

МОРФОЛОГИЯ, АНАТОМИЯ И РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.33

DOI 10.36305/2712-7788-2023-1-166-7-15

**СИСТЕМНЫЙ ПОДХОД К МОРФОГЕНЕЗУ ПЫЛЬНИКА
ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ****Наталья Николаевна Круглова**

Уфимский Институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра
Российской академии наук,
450054, Республика Башкортостан, г. Уфа, пр. Октября, 69
E-mail: Kruglova@anrb.ru

В обзорной статье дан краткий анализ морфогенеза пыльников цветковых растений как сложных интегрированных систем, состоящих из взаимодействующих элементов (спорогенная ткань и ткани стенки гнезда). В качестве яркого примера проявления пыльника как системы рассмотрены перемещения ядер и клеток в микроспорах и пыльцевых зёрнах в развивающихся пыльниках злаков. Подчёркивается, что системный подход к морфогенезу пыльника важен в исследованиях не только *in vivo*, но и *in vitro*. Статья посвящена памяти чл.-корр. РАН Татьяны Борисовны Батыгиной (1927–2015), внесшей значительный вклад в системное изучение пыльников различных цветковых растений.

Ключевые слова: пыльник; морфогенез; системный подход; культура *in vitro* пыльников.

*К 95-летию со дня рождения члена-корреспондента РАН
Татьяны Борисовны Батыгиной (1927–2015)*

Введение

Сложнейшей фундаментальной проблемой биологии развития растений остается морфогенез как формообразовательный процесс различных структур, совершающийся на субмолекулярном, молекулярном, надмолекулярном, клеточном, тканевом (гистогенез) и организменном (эмбриогенез, эмбриоидогенез, геммориогенез) уровнях (Батыгина, 1987; 2014). Высказано мнение, что индивидуальное развитие растений, их микро- и макроэволюцию следует рассматривать как реализацию морфогенетического потенциала клеток (Журавлев, Омелько, 2008). Хорошо известно, что характерная черта морфогенеза растений – эволюционно обусловленная способность к пластичности (поливариантности) развития, во многом обусловленной прикрепленным образом жизни (Gailloch, Lohmann, 2015). Такая пластичность выражается в продолжении морфогенеза в ходе всего онтогенеза особи (принцип непрерывности морфогенеза) (Батыгина, 2014).

На примере ряда растений (главным образом, *Arabidopsis thaliana*) идентифицированы ключевые транскрипционные факторы и гены, ответственные за поливариантную детерминированность развития клеток, дифференциацию тканей в различных органах. Успехи, достигнутые в изучении генов-переключателей развития, позволили приблизиться к пониманию как взаимодействия генов развития и пространственно-временной регуляции развития, так и регуляции на уровне экспрессии генов взаимоотношений клеток и тканей в процессе морфогенеза. Быстро накапливается информация об организующих центрах морфогенеза и генах, продукты которых могут играть роль индуктивных сигналов; о единстве процессов активации и инактивации генов, контролирующей детерминацию и дифференциацию (Greb, 2016; Gordon-Camm et al., 2019).

В то же время интегральный характер морфогенетических процессов, их зависимость от многих взаимодействующих внутренних и внешних факторов, а также участие систем различных транскрипционных факторов и генов обуславливают сложность изучения биологического феномена морфогенеза у растений.

Для исследования закономерностей и особенностей морфогенеза разрабатываются различные методологические подходы, среди которых можно выделить структурный, физиолого-биохимический, биоинформационный, использование виртуальных растений *in silico*. Большое внимание уделяется системному подходу, позволяющему понять функционирование организмов как целостных и динамических систем, не сводимых к простой сумме своих элементов (Батыгина, 2014). Развивается модельный подход, дающий возможность изучать детали сложных морфогенетических процессов и механизмов их регуляции в экспериментальных модельных системах. Основанием для использования таких модельных систем служит принцип универсальности путей морфогенеза растений *in vivo*, *in situ* и *in vitro* (Батыгина, 2014).

