

УДК 58.085

К ПРОБЛЕМЕ УНИФИКАЦИИ ТЕРМИНОЛОГИИ ПРИ РАЗРАБОТКЕ БИОТЕХНОЛОГИИ АНДРОКЛИННОЙ ГАПЛОИДИИ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ

Н.Н. КРУГЛОВА

Институт биологии Уфимского НЦ РАН
Россия, 450054, г. Уфа, проспект Октября, 69
e-mail: kruglova@anrb.ru

*С позиции экспериментальной эмбриологии растений проанализирована используемая терминология как методологическая сторона разработки инновационной биотехнологии андроклинной гаплоидии в культуре пыльников *in vitro* яровой мягкой пшеницы. Предложены некоторые термины.*

*Ключевые слова: Triticum aestivum L., яровая мягкая пшеница, эмбриология растений, андроклиния, культура пыльников *in vitro*, биотехнология.*

Введение. Современные активно развивающиеся инновационные биотехнологии растений во многом базируются на данных клеточной биологии и клеточной инженерии *in vitro*. Приоритетное направление в этой области – биотехнология андроклинной гаплоидии.

Интереснейший биологический феномен андроклинии состоит в переключении программы развития гаплоидных клеток пыльника с обычного гаметофитного пути, связанного с образованием пыльцевого зерна (мужского гаметофита), на иной путь – спорофитный, состоящий в формировании растения-регенеранта.

Андроклинная гаплоидия – эффективный биотехнологический прием, перспективный в современных генетико-селекционных исследованиях растений. Основное преимущество использования гаплоидов в селекционных исследованиях состоит в возможности быстрого получения гомозиготных константных гаплоидных гибридов 1-го поколения, сохраняющих в генотипе хозяйственно-ценные признаки родительских форм. Использование полученных клонов облегчает отбор фенотипов по качественным и количественным признакам и дает возможность ускорить оценку перспективности полученных гибридов. Перевод гаплоидов в дигаплоидное состояние позволяет получать полноценные семена таких растений. Кроме того, биотехнология андрок-

линой гаплоидии – один из немногих способов закрепления ценного гетерозисного эффекта гибридов 1-го поколения. В целом, андроклинные гаплоиды и дигаплоиды активно используются при селекционно-генетических исследованиях хозяйственно ценных зерновых злаков [1–13].

В лаборатории экспериментальной эмбриологии растений Института биологии Уфимского НЦ РАН в творческом содружестве с лабораторией эмбриологии и репродуктивной биологии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург) в течение ряда лет разрабатывается биотехнология андроклинной гаплоидии, ведущая к стабильному получению в культуре *in vitro* хозяйственно ценных и конкурентно способных гибридных дигаплоидных растений яровой мягкой пшеницы [13–18].

Принципиальная особенность биотехнологической разработки заключается в комплексном использовании данных классической эмбриологии растений – науки о закономерностях зарождения и начальных этапах развития растительного организма [19] и данных экспериментальной эмбриологии, цель которой – разработка способов управления сложным процессом эмбрионального развития [14]. Такой подход тем более обоснован, что андроклинию можно рассматривать как особую систему размножения растений (по схеме: спорофит → спорофит при отсутствии чередования поколений), имеющую свои параллели и аналогии с другими системами размножения [14, 17, 20–22].

Лабораторный образец биотехнологии проходит апробацию в полевых условиях Селекционного центра по растениеводству Башкирского НИИ СХ РАСХН (г. Уфа). Согласно предва-

рительным данным, андроклинные регенеранты яровой мягкой пшеницы характеризуются достаточно высокой конкурентной способностью.

К настоящему времени накоплен значительный фактический материал, проанализированный в обзорах по изучению различных аспектов андроклинии злаков (например [23–31]). Необходима, тем не менее, дальнейшая разработка методологических основ изучения этого интереснейшего феномена с целью повышения “выхода” ценных андроклинных регенерантов.

Одна из самых важных проблем в этой области – унификация используемой терминологии с позиции эмбриологии растений.

Дискуссия о терминах, применяемых в области исследования процессов морфогенеза растений в условиях *in vivo* и *in vitro*, была открыта еще около 30 лет назад (например [32]), однако унифицированная терминология не разработана до настоящего времени. Это затрудняет анализ работ, осложняет сопоставление данных, полученных различными авторами, вносит разночтение в понимании процессов и явлений, связанных с изучением андроклинии и её прикладным внедрением.

