



## ХРОНИКА

УДК 581: 58.077

### САРАТОВСКАЯ НАУЧНАЯ ШКОЛА ПО ПРОБЛЕМАМ БИОЛОГИИ И ГЕНЕТИКИ СИСТЕМ РЕПРОДУКЦИИ РАСТЕНИЙ: ДОСТИЖЕНИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ

О. И. Юдакова<sup>1</sup>, С. Н. Тимофеева<sup>2</sup>, Н. В. Апанасова<sup>2</sup>,  
О. Л. Госенова<sup>2</sup>, О. В. Гуторова<sup>2</sup>, Ю. В. Смолькина<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н.Г. Чернышевского

E-mail: yudakovaoi@info.sgu.ru

<sup>2</sup>Учебно-научный центр «Ботанический сад» СГУ

Саратовская научная школа по проблемам биологии и генетики систем репродукции растений сформировалась под руководством докторов биологических наук С. С. Хохлова и В. С. Тырнова. Большинство уникальных исследований было выполнено на базе лаборатории радиационной и экспериментальной генетики, созданной в 1958 г. Позднее она была преобразована в отдел генетики и репродуктивной биологии Ботанического сада СГУ. За прошедшие 60 лет саратовские ученые внесли существенный вклад в разработку ряда фундаментальных и прикладных научных направлений. Были изучены популяционно-эмбриологические особенности апомиксиса у покрытосеменных растений, исследованы теоретические и прикладные аспекты гаплоидии, разработаны технологии размножения в условиях *in vivo* и *in vitro* ценных сельскохозяйственных культур. Получено 11 патентов и авторских свидетельств. Результаты исследований обобщены в 13 монографиях. Инициированные основателями школы исследования продолжают в настоящее время на современном уровне развития биологической науки.

**Ключевые слова:** апомиксис, гаплоидия, культура *in vitro*, селекция.

#### Saratov Scientific School by the Problems of Biology and Genetics of Plant Reproduction Systems: Achievements and Perspectives

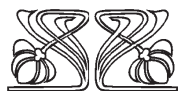
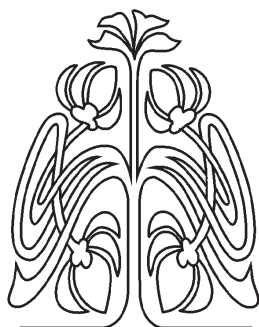
O. I. Yudakova, S. N. Timofeeva, N. V. Apanasova,  
O. L. Gosenova, O. V. Gutorova, Yu. V. Smolkina

Saratov Scientific School by Biology and Genetics of Plant Reproduction Systems was formed under the leadership of Doctors of Biology S. S. Khokhlov and V. S. Tyrnov. Most of the unique research was performed in the Laboratory of Radiation and Experimental Genetics, established in 1958. Later it was transformed into the Department of genetics and reproductive biology of the Saratov State University Botanical Garden. Over the past 60 years, Saratov scientists have made a significant contribution to the development of fundamental and applied science. Population-embryological features of apomixis were studied, theoretical and applied aspects of haploidy were investigated, and techniques for reproduction in both *in vivo* and *in vitro* for the valuable crops were developed. The 11 patents and copyright certificates were received. Overall the results of the research are summarized in the 13 monographs. At the present time, the research, that initiated by the school founders, is continuing by their pupils at the modern level of the biological science development.

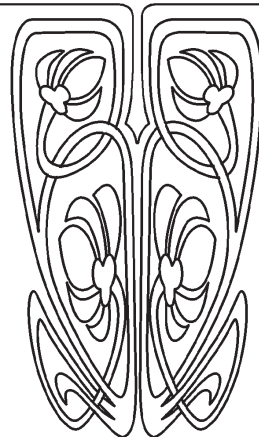
**Key words:** apomixis, haploidy, *in vitro*, breeding.