Значительный вклад в разработку системного подхода к исследованию проблемы морфогенеза растений внесла чл.-корр. РАН Т.Б. Батыгина. В цикле работ (Батыгина, 1987; Batygina, 2012; Батыгина, 2014) ею показана перспективность использования такого подхода к изучению морфогенеза генеративных органов растений *in vivo*, *in situ* и *in vitro*. При этом исследователем предложено проводить: (Батыгина, 1974) (1) подбор модельных объектов – видов растений, контрастирующих по жизненным формам, способу репродукции и типу развития генеративных структур; (Батыгина, 1987) сравнительный анализ развития генеративных структур *in situ*, *in vivo* и *in vitro* в динамике и во взаимосвязи с тканями материнского организма (Батыгина, 1987) сопоставление кинетики морфологических и физиолого-биохимических процессов; (Батыгина, 1994) моделирование условий *in vitro* для разных стадий развития (с учетом данных морфологического и биохимического исследования структур *in vivo*). Автор подчеркивала зависимость морфогенетического потенциала клеток различных видов в условиях *in vitro* от природного потенциала, заложенного в генотипе особей. Такой комплексный подход, лежащий в основе современной теории репродукции растений (Батыгина, 2014), позволяет приблизиться к пониманию причин склонности разных видов растений к определенным способам воспроизведения, размножения и их реализации посредством конкретных путей морфогенеза (эмбриогенез, эмбриоидогенез, геммориогенез).

Перспективные модельные системы в области исследования морфогенеза генеративных органов растений – пыльники, характеризующиеся относительной простотой строения в сравнении с семязачатками. Т.Б. Батыгина придавала большое внимание изучению пыльников у представителей различных семейств и особенно хлебных злаков (Батыгина, 1974; 1987; 2014).

Цель данной статьи – на примере литературных и собственных данных проанализировать морфогенез пыльника цветковых растений как сложной интегрированной системы.

Результаты и обсуждение

Морфогенез пыльника как сложной интегрированной системы

Пыльник – фертильная часть тычинки, специализированный генеративный орган семенного растения, основная функция которого связана с формированием и развитием мужских гаметофитов – пыльцевых зерен, содержащих мужские гаметы – спермии. Кроме того, это система специализированных гетерогенных клеток, предназначенная для защиты, питания и рассеивания пыльцы (Кулуев и др., 2017).

Первые морфологические описания пыльника относятся к концу XVII в. (по (Gomes et al., 2015)). К настоящему времени пыльник и его развитие у представителей различных семейств цветковых растений изучены достаточно подробно (обзоры последних лет (Gomes et al., 2015; Hafidh et al., 2016; Halbritter et al., 2018)). Полученные результаты используются для изучения ряда общебиологических проблем, таких как дифференциация клеток, апоптоз, стволоность (Батыгина, 2016; Gordon-Camm, 2019), а также для разработки различных прикладных вопросов, например, биотехнологий получения полноценных регенерантов ценных хлебных злаков в культуре пыльников *in vitro* (Круглова и др., 2005; Батыгина и др., 2010; Кулуев, 2017; Круглова, 2019).

Хорошо установлено, что пыльник состоит из небольшого числа высокоспециализированных тканей (спорогенной ткани с ее производными и тканей стенки гнезда), имеющих общее происхождение. Спорогенная часть пыльника расценивается как микроспорангий. Дифференциация пыльника проходит на тычиночном бугорке. Примордии тычинок – осевые структуры. После заложения тычинкам продолжительное время свойственен апикальный рост, который сменяется интеркалярным. С увеличением размера тычиночного бугорка в нем происходит образование четырех лопастей пыльника одновременно с формированием специализированной ткани – связника. Далее каждая лопасть преобразуется в гнездо пыльника (микроспорангий). Два латеральных гнезда составляют теку; теки соединены между собой связником, в котором начинает формироваться единственный сосудисто-проводящий пучок. Чаще всего пыльник содержит четыре микроспорангия, в большинстве случаев расположенных симметрично (Эмбриология цветковых растений..., 1994). Такова в самых общих чертах схема развития и строения зрелого пыльника. В то же время детальный анализ литературных и собственных данных свидетельствует о сложности процессов морфогенеза этого генеративного органа у различных цветковых растений.

Так, формирование стенки пыльника протекает довольно быстро, однако окончательная дифференциация каждого слоя достаточно длительна. Клетки каждого слоя проходят в дальнейшем совершенно разные пути развития и достигают разного уровня специализации, что связано с выполняемыми ими функциями в процессе микроспоро- и микрогаметогенеза. Как полагала Т.Б. Батыгина (1987), дифференциацию тканей стенки пыльника нельзя сводить только к процессам, протекающим на клеточном уровне. Развитие микроспорангия следует рассматривать как развитие определенной целостной структуры (системы), обладающей своим регуляторным механизмом и имеющей свой особый ритм развития в границах пыльника в целом.