Цель данной работы – на основании разработанной биотехнологии андроклинной гаплоидии яровой мягкой пшеницы проанализировать используемую терминологию с позиции эмбриологии растений. Важно подчеркнуть, что при характеристике морфогенетических процессов, протекающих в пыльниках как в естественных условиях *in vivo*, так и в условиях культуры *in vitro*, следует употреблять единую терминологию, поскольку эти процессы универсальны [33].

Материалы и методы

Провели оценку 189 перспективных для климатической зоны Южного Урала сортов, линий и гибридов яровой мягкой пшеницы. Для 73 из них были получены положительные ответы по способности изолированных пыльников к индукции спорофитных путей морфогенеза в культуре *in vitro*. Из них в качестве основных объектов исследования отобрали 8 сортов (Саратовская 55, Башкирская 24, Московская 35, Казахстанская 10, Симбирка, Скала, Жница, Sonalika) и гибридную линию Фотос (гибрид Московская 35 х Жница), интенсивно используемые в селекционных программах Башкирского НИИ СХ РАСХН. Для экспериментов использовали растения, выращенные в полевых условиях на экспериментальных участках научного стационара Института биологии Уфимского НЦ РАН (Уфимский район).

За основу биотехнологии был взят метод культуры *in vitro* пыльников яровой мягкой пшеницы, разработанный сотрудниками кафедры генетики Саратовского государственного университета [22, 34] и модифицированный применительно к генотипам яровой мягкой пшеницы, используемым в селекционных программах Башкирского НИИ СХ РАСХН [35].

Результаты и обсуждение

Разработанная биотехнология состоит из нескольких принципиальных этапов. В условиях *in vivo* (посевы в поле): фенотипический отбор донорных растений, содержащих пыльники с превалирующим количеством инициальных клеток андроклинии. В условиях *in situ* (холодильная камера, хладотермостат или камера Фитотрон): стрессовая обработка изолированных колосьев отобранных донорных расте-

ний холодом. В условиях *in vitro* (чашки Петри и пробирки): инокуляция изолированных пыльников *in vitro* на индукционную питательную среду, получение андроклинных структур (эмбрионидов и каллусов), перенос их на среду для регенерации, получение гаплоидных растений-регенерантов в фазе кущения. В условиях *ex vitro* (вегетационные сосуды и посевы в поле): дигаплоидизация растений-регенерантов путем колхицинирования, выращивание андроклинных растений-регенерантов до фенофазы полной спелости зерна и получение семян.

Рассмотрим вопросы унификации терминологии биотехнологии андроклинной гаплоидии яровой мягкой пшеницы на основе эмбриологических данных.

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

Мы предлагаем использовать предложенный С.С.Хохловым [36] термин “андроклиния” (от греч. *ανδρο* – мужской, *κλινο*ς – имеющий склонность) как наиболее верно отражающий суть явления. Применять же распространенный термин “андрогенез *in vitro*”, на наш взгляд, некорректно. Нельзя не согласиться с мнением В.С.Тырнова

[37, 38] о том, что, согласно существующей терминологии, биолог (как ботаник, так и зоолог) подразумевает под “андрогагенезом” (“мужским партеногагенезом”) развитие нового организма из гаметы – спермия; кроме того, термин “андрогагенез *in vitro*” многословен, зачастую слова “*in vitro*” опускаются, что приводит к путанице двух понятий – “андрогагенез *in vitro*” и собственно “андрогагенез”. Немаловажно и то, что андрогагенез в его классическом значении связан с аллоплазматическим состоянием организма (особь имеет материнскую цитоплазму и отцовское ядро), тогда как при так называемом андрогагенезе *in vitro* новый организм имеет ядро и цитоплазму только одной особи.

Важнейшая проблема в изучаемой области связана с понятием “инициальная клетка андроклинии” – той гаплоидной клетки пыльника, которая в условиях культуры *in vitro* формирует андроклинные структуры – эмбриониды или каллусы, дающие начало растениям-регенерантам [29].

