

УДК 576.5:57.085.2:577.175.152

УНИФИКАЦИЯ ТЕРМИНОЛОГИИ ПРИ РАЗРАБОТКЕ ИННОВАЦИОННОЙ БИОТЕХНОЛОГИИ АНДРОКЛИННОЙ ГАПЛОИДИИ IN VITRO: ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМЫ

Н.Н. КРУГЛОВА

*Институт биологии Уфимского научного центра Российской академии наук
450054 Уфа, просп. Октября, 69
e-mail: Kruglova@anrb.ru*

С позиции классической и экспериментальной эмбриологии растений проанализирована терминология, используемая при разработке инновационной биотехнологии андроклинной гаплоидии в культуре пыльников *in vitro* (на примере яровой мягкой пшеницы). Предложены некоторые термины.

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

Современные активно развивающиеся инновационные биотехнологии растений во многом базируются на данных клеточной биологии и клеточной инженерии *in vitro*. Приоритетным направлением в этой области является биотехнология андроклинной гаплоидии.

Интереснейший биологический феномен андроклинии состоит в преклоении программы развития гаплоидных клеток пыльника с обычного гаметофитного пути, связанного с образованием пыльцевого зерна (мужского гаметофита), на иной, спорофитный путь, состоящий в формировании растения-регенеранта [58].

Андроклинная гаплоидия — эффективный биотехнологический подход, перспективный в современных генетико-селекционных исследованиях растений, имеющий несомненно инновационный характер. Основное преимущество использования гаплоидов в селекционных исследованиях состоит в возможности быстрого получения гомозиготных константных гаплоидных гибридов 1-го поколения, сохраняющих в гено типе хозяйственно-ценные признаки родительских форм. Применение полученных клонов облегчает отбор фенотипов по качественным и количественным признакам, дает возможность ускорить оценку перспективности гибридов. Перевод гаплоидов в дигаплоидное состояние позволяет получать полноценные семена таких растений. В целом андроклинные гаплоиды и дигаплоиды активно используются при селекционно-генетических исследованиях хозяйственно-ценных зерновых злаков [12, 21, 48, 49, 55, 59, 60, 67].

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, лабораторией селекции яровой пшеницы Селекционного центра по растениеводству Башкирского НИИСХ РАСХН на основе оценки 189 перспективных для климатической зоны Южного

Урала сортов, линий и гибридов яровой мягкой пшеницы разработана биотехнология андроклиной гаплоидии, ведущая к стабильному получению в культуре *in vitro* хозяйственно-ценных гибридных дигаплоидных растений яровой мягкой пшеницы [27, 31, 34, 44, 48, 58]. Принципиальная особенность биотехнологической разработки заключается в комплексном использовании данных классической эмбриологии растений — науки о закономерностях зарождения и начальных этапах развития растительного организма [5], а также данных экспериментальной эмбриологии, цель которой — разработка способов управления сложным процессом эмбрионального развития [5, 27]. 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 [58].

В качестве основы биотехнологии взят метод культуры *in vitro* пыльников яровой мягкой пшеницы, разработанный сотрудниками кафедры генетики Саратовского государственного университета [50]. Полученные растения проходят апробацию в полевых условиях Селекционного центра по растениеводству Башкирского НИИСХ РАСХН (г. Уфа). Согласно предварительным данным, андроклинные регенеранты яровой мягкой пшеницы характеризуются достаточно высокой конкурентной способностью в условиях Южного Урала.

К настоящему времени накоплен значительный фактический материал, связанный с изучением различных аспектов андроклинии у злаков. Тем не менее необходима дальнейшая разработка методологических основ исследования этого интереснейшего феномена с целью повышения «выхода» ценных андроклинных регенерантов.

Одной из самых важных проблем в этой области является унификация используемой терминологии. Дискуссия о терминах, применяемых в области исследования процессов морфогенеза растений в условиях *in vivo* и *in vitro*, началась более 30 лет назад [10], однако унифицированная терминология не разработана до сих пор. Это затрудняет анализ работ, усложняет сопоставление данных, полученных различными авторами, вносит разночтение в понимание процессов и явлений, связанных с изучением андроклинии и ее прикладным внедрением [30].

Цель данной работы — проанализировать терминологию, используемую при разработке биотехнологии андроклиной гаплоидии *in vitro*, с позиции эмбриологии растений (на примере яровой мягкой пшеницы). Важно подчеркнуть, что при характеристике морфогенетических процессов, протекающих как в естественных условиях, так и в условиях культуры *in vitro*, следует употреблять единую терминологию, поскольку эти процессы универсальны [9].

