



# ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

http://ecobiotech-journal.ru



Обзор

## ВЫЯВЛЕНИЕ КРИТИЧЕСКИХ СТАДИЙ РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА КАК МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЙ ПОДХОД В ИЗУЧЕНИИ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ В БИОТЕХНОЛОГИЧЕСКИХ ЦЕЛЯХ

Круглова Н.Н.

Уфимский Институт биологии УФИЦ РАН, Уфа, Россия  
E-mail: [kruglova@anrb.ru](mailto:kruglova@anrb.ru)

Самым ранним этапом онтогенеза цветковых растений, размножающихся путём амфимиксиса, является зиготический эмбриогенез. Хорошо известно, что зиготический эмбриогенез представляет собой единый интегрированный процесс. В то же время с позиций методологии исследований предложено выделять различные, хотя и взаимосвязанные, стадии этого процесса у цветковых растений. В таких стадиях находит отражение пульсирующий характер развития зародыша как динамической системы. Стадии различаются по продолжительности, морфологическим параметрам, структурно-функциональным показателям, а в целом – по значению для дальнейшего развития зародыша. Ряд авторов расценивают некоторые стадии зиготического эмбриогенеза цветковых растений как критические, предлагая при этом различные критерии выделения таких стадий. В данном кратком обзоре рассмотрены предложенные в литературе как критические стадии зиготического эмбриогенеза, так и критерии их выделения. Проанализированы вопросы, касающиеся цитофизиологических особенностей зиготических зародышей растений во время критических стадий раннего онтогенеза. Высказано мнение, что эти данные могут внести вклад в дальнейшую разработку ряда биотехнологий, основанных на использовании зиготических зародышей растений (эмбриокультура *in vitro*, каллусная культура *in vitro*).

**Ключевые слова:** онтогенез растений ♦ зародыш ♦ эмбриогенез ♦ биотехнология

## DISTINGUISHING OF THE CRITICAL STAGES OF EARLY ONTOGENESIS AS A METHODOLOGICAL APPROACH IN THE STUDY OF PLANT DEVELOPMENT BIOLOGY FOR BIOTECHNOLOGICAL PURPOSES

Kruglova N.N.

Ufa Institute of Biology of UFRS RAS, Ufa, Russia  
E-mail: [kruglova@anrb.ru](mailto:kruglova@anrb.ru)

The earliest stage of ontogenesis of flowering plants propagating by amphimixis is zygotic embryogenesis. It is well known that zygotic embryogenesis is a single integrated process. At the same time, from the standpoint of the methodology of research on flowering plant embryogenesis it is proposed to distinguish different, although interrelated, stages of this process. Such stages reflect the pulsating nature of the development of the embryo as a dynamic system. The stages differ in duration, morphophysiological parameters, structural and functional characteristics and in general – in importance for the further development of the embryo. A number of authors regard some stages of flowering plant zygotic embryogenesis as critical, while offering various criteria for distinguishing such stages. This brief review examines both the critical stages of plant zygotic embryogenesis proposed in the literature and the criteria for their distinguishing. Issues concerning the cytophysiological features of zygotic plant embryos at the critical stages of early ontogenesis are analyzed. It is suggested that these data can contribute to the further development of a number of biotechnologies based on the use of zygotic plant embryos (embryo culture *in vitro*, callus culture *in vitro*).

**Keywords:** plant ontogenesis ♦ embryo ♦ embryogenesis ♦ biotechnology

Поступила в редакцию: 13.01.2023

[Цитировать | Cite as](#)DOI: [10.31163/2618-964X-2023-6-1-24-34](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2023-6-1-24-34)EDN: [FAYPAI](https://www.edn.ru/FAYPAI)

## ВВЕДЕНИЕ

Самые ранние этапы онтогенеза цветковых растений в естественных условиях связаны, как правило, с формированием и развитием зародышей в ходе эмбриогенеза. Зародыш, который формируется при такой системе размножения, как амфимиксис, берет начало от оплодотворенной яйцеклетки – зиготы. Таким образом, формирование и развитие зародыша (эмбриогенез) расценивается как ранний этап онтогенеза особи (de Smet et al., 2010;

Круглова, 2019в), а образование зиготы представляет собой самую начальную фазу онтогенеза – одноклеточный зародыш (Батыгина, 2014).

На примере представителей различных отделов и семейств растений хорошо установлено, что эмбриогенез представляет собой единый процесс, в результате которого из исходной тотипотентной клетки – зиготы – формируется зрелый зародыш со всеми свойственными ему специфическими органами (Батыгина, 2014; de Vries, Weijers, 2017; Круглова и др., 2019в; Kruglova et al., 2020a; Круглова, 2021; Chen et al., 2021). Установлено также, что развитие зародыша подчиняется определенным паттернам клеточных делений согласно так называемым эмбриогенетическим законам (закон происхождения, закон чисел, закон расположения, закон назначения, закон экономии, закон критической массы) (подробнее: Батыгина, 2014). Результаты молекулярно-генетических исследований (Armenta-Medina et al., 2020; Tian et al., 2020; Rabon-Mora et al., 2022) подтверждают сложную интегративную сущность эмбриогенеза растений.

