УДК 581.3:581.162:577.16.085
EDN AHNJVD

Круглова Н. Н.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ВЫЯВЛЕНИЕ ЗАСУХОУСТОЙЧИВЫХ ГЕНОТИПОВ ХЛЕБНЫХ ЗЛАКОВ НА ОСНОВЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПЫЛЬНИКОВ КАК ИНТЕГРИРОВАННЫХ СИСТЕМ: ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМЫ

Уфимский институт биологии – обособленное структурное подразделение
ФГБНУ «Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук»

Реферат. *Физиологическая засуха расценивается как абиотический стресс-фактор, под воздействием которого растения испытывают длительный водный дефицит в воздухе и почве. Устойчивость растений к засухе – сложный процесс, регулируемый многими генетическими и эпигенетическими факторами. При выявлении засухоустойчивых генотипов хлебных злаков для включения их в соответствующие селекционные программы в последние годы применяется такой подход, как оценка генотипов по признаку теплоустойчивости в контролируемых экспериментальных условиях (климатические камеры, фитотроны, теплицы) при температурах выше оптимальных, что позволяет моделировать действие засухи. Этот подход методологически оправдан, поскольку механизмы формирования засухоустойчивости и теплоустойчивости тесно связаны. В статье представлен критический обзор современного состояния исследований в области выявления и оценки цитофизиологических и молекулярно-генетических показателей теплоустойчивых (а значит, и засухоустойчивых) генотипов хлебных злаков с применением пыльников как наиболее чувствительных к засухе генеративных органов. Подчеркивается, что при оценке стресс-реакции пыльников в ответ на повышенные температуры воздуха важно применять разработанный на основе данных описательной и экспериментальной эмбриологии растений системный подход к этим генеративным органам, с учетом критических стадий их развития. Изложена авторская периодизация развития пыльника злаков как сложной интегрированной системы, элементы которой (спорогенная ткань и ткани стенки) развиваются в тесной взаимосвязи. При анализе ответных реакций пыльников злаков на действие высоких температур уделено внимание их статусу в критических стадиях развития (соответствуют микроспороцитам в мейотическом состоянии и микроспорам в предмитотическом состоянии), когда клетки особенно чувствительны к действию стресс-факторов. Рассмотрены преимущества omics-подхода к пыльникам в условиях экспериментов, что дает возможность выявить гены устойчивости к высоким температурам в целях молекулярной селекции высокопродуктивных сортов по признаку засухоустойчивости, а также в создании засухоустойчивых трансгенных растений.*

Ключевые слова: *пыльник, микроспороцит, микроспора, системный подход, засуха, стресс-устойчивость, пшеница, ячмень, рис, кукуруза.*

Для цитирования: *Круглова Н. Н. Экспериментальное выявление засухоустойчивых генотипов хлебных злаков на основе использования пыльников как интегрированных систем: постановка проблемы // Таврический вестник аграрной науки. 2022. № 4(32). С. 106–121. EDN: AHNJVD.*

For citation: *Kruglova N. N. Experimental identity of cereal drought-resistant genotypes based on the use of anthers as the integrated systems: problem statement // Taurida Herald of the Agrarian Sciences. 2022. No. 4(32). P. 106–121. EDN: AHNJVD.*

Введение

Физиологическая засуха расценивается как абиотический стресс-фактор, под воздействием которого растения испытывают длительный водный дефицит в воздухе и почве [1]. О чрезвычайной актуальности исследования проблемы устойчивости растений к засухе в условиях угрозы глобального потепления климата [2] свидетельствует обширнейшая литература, посвященная выявлению различных аспектов действия этого стресс-фактора на рост и развитие растений [3–7].

Важное направление современной селекции растений состоит в создании высокоурожайных засухоустойчивых сортов хлебных злаков – основного продовольственного ресурса. При этом, однако, необходимо предварительно выявить засухоустойчивые генотипы для включения их в соответствующие селекционные программы, как традиционные, так и основанные на данных генной инженерии, редактировании генома, omics-методов.

Выявлять засухоустойчивые генотипы злаков, безусловно, важно в полевых условиях при непосредственном действии этого стресс-фактора. Однако, как свидетельствует анализ доступной литературы, такие исследования единичны [8, 9], что обусловлено главным образом значительными методическими трудностями (сравнительно короткий вегетационный сезон, невозможность создать контроль проводимых экспериментов и др.).

В этой области исследований в последние годы применяется следующий подход: предварительную оценку засухоустойчивости давать на примере теплоустойчивых генотипов злаков, полученных экспериментально с применением климатических камер, фитотронов, теплиц. Такой подход методологически достаточно оправдан. Хорошо известно, что засуха тесно связана с повышенными температурами воздуха [1, 10–14]. Экспериментальные условия, позволяющие задать контролируемый режим температур воздуха выше оптимальных, дают возможность моделировать действие засухи и выявить теплоустойчивые генотипы. Кроме того, сходство ответных стресс-реакций растений на действие как повышенных температур воздуха, так и засухи [15–17] позволяет исследовать в таких модельных условиях адаптивные молекулярные, клеточные и тканевые механизмы засухоустойчивости растений [18], знание о которых крайне важно в селекционных исследованиях.

В экспериментальной оценке теплоустойчивости генотипов злаков активно используются пыльники. Этот подход также методологически оправдан. В результате многочисленных исследований установлено, что именно пыльники наиболее чувствительны к действию засухи [19, 20], а индуцируемое засухой снижение качества пыльцевых зерен, вплоть до их стерильности [21, 22], значительно снижает общий репродуктивный успех [23].

С другой стороны, пыльники, как генеративные органы, являются предметом исследований эмбриологии растений. Важно, на наш взгляд, при оценке стресс-реакции пыльников в ответ на повышенные температуры воздуха применять разработанный на основе данных описательной и экспериментальной эмбриологии растений системный подход к этим генеративным органам с учетом критических стадий их развития.

Цель данной статьи – на примере литературных и собственных данных проанализировать обоснование выявления засухоустойчивых генотипов хлебных злаков в условиях экспериментов на основе использования пыльников как сложных интегрированных систем с учетом критических стадий их развития.

Развитие пыльника злаков: системный подход и критические стадии

Пыльник представляет собой фертильную часть тычинки; это специализированный генеративный орган семенного размножения, основная

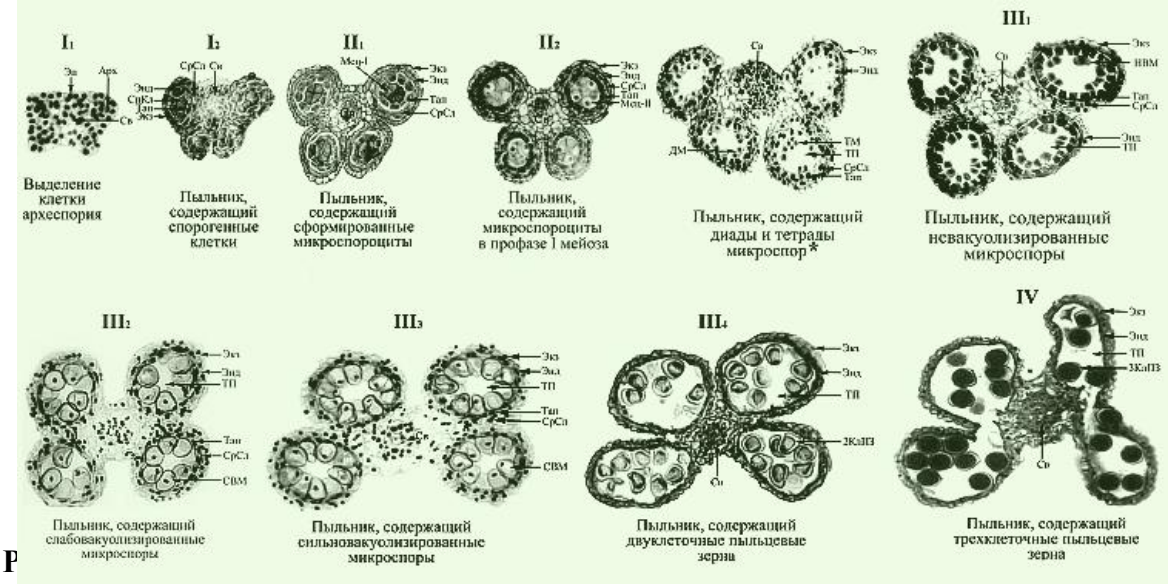
функция которого связана с формированием и развитием мужских гаметофитов – пыльцевых зерен, содержащих мужские гаметы – спермии [24]. К настоящему времени морфогенез пыльника достаточно подробно изучен у представителей различных семейств цветковых растений. Установлено, что в сформированном виде этот генеративный орган представлен небольшим числом тканей (спорогенная ткань и ткани стенки: тапетум, эндотеций, средний слой, экзотеций), имеющих общее происхождение [25].