Рассмотрим вопросы унификации терминологии на каждом этапе биотехнологии андроклиной гаплоидии *in vitro*.

Феномен андроклинии. 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 рекомендуем использовать предложенный Хохловым [57] термин «андроклиния» (от греч. $\alpha\nu\delta\rho\omicron\varsigma$ — мужской, $\kappa\lambda\nu\omicron\varsigma$ — имеющий склонность) как наиболее правильно отражающий суть явления. Применять же распространенный термин «андрогагенез *in vitro*», на наш взгляд, некорректно. Нельзя не согласиться с мнением Тырнова [53, 54] 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 словосочетание «*in vitro*» опускается, 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.

Феномен образования гаплоидного растения-регенеранта из инициальной клетки пыльника в культуре *in vitro* во многом базируется на явлении морфогенеза. В литературе предложены различные, но в целом не противоречащие друг другу определения морфогенеза: это последовательная цепь изменений формы в процессе онтогенеза, приводящая к созданию видоспецифичной пространственной структуры [16], становление жизненных форм в процессе их индивидуального и исторического развития [22], совокупность протекающих в развивающемся организме процессов дифференциации клеток с образованием специализированных тканей и органов [46], формообразовательный процесс различных структур (не только органов), совершающийся на субмолекулярном, молекулярном, надмолекулярном, клеточном, тканевом (гистогенез) и организменном (эмбриогенез, эмбриоидогенез, гемморизогенез) уровнях [2], процесс возникновения новых форм и структур в ходе индивидуального (и, через его посредство, исторического) развития организмов [12].

Инициальная клетка андроклинии. Важнейшая проблема в изучаемой области связана с понятием «инициальная клетка андроклинии» — той гаплоидной клеткой пыльника, которая в условиях культуры *in vitro* дает начало растению-регенеранту [41].

Хорошо известно, что пыльник представляет собой фертильную часть тычинки, в микроспорангиях которой осуществляется микроспорогенез, образуются и созревают пыльцевые зерна (мужские гаметофиты) [1]. 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. С эмбриологических позиций инициальная клетка андроклинии — это производная клетки спорогенной ткани пыльника гаплоидной природы (после мейотического деления), находящаяся в той или иной фазе развития.

Уже на ранних этапах изучения 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 однозначно не решен [35, 43].

Многочисленными исследованиями показана принципиальная важность стадии развития спорогенной клетки в индукции андроклинии [33].

Такие наблюдения указывают на наличие некоей 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 [26—28, 41, 58, 61].

Оптимальная для индукции андроклинии спорогенная клетка яровой мягкой пшеницы находится в фазе сильновакуолизированной микроспоры [19, 27, 28, 44, 48, 58], согласно нашей периодизации [24]. О стадии сильновакуолизированной микроспоры как наиболее благоприятной для индукции андроклинии в культуре пыльников сообщается и в других работах, выполненных на многих представителях как семейства злаков, так и других семейств, главным образом пасленовых и крестоцветных. В литературе приводятся данные и о других фазах развития микроспор злаков, а также о клетках пыльцевых зерен злаков, проявивших свойства инициальных клеток андроклинии [33, 41]. Нельзя исключить и тот вариант, что морфогенетически компетентная фаза развития спорогенной клетки может зависеть также от соотношения морфометрических и архитектурных параметров цветка и соцветия.

Реализация потенциала инициальных клеток андроклинии во многом определяется их тотипотентностью. Понятие «тотипотентность», предложенное Хаберландтом [64] и разработанное в цикле работ Бутенко [15—17], кратко сводится к следующему. Тотипотентность — свойство клетки, имеющей все морфогенетические возможности (т.е. весь потенциал), присущие данной особи и реализующиеся различными путями морфогенеза. Конечный результат этого свойства, его способы и формы реализации могут быть различными, они обусловлены степенью тотипотентности клетки (понятие разработано и введено Батыгиной [2, 4]). Степень тотипотентности клеток видоспецифична и определяется совокупностью факторов, в первую очередь системой (ткань, орган, организм), из которой была взята клетка. Успех реализации тотипотентности культивируемых клеток в процессах морфогенеза от клетки до растения определяют генотипические характеристики исходного растения, особенности дифференциации инициальной ткани, условия воздействия *in vitro*; последние в большинстве случаев являются решающими.

Важное направление теоретических исследований в области морфогенеза в культуре *in vitro* пыльников должен составлять анализ с эмбриологических позиций понятия тотипотентности спорогенных клеток пыльника, степени и времени ее проявления. По-видимому, именно тотипотентность спорогенных клеток, скоррелированная с их детерминированностью, обуславливает непрерывность морфогенеза в культуре пыльников, многовариантность способов и форм репродукции, а также путей морфогенеза в культуре *in vitro* (по [2]).