DOI: 10.18500/1816-9775-2017-17-2-232-238

Репродуктивная биология растений – научное направление, возникшее на стыке ботаники, эмбриологии, генетики, физиологии и селекции. Оно изучает формирование и организацию генеративных



ПРИЛОЖЕНИЯ





структур, механизмы опыления, оплодотворения и образования семян, физиолого-биохимические и генетические основы репродукции растений. Фундаментальные знания в области репродуктивной биологии необходимы для разработки индустриальных технологий, направленных на сохранение биологического разнообразия, расширенное воспроизводство биологических ресурсов, повышение урожайности сельскохозяйственных культур, создание новых форм растений с ценными признаками [1].

В России к настоящему времени сложилось несколько ведущих научных школ по проблемам репродукции растений, одна из которых – в Саратовском университете. Поводом подведения некоторых итогов ее работы послужил приближающийся 60-летний юбилей отдела генетики и репродуктивной биологии Ботанического сада СГУ. Именно на базе этого отдела и кафедры генетики были выполнены многочисленные уникальные исследования, которые внесли существенный вклад в развитие биологии и генетики систем репродукции растений.

У истоков создания саратовской научной школы стоял известный ученый, доктор биологических наук, Сергей Спиридонович Хохлов (1910–1974) – заведующий кафедрой генетики и дарвинизма с 1949 по 1974 г., проректор по научной работе Саратовского государственного университета с 1950 по 1957 г. Круг его научных интересов был чрезвычайно широк, но особое внимание он уделял апомиксису – способу размножения растений, при котором семена образуются без оплодотворения. Перевод ценных сельскохозяйственных культур на апомиксичное размножение может способствовать закреплению гетерозиса и созданию нерасщепляющихся гибридов, высокопродуктивных и плодовых полиплоидных форм.

Для осуществления многочисленных идей и замыслов С. С. Хохлова небольшого коллектива кафедры генетики и дарвинизма, которую он возглавил в 1949 г., было не достаточно. Кроме того, требовалась хорошая материальная база, поэтому начиная с середины 1950-х гг. он неоднократно ставил перед руководством университета вопрос об организации проблемной лаборатории. Эту идею удалось реализовать только в 1958 г., когда при поддержке академика В. А. Энгельгарда Министерством высшего образования было принято решение о создании на базе кафедры генетики и дарвинизма СГУ лаборатории радиационной и экспериментальной генетики. В 1969 г. лаборатория, достигшая к тому времени определенных успехов в решении

ряда актуальных проблем, была передана в состав Ботанического сада СГУ для укрепления его научного потенциала и присвоения ему статуса научного учреждения (Приказ № 90 Минвуза РСФСР от 03.03.1969 г.). Впоследствии лаборатория радиационной и экспериментальной генетики, не раз менявшая своё название и статус, была преобразована в отдел генетики и репродуктивной биологии Ботанического сада СГУ. Несмотря на проведенные реорганизации, кафедра генетики и лаборатория (ныне отдел) всегда существовали как единый научный коллектив с уникальной творческой атмосферой, о которой до сих пор с ностальгией вспоминают бывшие сотрудники. К проводимым научным исследованиям всегда активно привлекались студенты и аспиранты биологического факультета. Заражаясь увлеченностью и энтузиазмом своих наставников, ученики, невзирая на трудности, стремились решить поставленные перед ними задачи. Хорошей иллюстрацией тому может служить создание в конце 1960-х гг. молодыми сотрудниками лаборатории В. А. Лавровским, В. П. Клочковым и Н. В. Поповым документального фильма «Микрокинематографическое изучение мейоза в пыльниках традесканции». Поскольку видеокамер для микросъемки в то время еще не существовало, покадровую съемку проводили на установке МКУ-1 со скоростью 5 сек/кадр. Так как деления клеток начинались в 4 ч утра, сотрудники ночевали в лаборатории, а затем с секундомером в руках буквально не отходили от установки. Даже сегодня при современных возможностях цифровой техники отснятые кадры поражают качеством изображения. Возраст фильма выдают лишь титры с устаревшим шрифтом. Еще большую ответственность и старательность все сотрудники кафедры и отдела проявляли при выполнении исследований, которые проводились по координационному плану АН СССР.

