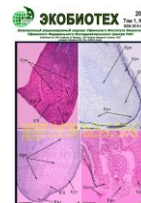




ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

http://ecobiotech-journal.ru



Обзор

СИСТЕМНЫЙ ПОДХОД К ОРГАНОГЕНЕЗУ ПЫЛЬНИКА *IN VIVO* КАК МЕТОДОЛОГИЧЕСКАЯ ОСНОВА ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ *IN VITRO* (НА ПРИМЕРЕ ЗЛАКОВЫХ И БОБОВЫХ)

Круглова Н.Н., Зинатуллина А.Е.

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

В обзорной статье приведены результаты анализа развития пыльников злаковых (пшеница *Triticum sp.*) и бобовых (остолодочник *Oxytropis sp.*) как сложных интегрированных систем. Предложены схемы морфогенеза *in vivo* пыльников изученных объектов. Рассмотрен вопрос о перемещениях ядер и клеток в микроспорах и пыльцевых зёрнах в интегрированных системах пыльников. Подчёркивается, что системный подход к морфогенезу пыльника важен в исследованиях не только *in vivo*, но и в биотехнологических исследованиях *in vitro*.

Ключевые слова: пыльник, морфогенез, биотехнология, культура *in vitro* пыльников, хлебные злаки, бобовые

THE SYSTEM APPROACH TO ANTHER ORGANOGENESIS *IN VIVO* AS A METHODOLOGICAL BASIS FOR EXPERIMENTAL RESEARCHES *IN VITRO* (ON EXAMPLE OF CEREALS AND LEGUMES)

Kruglova N.N., Zinatullina A.E.

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

The review article presents the results of the analysis of anther development in cereals (wheat *Triticum sp.*) and legumes (*Oxytropis sp.*) as complex integrated systems. The schemes of anther morphogenesis *in vivo* of the studied objects are proposed. The problem of nuclei and cell movements in microspores and pollen grains in integrated systems of anthers is considered. It is emphasized that a systematic approach to the morphogenesis of anthers is important in studies not only *in vivo*, but also in biotechnological studies *in vitro*.

Keywords: anther, morphogenesis, biotechnology, anther culture *in vitro*, cereals, legumes

Поступила в редакцию: 19.11.2018

DOI: [10.31163/2618-964X-2018-1-3-143-160](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2018-1-3-143-160)

ВВЕДЕНИЕ

Один из перспективных биотехнологических подходов в современных генетико-селекционных исследованиях сельскохозяйственных культур - способ получения гаплоидных растений-регенерантов на основе биологического феномена андроклинии [Круглова и др., 2005]. Преимущество андроклиной гаплоидии по сравнению с традиционными методами селекции заключается в возможности быстрого получения гомозиготных константных гибридов 1-го поколения, сохраняющих в генотипе хозяйственно-ценные признаки родительских форм. Использование полученных растений-регенерантов 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. Кроме того, биотехнология андроклиной гаплоидии – один из немногих способов закрепления ценного гетерозисного эффекта гибридов 1-го поколения [Datta, 2001; Круглова и др., 2005; Круглова, 2009а,б, 2011, 2013а,б,в, 2014; Advances in Haploid Production, 2009; Батыгина и др., 2010; Dunwell, 2010; Seguí-Simarro, 2010; Dhooghe et al., 2011; Ferrie, Caswell,

2011; Ferrie, Mollers, 2011; Germana, 2011; Круглова, Никонов, 2012; Sanchez-Diaz et al., 2013; Soriano et al., 2013; Takahata et al., 2013; Круглова, Сельдимирова, 2015; Nielsen et al., 2015; Portemer et al., 2015; Doubled Haploidy .., 2016; Круглова и др., 2017а,б; Основы биотехнологии растений., 2017; Ren et al., 2017; Yan et al., 2017; Круглова и др., 2018в,д].

На основе феномена андроклинной гаплоидии нами разработан метод культуры *in vitro* пыльников яровой мягкой пшеницы [Круглова, Сельдимирова, 2011 и др.]. Получение гаплоидных растений-регенерантов в данном случае связано с реализацией в культуре *in vitro* двух путей морфогенеза – эмбриоидогенеза и гемморизогенеза [Круглова и др., 1995; Круглова, Горбунова, 1997, 2001; Круглова, Куксо, 2006а,б; Батыгина и др., 2010; Круглова, Сельдимирова, 2010, 2011, 2013, 2018; Круглова, Дубровная, 2011; Сельдимирова, Круглова, 2013, 2014а,б; Титова и др., 2016; Сельдимирова и др., 2016; Seldimirova et al., 2016а,б,с; Titova et al., 2016; Круглова и др., 2018а,г]. При эмбриоидогенезе инициальная клетка (у яровой мягкой пшеницы – сильновакуолизированная микроспора [Горбунова, Круглова, 1997; Круглова, Батыгина, 2001; Круглова и др., 2005; Батыгина и др., 2010; Kruglova et al., 2017], по периодизации [Круглова, 1999]) дает начало эмбриоиду – биполярной зародышеподобной структуре, которая сразу же развивается в растение-регенерант. При гемморизогенезе инициальная клетка сначала дает начало морфогенному каллусу, в котором затем индуцируют формирование почек и корней. Оба пути морфогенеза *in vitro* ведут к формированию растений-регенерантов. По ряду причин (главным образом, с эмбриологических позиций) биотехнологически оптимальный путь морфогенеза – эмбриоидогенез *in vitro* [Круглова, 2002, 2009а,б; 2012а,б; Круглова и др., 2000; 2005; Сельдимирова, 2009, 2013; Батыгина и др., 2010; Круглова, Сельдимирова, 2011; Seldimirova, Kruglova, 2013; Сельдимирова и др., 2013, 2015, 2016, 2017г; Seldimirova et al., 2017].

Установлено, что успешное культивирование *in vitro* пыльников во многом зависит как генотипа донорного растения, определяющего такие признаки, как частота образования эмбриоидов и/или каллусов, частота регенерации зеленых/альбиносных растений, так и от условий культивирования, главным образом гормональных [Gorbunova et al., 2001; Chen et al., 2007; Belinskaya, 2008; Kumari et al., 2009; Игнатова, 2011; Kahrizi et al., 2011; Redha, Suleman, 2011; Krzewska et al., 2012; Сатарова и др., 2013; Сельдимирова, Галин, 2013; Basay, Ellialtioglu, 2013; Dong et al., 2013; Pershina et al., 2013; Сельдимирова, Круглова, 2015а,б; Zur et al., 2015, 2016; Doubled Haploidy .., 2016; Hu et al., 2016; Круглова и др., 2017; Begheyn et al., 2017; Галин и др., 2018; Круглова и др., 2018б,е; Сельдимирова и др., 2017а-г, 2018 и др.].

Таким образом, в литературе широко представлены сведения, касающиеся главным образом прикладных аспектов биотехнологии культивирования *in vitro* пыльников с целью получить полноценные андроклинные растения-регенеранты. В то же время важно разрабатывать теоретические обоснования успеха культивирования *in vitro* пыльников с различных позиций, в том числе системного подхода к морфогенезу пыльнику.