Хорошо известно, что пыльник представляет собой фертильную часть тычинки, в микроспорангиях которой осуществляется микроспорогагенез, образуются и созревают пыльцевые зерна (мужские гаметофиты). [39]. Иначе говоря, в морфогенезе пыльника находит отражение чередование поколений в жизненном цикле растения: внутри пыльника как специализированного органа спорофита на определенном этапе морфогенеза формируется мужской гаметофит – пыльцевое зерно [33].

С эмбриологических позиций инициальная клетка андроклинии – это производная клетки спорогенной ткани пыльника, гаплоидной природы (после мейотического деления), нахо-

дящаяся на той или иной фазе развития.

Уже на ранних этапах работы по изучению андроклинии возникло представление о существовании в пыльниках особой фракции морфогенетически компетентных клеток, способных развиваться по спорофитному пути. Вопрос о том, приобретает ли компетентность к спорофитному развитию только в условиях *in vitro* или морфологическим эквивалентом компетентных клеток являются различного рода аномальные клетки, уже присутствующие в пыльниках до инокуляции *in vitro*, пока не решен однозначно (подробнее см. работы [14, 26, 29]).

Многочисленными исследованиями показана принципиальная важность стадии развития спорогенной клетки в индукции андроклинии (обзор [27]). Такие наблюдения указывают на наличие некой критической стадии в генезисе спорогенной клетки, во время которой она морфогенетически компетентна к смене программы развития. Иначе говоря, в качестве инициальной клетки андроклинии следует рассматривать нормальную спорогенную клетку, находящуюся в критической стадии (подробно этот вопрос рассмотрен в работах [14, 15, 17, 29, 40]).

Оптимальная для индукции андроклинии спорогенная клетка, например, пшеницы находится в фазе сильновакуолизированной микроспоры [13–15, 17] (согласно периодизации [41]). О стадии сильновакуолизированной микроспоры, как наиболее благоприятной для индукции андроклинии в культуре пыльников сообщается и в других работах, выполненных на примере многих представителей как семейства злаков, так и представителей других семейств, главным образом,

пасленовых и крестоцветных. В то же время в литературе приводятся данные и о других фазах развития микроспор злаков, а также клетках пыльцевых зерен злаков, проявивших свойства инициальных клеток андроклии (обзоры [27, 29]). Нельзя исключить и тот вариант, что морфогенетически компетентная фаза развития спорогенной клетки может зависеть и от соотношения морфометрических и архитектурных параметров цветка и соцветия.

Во многом реализация потенциала инициальных клеток андроклии определяется их тотипотентностью (термин предложен G. Haberlandt [42]; понятие разработано в цикле работ Р.Г.Бутенко [43] и Т.Б.Батыгиной [20]). Инициальные клетки андроклии предложено рассматривать и в аспекте проблемы ствольных клеток, поскольку для них характерны свойства стволовости (определенная степень тотипотентности, длительное пребывание в покое (интерфазе) перед переходом к пролиферации и способность к переключению программы развития с гаметофитной на спорофитную, т.е. переключению способа репродукции с полового на бесполой) (по [44]).

Проблема образования эмбрионов и каллусов в культивируемых пыльниках связана с переключением развития инициальных клеток с обычного для них гаметофитного пути на спорофитный путь развития. Для обозначения клеток пыльника, морфогенетически компетентных к такому переключению, используются такие термины, как “спорофитная пыльца” (“sporophytic pollen”), “андрогенная пыльца” (“androgenic pollen”), S-пыльца (от англ. small – мелкий), P-пыльца (от англ. premeiotic – премейотичес-

кий), “андрогенная микроспора” (“androgenic microspore”). По-видимому, все эти термины имеют право на существование (в редакции, например, “андроклинная пыльца”, “андроклинная микроспора”). Мы предлагаем пользоваться термином “морфогенная микроспора” [14].

Характеристика морфогенной микроспоры как инициальной клетки андроклии – важный момент в понимании путей морфогенеза и способов формирования андроклинных структур. Выявлено, например, структурное сходство сильновакуолизированной микроспоры пшеницы с яйцеклеткой, дающей после слияния со спермием начало зародышу в случае амфимиксиса [15]. Как полагает Т.Б.Батыгина [20], несмотря на специфичность систем размножения растений, строение инициальных клеток, дающих начало новым организмам, достаточно универсально.