Инициальные клетки андроклинии предложено рассматривать и в аспекте проблемы так называемых стволовых клеток, поскольку для них характерны свойства стволовости: определенная степень тотипотентности, длительное пребывание в покое (интерфазе) перед переходом к пролиферации, способность к переключению программы развития с гаметофитной на спорофитную, т.е. к переключению способа репродукции с полового на бесполой [11].

Проблема образования эмбриоидов и каллюсов 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 — премейотический), «андрогенная микроспора» («androgenic microspore»). По-видимому, все они имеют право на существование (в редакции, например, «андроклиновая пыльца», «андроклиновая микроспора»). Мы предлагаем пользоваться термином «морфогенная микроспора» [25, 27].

Характеристика морфогенной микроспоры как инициальной клетки андроклинии — важный момент в понимании путей морфогенеза и способов формирования андроклиновых структур. Выявлено, например, структурное сходство сильновакуолизированной микроспоры пшеницы с яйцеклеткой, дающей после слияния со спермием начало зародышу в случае амфимиксиса [48, 58]. Таким образом, несмотря на специфичность систем размножения растений, строение инициальных клеток, дающих начало новым организмам, достаточно универсально [9].

Одной из принципиальных проблем в биотехнологии андроклиновой гаплоидии является индукция смены гаметофитной программы развития спорогенных клеток пыльника в условиях *in vivo* на спорофитную в условиях *in vitro*. Под «индукцией» (лат. *inductio* — возбуждение) понимают процессы в клетке, тканях и организме в целом, вызываемые индуктором — веществом-стимулятором этих процессов [13]. В контексте данного обзора в понятие «индуктор» следует включать физические (температура, освещенность, облучение и т.п.) и физиологические (главным образом, фитогормональный состав питательной среды) факторы.

Изучение проблемы индукции спорофитной программы развития спорогенной клетки пыльника должно быть тесно связано с изучением общебиологических проблем компетенции, детерминации и дифференциации. Разработка указанных проблем получила достаточное обоснование в эмбриологии животных; более того, в данной области исследований предложен ряд новых методов и новых терминов [23]. В эмбриологии растений эти проблемы еще далеки от окончательного решения, особенно касательно морфогенеза пыльника.

Как известно, под компетенцией (от лат. *competo* — совместно стремиться, соответствовать, подходить) понимают физиологическое состояние реагирующей системы, в котором она способна воспринимать воздействие сигнала индуктора к детерминации и дифференциации [13, 23]. Детерминация (от лат. *determinatio* — ограничение, определение) — возникновение качественных различий между частями развивающегося индивида на стадиях, предшествующих появлению морфологически различимых закладок тканей и органов [13]. Клеточный материал считается детерминированным, если способен после переноса в искусственные условия развиваться в орган, который обычно образуется из него в норме. Детерминация как процесс развития клетки (клеток) предопределена спецификой организма и оценивается как центральное событие в ходе индивидуального развития организма. Клетки реагирующей системы должны пройти определенные фазы развития, прежде чем они приобретут способность к восприятию сигналов индуктора к детерминации и дифференциации [17, 23, 56].

В контексте анализируемой проблемы индукции спорофитной программы развития спорогенной клетки пыльника, на наш взгляд, понятие детерминации относится не столько к единичным спорогенным клеткам пыльника, сколько к их взаимодействию в ходе развития пыльника как системы; «снятие» детерминации поэтому в первую очередь связано с

нарушениями межклеточных связей. Иначе говоря, периоды детерминации в морфогенезе пыльника в основном являются критическими периодами с повышенной чувствительностью к действию факторов внешней среды. Однако это не дает оснований делать обратное заключение, и само по себе увеличение чувствительности спорогенных клеток пыльника еще не является бесспорным доказательством совершающихся в этот момент процессов детерминации.

Решение проблемы детерминации развития спорогенных клеток пыльника во многом усложнено феноменом чередования поколений в жизненном цикле растений. Как известно, внутри пыльника как специализированного органа спорофитного поколения на определенном этапе морфогенеза формируются пыльцевые зерна — гаметофитное поколение [1, 6, 28, 32].

Развитие морфогенной микроспоры *in vitro*. Морфогенная микроспора на начальных этапах культуры *in vitro* [35, 41], как правило, под действием стрессовых факторов [37, 42] 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 андроклинии. Для обозначения этой группы клеток предложено немало терминов: «эмбриоподобная микроскопическая структура», «индуцированная микроструктура», «многоклеточная пыльцевая единица», «многоклеточная масса», «микроструктура-синцитий», «потенциальная эмбриогенная клеточная масса», «многоклеточный агрегат», «эмбриогенная клеточная масса», «многоклеточная андрогенная масса» и, наконец, наиболее часто употребляемый термин — «многоклеточное пыльцевое зерно». С точки зрения эмбриологии пыльцевым зерном данная группа клеток, разумеется, не является. На наш взгляд [27], называть ее «многоклеточной структурой» корректнее.

