития, во время которых инициальные клетки, приобретая эмбриогенную «судьбу», развиваются в зрелые зародыши. При этом и в том, и в другом случае развитие зародыша можно разделить на две фазы: фазу морфогенеза, в которой устанавливается основной план тела зародыша, и фазу созревания (Harada et al., 2010). Иначе говоря, соматические зародыши *in vitro* следуют тем же закономерностям развития, что и зиготические зародыши *in vivo*. Такое сходство в развитии соматических и зиготических зародышей дает основание расценивать феномен соматического эмбриогенеза *in vitro* в качестве модели для изучения зиготического эмбриогенеза *in vivo* как покрытосеменных, так и голоосеменных растений (Feher et al., 2003; Harada et al., 2010; Smertenko, Bozhkov, 2014; Loyola-Vargas, Ochoa-Alejo, 2016; Trontin et al., 2016; Feher, 2019).

Отдельное место в системе соматического эмбриогенеза *in vitro* следует отвести эмбриоидогенезу в культуре *in vitro* пыльников, когда эмбриоид берёт начало от гаплоидной клетки пыльника, как правило, микроспоры (Soriano et al., 2013; Dong et al., 2016; Orłowska et al., 2019; Sahoo et al., 2019), в данном случае, возможно, играющей роль стволовой клетки (Батыгина, 2014). Изучению эмбриоидогенеза как пути морфогенеза *in vitro* в изолированных пыльниках пшеницы посвящены многолетние экспериментальные исследования сотрудников лаборатории физиологии растений УИБ УФИЦ РАН в сотрудничестве с коллегами из лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии БИН РАН. Исследователями проведено детальное изучение развития эмбриоидов, полученных в культуре *in vitro* пыльников пшеницы в ходе «непрямого» (Сельдимирова, Круглова, 2013;

Seldimirova, Kruglova, 2013) и «прямого» (Круглова и др., 2001; Сельдимирова, Галин, 2013; Сельдимирова и др., 2016, 2018б; Seldimirova et al., 2016) соматического эмбриогенеза этого злака в сравнении с его зиготическим эмбриогенезом (Титова и др., 2016; Titova et al., 2016; Сельдимирова и др., 2017; Seldimirova et al., 2017). Обобщения результатов этих исследований, в том числе с анализом выделения андроклинии как нетрадиционной системы размножения пшеницы *in vitro*, приведены в монографиях и обзорах этих авторов (Круглова и др., 2000; Круглова, 2002; Круглова и др., 2005; Батыгина и др., 2010; Круглова, Сельдимирова, 2010, 2011; Сельдимирова, Круглова, 2014; Seldimirova, Kruglova, 2015; Основы биотехнологии., 2017; Зинатуллина, 2019; Круглова, 2019).

Способность к формированию соматических зародышей в культуре *in vitro* рассматривается главным образом как свойство генотипа, хотя многочисленными исследованиями на примере различных растений выявлено, что эффективность соматического эмбриогенеза зависит от воздействия ряда стрессовых факторов (Круглова, Батыгина, 2001; Круглова, Горбунова, 2001; Gaj, 2004, 2016; Feher, 2015, 2019; Ochatt, Revilla, 2016; Horstman et al., 2017; Круглова, 2019). Однако особое значение в индукции соматического эмбриогенеза *in vitro* придаётся фитогормонам.

РЕГУЛЯЦИЯ СОМАТИЧЕСКОГО ЭМБРИОГЕНЕЗА *IN VITRO* ЗЛАКОВ

Многочисленными исследованиями начиная с середины 1950-х гг. хорошо выявлена ведущая роль эндогенных гормонов в многокомпонентной системе развития растений (Plant Hormones .., 2010; Медведев, Шарова, 2011; Maury et al., 2019; Jogawat et al., 2021). Большое внимание при этом уделяется гормональной регуляции постэмбрионального развития растений – покоя и прорастания семян, роста и развития проростков, формирования и развития побега и корня (например, Обручева, 2014; Miransaria, Smithc, 2014). В то же время в литературе представлено немало сведений о результатах исследований гормонального статуса развивающихся зиготических зародышей *in vivo*, т.е. действию и взаимодействию эндогенных гормонов на самых ранних этапах онтогенеза растений.

Хорошо установлено, что в ходе зиготического эмбриогенеза растений *in vivo* постепенно формируется собственная система гормонов, активно участвующих в регуляции всех процессов роста и развития зародышей. Основную роль в такой регуляции играют ключевые гормоны морфогенеза растений – ауксины, ускоряющие рост клеток, цитокинины, ускоряющие деления клеток, абсцизины (главным образом АБК), тормозящие эти процессы. Этот вопрос активно изучается при анализе всех последовательных стадий эмбриогенеза двудольных, особенно – модельного растения *Arabidopsis thaliana*. Установлено, например, что градиент ауксина способствует формированию апикально-базальной оси в зародыше растений, а правильный порядок и поддержание локальной аккумуляции ауксина влияет на ход эмбриогенеза в целом (Творогова, Лутова, 2018). Большое внимание уделяется молекулярно-биологическим исследованиям генов, контролирующих гормональную регуляцию эмбриогенеза, выявленным также главным образом на примере *Arabidopsis thaliana* (Smit et al., 2020; Tian et al., 2020).