Цель данной статьи – проанализировать пыльник как сложную интегрированную систему у растений с различным типом морфогенеза пыльника – злаковых (характеризуются трёхклеточным зрелым пыльцевым зерном, например, пшеница *Triticum sp.*) и бобовых (характеризуются двуклеточным зрелым пыльцевым зерном, например, остролодочник *Oxytropis sp.*).

МОРФОГЕНЕЗ СЛОЖНЫХ ИНТЕГРИРОВАННЫХ СИСТЕМ ПЫЛЬНИКОВ ЗЛАКОВЫХ И БОБОВЫХ

Пыльник – плодущая (фертильная) часть тычинки, специализированный генеративный орган семенного растения, основная функция которого связана с формированием и развитием мужских гаметофитов – пыльцевых зерен, содержащих мужские гаметы – спермии. Кроме того, это система специализированных гетерогенных клеток, предназначенная для защиты, питания и рассеивания пыльцы.

Пыльник состоит из небольшого числа высокоспециализированных тканей (спорогенной ткани с ее производными и тканей стенки гнезда), имеющих общее происхождение. Спорогенная часть пыльника по своей сути – это микроспорангий [Эзау, 1980; Батыгина, Васильева, 2002].

Первые морфологические описания пыльника и пыльцевых зерен относятся к концу XVII в. (по [Камелина, 1994]). К настоящему времени пыльник и его развитие у представителей различных семейств покрытосеменных растений изучены достаточно подробно (монографии: [Сравнительная эмбриология, 1981; Поддубная-Арнольди, 1982; Резникова, 1984; Эмбриология цветковых растений, 1994; Круглова и др., 2005; Батыгина и др., 2010]).

Полученные результаты используются для изучения ряда общебиологических проблем, таких как дифференциация клеток, морфогенез, апоптоз, ствольность [Резникова, 1984; Батыгина, Рудский, 2006; Blackmore, Barnes, 2007 и др.], а также для разработки различных прикладных вопросов генетики, селекции, биотехнологии.

Дифференциация пыльника проходит на тычиночном бугорке. Примордии тычинок – осевые структуры. После заложения тычинкам продолжительное время свойственен апикальный рост, который сменяется интеркалярным [Эзау, 1980]. С увеличением размера тычиночного бугорка в нем происходит образование четырех лопастей пыльника одновременно с формированием специализированной ткани – связника. Далее каждая лопасть преобразуется в гнездо пыльника (микроспорангий). Два латеральных гнезда составляют теку; теки соединены между собой связником, в котором начинает формироваться единственный сосудисто-проводящий пучок. Чаще всего пыльник содержит четыре микроспорангия, в большинстве случаев расположенных симметрично. Проводящая система представлена одним или несколькими проводящими пучками, следующими из тычиночной нити в связник (по [Камелина, 1994]).

Развитие пыльника предложено разграничить на три периода – премейотический, мейотический и постмейотический [Резникова, 1984].

Премейотический период характеризуется усиленной митотической активностью, в результате которой формируются стенка пыльника и спорогенная ткань, т.е. происходит образование микроспорангиев. При этом в субэпидермальном слое меристемы каждого развивающегося гнезда пыльника дифференцируются клетки одно-, или многослойного археспория, отличающиеся от окружающих клеток более плотной цитоплазмой и крупным ядром с ядрышком.

Клетки археспория претерпевают антиклинальные деления, что ведет к увеличению их количества по длине пыльника. В ходе дальнейшего развития клетки археспория делятся периклинально, отделяя в сторону эпидермиса клетки париетального слоя, а к центру гнезда пыльника – клетки спорогенной ткани. Высказано мнение, что процесс развития

спорогенной ткани контролируется генетическими факторами, подготавливающими дифференциацию. Параллельно со стороны связника некоторые клетки меристемы дифференцируются в париетальный слой, окружая спорогенную ткань.

В целом, в ходе развития пыльника в каждой его лопасти формируется тяж спорогенных клеток, окруженный кольцом париетальных клеток двойственного происхождения. Этот период завершается с прекращением митотических делений спорогенных клеток и преобразованием их микроспороциты (материнские клетки микроспор), характеризующихся большими размерами, плотной цитоплазмой и крупными ядрами.

В ходе *мейотического периода* происходит мейоз микроспороцитов, приводящий к образованию сначала диады, а затем тетрады гаплоидных микроспор, первых клеток гаметофитного поколения. Во время I мейотического деления форма микроспороцитов значительно меняется: клетки становятся более широкими и плоскими, приближаясь по очертаниям к трехосным эллипсоидам, сплюснутым в радиальном направлении. По-видимому, подобные изменения формы микроспороцитов обусловлены ростом микроспорангиев и увеличением площади их стенки.

Таким образом, в течение I мейотического деления форма протопластов микроспороцитов меняется от клиновидной до сплюснуто-эллипсоидальной, при этом наименьшая ось ориентирована в гнездах пыльника радиально. Веретено деления ориентируется по направлению наибольшей оси микроспороцита, а первая перегородка образуется перпендикулярно к ней. В результате в гнезде пыльника формируются диады микроспор характерной формы: со стороны перегородки их протопласты, как и оболочки, прямые, а с противоположной стороны – выпуклые, так что в диаде клетки располагаются в виде двух полулуний, обращенных друг к другу прямой стороной.

Веретена II мейотического деления ориентируются параллельно первой перегородке, вторые клеточные перегородки – перпендикулярно к ней. Как правило, тетрада и сами микроспоры внутри нее окружены полисахаридом каллозой. Предполагается, что каллоза служит для изоляции микроспор друг от друга и от окружающих соматических клеток. В ходе дальнейшего генезиса тетрад происходит исчезновение каллозной оболочки в результате ферментативного гидролиза под действием фермента каллазы, и микроспоры отделяются друг от друга. В мейотический период происходят дифференциация и специализация клеток всех слоев (тканей) стенки пыльника.

В *постмейотический период* развиваются и созревают пыльцевые зерна на фоне соответствующих изменений в стенке микроспорангиев. При этом развитие микроспор связано с их митотическими делениями, дающими начало системе двуклеточного пыльцевого зерна. Таким образом, в пыльнике заканчивается процесс микроспорогенеза и начинается процесс микрогаметофитогенеза.

Первое деление микроспоры обычно называют дифференцирующим (асимметричным, неравным), так как образовавшиеся генеративная и вегетативная клетки в норме оказываются различными по дальнейшему генезису. В результате митотического деления генеративной клетки формируются трехклеточное пыльцевое зерно, помимо вегетативной клетки содержащее две мужские гаметы-спермии.

Различают *сформированный пыльник*, стенка гнезда которого представлена конечным числом слоев, специфичным для каждого таксона, и *зрелый пыльник* – в момент вскрывания [Батыгина, 1987; Круглова, 1999].

Формирование стенки пыльника протекает довольно быстро, однако окончательная дифференциация каждого слоя достаточно длительна.

Клетки каждого слоя проходят в дальнейшем совершенно разные пути развития и достигают разного уровня специализации, что связано с выполняемыми ими функциями в процессе микроспоро- и микрогаметогенеза. Высказано мнение, что дифференциацию тканей стенки пыльника нельзя сводить только к процессам, протекающим на клеточном уровне. Развитие микроспорангия следует рассматривать как развитие определенной целостной структуры, обладающей своим регуляторным механизмом и имеющей свой особый ритм развития в границах пыльника в целом [Батыгина, Васильева, 2002].