В то же время, в ходе развития зародыша цветковых растений как единого процесса ряд авторов выделяют взаимосвязанные стадии, которые различаются по продолжительности, морфофизиологическим параметрам, структурно-функциональным показателям, а в целом – по значению для дальнейшего развития зародыша. Выделение стадий эмбриогенеза однодольных растений, например, злаков, отражено в работах (Батыгина, 2014 и ранее; Круглова, 2012б; Круглова и др., 2019в, 2022; Xiang et al., 2019; Kruglova et al., 2020a; Gao et al., 202; Зинатуллина, 2022); стадии эмбриогенеза двудольных, например, *Arabidopsis thaliana*, приведены в работе (Harnvanichvech et al., 2021).

Предложенные в литературе периодизации эмбриогенеза цветковых растений различаются критериями выделения стадий развития зародыша (время после опыления, морфометрический параметр длины зародыша, количество клеток зародыша, закладка и дифференциация тех или иных органов, экспрессия транскрипционных факторов и специфических генов и др.). Важно, однако, подчеркнуть, что в целом в таких периодизациях находит отражение пульсирующий характер развития зародыша как динамичной системы (по: Батыгина, 2014).

Ряд исследователей расценивают некоторые стадии зиготического эмбриогенеза цветковых растений как критические, предлагая при этом различные критерии выделения таких стадий. Такой подход можно полагать методологическим в биологии развития растений, способствующим пониманию их самого раннего онтогенеза. Данный краткий обзор посвящен анализу представленных в литературе работ, посвященных этому вопросу.

## ВОЗМОЖНЫЕ КРИТИЧЕСКИЕ СТАДИИ РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА РАСТЕНИЙ

Рассмотрим возможные критические стадии самого раннего онтогенеза цветковых растений по мере развития зародыша (зигота – одноклеточный зародыш – многоклеточный зародыш – органогенез зародыша – зрелый зародыш) и критерии их выделения. Подробно эти вопросы проанализированы в нашей работе (Круглова и др., 2022), и мы отсылаем заинтересовавшегося читателя к этой обзорной статье.

В цикле работ Т.Б. Батыгиной с соавторами (обобщение: Батыгина, 2014) в основу выделения критических стадий эмбриогенеза цветковых растений положили системный подход к дифференциации зародыша с учетом морфогенетических и морфофизиологических корреляций в развитии эмбриональных структур. Критическими стадиями исследователи называют относительно короткие отрезки времени, характеризующиеся *сменой*

**структурно-функциональных характеристик зародыша и окружающих тканей семени.**

Как полагают авторы, при определении критических стадий немаловажное значение имеет анализ физиологических и гистохимических показателей отдельных тканей зародыша. Сопоставление таких показателей с морфологическими изменениями дает возможность оценить темпы дифференциации и функциональную активность разных типов тканей, уточнить последовательность развития зародыша и семени. С этих позиций на примере *Nelumbo nucifera* ими выделены следующие критические стадии эмбриогенеза: бластомеризация (накопление критической массы клеток, превышение которой индуцирует дифференциацию); установление полярности; заложение эмбриодермы; инициация семядоли, апексов побега и корня; дифференциация примордиев; последовательное развитие пластинки первого, второго и третьего листьев почечки. По мнению исследователей, такие критические события дифференциации зародыша строго скоррелированы во времени со степенью развития (или дегенерацией) окружающих тканей, с определенными максимумами/минимумами таких показателей, как изменения уровней растворимых сахаров, общего белка и нуклеиновых кислот.

Похожий подход применен по отношению к зародышам *Arabidopsis thaliana* (Meinke, 1994). Автор выделяет следующие критические события в эмбриогенезе этого растения в период от глобулярной до сердечковидной стадий: изменение симметрии зародыша в связи с инициацией семядолей, заложение проваскулярной ткани, позеленение зародыша, становление автотрофности зародыша, клеткообразование в эндосперме. Аналогичный подход использован при анализе соматического эмбриогенеза *in vitro* хлопчатника (Guo et al., 2020).

Предложен критерий выделения критических стадий эмбриогенеза цветковых растений по **способности зародыша к переключению программы развития на альтернативные пути**. Большое внимание исследователи уделяют такому биотехнологически важному пути, как каллусогенез *in vitro* вместо завершения эмбриогенеза *in planta*.