Многоклеточная структура — обязательный этап морфогенеза инициальной клетки андроклинии по путям, ведущим к формированию растений-регенерантов. В культуре пыльников *in vitro* такими путями, как правило, являются эмбриоидогенез и каллюсогенез, связанные соответственно с формированием эмбриоида и каллюса [34, 36, 38, 39, 48, 58]. Показана принципиальная возможность управления индукцией выявленных путей морфогенеза, например, через использование баланса эндогенных и экзогенных фитогормонов [20, 40].

Развитие андроклинных структур — эмбриоидов и каллюсов. Следует отметить, что и в отношении термина, общего для эмбриоидов и каллюсов, единого мнения нет. Например, зачастую их объединяют термином «новообразования», по-видимому, неточным, так как этот термин уже «занят» в медицине для обозначения опухолей. Мы предлагаем использовать объединяющий термин «андроклинные структуры» [27].

Эмбриоид (греч. εμβριον — зародыш, εἶδος — образ) — зародышеподобная биполярная структура, образующаяся асексуально; зачаток нового растительного организма. Термин предложен Вэзилем, Хильдебрандтом [74] для обозначения зародышеподобных структур, возникающих как *in vivo* («нуцеллярные» и «фолиарные» зародыши), так и *in vitro*. Синонимы: соматический зародыш, зародышеподобная структура, ад-

вентивный зародыш [7, 9]. Хазиус [65], обсуждая вопрос о критериях выделения понятия «эмбриоид», пришла к заключению, что этот термин может быть применен ко всем образованиям, включая неполные («адвентивные») зародыши и зародышеподобные структуры в культуре *in vitro*. В разрабатываемой Батыгиной [3, 8, 9] концепции репродукции эмбриоид рассматривается как одна из структурных единиц бесполого размножения цветковых растений в условиях *in vivo* и *in vitro*. Исследователь выделяет эмбриогенный 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 каллюса) единая система с закрытым радикулярным полюсом. Эмбриоиды могут возникать на разных органах растения и на разных стадиях онтогенеза. Основным тезисом концепции эмбриоидогении является универсальность морфогенеза эмбриоидов и зиготических зародышей, образующихся в естественных условиях и в экспериментальных — в культуре *in vitro*.

Впервые эмбриоидогенез у цветковых растений был обнаружен независимо Стюардом [71] и Райнертом [70] при изучении морфогенеза *in vitro* в суспензионной культуре *Daucus carota* L. Возможность получения эмбриоидов в культуре пыльников на примере *Datura innoxia* L. впервые продемонстрировали Гуха, Махешвари [63]. Термин «эмбриоидогенез» соответствует термину «соматический эмбриогенез», предложенному рядом авторов (например, Токиным [51, 52]) для обозначения развития целых организмов из соматических клеток. В трактовке Хальперина [66] соматический эмбриогенез (эмбриоидогенез) — это процесс формирования интегральной структуры с осью побег — корень. По Циммерману [75], соматический эмбриогенез — это развитие культивируемых клеток в зародыши, способные превратиться в целое растение.

При исследовании эмбриоидов, образовавшихся в процессе культивирования изолированных пыльников, употребляются термины «андроогенный зародыш» («androgenic embryo»), «глобулярный пыльцевой зародыш» («globular pollen embryo»). На наш взгляд, они неприемлемы. Термин «пыльцевой эмбриоид» («pollen embryo») эмбриологически грамотнее. Термин «эмбриоподобная структура» («embryo-like structure») удачен, но не отражает происхождения этой структуры. Мы предлагаем использовать термины «микроспориальный эмбриоид» («microsporial embryo»), «микроспориальный эмбриоидогенез *in vitro*» («microsporial embryogenesis *in vitro*») в узком смысле, если прослеживается генезис эмбриоида именно от микроспоры, и «андроклинный эмбриоид» («androclinic embryo»), «андроклинный эмбриоидогенез» («androclinic embryoogenesis») в широком смысле, если инициальная клетка эмбриоида, полученного в результате культивирования пыльников *in vitro*, не идентифицирована.