На основании цитологических, а также некоторых физиолого-биохимических событий во время развития пыльника лилейных С.А. Резникова (1984) предложила выделять в морфогенезе этой генеративной системы три периода – премейотический, мейотический и постмейотический.

Премейотический период характеризуется усиленной митотической активностью, в результате которой формируются стенка пыльника и спорогенная ткань, т.е. происходит образование микроспорангиев. При этом в субэпидермальном слое меристемы каждого развивающегося гнезда пыльника дифференцируются клетки одно- или многослойного археспория, отличающиеся от окружающих клеток более плотной цитоплазмой и крупным ядром с ядрышком. Клетки археспория претерпевают антиклинальные деления, что ведет к увеличению их количества по длине пыльника. В ходе дальнейшего развития клетки археспория делятся периклинально, отделяя в сторону эпидермиса клетки париетального слоя, а к центру гнезда пыльника – клетки спорогенной ткани. Параллельно со стороны связника некоторые клетки меристемы

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

В ходе *мейотического периода* происходит мейоз микроспороцитов, приводящий к образованию сначала диады, а затем тетрады гаплоидных микроспор, первых клеток гаметофитного поколения. Во время I мейотического деления форма микроспороцитов значительно меняется: клетки становятся более широкими и плоскими, приближаясь по очертаниям к трехосным эллипсоидам, сплюснутым в радиальном направлении. Подобные изменения формы микроспороцитов обусловлены ростом микроспорангиев и увеличением площади их стенки. Таким образом, в течение I мейотического деления форма протопластов микроспороцитов меняется от клиновидной до сплюснуто-эллипсоидальной, при этом наименьшая ось ориентирована в гнездах пыльника радиально. Веретено деления ориентируется по направлению наибольшей оси микроспороцита, а первая перегородка образуется перпендикулярно к ней. В результате в гнезде пыльника формируются диады микроспор характерной формы: со стороны перегородки их протопласты, как и оболочки, прямые, а с противоположной стороны – выпуклые, так что в диаде клетки располагаются в виде двух полулуний, обращенных друг к другу прямой стороной. Веретена II мейотического деления ориентируются параллельно первой перегородке, вторые клеточные перегородки – перпендикулярно к ней. Как правило, тетрада и сами микроспоры внутри нее окружены полисахаридом каллозой, служащей для изоляции микроспор друг от друга и от окружающих соматических клеток. В ходе дальнейшего генезиса тетрад происходит исчезновение каллозной оболочки в результате ферментативного гидролиза под действием фермента каллазы, и микроспоры отделяются друг от друга. В целом, в мейотический период происходят дифференциация и специализация клеток всех слоев (тканей) стенки пыльника как единой системы.

В *постмейотический период* развиваются и созревают пыльцевые зерна на фоне соответствующих изменений в стенке микроспорангиев. При этом развитие микроспор связано с их митотическими делениями, дающими начало системе двуклеточного пыльцевого зерна. Таким образом, в пыльнике заканчивается процесс микроспорогенеза и начинается процесс микрогаметофитогенеза. Первое деление микроспоры обычно называют дифференцирующим (асимметричным, неравным), так как образовавшиеся генеративная и вегетативная клетки в норме оказываются различными по дальнейшему генезису. В результате митотического деления генеративной клетки формируются трехклеточное пыльцевое зерно, помимо вегетативной клетки содержащее две мужские гаметы-спермии.

Предложено различать сформированный пыльник, стенка гнезда которого представлена конечным числом слоев, специфичным для каждого таксона, и зрелый пыльник – в момент вскрывания (Батыгина, 1987; Круглова, 1999).