На примере злаков этот альтернативный путь морфогенеза подробно проанализирован в цикле работ (Круглова и др., 2018а,г, 2019б, 2021а,в; Kruglova et al., 2018а,б; 2021; Зинатуллина, 2019, 2020; Круглова, Сельдимирова, 2020). Показано, в частности, что в данном случае незрелые зародыши находятся в стадии активного органогенеза, с обособлением зачатков семядоли-щитка, представленных меристематическими клетками с высокой метаболической активностью (Seldimirova et al., 2016, 2017; Сельдимирова и др., 2017; Круглова и др., 2019а).

В литературе представлены ответы на дискуссионные вопросы о роли цитофизиологического статуса зародыша в индукции каллусообразования *in vitro* (наличие таргетных клеток и др.), о репрограммировании клеток/групп клеток зародышевых каллусов в плюри-/тотипотентное состояние под действием ряда эндогенных (позиционный контроль и др.) и экзогенных (влияние гормонов в составе питательной среды и др.) факторов, а также молекулярно-генетические аспекты регенерации растений каллусного происхождения (регуляторные генные сети и др.) (Feher, 2019; Ikeuchi et al., 2019, 2022; Mathew, Prasad, 2021).

В целом, способность зародышей во время этой критической стадии эмбриогенеза можно рассматривать как одно из проявлений пластичности (поливариантности) онтогенеза растений, во многом обусловленной прикрепленным образом жизни (по: Круглова и др., 2022).

На основании анализа литературных данных в качестве критических в самом раннем онтогенезе цветковых растений можно расценивать стадии глобулярного зародыша и начала органогенеза в эмбриогенезе цветковых растений. Эти стадии исследователи выделяют на основании критерия **повышенной чувствительности зародыша к действию внешних и внутренних неблагоприятных факторов**.

Отметим, что особая чувствительность зародыша цветковых растений к действию различных внешних и внутренних неблагоприятных факторов, в том числе и стрессовых, активно изучается в экспериментальной ботанике начиная с конца XIX в. (по: Батыгина, 2014). Важно подчеркнуть, что аналогичный принцип особой чувствительности особи к действию абиотических стресс-факторов, которая сопряжена с нарушениями процессов органогенеза, применяется и при анализе как онтогенеза растений в целом, например, пшеницы (Ali et al., 2015), так и развития отдельных клеток, например, микроспоры пыльника пшеницы (Круглова, 2001, 2002, 2019а,б; Круглова и др., 2005; Б

Что касается самого раннего онтогенеза (эмбриогенеза) растений, то В.П. Банникова с соавт. (1991) на основании результатов проведенных экспериментов по воздействию повышенных и пониженных температур на количественные и временные параметры роста зародышей озимой пшеницы двух сортов (морозоустойчивого и неморозоустойчивого) пришли к выводу, что в критических фазах эмбриогенеза находит отражение повышенная чувствительность зародышей к неблагоприятным внешним условиям, вплоть до частичного или полного блокирования их развития. С этих позиций исследователи выделяют в эмбриогенезе озимой пшеницы две критические фазы: глобулярная фаза и фаза морфологической дифференциации и инициального органогенеза, во время которых рост зародыша обусловлен интенсивными клеточными делениями.

В качестве других подтверждающих примеров особой чувствительности эмбриональных структур цветковых растений к действию различных неблагоприятных факторов приведем данные, полученные в экспериментах, также выполненных на зародышах хлебных злаков. Так, воздействие *in vitro* ингибиторами полярного транспорта ауксинов (N-1-нафтилфталамовая кислота и кверцетин) на зародыши пшеницы, изолированные на глобулярной стадии и стадии инициального органогенеза, приводило к формированию зародышей аномальных фенотипов с нарушениями билатеральной симметрии (Fischer-Iglesias et al., 2001). Аналогичные данные получены при воздействии *in vitro* ауксина 2,4-Д на соматические зародыши пшеницы во время глобулярной стадии и стадии перехода к органогенезу (Титова и др., 2016; Titova et al., 2016). У зародышей кукурузы также именно стадия перехода к органогенезу оказалась особенно чувствительной к изменениям полярного потока эндогенных ауксинов при смене радиальной симметрии зародыша на билатеральную (Forestan et al., 2010). Сходные данные получены для ячменя: содержание эндогенного ауксина в клетках соматических зародышей *in vitro* повышалось по мере перехода от стадии раннего проэмбрио к стадии закладки органов, что коррелировало с экспрессией гена *HvTAR2*, участвующего в биосинтезе ауксина (Perez-Perez et al., 2019). У мутантов кукурузы *Shail* повышенная чувствительность зародышей к изменениям полярного транспорта ауксинов, приводящая к различным дефектам морфологии зародыша и даже остановке его развития, также приходилась на ранний органогенез (Mimura et al., 2018). Таким образом, на основании анализа литературных данных стадии глобулярного зародыша и начала органогенеза в эмбриогенезе цветковых растений можно рассматривать как критические согласно критерию повышенной чувствительности зародышей, хотя сами авторы проанализированных работ не используют это понятие. В целом, по нашему мнению

