

УДК 576.5:57.085.2:577.175.152

DOI: 10.18413/2409-0298-2017-3-1-8-13

Сельдимирова О.А.
Круглова Н.Н.
Зинатуллина А.Е.

РОЛЬ ФИТОГОРМОНОВ В ИНДУКЦИИ КАЛЛУСОГЕНЕЗА И РЕГУЛЯЦИИ ПУТЕЙ МОРФОГЕНЕЗА КАЛЛУСОВ ЗЛАКОВ *IN VITRO*: ОБЗОР ПРОБЛЕМЫ

Аннотация

Сложнейшей фундаментальной проблемой биологии развития остается морфогенез – последовательная цепь изменений формы в онтогенезе, приводящих к созданию высокоспецифичной структуры. Универсальность путей морфогенеза *in vivo*, *in situ* и *in vitro* позволяет выбрать модель для изучения закономерностей и особенностей морфогенетических процессов у растений. Перспективные модельные системы в этой области исследования – каллусные культуры *in vitro*. В данной статье представлен краткий обзор литературных и собственных данных, полученных при исследовании фитогормональных особенностей индукции каллусогенеза и путей морфогенеза *in vitro* в каллусах культурных злаков. Подчеркивается широкий спектр физиологической активности фитогормонов и достигнутые с их помощью успехи в реализации морфогенетического потенциала каллусных клеток *in vitro*. Показана зависимость между фитогормональным статусом эксплантов и их способностью как к формированию каллусов, так и к морфогенезу каллусов *in vitro*. Методологический подход, состоящий в выявлении и использовании оптимального баланса эндогенных (в составе экспланта) и экзогенных (в составе питательной среды) фитогормонов позволяет сделать процесс морфогенеза *in vitro* управляемым.

Ключевые слова: морфогенез *in vitro*; каллус; фитогормоны; культурные злаки.

Seldimirova O.A.,
Kruglova N.N.,
Zinatullina A.E.

THE ROLE OF PHYTOHORMONES IN CALLUSOGENESIS INDUCTION AND REGULATION OF MORPHOGENESIS PATHWAYS IN CALLUSES OF CEREALS *IN VITRO*: REVIEW OF THE PROBLEM

Abstract

A difficult fundamental problem of developmental biology remains morphogenesis – a continuous chain of changes of shape in ontogeny, resulting in the creation of highly specific structure. The universality of the pathways of morphogenesis *in vivo*, *in situ* and *in vitro* allows to choose a model for the study of regularities and peculiarities of morphogenetic processes in plants. The prospective model systems in this field of study are the callus cultures *in vitro*. This article presents a brief review of the literature and the data obtained during the investigation of phytohormonal characteristics of the induction of callusogenesis and morphogenesis *in vitro* in cereal calli. The study emphasizes a wide range of physiological activity of phytohormones and the successful implementation of the morphogenetic potential of callus cells *in vitro* achieved with their help. The dependence between phytohormonal status of explants and their ability to the formation of calli, as well as morphogenesis of calli *in vitro* was demonstrated. The methodological approach, consisting of identifying and using the optimal balance of endogenous (in explant) and exogenous (in nutrient medium) phytohormones allows to make the process of morphogenesis *in vitro* manageable.

Keywords: morphogenesis *in vitro*; callus; phytohormones; cereals

Сложнейшей фундаментальной проблемой биологии развития остается морфогенез – последовательная цепь изменений формы в онтогенезе, приводящих к созданию высокоспецифичной структуры (по [4].) При изучении этого феномена большое внимание уделяется системному подходу, позволяющему

понять функционирование организмов как целостных и динамических систем, не сводимых к простой сумме своих элементов [18]. Использование системного подхода выявило универсальность путей морфогенеза как в естественных условиях *in vivo*, так и в условиях экспериментов *in situ* и *in vitro* [2; 9].

