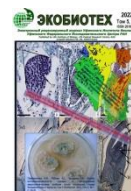




ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

http://ecobiotech-journal.ru



Обзор

ОЦЕНКА ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ ХЛЕБНЫХ ЗЛАКОВ НА ОСНОВЕ ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИХ ДАННЫХ (НА ПРИМЕРЕ ПШЕНИЦЫ)

Зинатуллина А.Е.

Уфимский Институт биологии Уфимского федерального
исследовательского центра РАН, Уфа
E-mail: aneta@ufaras.ru

Одно из направлений экспериментальной оценки засухоустойчивости растений *in vitro* состоит в использовании в качестве эксплантов зародышей той или иной стадии развития (эмбриокультура *in vitro*). Особенно перспективно в этом отношении культивирование *in vitro* незрелых зародышей, находящихся в критической стадии автономности. Такой зародыш, не зависимый от факторов материнского организма (главным образом, физиологических), способен самостоятельно дать начало полноценному растению в адекватных условиях *in vitro* и далее *ex vitro*. В статье представлен обзор ряда литературных и оригинальных данных по выявлению стадии автономности эмбриогенеза *in vivo* яровой мягкой пшеницы, а также использованию незрелых автономных зародышей в оценке засухоустойчивости в селективных условиях *in vitro*. Подчеркивается, что перспективность использования эмбриокультуры *in vitro* как экспериментальной системы в оценке стрессустойчивости растений определяется теми положениями, что (1) зародыш обладает всеми морфогенетическими потенциалами взрослого организма, (2) морфогенетические реакции растений в естественных *in vivo* и культуральных *in vitro* условиях универсальны (Батыгина, 2014). Обзорная статья посвящена 95-летию юбилею чл.-корр. РАН Т.Б. Батыгиной, внесшей значительный вклад в решение проблемы критических стадий эмбриогенеза цветковых растений.

Ключевые слова: зародыш ♦ эмбриокультура *in vitro* ♦ засухоустойчивость ♦ яровая мягкая пшеница

EVALUATION OF CEREALS DROUGHT RESISTANCE BASED ON EMBRYOLOGICAL DATA (ON THE EXAMPLE OF WHEAT)

Zinatullina A.E.

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

One of the directions of experimental evaluation of plant drought resistance *in vitro* is to use embryos at one or another stage of development as explants (embryo culture *in vitro*). The culture *in vitro* of immature embryos that are at the critical stage of autonomy is especially promising in this regard. Such an embryo, independent of the factors of the maternal organism (mainly physiologically), is able to independently give to the full-fledged adult plant in adequate conditions *in vitro* and further *ex vitro*. The article presents an overview of a number of literature and original data on the identification of the stage of embryogenesis autonomy *in vivo* of spring soft wheat, as well as the use of immature autonomous embryos in assessing drought resistance in selective conditions *in vitro*. It is emphasized that the prospects of using embryo culture *in vitro* as an experimental system in assessing plant stress resistance are determined by the provisions that (1) the embryo has all the morphogenetic potentials of an adult organism, (2) morphogenetic plant reactions in natural *in vivo* and culture *in vitro* conditions are universal (Batygina, 2014). The article is devoted to the 95th anniversary of the RAS corresponding member T.B. Batygina, who made the significant contribution to solving the problem of critical stages into flowering plants embryogenesis.

Keywords: embryo ♦ embryo culture *in vitro* ♦ drought resistance ♦ spring soft wheat

Поступила в редакцию: 6.05.2022

DOI: [10.31163/2618-964X-2022-5-1-26-40](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2022-5-1-26-40)

EDN: XUQMCT



К 95-летию со дня рождения члена-корреспондента РАН Т.Б. Батыгиной (1927–2015)

ВВЕДЕНИЕ

Засуха как абиотический стресс-фактор приводит к значительным потерям урожая растений. О чрезвычайной актуальности исследования проблемы устойчивости растений к засухе в условиях современных экстремальных колебаний климата (Climate Change., 2020) свидетельствует обширнейшая литература (обзоры: El Sabagh et al., 2019; Raveena et al., 2019; Sallam et al., 2019; Sattar et al., 2019; Yadav et al., 2021).

Растениями, ведущими прикрепленный образ жизни, на различных уровнях организации выработаны морфологические, физиологические, биохимические и иные способы стратегической адаптации к абиотическим стрессам включая засуху (обзоры: Plant life .., 2020; Jogawat et al., 2021; Marone et al., 2022; Zhan et al., 2022). Тем не менее, исследователями активно разрабатываются способы повышения устойчивости к засухе как способности растения сохранять относительно высокий уровень урожайности в условиях дефицита воды (по: Веселов и др., 2011). В частности, большое внимание в селекционных разработках уделяется созданию засухоустойчивых сортов хлебных злаков – основного продовольственного ресурса.

Для хлебных злаков разработаны различные способы оценки засухоустойчивости сортов, гибридных линий и гибридных комбинаций в полевых условиях. Прямым показателем является урожай зерна (Алабушев и др., 2019; Demydov et al., 2021; Ali, Akmal, 2022), однако влияние этого стресса оценивается и по косвенным морфо-анатомическим, фенотипическим и количественным показателям растений на разных стадиях развития (Chaichi et al., 2019; Grzesiak et al., 2019; Chowdhury et al., 2021; Salsinha et al., 2021), в том числе с оценкой разработанного авторами индекса толерантности (Falaknaz et al., 2019 и др.). Предложены физиологические способы прогнозирования полевой устойчивости к стресс-фактору засухи по реакции устьиц на увеличение транспирационного запаса (Иванов и др., 2005), показателю устьичной проводимости (по: Кудоярова и др., 2013), содержанию в листьях гормона стресса абсцизовой кислоты (Веселов и др., 2011) и некоторых аминокислот (Yadav et al., 2019). Разработан ряд методов ранней диагностики засухоустойчивости селекционного материала в лабораторных условиях. Традиционным способом такой диагностики является проращивание зерновок *in situ* в растворах осмотиков, имитирующих недостаток воды, с последующим анализом ряда морфологических показателей проростков (Парфенова и др., 2018; Сельдиминова, 2019). В последние годы активно разрабатываются генетические и молекулярно-генетические подходы к оценке засухоустойчивости генотипов хлебных злаков (Gupta et al., 2018; Dehghani et al., 2019; Kimotho et al., 2019; Leng, Zhao, 2019; Sakkar et al., 2019; Chu et al., 2021; El-Mowafi et al., 2021), а также перспективный комплексный omics-подход, включающий использование показателей геномики, протеомики и метаболомики (по: Kandel, 2021).

Хорошо известно, что успех адаптивной селекции на засухоустойчивость во многом зависит от верной оценки этого признака у создаваемых сортов (Драгавцев, 2019). Однако решение этой проблемы вызывает определенные трудности. Если устойчивость растений к биотическим стрессам в основном определяется моногенными признаками, то устойчивость к абиотическим – мультигенна (Falaknaz et al., 2019; Wang et al., 2019). Выявлено также, что в формировании толерантности к неблагоприятным внешним воздействиям у растений задействован ряд транскрипционных факторов, часть из которых принимает участие в контроле реакции на различные стрессы, как абиотические, так и биотические (Ballo et al., 2019), а это значительно усложняет выявление признака устойчивости к конкретному стрессору – засухе. Кроме того, в формировании такой толерантности задействованы различные биохимические и физиологические события в растениях, причем на разных стадиях онтогенеза (Sattar et al., 2019; Sallam et al., 2019).

Решению проблемы диагностики признака устойчивости новых гибридных комбинаций хлебных злаков к засухе может способствовать привлечение ряда биотехнологических методов культуры *in vitro* клеток, тканей и органов растений (Круглова и др., 2005; Батыгина и др., 2010; Круглова, Сельдиминова, 2011; Основы биотехнологии .., 2017; Круглова и др.,

2018а,г, 2019а, 2021а,б; Круглова, Сельдимирова, 2018; Круглова, 2022; Kruglova et al., 2018а,б; Зинатуллина, 2019, 2020а,б; Maleki et al., 2019; Rykalo et al., 2019).