Под руководством С. С. Хохлова, а затем его ученика и преемника В. С. Тырнова саратовская научная школа одновременно разрабатывала несколько фундаментальных и прикладных научных направлений. К числу наиболее важных из них можно отнести следующие: 1) популяционно-эмбриологические исследования апомиксиса у покрытосеменных растений (С. С. Хохлов, М. И. Зайцева, П. Г. Куприянов, Н. А. Шишкинская и др.); 2) изучение теоретических и прикладных вопросов гаплоидии (В. С. Тырнов, А. Н. Завалишина, Л. С. Звержанская, Н. Х. Еналеева и др.); 3) использование технологий *in vitro* в селекции (В. М. Суханов, Н. Д. Папазян и др.).



Коллектив кафедры генетики и отдела генетики и репродуктивной биологии после проведения рабочего семинара по проблемам апомиксиса (1978 г.): 1-й ряд слева направо: Н. Х. Еналеева, А. П. Лиманская, Н. А. Шишкинская, С. А. Иванова, Л. С. Звержанская, Е. В. Гришина, А. Г. Гусева, В. П. Ключков, Л. А. Жакина, Н. А. Душаева, Р. Ю. Хохлова; 2-й ряд: П. Г. Куприянов, Н. В. Кравцова, Н. Д. Папазян, М. Э. Козлова, О. А. Образцова, В. П. Петрова, Л. В. Скворцова, П. И. Комарова, Л. П. Лобанова, И. Г. Прокофьева, Г. И. Бичехвост, Л. П. Селиванова; 3-й ряд: А. Ю. Нестеров, В. С. Тырнов, Б. В. Березин, К. П. Проскурин, Г. С. Козлов, А. С. Селиванов

#### Популяционно-эмбриологические исследования апомиксиса у покрытосеменных.

Ещё в начале 1960-х гг. С. С. Хохловым была выдвинута идея об организации постоянных научных экспедиций в разные регионы СССР для выявления апомиктично размножающихся покрытосеменных растений. Проведение таких широкомасштабных работ было необходимо для решения вопросов эволюционной значимости апомиксиса, его распространения во флоре, закономерностях проявления апомиксиса на эмбриологическом уровне, создания базы данных о потенциальных донорах генетических факторов апомиксиса. Начиная с 1968 г. сотрудниками кафедры и лаборатории были обследованы флоры различных областей СССР от Карпат до Камчатки, от Кавказа и Средней Азии до Приполярного Урала. Собран обширный гербарный и эмбриологический материал, изучение которого потребовало разработки новых экспресс-методов для быстрого и качественного анализа. Так, был предложен антоморфологический метод исследования флоры на апомиксис, использование которого дало возможность сделать выводы о степени и закономерностях распространения видов с дефектной пылью (предполагаемых апомиктов) в различных регионах страны [2–4].

Обработку обширного эмбриологического материала ускорили разработанные методы приготовления препаратов зародышевых мешков с помощью ферментативной мацерации семязачатков [5, 6]. По эффективности этот метод многократно превосходил классический метод приготовления постоянных препаратов и позволял анализировать тысячи зародышевых мешков в относительно небольшие сроки. Ускоренные методы цитоэмбриологического анализа дали возможность перейти на популяционно-эмбриологический уровень изучения апомиксиса и выявить множество новых апомиктичных видов цветковых. Так, только в семействе злаков было изучено более 100 видов и впервые зарегистрирован апомиксис у 18 из них [7, 8]. На основе полученных данных были установлены диагностические эмбриологические признаки апомиксиса, разработаны оригинальные классификации форм апомиксиса и типов зародышевых мешков апомиктичных видов [9], обоснована концепция поливариантности эмбриологических процессов при апомиксисе [8]. Выдвинутая гипотеза существенно меняла традиционные представления об особенностях реализации апомиксиса на эмбриологическом уровне.