(Круглова и др., 2022), дальнейший анализ различных аномалий в эмбриогенезе цветковых растений с позиции критерия повышенной чувствительности зародыша следует отнести к перспективным направлениям в биологии развития растений. Перспективны также и исследования нарушений координированных связей в системе «зародыш–эндосперм» на критических стадиях эмбриогенеза, поскольку такие связи и их взаимные сигнальные влияния важны для нормального хода эмбриогенеза.

Критические стадии с позиции повышенной чувствительности эмбриона к неблагоприятным факторам внешней среды предложено выделять и в эмбриогенезе животных. Ещё в конце XIX в. в работах, посвященных изучению повреждающих внешних факторов на развитие некоторых насекомых, было выявлено, что в их эмбриогенезе имеются стадии развития, характеризующиеся особой чувствительностью к этим факторам (Weismann, 1894; Standfuss, 1896, по: Severtsova, Severtsov, 2011). Такие стадии повышенной чувствительности, во время которых происходит нарушение темпов развития отдельных органов эмбриона, позднее были названы «критическими» (Светлов, 1960). Современные исследования в области эмбриологии животных посвящены главным образом синхронизации экспрессии генов и филогенетических стадий, возникновению аномалий развития преимущественно во время этих «узловых» критических стадий. Разрабатываются гипотезы, объясняющие возникновение критических стадий в эмбриогенезе животных (случайные процессы, эпигенетические процессы, стабилизирующий отбор), предлагаются модели этого биологического феномена (по: Severtsova, Severtsov, 2013). Подробнее эти вопросы рассмотрены в работе (Круглова и др., 2022).

В литературе предложено и **выделение стадии автономности зародыша как критической** в эмбриогенезе цветковых растений.

Понятие критической стадии автономности зародыша на примере многих цветковых растений детально разработано в цикле работ Т.Б. Батыгиной с соавторами (обобщение: Батыгина, 2014). Под автономностью исследователи понимают особое морфофизиологическое и структурно-функциональное состояние развивающегося зародыша, способного к саморегуляции независимо от окружающих материнских тканей и способного завершить эмбриогенез вне материнского организма (плода, семени), с формированием нормального растения. Критическая стадия автономности незрелого зародыша у представителей разных таксонов цветковых растений различна, поскольку определяется сложившимися в ходе эволюции таксона морфогенетическими и морфофизиологическими корреляциями в развитии зародыша и окружающих тканей материнского организма. На уровне особи степень структурной и функциональной дифференциации автономного зародыша обусловлена генотипом не только зародыша (тип эмбриогенеза, специфика развития), но и генотипом материнского организма, опосредованно через ткани развивающегося семени. В целом, автономность зародыша, развивающегося в семени в естественных условиях, рассматривается авторами как важный критический этап прогрессивной автономизации всего онтогенеза растений.

Экспериментальные способы выявления критической стадии автономности зародыша, а также характеристика статуса автономных зародышей на примере хлебных злаков подробно проанализированы в работах (Круглова, 2012а, 2013, 2014; Круглова и др., 2018б,в; 2020, 2022; Kruglova et al., 2020b). В частности, показано, что такие незрелые зародыши находятся на стадии дифференциации органов. По морфологическому, гистологическому, физиологическому (гормональному) и молекулярно-генетическому статусу зародыши готовы

к самостоятельному развитию, ведущему к формированию нормального плодоносящего растения.

Известен практический интерес к эмбриогенезу цветковых растений при разработке биотехнологического метода эмбриокультуры *in vitro*. На наш взгляд, данные об автономности незрелого зародыша могут иметь немаловажное значение в оптимизации этого направления биотехнологических исследований. Кроме того, биологический феномен критической стадии автономности может быть полезен при селекционных исследованиях культурных растений, связанных, например, с засухоустойчивостью хлебных злаков (Круглова и др., 2019г, 2021б, 2022; Круглова, Зинатуллина, 2021; Kruglova, Zinatullina, 2022).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ранний этап онтогенеза растений – эмбриогенез, который представляет собой единый процесс формирования и развития зародыша со всеми свойственными специфическими органами. Несмотря на то, что эмбриогенез представляет собой единый процесс, с методологической точки зрения в этом интегративном процессе можно выделить определенные критические стадии, которые различаются по продолжительности, морфофизиологическим параметрам, структурно-функциональным показателям, а в целом – по значению для дальнейшего развития зародыша.