Исследования роли гормонов в зиготическом эмбриогенезе *in vivo* однодольных растений включая злаки не так многочисленны и отражены в единичных обзорах (Круглова и др., 2019; Kruglova et al., 2020a). Основное внимание авторы также уделяют ауксинам, цитокининам и АБК (Zhang et al., 2016; Сельдимирова и др., 2018a; Czajkowska et al., 2019; Wang et al., 2019). Так, выявлена иммуногистологическая локализация ауксина ИУК

в клетках зародышей пшеницы на всех этапах эмбриогенеза, начиная с самых ранних; при этом наиболее интенсивное окрашивание на ИУК отмечено в клетках апикальной части зародыша в фазе бластомеризации, в развивающихся органах в начале фазы органогенеза, в клетках колеоризы и нижней части щитка в конце фазы органогенеза, в клетках колеоризы в сформированном зародыше, в клетках формирующихся сосудов и растущих органов (побегов и корней) при постэмбриональном развитии (Сельдимирова и др., 2017). Роль АБК, как и у двудольных растений, выявлена преимущественно в позднем зиготическом эмбриогенезе злаков, при переходе зрелой зерновки в стадию покоя (Сельдимирова и др., 2018a; Seldimirova et al., 2019a).

Интересна и важна проблема выявления совместного действия различных гормонов при тех или иных событиях в ходе онтогенеза растений. В то же время данные о возможной сопряженности содержания различных гормонов в процессе зиготического эмбриогенеза растений немногочисленны. Пары АБК/цитокинины и АБК/ауксины рассматриваются, как правило, с позиции их антагонистического взаимодействия (Веселов и др., 2017). Это мнение подтверждается, например, данными определения содержания ауксина ИУК, цитокининов и АБК в развивающихся зерновках ячменя и его АБК-дефицитного мутанта: у мутанта пониженное содержание АБК коррелирует с повышенным содержанием ИУК и цитокининов (Сельдимирова и др., 2018a). В целом, такого рода комплексные исследования несомненно перспективны для более полного понимания роли взаимодействия гормонов в регуляции формирования, роста и созревания зиготических зародышей *in vitro*.

В результате многочисленных исследований установлена стимулирующая роль эндогенных гормонов и в соматическом эмбриогенезе *in vitro*, главным образом двудольных, включая регуляцию экспрессии генов, кодирующих этот процесс (Harada et al., 2010; Feher, 2015; Altamura et al., 2016; Winkelmann, 2016; Horstman et al., 2017; Radoeva et al., 2020). Изучению же гормонального контроля соматического эмбриогенеза *in vitro* однодольных, в том числе злаков, посвящено сравнительно немного работ (например, Сельдимирова и др., 2019; Seldimirova et al., 2019b; Dziurka et al., 2019).

В целом постулируется, что индукция соматического эмбриогенеза *in vitro* как у двудольных, так и однодольных является физиологической функцией, как правило, экзогенных ауксинов и особенно – синтетического ауксина 2,4-Д (Harada et al., 2010; Feher, 2015; Horstman et al., 2017; Круглова, 2019; Meira et al., 2020). Исследованиями, выполненными на пшенице, показана принципиальная важность в такой индукции баланса между генотипически обусловленным содержанием эндогенных и концентрацией вносимых в культуральную среду экзогенных ауксинов (Круглова и др., 2005; Батыгина и др., 2010; Круглова, Сельдимирова, 2011; Сельдимирова, Круглова, 2015; Основы биотехнологии..., 2017; Сельдимирова и др., 2018a; Круглова, 2019).

Анализ результатов экспериментов с изолированными зиготическими и соматическими зародышами злаков в культуре *in vitro* (Forestan et al., 2010; Титова и др., 2016; Titova et al., 2016; Zhang et al., 2016) подтверждает важную роль ауксина на всех этапах развития как зиготических, так и соматических зародышей, особенно при становлении их билатеральной симметрии. Эти данные подчеркивают ключевую роль ауксинов во всех морфогенетических процессах растений.

Механизм, лежащий в основе действия ауксинов при индукции соматического эмбриогенеза *in vitro*, неизвестен, однако высказано предположение, что 2,4-Д индуцирует биосинтез эндогенных ауксинов, которые важны при переходе клеток эксплантов к проявлению эмбрионной компетентности включая формирование соматических

зародышей (Feher, 2015). Кроме того, можно провести аналогию с механизмом индуцирующего действия ауксина при культивировании *in vitro* корневых эксплантов *Arabidopsis* на индукционной среде с повышенной концентрацией этого гормона. Установлено, что с помощью трансмембранных PIN-белков ауксин проникает в некоторые клетки перидермы корня (авторы не указывают, по какому принципу “выбираются” клетки; скорее всего, при этом проявляется позиционная информация и/или действие эндогенных сигналов. – *Авт.*) и накапливается в них. Именно такие клетки с локальным максимумом ауксина и сопутствующей локальной активацией ауксиновых ответов, контролируемых носителями притока/оттока ауксина, начинают делиться *in vitro*. Показано, что и в этом случае эффективнее использовать именно синтетические ауксины, которые не транспортируются из клеток PIN-белками и, в отличие от природных ауксинов, очень слабо метаболизируются и способны входить в клетки независимо от AUX/LAX-носителей ауксинов (Chen et al., 2016).