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

Особое внимание привлекает *тапетум* – полифункциональная однослойная или многослойная внутренняя ткань стенки пыльника, находящаяся в тесном контакте с микроспорами и пыльцевыми зернами. Главная функция этой ткани – снабжение

развивающихся пыльцевых зерен питательными веществами. Тапетальные клетки с самого начала своего развития резко отличаются от клеток остальных слоев стенки пыльника по составу клеточных компонентов. Так, цитоплазма клеток тапетума уже на ранних стадиях развития богата рибосомами, митохондриями, содержит пластиды, аппарат Гольджи, мощно развитую эндоплазматическую сеть, сферосомы, лизосомные образования и другие структуры. Нарушения в дифференциации тапетума приводят к различным формам стерильности пыльцы. Клетки тапетума принимают участие и в таких процессах, как, например, секреция фермента каллазы для растворения каллозных оболочек тетрад микроспор; образование предшественников экзины – внешней оболочки пыльцевого зерна; образование орбикул (телец Убиша). Клетки тапетума, характеризующиеся ранней специализацией, не входят в состав стенки зрелого пыльника (Эмбриология цветковых растений ..., 1994).

Большой интерес с точки зрения морфофизиологии вызывают клетки *среднего слоя*, расположенного между тапетумом и эндотецием. Количество средних слоев в стенке микроспорангия варьирует от 1 до 7; в редких случаях средний слой отсутствует. На раннем этапе морфогенеза пыльника клетки этого слоя хорошо выражены, содержат крупные густоокрашенные ядра, однако митозы в них уже прекращены. Далее (в мейотический период развития пыльника) клетки сильно удлинняются, уплощаются, становятся аморфными и постепенно разрушаются. Однако в целом клетки этой ткани сохраняют свою жизнедеятельность в течение длительного времени, дегенерируя лишь к периоду зрелого пыльника. Высказано мнение, что клетки среднего слоя первоначально выполняют функцию запасующих клеток (депо крахмала и других питательных веществ), а затем играют посредническую роль в передаче ассимилятов, а также в формировании клеточной оболочки микроспоры (Эмбриология цветковых растений ..., 1994).

Эндотеций – наружная однослойная или многослойная ткань стенки микроспорангия, расположенная под эпидермисом. В молодом пыльнике клетки эндотеция, вытянутые в тангентальном направлении и содержащие крупные ядра, мало отличаются от клеток эпидермиса и среднего слоя. Позднюю по сравнению с остальными слоями стенки пыльника дифференциацию клеток эндотеция С.А. Резникова (1984) объясняла ингибированием их со стороны других тканей стенки пыльника. В постмейотический период развития пыльника нарастает вакуолизация клеток эндотеция, на антиклинальных и внутренних тангентальных стенках которых развиваются фиброзные утолщения (пояски), представленные целлюлозой, пектином и лигнином. Фиброзные утолщения, достигая максимального развития к этапу зрелого пыльника, способствуют раскрытию гнезд пыльника при помощи продольной трещины – стомиума и выталкиванию пыльцы за пределы пыльника. Таким образом, клетки эндотеция входят в состав стенки зрелого пыльника (Эмбриология цветковых растений ..., 1994).

На ранних этапах развития пыльника (вплоть до выделения клеток археспория) клетки *экзотеция* (эпидермиса) – покровной ткани, окружающей весь пыльник – во многом сходны с меристематическими клетками. В дальнейшем экзотеций становится высокоспециализированной покровной тканью. Оболочки этих клеток утолщаются, слой кутины, покрывающий их с внешней стороны, увеличивается. В кутине появляются шипообразные выросты, способствующие усилению прочности клеток и тем самым повышению надежности защиты пыльника. В целом экзотеций характеризуется, во-первых, наиболее длительным, по сравнению с другими тканями стенки пыльника, развитием, во-вторых, быстрым изменением морфологии клеток по мере развития пыльника. Деление клеток экзотеция заканчивается рано, что способствует сильному растяжению их в длину по мере роста пыльника в целом.

Экзотечий как покровная ткань выполняет функцию защиты поверхности пыльника и служит, совместно с эндотечием, вскрыванию пыльника после созревания пыльцы. В стенке зрелого пыльника экзотечий представлен мощным гипертрофированным слоем (Эмбриология цветковых растений ..., 1994).

В целом, развиваясь, каждая из тканей стенки пыльника и спорогенная ткань морфологически и структурно достигают высокой специализации, связанной с выполнением основных их функций. Вместе с тем клетки тканей стенки пыльника и клетки спорогенной ткани, происходящие от общих инициалей, развиваются взаимосвязано и сопряженно в пределах единой интегрированной системы, и нормальный ход развития пыльцевых зерен зависит от нормального функционирования тканей стенки пыльника.