Отдельное направление оценки засухоустойчивости *in vitro* связано с использованием эмбриокультуры *in vitro* как метода культивирования разновозрастных зародышей (Plant Embryo Culture ..., 2011). Перспективность этого направления определяется главным образом тем, что зародыш обладает всеми морфогенетическими потенциями взрослого организма (Батыгина, 2014), в том числе способностью противостоять различным стрессам (Круглова и др., 2019б; Kruglova et al., 2020b).

В оценке засухоустойчивости злаков особенно перспективна эмбриокультура *in vitro* незрелых зародышей, находящихся в критической стадии автономности. Сотрудниками лаборатории физиологии растений УИБ УФИЦ РАН в течение ряда лет проводятся комплексные исследования по использованию эмбриологических данных для выявления критической стадии автономности эмбриогенеза яровой мягкой пшеницы и разработки на этой основе основных этапов эмбриокультуры *in vitro* как биотехнологического приёма. Полученные результаты рекомендованы к применению в селекционных целях по созданию засухоустойчивых гибридных линий этого хлебного злака. Исследования проводятся на основе теоретических эмбриологических разработок чл.-корр. РАН Т.Б. Батыгиной, чьей памяти посвящена эта статья.

Цель данной работы – подвести некоторые итоги применения эмбриологических данных в разработке метода эмбриокультуры *in vitro* в биотехнологии получения засухоустойчивых регенерантов пшеницы в селекционных целях.

ВЫЯВЛЕНИЕ КРИТИЧЕСКОЙ СТАДИИ АВТОНОМНОСТИ ЭМБРИОГЕНЕЗА ПШЕНИЦЫ

Эмбриогенез растений представляет собой единый процесс, в результате которого из исходной тотипотентной клетки – зиготы – формируется зрелый зародыш согласно определенным паттернам клеточных делений (Батыгина, 2014; de Vries, Weijers, 2017; Chen et al., 2021). В качестве примера на рис. 1 представлена схема развития зародыша пшеницы согласно специфическому для злаков типу эмбриогенеза – Graminad, установленному Т.Б. Батыгиной в цикле работ (обобщение: 2014).

В то же время зародыш в своем развитии проходит дискретные взаимосвязанные стадии, различающиеся по морфогенетическим процессам и значению для дальнейшего развития. Каждая из стадий эмбриогенеза, несмотря на все разнообразие происходящих в это время процессов, направлена на реализацию морфогенетического потенциала зародыша и онтогенетической программы развития особи в целом, а зародыш демонстрирует свойства динамичной системы с пульсирующим характером функционирования своих элементов (Батыгина, 2014).

Ряд стадий эмбриогенеза растений исследователи относят к критическим. Значительный вклад в теоретическое решение этого вопроса внесла Т.Б. Батыгина, разработав концепцию критических стадий эмбриогенеза растений на основании ряда критериев, с учетом морфогенетических и морфофизиологических корреляций (цикл работ 1983–2014 гг., обобщение: 2014). При этом исследователь особое внимание уделяла такой критической стадии эмбриогенеза, как автономность – структурно-функциональное и морфофизиологическое состояние развивающегося зародыша, отражающее независимость от окружающих тканей и проявляющееся в способности завершить нормальный эмбриогенез вне материнского организма (обобщение: Батыгина, 2014). Т.Б. Батыгиной с соавт.

(Vasilyeva, Batygina, 2006) на примере лотоса был разработан экспериментальный способ выявления стадии автономности зародыша по способности разновозрастных изолированных зародышей к завершению эмбриогенеза и формированию нормального проростка на безгормональной среде *in vitro*.

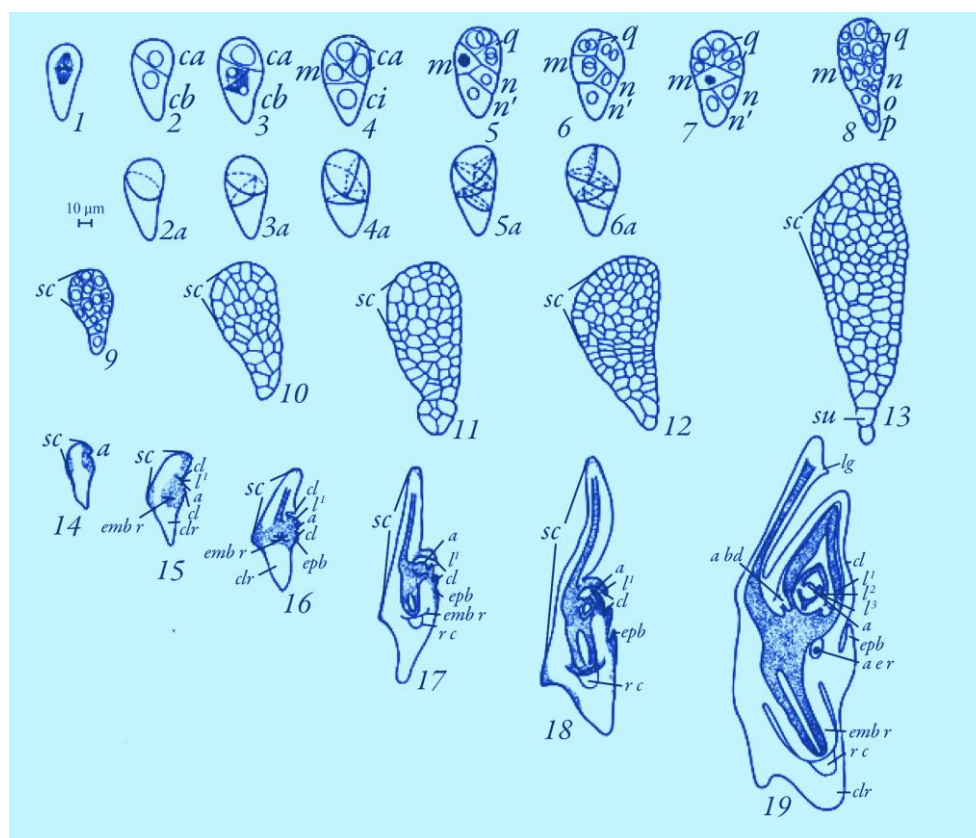


Рис. 1. Схема развития зародыша пшеницы согласно Graminad-типу эмбриогенеза. 1-19 – схема строения зародыша в дорсовентральном сечении; 2a-6a – стереоскопическая схема строения зародыша. Условные обозначения: a – апекс; abd – пазушная почка; aer – придаточный зародышевый корень; cl – колеоптиль; clr – колеориза; em – зародыш; emb r – зародышевый корень; epb – эпибласт; l^1, l^2, l^3 – первые листья плюмулы; lg – лигула; r c – корневой чехлик; sc – щиток; su – суспензор. По: Батыгина, 2014, с изменениями.

Позднее для пшеницы было предложено давать оценку автономности зародыша по более жёсткому критерию – формированию из проростка полноценного растения далее, в лабораторных почвенных условиях *ex vitro* (Круглова, 2012a, 2013). Экспериментальными исследованиями обширной коллекции сортов и гибридных комбинаций яровой мягкой пшеницы на основе этого критерия было выявлено, что автономность зародышей приходится на стадию сформированного зародыша (согласно периодизации: Круглова, 2012b; Kругlova, 2013; уточнено: Зинатуллина, 2022), что соответствует 12-15 сут после опыления.