Первые работы, посвященные получению каллюса *in vitro* из изолированных частей растений, например сегментов мезофилла листа, и изучению каллюсогенеза, появились еще в конце XIX—начале XX вв. (по [47]). Сообщение о способности пыльцевых зерен в условиях *in vitro* к индукции гаплоидной каллюсной ткани (на примере *Ginkgo biloba* L.) впервые встречается в работе Тьюлеке [73]. Однако до настоящего времени не предложено однозначного определения каллюса. По мнению Доддса, Робертса [62], каллюс — неорганизованная меристематическая или опухоле-

подобная масса растительных клеток, формирующаяся *in vitro*. В словаре, разработанном Пиериком [68], дано следующее определение: каллюс — активно делящаяся ткань, состоящая из неорганизованных и дифференцированных клеток. По мнению Терци, Санга [72], каллюс — произвольно пролиферирующая ткань, растущая или на твердой поверхности (каллюс в строгом смысле слова), или в суспензии в жидкой среде. В работе Муромцева и соавт. [47] каллюсом названа ткань, возникающая путем неорганизованной пролиферации клеток растений. Как полагает Батыгина [2], каллюс — гетерогенная интегрированная структура (система), образующаяся в результате полиферации клеток на поверхности отдельных структур растительного организма; формируется он, как правило, из исходно разных клеток генеративных или вегетативных органов; состоит из групп неоднородных клеток, имеющих морфогенетические потенции, которые реализуются различными путями (эмбриоидогенез, органогенез, гистогенез). Мы придерживаемся последнего определения каллюса.

Для характеристики каллюса, возникшего в культуре изолированных пыльников, по-видимому, целесообразно согласиться с термином «пыльцевой каллюс» («pollen callus»). Широко распространенный термин «андрогагенный каллюс» («androgenic callus»), на наш взгляд, не вполне допустим, поскольку, как указывалось выше, необходимо различать понятия «андрогагенез *in vitro*» и собственно «андрогагенез».

Мы предлагаем использовать термины «микроспориальный каллюс» («microsporial callus»), «микроспориальный каллюсогенез *in vitro*» («microsporial callusogenesis *in vitro*») в узком смысле, если прослеживается генезис каллюса именно от микроспоры, и «андрогагенный каллюс» («androclinal callus»), «андрогагенный каллюсогенез» («androclinal callusogenesis») в широком смысле, если инициальная клетка каллюса, полученного в результате культивирования пыльников *in vitro*, не идентифицирована [29].

При каллюсогенезе инициальная клетка андрогагенной сначала формирует недифференцированный морфогенный каллюс. После переноса на питательную среду, индуцирующую органогенез, в каллюсе отмечаются такие пути морфогенеза, как органогенез (ризогенез, геммогенез, гемморизогенез) и эмбриоидогенез. В культуре *in vitro* микроспориальных каллюсов яровой мягкой пшеницы в условиях выполненных нами экспериментов только два процесса ведут к желаемому результату — образованию растений-регенерантов — гемморизогенез и эмбриоидогенез [34, 45, 58]. Важно, что контролируемые условия культуры *in vitro* (главным образом, фитогормональный состав среды) позволяют управлять путями морфогенеза *in vitro* по нужному экспериментатору пути и получать растения-регенеранты в массовом количестве [44].

Важность унификации терминологии, используемой в любой отрасли науки, очевидна. Безусловно, прав Ван дер Пийл [69], полагающий, что дифференциация терминов — это не просто игра словами, но совершенно необходимое условие, чтобы разобраться в природе вещей. Перспективный подход, позволяющий решить ряд остро дискуссионных терминологических вопросов при разработке биотехнологии андрогагенной гаплоидии — применение данных классической и экспериментальной эмбриологии растений.

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

В заключение автор считает своим приятным долгом выразить искреннюю благодарность члену-корреспонденту РАН Т.Б. Батыгиной

(Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург), перу которой принадлежат первые в отечественной литературе работы в области терминологии морфогенеза растений *in vitro*, за ценные советы как при проведении исследований, так и при анализе полученных данных.

Исследования поддержаны Российским фондом фундаментальных исследований (проекты № 05-04-97911, № 05-04-08114, № 08-04-97045), Академией наук Республики Башкортостан (проект № 40/40-П), а также программой «Ведущие научные школы Российской Федерации» (проекты НШ 4834.2006.4, НШ 2096.2008.4, лидер школы — член-корреспондент РАН Т.Б. Батыгина).