В литературе предложены критерии выделения критических стадий эмбриогенеза: смена структурно-функциональных характеристик зародыша и окружающих его тканей семени; возможность переключения программы развития зародыша на альтернативные пути; повышенная чувствительность зародыша к внешним и внутренним неблагоприятным воздействиям; автономность зародыша. В то же время исследователями, безусловно, могут быть предложены иные критерии выделения критических стадий развития зародыша как раннего этапа онтогенеза растений.

Важно отметить, что выделение критических стадий можно экстраполировать на изучение раннего онтогенеза при иных, помимо амфимиксиса, систем размножения растений как в естественных условиях (апомиксис и др.), так и в культуре *in vitro* (соматический эмбриогенез и др.). Кроме того, важны и сравнительные аналитические исследования критических стадий эмбриогенеза растений и животных. Тем самым понятие «критические стадии эмбриогенеза», по-видимому, следует отнести к общебиологическим, что лишней раз подтверждает методологический аспект его применения.

Нельзя не отметить и практическое применение критических стадий эмбриогенеза в дальнейшей разработке ряда биотехнологий, основанных на использовании зиготических зародышей растений (эмбриокультура *in vitro*, каллусная культура *in vitro*).

*Работа выполнена по теме № 123020800002-2 в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ № 075-01134-23-00.*

Автор выражает благодарность к.б.н. Г.Е. Титовой (БИН РАН) за плодотворное обсуждение ряда положений статьи.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Банникова В.П., Хведынич О.А., Кравец Е.А. и др. Основы эмбриогенеза злаков. Киев: Наукова думка, 1991. 176 с.
2. Батыгина Т.Б. Биология развития растений. СПб.: Изд-во ДЕАН, 2014. 764 с.

3. Батыгина Т.Б., Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю. и др. От микроспоры – к сорту. М.: Наука, 2010. 174 с.
4. 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)
5. Зинатуллина А.Е. Цитофизиологические особенности контрастных типов каллусов *in vitro* // Успехи современной биологии. 2020. Т. 140. № 2. С. 1–12. DOI: [10.31857/S0042132420020040](https://doi.org/10.31857/S0042132420020040)
6. Зинатуллина А.Е. Периодизации зиготического эмбриогенеза злаков *in planta* и их использование в биотехнологических исследованиях *in vitro* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2022. № 1. С. 60–69. DOI: [10.31040/2222-8349-2022-0-1-60-69](https://doi.org/10.31040/2222-8349-2022-0-1-60-69)
7. Круглова Н.Н. Морфогенез в культуре пыльников пшеницы: эмбриологический подход. Уфа: Гилем. 2001. 203 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* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2012а. № 3. С. 57–61.
10. Круглова Н.Н. Периодизация эмбриогенеза пшеницы как методологический аспект биотехнологических разработок // Известия Уфимского научного центра РАН. 2012б. № 2. С. 21–24.
11. Круглова Н.Н. Выявление критической стадии автономности зародыша пшеницы в культуре *in vitro* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2013. № 1. С. 42–45.
12. 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.
13. Круглова Н.Н. Инновационная биотехнология андроклиной гаплоидии пшеницы на основе комплекса эмбриологических и цитофизиологических данных // Экобиотех. 2019а. 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)
14. Круглова Н.Н. К проблеме унификации терминологии при разработке инновационной биотехнологии андроклиной гаплоидии (на примере яровой мягкой пшеницы) // Экобиотех. 2019б. Т. 2. № 2. С. 110–115. DOI: [10.31163/2618-964X-2019-2-2-110-115](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2019-2-2-110-115)
15. Круглова Н.Н. Органогенез злаков на ранних этапах онтогенеза *in vivo* как структурная основа их экспериментальных исследований *in vitro* // Экобиотех. 2019в. 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)
16. Круглова Н.Н. Регуляция эмбрионального органогенеза злаков в условиях *in vitro* // Экобиотех. 2021. Т. 4. № 1. С. 11–23. DOI: [10.31163/2618-964X-2021-4-1-11-23](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2021-4-1-11-23)
17. Круглова Н.Н., Батыгина Т.Б., Горбунова В.Ю. и др. Эмбриологические основы андроклинии пшеницы. М.: Наука, 2005. 99 с.
18. Круглова Н.Н., Зинатуллина А.Е. Культура *in vitro* автономных зародышей как модельная система для исследования стресс-устойчивости растений к абиотическим факторам (на примере злаков) // Успехи современной биологии. 2021. Т. 141. № 5. С. 483–495. DOI: [10.31857/S0042132421050057](https://doi.org/10.31857/S0042132421050057)
19. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Регенерация пшеницы *in vitro* и *ex vitro*: цитогистологические аспекты. Уфа: Гилем, 2011. 124 с.