Методами сканирующей электронной (рис. 2a) и световой (рис. 2б) микроскопии установлено, что в таких зародышах уже дифференцированы все органы: щиток (семядоля), лигула, почечка, состоящая из апекса побега и первого листа, колеоптиль, эпибласт, колеориза, мезокотиль, зародышевый корень (Круглова, Катасонова, 2009; Сельдимирова и др., 2017; Seldimirova et al., 2017; Круглова и др., 2019b; Kругlova et al., 2020b). По данным ультраструктурных исследований, клетки щитка такого зародыша содержат липидные капли и крупные амилопласты, аккумулирующие крахмал; в клетках апекса побега имеются хорошо развитые митохондрии и пластиды в виде хлоропластов (рис. 3) (Seldimirova et al., 2017). Всё это свидетельствует о высокой метаболической активности клеток автономных зародышей.

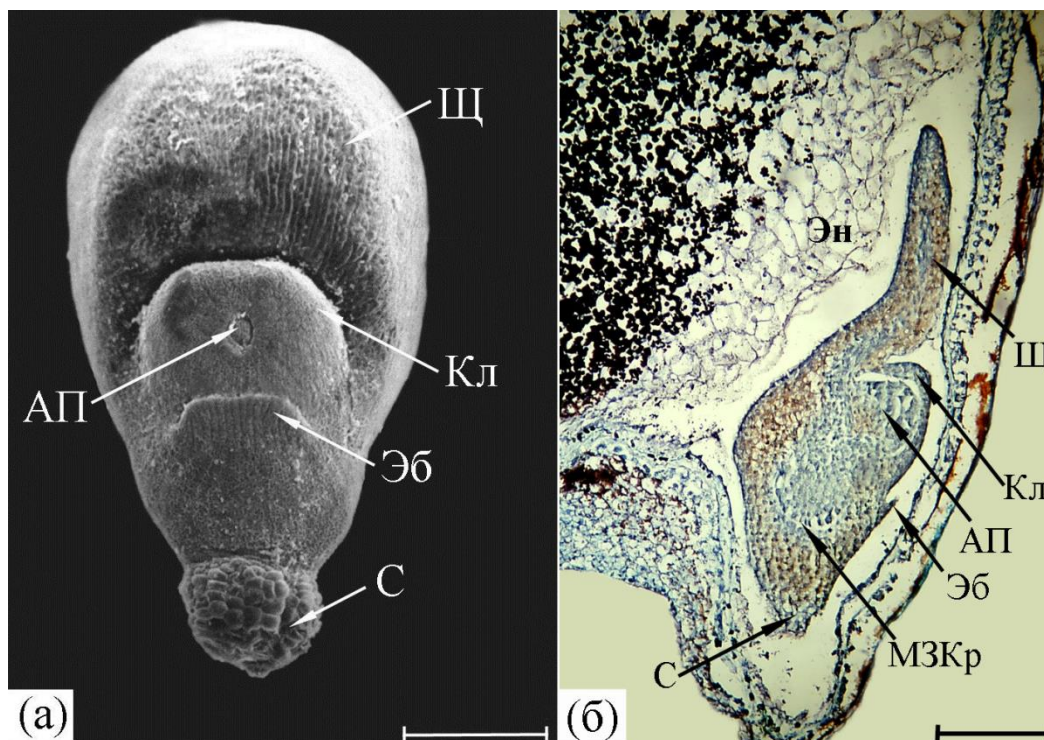


Рис. 2. Зародыш пшеницы в стадии автономности по данным сканирующей электронной (а) и световой (б) микроскопии. Условные обозначения: АП – апекс побега, КЛ – колеоптиль, МЗКр – меристема зародышевого корня, С – суспензор, Щ – щиток, ЭБ – эпибласт, Эн - эндосперм. Шкала: 200 мкм. По: Seldimorova et al., 2017, с изменениями.

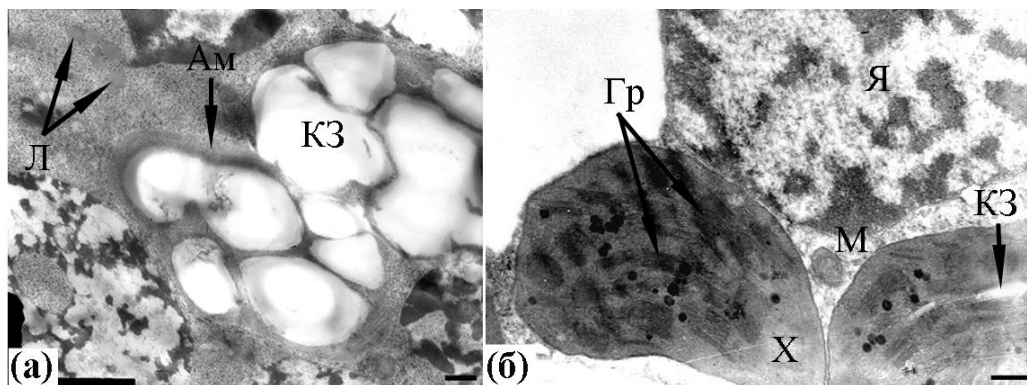


Рис. 3. Клетки щитка (а) и апекса побега (б) зародыша пшеницы в стадии автономности по данным трансмиссионной электронной микроскопии. Условные обозначения: Ам – амилопласт, Гр – граны хлоропластов, КЗ – крахмальное зерно, Л – липидные капли, М – митохондрия, Х – хлоропласт, Я – ядро. Шкала: (а) – 500 нм, (б) – 200 нм. По: Seldimorova et al., 2017, с изменениями.

Установлено, что именно незрелые сформированные зародыши пшеницы на безгормональной среде *in vitro* формировали проростки, а далее в почвенных условиях *ex vitro* – растения с полноценными зерновками (Круглова, 2014; Круглова и др., 2018,б,в; Сельдиминова и др., 2018).

В целом, этими исследованиями было подтверждено высказанное Т.Б. Батыгиной (2014 и ранее) мнение о том, что данные об автономности зародыша имеют теоретическое значение в оценке критических стадий эмбриогенеза как этапа автономизации онтогенеза растений. Практическое значение этих исследований состояло в выявлении и характеристике стадии и статуса незрелых зародышей пшеницы, оптимальных для использования

в эмбриокультуре *in vitro* с целью прямого получения растений-регенерантов в условиях *in vitro* и далее *ex vitro* (Круглова и др., 2020; Kruglova et al., 2020a).

БИОТЕХНОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ ПШЕНИЦЫ В СЕЛЕКТИВНОЙ ЭМБРИОКУЛЬТУРЕ *IN VITRO* АВТОНОМНЫХ ЗАРОДЫШЕЙ

Разработанная Т.Б. Батыгиной концепция о критических стадиях эмбриогенеза (2014 и ранее) связана и с положением о повышенной чувствительности зародышей на этих стадиях к внешним воздействиям. Цикл исследований сотрудников лаборатории физиологии растений был посвящен экспериментальному подтверждению этого положения. Для этого был использован разработанный авторами биотехнологический метод культивирования *in vitro* незрелых автономных зародышей пшеницы на селективной питательной среде, имитирующей дефицит влаги, для оценки засухоустойчивости изучаемых генотипов. Базовым теоретическим подходом в этом направлении экспериментов явилось ещё одно положение Т.Б. Батыгиной (2014 и ранее) о том, что структурный и функциональный статус зародышей на каждой стадии эмбриогенеза обусловлен не только его собственным генотипом, но и генотипом всего материнского организма, опосредованно влияющего на зародыш через условия внутри развивающегося семени.

Исследования проводились с использованием зародышей коллекции из 4 сортов, 3 гибридных линий и 10 гибридных комбинаций яровой мягкой пшеницы, полученных сотрудниками лаборатории селекции и семеноводства яровой пшеницы Башкирского НИИ СХ УФИЦ путем целенаправленной селекции по признаку “засухоустойчивость”.