Одним из ярких проявлений пыльника как интегрированной системы взаимодействующих элементов (спорогенная ткань и ткани стенки гнезда) являются закономерные перемещения ядер и клеток в микроспорах и пыльцевых зернах злаков. Детальными цитологическими исследованиями (Эмбриология цветковых растений ..., 1994; Круглова, 2002) установлено, что ядро развивающейся микроспоры, ядро вегетативной клетки и генеративная клетка в развивающемся пыльцевом зерне злаков неоднократно меняют свое положение по отношению к поре прорастания (рис.).

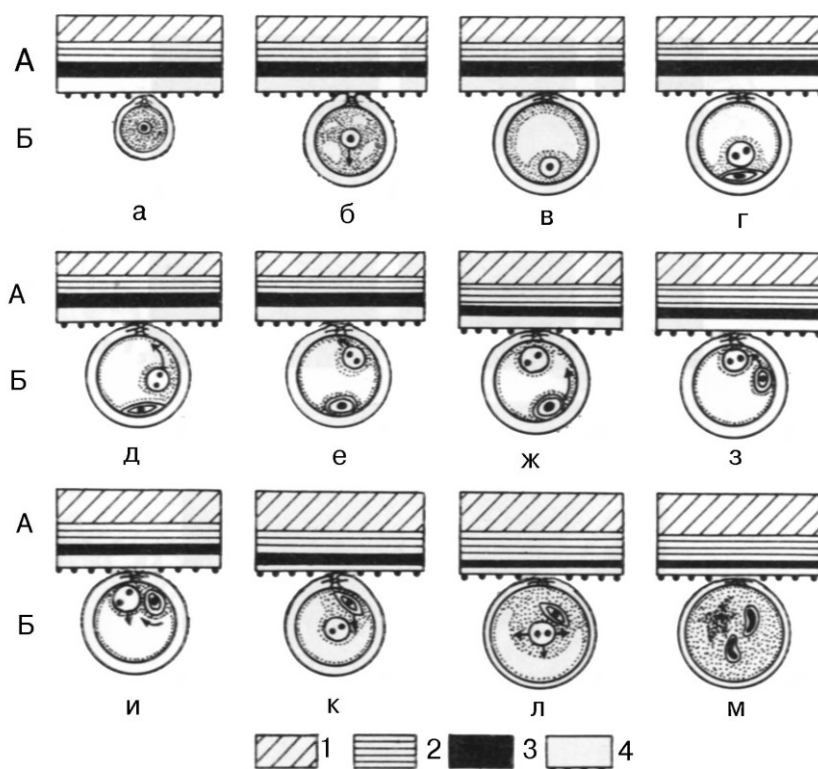


Рис. Динамика трансформации слоев стенки пыльника (А) и особенности перемещений клеток и ядер в ходе развития микроспоры и формирования пыльцевого зерна (Б) злаков. Условные обозначения: А – стенка пыльника, Б – спорогенная клетка (а–в – микроспора, г–м – пыльцевое зерно); 1 – экзотечий, 2 – эндотечий,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

Fig. Dynamics of transformation of the layers of the anther wall (A) and features of cell and nucleus movements during the development of microspores and the formation of pollen grains (B) of cereals. Symbols: A – anther wall, Б – sporogenic cell (a–b – microspore, g–m – pollen grain); 1 – exothecium, 2 – endothecium, 3 – middle layer, 4 – tapetum. Arrows indicate the direction of movement of cells and nuclei. By [4]

Расположение ядра в любой клетке далеко не случайно. По всей видимости, на локализацию ядра влияют как внутриклеточные процессы, так и воздействия на клетку извне. В частности, локализация и перемещение ядер и клеток в микроспорах и пыльцевых зернах злаков, на наш взгляд (Круглова, 2002), обусловлены комплексным воздействием на эти процессы внутренних («динамический центр» клетки; полярность ее протопласта) и внешних (архитектоника тканей стенки гнезда пыльника) факторов. К таким перемещениям могут иметь отношение разнообразие положения фигуры деления в микроспоре, неодновременное образование клеточной стенки между генеративной и вегетативной клетками и кратковременность ее существования. В целом, в закономерных перемещениях ядер и клеток в развивающихся микроспорах и пыльцевых зернах злаков находит свое отражение сопряженность процессов развития этих структур и тканей стенки в сложной интегрированной системе – пыльнике.