Сформированная стенка гнезда пыльника у большинства покрытосеменных состоит из таких слоев (тканей), как тапетум, средний слой, эндотеций, эпидермис (экзотеций), имеющих общее происхождение. Строение клеток различных тканей стенки пыльника специфично и тесно связано с выполняемыми ими функциями.

Особое внимание привлекает тапетум (выстилающий слой) – полифункциональная однослойная или многослойная внутренняя ткань стенки пыльника, находящаяся в тесном контакте с микроспорами и пыльцевыми зернами. Главная функция этой ткани – снабжение развивающихся пыльцевых зерен питательными веществами. Тапетальные клетки с самого начала своего развития резко отличаются от клеток остальных слоев стенки пыльника по составу клеточных компонентов. Так, цитоплазма клеток тапетума уже на ранних стадиях развития богата рибосомами, митохондриями, содержит пластиды, аппарат Гольджи, мощно развитую эндоплазматическую сеть, сферосомы, лизосомные образования и другие структуры. Нарушения в дифференциации тапетума приводят к различным формам стерильности пыльцы. Клетки тапетума принимают участие и в таких процессах, как, например, секреция фермента каллазы для растворения каллозных оболочек тетрад микроспор [Carafa, Pizzolongo, 1990]; образование предшественников экзины – внешней оболочки пыльцевого зерна; образование орбикул (телец Убиша); образование трифины – смеси гидрофобных и гидрофильных соединений на поверхности пыльцевых зерен, способствующей опылению насекомыми (по [Эмбриология цветковых растений, 1994]).

Клетки тапетума, характеризующиеся ранней специализацией, не входят в состав стенки зрелого пыльника.

Большой интерес с точки зрения морфофизиологии вызывают клетки среднего слоя, расположенного между тапетумом и эндотецием. Количество средних слоев в стенке микроспорангия варьирует от 1 до 7; в редких случаях средний слой отсутствует. На раннем этапе морфогенеза пыльника клетки этого слоя хорошо выражены, содержат крупные густоокрашенные ядра, однако митозы в них уже прекращены. Далее (в мейотический период развития пыльника) клетки сильно удлиняются, уплощаются, становятся аморфными и постепенно разрушаются. Однако в целом клетки этой ткани сохраняют свою жизнедеятельность в течение длительного времени, дегенерируя лишь к периоду зрелого пыльника. Высказано мнение, что клетки среднего слоя первоначально выполняют функцию запасующих клеток (депо крахмала и других питательных веществ), а затем играют посредническую роль в передаче ассимилятов, а также в формировании клеточной оболочки микроспоры.

Эндотеций – наружная однослойная или многослойная ткань стенки микроспорангия, расположенная под эпидермисом. В молодом пыльнике клетки эндотеция, вытянутые в тангентальном направлении и содержащие крупные ядра, мало отличаются от клеток

эпидермиса и среднего слоя. Позднюю по сравнению с остальными слоями стенки пыльника дифференциацию клеток эндотеция С.А. Резникова [1984] объясняет ингибированием их со стороны других тканей стенки пыльника.

В постмейотический период развития пыльника нарастает вакуолизация клеток эндотеция, на антиклинальных и внутренних тангентальных стенках которых развиваются фиброзные утолщения (пояски), представленные целлюлозой, пектином и лигнином. Фиброзные утолщения, достигая максимального развития к этапу зрелого пыльника, способствуют раскрытию гнезд пыльника при помощи продольной трещины – стомиума и выталкиванию пыльца за пределы пыльника (по [Батыгина, 1987; Эмбриология цветковых растений, 1994]). Таким образом, клетки эндотеция входят в состав стенки зрелого пыльника.

На ранних этапах развития пыльника (вплоть до выделения клеток археспория) клетки экзотеция (эпидермиса) – покровной ткани, окружающей весь пыльник – во многом сходны с меристематическими клетками. В дальнейшем экзотеций становится высокоспециализированной покровной тканью. Оболочки этих клеток утолщаются, слой кутины, покрывающий их с внешней стороны, увеличивается. В кутине появляются шипообразные выросты, способствующие усилению прочности клеток и тем самым повышению надежности защиты пыльника.

В целом экзотеций характеризуется, во-первых, наиболее длительным, по сравнению с другими тканями стенки пыльника, развитием, во-вторых, быстрым изменением морфологии клеток по мере развития пыльника. Деление клеток экзотеция заканчивается рано, что способствует сильному растяжению их в длину по мере роста пыльника в целом (по [Резникова, 1984]). Экзотеций как покровная ткань выполняет функцию защиты поверхности пыльника и служит, совместно с эндотецием, вскрыванию пыльника после созревания пыльца. В стенке зрелого пыльника экзотеций представлен мощным гипертрофированным слоем [Батыгина, 1987].

В целом, пыльник – специализированную генеративную структуру, основная функция которой связана с формированием пыльцевых зерен, безусловно следует рассматривать как интегрированную систему [Батыгина, 1987]. Развиваясь, каждая из тканей стенки пыльника и спорогенная ткань морфологически и структурно достигают высокой специализации, связанной с выполнением основных их функций.

Вместе с тем клетки тканей стенки пыльника и клетки спорогенной ткани, происходящие от общих инициалей, развиваются взаимосвязано и сопряженно, и нормальный ход развития пыльцевых зерен зависит от нормального функционирования тканей стенки пыльника.

Ряд исследователей [Батыгина, 1987; Резникова, 1984; Круглова, 1999, 2002; Круглова А.Е., 2009, 2011а,б, 2012а,б; Круглова, Маслова, 2011] показали важность системного подхода к генезису пыльника.

На основании анализа детальных гистологических данных по формированию, дифференциации и специализации как клеток тканей стенки гнезда пыльника, так и клеток спорогенной ткани и их производных нами предложены схемы морфогенеза пыльника злаковых (рис. 1) и бобовых (рис. 2) как интегрированных систем.

В то же время пыльник как составная часть входит в систему тычинки, являющуюся элементом сложной системы органов – цветка, который, в свою очередь, представляет собой часть системы растения.