Предварительно сравнительными экспериментами по влиянию ряда осмотиков различных концентраций на ростовые показатели и гистологический статус проростков пшеницы было выявлено, что в качестве селективного осмотического агента, имитатора засухи, в питательную среду для культивирования автономных зародышей пшеницы методически удобно использовать маннит в сублетальной концентрации 8% (Сельдимирова, 2019). Эти результаты подтверждаются литературными данными о том, что селективная система *in vitro* с введением маннита достаточно эффективна, поскольку обеспечивает более полную элиминацию чувствительных клеток и более высокую жизнеспособность “выживших” растений-регенерантов (Пикало и др., 2020).

Кроме того, было предложено (Круглова и др., 2019в) использовать следующие методические подходы: (1) Генотип считается засухоустойчивым, если автономные зародыши в условиях селективной культуры *in vitro* формировали нормальные проростки, которые далее в лабораторных почвенных условиях *ex vitro* развивались в полноценные растения-регенеранты в фазе полной спелости (поколение R1). (2) Гистологический анализ должен подтвердить нормальный процесс развития апексов побега и корня проростков регенерантов поколения R1 уже на ранних этапах культивирования *in vitro*. (3) Дополнительный этап оценки засухоустойчивости генотипов состоит в определении лабораторной всхожести зрелых зерновок регенерантов поколения R1 в чашках Петри с обработкой 8%-ным маннитом.

Согласно полученным данным (Круглова и др., 2019в; Зинатуллина, Никонов, 2021), незрелые автономные зародыши большинства (12 из 17) исследованных сортов, гибридных линий и гибридных комбинаций пшеницы формировали нормальные проростки на 5–9 сут культивирования в селективных условиях *in vitro* с применением 8% маннита, хотя количество проростков в процентах от инокулированных зародышей было различным, в зависимости от генотипа: от 3.4 до 67.2 %. Гистологический анализ апексов побегов

и корней 9-суточных проростков подтвердил их нормальное строение (на рис. 4 приведены гистологические данные на примере гибридной комбинации Э43018 х Тулайковская золотистая). Проростки таких генотипов после переноса в почвенные условия лабораторной площадки *ex vitro* развивались до фенофазы полной спелости зерна, с формированием зрелых зерновок (регенеранты поколения R1).

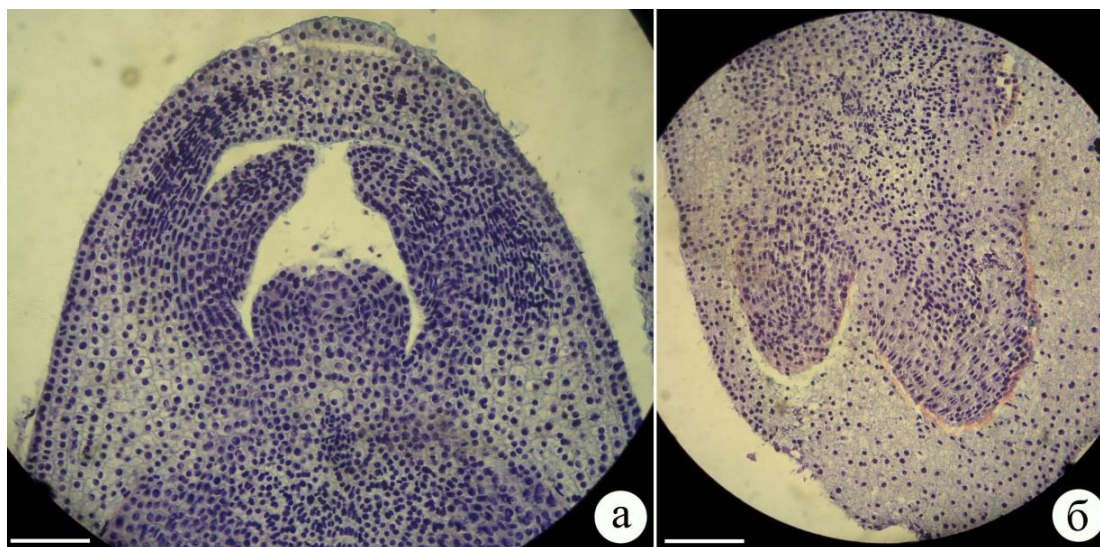


Рис. 4. Апексы побега (а) и корня (б) проростка пшеницы гибридной комбинации Э43018 х Тулайковская золотистая на 9 сут культивирования *in vitro* на селективной среде в условиях имитации засухи. Продольные срезы. Световая микроскопия. Масштабная линейка: 100 мкм. По: Зинатуллина, Никонов, 2021.

Лабораторная оценка всхожести зрелых зерновок полученных регенерантов R1 согласно методике проращивания в чашках Петри, с введением 8% маннита, выявила их всхожесть на 3 сут проращивания, хотя и в различном количестве в зависимости от генотипа (от 20.5 до 87.8 %).

В целом, регенеранты поколения R1 изученных 12 генотипов пшеницы были охарактеризованы как стресс-толерантные. Ряд гибридных комбинаций со сравнительно высокими показателями прорастания автономных зародышей в селективных условиях *in vitro* и сравнительно высокими показателями лабораторной всхожести зрелых зерновок при обработке в обоих случаях 8% маннитом рекомендованы для включения в селекционные программы по выведению засухоустойчивых районированных сортов.

ОЦЕНКА В ПОЛЕВЫХ УСЛОВИЯХ ЭМБРИОГЕНЕЗА ЗАСУХОУСТОЙЧИВЫХ РЕГЕНЕРАНТОВ ПШЕНИЦЫ

Дальнейшее направление исследований сотрудников лаборатории физиологии растений состояло в анализе показателей полученных засухоустойчивых регенерантов уже следующего поколения R2 полевых условиях. Как полагают исследователи, особенно важно изучить в поле эмбриональные показатели засухоустойчивых регенерантов, поскольку хорошо известно (Батыгина, 2014 и др.), что в основе формирования качественных семян лежит нормальное прохождение зародышем всех стадий эмбриогенеза.

Такие исследования были проведены на экспериментальных участках научного стационара (Уфимский р-н) в 2021 г. Этот год по данным Башкирского управления по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды характеризовался как засушливый, на основании показателей индексов осадков и испаряемости. Среднемесячные показатели температуры воздуха при прохождении эмбриогенеза (+21,9 °С в июле, +20,7 °С

в августе) были выше физиологического оптимума для этого процесса у пшеницы (+19,0 °С, по: Khan et al., 2021).

На примере засухоустойчивых регенерантов гибридной комбинации Л42938×Салават Юлаев поколения R2 (отобран по средним среди исследованных генотипов показателям засухоустойчивости, см: Круглова и др., 2019в; Зинатуллина, Никонов, 2021) установлено, что воздействие повышенной температуры воздуха не оказало отрицательного влияния на ход эмбриогенеза и структуру развивающихся зародышей. В условиях выполненных исследований развитие зародышей шло согласно характерному для злаков Graminad-типу эмбриогенеза, без отклонений от нормы на всех стадиях эмбриогенеза от зиготы до зрелой структуры. При этом зародыши последовательно проходили стадии зиготы, двухклеточного, четырехклеточного, многоклеточного зародыша, стадию органогенеза (рис. 5). Зрелые зародыши формировались к обычному для пшеницы сроку и содержали типичные для злаков органы без нарушения их структуры: щиток с выростом-лигулой, колеоптиль, эпибласт, зародышевый корень, колеориза, а также почечка, состоявшая из апекса побега, первого листа и примордия второго листа (рис. 6).