С использованием разработанных в лаборатории ускоренных методов цитоэмбриоло-



гического анализа была изучена организация женского гаметофита ряда культурных видов растений, установлены закономерности изменчивости женского гаметофита в условиях *in vitro* и *in vivo* [10, 11]. Прикладной аспект этих работ заключается в поиске путей целенаправленного изменения структурно-функциональной организации зародышевых мешков для индукции явлений, имеющих селекционное значение (гаплоидии, полиплоидии, апомиксиса и др.).

Изучение теоретических и прикладных вопросов гаплоидии. Гаплоидия – возникновение особей с гаметическим (одинарным) набором хромосом. В основе образования гаплоидных растений может лежать несколько явлений, в частности, партеногенез – развитие зародыша из неоплодотворенной яйцеклетки, и андрогенез – явление, при котором после оплодотворения ядро яйцеклетки дегенерирует и замещается ядром спермия. Гаплоидные растения представляют собой ценный исходный материал для селекции. На их основе можно быстро получать чистые гомозиготные линии и сорта (всего за 1–2 года вместо 10–15 лет при использовании методов традиционной селекции), создавать аллоплазматические аналоги с цитоплазматической мужской стерильностью (ЦМС) и мутантные формы для различных селекционных целей. Спонтанное образование гаплоидов описано практически у всех покрытосеменных растений, однако частота их возникновения крайне низка (1 на 1000 и даже 10000 растений), что делает актуальным не только изучение причин и механизмов образования гаплоидов, но и разработку способов повышения частоты их появления в потомстве. Знание закономерностей и механизмов гаплоидии также необходимо для решения теоретических проблем фундаментальной биологии, в том числе эволюции генома, проблем пола и др.

Основным объектом исследования закономерностей гаплоидии в отделе стала кукуруза (*Zea mays* L.). Это было связано не только с тем, что в 60-х гг. XX в. руководство СССР активно внедряло идею расширения масштабов ее выращивания и использования, но и с тем, что она оказалась удобным объектом для генетических исследований (небольшое количество хромосом,  $2n = 20$ , пластичность к различным условиям выращивания и др.).

Первые гаплоидные растения кукурузы были получены в лаборатории М. И. Зайцевой в 1962 г., что стало удачным стартом интенсивных исследований генетических, физиолого-биохимических и эмбриологических особенностей гаплоидных растений. На основе полученных

данных В. С. Тырновым была обоснована концепция ненаследуемых (индуцированных) и наследуемых форм гаплоидии, предложена оригинальная классификация партеногенеза [12], разработаны различные методы получения гаплоидов с частотой, достаточной для решения селекционных задач. Одна из предложенных В. С. Тырновым и А. Н. Завалишиной технологий получения матроклиных гаплоидов у кукурузы [13, 14] была удостоена Золотой медали ВДНХ СССР, беспатентная лицензия на нее в 1996 г. была куплена французской семеноводческой фирмой.

Для массового производства гаплоидов были выведены линии кукурузы, обладающие высокой гаплоиндуцирующей способностью. При использовании их в скрещиваниях в качестве отцовского родителя частота развития в потомстве гаплоидных растений возрастала в сотни раз по сравнению со спонтанной 0,01%. Сначала была получена линия ЗМС (Зародышевый Маркер Саратовский), индуцирующая образование гаплоидов с частотой до 3%, позднее на ее основе были созданы еще более эффективные гаплоиндукторы (линии ЗМС-8, ЗМС-П) [13, 15] с частотой гаплоидии 8–10%, причем не только в Саратове, но и в других российских и зарубежных научных учреждениях (линии КМС и др.) [16].