Т. Б. Батыгиной [24] на основании анализа значительного экспериментального материала разработан системный подход к морфогенезу пыльника. Исследователем высказано мнение о том, что происходящие от общих инициалей спорогенная ткань и ткани стенки развиваются взаимосвязано по принципу части и целого в пределах единой интегрированной системы пыльника, обладающей общим регуляторным механизмом. Элементы этой системы – спорогенная ткань и ткани стенки – структурно достигают уровня специализации, обусловленной выполняемыми ими функциями. Каждая из тканей стенки играет свою роль в ходе развития спорогенных клеток, дающих начало пыльцевым зернам. Более того, нормальный ход развития пыльцевых зерен зависит от нормального функционирования всех тканей стенки пыльника. Автором показана перспективность использования системного подхода к изучению морфогенеза пыльника не только в естественных условиях, но и в ходе экспериментов, и предложены следующие подходы: (1) проводить исследования на видах растений, контрастирующих по способу репродукции и типу развития пыльников; (2) анализировать развитие пыльников в динамике и во взаимосвязи с тканями материнского организма; (3) сопоставлять кинетику морфологических и физиолого-биохимических процессов в развивающихся пыльниках; (4) экспериментально моделировать условия для разных стадий развития пыльников; (5) учитывать, что дифференциация пыльника протекает в системе «пыльник – окружающая среда».

Системный подход положен в основу периодизации развития пыльника злаков, разработанной с использованием литературных данных по формированию и дифференциации спорогенной ткани и тканей стенки [26]. В генезисе этого генеративного органа предложено выделять периоды: I. Формирование пыльника (стадии: заложение тычиночного бугорка, формирование клеток археспория, формирование спорогенной ткани и тканей стенки гнезда). II. Сформированный пыльник (стадии: формирование микроспороцитов; мейоз микроспороцитов); при этом сопряженно происходит формирование стенки гнезда, которая характеризуется наличием окончательного числа еще не специализированных, но уже сформированных тканей. III. Созревание пыльника (стадии: формирование тетрад микроспор и их распад; невакуолизированная микроспора; слабовакуолизированная микроспора; сильновакуолизированная микроспора; митоз сильновакуолизированных микроспор с формированием двуклеточных (генеративная и вегетативная клетки) пыльцевых зерен; митоз генеративных клеток, формирование трехклеточных (два спермия в цитоплазме вегетативной клетки) пыльцевых зерен); при этом сопряженно происходит специализация тканей стенки гнезда: экзотеций, эндотеций, средний слой, тапетум. IV. Зрелый пыльник (пыльник к моменту вскрывания: трехклеточные пыльцевые зерна); из тканей стенки гнезда ясно выражены только узкоспециализированные экзотеций и эндотеций.

Схема строения пыльника злаков на различных стадиях развития, разработанная нами на основе исследования [26] с применением оригинальных цито-гистологических данных по развитию пыльника пшеницы, представлена на рисунке.

Следует отметить, что стадийности развития пыльника злаков экспериментаторами в целом уделяется достаточное внимание, что обусловлено методической необходимостью при проведении генетических, молекулярно-генетических, биотехнологических исследований. В то же время при разработке периодизаций авторы, как правило, не рассматривают пыльники как интегрированные системы, не учитывают тесные взаимоотношения развивающихся спорогенной ткани и тканей стенки пыльника, а во главу угла ставят только развитие пыльцевого зерна.



Примечания: *I – формирование пыльника; II – сформированный пыльник; III – созревание пыльника; IV – зрелый пыльник. Арабскими цифрами отмечены некоторые стадии развития спорогенных клеток в пределах соответствующих периодов. Арх – археспорий, ДМ – диада микроспор, Мсц – микроспороцит, Св – связник, СВМ – сильновакуолизированная микроспора, СрСл – средний слой, Тап – тапетум, ТМ – тетрада микропор, ТП – тапетальная полость, Экз – экзотеций, Энд – эндотеций, Эп – эпидермис, 2КлПЗ – двуклеточное пыльцевое зерно; 3КлПЗ – трехклеточное пыльцевое зерно. Пояснения в тексте.*

Однако ряд публикаций составляет исключение. Так, в обстоятельной работе, выполненной на примере пшеницы, ячменя, риса и кукурузы, авторы на основании морфологического критерия (длина пыльника) выделили в развитии этих генеративных органов премейотический, мейотический и постмейотический периоды, выявив динамику накопления малых РНК во всех тканях пыльников в каждом периоде [28]. Важно указать, что выделение таких периодов было впервые предложено С.А. Резниковой на примере пыльников лилейных [27]. В исследованиях последних лет большое внимание уделяется изучению транскрипционных факторов, экспрессируемых в различных тканях пыльника злаков на той или иной стадии развития, например, у мутантов риса [29].

Некоторые из стадий развития пыльника злаков предложено [24] относить к критическим. Следует отметить, что понятие «критическая стадия развития» используется в различных областях биологии развития растений, при этом предлагаются различные критерии выделения таких стадий. В контексте данной статьи важен критерий, основанный на повышенной чувствительности растений к воздействию внешних стрессовых факторов, впервые сформулированный П.И. Броуновым (1897, цит. по [24]). В целом, значительная роль стадий развития злаков в ответной реакции растений на засуху хорошо известна [30].

Пыльники злаков в экспериментальной оценке действия высоких температур

Экспериментально установлено, что оптимальная температура воздуха для развития пыльников злаков в среднем составляет 28 °С [30]. Температуры на 5–15 °С выше этого показателя, особенно при их длительном воздействии, вызывают тепловой стресс в клетках пыльника путем негативных изменений физиолого-биохимических (синтез активных форм кислорода, дезактивация фотосинтетических ферментов, нарушение митохондриального дыхания и др.) [11] и молекулярно-генетических (например, нарушение экспрессии генов, участвующих в регуляции транскрипции, транспорта и метаболизма [21]) параметров.

Как показывает анализ литературных данных, в ходе экспериментов по воздействию на пыльники злаков температур выше оптимальных достоверно выявлены две стадии развития пыльника, которые можно отнести к критическим, т.е. таким, когда пыльник особенно чувствителен к действию этого стресс-фактора.

Одна из таких стадий соответствует мейозу микроспороцитов (рис., II_2), что вполне закономерно: негативное воздействие абиотических стрессов на мейоз хорошо установлено для многих растений [31].

Экстремальное тепловое воздействие на пыльники ячменя во время стадии мейоза приводило к прекращению биосинтеза ауксинов, остановке экспрессии генов, участвующих в репликации ДНК, в отдельных случаях – блокированию мейотического деления [21]. Даже кратковременное действие высоких температур воздуха вызывало снижение фертильности пыльцы этого злака из-за изменений в мейотических процессах за счет аномалий в образовании кроссоверов и несбалансированности сегрегации хромосом [22].

В микроспороцитах пшеницы также отмечены мейотические аберрации, индуцируемые действием теплового стресса: нерегулярная сегрегация хромосом, образование хромосомных мостиков и микроядер [32]. У 19 генотипов пшеницы мейоз оказался более уязвимой к тепловому воздействию стадией в сравнении с цветением (соответствует стадии зрелого пыльцевого зерна. – Авт.) [33]. Показано, что пыльники пшеницы наиболее чувствительны к действию высоких температур во время таких фаз мейоза, как интерфаза и лептотена [34].

Важно отметить, что пыльники ряда злаков в стадии мейоза оказались самыми уязвимыми и к искусственному дефициту воды: такой дефицит приводил не только к дегенерации микроспороцитов, но и к аномальному увеличению размеров клеток среднего слоя и аномальной вакуолизации клеток тапетума, а в целом вызывал стерильность пыльцы [35]. Эти результаты, как и, например, аналогичные результаты изучения действия стресс-фактора холодового воздействия на мейотические пыльники риса [36], позволяют предположить общность клеточных и тканевых механизмов действия различных стресс-факторов на пыльники растений, особенно в критических стадиях развития. В пользу этого предположения свидетельствуют и данные по реакции пыльников *Arabidopsis thaliana* в стадии мейоза в ответ на действие температур выше пороговых: методом флуоресцентной гибридизации *in situ* в микроспороцитах этого растения также продемонстрированы нарушения разделения хромосом и цитокинеза [37].

Исследователями выделяется ещё одна особенно чувствительная к действию теплового стресс-фактора *in situ* стадия развития пыльника злаков, которая соответствует микроспоре в предмитотическом состоянии (рис., III_{1-3}) [19, 21, 30].