Установлено также, что одним из фитогормонов, участвующих в процессах как при соматическом эмбриогенезе, так и в целом в культуре *in vitro*, является АБК (Круглова и др., 2018а,в). В условиях *in vitro* роль АБК как гормона стресса трудно переоценить. Действительно, экспланты, отделенные от донорного (материнского) растения, переносятся в условия *in vitro* на синтетические среды, содержащие, как правило, нефизиологические концентрации регуляторов роста, органических и неорганических компонентов, что приводит к созданию значительных стрессов для них (Ochatt, Revilla, 2016). Высказано мнение, что такой стресс запускает действие транскрипционных факторов, способствующих переходу клеток эксплантов к изменению программы развития *in vitro* (Duarte-Ake et al., 2019).

В индукции и протекании соматического эмбриогенеза *in vitro* у различных растений выявлена роль иных гормонов и регуляторов роста растений, например, цитокинины и этилен (Mendez-Hernandez et al., 2019), НУК, БАП и ТДЗ (Saeed et al., 2019), ТИВА и салициловая кислота (Grzyb et al., 2018), пиклорам (Meira et al., 2020), однако их участие в этих процессах, по-видимому, не так значительно в сравнении с ауксинами и АБК.

В целом, хорошо установлено, что эндогенные гормоны участвуют в событиях морфогенетических процессов, ведущих к формированию зиготических/соматических зародышей и в собственно процессах зиготического/соматического эмбриогенеза растений.

Этот вопрос тесно связан со становлением автономности (Круглова и др., 2020; Kruglova et al., 2020b) как особого структурно-функционального состояния развивающегося зародыша, как зиготического, так и соматического, отражающего его способность к саморегуляции и проявляющегося в способности завершить нормальный эмбриогенез вне материнского организма, в том числе и без участия материнских гормонов. Автономность зародыша рассматривается как один из этапов автономизации онтогенеза, с которого зародыш (новый спорофит) переходит на относительно самостоятельный путь развития. Становление автономности зародыша – сложный многоступенчатый процесс. Предложено различать полную и относительную автономность зиготического зародыша растений. Полная автономность достигается по завершении прорастания семени и образования проростка, когда прекращаются все структурные и функциональные связи зародыша с материнским организмом. Относительную автономность зародыш приобретает, когда становится независимым от ряда физиологических и биохимических факторов материнского организма (Батыгина, 2014). Стадия относительной автономности зародыша для растений разных таксонов различна, поскольку определяется в основном разнообразием

структур материнского организма, которые окружают зародыш и обуславливают как специфику его строения и развития, так и особенности формирования проростка и растения в целом. Экспериментально выявлено, что у пшеницы это – стадия сформированного зародыша со всеми присущими злакам органами (Круглова, 2014).

Автономный зиготический и соматический зародыш должен характеризоваться определенным уровнем эндогенных гормонов, обеспечивающих в сочетании с другими веществами его дальнейшее нормальное развитие. В литературе представлены работы, посвященные выявлению эндогенных гормонов в развивающихся зиготических зародышах разных видов растений (см выше), однако без связи с проблемой автономности. В то же время выявление уровня эндогенных гормонов как зиготического, так и соматического зародышей в стадии автономности, начиная с которой зародыш способен завершить эмбриогенез вне материнского организма с формированием полноценного растения, представляет значительный интерес с позиций исследования функционального взаимодействия эндогенных гормонов в процессах эмбрионального развития растений.

Помимо важнейшей роли эндогенных гормонов, особенно сбалансированных с концентрацией экзогенных гормонов, исследователями анализируются и другие факторы индукции и регуляции соматического эмбриогенеза *in vitro* у различных растений, например, действие гормон-индуцированных генов и специфических белков (Yang, Zhang, 2010), транскрипционные и эпигенетические факторы (Mendez-Hernandez et al., 2019). Однако такого рода исследования сравнительно малочисленны.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Зиготический *in vivo* и соматический *in vitro* эмбриогенез представляют собой параллельные программы развития, в которых инициальные тотипотентные клетки приобретают эмбриогенную клеточную «судьбу» и развиваются в зрелые зародыши/эмбриониды, дающие начало полноценным растениям/регенерантам. Роль ведущих гормонов морфогенеза (ауксины, цитокинины, АБК) в регуляции тех или иных процессов как в зиготическом *in vivo*, так и в соматическом *in vitro* эмбриогенезе растений хорошо установлена. Имеющиеся данные важны при теоретическом исследовании взаимодействия гормонов в системе развивающегося растения *in vivo* и регенеранта *in vitro*, а также при моделировании систем *in vitro* для изучения сложнейшего биологического феномена – зиготического эмбриогенеза растений *in vivo*. Значение этих данных несомненно и при разработке некоторых прикладных аспектов биотехнологических исследований растений, таких как получение регенерантов через этапы прямого/непрямого формирования соматических зародышей – эмбрионидов, а также эмбриокультуры *in vitro* – культивировании разновозрастных (включая автономные) зиготических зародышей с дальнейшим формированием из них полноценных регенерантов.