20. 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)
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 современной биологии. 2018а. 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., Веселов Д.С. Критическая стадия автономности зародыша пшеницы *in planta* // Биомика. 2018б. Т. 10. № 1. С. 1–6. DOI: [10.31301/2221-6197.bmcs.2018-1](https://doi.org/10.31301/2221-6197.bmcs.2018-1)
23. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е., Никонов В.И. Выявление относительной автономности *in planta* зиготических зародышей яровой мягкой пшеницы для оптимизации биотехнологических исследований // Известия Уфимского научного центра РАН. 2018в. № 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)
24. 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)
25. 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. 2019а. № 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)
26. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. Каллус *in vitro* как модельная система для изучения органогенеза растений // Известия Уфимского научного центра РАН. 2019б. № 2. С. 44–54. DOI: [10.31040/2222-8349-2019-2-44-54](https://doi.org/10.31040/2222-8349-2019-2-44-54)
27. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. Структурные особенности и гормональная регуляция зиготического эмбриогенеза злаков // Успехи современной биологии. 2019в. Т. 139. № 4. С. 326–337. DOI: [10.1134/S0042132419040057](https://doi.org/10.1134/S0042132419040057)
28. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е., Никонов В.И. Выявление засухоустойчивых генотипов пшеницы в культуре незрелых зародышей *in vitro* // Вестник БГАУ. 2019г. Т. 52. № 4. С. 37–41. DOI: [10.31563/1684-7628-2019-52-4-37-41](https://doi.org/10.31563/1684-7628-2019-52-4-37-41)
29. 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)
30. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. Каллусные культуры *in vitro* в экспериментальной оценке засухоустойчивости хлебных злаков // Таврический вестник аграрной науки. 2021а. № 1(25). С. 124–139. DOI: [10.33952/2542-0720-2021-1-25-124-139](https://doi.org/10.33952/2542-0720-2021-1-25-124-139)
31. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. Эмбриокультура *in vitro* в экспериментальной оценке засухоустойчивости хлебных злаков // Таврический вестник аграрной науки. 2021б. № 2(26). С. 127–144. DOI: [10.33952/2542-0720-2021-2-26-127-144](https://doi.org/10.33952/2542-0720-2021-2-26-127-144)
32. Круглова Н.Н., Титова Г.Е., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. Цитофизиологические особенности экспериментальной системы «зародыш *in vivo* – каллус *in vitro*» хлебных злаков // Онтогенез. 2021в. Т. 52. № 4. С. 237–253. DOI: [10.31857/S0475145021040042](https://doi.org/10.31857/S0475145021040042)



33. Круглова Н.Н., Тимова Г.Е., Зинатуллина А.Е. Критические стадии эмбриогенеза злаков: теоретическое и прикладное значение // Онтогенез. 2022. Т. 53. № 6. DOI: [10.31857/S0475145022060040](https://doi.org/10.31857/S0475145022060040)
34. Основы биотехнологии растений / Б.Р. Кулуев, Н.Н. Круглова, А.А. Зарипова, Р.Г. Фархутдинов. Уфа: РИЦ БашГУ, 2017. 244 с.
35. Светлов П.Г. Теория критических периодов развития и ее значение для понимания принципов действия среды на онтогенез // Вопросы цитологии и общей физиологии. М.; Л.: АН СССР, 1960. С. 263–285.
36. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н., Тимова Г.Е., Батыгина Т.Б. Сравнительный ультраструктурный анализ формирующихся микроспориальных эмбриоидов *in vitro* и зиготических зародышей *in vivo* пшеницы как основа понимания цитофизиологических аспектов их развития // Онтогенез. 2017. Т. 48. № 3. С. 220–233. DOI: [10.7868/S0475145017030119](https://doi.org/10.7868/S0475145017030119)
37. Тимова 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)
38. Ali M.A., Zulkiffa M., Anwar J. et al. Morpho-physiological diversity in advanced lines of bread wheat under drought conditions at post-anthesis stage // Journal of Animal and Plant Sciences. 2015. V. 25. P. 431–441.
39. Armenta-Medina A., Gillmor C.S., Gao P. et al. Developmental and genomic architecture of plant embryogenesis: from model plant to crops // Plant Communications. 2020. V. 2. DOI: [10.1016/j.xplc.2020.100136](https://doi.org/10.1016/j.xplc.2020.100136)
40. Chen H., Miao Y., Wang K., Bayer M. Zygotic Embryogenesis in Flowering Plants // Seguí-Simarro J.M. (ed.) Doubled Haploid Technology. Methods in Molecular Biology. 2021. V. 2288. P. 73–88. Humana, New York, NY. DOI: [10.1007/978-1-0716-1335-1\\_4](https://doi.org/10.1007/978-1-0716-1335-1_4)
41. de Smet I., Lau S., Mayer U., Jurgens G. Embryogenesis – the humble beginnings of plant life // Plant Journal. 2010. V. 61. P. 959–970. DOI: [10.1111/j.1365-313X.2010.04143.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2010.04143.x)
42. de Vries S.C., Weijers D. Plant embryogenesis // Current Biology. 2017. V. 27. P. 870–873. DOI: [10.1016/j.cub.2017.05.026](https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.05.026)
43. Feher A. Callus, Dedifferentiation, Totipotency, Somatic Embryogenesis: What These Terms Mean in the Era of Molecular Plant Biology? // Frontiers in Plant Science. 2019. V. 26. DOI: [10.3389/fpls.2019.00536](https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00536)
44. Fischer-Iglesias C., Sundberg B., Neuhaus G., Jones A.M. Auxin distribution and transport during embryonic pattern formation in wheat // Plant Journal. 2001. V. 26. P. 115–129. DOI: [10.1046/j.1365-313x.2001.01013.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.2001.01013.x)
45. Forestan C., Meda S., Varotto S. ZmPIN1-mediated auxin transport is related to cellular differentiation during maize embryogenesis and endosperm development // Plant Physiology. 2010. V. 152. P. 1373–1390. DOI: [10.1104/pp.109.150193](https://doi.org/10.1104/pp.109.150193)
46. Gao P., Quilichini T.D., Zhai C. et al. Alternative splicing dynamics and evolutionary divergence during embryogenesis in wheat species // Plant Biotechnology Journal. 2021. V. 19. P. 1624–1643. DOI: [10.1111/pbi.13579](https://doi.org/10.1111/pbi.13579)
47. Guo H., Fan Y., Guo H., Wu J. et al. Somatic embryogenesis critical initiation stage-specific <sup>m</sup>CHH hypomethylation reveals epigenetic basis underlying embryogenic redifferentiation in cotton // Plant Biotechnology Journal. 2020. V. 18. P. 1648–1650. DOI: [10.1111/pbi.13336](https://doi.org/10.1111/pbi.13336)