Выше рассмотрен системный подход к морфогенезу пыльника в естественных условиях *in vivo*. Этот подход экстраполируется нами и на морфогенез пыльника в условиях *in vitro* (Круглова, 2002; 2019). Действительно, культивируемый *in vitro* пыльник – это также система, состоящая из определенных структурных элементов (тканей стенки гнезда и клеток спорогенной ткани), между которыми существуют строго определенные морфофизиологические корреляции. Более того, успех биотехнологии культивирования *in vitro*, выражающийся в формировании полноценных растений-регенерантов *ex vitro*, во многом определяется нарушением целостности интегрированной системы пыльника (как правило, под действием стрессовой предобработки *in situ*), индуцирующим переключение программы развития микроспор и далее пыльцевых зёрен с традиционного гаметофитного пути развития *in vivo* на принципиально иной – спорофитный путь *in vitro*.

Выводы

Системный подход к морфогенезу пыльника в естественных условиях *in vivo*, осуществимый при условии сочетания описательных и экспериментальных методов эмбриологического исследования, должен, как полагала Т.Б. Батыгина (1987; 2014; Batygina, 2012), включать ряд принципиальных моментов, таких как изучение генезиса пыльника в динамике, изучение формирования и развития спорогенных клеток во взаимосвязи с окружающими тканями стенки гнезда пыльника. Важно, по мнению исследователя, учитывать и то обстоятельство, что дифференциация пыльника *in vivo* протекает в системе «пыльник – окружающая среда».

Системный подход к морфогенезу пыльника в условиях *in vivo* экстраполируется нами и на морфогенез пыльника в условиях культуры *in vitro* (Круглова, 2002; 2019). В данном случае именно нарушение целостности интегрированной системы пыльника индуцирует переключение программы развития микроспор/пыльцевых зёрен с традиционного гаметофитного пути *in vivo* на принципиально иной, биотехнологически оптимальный, спорофитный путь *in vitro* и *ex vitro*.

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

Литература / References

- Батыгина Т.Б. Эмбриология пшеницы. Л.: Колос, 1974. 206 с.
[Batygina T.B. Wheat embryology. L.: Kolos, 1974. 206 p.]
Батыгина Т.Б. Хлебное зерно: атлас. Л.: Наука, 1987. 103 с.
[Batygina T.B. Grain of bread: atlas. L.: Nauka, 1987. 103 p.]

Батыгина Т.Б. Биология развития растений. Симфония жизни. СПб.: Изд-во ДЕАН, 2014. 764 с.

[Batygina T.B. Biology of plant development. The symphony of life. St. Petersburg: Publishing House of DEAN, 2014. 764 p.]

Батыгина Т.Б., Круглова Н.Н. Движение ядра и клеток в развивающемся пыльцевом зерне // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 1. Генеративные органы цветка / Ред. Т.Б. Батыгина. СПб.: Мир и семья, 1994. С. 99–101.
[Batygina T.B., Kruglova N.N. Movement of the nucleus and cells in the developing pollen grain // Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol.1. Generative organs of a flower / Ed. by T.B. Batygin. St. Petersburg: Mir i semya, 1994. pp. 99–101.]

Батыгина Т.Б., Рудский И.В. Роль стволовых клеток в морфогенезе растений // Докл. Акад. наук. 2006. Т. 410. № 5. С. 1–3.
[Batygina T.B., Rudsky I.V. The role of stem cells in plant morphogenesis // Dokl. Academy of Sciences. 2006. 410(5):1–3.]

Батыгина Т.Б., Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю., Титова Г.Е., Сельдимирова О.А. От микроспоры – к сорту. М.: Наука, 2010. 174 с.

[Batygina T.B., Kruglova N.N., Gorbunova V.Yu., Titova G.E., Seldimirova O.A. From microspore to variety. M.: Nauka, 2010. 174 p.]

Журавлев Ю.Н., Омелько А.М. Морфогенез у растений *in vitro* // Физиол. раст. 2008. Т. 55. № 5. С. 643–664.

[Zhuravlev Yu.N., Omelko A.M. Morphogenesis in plants *in vitro* // Physiol. rast. 2008. 55(5):643–664.]

Круглова Н.Н. Периодизация развития пыльника злаков как методологический аспект изучения андрогенеза *in vitro* // Изв. РАН. Серия биол. 1999. № 3. С. 275–281.