Сравнение соматического эмбриогенеза *in vitro* с аналогичными событиями при зиготическом эмбриогенезе *in vivo* подтверждает правомочность принципа универсальности процессов морфогенеза *in vivo* и *in vitro* (Батыгина, 2014).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Батыгина Т.Б. Биология развития растений. СПб.: Изд-во ДЕАН, 2014. 764 с.
2. Батыгина Т.Б., Брагина Е.А., Ересковский А.В. и др. Живорождение у растений и животных. СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2006. 134 с.
3. Батыгина Т.Б., Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю. и др. От микроспоры – к сорту. М.: Наука, 2010. 174 с.
4. Веселов Д.С., Кудоярова Г.Р., Кудрякова Н.В. и др. Роль цитокининов в стресс-устойчивости растений // Физиол. раст. 2017. Т. 64. № 1. С. 19–32. DOI: [10.7868/S001533031701016X](https://doi.org/10.7868/S001533031701016X)
5. Зинатуллина А.Е. Феномен гемморизогенеза как типа органогенеза *in vitro* в биотехнологических исследованиях хлебных злаков // Экобиотех. 2019. Т. 2. № 2. С. 116–127. DOI: [10.31163/2618-964X-2019-2-2-116-127](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2019-2-2-116-127)
6. Зинатуллина А.Е. Цитофизиологические особенности контрастных типов каллусов *in vitro* // Успехи соврем. биол. 2020. Т. 140. № 2. С. 1–12. DOI: [10.31857/S0042132420020040](https://doi.org/10.31857/S0042132420020040)
7. Игнатова С.А. Клеточные технологии в растениеводстве, генетике и селекции возделываемых растений: задачи, возможности, разработки систем *in vitro*. Одесса: Астропринт, 2011. 224 с.
8. Круглова Н.Н. Микроспора злаков как модельная система для изучения путей морфогенеза: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2002. 48 с.
9. Круглова Н.Н. Оптимизация биотехнологии получения растений пшеницы в культуре *in vitro* // Изв. Уфимского науч. центра РАН. 2012. № 3. С. 57–61.
10. Круглова Н.Н. Выявление автономности зародыша пшеницы как этап разработки экспресс-диагностической биотехнологии получения засухоустойчивых образцов // Пермский агр. вестн. 2014. № 1 (5). С. 38–43.
11. Круглова Н.Н. Инновационная биотехнология андроклиной гаплоидии пшеницы на основе комплекса эмбриологических и цитофизиологических данных // Экобиотех. 2019. Т. 2. № 3. С. 234–245. DOI: [10.31163/2618-964X-2019-2-3-234-245](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2019-2-3-234-245)
12. Круглова Н.Н., Батыгина Т.Б. Стресс как фактор индукции андроклинии у злаков. Компетентный объект стрессового воздействия // Успехи соврем. биол. 2001. Т. 121. № 1. С. 67–78.
13. Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю. Стресс как фактор индукции андроклинии у злаков. Стресс-реакция *in situ* компетентных спорогенных клеток пыльника // Успехи соврем. биол. 2001. Т. 121. № 4. С. 378–387.
14. Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю., Абрамов С.Н. и др. Андрогенные эмбриониды и каллусы пшеницы: данные сканирующей электронной микроскопии // Изв. РАН. Серия биол. 2001. № 2. С. 191–197.
15. Круглова Н.Н., Батыгина Т.Б., Горбунова В.Ю. и др. Эмбриологические основы андроклинии пшеницы. М.: Наука, 2005. 99 с.
16. Круглова Н.Н., Батыгина Т.Б., Сельдимирова О.А. Морфогенетический потенциал спорогенных клеток пыльника злаков // Успехи соврем. биол. 2000. Т. 120. Вып. 5. С. 490–500.
17. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Морфогенез в андроклинных каллусах злаков: цитогистологические особенности // Успехи соврем. биол. 2010. Т. 130. № 3. С. 247–257.
18. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Регенерация пшеницы *in vitro* и *ex vitro*: цитогистологические аспекты. Уфа: Гилем, 2011. 124 с.
19. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Система «зародыш *in planta*–каллус *in vitro*»: цитофизиологические аспекты (на примере пшеницы) // Биомика. 2020. Т. 12. № 2. С. 180–189. DOI: [10.31301/2221-6197.bmcs.2020-8](https://doi.org/10.31301/2221-6197.bmcs.2020-8)

20. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. и др. Абсцизовая кислота в системах культуры *in vitro* эксплантов // Изв. Уфимского науч. центра РАН. 2018а. № 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)
21. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. Каллус как модельная система для исследования стресс-устойчивости растений к абиотическим факторам (на примере злаков) // Успехи соврем. биол. 2018б. Т. 138. № 3. С. 283–293. DOI: [10.7868/S0042132418030067](https://doi.org/10.7868/S0042132418030067)
22. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. и др. Участие абсцизовой кислоты в стимулировании соматического эмбриогенеза растений *in vitro* // Успехи соврем. биол. 2018в. Т. 138. № 5. С. 516–528. DOI: [10.7868/S0042132418050083](https://doi.org/10.7868/S0042132418050083)
23. 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)
24. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. Структурные особенности и гормональная регуляция зиготического эмбриогенеза злаков // Успехи современной биологии. 2019. Т. 139. № 4. С. 326–337. DOI: [10.1134/S0042132419040057](https://doi.org/10.1134/S0042132419040057)
25. Круглова Н.Н., Титова Г.Е., Сельдимирова О.А. и др. Зародыш цветковых растений в критическую стадию относительной автономности эмбриогенеза (на примере злаков) // Онтогенез. 2020. Т. 51. № 1. С. 3–18. DOI: [10.31857/S0475145020010024](https://doi.org/10.31857/S0475145020010024)
26. Медведев С.С., Шарова Е.И. Биология развития растений. В 2-х т. Т. 1. Начала биологии развития растений. Фитогормоны. СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2011. 253 с.
27. Митрофанова И.В. Соматический эмбриогенез как система *in vitro* размножения культурных растений // Физиол. биохим. культ. раст. 2009. Т. 41. № 6. С. 496–509.
28. Обручева Н.В. Гормональная регуляция в онтогенезе плодов у растений // Онтогенез. 2014. Т. 45. № 1. С. 14–27.
29. Основы биотехнологии растений / Б.Р. Кулуев, Н.Н. Круглова, А.А. Зарипова, Р.Г. Фархутдинов. Уфа: РИЦ БашГУ, 2017. 244 с.
30. Сатарова Т.Н., Черчель В.Ю., Черенков А.В. Кукуруза: биотехнологические и селекционные аспекты гаплоидии. Днепропетровск: Новая идеология, 2013. 552 с.
31. Сельдимирова О.А., Галин И.Р. Цито-гистологический анализ особенностей морфогенеза полиэмбриоидов в культуре *in vitro* пыльников пшеницы // Вестник БГАУ. 2013. № 1. С. 39–41.
32. Сельдимирова О.А., Галин И.Р., Круглова Н.Н. и др. Распределение ИУК и АБК в развивающихся зародышах пшеницы *in vivo* // Изв. Уфимского науч. центра РАН. 2017. № 3 (I). С. 114–118.
33. Сельдимирова О.А., Галин И.Р., Круглова Н.Н. и др. Эмбриоидогенная способность каллусов пшеницы и ячменя *in vitro* определяется балансом содержания эндогенных фитогормонов // Биомика. 2018а. Т. 10. № 4. С. 381–386. DOI: [10.31301/2221-6197.bmcs.2018-49](https://doi.org/10.31301/2221-6197.bmcs.2018-49)
34. Сельдимирова О.А., Галин И.Р., Кудоярова Г.Р. и др. Влияние АБК на созревание зародышей ячменя *in vivo*: результаты изучения дефицитного по АБК мутанта // Экобиотех. 2018б. Т. 1. № 4. С. 177–185. DOI: [10.31163/2618-964X-2018-1-4-177-185](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2018-1-4-177-185)
35. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н. Особенности начальных этапов эмбриоидогенеза *in vitro* в каллусах различного происхождения // Изв. РАН. Серия биол. 2013. Т. 40. № 5. С. 565–573.
36. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н. Андроклиный эмбриоидогенез *in vitro* злаков // Успехи соврем. биол. 2014а. Т. 134. № 5. С. 476–487.

37. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н. Формирование полиэмбриоидов в культуре *in vitro* как этап биотехнологии клонирования пшеницы // Изв. Уфимского науч. центра РАН. 2014б. № 1. С. 22–26.
38. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н. Баланс эндогенных и экзогенных гормонов и пути морфогенеза в андроклинических каллусах пшеницы *in vitro* // Изв. Уфимского науч. центра РАН. 2015. № 1. С. 35–39.
39. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н., Галин И.Р. и др. Сравнительная оценка уровня ИУК, АБК и цитокининов в эмбриогенезе *in vivo* ячменя сорта Steptoe и его АБК-дефицитного мутанта AZ34 // Экобиотех. 2018а. Т. 1. № 3. С. 134–142. DOI: [10.3163/2618-964X-2018-1-3-134-142](https://doi.org/10.3163/2618-964X-2018-1-3-134-142)
40. 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)
41. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н., Титова Г.Е. и др. Сравнительный ультраструктурный анализ формирующихся микроспориальных эмбриоидов *in vitro* и зиготических зародышей *in vivo* пшеницы как основа понимания цитофизиологических аспектов их развития // Онтогенез. 2017. Т. 48. № 3. С. 220–233. DOI: [10.7868/S0475145017030119](https://doi.org/10.7868/S0475145017030119)
42. Сельдимирова О.А., Кудоярова Г.Р., Круглова Н.Н. и др. Способность к соматическому эмбриогенезу *in vitro* в каллусах пшеницы и ячменя определяется балансом содержания в них ИУК и АБК // Онтогенез. 2019. Т. 50. № 3. С. 181–193. DOI: [10.1134/S0475145019030054](https://doi.org/10.1134/S0475145019030054)
43. Сельдимирова О.А., Титова Г.Е., Круглова Н.Н. Комплексный морфолого-гистологический подход к изучению морфогенных структур в культуре *in vitro* пыльников пшеницы // Изв. РАН. Серия биол. 2016. Т. 43. № 2. С. 155–161.
44. Творогова В.Е., Лутова Л.А. Генетическая регуляция зиготического эмбриогенеза у покрытосеменных растений // Физиол. раст. 2018. Т. 65. № 1. С. 3–17. DOI: [10.7868/S0015330318010013](https://doi.org/10.7868/S0015330318010013)
45. Титова Г.Е., Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н. и др. 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)
46. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3: Системы репродукции / Батыгина Т.Б. (ред.). СПб.: Мир и семья, 2000. 639 с.
47. Altamura M.M., Della Rovere F., Fattorini L. et al. Recent advances on genetic and physiological bases of *in vitro* somatic embryo formation // Germana M.A., Lambardi M. (eds). *In Vitro embryogenesis in higher plants*. New York: Springer, 2016. P. 47–85. DOI: [10.1007/978-1-4939-3061-6_3](https://doi.org/10.1007/978-1-4939-3061-6_3)
48. Chen L., Tong J., Xiao L. et al. YUCCA-mediated auxin biogenesis is required for cell fate transition occurring during *de novo* root organogenesis in *Arabidopsis* // J. Exp. Bot. 2016. V. 67. P. 4273–4284. DOI: [10.1093/jxb/erw213](https://doi.org/10.1093/jxb/erw213)
49. Czajkowska B.I., Finlay C.M., Jones G. et al. Diversity of a cytokinin dehydrogenase gene in wild and cultivated barley // PLoS One. 2019. V. 14. DOI: [10.1371/journal.pone.0225899](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0225899)
50. De-la-Pena C., Nic-Can G.I., Galaz-Avalos R.M. et al. The role of chromatin modifications in somatic embryogenesis in plants // Front. Plant Sci. 2015. V. 6. P. 635–649. DOI: [10.3389/fpls.2015.00635](https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00635)
51. Dong Y.O., Zhao W.X., Li X.C. et al. Androgenesis, gynogenesis, and parthenogenesis haploids in cucurbit species // Plant Cell Repts. 2016. V. 35. P. 1991–2019. DOI: [10.1007/s00299-016-2018-7](https://doi.org/10.1007/s00299-016-2018-7)