1. Банникова В.П., Хведынич О.А. Основы эмбриологии растений. — Киев: Наук. думка, 1982. — 164 с.
2. Батыгина Т.Б. Хлебное зерно: атлас. — Л.: Наука, 1987. — 103 с.
3. Батыгина Т.Б. Эмбриодогения — новая категория способов размножения цветковых растений // Тр. Ботан. ин-та им. В.Л. Комарова. — 1993. — Вып. 8. — С. 15—25.
4. Батыгина Т.Б. Морфогенетические резервы репродуктивных структур (тотипотентность и детерминированность) // Тез. докл. III съезда ВОФР. — СПб., 1993. — С. 65.
5. Батыгина Т.Б. Предисловие // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 1: Генеративные органы цветка. — СПб.: Мир и семья, 1994. — С. 19—23.
6. Батыгина Т.Б. Пыльник как модель изучения морфогенетических потенциалов и путей морфогенеза // Там же. — С. 120—121.
7. Батыгина Т.Б. Эмбриод // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 2: Семья / Ред. Т.Б. Батыгина. — СПб.: Мир и семья, 1997. — С. 624—628.
8. Батыгина Т.Б. Эмбриодогения // Там же. — С. 628—635.
9. 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.
10. Батыгина Т.Б., Васильева В.Е., Маметьева Т.Б. Проблемы морфогенеза *in vivo* и *in vitro* (эмбриодогенез у покрытосеменных) // Ботан. журн. — 1978. — 63, № 1. — С. 87—111.
11. Батыгина Т.Б., Рудский И.В. Роль ствольных клеток в морфогенезе растений // Докл. РАН. — 2006. — 410, № 5. — С. 1—3.
12. Белинская Е.В. Создание признаковой коллекции ячменя по способности к андрогенезу *in vitro* и ее использование в генетических и биотехнологических исследованиях // Вісн. Укр. тов-ва генетиків і селекціонерів. — 2007. — 5, № 1, 2. — С. 11—20.
13. Биологический энциклопедический словарь / Ред. М.С. Гиляров. — М.: Сов. энциклопедия, 1986. — 831 с.
14. Бишимбаева Н.К. Цитофизиологические основы биотехнологии длительной регенерации растений в культуре тканей зерновых злаков: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Алматы, 2007. — 37 с.
15. Бутенко Р.Г. Тотипотентность растительной клетки // Культура изолированных органов, тканей и клеток растений. — М.: Наука, 1970. — С. 43—46.
16. Бутенко Р.Г. Клеточные и молекулярные аспекты морфогенеза растений *in vitro* // I Чайлахяновские чтения. — Пушкино: Пушкинский НЦ, 1994. — С. 7—26.
17. Бутенко Р.Г. Биология клеток высших растений *in vitro* и биотехнологии на их основе. — М.: ФБК-ПРЕСС, 1999. — 160 с.
18. Гилберт С. Биология развития. — М.: Мир, 1995. — 211 с.
19. Горбунова В.Ю., Круглова Н.Н. Индукция андрогенеза *in vitro* у яровой мягкой пшеницы. Оптимальная фаза микроспорогенеза // Изв. РАН. Сер. Биология. — 1997. — № 6. — С. 668—676.
20. Горбунова В.Ю., Круглова Н.Н., Абрамов С.Н. Индукция андрогенеза *in vitro* у яровой мягкой пшеницы. Баланс эндогенных и экзогенных фитогормонов // Там же. — 2001. — № 1. — С. 31—36.
21. Генатова С.О. Биотехнологічні основи отримання гаплоїдів, віддалених гібридів і соматичних регенерантів зернових і бобових культур у різних системах *in vitro*: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. — Одеса, 2004. — 48 с.
22. Конарев В.Г. Морфогенез и молекулярно-биологический анализ растений. — СПб.: ВНИИ растениеводства, 1998. — 375 с.
23. Корочкин Л.И. Биология индивидуального развития (генетический аспект). — М.: Изд-во Моск. ун-та, 2002. — 264 с.
24. Круглова Н.Н. Периодизация развития пыльника злаков как методологический аспект изучения андрогенеза *in vitro* // Изв. РАН. Сер. Биология. — 1999. — № 3. — С. 275—281.
25. Круглова Н.Н. Электронно-микроскопическое исследование морфогенной микроспоры пшеницы *in vitro* и зиготы *in situ* // Цитология. — 1999. — 41, № 3/4. — С. 283—285.