Именно морфогенная микроспора на начальных этапах культуры *in vitro* претерпевает равное митотическое деление, аномальное по отношению к неравному делению при формировании пыльцевого зерна. Аномальное равное деление как принципиальный начальный этап морфогенеза микроспоры по спорофитному пути ведет к формированию двуклеточной структуры. В результате многократных митотических делений каждой из клеток образовавшейся двуклеточной структуры формируется многоклеточная структура – группа клеток, располагающихся в пределах одной неповрежденной оболочки инициальной клетки андроклии. Для обозначения этой группы клеток предложено немало терминов: “эмбриоподобная микроскопическая структура”, “индуцированная микроструктура”, “многокле-

точная пыльцевая единица”, “многоклеточная масса”, “микроструктурасинцитий”, “потенциальная эмбриогенная клеточная масса”, “многоклеточный агрегат”, “эмбриогенная клеточная масса”, “многоклеточная андрогенная масса” и, наконец, наиболее употребимый термин – “многоклеточное пыльцевое зерно”. С точки зрения эмбриологии пыльцевым зерном данная группа клеток, разумеется, не является. На наш взгляд, называть ее “многоклеточной структурой” корректнее.

Многоклеточная структура – обязательный этап формирования андроклинических структур – эмбриоидов или каллусов. Следует отметить, что нет единого мнения и в отношении термина, общего для эмбриоидов и каллусов. Например, зачастую их объединяют термином “новообразования”, по видимому, неточным, так как этот термин уже “занят” в медицине для обозначения опухолей.

Эмбриоид (*embryoid*) – зародышеподобная биполярная структура, образующаяся асексуально; зачаток нового растительного организма. Термин предложен I. Vasil, A. C. Hildebrandt [45] для обозначения зародышеподобных структур, возникающих как *in vivo* (“нуцеллярные” и “фолиарные” зародыши), так и *in vitro*. Термин “эмбриоидогенез” соответствует термину “соматический эмбриогенез”, предложенному рядом авторов (например, Б.П.Токин [46]) для обозначения развития целых организмов из соматических клеток.

В разрабатываемой Т.Б. Батыгиной концепции репродукции эмбриоид рассматривается как одна из структурных единиц бесполого размножения цветковых растений в условиях *in vivo* и *in vitro*. Исследователь выделяет эм-

бриоидогенный тип репродукции, рассматривает эмбриоидогению как особый способ образования нового индивидуума, а эмбриоидогенез – как оригинальный способ образования спорофита при гомофазном (спорофит – спорофит) воспроизведении. Эмбриоид, аналогично зиготическому зародышу, характеризуется сопряженным развитием апексов побега и корня, развиваясь как отдельная (от материнского организма или каллуса) единая система с закрытым радикулярным полюсом. Эмбриоиды могут возникать на разных органах растения и на разных стадиях онтогенеза [47].

При исследовании эмбриоидов, образовавшихся в процессе культивирования изолированных пыльников, употребляются термины “андрогенный зародыш” (“*androgenic embryo*”), “глобулярный пыльцевой зародыш” (“*globular pollen embryo*”). На наш взгляд, эти термины неприемлемы. Применяемый же термин “пыльцевой эмбриоид” (“*pollen embryoid*”) эмбриологически грамотнее. Термин “эмбриоподобная структура” (“*embryo-like structure*”) неудачен, но не отражает происхождения этой структуры. Мы предлагаем использовать термин “микроспориальный эмбриоид” (“*microsporial embryoid*”) по аналогии с понятием “зиготический зародыш”.

При каллусогенезе инициальная клетка андроклинии сначала формирует недифференцированный каллус. После переноса на питательную среду, индуцирующую органогенез, в каллусе отмечаются процессы ризогенеза, геммогенеза, гемморизогенеза и эмбриоидогенеза. Только два процесса ведут к желаемому результату – образованию растений-регенерантов – гемморизогенез и эмбриоидогенез [17]. Гемморизогения также оценива-

ется как тип бесполого размножения растений [47]. Важно, что контролируемые условия культуры *in vitro* (главным образом, фитогормональный состав среды) позволяют управлять процессом андроклинии по нужному экспериментатору пути и получать растения-регенеранты в массовом количестве [13, 18].