52. Duarte-Ake F., Nic-Can G., De-la-Peca C. Chapter 13. Somatic Embryogenesis: Polycomb Complexes Control Cell-to-Embryo Transition // *Epigenetics in Plants of Agronomic Importance: Fundamentals and Applications*. Springer Nature Switzerland AG, 2019. P. 339–354. DOI: [10.1007/978-3-030-14760-0_13](https://doi.org/10.1007/978-3-030-14760-0_13)
53. Dziurka K., Dziurka M., Warchol M. et al. Endogenous phytohormone profile during oat (*Avena sativa* L.) haploid embryo development // *In Vitro Cell Dev. Biol. Plant*. 2019. V. 55. P. 221–229. DOI: [10.1007/s11627-019-09967-5](https://doi.org/10.1007/s11627-019-09967-5)
54. Feher A. Somatic embryogenesis – stress-induced remodeling of plant cell fate // *Biochim. et Biophys. Acta*. 2015. V. 1849. P. 385–402. DOI: [10.1016/j.bbagr.2014.07.005](https://doi.org/10.1016/j.bbagr.2014.07.005)
55. Feher A. Callus, Dedifferentiation, Totipotency, Somatic Embryogenesis: What These Terms Mean in the Era of Molecular Plant Biology? // *Front. Plant Sci*. 2019. V. 26. DOI: [10.3389/fpls.2019.00536](https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00536)
56. Feher A., Pasternak T.P., Dudits D. Transition of somatic plant cells to an embryogenic state // *Plant Cell Tissue Organ Cult*. 2003. V. 74. P. 201–228. DOI: [10.1023/A:1024033216561](https://doi.org/10.1023/A:1024033216561)
57. Forestan C., Meda S., Varotto S. ZmPIN1-mediated auxin transport is related to cellular differentiation during maize embryogenesis and endosperm development // *Plant Physiol*. 2010. V. 152. P. 1373–1390. DOI: [10.1104/pp.109.150193](https://doi.org/10.1104/pp.109.150193)
58. Gaj M.D. Factors influencing somatic embryogenesis induction and plant regeneration with particular reference to *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. // *Plant Growth Regul*. 2004. V. 43. P. 27–47. DOI: [10.1023/B:GROW.0000038275.29262.fb](https://doi.org/10.1023/B:GROW.0000038275.29262.fb)
59. Gaj M.D. Somatic Embryogenesis and Plant Regeneration in the Culture of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Immature Zygotic Embryos // *In Vitro embryogenesis in higher plants / Germana M.A., Lambardi M. (eds)*. New York: Springer, 2016. P. 257–265. DOI: [10.1007/978-1-61737-988-8_18](https://doi.org/10.1007/978-1-61737-988-8_18)
60. Godel-Jedrychowska K., Kulinska-Lukaszek K., Horstman A. et al. Symplasmic Isolation Marks Cell Fate Changes During Somatic Embryogenesis // *J. Exp. Bot*. 2020. DOI: [10.1093/jxb/eraa041](https://doi.org/10.1093/jxb/eraa041)
61. Grzyb M., Kalandyk A., Mikula A. Effect of TIBA, fluridone and salicylic acid on somatic embryogenesis and endogenous hormone and sugar contents in the tree fern *Cyathea delgadii* Sternb. // *Acta Physiol. Plant*. 2018. V. 40. No. 1. DOI: [10.1007/s11738-017-2577-4](https://doi.org/10.1007/s11738-017-2577-4)
62. Hand M.L., de Vries S., Koltunow A.M. A Comparison of In Vitro and In Vivo Asexual Embryogenesis // *Methods Mol. Biol*. 2016. V. 1359. P. 3–23. DOI: [10.1007/978-1-4939-3061-6_1](https://doi.org/10.1007/978-1-4939-3061-6_1)
63. Harada J.J., Belmonte M.F., Kwong R.W. *Plant Embryogenesis (Zygotic and Somatic)* // Chichester: LS. John Wiley & Sons Ltd, 2010. DOI: [10.1002/9780470015902.a0002042.pub2](https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0002042.pub2)
64. Horstman A., Bemer M., Boutilier K. A transcriptional view on somatic embryogenesis // *Regeneration*. 2017. V. 4. P. 201–216. DOI: [10.1002/reg2.91](https://doi.org/10.1002/reg2.91)
65. *In Vitro embryogenesis in higher plants / Germana M.A., Lambardi M. (eds)*. New York: Springer, 2016. 559 p.
66. Jogawat A., Yadav B., Chhaya et al. Crosstalk between phytohormones and secondary metabolites in the drought stress tolerance of crop plants: A review // *Physiol. Plant*. 2021. DOI: [10.1111/ppl.13328](https://doi.org/10.1111/ppl.13328)
67. Kalinowska K., Chamas S., Unkel K. et al. State-of-the-art and novel developments of in vivo haploid technologies // *Theor. Appl. Genet*. 2019. V. 132. P. 593–605. DOI: [10.1007/s00122-018-3261-9](https://doi.org/10.1007/s00122-018-3261-9)
68. Kруглова 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. Bul. Rev*. 2018a. V. 8. P. 518–526. DOI: [10.1134/S2079086418060063](https://doi.org/10.1134/S2079086418060063)