Ещё одним уникальным достижением саратовской школы по проблемам биологии и генетики систем репродукции стало выведение линий кукурузы с наследуемым типом партеногенеза. Не имеющая аналогов в мире линия АТ-1 (Апомиктичная Тырнова) давала в потомстве до 80% гаплоидных растений [17]. На ее основе впоследствии были созданы партеногенетические линии АТ-3, АПО и АТТМ [18].

В настоящее время созданными трудами нескольких поколений ученых коллекция кукурузы включает более 100 линий и форм, среди которых не только линии с разными типами партеногенеза, но и формы с различными фенотипическими маркерными признаками, с разной плоидностью, ранне- и позднеспелые и др. Ежегодно проводится возобновление линий и продолжают работы по выведению новых форм.

Использование технологий *in vitro* в селекции. Наряду с изучением апомиксиса и гаплоидии на кафедре генетики и в отделе генетики и репродуктивной биологии Ботанического сада СГУ проводились передовые исследования по разработке методов массового получения гаплоидов в культуре пыльников *in vitro*. Первые в СССР были получены гаплоидные растения табака, пшеницы, тритикале, перца, на их



Проведение работ по выведению новой линии кукурузы с высокой гаплоиндуцирующей способностью (2016 г.)

основе созданы ценные линии андроклиного происхождения пшеницы и табака. Выявлены факторы, способствующие стабильной регенерации в культуре соматических тканей пшеницы, сорго, ячменя [19–22]. Установлено, что при культивировании *in vitro* только апомиктические линии проявляют способность к регенерации из неоплодотворенных семязачатков. Эта особенность была положена в основу диагностики и отбора партеногенетических форм кукурузы [22]. Было показано, что культура неоплодотворенных завязей может служить оптимальной модельной системой, позволяющей изучать различные аспекты явления апомиксиса и пути его экспериментальной индукции.

На разработанные технологии размножения растений в условиях *in vivo* и *in vitro* было получено 11 патентов и авторских свидетельств [14, 19, 23–30]. Результаты проведенных исследований были обобщены в 13 монографиях [3, 4, 7, 8, 31–39]. Начиная с 1990-х гг. коллективом кафедры и отдела проводились исследования по 10 грантам различных отечественных научных фондов.

Признанием работ саратовской школы по проблемам биологии и генетики систем репродукции растений явились организация и проведение на базе кафедры и лаборатории, начиная с 60-х гг. XX в., ряда крупных научных мероприятий, в том числе Первого съезда Вавиловского общества генетиков и селекционеров России (1994), Международного симпозиума «Апомиксис у растений: состояние проблемы и перспективы исследований» (1994), III Международной

школы для молодых учёных «Эмбриология, генетика и биотехнология» (2009).

По разным проблемам репродуктивной биологии растений кафедра и лаборатория длительное время были крупным научно-методическим центром, в котором проходили стажировку специалисты из научно-исследовательских учреждений республик СССР и многих городов России. К сожалению, эта практика по ряду объективных причин была прервана в 1990-е гг., но в настоящее время начинает возрождаться.

Осуществляются совместные исследования с физическим факультетом СГУ, Институтом биохимии, физиологии растений и микроорганизмов (ИБФРМ РАН, г. Саратов), Российским научно-исследовательским и проектно-технологическим институтом сорго и кукурузы (г. Саратов), НИИСХ Юго-Востока (г. Саратов), Саратовским государственным медицинским университетом им. В. А. Разумовского, Ботаническим институтом имени В. Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург), Краснодарским НИИСХ имени П. П. Лукьяненко и др.