Выявлено, что стрессовая обработка высокой температурой пыльников риса, содержащих микроспоры, приводила к снижению жизнеспособности пыльцы и/или нарушению ее способности прорастать на рыльце [38]. Для этого злака приводятся сведения об индуцированных высокотемпературным стрессом аномалиях не только

микроспор, но и тканей стенки пыльника; при этом отмечена особенно повышенная чувствительность клеток тапетума [39].

Важно обратить внимание на то, что критичность пыльника в стадии, соответствующей микроспоре, подтверждается и у мужскостерильного мутанта риса paa1 без внешнего стрессового воздействия. Пыльники этого мутанта становились стерильными именно на стадии микроспоры, что коррелировало с деградацией тапетума (а именно, деформацией телец Убиша) и дефектами в формирующейся экзине оболочки микроспор [28].

Необходимо проанализировать блок экспериментальных исследований, напрямую не связанных с оценкой действия засухи, однако посвященных не только стресс-действию высоких температур на пыльники злаков в стадии, соответствующей микроспоре, но и оценке структуры этой клетки, которую предложено относить к группе стволовых клеток [24]. Такие исследования основаны на использовании биологического феномена андроклинии (в другой терминологии, андрогенез *in vitro*), состоящего в переключении программы развития микроспоры с обычного гаметофитного пути, приводящего к образованию зрелого пыльцевого зерна, на индуцированный стрессом спорофитный путь, ведущий к формированию растения-регенеранта в условиях *in vitro* и *ex vitro* [40]. Например, для пшеницы установлено, что высокотемпературный режим воздействия на пыльники, индуцирующий спорофитный морфогенез микроспоры, составляет 32–34 ^{0}С в течение четырех суток [41]. Такое воздействие вызывает индукцию синтеза белков теплового шока, которые, действуя как молекулярные шапероны, блокируют программу гаметофитной дифференциации микроспоры [42] и, по-видимому, создают возможность реализации спорофитной дифференциации микроспоры как стволовой клетки. Показано, что морфогенетическая компетентность к переключению развития на спорофитный путь морфогенеза определяется структурной организацией микроспоры, главным образом наличием крупной центральной вакуоли, что и определяет ее повышенную чувствительность к экспериментальному стрессовому воздействию [40]. Важно подчеркнуть принципиальное сходство строения микроспоры со структурой зиготы большинства цветковых растений, что свидетельствует о сходстве морфологии инициальных клеток при различных системах репродукции растений [24]. Выявлено также, что температурный стресс индуцирует отрыв микроспор от стенки пыльника, нарушая тем самым общую интегрированность системы пыльника. В целом, предварительное стрессовое температурное воздействие относится к обязательным этапам биотехнологии культивирования изолированных пыльников злаков [40, 43, 44].

Другие стадии развития пыльника злаков с позиции стресс-реакции на действие высоких температур воздуха изучены в значительно меньшей степени и посвящены главным образом аномалиям в прорастании пыльцевых трубок [45], то есть без оценки состояния тканей стенки пыльника.

Таким образом, можно полагать, что в результате выполненных экспериментов достаточно достоверно выявлены критические стадии развития системы пыльника злаков, во время которых клетки особенно чувствительны к действию высоких температур воздуха. Эти стадии соответствуют микроспороциту в мейотическом состоянии и микроспоре в предмитотическом состоянии. На наш взгляд, стадия развития пыльника, соответствующая митозу двуклеточных пыльцевых зерен, также может быть критической. Такого рода данные выявлены, например, по отношению к пыльце злаков, уязвимой к дефициту воды на этой стадии [46]. Однако такое предположение требует специальных исследований.

Необходимо проанализировать современное направление исследований пыльников злаков, посвященное их молекулярно-генетическому анализу при действии повышенных температур воздуха. Эти работы чрезвычайно интересны с

позиции выявления эмбриологических показателей растений в экстремальных условиях.

Отметим особую перспективность в этом отношении omics-подхода, включающего комплексное использование показателей геномики, протеомики и метаболомики [47]. Такого рода исследования проводятся на примере сравнительного анализа пыльников заведомо теплоустойчивых и теплочувствительных генотипов злаков. Это позволяет выявить гены устойчивости к высоким температурам в целях молекулярной селекции высокопродуктивных сортов по признаку засухоустойчивости [48], а также в создании засухоустойчивых трансгенных растений [49].

Большинство исследований в этой области посвящено изучению пыльников риса, что неудивительно, учитывая выращивание этого хлебного злака в основном в жарких климатических условиях. Так, у теплоустойчивого сорта методом РНК-секвенирования зрелых пыльников выявлена активизация генов, кодирующих белки-шапероны теплового шока [50]. На примере репродуктивных органов риса (включая пыльники) с использованием наборов транскриптомных данных на основе микрочипов и РНК-секвенирования выявлены 45 генов-кандидатов для ускоренного выведения теплоустойчивых сортов; авторы высказали мнение о существовании у риса общего регуляторного механизма «смягчения» теплового стресса на репродуктивной стадии [51].

Метаболомные исследования пыльников риса в этом направлении пока ограничены небольшим числом работ. Например, у теплоустойчивого и теплочувствительного сортов риса выявлены контрастные метаболомные изменения в органах цветка (включая пыльники) до и после опыления, при этом идентифицированы метаболические маркеры, определяющие репродуктивный успех в условиях теплового стресса, и выявлена важная роль метаболизма сахаров в формировании теплотолерантности цветков [52]. С использованием метода масс-спектрометрии в обработанной высокими температурами зрелой пыльце теплоустойчивого сорта выявлено значительное содержание фосфатидилинозитола (предшественник фосфоинозитида, индуцирующего передачу сигналов для прорастания пыльцы (Авт.)), при полном его отсутствии в пыльце теплочувствительного сорта [53].

Ряд работ по omics-исследованию пыльников теплоустойчивых и теплочувствительных сортов под действием высоких температур выполнен и для пшеницы. Так, сравнение метаболического профилирования показало накопление некоторых аминокислот, гормона АБК и ИУК-коньюгатов при снижении содержания полиаминов и органических кислот у теплочувствительного сорта [54]. Транскриптомный анализ выявил ряд экспрессируемых в пыльниках теплоустойчивых сортов пшеницы ключевых генов, участвующих в биосинтезе гормонов (ауксин, этилен, гиббереллин), передаче сигналов, реакции на тепловой шок и в общем развитии пыльников [55]. Однако для пшеницы таких работ в литературе представлено сравнительно немного, хотя, например, метаболомика пыльников пшеницы в норме, без теплового воздействия, изучается достаточно активно [56].

В целом, в литературе представлено немало работ, посвященных использованию пыльников хлебных злаков в оценке экспериментального действия высоких температур. В ряде публикаций показана перспективность omics-подхода в оценке теплоустойчивости этих генеративных органов. В то же время системный подход к пыльникам при анализе их теплоустойчивости (а значит и

засухоустойчивости) представлен в единичных работах, к тому же без использования понятия «пыльник – сложная интегрированная система».

Следует отметить, что в экспериментальных исследованиях пыльников злаков с целью выявления засухоустойчивости генотипов, в сравнении с достаточно обширными разработками с применением других репродуктивных органов злаков – зародышей [57–63], пока имеется немало нерешенных вопросов, в том числе методических. Так, в отличие от наличия стандартных тестов для скрининга засухоустойчивости проростков злаков [64], отсутствуют единые тест-системы к оценке засухоустойчивости пыльников. Кроме того, не разработана унифицированная терминология при оценке качества пыльцевых зерен – и это касается не только злаков, но и цветковых растений в целом [65].

Выводы

Устойчивость хлебных злаков к абиотическому стресс-фактору засухи – сложный процесс, регулируемый многими генетическими и эпигенетическими факторами, изучение действия которых представляет значительную трудность. В этой связи для выявления генотипов злаков, перспективных для включения в селекционные программы по созданию засухоустойчивых сортов, важно применять адекватные методологические подходы. В данной статье, на основе литературных и собственных данных, мы проанализировали некоторые из них: использование экспериментальных систем, позволяющих моделировать условия засухи действием высоких температур воздуха, выявление в таких условиях теплоустойчивых генотипов; использование пыльников в оценке теплоустойчивости генотипов злаков; применение при оценке стресс-реакции пыльников системного подхода с учетом критических стадий их развития.

Такие подходы методологически вполне оправданы. Хорошо известно, что засуха тесно связана с повышенными температурами воздуха (это следует и из самого определения засухи). Контролируемые условия в климатических камерах, фитотронах, теплицах позволяют задать режим температур воздуха выше оптимальных и тем самым моделировать действие засухи и, что особенно важно, выявлять и изучать необходимые в современной селекционной работе клеточные, молекулярные механизмы формирования теплоустойчивости, а значит и засухоустойчивости растений.