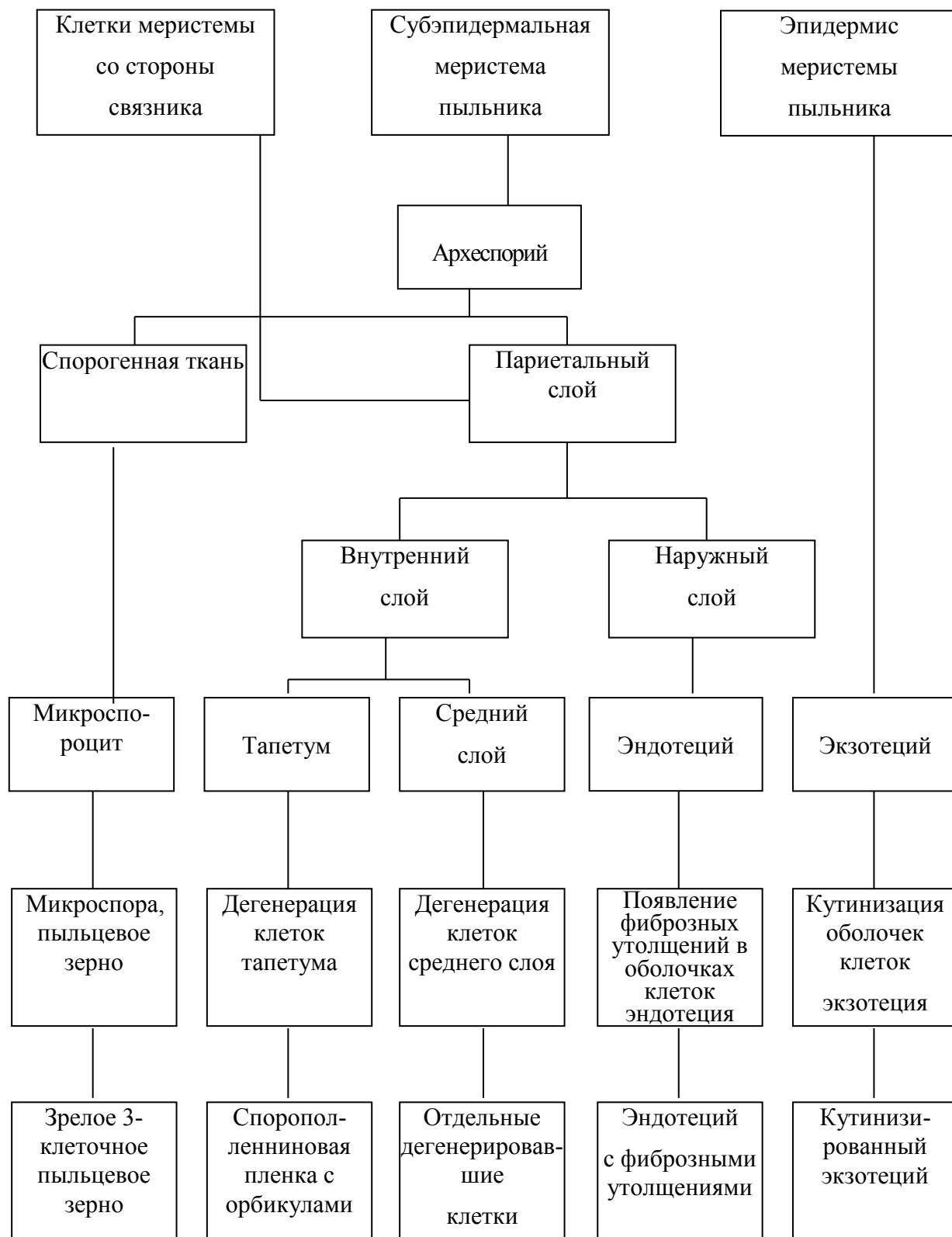


Рис. 1. Схема морфогенеза пыльника злаковых

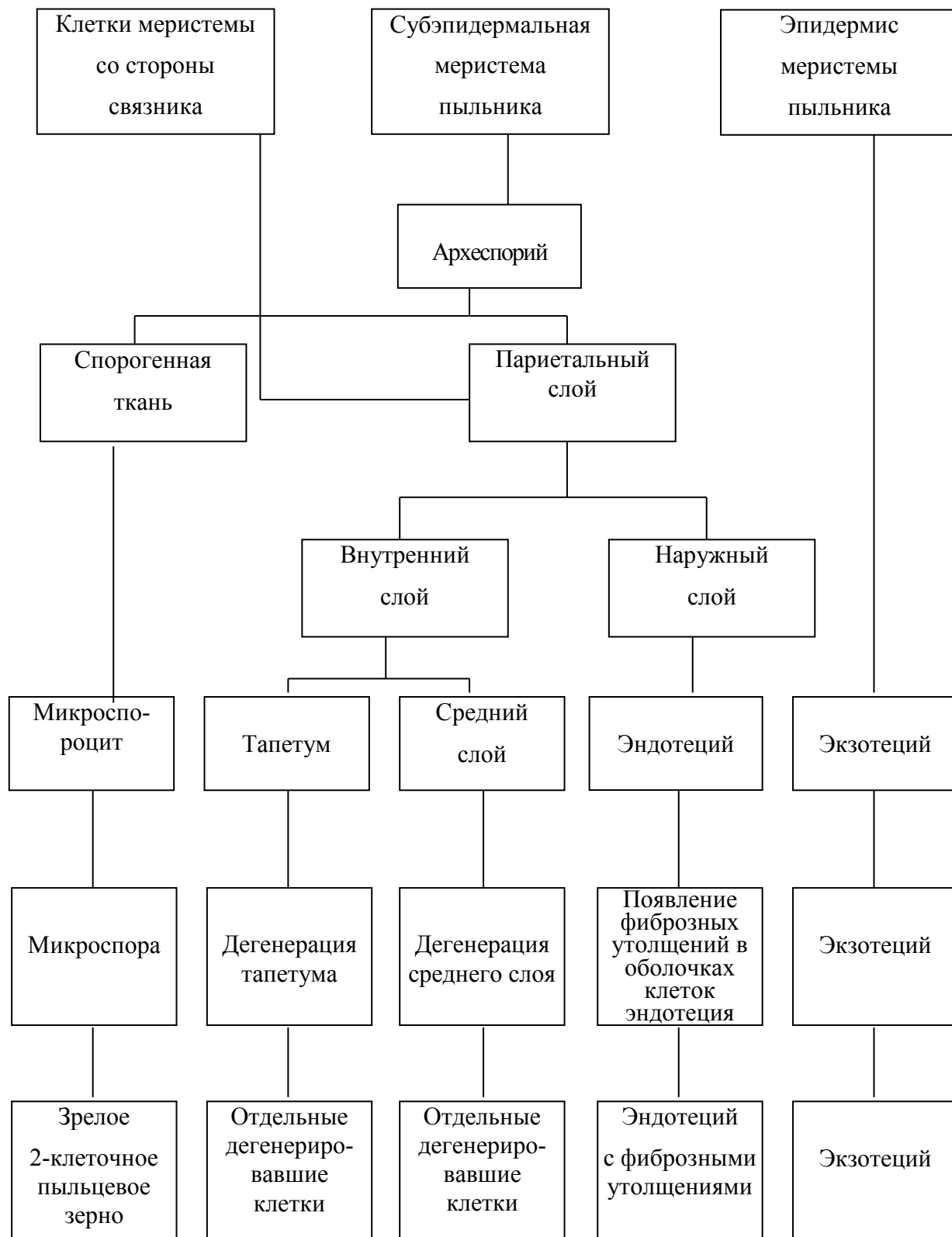


Рис. 2. Схема морфогенеза пыльника бобовых

Одно из ярких проявлений пыльника как интегрированной системы – перемещения ядер и клеток в развивающемся пыльцевом зерне злаков (по бобовым такого рода сведения отсутствуют). Как свидетельствуют литературные [Батыгина, 1987; Батыгина, Круглова, 1994], ядро вегетативной клетки и генеративная клетка в пыльцевом зерне злаков неоднократно меняют свое положение по отношению к поре. Изменение положения ядра характерно и для развивающихся микроспор злаков (рис. 3).