Существование и развитие научной школы невозможно без преемственности поколений. Инициированные С. С. Хохловым и В. С. Тырновым научные исследования продолжают их учениками. Сотрудники кафедры и отдела, чьим многолетним трудом создавался фундамент научной школы, не только существенно дополнили своими исследованиями теоретические представления о системах репродукции растений, разработали новые технологии, способные ускорить селекционный процесс, но и обеспечили будущие



поколения ученых уникальным материалом для теоретических и прикладных изысканий. Уникальность созданных линий с ненаследуемым (индуцированным) и наследуемым типами партеногенеза заключается в том, что они могут быть использованы не только в практических целях для получения исходного материала для селекции (чистых линий, новых мутантных форм), но и как специфические эмбриомутанты для решения фундаментальных проблем биологии, связанных с биохимией и физиологией репродуктивных процессов, генетической детерминацией процесса оплодотворения.

В современных исследованиях, проводимых кафедрой генетики и отделом генетики и репродуктивной биологии, приоритетное место по-прежнему занимают работы по изучению явлений апомиксиса и гаплоидии. Вместе с тем также проводятся исследования влияния низкочастотного магнитного поля на митотическую активность клеток апикальных меристем растений [40], изучается антимикробная активность биофлавоноидов пурпурной кукурузы [41], разрабатываются технологии клонального микроразмножения трудно размножающихся традиционными способами древесных растений [38]. Несколько лет назад сотрудниками кафедры и отдела совместно с лабораторией генной инженерии ИБФРМ РАН (г.Саратов) были начаты работы по выявлению генов, ответственных за партеногенез и гаплоиндукцию, с использованием молекулярно-генетических и биоинформационных методов [42, 43].

Как и прежде, сотрудники кафедры генетики и отдела генетики и репродуктивной биологии составляют один коллектив единомышленников, который стремится не только развивать идеи своих учителей, но и преумножать достигнутые успехи.

*Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Госзадания Минобрнауки России в сфере научной деятельности, код проекта 6.8789.2017/БЧ «Изучение возможности и способов получения покрытосеменных растений с заданными параметрами системы репродукции».*

### Список литературы

1. Батыгина Т. Б., Титова Г. Е., Васильева В. Е. Репродукция растений: теоретические разработки и инновационные технологии // Инновации. 2007. Т. 100, № 2. С. 39–46.
2. Хохлов С. С. Апомиксис у покрытосеменных: классификация и распространение // Успехи современной генетики. М. : Наука, 1967. Вып. 1. С. 43–105.
3. Хохлов С. С., Зайцева М. И., Куприянов П. Г. Выявление апомиктических форм во флоре цветковых растений СССР. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1978. 224 с.
4. Куприянов П. Г. Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1989. 160 с.
5. Еналеева Н. Х. Возможности и перспективы метода ферментативной мацерации в эмбриологических исследованиях покрытосеменных растений : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Кишинев, 1978, 20 с.
6. Куприянов П. Г. Способ приготовления препаратов зародышевых мешков А. с. 919636: заяв. 25.06.80; опубл. 15.04.82. Бюл. № 14. С. 7.
7. Шишкинская Н. А., Юдакова О. И., Тырнов В. С. Популяционная эмбриология и апомиксис у злаков. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2004. 145 с.
8. Юдакова О. И., Шишкинская Н. А. Особенности эмбриологии апомиктических злаков. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2008. 105 с.
9. Shishkinskaya N. A., Yudakova O. I. Classification of Apomixis // Embryology of flowering Plant: Terminology and concepts. Reproductive Systems. USA : Science Publishers, 2009. P. 160–172.
10. Еналеева Н. Х., Тырнов В. С. Гаметофитные мутации // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции. СПб. : Мир и семья, 2000. С. 378–384.
11. Лобанова Л. П., Еналеева Н. Х. Модификационная изменчивость гаметофита // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции. СПб. : Мир и семья, 2000. С. 384–389.
12. Тырнов В. С. Гаплоидия и апомиксис // Репродуктивная биология, генетика и селекция. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та. 2002. С. 32–46.
13. Тырнов В. С., Завалишина А. Н. Индукция высокой частоты возникновения матроклиных гаплоидов у кукурузы // Докл. АН СССР. 1984. Т. 276, № 3. С. 735–738.
14. Тырнов В. С., Завалишина А. Н. Способ получения матроклиных гаплоидов кукурузы. А. с. № 921138: заяв. № 35846/15 от 19.11.1980.
15. Гуторова О. В., Апанасова Н. В., Юдакова О. И. Создание генетически маркированных линий кукурузы с наследуемым и индуцированным типами партеногенеза // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2016. Т. 18, № 2 (2). С. 341–344.
16. Шацкая О. А. Создание гаплоиндукторов кукурузы: три цикла отбора на высокую частоту индукции матроклиных гаплоидов // Сельскохозяйственная биология. 2010. № 5. С. 79–86.
17. Тырнов В. С., Еналеева Н. Х. Автономное развитие зародыша и эндосперма у кукурузы // Доклады АН СССР. 1983. Т. 272, № 3. С. 722–725.
18. Апанасова Н. В., Смолькина Ю. В. Получение партеногенетических аналогов кукурузы линии АТ-1 с ЦМС // Світові рослинні ресурси: стан та перспективи розвитку : матеріали II Міжнар. наук.-практ. конф.