Несмотря на достаточную длительную историю изучения каллусогенеза как в условиях *in vivo*, так и в условиях *in vitro*, однозначного определения каллуса не предложено. Так, каллусом называют неорганизованную меристематическую или опухолеподобную массу растительных клеток, формирующуюся *in vitro*; активно делящуюся ткань, состоящую из неорганизованных и дифференцированных клеток; произвольно пролиферирующую ткань, растущую или на твердой поверхности (каллус в строгом смысле слова), или в суспензии в жидкой среде (обзор [24]). Вслед за Т.Б. Батыгиной [20], под каллусом мы понимаем гетерогенную интегрированную структуру (систему), образующуюся в результате пролиферации клеток на поверхности отдельных структур растительного организма; как правило, каллус формируется из исходно разных клеток генеративных и вегетативных органов; состоит из групп неоднородных клеток, имеющих различные морфогенетические потенции, которые реализуются различными путями (эмбриогенез, органогенез, гистогенез).

Для характеристики каллуса, возникшего в культуре изолированных пыльников, по-видимому, имеет смысл согласиться с терминами “микроспоральный каллус” (“microsporial callus”), “пыльцевой каллус” (“pollen callus”) в редакции “андроклинный

каллус” (“androclinic callus”). На наш взгляд, термин “андрогенный каллус” (“androgenic callus”) не вполне допустим, поскольку, как указывалось выше, необходимо различать понятия “андрогенез *in vitro*” и собственно “андрогенез”.

Выводы

Применение данных эмбриологии растений в разработке биотехнологии андроклинной гаплоидии – перспективный подход, позволяющий решить ряд остродискуссионных вопросов, в том числе и терминологических. Важность унификации используемой терминологии очевидна. Нельзя не согласиться с L. van der Pijl [48] в том, что дифференциация терминов – это не просто игра словами, но совершенно необходимое условие, чтобы разобраться в природе вещей.

Предлагаемые термины, разумеется, не “истина в последней инстанции”. Автор будет благодарен всем коллегам, которые примут участие в дальнейшей терминологической дискуссии.

Исследования выполнены при поддержке РФФИ (проект № 08-04-97405), Академии наук Республики Башкортостан (проект № 40/40-П), а также по программе “Ведущие научные школы РФ” (проекты НШ 4834.2006.4, НШ 2096.2008.4).

Список литературы

1. Kusha K.J., Song L.S.P., Park S.J., Reinbergs E. Fixation of heterosis: comparison of F₁ hybrids with their respective homozygous lines developed using doubled haploids procedures // Cereal Res. Comm. – 1977. – V. 5, № 3. – P. 205–214.
2. Haploids of higher plants *in vitro*. – Berlin; Heidelberg; New York; Tokyo: Springer-Verlag, 1986. – 205 p.