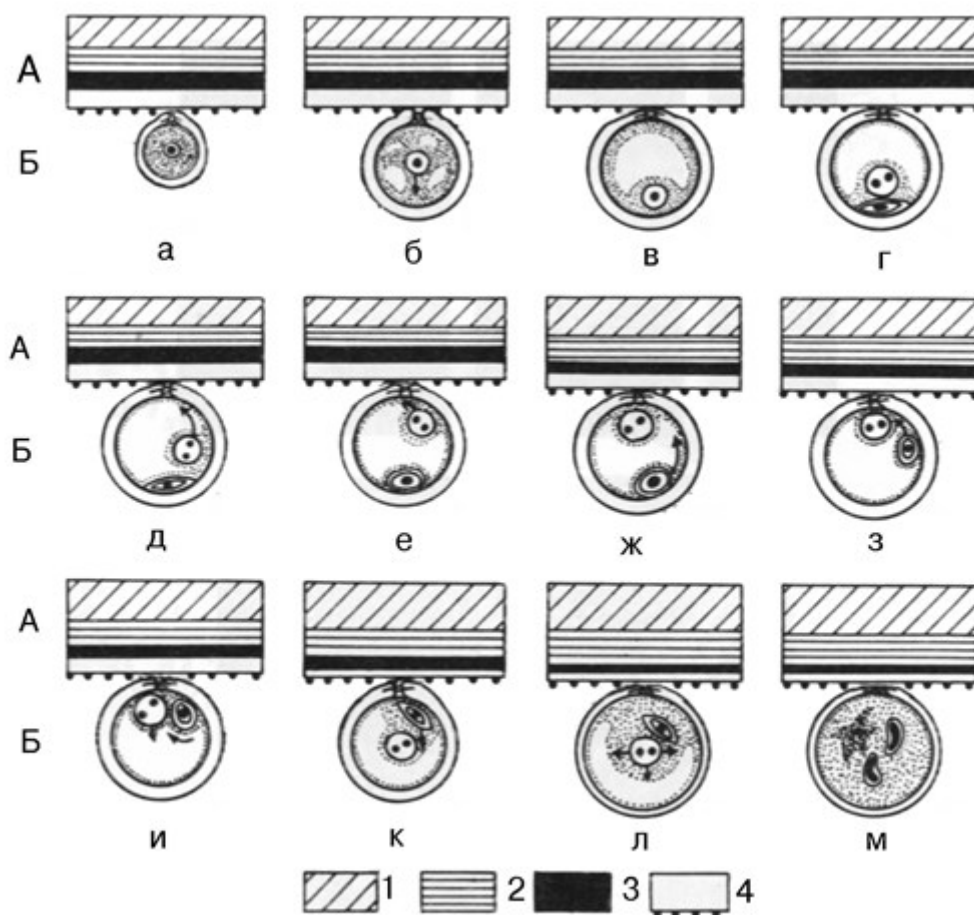


Рис. 3. Динамика трансформации слоев стенки пыльника (А) и особенности перемещений клеток и ядер в ходе развития микроспоры и формирования пыльцевого зерна (Б) злаков. Условные обозначения: А – стенка пыльника, Б – спорогенная клетка (а–в – микроспора, г–м – пыльцевое зерно); 1 – экзотеций, 2 – эндотеций,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

Подобные перемещения вызывают большой интерес в связи со многими цитологическими проблемами, такими как дифференциация клетки, влияние цитоплазмы на ядро клетки, функции ядер. В то же время перемещение ядер в ходе жизнедеятельности клеток следует рассматривать как общебиологическое явление. Злаки в этом отношении заслуживают специального исследования в силу ряда специфических особенностей развития и строения пыльника, микроспор и пыльцевых зёрен. К перемещениям ядер и клеток в пыльцевых зёрнах злаков могут иметь отношение разнообразие положения фигуры деления в микроспоре, одновременное образование клеточной стенки между генеративной и вегетативной клетками и кратковременность ее существования.

Естественно, что расположение ядра в любой клетке далеко не случайно. По всей видимости, на локализацию ядра влияют как внутриклеточные процессы, так и воздействия на клетку извне. В частности, локализация и перемещение ядер и клеток в микроспорах и пыльцевых зернах злаков, на наш взгляд, обусловлены комплексным воздействием на эти процессы внутренних («динамический центр» клетки; полярность ее протопласта) и внешних (архитектоника тканей стенки гнезда пыльника) факторов. Необходимость и важность комплексного подхода к оценке внешних и внутренних факторов определяются тем, что пыльник злаков – сложная интегрированная система.

В предлагаемой схеме (рис. 4) мы объединили внешние и внутренние факторы, обуславливающие перемещения ядер в микроспорах, ядер и клеток в пыльцевых зернах злаков в их взаимозависимости и взаимообусловленности в единой интегрированной системе пыльника.

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

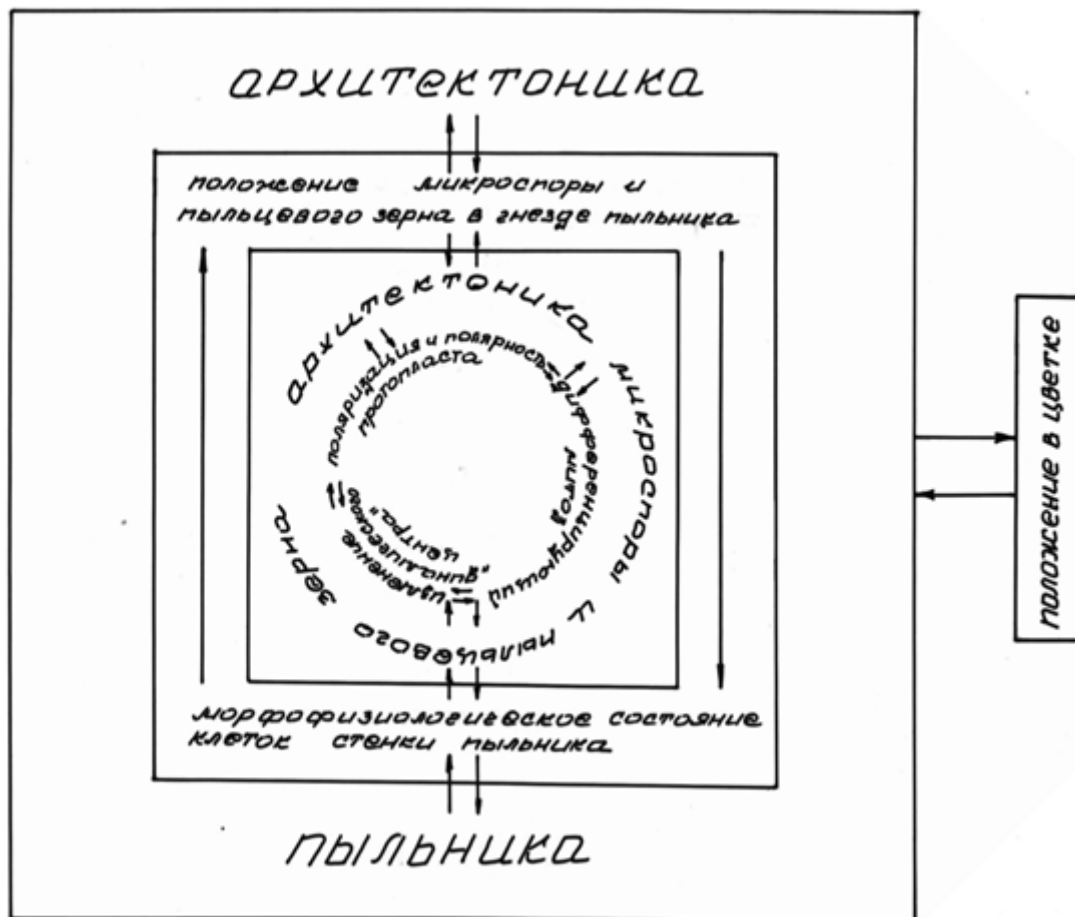


Рис. 4. Взаимосвязь внутренних и внешних факторов, обуславливающих перемещения клеток и ядер в развивающейся спорогенной клетке в пыльнике – сложной интегрированной системе

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Системный подход к пыльнику, казалось бы, не вызывает сомнений. Тем не менее в абсолютном большинстве публикаций пыльники не рассматриваются экспериментаторами как сложные интегрированные системы в условиях *in vivo* и тем более в условиях *in vitro*.