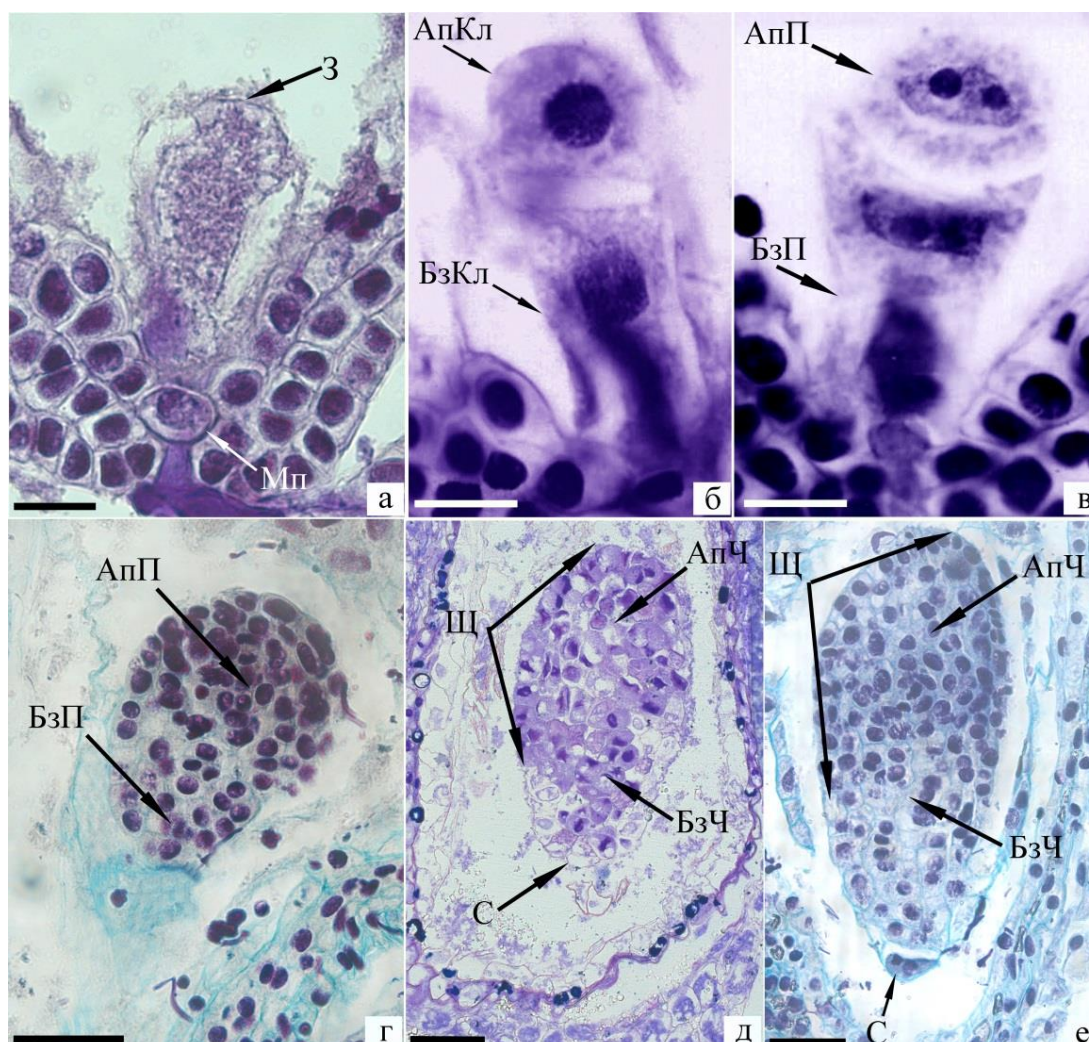


Рис. 5. Зародыши регенерантов R2 гибрида пшеницы Л42938 х Салават Юлаев по данным световой микроскопии: зигота (а), двухклеточный зародыш (б), четырехклеточный зародыш (в), многоклеточный зародыш (г-е).

Условные обозначения: АпКл – апикальная клетка, АпП – апикальный полюс, АпЧ – апикальная часть, БзКл – базальная клетка, БзП – базальный полюс, БзЧ – базальная часть, З – зигота, МП – микропиле, С – суспензор, Щ – щиток. Шкала: (а-в) – 20 мкм; (г-е) – 50 мкм. По: Круглова, Сельдиминова, 2022.

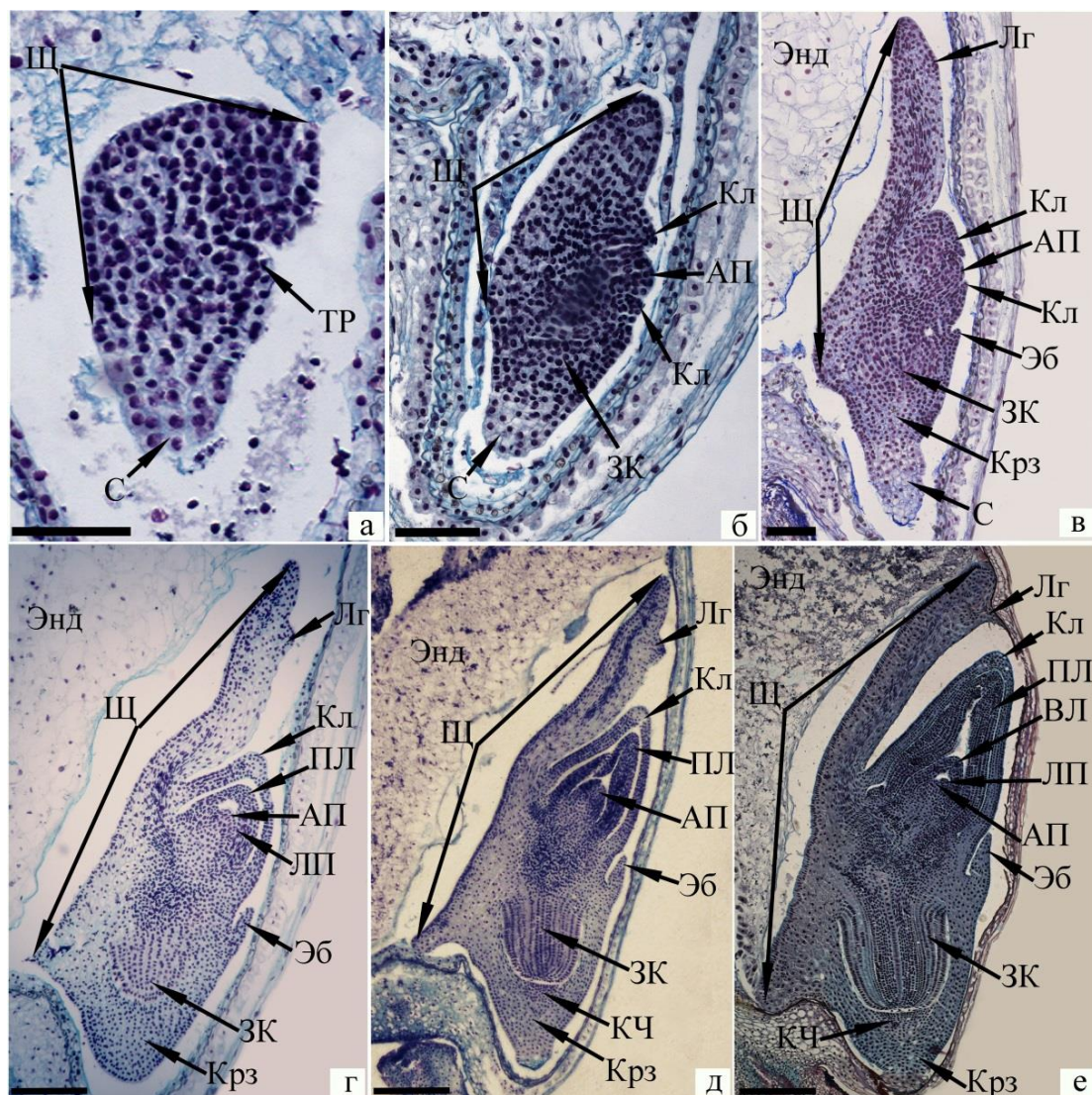


Рис. 6. Зародыши регенерантов R2 гибрида пшеницы Л42938 x Салават Юлаев по данным световой микроскопии: формирование точки роста (а), формирование апекса побега и главного зародышевого корня (б), формирование эпипласта, колеоризы, лигулы (в), сформированный зародыш (г), формирование корневого чехлика (д), зрелый зародыш (е). Условные обозначения: АП – апекс побега, ВЛ – второй лист, ЗК – главный зародышевый корень, КЛ – колеоптиль, Крз – колеориза, КЧ – корневой чехлик, ЛГ – лигула, ЛП – листовый примордий, ПЛ – первый лист, С – суспензор, ТР – точка роста, Ш – щиток, Эб – эпипласт, Энд – эндосперм. Шкала: (а–в) – 100 мкм; (г–е) – 400 мкм.