69. *Kruglova N.N., Titova G.E., Seldimirova O.A.* Callusogenesis as an *in vitro* Morphogenesis Pathway in Cereals // Russ. J. Dev. Biol. 2018b. V. 49. P. 245–259. DOI: [10.1134/S106236041805003X](https://doi.org/10.1134/S106236041805003X)
70. *Kruglova N.N., Seldimirova O.A., Zinatullina A.E.* Structural features and hormonal regulation of the zygotic embryogenesis in cereals // Biol. Bul. Rev. 2020a. V. 10. P. 115–126. DOI: [10.1134/S2079086420020048](https://doi.org/10.1134/S2079086420020048)
71. *Kruglova N.N., Titova G.E., Seldimirova O.A. et al.* Embryo of Flowering Plants as the Critical Stage of Embryogenesis relative Autonomy (by Example of Cereals) // Russ. J. Dev. Biol. 2020b. V. 51. No. 1. P. 1–15. DOI: [10.1134/S1062360420010026](https://doi.org/10.1134/S1062360420010026)
72. *Liu B., Shan X., Wu Y. et al.* iTRAQ-Based Quantitative Proteomic Analysis of Embryogenic and Non-embryogenic Calli Derived from a Maize (*Zea mays* L.) Inbred Line Y423 // Int. J. Mol. Sci. 2018. V. 19. DOI: [10.3390/ijms19124004](https://doi.org/10.3390/ijms19124004)
73. *Lowe K., La Rota M., Hoerster G. et al.* Rapid genotype “independent” *Zea mays* L. (maize) transformation via direct somatic embryogenesis // *In Vitro Cell Dev. Biol. Plant.* 2018. V. 28. P. 1998–2015. DOI: [10.1007/s11627-018-9905-2](https://doi.org/10.1007/s11627-018-9905-2)
74. *Loyola-Vargas V.M., Ochoa-Alejo N.* Somatic Embryogenesis. An Overview // Loyola-Vargas V., Ochoa-Alejo N. (eds). *Somatic Embryogenesis: Fundamental Aspects and Applications*. Cham: Springer, 2016. P. 1–8. DOI: [10.1007/978-3-319-33705-0_1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-33705-0_1)
75. *Maury S., Sow M.D., Le Gac A.-L. et al.* Phytohormone and Chromatin Crosstalk: The Missing Link For Developmental Plasticity? // *Front. Plant Sci.* 2019. DOI: [10.3389/fpls.2019.00395](https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00395)
76. *Meira F.S., Luis Z.G., Cardoso I.M. et al.* Somatic embryogenesis from leaf tissues of macaw palm [*Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart.] // *Ann. Braz. Acad. Sci.* 2020. V. 92. No. 3. DOI: [10.1590/0001-3765202020180709](https://doi.org/10.1590/0001-3765202020180709)
77. *Mendez-Hernandez H.A., Ledezma-Rodriguez M., Avilez-Montalvo R.N. et al.* Signaling Overview of Plant Somatic Embryogenesis // *Front. Plant Sci.* 2019. DOI: [10.3389/fpls.2019.00077](https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00077)
78. *Miransaria M., Smithc D.L.* Plant hormones and seed germination // *Env. Exp. Bot.* 2014. V. 99. P. 110–121. DOI: [10.1016/j.envexpbot.2013.11.005](https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.11.005)
79. *Namasivayam P.* Acquisition of embryogenic competence during somatic embryogenesis // *Plant Cell Tiss. Organ Cult.* 2007. V. 90. P. 1–8. DOI: [10.1007/s11240-007-9249-9](https://doi.org/10.1007/s11240-007-9249-9)
80. *Ochatt S., Revilla M.* From stress to embryos: Some of the problems for induction and maturation of somatic embryos // Germana M.A., Lambardi M. (eds). *In Vitro embryogenesis in higher plants*. New York: Springer, 2016. P. 523–536. DOI: [10.1007/978-1-4939-3061-6_31](https://doi.org/10.1007/978-1-4939-3061-6_31)
81. *Orlowska R., Pachota K.A., Machczynska J. et al.* Improvement of anther cultures conditions using the Taguchi method in three cereal crops // *Electron. J. Biotechnol.* 2019. V. 43. DOI: [10.1016/j.ejbt.2019.11.001](https://doi.org/10.1016/j.ejbt.2019.11.001)
82. *Plant Hormones: Biosynthesis, Signal Transduction, Action* / P.J. Davies (ed.). Dordrecht; Heidelberg; London; New York: Springer, 2010. 802 p.
83. *Radoeva T., Albrecht C., Piepers M. et al.* Suspensor-derived somatic embryogenesis in *Arabidopsis* // *Development.* 2020. V. 147. DOI: [10.1242/dev.188912](https://doi.org/10.1242/dev.188912)
84. *Saeed W., Naseem S., Gohar D. et al.* Efficient and reproducible somatic embryogenesis and micropropagation in tomato via novel structures – Rhizoid Tubers // *PLoS ONE.* 2019. V. 14. DOI: [10.1371/journal.pone.0215929](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0215929)
85. *Sahoo S.A., Jha Z., Verulkar S.B. et al.* High-throughput cell analysis based protocol for ploidy determination in anther-derived rice callus // *Plant Cell Tiss. Organ Cult.* 2019. DOI: [10.1007/s11240-019-01561-2](https://doi.org/10.1007/s11240-019-01561-2)