При проведении экспериментов по выявлению засухоустойчивых генотипов злаков в модельных условиях перспективно использовать пыльники как чувствительные к действию засухи генеративные органы. Подчеркнем, что с позиции описательной и экспериментальной эмбриологии растений при оценке стресс-реакции пыльников как интегрированных систем важно использовать пыльники в критических стадиях развития, когда клетки этих генеративных органов особенно чувствительны к действию абиотических стресс-факторов. Как свидетельствует анализ литературных данных, пока достоверно можно выделить две критические стадии развития пыльников злаков: соответствуют микроспороциту в мейотическом состоянии и микроспоре в предмитотическом состоянии. В то же время системный подход к пыльникам при анализе их экспериментальной теплоустойчивости (а значит, и засухоустойчивости) представлен в единичных работах и без использования понятия «пыльник – интегрированная система».

Особый интерес в выявлении засухоустойчивых генотипов злаков вызывает так называемый omics-подход, включающий комплексное использование показателей геномики, протеомики и метаболомики. Сравнение установленных в условиях экспериментов omics-характеристик пыльников сортов злаков, контрастных по реакции на повышенные температуры воздуха, позволяет выявить как

молекулярные маркеры стресс-устойчивости генотипов на чувствительных репродуктивных стадиях, так и гены устойчивости к высоким температурам. Такие данные чрезвычайно важны в молекулярной селекции высокопродуктивных сортов по признаку засухоустойчивости, а также способствуют созданию засухоустойчивых трансгенных растений.

В целом же, использование в модельных стрессовых условиях именно пыльников как сложных интегрированных систем, особенно в критических стадиях развития, на наш взгляд, достаточно перспективно в современных исследованиях засухоустойчивости хлебных злаков в селекционных целях.

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

Литература

1. Кудоярова Г. Р., Холодова В. П., Веселов Д. С. Современное состояние проблемы водного баланса растений при дефиците воды // Физиология растений. 2013. Т. 60. № 2. С. 155–165. DOI: 10.7868/S0015330313020140.
2. Climate change and food security with emphasis on wheat // Ed. by Ozturk M., Cul A. Academic Press (Elsevier), 2020. 370 p.
3. Sattar S., Afzal R., Nawaz B., Shahid A. Biochemical, molecular and morpho-physiological attributes of wheat to upgrade grain production and compete with water stress // International Journal of Innovative Approaches in Agricultural Research. 2019. Vol. 3. No. 3. P. 510–528. DOI: 10.29329/ijiaar.2019.206.16.
4. Plant life under changing environment: responses and management // Ed. by Tripathi D. K. Academic Press (Elsevier), 2020. 1020 p. DOI: 10.1016/C2018-1-02300-8.
5. Chowdhury M. K., Hasan M. A., Bahadur M. M., Islam M. R., Hakim M. A., Iqbal M. A., Javed T., Raza A., Shabbir R., Sorour S., Elsanafawy N. E. M., Anwar S., Alamri S., Sabagh A. E. L., Islam M. S. Evaluation of drought tolerance of some wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes through phenology, growth, and physiological indices // Agronomy. 2021. Vol. 11. Iss. 9. Art. No. 1792. DOI: 10.3390/agronomy11091792.
6. Yadav B., Jogawat A., Rahman M. S., Narayan O. P. Secondary metabolites in the drought stress tolerance of crop plants: a review // Gene Reports. 2021. Vol. 23. Art. No. 101040. DOI: 10.1016/j.genrep.2021.101040.
7. Marone D., Mastrangelo A. M., Borelli G. M., Mores A., Laido G., Russo M. A., Ficco D. B. M. Specialized metabolites: physiological and biochemical role in stress resistance, strategies to improve their accumulation, and new applications in crop breeding and management // Plant Physiology and Biochemistry. 2022. Vol. 172. P. 48–55. DOI: 10.1016/j.plaphy.2021.12.037.
8. Алабушев А. В., Ионова Е. В., Лиховидова В. А., Газе В. Л. Оценка засухоустойчивости озимой мягкой пшеницы в условиях модельной засухи // Земледелие. 2019. № 7. С. 35–37. DOI: 10.24411/0044-3913-2019-10709.
9. Lawas L. M. F., Erban A., Kopka J., Jagadish S. V. K., Zuther E., Hincha D. K. Metabolic responses of rice source and sink organs during recovery from combined drought and heat stress in the field // GigaScience. 2019. Vol. 8. No. 8. Art. No. giz102. DOI: 10.1093/gigascience/giz102
10. Jagadish S. Heat stress during flowering in cereals – effects and adaptation strategies // New Phytologist. 2020. Vol. 226. No. 6. P. 1567–1572. DOI: 10.1111/nph.16429.
11. Gyawali A., Upadhyaya K., Panthi B., Ghimire H., Gautam G., Gupta S. Heat stress effect on wheat: a review // *i* TECH MAG. 2021. Vol. 3. DOI: 10.26480/itechmag.03.2021.05.08.
12. Jagadish S., Way D., Sharkey T. Scaling plant responses to high temperature from cell to ecosystem // Plant, Cell & Environment. 2021. Vol. 44. No. 7. P. 1987–1991. DOI: 10.1111/pce.14082.
13. Khan A., Ahmad M., Ahmed M., Hussain I. M. Rising atmospheric temperature impact on wheat and thermotolerance strategies // Plants. 2021. Vol. 10. DOI: 10.3390/plants10010043.
14. Langridge P, Reynolds M. Breeding for drought and heat tolerance in wheat // Theoretical and Applied Genetics. 2021. Vol. 134. No. 6. P. 1753–1769. DOI: 10.1007/s00122-021-03795-1.
15. Da Costa M. V. J., Ramegowda V., Sreeman S., Nataraja K. N. Targeted phytohormone profiling identifies potential regulators of spikelet sterility in rice under combined drought and heat stress // International Journal of Molecular Sciences. 2021. Vol. 22. No. 21. Art. No. 11690. DOI: 10.3390/ijms222111690.

16. Guo J., Gu X., Lu D. Multiomics analysis of kernel development in response to short-term heat stress at the grain formation stage in waxy maize // Journal of Experimental Botany. 2021. Vol. 72. No. 18. P. 6291–6304. DOI: 10.1093/jxb/erab286.

17. Li L., Zheng Z., Biederman J. A., Qian R., Ran Q., Zhang B., Xu C., Wang F., Zhou S., Che R., Dong J., Xu Z., Cui X., Hao Y., Wang Y. Drought and heat wave impacts on grassland carbon cycling across hierarchical levels // Plant, Cell & Environment. 2021. Vol. 44. P. 2402–2413. DOI: 10.1111/pce.13767.

18. Chen Z., Galli M., Gallavotti A. Mechanisms of temperature-regulated growth and thermotolerance in crop species // Current Opinion in Plant Biology. 2022. Vol. 65. Art. No. 102134. DOI: 10.1016/j.pbi.2021.102134.

19. Khlaimongkhon S., Chakhonkaen S., Tongmark K., Sangarwut N., Panyawut N., Wasinanon T., Sikaewtung K., Wanchana S., Mongkolsiriwatana C., Chunwonges J., Muangprom A. RNA sequencing reveals rice genes involved in male reproductive development under temperature alteration // Plants. 2021. Vol. 10. No. 4. Art. No. 663. DOI: 10.3390/plants10040663.

20. Zhang Z., Hu M., Xu W., Wang Y., Huang K., Zhang C., Wen J. Understanding the molecular mechanism of anther development under abiotic stresses // Plant Molecular Biology. 2021. Vol. 105. No. 1–2. P. 1–10. DOI: 10.1007/s11103-020-01074-z.

21. Lohani N., Singh M. B., Bhalla P. L. High temperature susceptibility of sexual reproduction in crop plants // Journal of Experimental Botany. 2020. Vol. 71. No. 2. P. 555–568. DOI: 10.1093/jxb/erz426.

22. Schindfessel C., Drozdowska Z., De Mooij L., Geelen D. Loss of obligate crossovers, defective cytokinesis and male sterility in barley caused by short-term heat stress // Plant Reproduction. 2021. Vol. 34. P. 243–253. DOI: 10.1007/s00497-021-00415-2.

23. Hu Q., Wang W., Lu Q., Huang J., Peng S., Cui K. Abnormal anther development leads to lower spikelet fertility in rice (*Oryza sativa* L.) under high temperature during the panicle initiation stage // BMC Plant Biology. 2021. Vol. 21. No. 1. Art. No. 428. DOI: 10.1186/s12870-021-03209-w.