26. *Круглова Н.Н.* Критические фазы развития спорогенной клетки пыльника злаков: к постановке проблемы // Там же. — 2001. — **43**, № 3. — С. 86—87.
27. *Круглова Н.Н.* Морфогенез в культуре пыльников пшеницы: эмбриологический подход. — Уфа: Гилем, 2001. — 175 с.
28. *Круглова Н.Н.* Микроспора злаков как модельная система для изучения путей морфогенеза: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Санкт-Петербург, 2002. — 48 с.
29. *Круглова Н.Н.* Каллус *in vitro* как модель для изучения формирования структуры растений // Современные подходы к описанию структуры растений. — Киров, 2008. — С. 283—288.
30. *Круглова Н.Н.* К проблеме унификации терминологии при разработке биотехнологии андроклинии яровой мягкой пшеницы // Вісн. Укр. тов-ва генетиків і селекціонерів. — 2008. — **6**, № 2. — С. 246—255.
31. *Круглова Н.Н.* Инновационная биотехнология андроклинии яровой мягкой пшеницы // Аграрная Россия. — 2009. — № 2. — С. 32—39.
32. *Круглова Н.Н.* Модельный подход к изучению морфогенеза пыльника *in vitro* // Там же. — Спецвыпуск. — С. 7—10.
33. *Круглова Н.Н., Батыгина Т.Б.* Стресс как фактор индукции андроклинии у злаков. Компетентный объект стрессового воздействия // Успехи соврем. биологии. — 2001. — **121**, № 1. — С. 67—78.
34. *Круглова Н.Н., Батыгина Т.Б.* Методические рекомендации по использованию морфогенетического потенциала пыльника в биотехнологических исследованиях яровой мягкой пшеницы. — Уфа: Гилем, 2002. — 39 с.
35. *Круглова Н.Н., Батыгина Т.Б., Сельдимирова О.А.* Морфогенетический потенциал спорогенных клеток пыльника злаков // Успехи соврем. биологии. — 2000. — **120**, № 5. — С. 490—500.
36. *Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю.* Каллусогенез как путь морфогенеза в культуре изолированных пыльников злаков // Там же. — 1997. — **117**, № 1. — С. 83—94.
37. *Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю.* Стресс как фактор индукции андроклинии у злаков. Стресс-реакция *in situ* компетентных спорогенных клеток пыльника // Там же. — 2001. — **121**, № 4. — С. 378—387.
38. *Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю., Абрамов С.Н., Сельдимирова О.А.* Андрогенные эмбрионы и каллусы пшеницы: данные сканирующей электронной микроскопии // Изв. РАН. Сер. Биология. — 2001. — № 2. — С. 191—197.
39. *Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю., Батыгина Т.Б.* Эмбриоидогенез как путь морфогенеза в культуре изолированных пыльников злаков // Успехи соврем. биологии. — 1995. — **115**, № 6. — С. 692—705.
40. *Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю., Куксо П.А.* Морфогенез в культуре изолированных пыльников: роль фитогормонов // Там же. — 1999. — **119**, № 6. — С. 567—577.
41. *Круглова Н.Н., Куксо П.А.* Инициальная клетка андроклинии // Физиология и биохимия культ. растений. — 2006. — **38**, № 4. — С. 279—291.
42. *Круглова Н.Н., Куксо П.А.* Начальный этап андроклинии // Успехи соврем. биологии. — 2006. — **126**, № 5. — С. 462—471.
43. *Круглова Н.Н., Куксо П.А.* Стрессовая индукция андроклинии // Там же. — № 3. — С. 275—285.
44. *Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А.* Регенерация пшеницы *in vitro* и *ex vitro*. — Уфа: Гилем, 2008. — 139 с.
45. *Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зайцев Д.Ю.* Цитофизиологические особенности различных типов андроклинии каллусов пшеницы // Физиология и биохимия культ. растений. — 2007. — **39**, № 1. — С. 42—50.
46. *Марченко А.О.* Реализация морфогенетического потенциала растительных организмов // Успехи соврем. биологии. — 1996. — **116**, № 3. — С. 306—319.
47. *Муромцев Г.С., Бутенко Р.Г., Тихоненко Т.И., Прокофьев М.И.* Основы сельскохозяйственной биологии. — М.: Агропромиздат, 1990. — 384 с.
48. *От микроспоры к сорту* / Т.Б. Батыгина, Н.Н. Круглова, В.Ю. Горбунова и др. — М.: Наука, 2008. — 121 с.
49. *Сатарова Т.Н.* Андрогенез и эмбриокультура у кукурузы *in vitro*: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Киев, 2002. — 41 с.
50. *Суханов В.М.* Андроклиния и ее особенности у пшеницы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Саратов, 1983. — 24 с.
51. *Токин Б.П.* Бесполое размножение, соматический эмбриогенез и регенерация // Журн. общей биологии. — 1969. — **30**, № 1. — С. 15—21.
52. *Токин Б.П.* Общая эмбриология. — М.: Высш. шк., 1987. — 480 с.
53. *Тураев А.* Молекулярная генетика и биотехнология пыльцы покрытосемянных растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Ташкент, 1998. — 42 с.
54. *Тырнов В.С.* Гаплоидия у растений: научное и прикладное значение. — М.: Наука, 1998. — 53 с.