Универсальность путей морфогенеза позволяет выбрать более удобную, чем целый организм, модель для изучения закономерностей и особенностей морфогенетических процессов у растений. Перспективные модельные системы в этой области исследования – каллусные культуры *in vitro*. Первые работы, посвященные получению каллуса из сегментов мезофилла листа и изучению каллусогенеза как пути морфогенеза *in vitro*, появились еще в конце XIX-начале XX вв. [30], однако однозначного определения каллуса еще не предложено (по [22]). В своих исследованиях мы придерживаемся следующих характеристик каллуса: это изначально гетерогенная интегрированная система, образующаяся в результате пролиферации клеток разных органов; состоит из групп клеток, имеющих морфогенетические потенции, которые реализуются различными путями (по [9]).

Особый интерес вызывают каллусы, полученные из различных эксплантов культурных злаков. Такой интерес обусловлен активными биотехнологическими исследованиями этой группы растений.

Цель данной статьи – краткий обзор литературных и собственных данных, полученных при исследовании фитогормональных особенностей индукции каллусогенеза и путей морфогенеза *in vitro* в каллусах злаков.

Многочисленные экспериментальные данные свидетельствуют о том, что индукция формирования каллусов в значительной степени определяется физиологическим статусом экспланта в момент инокуляции на питательную среду, а также условиями культивирования, важнейшее среди которых – оптимальная концентрация фитогормонов [6-9; 14; 16; 17; 22]. Подчеркнем, что оптимальная концентрация фитогормонов расценивается как важнейший фактор, определяющий индукцию иных, помимо каллусогенеза, путей морфогенеза *in vitro* в эксплантах [7; 9; 11; 13; 31].

Накоплен достаточный экспериментальный материал по изучению влияния фитогормонов на индукцию формирования каллусов в культуре *in vitro* эксплантов злаков, главным образом зародышей и пыльников. Установлено, что в ходе культивирования *in vitro* на индукционной среде происходит дедифференциация исходных специализированных или меристематических клеток экспланта с превращением их в каллусные. Этот процесс связан со структурной перестройкой исходных клеток и индукцией в

них способности к последовательным делениям с итоговой пролиферацией клеток. В целом, вопрос репрограммирования клеток каллуса решается в контексте общей проблемы изменчивости генома в процессе дедифференциации и каллусообразования *in vitro* [30].

После переноса на регенерационную среду в каллусах выявлены различные пути морфогенеза *in vitro*: эмбриоидогенез (формирование эмбриоида – зародышеподобной структуры), органогенез по типам геммогенеза (формирование почек), ризогенеза (формирование корней), гемморизогенеза (формирование и почек, и корней), а также гистогенез (формирование различных тканей) [6-9; 14; 27; 29]. Установлено, что в случае органогенеза *in vitro* к формированию растений приводит гемморизогенез, в ряде случаев – геммогенез после фитогормонального индуцирования ризогенеза в том же самом каллусе, тогда как ризогенез представляет собой «тупик» морфогенеза.

Индукция конкретного пути морфогенеза *in vitro* в каллусах злаков, как и в случае индукции формирования каллуса, во многом детерминирована физиологическим статусом экспланта и условиями культивирования, главным образом, оптимальной концентрацией фитогормонов [6-8]. Однако морфогенетические потенции клеток каллуса могут меняться в зависимости от характера связей между группами клеток в каллусе, что, в свою очередь, обусловлено формой и размером каллуса и иными факторами.

Предприняты попытки найти место фитогормонов в прохождении путей морфогенеза в каллусах *in vitro*. Еще в 1957 г. Ф. Скуг и К. Миллер [28], изучив влияние экзогенных фитогормонов на морфогенез в каллусе, полученном из сердцевинной паренхимы стебля табака, предложили концепцию, согласно которой морфогенетические реакции тканей и органов регулируются соотношением концентраций ауксинов и цитокининов. Данная концепция доминирует в области культивирования *in vitro* до настоящего времени. Таким образом, согласно этой концепции, переход клетки к организованному развитию рассматривается как результат количественных соотношений между экзогенными ауксинами и цитокининами.