24. Батыгина Т. Б. Биология развития растений. Санкт-Петербург: ДЕАН, 2014. 764 с.

25. Astrand J., Knight C., Robson J., Talle B., Wilson Z. A. Evolution and diversity of the angiosperm anther: trends in function and development // Plant Reproduction. 2021. Vol. 34. No. 4. P. 307–319. DOI: 10.1007/s00497-021-00416-1.

26. Круглова Н. Н. Системный подход к морфогенезу пыльника цветковых растений // Бюллетень Главного Никитского ботанического сада. 2022. (В печати).

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

28. Belander S., Pokhler S., Czymmek K., Meyers B. C. Premeiotic, 24-Nucleotide reproductive phasiRNAs are abundant in anthers of wheat and barley but not rice and maize // Plant Physiology. 2020. Vol. 184. No. 3. P. 1407–1423. DOI: 10.1104/pp.20.00816.

29. Liu J., Zhou Y., Wang L., Zhang Q., Shen Y., Jiang W., Chen X., He H., Hu L. Cytological analysis and fine mapping of *paa1* (post-meiosis abnormal anther 1) mutant with abnormal tapetum and microspore development // Biochemical Genetics. 2022. DOI: 10.1007/s10528-022-10217-4.

30. Mesihovic A., Iannacone R., Firon N., Fragkostefanakis S. Heat stress regimes for the investigation of pollen thermotolerance in crop plants // Plant Reproduction. 2016. Vol. 29. No. 1–2. P. 93–105. DOI: 10.1007/s00497-016-0281-y.

31. Fuchs L. K., Jenkins G., Phillips D. W. Anthropogenic impacts on meiosis in plants // Frontiers in Plant Science. 2018. Vol. 9. Art. No. 1429. DOI: 10.3389/fpls.2018.01429.

32. Omidi M., Siahpoosh M.R., Mamghani R., Modarresi M. The influence of terminal heat stress on meiosis abnormalities in pollen mother cells of wheat // Cytologia. 2014. Vol. 79. Iss. 1. P. 49–58. DOI: 10.1508/cytologia.79.49.

33. Bokshi A. I., Tan D., Thistlethwaite R. J., Trethowan R., Kunz K. Impact of elevated CO_2 and heat stress on wheat pollen viability and grain production // Functional Plant Biology. 2021. Vol. 48. No. 5. P. 503–514. DOI: 10.1071/FP20187.

34. Draeger T, Moore G. Short periods of high temperature during meiosis prevent normal meiotic progression and reduce grain number in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) // Theoretical and Applied Genetics. 2017. Vol. 130. No. 9. P. 1785–1800. DOI: 10.1007/s00122-017-2925-1.

35. Yu J., Jiang M., Guo C. Crop pollen development under drought: from the phenotype to the mechanism // International Journal of Molecular Sciences. 2019. Vol. 20. No. 7. Art. No. 1550. DOI: 10.3390/ijms20071550.

36. Arshad M. S., Farooq M., Asch F., Krishna J. S. V., Prasad P. V. V., Siddique K. H. M. Thermal stress impacts reproductive development and grain yield in rice // Plant Physiology and Biochemistry. 2017. Vol. 115. P. 57–72. DOI: 10.1016/j.plaphy.2017.03.011.

37. Lei X., Ning Y., Elesawi I. E., Yang K., Chen C., Wang C., Liu B. Heat stress interferes with chromosome segregation and cytokinesis during male meiosis in *Arabidopsis thaliana* // Plant Signaling & Behavior. 2020. Vol. 15. No. 5. Art. No.1746985. DOI: 10.1080/15592324.2020.1746985.

38. Das S., Krishnan P., Nayak M., Ramakrishnan B. High temperature stress effects on pollens of rice (*Oryza sativa* L.) genotypes // Environmental and Experimental Botany. 2014. Vol. 101. P. 36–46. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2014.01.004.

39. Hu Q., Wang W., Lu Q., Huang J., Peng S., Cui K. Abnormal anther development leads to lower spikelet fertility in rice (*Oryza sativa* L.) under high temperature during the panicle initiation stage // BMC Plant Biology. 2021. Vol. 21. No. 1. Art. No. 428. DOI: 10.1186/s12870-021-03209-w.

40. Круглова Н. Н. Инновационная биотехнология андроклинной гаплоидии пшеницы на основе комплекса эмбриологических и цитофизиологических данных // Экобиотех. 2019. Т. 2. № 3. С. 234–245. DOI: 10.31163/2618-964X-2019-2-3-234-245.

41. Дьячук Т. И., Хомякова О. В., Акинина В. Н., Кибкало И. А., Поминов А. В. Микроспоровый эмбриогенез *in vitro* – роль стрессов // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2019. Т. 23. № 1. С. 86–94. DOI: 10.18699/VJ19.466.

42. Bednarek P. T., Pachota K. A., Dynkowska W. M., Machczyńska J., Orłowska R. Understanding *in vitro* tissue culture-induced variation phenomenon in microspore system // International Journal of Molecular Sciences. 2021. Vol. 22. Art. No. 7546. DOI: 10.3390/ijms22147546.

43. Кулуев Б. Р., Круглова Н. Н., Зарипова А. А., Фархутдинов Р. Г. Основы биотехнологии растений. Уфа: изд-во Башкирского государственного университета, 2017. 244 с.

44. Doubled Haploid Technology. Volume 2: Hot Topics, Apiaceae, Brassicaceae, Solanaceae / Ed. by Seguí-Simarro J. M. Valencia, Spain, 2021. DOI: 10.1007/978-1-0716-1335-1.

45. Coast O., Murdoch A. J., Ellis R. H., Hay F. R., Jagadish K. S. Resilience of rice (Oryza spp.) pollen germination and tube growth to temperature stress // Plant, Cell & Environment. 2016. Vol. 39. No. 1. P. 26–37. DOI: 10.1111/pce.12475.

46. Bercy K., Nosenko T., Zhou L. Z., Franger L., Weckwerth W., Dresselhaus T. Male sterility in maize after transient heat stress during the tetrad stage of pollen development // Plant Physiology. 2019. Vol. 181. No. 2. P. 683–700. DOI: 10.1104/pp.19.00707.

47. Kandel S. Wheat responses, defence mechanisms and tolerance to drought stress: a review article // International Journal for Research in Applied Sciences in Biotechnology. 2021. Vol. 8. No. 5. DOI: 10.31033/ijrasb.8.5.14.

48. Wu L., Jing X., Zhang B., Chen S., Xu R., Duan P., Zou D., Huang S., Zhou T., An C., Luo Y., Li Y. A natural allele of OsMS1 responds to temperature changes and confers thermosensitive genic male sterility // Nature Communications. 2022. Vol. 13. No. 1. Art. No. 2055. DOI: 10.1038/s41467-022-29648-z.

49. Liu Y., Liu X., Wang X., Gao K., Qi W., Ren H., Hu H., Sun D., Bai J., Zheng S. Heterologous expression of heat stress-responsive AtPLC9 confers heat tolerance in transgenic rice // BMC Plant Biology. 2020. Vol. 20. No. 1. Art. No. 514. DOI: 10.1186/s12870-020-02709-5.

50. Gonzalez-Schain N., Dreni L., Lawas L. M., Galbiati M., Colombo L., Heuer S., Jagadish K. S., Kater M. M. Genome-wide transcriptome analysis during anthesis reveals new insights into the molecular basis of heat stress responses in tolerant and sensitive rice varieties // Plant & Cell Physiology. 2016. Vol. 57. No. 1. P. 57–68. DOI: 10.1093/pcp/pcv174.

51. Raza Q., Riaz A., Bashir K., Sabar M. Reproductive tissues-specific meta-QTLs and candidate genes for development of heat-tolerant rice cultivars // Plant Molecular Biology. 2020. Vol. 104. No. 1–2. P. 97–112. DOI: 10.1007/s11103-020-01027-6.

52. Li X., Lawas L. M. F, Malo R., Glaubitz U., Erban A., Mauleon R., Heuer S., Zuther E., Kopka J., Hincha D.K., Jagadish K. S. V. Metabolic and transcriptomic signatures of rice floral organs reveal sugar starvation as a factor in reproductive failure under heat and drought stress // Plant, Cell & Environment. 2015. Vol. 38. No. 10. P. 2171–2192. DOI: 10.1111/pce.12545.