3. Рахимбаев И.Р., Тивари Ш., Бишимбаева Н.К., Кушнарентко С.В. Биотехнология зерновых культур. – Алма-Ата: Гылым, 1992. – 240 с.
4. Атанасов А.А. Биотехнология в растениеводстве. – Новосибирск: Наука, 1993. – 242 с.
5. *Androgenesis and haploid plants* (in memory of J.-P.Bourgin) / Eds Y. Chupeau, M. Caboche, Y. Henry. – Berlin; Heidelberg; New York: Springer-Verlag, 1998. – 297 p.
6. *Anther and pollen. From biology to biotechnology.* – Berlin; Heidelberg; New York: Springer-Verlag, 1999. – 318 p.
7. Сатарова Т.Н. Андрогенез и эмбриокультура у кукурузы *in vitro*: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Киев, 2002. – 41 с.
8. Игнатова С.А. Биотехнологические основы получения гаплоидов, отдаленных гибридов и соматических регенерантов зерновых и бобовых культур в различных системах *in vitro*: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Одесса, 2004. – 48 с.
9. *Haploids in higher plants* / Abstr. III Intern. Conf. "Haploids in Higher Plants". – Vienna, 2006. – 65 p.
10. Белинская Е.В. Создание признаковой коллекции ячменя по способности к андрогенезу *in vitro* и ее использование в генетических и биотехнологических исследованиях // Вісник Українського товариства генетиків і селекціонерів. – 2007. – Т. 5, № 1,2. – С. 11–20.
11. Білінська О.В., Манзюк В.Т., Козаченко М.Р., Васько Н.І. Біотехнологія одержання гаплоїдів ячменю і її використання для прискорення селекційного процесу // Досягнення і проблеми генетики, селекції та біотехнології: Збірник наукових праць. Т. 2. – К.: Логос, 2007. – С. 448–452.
12. Бишимбаева Н.К. Цитофизиологические основы биотехнологии длительной регенерации растений в культуре тканей зерновых злаков: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Алматы, 2007. – 37 с.
13. От микроспоры к сорту / Батыгина Т.Б., Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю., Титова Г.Е., Сельдимирова О.А. – М.: Наука, 2008. – 121 с.
14. Круглова Н.Н. Морфогенез в культуре пыльников пшеницы: эмбриологический подход. – Уфа: Гилем, 2001. – 175 с.
15. Круглова Н.Н. Микроспора злаков как модельная система для изучения путей морфогенеза: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – СПб., 2002. – 48 с.
16. Круглова Н.Н., Батыгина Т.Б. Методические рекомендации по использованию морфогенетического потенциала пыльника в биотехнологических исследованиях яровой мягкой пшеницы. – Уфа: Гилем, 2002. – 39 с.
17. *Эмбриологические основы андроклинии пшеницы: атлас* / Круглова Н.Н., Батыгина Т.Б., Горбунова В.Ю., Титова Г.Е., Сельдимирова О.А. – М.: Наука, 2005. – 101 с.
18. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Регенерация пшеницы *in vitro* и *ex vitro*. – Уфа: Гилем, 2008. – 139 с.
19. Батыгина Т.Б. Предисловие // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 1: Генеративные органы цветка. – СПб.: Мир и семья, 1994. – С. 19-23.
20. Батыгина Т.Б. Хлебное зерно: атлас. – Л.: Наука, 1987. – 103 с.
21. Батыгина Т.Б., Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю. Андрогенез *in vitro* у злаков: анализ с эмбриологических позиций // Цитология. – 1994. – Т. 36, № 9-10. – С. 993–1005.
22. Суханов В.М. Андроклиния и ее особенности у пшеницы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Саратов, 1983. – 24 с.
23. Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю., Батыгина Т.Б. Эмбриогенез как путь морфогенеза в культуре изолированных пыльников злаков // Успехи соврем. биол. – 1995. – Т. 115, № 6. – С. 692–705.
24. Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю. Каллусогенез как путь морфогенеза в культуре изолированных пыльников злаков // Успехи соврем. биол. – 1997. – Т. 117, № 1. – С. 83–94.
25. Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю., Куксо П.А. Морфогенез в культуре изолированных пыльников: роль фитогормо-