48. *Harnvanichvech Y., Gorelova V., Sprakel J., Weijers D.* The *Arabidopsis* embryo as a quantifiable model for studying pattern formation // *Quantitative Plant Biology*. 2021. V. 2. P. 1–13. DOI: [10.1017/qpb.2021.3](https://doi.org/10.1017/qpb.2021.3)
49. *Ikeuchi M., Favero D.S., Sakamoto Y. et al.* Molecular Mechanisms of Plant Regeneration // *Annual Review of Plant Biology*. 2019. V. 70. P. 377–406. DOI: [10.1146/annurev-arplant-050718-100434](https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050718-100434)
50. *Ikeuchi M., Iwase A., Ito T. et al.* Wound-inducible *WUSEL-RELATED HOMEODOMAIN 13* is required for callus growth and organ reconnection // *Plant Physiology*. 2022. V. 188. P. 425–441. DOI: [10.1093/plphys/kiab510](https://doi.org/10.1093/plphys/kiab510)
51. *Kanbar O.Z., Lantos C., Pauk J.* *In vitro* anther culture as efficiently applied technique for doubled haploid production of wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Ratarstvo i Povratarstvo*. 2021. V. 58. P. 31–45. DOI: [10.5937/ratpov58-29902](https://doi.org/10.5937/ratpov58-29902)
52. *Kruglova N.N., Seldimirova O.A., Zinatullina A.E.* *In Vitro* Callus as a Model System for the Study of Plant stress-Resistance to Abiotic Factors (on the Example of Cereals) // *Biology Bulletin Reviews*. 2018a. V. 8. P. 518–526. DOI: [10.1134/S2079086418060063](https://doi.org/10.1134/S2079086418060063)
53. *Kruglova N.N., Titova G.E., Seldimirova O.A.* Callusogenesis as an *in vitro* Morphogenesis Pathway in Cereals // *Russian Journal of Developmental Biology*. 2018b. V. 49. P. 245–259. DOI: [10.1134/S106236041805003X](https://doi.org/10.1134/S106236041805003X)
54. *Kruglova N.N., Seldimirova O.A., Zinatullina A.E.* Structural features and hormonal regulation of the zygotic embryogenesis in cereals // *Biology Bulletin Reviews*. 2020a. V. 10. P. 115–126. DOI: [10.1134/S2079086420020048](https://doi.org/10.1134/S2079086420020048)
55. *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) // *Russian Journal of Developmental Biology*. 2020b. V. 51. P. 1–15. DOI: [10.1134/S1062360420010026](https://doi.org/10.1134/S1062360420010026)
56. *Kruglova N.N., Titova G.E., Seldimirova O.A., Zinatullina A.E.* Cytophysiological features of the Cereal-based Experimental System «Embryo *In Vivo* – Callus *In Vitro*» // *Russian Journal of Developmental Biology*. 2021. V. 52. P. 199–214. DOI: [10.1134/S1062360421040044](https://doi.org/10.1134/S1062360421040044)
57. *Kruglova N.N., Zinatullina A.E.* *In Vitro* Culture of Autonomous Embryos as a Model System for the Study of Plant Stress Tolerance to Abiotic Factors (on the Example of Cereals) // *Biology Bulletin Reviews*. 2022. No 2. P. 201–211. DOI: [10.1134/S2079086422020050](https://doi.org/10.1134/S2079086422020050)
58. *Mathew M.M., Prasad K.* Model systems for regeneration: *Arabidopsis* // *Development*. 2021. V. 148. DOI: [10.1242/dev.195347](https://doi.org/10.1242/dev.195347)
59. *Meinke D.W.* Seed development in *Arabidopsis thaliana* // *Arabidopsis* / E.M. Meyerowitz, C.R. Somerville (eds). Cold Spring Harbor, New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1994. P. 253–295.