53. Wada H., Hatakeyama Y., Nakashima T., Nonami H., Erra-Balsells R., Hakata M., Nakata K., Hiraoka K., Onda Y., Nakano H. On-site single pollen metabolomics reveals varietal differences in phosphatidylinositol synthesis under heat stress conditions in rice // Scientific Reports. 2020. Vol. 10. No. 1. Art. No. 2013. DOI: 10.1038/s41598-020-58869-9.

54. Bheemanahalli R., Impa S. M., Krassovskaya I., Vennapusa A. R., Gill K. S., Obata T., Jagadish S. V. K. Enhanced N-metabolites, ABA and IAA-conjugate in anthers instigate heat sensitivity in spring wheat // Physiologia Plantarum. 2020. Vol. 169. No. 4. P. 501–514. DOI: 10.1111/ppl.13109.

55. Browne R. G., Li S. F., Iacuone S., Dolferus R., Parish R. W. Differential responses of anthers of stress tolerant and sensitive wheat cultivars to high temperature stress // Planta. 2021. Vol. 254. No. 1. Art. No. 4. DOI: 10.1007/s00425-021-03656-7.

56. Tang H., Song Y., Guo J., Wang J., Zhang L., Niu N. Ma S., Zhang G., Zhao H. Physiological and metabolome changes during anther development in wheat (*Triticum aestivum* L.) // Plant Physiology and Biochemistry. 2018. Vol. 132. P. 18–32. DOI: 10.1016/j.plaphy.2018.08.024.

57. Круглова Н. Н. Выявление автономных зародышей пшеницы как этап разработки экспресс-диагностической биотехнологии получения засухоустойчивых образцов // Пермский аграрный вестник. 2014. № 1. P. 38–43.

58. Круглова Н. Н., Сельдимирова О. А., Зинатуллина А. Е., Никонов В. И. Выявление засухоустойчивых генотипов пшеницы в культуре незрелых зародышей *in vitro* // Вестник Башкирского государственного аграрного университета. 2019. Т. 52. № 4. С. 37–41. DOI: 10.31563/1684-7628-2019-52-4-37-41.

59. Круглова Н. Н., Титова Г. Е., Сельдимирова О. А., Зинатуллина А. Е., Веселов Д. С. Зародыш цветковых растений в критическую стадию относительной автономности эмбриогенеза (на примере злаков) // Онтогенез. 2020. Т. 51. №. 1. С. 3–18. DOI: 10.31857/S0475145020010024.

60. Круглова Н. Н., Сельдимирова О. А., Зинатуллина А. Е. Эмбриокультура *in vitro* в экспериментальной оценке засухоустойчивости хлебных злаков // Таврический вестник аграрной науки. 2021. № 2(26). С. 127–144. DOI: 10.33952/2542-0720-2021-2-26-127-144.

61. Зинатуллина А. Е. Оценка засухоустойчивости хлебных злаков на основе эмбриологических данных (на примере пшеницы) // Экобиотех. 2022. Т. 5. № 1. С. 26–40. DOI: 10.31163/2618-964X-2022-5-1-26-40. EDN: XUQMCT.

62. Круглова Н. Н., Сельдимирова О. А. Эмбриогенез *in vivo* засухоустойчивых регенерантов яровой мягкой пшеницы, полученных в эмбриокультуре *in vitro* // Таврический вестник аграрной науки. 2022. № 1(29). С. 65–78. EDN: HEBDGL.

63. Kruglova N. N., Zinatullina A. E. *In vitro* culture of autonomous embryos as a model system for the study of plant stress tolerance to abiotic factors (on the example of cereals) // Biology Bulletin Reviews. 2022. Vol. 12. P. 201–211. DOI: 10.1134/S2079086422020050.

64. Сельдимирова О. А. Тестирование селективных агентов для оценки яровой мягкой пшеницы на устойчивость к засухе // Экобиотех. 2019. Т. 2. № 1. С. 51–62. DOI: 10.31163/2618-964X-2019-2-1-51-62.

65. Круглова Н. Н. Оценка качества пыльцевых зерен цветковых растений // Бюллетень Главного Никитского ботанического сада. 2020. Вып. 135. С. 50–56. DOI: 10.36305/0513-1634-2020-135-50-56.

References

1. Kudoyarova G. R., Veselov D. S., Kholodova V. P. Current state of the problem of water relations in plants under water deficit // Russian Journal of Plant Physiology. 2013. Vol. 60. No. 2. P. 165–175. DOI: 10.1134/S1021443713020143.

2. Climate change and food security with emphasis on wheat // Ed. by Ozturk M., Cul A. Academic Press (Elsevier), 2020. 370 p.

3. Sattar S., Afzal R., Bashir I., Nawaz B., Shahid A. Biochemical, molecular and morpho-physiological attributes of wheat to upgrade grain production and compete with water stress // International Journal of Innovative Approaches in Agricultural Research. 2019. Vol. 3. No. 3. P. 510–528. DOI: 10.29329/ijiaar.2019.206.16.

4. Plant life under changing environment: responses and management // Ed. by Tripathi D. K. Academic Press (Elsevier), 2020. 1020 p. DOI: 10.1016/C2018-1-02300-8.

5. Chowdhury M. K., Hasan M. A., Bahadur M. M., Islam M. R., Hakim M. A., Iqbal M. A., Javed T., Raza A., Shabbir R., Sorour S., Elsanafawy N. E. M., Anwar S., Alamri S., Sabagh A. E. L., Islam M. S. Evaluation of drought tolerance of some wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes through phenology, growth, and physiological indices // Agronomy. 2021. Vol. 11. Iss. 9. Art. No. 1792. DOI: 10.3390/agronomy11091792.

6. Yadav B., Jogawat A., Rahman M. S., Narayan O. P. Secondary metabolites in the drought stress tolerance of crop plants: a review // Gene Reports. 2021. Vol. 23. Art. No. 101040. DOI: 10.1016/j.genrep.2021.101040.

7. Marone D., Mastrangelo A. M., Borelli G. M., Mores A., Laido G., Russo M. A., Ficco D. B. M. Specialized metabolites: physiological and biochemical role in stress resistance, strategies to improve their accumulation, and new applications in crop breeding and management // Plant Physiology and Biochemistry. 2022. Vol. 172. P. 48–55. DOI: 10.1016/j.plaphy.2021.12.037.

8. Alabushev A. V., Ionova E. V., Likhovidova V. A., Gaze V. L. Estimation of drought resistance of winter common wheat under conditions of model drought // Zemledelie. 2019. No. 7. P. 35–37. DOI: 10.24411/0044-3913-2019-10709.

9. Lawas L. M. F., Erban A., Kopka J., Jagadish S. V. K., Zuther E., Hincha D. K. Metabolic responses of rice source and sink organs during recovery from combined drought and heat stress in the field // GigaScience. 2019. Vol. 8. No. 8. Art. No. giz102. DOI: 10.1093/gigascience/giz102

10. Jagadish S. Heat stress during flowering in cereals – effects and adaptation strategies // New Phytologist. 2020. Vol. 226. No. 6. P. 1567–1572. DOI: 10.1111/nph.16429.

11. Gyawali A., Upadhyaya K., Panthi B., Ghimire H., Gautam G., Gupta S. Heat stress effect on wheat: a review // *i* TECH MAG. 2021. Vol. 3. DOI: 10.26480/itechmag.03.2021.05.08.

12. Jagadish S., Way D., Sharkey T. Scaling plant responses to high temperature from cell to ecosystem // Plant, Cell & Environment. 2021. Vol. 44. No. 7. P. 1987–1991. DOI: 10.1111/pce.14082.

13. Khan A., Ahmad M., Ahmed M., Hussain I. M. Rising atmospheric temperature impact on wheat and thermotolerance strategies // Plants. 2021. Vol. 10. DOI: 10.3390/plants10010043.

14. Langridge P, Reynolds M. Breeding for drought and heat tolerance in wheat // Theoretical and Applied Genetics. 2021. Vol. 134. No. 6. P. 1753–1769. DOI: 10.1007/s00122-021-03795-1.

15. Da Costa M. V. J., Ramegowda V., Sreeman S., Nataraja K. N. Targeted phytohormone profiling identifies potential regulators of spikelet sterility in rice under combined drought and heat stress // International Journal of Molecular Sciences. 2021. Vol. 22. No. 21. Art. No. 11690. DOI: 10.3390/ijms222111690.

16. Guo J., Gu X., Lu D. Multiomics analysis of kernel development in response to short-term heat stress at the grain formation stage in waxy maize // Journal of Experimental Botany. 2021. Vol. 72. No. 18. P. 6291–6304. DOI: 10.1093/jxb/erab286.