- нов // Успехи соврем. биол. – 1999. – Т. 119, № 6. – С. 567–577.
26. Круглова Н.Н., Батыгина Т.Б., Сельди-мирова О.А. Морфогенетический потенциал спорогенных клеток пыльника злаков // Успехи соврем. биол. – 2000. – Т. 120, № 5. – С. 490–500.
 27. Круглова Н.Н., Батыгина Т.Б. Стресс как фактор индукции андроклинии у злаков. Компетентный объект стрессового воздействия // Успехи соврем. биол. – 2001. – Т. 121, № 1. – С. 67–78.
 28. Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю. Стресс как фактор индукции андроклинии у злаков. Стресс-реакция *in situ* компетентных спорогенных клеток пыльника // Успехи соврем. биол. – 2001. – Т. 121, № 4. – С. 378–387.
 29. Круглова Н.Н., Куксо П.А. Инициальная клетка андроклинии // Физиол. и биохим. тульн. раст. – 2006. – Т. 38, № 4. – С. 279–291.
 30. Круглова Н.Н., Куксо П.А. Стрессовая индукция андроклинии // Успехи соврем. биол. – 2006. – Т. 126, № 3. – С. 275–285.
 31. Круглова Н.Н., Куксо П.А. Начальный этап андроклинии // Успехи соврем. биол. – 2006. – Т. 126, № 5. – С. 462–471.
 32. Батыгина Т.Б., Васильева В.Е., Маметьева Т.Б. Проблемы морфогенеза *in vivo* и *in vitro* (эмбриоидогенез у покрытосеменных) // Ботан. журн. – 1978. – Т. 63, № 1. – С. 87–111.
 33. Батыгина Т.Б. Пыльник как модель изучения морфогенетических потенциалов и путей морфогенеза // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 1: Генеративные органы цветка. – СПб.: Мир и семья, 1994. – С. 120–121.
 34. Суханов В.М., Тырнов В.С. Получение гаплоидов *in vitro* из гаметических клеток // Гаплоидия и селекция. – М.: Наука, 1976. – С. 99–110.
 35. Горбунова В.Ю., Круглова Н.Н. Методические аспекты культивирования изолированных пыльников пшеницы. – Уфа: БНЦ УрО АН СССР, 1988. – 20 с.
 36. Хохлов С.С. Общие вопросы гаплоидии // Гаплоидия и селекция. – М.: Наука. – 1976. – С. 5–14.
 37. Тырнов В.С. Гаплоидия у растений: Научное и прикладное значение. – М.: Наука, 1998. – 53 с.
 38. Тырнов В.С. Гаплоидия у растений: терминология и классификация. – Саратов: Изд-во Саратовского ун-та, 2005. – 41 с.
 39. Банникова В.П., Хведынич О.А. Основы эмбриологии растений. – Киев: Наукова думка, 1982. – 164 с.
 40. Batygina T.B. Critical periods used to embryonal structures // Abstr. XVII Congr. on Sexual Plant Reproduction. – Lublin, 2002. – P. 33.
 41. Круглова Н.Н. Периодизация развития пыльника злаков как методологический аспект изучения андрогенеза *in vitro* // Известия РАН. Серия биол. – 1999. – № 3. – С. 275–281.
 42. Haberlandt G. Physiologische Pflanzenanatomie. – Leipzig: Engelmann, 1909. – 650 S.
 43. Бутенко Р.Г. Клеточные и молекулярные аспекты морфогенеза растений *in vitro* // I Чайлахановские чтения. – Пушкино: Пушкинский НЦ, 1994. – С. 7–26.
 44. Батыгина Т.Б., Рудский И.В. Роль ствольных клеток в морфогенезе растений // Доклады Академии наук. – 2006. – Т. 410, № 5. – С. 1–3.
 45. Vasil I., Hildebrandt A.C. Variations of morphogenetic behavior in plant tissue cultures. I. *Cichorium endivia* // Amer. J. Bot. – 1966. – Vol. 53, № 9. – P. 869–874.
 46. Токин Б.П. Бесполое размножение, соматический эмбриогенез и регенерация // Журн. общ. биол. – 1969. – Т. 30, № 1. – С. 15–21.
 47. Батыгина Т.Б. Воспроизведение, размножение и возобновление растений / Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3: Системы репродукции. – СПб.: Мир и семья, 2000. – С. 35–39.

48. Pijl L. van der. Principles of dispersal in higher plants. – Berlin: Springer-Verlag, 1969. – 169 p.

Представлена В.А. Кунахом
Поступила 28.07.2008

ДО ПРОБЛЕМИ УНІФІКАЦІЇ
ТЕРМІНОЛОГІЇ ПРИ РОЗРОБЦІ
БІОТЕХНОЛОГІЇ АНДРОКЛІННОЇ
ГАПЛОЇДІЇ ЯРОВОЇ М'ЯКОЇ ПШЕНИЦІ

Н.М. Круглова

Інститут біології Уфимського НЦ РАН
Росія, 450054, м. Уфа, прос. Октября, 69
e-mail: kruglova@anrb.ru

З позиції експериментальної ембріології рослин проаналізована використовувана термінологія як методологічна сторона розробки інноваційної біотехнології андроклінної гаплоїдії в культурі пиляків *in vitro* ярової м'якої пшениці. Запропоновано деякі терміни.

Ключові слова: Triticum aestivum L., ярова м'яка пшениця, ембріологія рослин, андроклінія, культура пиляків in vitro, біотехнологія.

ABOUT THE PROBLEM OF UNIFICATION OF TERMINOLOGY DURING ELABORATION OF ANDROCLINAL HAPLOIDY BIOTECHNOLOGY IN SPRING SOFT WHEAT

N.N. Kruglova

Institute of Biology of Ufa Scientific Centre of RAS
Russia, 450054, Ufa, Oktyabrya av., 69
e-mail: kruglova@anrb.ru

By the position of experimental plant embryology the using terminology as the methodological base of elaboration of innovation biotechnology of spring soft wheat androclinal haploidy has been analyzed. The some terms have been proposed.

Key words: Triticum aestivum L., spring soft wheat, plant embryology, androclinia, anther culture in vitro, biotechnology.