Обзор отечественной и зарубежной литературы по этой теме свидетельствует о том, что исследователи при изучении культивируемых пыльников *in vitro* анализируют только развитие микроспор и пыльцевых зерен, не принимая во внимание состояние тканей стенки гнезда пыльника, взаимодействие их как друг с другом, так и с микроспорами и пыльцевыми зёрнами. Игнорируется и тот немаловажный факт, что образование микроспор может происходить у разных видов растений различно.

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

Системный подход к морфогенезу пыльника в условиях *in vivo* экстраполируется нами и на морфогенез пыльника в условиях *in vitro* [Круглова и др., 2005]. Мы полагаем, что культивируемый пыльник *in vitro* – это система, состоящая из определенных структурных элементов (тканей стенки гнезда и клеток спорогенной ткани), между которыми существуют строго определенные морфофизиологические корреляции. Успех культивирования *in vitro*, ведущий к формированию полноценных растений-регенерантов *ex vitro*, во многом определяется нарушением целостности интегрированной системы пыльника (как правило, под действием стрессовой предобработки), индуцирующим переключение развития пыльцевых зёрен с традиционного гаметофитного пути *in vivo* на принципиально иной – спорофитный путь *in vitro*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Батыгина Т.Б. Хлебное зерно: атлас. Л.: Наука, 1987. 103 с.
2. Батыгина Т.Б., Круглова Н.Н. Движение ядра и клеток в развивающемся пыльцевом зерне // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 1. Генеративные органы цветка / Ред. Т.Б. Батыгина. СПб.: Мир и семья, 1994. С. 99-101.
3. Батыгина Т.Б., Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю., Титова Г.Е., Сельдиминова О.А. От микроспоры – к сорту. М.: Наука. 2010. 178 с.
4. Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. Размножение растений. СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2002. 232 с.
5. Батыгина Т.Б., Рудский И.В. Роль ствольных клеток в морфогенезе растений // Доклады Академии наук. 2006. Т. 410. № 5. С. 1-3.
6. Галин И.Р., Зайцев Д.Ю., Сельдиминова 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.bmcs2018-17](https://doi.org/10.31301/2221-6197.bmcs2018-17)
7. 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.

8. Игнатова С.А. Клеточные технологии в растениеводстве, генетике и селекции возделываемых растений: задачи, возможности, разработки систем *in vitro*. Одесса: Астропринт. 2011. 224 с.
9. Камелина О.П. Пыльник // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 1. Генеративные органы цветка. СПб.: Мир и семья, 1994. С. 39-40.
10. Круглова А.Е. Эмбриология редкого вида Южного Урала остролодочника сходного: морфогенез пыльника // Вестник Оренбургского государственного университета. 2009. № 6 (100). С. 172-173.
11. Круглова А.Е. Оценка качества пыльцевых зерен в зрелых пыльниках остролодочника сходного в условиях интродукции // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 2011а. Вып. 1. С. 67-74.
12. Круглова А.Е. Периодизация морфогенеза пыльника растений рода остролодочник *Oxytropis* DC. (*Fabaceae*) // Известия Самарского научного центра РАН. 2011. Т. 13. № 5 (3). С. 55-58.
13. Круглова А.Е. Эмбриология растений семейства *Fabaceae* Lindl. // Известия Уфимского научного центра РАН. 2012а. № 3. С. 26-34.
14. Круглова А.Е. Эмбриология редкого эндемика Южного Урала остролодочника башкирского *Oxytropis bashkirensis* Knjasev (*Fabaceae* Lindl.) в условиях интродукции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2012б. 24 с.
15. Круглова А.Е., Маслова Н.В. Сопряженность морфогенеза генеративных органов в цветках растений остролодочника *Oxytropis* DC. (*Fabaceae* Lindl.) // Известия Самарского научного центра РАН. 2011. Т. 13. № 5 (3). С. 59-63.
16. Круглова Н.Н. Периодизация развития пыльника злаков как методологический аспект изучения андрогенеза *in vitro* // Известия РАН. Серия биол. 1999. № 3. С. 275-281.
17. Круглова Н.Н. Микроспора злаков как модельная система для изучения путей морфогенеза: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2002. 48 с.
18. Круглова Н.Н. Инновационная биотехнология андроклиной гаплоидии яровой мягкой пшеницы: эмбриологический подход // Аграрная Россия. 2009а. № 1. С. 34-38.
19. 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.
20. Круглова Н.Н. К проблеме унификации терминологии при разработке инновационной биотехнологии андроклиной гаплоидии // Известия Уфимского научного центра РАН. 2011. № 3. С. 37-42.
21. Круглова Н.Н. Оптимизация биотехнологии получения растений пшеницы в культуре *in vitro* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2012а. № 3. С. 57-61.
22. Круглова Н.Н. Периодизация эмбриогенеза пшеницы как методологический аспект биотехнологических разработок // Известия Уфимского научного центра РАН. 2012б. № 1. С. 56-61.
23. Круглова Н.Н. Выявление критической стадии автономности зародыша пшеницы в культуре *in vitro* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2013а. № 1. С. 42-45.
24. Круглова Н.Н. Лабораторная оценка регенерантов пшеницы, полученных в экспериментальной селективной эмбриокультуре *in vitro* // Пермский аграрный вестник. 2013б. № 1. С. 35-38.
25. Круглова Н.Н. Цитогенетический анализ регенерантов пшеницы, полученных в селективной эмбриокультуре *in vitro* // Вестник БГАУ. 2013в. № 2. С. 16-18.