17. Li L., Zheng Z., Biederman J. A., Qian R., Ran Q., Zhang B., Xu C., Wang F., Zhou S., Che R., Dong J., Xu Z., Cui X., Hao Y., Wang Y. Drought and heat wave impacts on grassland carbon cycling across hierarchical levels // Plant, Cell & Environment. 2021. Vol. 44. P. 2402–2413. DOI: 10.1111/pce.13767.

18. Chen Z., Galli M., Gallavotti A. Mechanisms of temperature-regulated growth and thermotolerance in crop species // Current Opinion in Plant Biology. 2022. Vol. 65. Art. No. 102134. DOI: 10.1016/j.pbi.2021.102134.

19. Khlaimongkhon S., Chakhonkaen S., Tongmark K., Sangarwut N., Panyawut N., Wasinanon T., Sikaewtung K., Wanchana S., Mongkolsiriwatana C., Chunwonges J., Muangprom A. RNA sequencing reveals rice genes involved in male reproductive development under temperature alteration // Plants. 2021. Vol. 10. No. 4. Art. No. 663. DOI: 10.3390/plants10040663.

20. Zhang Z., Hu M., Xu W., Wang Y., Huang K., Zhang C., Wen J. Understanding the molecular mechanism of anther development under abiotic stresses // Plant Molecular Biology. 2021. Vol. 105. No. 1–2. P. 1–10. DOI: 10.1007/s11103-020-01074-z.

21. Lohani N., Singh M. B., Bhalla P. L. High temperature susceptibility of sexual reproduction in crop plants // Journal of Experimental Botany. 2020. Vol. 71. No. 2. P. 555–568. DOI: 10.1093/jxb/erz426.

22. Schindfessel C., Drozdowska Z., De Mooij L., Geelen D. Loss of obligate crossovers, defective cytokinesis and male sterility in barley caused by short-term heat stress // Plant Reproduction. 2021. Vol. 34. P. 243–253. DOI: 10.1007/s00497-021-00415-2.

23. Hu Q., Wang W., Lu Q., Huang J., Peng S., Cui K. Abnormal anther development leads to lower spikelet fertility in rice (*Oryza sativa* L.) under high temperature during the panicle initiation stage // BMC Plant Biology. 2021. Vol. 21. No. 1. Art. No. 428. DOI: 10.1186/s12870-021-03209-w.

24. Batygina T. B. Plant developmental biology. Saint-Petersburg: DEAN, 2014. 764 p.

25. Astrand J., Knight C., Robson J., Talle B., Wilson Z. A. Evolution and diversity of the angiosperm anther: trends in function and development // Plant Reproduction. 2021. Vol. 34. No. 4. P. 307–319. DOI: 10.1007/s00497-021-00416-1.

26. Kruglova N. N. System approach to the anther morphogenesis of flowering plants // Bulletin of the State Nikitsky Botanical Garden. 2022. In press.

27. Reznikova S. A. Cytology and physiology of developing anther. Moscow: Nauka, 1984. 270 p.

28. Belander S., Pokhler S., Czymmek K., Meyers B. C. Premeiotic, 24-Nucleotide reproductive phasiRNAs are abundant in anthers of wheat and barley but not rice and maize // Plant Physiology. 2020. Vol. 184. No. 3. P. 1407–1423. DOI: 10.1104/pp.20.00816.

29. Liu J., Zhou Y., Wang L., Zhang Q., Shen Y., Jiang W., Chen X., He H., Hu L. Cytological analysis and fine mapping of *paa1* (post-meiosis abnormal anther 1) mutant with abnormal tapetum and microspore development // Biochemical Genetics. 2022. DOI: 10.1007/s10528-022-10217-4.

30. Mesihovic A., Iannacone R., Firon N., Fragkostefanakis S. Heat stress regimes for the investigation of pollen thermotolerance in crop plants // Plant Reproduction. 2016. Vol. 29. No. 1–2. P. 93–105. DOI: 10.1007/s00497-016-0281-y.

31. Fuchs L. K., Jenkins G., Phillips D. W. Anthropogenic impacts on meiosis in plants // Frontiers in Plant Science. 2018. Vol. 9. Art. No. 1429. DOI: 10.3389/fpls.2018.01429.

32. Omidi M., Siahpoosh M.R., Mamghani R., Modarresi M. The influence of terminal heat stress on meiosis abnormalities in pollen mother cells of wheat // Cytologia. 2014. Vol. 79. Iss. 1. P. 49–58. DOI: 10.1508/cytologia.79.49.

33. Bokshi A. I., Tan D., Thistlethwaite R. J., Trethowan R., Kunz K. Impact of elevated CO_2 and heat stress on wheat pollen viability and grain production // Functional Plant Biology. 2021. Vol. 48. No. 5. P. 503–514. DOI: 10.1071/FP20187.

34. Draeger T, Moore G. Short periods of high temperature during meiosis prevent normal meiotic progression and reduce grain number in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) // Theoretical and Applied Genetics. 2017. Vol. 130. No. 9. P. 1785–1800. DOI: 10.1007/s00122-017-2925-1.

35. Yu J., Jiang M., Guo C. Crop pollen development under drought: from the phenotype to the mechanism // International Journal of Molecular Sciences. 2019. Vol. 20. No. 7. Art. No. 1550. DOI: 10.3390/ijms20071550.

36. Arshad M. S., Farooq M., Asch F., Krishna J. S. V., Prasad P. V. V., Siddique K. H. M. Thermal stress impacts reproductive development and grain yield in rice // Plant Physiology and Biochemistry. 2017. Vol. 115. P. 57–72. DOI: 10.1016/j.plaphy.2017.03.011.

37. Lei X., Ning Y., Elesawi I. E., Yang K., Chen C., Wang C., Liu B. Heat stress interferes with chromosome segregation and cytokinesis during male meiosis in *Arabidopsis thaliana* // Plant Signaling & Behavior. 2020. Vol. 15. No. 5. Art. No.1746985. DOI: 10.1080/15592324.2020.1746985.

38. Das S., Krishnan P., Nayak M., Ramakrishnan B. High temperature stress effects on pollens of rice (*Oryza sativa* L.) genotypes // Environmental and Experimental Botany. 2014. Vol. 101. P. 36–46. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2014.01.004.

39. Hu Q., Wang W., Lu Q., Huang J., Peng S., Cui K. Abnormal anther development leads to lower spikelet fertility in rice (*Oryza sativa* L.) under high temperature during the panicle initiation stage // BMC Plant Biology. 2021. Vol. 21. No. 1. Art. No. 428. DOI: 10.1186/s12870-021-03209-w.

40. Kruglova N. N. Innovative biotechnology of wheat androclynal haploidy on the basis of embryological and cytophysiological data in complex // Ecobioteh. 2019. Vol. 2. No. 3. P. 234–245. DOI: 10.31163/2618-964X-2019-2-3-234-245.

41. Dyachuk T. I., Khomyakova O. V., Akinina V. N., Kibkalo I. A., Pominov A. V. Microspore embryogenesis *in vitro*: the role of stresses // Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2019. Vol. 23. No. 1. P. 86–94. DOI: 10.18699/VJ19.466.

42. Bednarek P. T., Pachota K. A., Dynkowska W. M., Machczyńska J., Orłowska R. Understanding *in vitro* tissue culture-induced variation phenomenon in microspore system // International Journal of Molecular Sciences. 2021. Vol. 22. Art. No. 7546. DOI: 10.3390/ijms22147546.

43. Kuluev B. R., Kruglova N. N., Zaripova A. A., Farkhutdinov R. G. Bases of plant biotechnology. Ufa: Publishing house of Bashkir State University, 2017. 244 p.

44. Doubled Haploid Technology. Volume 2: Hot Topics, Apiaceae, Brassicaceae, Solanaceae // Ed. by Seguí-Simarro J. M. Valencia, Spain, 2021. DOI: 10.1007/978-1-0716-1335-1.

45. Coast O., Murdoch A. J., Ellis R. H., Hay F. R., Jagadish K. S. Resilience of rice (Oryza spp.) pollen germination and tube growth to temperature stress // Plant, Cell & Environment. 2016. Vol. 39. No. 1. P. 26–37. DOI: 10.1111/pce.12475.

46. Bercy K., Nosenko T., Zhou L. Z., Franger L., Weckwerth W., Dresselhaus T. Male sterility in maize after transient heat stress during the tetrad stage of pollen development // Plant Physiology. 2019. Vol. 181. No. 2. P. 683–700. DOI: 10.1104/pp.19.00707.

47. Kandel S. Wheat responses, defence mechanisms and tolerance to drought stress: a review article // International Journal for Research in Applied Sciences in Biotechnology. 2021. Vol. 8. No. 5. DOI: 10.31033/ijrasb.8.5.14.