По: Круглова, Сельдиминова, 2022.

Анализ полученных результатов позволил авторам сделать заключение о целесообразности использования как разработанной модификации метода селективной эмбриокультуры *in vitro* автономных зародышей, так и полученных засухоустойчивых регенерантов в селекционных программах, направленных на создание устойчивых к дефициту влаги районированных сортов яровой мягкой пшеницы (Круглова, Сельдиминова, 2022).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Формирование устойчивости растений к абиотическим стрессам включая засуху – сложный процесс, определяемый многими факторами, поэтому так перспективны разработки экспериментальных биотехнологических систем для решения различных аспектов этой проблемы. Одно из перспективных направлений в этой области – использование метода

селективной эмбриокультуры *in vitro* автономных зародышей, основанного на результатах детальных эмбриологических исследований. Именно эмбриологический подход даёт возможность изучать морфогенез зародыша в контролируемых экспериментатором селективных условиях, позволяет приблизиться как к пониманию закономерностей и особенностей ответных реакций зародышей на воздействие абиотических стресс-факторов, так и к разработке способов управления адаптацией зародышей в таких условиях.

Теоретическим обоснованием для разработки и использования этого биотехнологического метода являются высказанные Т.Б. Батыгиной (2014 и ранее) положения о том, что (1) зародыш обладает всеми морфогенетическими потенциями взрослого организма, (2) пути морфогенеза растений *in vivo* и *in vitro* универсальны, что проявляется в сходстве ответных реакций растений *in vivo* и эксплантов (в частности, зародышей) *in vitro*.

Полученные для пшеницы результаты можно экстраполировать и на все хлебные злаки, поскольку все представители семейства Poaceae характеризуются одним и тем же типом Graminad-эмбриогенеза, одними и теми же уникальными даже среди однодольных растений органами зрелого зародыша (Батыгина, 2014 и ранее; Kruglova et al., 2020b).

Важно также отметить, что применение селективной эмбриокультуры *in vitro* автономных зародышей, при относительности полученных результатов, даёт возможность провести экспресс-тестирование засухоустойчивости новых селекционных форм пшеницы на самых ранних этапах онтогенеза – в зародыше, уже через 12-15 сут после их получения методом гибридизации. Это приводит к существенному выигрышу во времени в сравнении с оценкой засухоустойчивости селекционных образцов традиционными полевыми методами (Круглова, Зинатуллина, 2021; Kruglova, Zinatullina, 2022).

В целом, анализ данных, полученных в лабораторных и полевых исследованиях различными методами, позволяет рекомендовать разработанный в лаборатории физиологии растений УИБ УФИЦ РАН метод селективной эмбриокультуры *in vitro* автономных зародышей и полученные засухоустойчивые регенеранты к использованию в селекционных программах, направленных на создание засухоустойчивых районированных сортов яровой мягкой пшеницы.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алабушев А.В., Ионова Е.В., Лиховидова В.А., Газе В.Л. Оценка засухоустойчивости озимой мягкой пшеницы в условиях модельной засухи // Земледелие. 2019. № 7. С. 35–37. DOI: 10.24411/0044-3913-2019-10709
2. Батыгина Т.Б. Биология развития растений. Симфония жизни. 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. Веселов С.Ю., Шарипова Г.В., Тимергалин М.Д. и др. Прогноз засухоустойчивости по содержанию абсцизовой кислоты и изучение возможности упрощения процедуры ее количественной оценки в растениях пшеницы // Известия Самарского НЦ РАН. 2011. Т. 13. №5(3). С. 17–20.

5. Драгавцев В.А. Решения технологических задач селекционного повышения урожая, вытекающие из теории эколого-генетической организации количественных признаков // Бюлл. ГНБС. 2019. Вып. 132. С. 17–28. DOI: [10.25684/NBG.boolt.132.2019.02](https://doi.org/10.25684/NBG.boolt.132.2019.02)
6. 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)
7. Зинатуллина А.Е. Модельная система «зародыш–зародышевый каллус» в экспресс-оценке стрессовых и антистрессовых воздействий (на примере злаков) // Экобиотех. 2020а. Т. 3. № 1. С. 38–50. DOI: [10.31163/2618-964X-2020-3-1-38-50](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2020-3-1-38-50)
8. Зинатуллина А.Е. Цитофизиологические особенности контрастных типов каллусов *in vitro* // Успехи соврем. биол. 2020б. Т. 140. № 2. С. 1–12. DOI: [10.31857/S0042132420020040](https://doi.org/10.31857/S0042132420020040)
9. Зинатуллина А.Е. Периодизации эмбриогенеза злаков *in planta* и их использование в биотехнологических исследованиях *in vitro* // Известия Уфимского НЦ 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)
10. Зинатуллина А.Е., Никонов В.И. Лабораторная оценка регенерантов гибридных комбинаций пшеницы в условиях *in vitro* и *ex vitro* // Экобиотех. 2021. Т. 4. № 2. С. 81–88. DOI: [10.31163/2618-964X-2021-4-2-81-88](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2021-4-2-81-88)
11. Иванов Е.А., Фархутдинов Р.Г., Веселов Д.С. и др. Реакция устьиц растений разных сортов пшеницы на увеличение транспирационного запроса как диагностический признак в селекции на засухоустойчивость // Вестник Башкирского ун-та. 2005. № 1. С. 65–68.
12. Круглова Н.Н. Оптимизация биотехнологии получения растений пшеницы в культуре *in vitro* // Известия Уфимского НЦ РАН. 2012а. № 3. С. 57–61.
13. Круглова Н.Н. Периодизация эмбриогенеза пшеницы как методологический аспект биотехнологических разработок // Известия Уфимского НЦ РАН. 2012б. № 2. С. 21–24.
14. Круглова Н.Н. Выявление критической стадии автономности зародыша пшеницы в культуре *in vitro* // Известия Уфимского НЦ РАН. 2013. № 1. С. 42–45.
15. Круглова Н.Н. Выявление автономности зародыша пшеницы как этап разработки экспресс-диагностической биотехнологии получения засухоустойчивых образцов // Пермский агр. вест. 2014. № 1 (5). С. 38–43.
16. Круглова Н.Н. Каллусообразование и каллусогенез *in vitro* у злаков: роль гормонального баланса // Известия Уфимского НЦ РАН. 2022. № 1. С. 52–59. DOI: [10.31040/2222-8349-2022-0-1-52-59](https://doi.org/10.31040/2222-8349-2022-0-1-52-59)
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., Катасонова А.А. Незрелый зародыш пшеницы как морфогенетически компетентный эксплант // Физиол. и биох. культ. раст. 2009. Т. 41. № 2. С. 124–131.
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. Потенциально морфогенный каллус пшеницы в культуре *in vitro* // Известия Уфимского НЦ 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)
21. 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 соврем. биол. 2021. Т. 141. № 5. С. 483–495. DOI: [10.31857/S0042132421050057](https://doi.org/10.31857/S0042132421050057)

22. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Эмбриогенез *in vivo* засухоустойчивых регенерантов яровой мягкой пшеницы, полученных в эмбриокультуре *in vitro* // Таврич. вестн. агр. науки. 2022. № 1(29). С. 65–78. DOI: [10.33952/2542-0720-2022-1-29-65-78](https://doi.org/10.33952/2542-0720-2022-1-29-65-78)
23. 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. 2018а. Т. 138. № 3. С. 283–293. DOI: [10.7868/S0042132418030067](https://doi.org/10.7868/S0042132418030067)
24. 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)
25. 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 НЦ 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)
26. 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)
27. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. Каллус *in vitro* как модельная система для изучения органогенеза растений // Известия Уфимского НЦ РАН. 2019а. № 2. С. 44–54. DOI: [10.31040/2222-8349-2019-2-44-54](https://doi.org/10.31040/2222-8349-2019-2-44-54)
28. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. Структурные особенности и гормональная регуляция зиготического эмбриогенеза злаков // Успехи соврем. биол. 2019б. Т. 139. № 4. С. 326–337. DOI: [10.1134/S0042132419040057](https://doi.org/10.1134/S0042132419040057)
29. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. Каллусные культуры *in vitro* в экспериментальной оценке засухоустойчивости хлебных злаков // Таврич. вестн. агр. 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)
30. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. Эмбриокультура *in vitro* в экспериментальной оценке засухоустойчивости хлебных злаков // Таврич. вестн. агр. 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)
31. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е., Никонов В.И. Выявление засухоустойчивых генотипов пшеницы в культуре незрелых зародышей *in vitro* // Вестн. БГАУ. 2019в. 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)
32. 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)
33. Кудоярова Г.Р., Холодова В.П., Веселов Д.С. Современное состояние проблемы водного баланса растений при дефиците воды // Физиол. раст. 2013. Т. 60. № 2. С. 155–165.
34. Основы биотехнологии растений / Б.Р. Кулуев, Н.Н. Круглова, А.А. Зарипова, Р.Г. Фархутдинов. Уфа: РИЦ БашГУ, 2017. 244 с.
35. Парфенова Е.С., Шамова М.Г., Набатова Н.А., Псарева Е.А. Оценка относительной засухоустойчивости сортов озимой ржи способом проращивания на растворе сахарозы // Междунар. журн. прикл. и фундам. иссл. 2018. № 11. Ч. 2. С. 347–351. DOI: [10.17513/mjpf.12503](https://doi.org/10.17513/mjpf.12503)

36. Пикало С., Демидов О., Юрченко Т. та ин. Методи оцінки посухостійкості селекційного матеріалу пшениці // Вісн. Львівськ. ун-ту. Сер. біол. 2020. Вип. 82. С. 63–79.
37. Сельдимирова О.А. Тестирование селективных агентов для оценки яровой мягкой пшеницы на устойчивость к засухе // Экобиотех. 2019. Т. 2. № 1. С. 51–62. DOI: [10.31163/2618-964X-2019-2-1-51-62](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2019-2-1-51-62)
38. 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. 2017. Т. 48. № 3. С. 220–233. DOI: [10.7868/S0475145017030119](https://doi.org/10.7868/S0475145017030119)
39. 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)
40. Ali N., Akmal M. Wheat Growth, Yield, and Quality Under Water Deficit and Reduced Nitrogen Supply. A Review // Gesunde Pflanzen. 2022. V. 74, P. 371–383 DOI: [10.1007/s10343-021-00615-w](https://doi.org/10.1007/s10343-021-00615-w)
41. Baillo E. H., Kimotho R. N., Zhang Z., Xu P. Transcription factors associated with abiotic and biotic stress tolerance and their potential for crops improvement // Genes. 2019. V. 10. Article: 771. DOI: [10.3390/genes10100771](https://doi.org/10.3390/genes10100771)
42. Chaichi M., Sanjarian F., Razavi K., Gonzalez-Hernandez J.L. Phenotypic diversity among Iranian bread wheat landraces, as a screening tool for drought tolerance // Acta Physiol. Plant. 2019. V. 41. DOI: [10.1007/s11738-019-2882-1](https://doi.org/10.1007/s11738-019-2882-1)
43. Chen H., Miao Y., Wang K., Bayer M. Zygotic Embryogenesis in Flowering Plants // Meth. Mol. Biol. 2021. Iss. 2288. P. 73–88. DOI: [10.1007/978-1-0716-1335-1_4](https://doi.org/10.1007/978-1-0716-1335-1_4)
44. Chowdhury M.K., Hasan M.A., Bahadur M.M. et al. Evaluation of Drought Tolerance of Some Wheat (*Triticum aestivum* L.) Genotypes through Phenology, Growth, and Physiological Indices // Agronomy. 2021. V. 11. Article: 1792. DOI: [10.3390/agronomy11091792](https://doi.org/10.3390/agronomy11091792)
45. Chu C., Wang S., Paetzold L. et al. RNA-seq analysis reveals different drought tolerance mechanisms in two broadly adapted wheat cultivars TAM 111 and TAM 112 // Sci. Rep. 2021. V. 11. Article: 4301 DOI: [10.1038/s41598-021-83372-0](https://doi.org/10.1038/s41598-021-83372-0)
46. Climate Change and Food Security with Emphasis on Wheat / Ozturk M., Cul A. (eds). Acad. Press, 2020. 370 p.
47. de Vries S.C., Weijers D. Plant embryogenesis // Curr. Biol. 2017. V. 27. P. 870–873. DOI: [10.1016/j.cub.2017.05.026](https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.05.026)
48. Dehghani I., Mostajeran A., Esmaeili A., Ghannadian M. The role of *DREB2* gene in drought tolerance of common wheat (*Triticum aestivum* L.) associated with *Azospirillum Brasilense* // Appl. Ecol. Environm. Res. 2019. V. 17. P. 4883–4902. DOI: [10.15666/aeer/1702_48834902](https://doi.org/10.15666/aeer/1702_48834902)
49. Demydov O., Khomenko S., Fedorenko M. et al. Stability and plasticity of collection samples of durum spring wheat in the forest-steppe conditions of Ukraine // Amer. J. Agricult. Forestry. 2021. V. 9. P. 83–88. DOI: [10.11648/j.ajaf.20210902.16](https://doi.org/10.11648/j.ajaf.20210902.16)
50. El-Mowafi H.F., AlKahtani M.D.F., Abdallah R.M. et al. Combining Ability and Gene Action for Yield Characteristics in Novel Aromatic Cytoplasmic Male Sterile Hybrid Rice under Water-Stress Conditions // Agriculture. 2021. V. 11. Article: 226. DOI: [10.3390/agriculture11030226](https://doi.org/10.3390/agriculture11030226)