26. 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.
27. 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.
28. Круглова Н.Н., Батыгина Т.Б., Горбунова В.Ю., Титова Г.Е., Сельдиминова О.А. Эмбриологические основы андроклинии пшеницы. М.: Наука. 2005. 99 с.
29. Круглова Н.Н., Батыгина Т.Б., Сельдиминова О.А. Морфогенетический потенциал спорогенных клеток пыльника злаков // Успехи соврем. биологии. 2000. Т. 120. № 5. С. 490–501.
30. 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.
31. 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.
32. 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.
33. Круглова Н.Н., Дубровная О.В. Морфогенез андроклинных каллусов злаков *in vitro* // Физиол. и биох. культ. раст. 2011. Т. 43. № 1. С. 15–25.
34. Круглова Н.Н., Куксо П.А. Начальный этап андроклинии // Успехи соврем. биологии. 2006а. Т. 126. № 5. С. 462–471.
35. Круглова Н.Н., Куксо П.А. Стрессовая индукция андроклинии // / Успехи соврем. биологии. 2006б. Т. 126. № 3. С. 275–285.
36. Круглова Н.Н., Никонов В.И. Оценка экспланта для биотехнологических разработок в целях адаптационной селекции яровой мягкой пшеницы в засушливых условиях Южного Урала // Известия Уфимского научного центра РАН. 2012. № 3. С. 15-18.
37. Круглова Н.Н., Сельдиминова О.А. Морфогенез в андроклинных каллусах злаков: цитогистологические особенности // Успехи соврем. биологии. 2010. Т. 130. № 3. С. 247–257.
38. Круглова Н.Н., Сельдиминова О.А. Регенерация пшеницы *in vitro* и *ex vitro*: цитогистологические аспекты. Уфа: Гилем, 2011. 124 с.
39. Круглова Н.Н., Сельдиминова О.А. Пути морфогенеза *in vitro* клеток андроклинного каллуса пшеницы // Физиол. раст. и генетика. 2013. Т. 45. С. 382–389.
40. Круглова Н.Н., Сельдиминова О.А. Сравнительная оценка частоты образования андроклинных эмбриоидов у родительских сортов, гибридов F1 и дигамплоидных линий гибридов F1 яровой мягкой пшеницы // Пермский аграрный вестник. 2015. № 2(10). С. 66-71.
41. Круглова Н.Н., Сельдиминова 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)
42. Круглова Н.Н., Сельдиминова 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.

43. 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.
44. 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.
45. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. Каллус *in vitro* как модельная система для исследования стресс-устойчивости растений к абиотическим факторам (на примере злаков) // Успехи соврем. биологии. 2018а. Т. 138. № 3. С. 283-293. DOI: [10.7868/50042132418030067](https://doi.org/10.7868/50042132418030067)
46. 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)
47. 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.bmcs2018-1](https://doi.org/10.31301/2221-6197.bmcs2018-1)
48. 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)
49. 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)
50. 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)
51. Орлов П.А. Взаимодействие ядерных и цитоплазматических генов в детерминации развития растений. Минск: Национальная Академия наук Беларуси. 2001. 170 с.
52. Основы биотехнологии растений / Б.Р. Кулуев, Н.Н. Круглова, А.А. Зарипова, Р.Г. Фархутдинов. Уфа: РИЦ БашГУ, 2017. 244 с.
53. Поддубная-Арнольди В.А. Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М.: Наука, 1982. 352 с.
54. Резникова С.А. Цитология и физиология развивающегося пыльника. М.: Наука, 1984. 270 с.
55. Сатарова Т.Н., Черчель В.Ю., Черенков А.В. Кукуруза: биотехнологические и селекционные аспекты гаплоидии. Днепропетровск: Новая идеология, 2013. 552 с.
56. Сельдимирова О.А. Формирование полиэмбриоидов в культуре *in vitro* пыльников пшеницы // Физиол. и биохим. раст. 2009. Т. 41. № 6. С. 531-538.
57. 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.
58. 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)
59. 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.
60. Сельдимирова О.А., Галин И.Р., Круглова Н.Н., Веселов Д.С. Распределение ИУК и АБК в развивающихся зародышах пшеницы *in vivo* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2017б. № 3. С. 114-118.
61. 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)
62. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н. Андроклиный эмбриогенез *in vitro* у злаков // Успехи совр. биологии. 2014а. Т. 134. № 5. С. 476-487.
63. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н. Формирование полиэмбриоидов в культуре *in vitro* как этап биотехнологии клонирования пшеницы // Известия Уфимского научного центра РАН. 2014б. № 1. С. 22-26.
64. 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.
65. 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>.
66. 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.
67. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н., Зинатуллина А.Е. Роль фитогормонов в индукции каллусогенеза и регуляции путей морфогенеза каллусов злаков *in vitro* // Научный результат. Серия физиол. 2017в. Т. 3. № 1. С. 8-13. DOI: [10.18413/2409-0298-2017-3-1-8-13](https://doi.org/10.18413/2409-0298-2017-3-1-8-13)
68. 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. 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)
69. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н., Титова Г.Е., Батыгина Т.Б. Сравнительный ультраструктурный анализ формирующихся микроспориальных эмбриоидов *in vitro* и зиготических зародышей *in vivo* пшеницы как основа понимания цитофизиологических аспектов их развития // Онтогенез. 2017г. Т. 48. № 3. С. 220-233. DOI: [10.1134/S1062360417030109](https://doi.org/10.1134/S1062360417030109)
70. Сельдимирова О.А., Титова Г.Е., Галин И.Р., Круглова Н.Н. Структурные механизмы становления симметрии у микроспориальных эмбриоидов пшеницы: данные сканирующей электронной микроскопии // Известия Самарского научного центра РАН. 2013. Т. 15. № 3(5). С. 1676-1679.
71. 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.

72. 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.
73. Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т. 1: Winteraciae-Juglandaceae / Отв. ред. М.С.Яковлев. Л.: Наука, 1981. 264 с.
74. Титова Г.Е., Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н., Галин И.Р., Батыгина Т.Б. Феномен «сиамских зародышей» у злаков *in vivo* и *in vitro*: кливажная полиэмбриония и фасциации // Онтогенез. 2016. Т. 47. № 3. С. 152-169. DOI: [10.7868/S047514590160300X](https://doi.org/10.7868/S047514590160300X)
75. Эзау К. Анатомия семенных растений. Т. 1. М., 1980. 218 с.
76. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 1: Генеративные органы / Под ред. Т.Б. Батыгиной. СПб., 1994. 508 с.
77. 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)
78. Basay S., Ellialtıođlu S.S. Effect of genotypical factors on the effectiveness of anther culture in eggplant (*Solanum melongena* L.) // Turk. J. Biol. 2013. V. 37. P. 499–505. DOI: [10.3906/biy-1210-38](https://doi.org/10.3906/biy-1210-38)
79. Begheyn R.F., Roulund N., Vangsgaard K., Kopecký D., Studer B. Inheritance patterns of the response to *in vitro* doubled haploid induction in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) // Plant Cell. Tiss. Org. Cult. 2017. V. 130. P. 667–679. DOI: [10.1007/s11240-017-1255-y](https://doi.org/10.1007/s11240-017-1255-y)
80. Belinskaya E.V. Inheritance of potential for *in vitro* androgenesis in spring barley // *Cytol. Genet.* 2008. V. 42. P. 237-245. DOI: [10.3103/S009545270804004X](https://doi.org/10.3103/S009545270804004X)
81. Blackmore S., Barnes S.H. Pollen ontogeny // *Ann. Bot.* 2007. V. 82. P. 605-614.
82. Chen X.-W., Cistué L., Muñoz-Amatriaín M., Sanz M., Romagosa I., Castillo A.-M., Vallés M.-P. Genetic markers for doubled haploid response in barley // *Euphytica.* 2007. V. 158. P. 287–294. DOI: [10.1007/s10681-006-9310-5](https://doi.org/10.1007/s10681-006-9310-5)
83. 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)
84. Dhooghe E., Van Laere K., Eeckhaut T., Leus L., Van Huylenbroeck J. Mitotic chromosome doubling of plant tissues *in vitro* // *Plant Cell Tiss. Organ Cult.* 2011. V. 104. P. 359-373. DOI: [10.1007/s11240-010-9786-5](https://doi.org/10.1007/s11240-010-9786-5)
85. Dong X., Xu X., Miao J., Li L., Zhang D., Mi X., Liu C., Tian X., Melchinger A.E., Chen S. Fine mapping of qhir1 influencing *in vivo* haploid induction in maize // *Theor. Appl. Genet.* 2013. V. 126. P. 1713-1720. DOI: [10.1007/s00122-013-2086-9](https://doi.org/10.1007/s00122-013-2086-9)
86. Doubled Haploidy in Model and Recalcitrant Species / Ed. Segui-Simarro J.M. *Front. Plant Sci.* 2016. V. 6. DOI: [10.3389/978-2-88919-783-5](https://doi.org/10.3389/978-2-88919-783-5)
87. Dunwell J.M. Haploids in flowering plants: origins and exploitation // *Plant Biotechnology Journal.* 2010. V. 8. P. 377–424. DOI: [10.1111/j.1467-7652.2009.00498.x](https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2009.00498.x)
88. Ferrie A.M.R., Caswell K.L. Isolated microspore culture techniques and recent progress for haploid and doubled haploid plant production // *Plant Cell Tiss. Organ. Cult.* 2011. V. 104. P. 301-309. DOI: [10.1007/s11240-010-9800-y](https://doi.org/10.1007/s11240-010-9800-y)
89. 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)
90. 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)