- (3 листопада 2016 р., м. Київ). Вінниця : Нілан-ЛТД, 2016. С. 11–13.
19. Папазян Н. Д., Суханов В. М., Тырнов В. С. Способ получения растений. А. с. 1054941: заяв. 01.04.81, опубл. 15.07.83.
  20. Суханов В. М. Андроклиния и её особенности у пшеницы : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 18 с.
  21. Эльконин Л. А. Экспериментальный морфогенез и генетическая изменчивость в культуре тканей сорго : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1987. 20 с.
  22. Алаторцева Т. А. Культура завязей в связи с апомиксисом : автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1994. 18 с.
  23. Зайкина Т. Ф., Суханов В. М., Тырнов В. С. Способ получения растений злаковых культур из пыльцы. А. с. 1276309: заявл. 01.04.85; опубл. 15.12.86. Бюл. № 46. С. 11.
  24. Селиванов А. С., Суханов В. М., Давоян Н. И. Способ размножения растений. А. с. 1335205: заявл. 01.04.85; опубл. 07.09.87. Бюл. № 33. С. 16.
  25. Суханов В. М., Тырнов В. С., Салтыкова Н. Н. Способ получения растений пшеницы из пыльцы в культуре пыльников. А. с. 1036306: заявл. 01.04.81; опубл. 23.08.83. Бюл. № 31. С. 13.
  26. Суханов В. М., Тырнов В. С., Станко С. А. Способ получения растений из пыльцы. А. с. 1028288: заявл. 01.04.81; опубл. 15.07.83. Бюл. № 26. С. 9.
  27. Эльконин Л. А., Папазян Н. Д., Суханов В. М. Способы размножения растений сорго *in vitro*. А. с. 1107799А: заявл. 15.06.82; опубл. 15.08.84. Бюл. № 30. С. 9.
  28. Волохина И. В., Великов В. А., Тырнов В. С., Чумаков М. И. Способ получения трансгенных растений кукурузы. Пат. 2351120. РФ, МПК А01Н 1/00. Опубл. 10.04.09, Бюл. № 10.7 с.
  29. Тимофеева С. Н., Эльконин Л. А., Тырнов В. С. Способ получения посадочного материала бобовника анагировидного. Пат. 2608638. Заяв. № 2014149849. 10.12.2014 г.
  30. Беляченко, Ю. А., Усанов А. Д., Тырнов В. С., Усанов Д. А. Способ стимуляции митотической активности клеток растений. Пат. 2332841. Опубл. 10.09.2008. Бюл. № 25. С. 10.
  31. Апомиксис и селекция / под ред. С. С. Хохлова. М. : Наука, 1970. 330 с.
  32. Хохлов С. С., Гришина Е. В., Зайцева М. И. Гаплоидия у покрытосеменных растений : в 2 ч. Ч. 1. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1970. 137 с.
  33. Хохлов С. С., Гришина Е. В., Тырнов В. С. Гаплоидия у покрытосеменных растений : в 2 ч. Ч. 2. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1974. 178 с.
  34. Хохлов С. С., Тырнов В. С., Гришина Е. В. Гаплоидия и селекция. М. : Наука, 1976. 221 с.
  35. Селиванов А. С. Многозародышевость семян и селекция. Ч. 1: Перспективы использования и пути создания многозародышевых форм растений. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1983. 88 с.