51. *El Sabagh A., Hossain A., Barutcular C. et al.* Wheat (*Triticum aestivum* L.) production under drought and heat stress – adverse effects, mechanisms and mitigation: a review // *Appl. Ecol. Environ. Res.* 2019. V. 17. P. 8307–8332. DOI: [10.15666/aeer/1704_83078332](https://doi.org/10.15666/aeer/1704_83078332)
52. *Falaknaz M., Aalami A., Mehrabi A.A. et al.* Assessing *Aegilops tauschii* genotypes to drought stress using tolerance indices // *Cereal Res.* 2019. V. 8. P. 483–494. DOI: [10.22124/c.2019.10113.1391](https://doi.org/10.22124/c.2019.10113.1391)
53. *Gupta S., Mishra V.K., Kumari S. et al.* Decipherin g genome-wide WRKY gene family of *Triticum aestivum* L. and their functional role in response to abiotic stress // *Genes Genomics.* 2018. V. 41. P. 79–94 DOI: [10.1007/s13258-018-0742-9](https://doi.org/10.1007/s13258-018-0742-9)
54. *Grzesiak M.T., Hordynska N., Maksymowicz A. et al.* Variation among spring wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes in response to the drought stress. II – Root system structure // *Plants.* 2019. V. 8. Article: 584. DOI: [10.3390/plants8120584](https://doi.org/10.3390/plants8120584)
55. *Jogawat A., Yadav B., Lakra N. et al.* Crosstalk between phytohormones and secondary metabolites in the drought stress tolerance of crop plants: a review // *Physiol. Plant.* 2021. V. 172. P. 1106–1132. DOI: [10.1111/ppl.13328](https://doi.org/10.1111/ppl.13328)
56. *Kandel S.* Wheat Responses, Defence Mechanisms and Tolerance to Drought Stress: A Review Article // *Int. J. Res. Appl. Sci in Biotech.* 2021. V. 8. Article: 14. DOI: [10.31033/ijrasb.8.5.14](https://doi.org/10.31033/ijrasb.8.5.14)
57. *Khan A., Ahmad M., Ahmed M., Hussain I.M.* Rising Atmospheric Temperature Impact on Wheat and Thermotolerance Strategies // *Plants.* 2021. V. 10. Article: 43. DOI: [10.3390/plants10010043](https://doi.org/10.3390/plants10010043)
58. *Kimotho R.N., Baillo E.H., Zhang Z.* Transcription factors involved in abiotic stress responses in Maize (*Zea mays* L.) and their roles in enhanced productivity in the post genomics era // *Peer J.* 2019. V. 7: e7211. DOI: [10.7717/peerj.7211](https://doi.org/10.7717/peerj.7211)
59. *Kruglova N.N.* Periodization of wheat embryo structure on the base of anatomy and morphology criteria // *Modern Phytomorph.* 2013. No. 4. P. 181–183.
60. *Kruglova N.N., Seldimirova O.A., Zinatullina A.E.* *In Vitro* Callus as a Model System for the Study of Plant stress-Resistance to Abiotic Factors (on the Example of Cereals) // *Biol. Bul. Rev.* 2018a. V. 8. P. 518–526. DOI: [10.1134/S2079086418060063](https://doi.org/10.1134/S2079086418060063)
61. *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)
62. *Kruglova N.N., Titova G.E., Seldimirova O.A. et al.* Embryo of Flowering Plants at the Critical Stage of Embryogenesis Relative Autonomy // *Russ. J. Dev. Biol.* 2020a. V. 51. P. 1–15. DOI: [10.1134/S1062360420010026](https://doi.org/10.1134/S1062360420010026)
63. *Kruglova N.N., Seldimirova O.A., Zinatullina A.E.* Structural features and hormonal regulation of the zygotic embryogenesis in cereals // *Biol. Bul. Rev.* 2020b. V. 10. P. 115–126. DOI: [10.1134/S2079086420020048](https://doi.org/10.1134/S2079086420020048)
64. *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) // *Biol. Bul. Rev.* 2022. V. 12. P. 201–211. DOI: [10.1134/S2079086422020050](https://doi.org/10.1134/S2079086422020050)
65. *Leng P., Zhao J.* Transcription factors as molecular switches to regulate drought adaptation in maize // *Theor. Appl. Genet.* 2019. V. 133, P. 1455–1465. DOI: [10.1007/s00122-019-03494-y](https://doi.org/10.1007/s00122-019-03494-y)
66. *Maleki M., Ghorbanpour M., Nikabadi S., Wani S.H.* *In Vitro* Screening of Crop Plants for Abiotic Stress Tolerance // Wani S. (ed.) *Recent Approaches in Omics for Plant Resilience to Climate Change.* Cham: Springer, 2019. P. 75–91. DOI: [10.1007/978-3-030-21687-0_4](https://doi.org/10.1007/978-3-030-21687-0_4)

67. *Marone D., Mastrangelo A.M., Borelli G.M. et al.* Specialized metabolites: Physiological and biochemical role in stress resistance, strategies to improve their accumulation, and new applications in crop breeding and management // *Plant Physiol. Biochem.* 2022. V. 172. P. 48–55. DOI: [10.1016/j.plaphy.2021.12.037](https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.12.037)
68. *Plant Embryo Culture: Methods and Protocols* / Ed. by Thorpe T. A., Yeung E. C. New York; London; Dordrecht; Heidelberg: Springer, 2011. 377 p.
69. *Plant life under changing environment: responses and management* / Ed. by Tripathi D.K. Academic Press (Elsevier), 2020. 1020 p. DOI: [10.1016/C2018-1-02300-8](https://doi.org/10.1016/C2018-1-02300-8)
70. *Pykalo S., Demydov O., Yurchenko T. et al.* Comparative assessment of methods for evaluation of drought tolerance in winter bread wheat varieties // *ScienceRise: Biol. Sci.* 2019. No. 4(19). DOI: [10.15587/2519-8025.2019.186813](https://doi.org/10.15587/2519-8025.2019.186813)
71. *Raveena, Bharti R., Chaudhary N.* Drought resistance in wheat (*Triticum aestivum* L.): a review // *Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci.* 2019. V. 8. P. 1780–1792. DOI: [10.20546/ijcmas.2019.809.206](https://doi.org/10.20546/ijcmas.2019.809.206)
72. *Sakkar T., Thankappan R., Mishra G.P., Nawade B.D.* Advances in the development and use of *DREB* for improved abiotic stress tolerance in transgenic crop plants // *Physiol. Mol. Biol. Plants.* 2019. V. 25. P. 1323–1334. DOI: [10.1007/s12298-019-00711-2](https://doi.org/10.1007/s12298-019-00711-2)
73. *Sallam A., Alqudah A.M., Dawood M.F. et al.* Drought Stress Tolerance in Wheat and Barley: Advances in Physiology, Breeding and Genetics Research // *Int. J. Mol. Sci.* 2019. V. 20. Article: 3137. DOI: [10.3390/ijms20133137](https://doi.org/10.3390/ijms20133137)
74. *Salsinha Y.C.F., Maryani M., Indradewa D. et al.* Leaf physiological and anatomical characters contribute to drought tolerance of Nusa Tenggara Timur local rice cultivars // *J. Crop Sci. Biotechn.* 2021. V. 24. P. 337–348. DOI: [10.1007/s12892-020-00082-1](https://doi.org/10.1007/s12892-020-00082-1)
75. *Sattar S., Afzal R., Bashir I., Shahid A.* Biochemical, molecular and morpho-physiological attributes of wheat to upgrade grain production and compete with water stress // *Int. J. Innov. Appr. Agricult. Res.* 2019. V. 3. No. 3. P. 510–528. DOI: [10.29329/ijjaar.2019.206.16](https://doi.org/10.29329/ijjaar.2019.206.16)
76. *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. Dev. Biol.* 2017. V. 48. P. 185–197. DOI: [10.1134/S1062360417030109](https://doi.org/10.1134/S1062360417030109)
77. *Vasilyeva V.E., Batygina T.B.* Autonomy of the embryo // *Embryology of Flowering Plants. Terminology and Concepts.* V. 2. Seed. Science Publishers, Inc. Enfield, NH, USA, 2006. P. 375–382.
78. *Wang X., Zenda T., Liu S. et al.* Comparative Proteomics and Physiological Analyses Reveal Important Maize Filling-Kernel Drought-Responsive Genes and Metabolic Pathways // *Intern. J. Mol. Sci.* 2019. V. 20. DOI: [10.3390/ijms20153743](https://doi.org/10.3390/ijms20153743)
79. *Yadav A.K., Carroll A.J., Estavillo G.M. et al.* Wheat drought tolerance in the field is predicted by amino acid responses to glasshouse-imposed drought // *J. Exp. Bot.* 2019. V. 70. P. 4931–4948. DOI: [10.1093/jxb/erz224](https://doi.org/10.1093/jxb/erz224)
80. *Yadav B., Jogawat A., Rahman M.S., Narayan O.P.* Secondary metabolites in the drought stress tolerance of crop plants: A review // *Gene Rep.* 2021. V. 23. DOI: [10.1016/j.genrep.2021.101040](https://doi.org/10.1016/j.genrep.2021.101040)
81. *Zhan X., Chen Z., Chen R., Shen C.* Environmental and Genetic Factors Involved in Plant Protection-Associated Secondary Metabolite Biosynthesis Pathways // *Front. Plant Sci.* 2022. DOI: [10.3389/fpls.2022.877304](https://doi.org/10.3389/fpls.2022.877304)