Однако ставшая классической концепция Скуга-Миллера рядом авторов оценивается как эмпирическая закономерность. Л.Р. Сайб и М.К. Карабаев [10], исходя из общей теории онтогенеза, предложили свою модель

фитогормональной регуляции морфогенеза растений. Формирование органов при этом рассматривается как пространственная организация дифференциации. Это процесс, по мнению исследователей, можно объяснить с помощью теории морфогенетических полей Чайлда, согласно которой вдоль развивающейся системы должен существовать градиент некоторых свойств (метаболический, морфогенетического потенциала и т.п.). При этом апикальный или дистальный район системы, образующийся автономно или являющийся доминантным, вырабатывает поле определенной протяженности, которое контролирует морфогенетические процессы в системе. По-видимому, такая концепция имеет право на существование, однако требует экспериментальных подтверждений.

Кроме того, концепция Скуга-Миллера, разработанная на примере табака, не всегда «работает» на других видах растений. Выявлено, например, что морфогенез *in vitro* в каллусах ряда злаков зависит от концентрации иных, помимо ауксинов и цитокининов, экзогенных фитогормонов: абсцизовой кислоты [20], гибберелловой кислоты [16], этилена [24].

На наш взгляд, при анализе путей морфогенеза *in vitro* клеток каллуса применима концепция эпигенетической изменчивости растений [1]. Вполне вероятно, что в рассматриваемых случаях происходит реализация эпигеномных подпрограмм развития компетентных к морфогенезу *in vitro* клеток каллуса. В случаях с каллусами, полученными в культуре пыльников, ситуация усложняется тем, что каллусные клетки, способные к развитию по определенному пути морфогенеза *in vitro* с формированием эмбриоидов, органов или тканей, берут начало от одной клетки – микроспоры, реализующей в данном случае свою эпигеномную спорофитную подпрограмму развития. Более того, в зависимости от условий культивирования (главным образом, от гормонального состава индукционной среды) микроспора может развиваться по спорофитной подпрограмме с образованием растения не только через этап формирования каллуса, но и альтернативно – через этап формирования эмбриоида.

Абсолютное большинство исследователей для определения оптимального гормонального состава питательной среды как для индукции формирования каллуса, так и для индукции конкретного пути морфогенеза *in vitro* в нем используют эмпирический перебор широкого

диапазона различных комбинаций и концентраций фитогормонов. В результате подбор оптимальной концентрации фитогормонов оказывается достаточно трудоемким и дорогостоящим. Необходим поиск надежного подхода к прогнозированию этого параметра на основе эндогенных физиологических показателей эксплантов. Учитывая большое значение эндогенных фитогормонов в определении тотипотентности [25], можно предположить, что морфогенетическая компетентность эксплантов и каллусов обусловлена содержанием в них эндогенных фитогормонов.

В литературе вопрос о соотношении эндогенных фитогормонов (в составе экспланта) и экзогенных фитогормонов (в составе питательной среды) как в индукции формирования каллусов, так и в регуляции путей морфогенеза *in vitro* в каллусах злаков поставлен давно [3; 23], однако исследований на эту тему выполнено немного [19; 21]. Основная причина этого – сложность и трудоемкость традиционных методов определения содержания эндогенных фитогормонов в эксплантах. Избежать этих трудностей возможно применив метод твердофазного иммуноферментного анализа (ИФА) растительных образцов [5] для предварительного анализа эксплантов.

Используя этот метод, нами на пшенице показана возможность индукции формирования пыльниковых каллусов и регуляции путей морфогенеза *in vitro* в них путем выявления для каждого сорта адекватного баланса между содержанием эндогенной ИУК в пыльниках донорных растений при инокуляции на питательную среду и концентрацией экзогенного ауксина в составе питательной среды.