55. *Тырнов В.С.* Гаплоидия у растений: терминология и классификация. — Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2005. — 41 с.
56. *Уоддингтон К.* Морфогенез и генетика. — М.: Мир, 1964. — 259 с.
57. *Хохлов С.С.* Общие вопросы гаплоидии // Гаплоидия и селекция. — М.: Наука, 1976. — С. 5—14.
58. *Эмбриологические основы андроклинии пшеницы / Н.Н. Круглова, Т.Б. Батыгина, В.Ю. Горбунова и др.* — М.: Наука, 2005. — 101 с.
59. *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.
60. *Anther and pollen. From biology to biotechnology.* — Berlin; Heidelberg; New York: Springer-Verlag, 1999. — 318 p.
61. *Batygina T.B.* Critical periods used to embryonal structures // XVII Congr. On Sexual Plant Reproduction: Abstracts. — Lublin, 2002. — P. 33.
62. *Dodds J.H., Roberts L.W.* Experiments in plant tissue culture. — Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1985. — 354 p.
63. *Guha S., Maheshwari S.* In vitro production of embryos from anther of *Datura* // Nature. — 1964. — **204**, N 4957. — P. 497.
64. *Haberlandt G.* Physiologische Pflanzenanatomie. — Leipzig: Engelmann, 1909. — 650 s.
65. *Haccius B.* Zur derzeitigen Situation der Angiospermen Embryologie // Bot. Jahrb. Syst. — 1971. — **91**, N 2—3. — S. 309—329.
66. *Halperin W.* Alternative morphogenetic events in cell suspensions // Amer. J. Bot. — 1966. — **53**, N 5. — P. 443—453.
67. *Haploids in higher plants // III Intern. Conf. «Haploids in Higher Plants»: Abstracts.* — Vienna, 2006. — 65 p.
68. *Pierik R.* In vitro culture of higher plants. — Dordrecht: Nijhoff Publ., 1987. — 344 p.
69. *Pijl L. van der.* Principles of dispersal in higher plants. — Berlin: Springer-Verlag, 1969. — 169 p.
70. *Reinert J.* Untersuchungen unter die Morphogenese an Gewebekulturen // Berl. Deutsch. Bot. Ges. — 1958. — **71**, H. 1. — S. 218—226.
71. *Steward F.G.* Growth and organized development of cultured cells. III. Interpretation of the growth from free cells to carrot plants // Amer. J. Bot. — 1958. — **45**, N 10. — P. 467—473.
72. *Terzi M., Sung Z.R.* Somatic cells genetics of plants // CRC Crit. Rev. Biotechnol. — 1986. — **3**, N 4. — P. 303—330.
73. *Tulecke W.* A tissue derived from the pollen of *Ginkgo biloba* L. // Science. — 1953. — **117**, N 3048. — P. 599—600.
74. *Vasil I., Hildebrandt A.C.* Variations of morphogenetic behavior in plant tissue cultures. I. *Cichorium endivia* // Amer. J. Bot. — 1966. — **53**, N 9. — P. 869—874.
75. *Zimmerman J.L.* Somatic embryogenesis: a model for early development in higher plants // Plant Cell. — 1993. — **5**, N 10. — P. 1411—1423.

Получено 22.04.2009

УНІФІКАЦІЯ ТЕРМІНОЛОГІЇ ПІД ЧАС РОЗРОБКИ ІННОВАЦІЙНОЇ БІОТЕХНОЛОГІЇ АНДРОКЛІННОЇ ГАПЛОЇДІЇ IN VITRO: ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМИ

Н.М. Круглова

Інститут біології Уфимського наукового центру Російської академії наук, Уфа

З позиції класичної та експериментальної ембріології рослин проаналізовано термінологію, яку використовують під час розробки інноваційної біотехнології андрокліної гаплоїдії in vitro в культурі пиляків in vitro (на прикладі ярої м'якої пшениці). Запропоновано деякі терміни.

THE UNIFICATION OF TERMINOLOGY DURING ELABORATION OF INNOVATIONAL BIOTECHNOLOGY OF ANDROCLINAL HAPLOIDY IN VITRO: POSITING OF THE PROBLEM

N.N. Kruglova

Institute of Biology of Ufa Scientific Centre, Russian Academy of Sciences
69 pr. Oktyabrya, Ufa, 450054, Russia

The terminology using during elaboration of innovational biotechnology of androclinal haploidy in in vitro culture is analyzed by the position of classical and experimental plant embryology (on the example of spring bread wheat). The some new terms are suggested.

Key words: *Triticum aestivum* L., plant embryology, androclinalia, anther culture in vitro, biotechnology.