60. *Mimura M., Kudo T., Wu S. et al.* Autonomous and non-autonomous functions of the maize *Shohai1* gene, encoding a RWP-RK putative transcription factor, in regulation of embryo and endosperm development // *Plant Journal*. 2018. DOI: [10.1111/tpj.13996](https://doi.org/10.1111/tpj.13996)
61. *Pabon-Mora N., Goldman M.H.S., Smyth D.R. et al.* Molecular Mechanisms of Flowering Plant Reproduction // *Frontiers in Plant Science*. 2022. V. 12. DOI: [10.3389/fpls.2021.828136](https://doi.org/10.3389/fpls.2021.828136)
62. *Perez-Perez I., El-Tantawy A., Solis M.T. et al.* Stress-Induced Microspore Embryogenesis Requires Endogenous Auxin Synthesis and Polar Transport in Barley // *Frontiers in Plant Science*. 2019. V. 10. DOI: [10.3389/fpls.2019.01200](https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01200)
63. *Seldimirova O.A., Kudoyarova G.R., Kruglova N.N. et al.* 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 & Developmental Biology – Plant*. 2016. V. 52. P. 251–264. DOI: [10.1007/s11627-016-9767-4](https://doi.org/10.1007/s11627-016-9767-4)
64. *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 // *Russian Journal of Developmental Biology*. 2017. V. 48. P. 185–197. DOI: [10.1134/S1062360417030109](https://doi.org/10.1134/S1062360417030109)
65. *Severtsova E.A., Severtsov A.S.* Crucial Stages of Embryogenesis of *R. arvalis*: Part 1. Linear Measurements of Embryonic Structures // *Russian Journal of Developmental Biology*. 2011. V. 42. P. 331–341. DOI: [10.1134/S1062360411020111](https://doi.org/10.1134/S1062360411020111)
66. *Severtsova E.A., Severtsov A.S.* Crucial Stages of Embryogenesis of *R. arvalis*: Part 3. modularity of Developmental Integrity // *Russian Journal of Developmental Biology*. 2013. V. 44. P. 273–278. DOI: [10.1134/S1062360413030053](https://doi.org/10.1134/S1062360413030053)
67. *Tian R., Paul P., Joshi S. et al.* Genetic activity during early plant embryogenesis // *Biochemistry Journal*. 2020. V. 477. P. 3743–3767. DOI: [10.1042/BCJ20190161](https://doi.org/10.1042/BCJ20190161)
68. *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 // *Russian Journal of Developmental Biology*. 2016. V. 47. P. 122–137. DOI: [10.1134/S1062360416030061](https://doi.org/10.1134/S1062360416030061)
69. *Xiang D., Quilichini T.D., Liu Z. et al.* The transcriptional landscape of polyploid wheats and their diploid ancestors during embryogenesis and grain development // *Plant Cell*. 2019. V. 31. P. 2888–2911. DOI: [10.1105/tpc.19.00397](https://doi.org/10.1105/tpc.19.00397)

Цитировать как

Круглова Н.Н. Выявление критических стадий раннего онтогенеза как методологический подход в изучении биологии развития растений в биотехнологических целях // *Экобиотех*, 2023. Т. 6 (1). С. 24-34. DOI: [10.31163/2618-964X-2023-6-1-24-34](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2023-6-1-24-34), EDN: FAYPAI

Cited as

Kruglova N.N. Distinguishing of the critical stages of early ontogenesis as a methodological approach in the study of plant development biology for biotechnological purposes. *Èkobioteh*. 2023. V. 6 (1). P. 24-34. DOI: [10.31163/2618-964X-2023-6-1-24-34](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2023-6-1-24-34), EDN: FAYPAI (In Rus.)