48. Wu L., Jing X., Zhang B., Chen S., Xu R., Duan P., Zou D., Huang S., Zhou T., An C., Luo Y., Li Y. A natural allele of OsMS1 responds to temperature changes and confers thermosensitive genic male sterility // Nature Communications. 2022. Vol. 13. No. 1. Art. No. 2055. DOI: 10.1038/s41467-022-29648-z.

49. Liu Y., Liu X., Wang X., Gao K., Qi W., Ren H., Hu H., Sun D., Bai J., Zheng S. Heterologous expression of heat stress-responsive AtPLC9 confers heat tolerance in transgenic rice // BMC Plant Biology. 2020. Vol. 20. No. 1. Art. No. 514. DOI: 10.1186/s12870-020-02709-5.

50. Gonzalez-Schain N., Dreni L., Lawas L. M., Galbiati M., Colombo L., Heuer S., Jagadish K. S., Kater M. M. Genome-wide transcriptome analysis during anthesis reveals new insights into the molecular basis of heat stress responses in tolerant and sensitive rice varieties // Plant & Cell Physiology. 2016. Vol. 57. No. 1. P. 57–68. DOI: 10.1093/pcp/pcv174.

51. Raza Q., Riaz A., Bashir K., Sabar M. Reproductive tissues-specific meta-QTLs and candidate genes for development of heat-tolerant rice cultivars // Plant Molecular Biology. 2020. Vol. 104. No. 1–2. P. 97–112. DOI: 10.1007/s11103-020-01027-6.

52. Li X., Lawas L. M. F, Malo R., Glaubitz U., Erban A., Mauleon R., Heuer S., Zuther E., Kopka J., Hincha D.K., Jagadish K.S. V. Metabolic and transcriptomic signatures of rice floral organs reveal sugar starvation as a factor in reproductive failure under heat and drought stress // Plant, Cell & Environment. 2015. Vol. 38. No. 10. P. 2171–2192. DOI: 10.1111/pce.12545.

53. Wada H., Hatakeyama Y., Nakashima T., Nonami H., Erra-Balsells R., Hakata M., Nakata K., Hiraoka K., Onda Y., Nakano H. On-site single pollen metabolomics reveals varietal differences in phosphatidylinositol synthesis under heat stress conditions in rice // Scientific Reports. 2020. Vol. 10. No. 1. Art. No. 2013. DOI: 10.1038/s41598-020-58869-9.

54. Bheemanahalli R., Impa S. M., Krassovskaya I., Vennapusa A. R., Gill K. S., Obata T., Jagadish S. V. K. Enhanced N-metabolites, ABA and IAA-conjugate in anthers instigate heat sensitivity in spring wheat // Physiologia Plantarum. 2020. Vol. 169. No. 4. P. 501–514. DOI: 10.1111/ppl.13109.

55. Browne R. G., Li S. F., Iacuone S., Dolferus R., Parish R. W. Differential responses of anthers of stress tolerant and sensitive wheat cultivars to high temperature stress // Planta. 2021. Vol. 254. No. 1. Art. No. 4. DOI: 10.1007/s00425-021-03656-7.

56. Tang H., Song Y., Guo J., Wang J., Zhang L., Niu N. Ma S., Zhang G., Zhao H. Physiological and metabolome changes during anther development in wheat (*Triticum aestivum* L.) // Plant Physiology and Biochemistry. 2018. Vol. 132. P. 18–32. DOI: 10.1016/j.plaphy.2018.08.024.

57. Kruglova N. N. Discovery of the wheat embryo autonomy as the stage of elaboration of express-diagnostic biotechnology for obtaining drought-resistant samples // Perm Agrarian Journal. 2014. No. 1. P. 38–43.

58. Kruglova N. N., Seldimirova O. A., Zinatullina A.E., Nikonov V. I. Identifying of drought tolerant wheat genotypes in culture of immature embryos *in vitro* // Vestnik of the Bashkir State Agrarian University. 2019. Vol. 52. No. 4. P. 37–41. DOI: 10.31563/1684-7628-2019-52-4-37-41.

59. Kruglova N. N., Titova G. E., Seldimirova O. A., Zinatullina A. E., Veselov D. S. Embryo of flowering plants at the critical stage of embryogenesis relative autonomy (by example of cereals) // Russian Journal of Developmental Biology. 2020. Vol. 51. No. 1. P. 1–15. DOI: 10.1134/S1062360420010026.

60. Kruglova N. N., Seldimirova O. A., Zinatullina A. E. Embryo culture *in vitro* in the experimental evaluation of drought resistance in cereals (review) // Taurida Herald of the Agrarian Sciences. 2021. No. 2(26). P. 127–144. DOI: 10.33952/2542-0720-2021-2-26-127-144.

61. Zinatullina A. E. Evaluation of cereals drought resistance based on embryological data (on the example of wheat) // Ecobioteh. 2022. Vol. 5. No. 1. P. 26–40. DOI: 10.31163/2618-964X-2022-5-1-26-40. EDN: XUQMCT.

62. Kruglova N. N., Seldimirova O. A. Embryogenesis *in vivo* of drought-resistant regenerants of spring soft wheat obtained by embryo culture *in vitro* // Taurida Herald of the Agrarian Sciences. 2022. No. 1(29). P. 65–78. EDN: HEBDGL.

63. Kruglova N. N., Zinatullina A. E. *In vitro* culture of autonomous embryos as a model system for the study of plant stress tolerance to abiotic factors (on the example of cereals) // Biology Bulletin Reviews. 2022. Vol. 12. P. 201–211. DOI: 10.1134/S2079086422020050.

64. Seldimirova O. A. Testing of selective agents for evaluation of spring soft wheat for drought resistance // Ecobioteh. 2019. Vol. 2. No. 1. P. 51–62. DOI: 10.31163/2618-964X-2019-2-1-51-62.

65. Kruglova N. N. Assessment of the pollen grains quality in flowering plants (overview) // Bulletin of the State Nikitsky Botanical Garden. 2020. Iss. 135. P. 50–56. DOI: 10.36305/0513-1634-2020-135-50-56.

UDC 581.3:581.162:577.16.085

Kruglova N. N.

EXPERIMENTAL IDENTITY OF CEREAL DROUGHT-RESISTANT GENOTYPES BASED ON THE USE OF ANTHERS AS THE INTEGRATED SYSTEMS: PROBLEM STATEMENT

Summary. *Physiological drought is regarded as an abiotic stress factor, under the influence of which plants experience a long-term water shortage in the air and soil. Plant resistance to drought is the complex process regulated by many genetic and epigenetic factors. In recent years, when identifying drought-resistant genotypes of cereals for inclusion in the relevant breeding programs, the assessment of genotypes based on heat resistance in controlled experimental conditions (climatic chambers, phytotrons, greenhouses) at temperatures above optimal has been used. This allows modeling the effect of drought. This approach is methodologically justified, since the mechanisms of drought resistance and heat resistance are closely related. The article presents a critical review of the current state of research in the field of identity and evaluation of cytophysiological and molecular genetic indicators of cereal heat-resistant (and, therefore, drought-resistant) genotypes with the use of anthers as the most drought-sensitive generative organs. It is*

emphasized that when assessing the stress response of anthers to elevated air temperatures, it is important to apply a systematic approach to these generative organs developed on the basis of data from descriptive and experimental plant embryology, taking into account the critical stages of their development. The author describes the periodization of the development of the cereal anther as the complex integrated system, the elements of which (sporogenic tissue and wall tissues) develop in close relationship. When analyzing the responses of cereal anthers to the effect of high temperatures, attention is paid to their status in critical stages of development (corresponding to microsporocytes in the meiotic state and microspores in the premitotic state) when cells are particularly sensitive to the action of stress factors. The advantages of the omics approach to anthers in experimental conditions are considered, which makes it possible to identify genes of resistance to high temperatures for the purpose of molecular breeding of highly productive varieties based on drought resistance, as well as in the creation of drought-resistant transgenic plants.

Keywords: *anther, microsporocyte, microspore, system approach, drought, stress-resistance, wheat, barley, rice, corn.*

Круглова Наталья Николаевна, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории физиологии растений Уфимского Института биологии – обособленного структурного подразделения ФГБНУ «Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук»; 450054, Россия, г. Уфа, проспект Октября, 69; e-mail: kruglova@anrb.ru.

Kruglova Natalia Nikolaevna, Dr. Sc. (Biol.), professor, chief researcher at the Laboratory of plant physiology of the Ufa Institute of biology – subdivision of the Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences; 69 Oktyabrya av., Ufa, 450054, Russia; e-mail: kruglova@anrb.ru.

Дата поступления в редакцию – 30.06.2022.
Дата принятия к печати – 21.08.2022.