Так, методом ИФА было выявлено, что ряд изученных сортов пшеницы, отнесенных к группе высокоауксиновых, содержали в пыльниках сравнительно высокое количество эндогенного ауксина ИУК: сорт Скала – 324,8±38,1; сорт Башкирская 26 – 276,9±3,7; сорт Омская 35 – 429,5±6,3 нг/г сухого веса. Индукция формирования каллусов наблюдалась у этих сортов при использовании питательной среды, содержащей синтетический ауксин 2,4-Д в сравнительно низких концентрациях – 1,0 мг/л у сорта Омская 35 и 1,0-1,5 мг/л у сортов Скала и Башкирская 26. Другие изученные сорта, отнесенные к группе низкоауксиновых, характеризовались сравнительно низким эндогенным содержанием ауксина ИУК в

пыльниками: сорт Салават Юлаев – $71,4 \pm 6,5$; сорт Жница – $59,4 \pm 10,3$; сорт Дуэт – $45,8 \pm 2,3$ нг/г сухого веса. К индукции формирования каллуса у этих сортов приводило использование питательной среды со сравнительно высокими концентрациями 2,4-Д – 1,5 мг/л у сортов Жница и Дуэт и 1,5–2,0 мг/л у сорта Салават Юлаев [26].

На примере этих же сортов пшеницы нами показана возможность регуляции путей морфогенеза в пыльниковых каллусах при культивировании на питательной среде с различной концентрацией экзогенного ауксина ИУК. Приведем в качестве примера индуцирование таких важных в биотехнологическом отношении путей морфогенеза в каллусах, как эмбриоидогенез и гемморизогенез. Выявлено, что эмбриоидогенез в каллусах высокоауксиновых сортов пшеницы индуцируется при концентрации экзогенной ИУК в 0.1 мг/л, а в каллусах низкоауксиновых сортов – при концентрации в 0.5 мг/л. К гемморизогенезу в каллусах высокоауксиновых сортов приводило использование концентрации экзогенной ИУК в 0.5 мг/л, а в каллусах низкоауксиновых сортов – в 1.5 мг/л [12].

Анализ приведенных экспериментальных данных свидетельствуют о том, что баланс между содержанием эндогенного ауксина ИУК в экспланте и концентрацией экзогенного ауксина 2,4-Д в питательной среде для индукции формирования каллуса и ИУК для индукции путей морфогенеза *in vitro* в каллусах состоит в обратной зависимости между этими показателями. На наш взгляд, определяющую роль в таком балансе играет генотип донорного растения, детерминирующий признак «уровень эндогенных гормонов в экспланте».

Взаимодействие эндогенных и экзогенных фитогормонов в культуре *in vitro* до настоящего времени остается на уровне констатации феномена. Это можно объяснить множественным действием на эксплант одного и того же гормона (например [16, 19, 20]), поэтому очень трудно связать воедино механизм действия гормона и клеточный ответ на него. Тем не менее, предложенный подход предварительного выявления для каждого сорта пшеницы адекватного баланса между содержанием эндогенных гормонов в эксплантах при инокуляции на питательную среду и концентрацией экзогенных гормонов в составе питательной среды, позволяет оптимизировать процесс биотехнологии тиражирования регенерантов на основе индукции нужного для

этого пути морфогенеза *in vitro* в каллусах (как правило, это гемморизогенез [15]). В целом, широкий спектр физиологической активности фитогормонов и достигнутые с их помощью успехи в реализации морфогенетического потенциала каллусных клеток позволяют считать именно баланс эндогенных и экзогенных фитогормонов основным фактором управления морфогенезом *in vitro*.

Таким образом, для злаков показана зависимость между фитогормональным статусом эксплантов и их способностью, как к формированию каллусов, так и к морфогенезу каллусов *in vitro*. Методологический подход, состоящий в выявлении и использовании оптимального баланса эндогенных (в составе экспланта) и экзогенных (в составе питательной среды) фитогормонов позволяет сделать процесс морфогенеза *in vitro* управляемым.