  36. Ишин А. Г., Эльконин Л. А., Тырнов В. С. Сорго : проблемы генетики и селекции. Ч. 1. Частная генетика, апомиксис, культура ткани. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1987. 122 с.
  37. Тырнов В. С. Гаплоидия у растений : научное и прикладное значение. М. : Наука, 1998, 53 с.
  38. Timofeeva S. N., Elkonin L. A., Yudakova O. I., Tyrnov V. S. Application of tissue culture for *Laburnum anagyroides* Medik. propagation // Plant Tissue Culture : Propagation, Conservation and Crop Improvement. Singapore : Springer Science+Business Media, 2016. P. 135–159.
  39. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции / под ред. Т. Б. Батыгиной. СПб. : Мир и семья, 2000. С. 378–384.
  40. Беляченко Ю. А., Усанов А. Д., Тырнов В. С., Усанов Д. А. Исследование стимулирующего действия низкочастотного магнитного поля на апикальные корневые меристемы чечевицы *Lens culinaris* Medic // Вестн. Башкир. гос. аграр. ун-та. 2014. Т. 30, № 2. С. 15–18.
  41. Полуконова Н. В., Гопащенко А. В., Тырнов В. С. Токсикологическая, канцерогенная и мутагенная безопасность антоциановой формы кукурузы *Zea mays* L. как источника красного красителя // Бюл. Бот. сада СГУ. Вып. 9. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2010. С. 28–31.
  42. Чумаков М. И., Моисеева Е. М., Яковлева О. С., Волохина И. В., Гусев Ю. С., Тырнов В. С. Анализ экспрессии гена слияния гамет у гаплоиндуцирующей линии // Биотехнология : состояние и перспективы развития : материалы VIII Московского международного конгресса. ЗАО «Экспо-биохим-технологии», РХТУ им. Д. И. Менделеева. М., 2015. С. 21–22.
  43. Волохина И. В., Моисеева Е. М., Гусев Ю. С., Гуторова О. В., Чумаков М. И. Анализ генов, контролирующих процесс слияния гамет, у гаплоиндуцирующей линии кукурузы ЗМС-П // Онтогенез. 2017. Т. 48, № 2. С. 134–139.

#### Образец для цитирования:

Юдакова О. И., Тимофеева С. Н., Апанасова Н. В., Госенова О. Л., Гуторова О. В., Смолькина Ю. В. Саратовская научная школа по проблемам биологии и генетики систем репродукции растений: достижения и перспективы // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2017. Т. 17, вып. 2. С. 232–238. DOI: 10.18500/1816-9775-2017-17-2-232-238.

#### Cite this article as:

Yudakova O. I., Timofeeva S. N., Apanasova N. V., Gosenova O. L., Gutorova O. V., Smolkina Yu. V. Saratov Scientific School by the Problems of Biology and Genetics of Plant Reproduction Systems: Achievements and Perspectives. *Izv. Saratov Univ. (N. S.), Ser. Chemistry. Biology. Ecology*, 2017, vol. 17, iss. 2, pp. 232–238 (in Russian). DOI: 10.18500/1816-9775-2017-17-2-232-238.