91. Gorbunova V.Yu., Kruglova N.N., Abramov S.N. The Induction of Androgenesis *in vitro* in Spring Soft Wheat. Balance of Exogenous and Endogenous Phytohormones // Biol. Bull. 2001. V. 28. P. 25–30. DOI: [10.1023/A:1026602603527](https://doi.org/10.1023/A:1026602603527)
92. Hu H., Schrag T.A., Peis R. et al. The Genetic Basis of Haploid Induction in Maize Identified with a Novel Genome-Wide Association Method // GENETICS. 2016. V. 202. P. 1267-1276. DOI: [10.1534/genetics.115.184234](https://doi.org/10.1534/genetics.115.184234)
93. Kahrizi D., Mahmood S., Bakhshi Khanik G., Mirzaei M. Effect of genotype on androgenesis in barley (*Hordeum vulgare* L.) // Biharean Biologist. 2011. V. 5. P. 132-134.
94. Krzewska M., Czyczyło-Mysza I., Dubas E. et al. Quantitative trait loci associated with androgenic responsiveness in triticale (**Triticosecale* Wittm.) anther culture // Plant Cell Rep. 2012. V. 31. P. 2099–2108. DOI: [10.1007/s00299-012-1320-2](https://doi.org/10.1007/s00299-012-1320-2)
95. Kruglova N.N., Seldimirova O.A., Zinatullina A.E. Morphogenic microspore as a initial cell of androgenesis *in vitro*: the review of problem // Научный результат. Серия физиология. 2017. Т. 3. № 1. С. 3-7. DOI: [10.18413/2409-0298-2017-3-1-3-7](https://doi.org/10.18413/2409-0298-2017-3-1-3-7)
96. Kumari M., Clarke H.J., Small I., Siddique K.H. Albinism in plants: a major bottleneck in wide hybridization, androgenesis and doubled haploid culture // Crit. Rev. Plant Sci. 2009. V. 28. P. 393–409. DOI: [10.1080/07352680903133252](https://doi.org/10.1080/07352680903133252)
97. Nielsen N.H., Andersen S.U., Stougaard J. et al. Chromosomal regions associated with the *in vitro* culture response of wheat (*Triticum aestivum* L.) microspores // Plant Breed. 2015. V. 134. P. 255–263. DOI: [10.1111/pbr.12257](https://doi.org/10.1111/pbr.12257)
98. Pershina L.A., Osadchaya T.S., Badaeva E.D. et al. Androgenesis in Anther Cultures of Cultivars and a Promising Form of Spring Common Wheat of West Siberia Differing in the Presence or Absence of Wheat–Alien Translocations // Vavilov Zhurn. Gen. Sel. 2013. V. 17. P. 40-49. DOI: [10.1134/S2079059713040096](https://doi.org/10.1134/S2079059713040096)
99. Portemer V., Renne Ch., Guillebaux A., Mercier R. Large genetic screens for gynogenesis and androgenesis haploid inducers in *Arabidopsis thaliana* failed to identify mutants // Front. Plant Sci. 2015. V.6. DOI: [10.3389/fpls.2015.00147](https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00147)
100. Redha A., Suleman P. Effects of exogenous application of polyamines on wheat anther cultures // Plant Cell Tiss. Organ Cult. 2011. V. 105. P. 345-353. DOI: [10.1007/s11240-010-9873-7](https://doi.org/10.1007/s11240-010-9873-7)
101. 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)
102. 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)
103. Segui-Simarro J.M. Androgenesis Revisited // Bot. Rev. 2010. V. 76. P. 377-404. DOI: [10.1007/s12229-010-9056-6](https://doi.org/10.1007/s12229-010-9056-6)
104. 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)
105. 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)
106. Seldimirova O.A., Kudoyarova G.R., Kruglova N.N., Zaytsev D.Yu., Veselov S.Yu. Changes in distribution of zeatin and indolil-3-acetic acid in cells during callus induction and

- organogenesis *in vitro* in immature embryo culture of wheat // *In Vitro Cellular and Developmental Biology – Plant*. 2016a. V. 52. № 3. P. 251-264. DOI: [10.1007/s11627-016-9767-4](https://doi.org/10.1007/s11627-016-9767-4).
107. Seldimirova O.A., Titova G.E., Kruglova N.N. A complex morpho-histological approach to the *in vitro* study of morphogenic structures in a wheat anther culture // *Biol. Bull.* 2016b. V. 43. P. 121–126. DOI: [10.1134/S1062359016020084](https://doi.org/10.1134/S1062359016020084)
108. 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*. 2016с. 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)
109. 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)
110. 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)
111. Titova G.E., Seldimirova O.A., Kruglova N.N., Galin I.R., Batygina T.B. Phenomenon of “Siamese embryos” in cereals *in vivo* and *in vitro*: Cleavage polyembryony and fasciations // *Russ. J. Develop. Biol.* 2016. V. 47. P. 122–137. DOI: [10.1134/S1062360416030061](https://doi.org/10.1134/S1062360416030061)
112. 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. DOI: [10.3389/fpls.2017.01786](https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01786)
113. Zur I., Dubas E., Krzewska M. et al. Hormonal requirements for effective induction of microspore embryogenesis in triticale (*xTriticosecale* Wittm.) anther cultures // *Plant Cell Rep.* 2015. V. 34. P. 47–62. DOI: [10.3389/fpls.2015.00424](https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00424)
114. Zur I., Dubas E., Krzewska M. Current insights into hormonal regulation of microspore embryogenesis // *Doubled haploidy in model and recalcitrant species*. *Front. Plant Sci.*, 2016. P. 110-109. DOI: [10.3389/978-2-88919-783-5](https://doi.org/10.3389/978-2-88919-783-5)