[Kruglova N.N. Periodization of the development of the anther of cereals as a methodological aspect of the study of androgenesis *in vitro* // Izv. RAS. Series biol. 1999. 3:275–281.]

Круглова Н.Н. Микроспора злаков как модельная система для изучения путей морфогенеза: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.05 / Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН. СПб., 2002. 48 с.

[Kruglova N.N. The microspore of cereals as a model system for studying the pathways of morphogenesis: Abstract. dis. ... Doctor of Biological Sciences: 03.00.05 / V.L. Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 2002. 48 p.]

Круглова Н.Н., Батыгина Т.Б., Горбунова В.Ю., Титова Г.Е., Сельдимирова О.А. Эмбриологические основы андроклинии у пшеницы. М.: Наука, 2005. 99 с.

[Kruglova N.N., Batygina T.B., Gorbunova V.Yu., Titova G.E., Seldimirova O.A. Embryological foundations of androclina in wheat. M.: Nauka, 2005. 99 p.]

Кулуев Б.Р., Круглова Н.Н., Зарипова А.А., Фархутдинов Р.Г. Основы биотехнологии растений. Уфа: РИЦ БашГУ, 2017. 244 с.

[Kuluyev B.R., Kruglova N.N., Zaripova A.A., Farkhutdinov R.G. Fundamentals of plant biotechnology. Ufa: RIC BashSU, 2017. 244 p.]

Круглова Н.Н. Инновационная биотехнология андроклиной гаплоидии пшеницы на основе комплекса эмбриологических и цитофизиологических данных // Экобиотех. 2019. Т. 2. № 3. С. 234–245.

[Kruglova N.N. Innovative biotechnology of androclina wheat haploidy based on a complex of embryological and cytophysiological data // Ecobiotech. 2019. 2(3):234–245.]

Резникова С.А. Цитология и физиология развивающегося пыльника. М.: Наука, 1984. 270 с.

[Reznikova S.A. Cytology and physiology of the developing anther. M.: Nauka, 1984. 270 p.]

Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 1: Генеративные органы цветка / Ред. Т.Б. Батыгиной. СПб.: Мир и семья, 1994. 508 с.

[Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 1: Generative organs of a flower / Ed. by T.B. Batygina. St. Petersburg: Mir i semya, 1994. 508 p.]

Batygina T.B. Integrity and Reliability System in Ontogenesis and Evolution // Intern. J. Plant Reprod. Biol. 2012. Vol. 4. № 2. P. 107–120.

Gaillochet C., Lohmann J.U. The never-ending story: from pluripotency to plant developmental plasticity // Development. 2015. Vol. 142. № 5. P. 2237–2249.

Gomes J.F., Talle B., Wilson Z.A. Anther and pollen development: A conserved developmental pathway // J. Integr. Plant Biol. 2015. Vol. 57. № 11. P. 576–591.

Gordon-Camm B., Sardesai N., Arling M. Using Morphogenic Genes to Improve and Regeneration of Transgenic Plants // Plants. 2019. Vol. 8. <http://doi.org/10.3390/plants8020038>

Greb T., Lohmann J.U. Plant Stem Cells // Curr. Biol. 2016. 26(1):816–821.

Halbritter H., Ulrich S., Grimsson F. Illustrated Pollen Terminology. Cham: Springer, 2018. 483 p.

Hafidh S., Fila J., Honys D. Male gametophyte development and function in angiosperms: a general concept // Plant Reprod. 2016. Vol. 29. № 3. P. 31–51.

Статья поступила в редакцию 17.05.2022 г.

Kruglova N.N. System approach to morphogenesis of anthers of flowering plants // Plant Biology and Horticulture: theory, innovation. 2023. № 1(166) P. 7-15

The review provides the brief analysis of the anther morphogenesis of flowering plants as the complex integrated system consisting of interacting elements (sporogenous tissue and wall loculus tissues). As the striking example of the manifestation of the anther as the system, the movements of nuclei and cells in microspores and pollen grains in developing cereal anthers are considered. It is emphasized that the system approach to anther morphogenesis is important in studies not only *in vivo*, but also *in vitro*. The article is devoted to the memory of the RAS corresponding member Tatiana Borisovna Batygina (1927-2015), who made a significant contribution to the system study of anthers of various flowering plants.

Key words: *anther; morphogenesis; system approach; anther culture in vitro.*