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. P. 447–454. DOI: [10.1134/S1062359013050154](https://doi.org/10.1134/S1062359013050154)
87. *Seldimirova O.A., Kruglova N.N.* Androclinic embryoidogenesis *in vitro* in cereals // *Biol. Bull. Rev.* 2015. V. 5. P. 156–165. DOI: [10.1134/S2079086415020073](https://doi.org/10.1134/S2079086415020073)
88. *Seldimirova O.A., Kruglova N.N., Titova G.E.* 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. Dev. Biol.* 2017. V. 48. No. 3. P. 185–197. DOI: [10.1134/S1062360417030109](https://doi.org/10.1134/S1062360417030109)
89. *Seldimirova O.A., Kudoyarova G.R., Katsuhara M. et al.* Dynamics of the contents and distribution of ABA, auxins and aquaporins in developing caryopses of ABA-deficient barley mutant and its parental cultivar // *Seed Sci. Res.* 2019a. V. 29. P. 1–9. DOI: [10.1017/S0960258519000219](https://doi.org/10.1017/S0960258519000219)
90. *Seldimirova O.A., Kudoyarova G.R., Kruglova N.N. et al.* Somatic Embryogenesis in Wheat and Barley callus *in vitro* Is Determined by the Level of Indoleacetic and Abscisic Acids // *Russ. J. Dev. Biol.* 2019b. V. 50. P. 124–135. DOI: [10.1134/S1062360419030056](https://doi.org/10.1134/S1062360419030056)
91. *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.* 2016. V. 43. P. 121–126. DOI: [10.1134/S1062359016020084](https://doi.org/10.1134/S1062359016020084)
92. *Smertenko A., Bozhkov P.V.* Somatic embryogenesis: life and death processes during apical–basal patterning // *J. Exp. Bot.* 2014. V. 65. P. 1343–1360. DOI: [10.1093/jxb/eru005](https://doi.org/10.1093/jxb/eru005)
93. *Smit M.E., Llavata-Peris C.I., Roosjen M. et al.* Specification and regulation of vascular tissue identity in the *Arabidopsis* embryo // *Development.* 2020. V. 147. DOI: [10.1242/dev.186130](https://doi.org/10.1242/dev.186130)
94. *Somatic Embryogenesis: Fundamental Aspects and Applications / Loyola-Vargas V., Ochoa-Alejo N. (eds).* Cham: Springer, 2016. 506 p.
95. *Soriano M., Li H., Boutilier K.* Microspore embryogenesis: establishment of embryo identity and pattern in culture // *Plant Reprod.* 2013. V. 26. P. 181–196. DOI: [10.1007/s00497-013-0226-7](https://doi.org/10.1007/s00497-013-0226-7)
96. *Tian R., Paul P., Joshi S. et al.* Genetic activity during early plant embryogenesis // *Biochem. J.* 2020. V. 477. P. 3743–3767. DOI: [10.1042/BCJ20190161](https://doi.org/10.1042/BCJ20190161)
97. *Titova G.E., Seldimirova O.A., Kruglova N.N. et al.* Phenomenon of Siamese Embryos in Cereals *in vivo* and *in vitro*: Cleavage Polyembryony and Fasciations // *Russ. J. Dev. Biol.* 2016. V. 47. P. 122–137. DOI: [10.1134/S1062360416030061](https://doi.org/10.1134/S1062360416030061)
98. *Trontin J.F., Klimaszewska K., Morel A. et al.* Molecular aspects of conifer zygotic and somatic embryo development: A review of genome-wide approaches and recent insights // *Germana M.A., Lambardi M. (eds).* *In Vitro Embryogenesis in Higher Plants.* New York: Springer, 2016. P. 167–207. DOI: [10.1007/978-1-4939-3061-6_8](https://doi.org/10.1007/978-1-4939-3061-6_8)
99. *Wang C., Wang G., Gao Y. et al.* A cytokinin-activation enzyme-like gene improves grain yield under various field conditions in rice // *Plant Mol. Biol.* 2019. DOI: [10.1007/s11103-019-00952-5](https://doi.org/10.1007/s11103-019-00952-5)
100. *Winkelmann T.* Somatic Versus Zygotic Embryogenesis: Learning from Seeds // *Methods Mol. Biol.* 2016. V. 1359. P. 25–46. DOI: [10.1007/978-1-4939-3061-6_2](https://doi.org/10.1007/978-1-4939-3061-6_2)
101. *Yang X., Zhang X.* Regulation of Somatic Embryogenesis in Higher Plants // *Crit. Rev. Plant Sci.* 2010. V. 29. P. 36–57. DOI: [10.1080/07352680903436291](https://doi.org/10.1080/07352680903436291)
102. *Zhang W., Cao Z., Zhou Q. et al.* Grain Filling Characteristics and Their Relations with Endogenous Hormones in Large- and Small-Grain Mutants of Rice // *PLoS One.* 2016. V. 11. DOI: [10.1371/journal.pone.0165321](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0165321)