Список литературы

1. Ашапкин В.В., Кутуева Л.И., Ванюшин Б.Ф. Эпигенетическая изменчивость у растений: наследуемость, адаптивность, эволюционное значение // Физиол. раст. 2016. Т. 63. № 2. С. 191–204.
2. Батыгина Т.Б. Биология развития растений. Симфония жизни. СПб.: ДЕАН, 2014. 764 с.
3. Горбунова В.Ю., Круглова Н.Н., Абрамов С.Н. Индукция андрогенеза *in vitro* у яровой мягкой пшеницы. Баланс эндогенных и экзогенных фитогормонов // Изв. РАН. Серия биол. 2001. № 1. С. 31–36.
4. Журавлев Ю.Н., Омелько А.М. Морфогенез у растений *in vitro* // Физиол. раст. 2008. Т. 55. № 5. С. 643–664.
5. Иммуноанализ регуляторов роста в решении проблем физиологии растений, растениеводства и биотехнологии / Под ред. Г.Р. Кудояровой. Уфа: АН РБ, 2000. 223 с.
6. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Морфогенез в андроклиных каллусах злаков: цитогистологические особенности // Успехи соврем. биол. 2010. Т. 130. № 3. С. 247–257.
7. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Регенерация пшеницы *in vitro* и *ex vitro*: цитогистологические аспекты. Уфа: Гилем, 2011. 124 с.
8. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Пути морфогенеза *in vitro* клеток андроклиного каллуса пшеницы // Физиол. раст. и генетика. 2013. Т. 45. № 5. С. 382–389.
9. От микроспоры – к сорту / Батыгина Т.Б., Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю., Титова Г.Е., Сельдимирова О.А. М.: Наука, 2010. 174 с.
10. Сайб Л.Р., Карабаев М.К. Фитогормональная регуляция регенерации растений: качественная модель // Изв. АН КазССР. Серия биол. 1991. № 3. С. 15–22.

11. Сельдимилова О.А., Круглова Н.Н. Андроклиный эмбриоидогенез *in vitro* у злаков // Успехи совр. биол. 2014. Т. 134. № 5. С. 476–487.
12. Сельдимилова О.А., Круглова Н.Н. Баланс эндогенных и экзогенных гормонов и пути морфогенеза в андроклиных каллусах пшеницы *in vitro* // Изв. Уфимского НЦ РАН. 2015. № 1. С. 33–39.
13. Феномен «сиамские зародыши» у злаков *in vivo* и *in vitro*: кливажная полиэмбриогения и фасциации / Титова Г.Е., Сельдимилова О.А., Круглова Н.Н., Галин И.Р., Батыгина Т.Б. // Онтогенез. 2016. Т. 47. № 3. С. 152–169.
14. Эмбриологические основы андроклинии пшеницы / Круглова Н.Н., Батыгина Т.Б., Горбунова В.Ю., Титова Г.Е., Сельдимилова О.А. М.: Наука, 2005. 99 с.
15. Changes in distribution of cytokinins and auxins in cell during callus induction and organogenesis *in vitro* in immature embryo culture of wheat / Seldimirova O.A., Kudoyarova G.R., Kruglova N.N., Zaytsev D.Yu., Veselov S.Yu. // In Vitro Cell Dev. Biol. Plant. 2016. V. 52. № 3. P. 251–264.
16. Colebrook E.H., Thomas S.G., Phillips A.L. The role of gibberellin signalling in plant responses to abiotic stress // J. Exp. Biol. 2014. V. 217. P. 67–75.
17. Doubled haploidy in model and recalcitrant species / ed. J.M. Segui-Simarro. Lausanne: Frontiers Media, 2016. 119 p.
18. Gutierrez R.A., Shasha D.E., Coruzzi G.M. Systems biology for the virtual plant // Plant Physiol. 2005. V. 138. P. 550–554.
19. Hisano H., Matsuura T., Mori I.C. Endogenous hormone levels affect the regeneration ability of callus derived from different organs in barley // Plant Physiol. and Biochem. 2016. V. 99. P. 66–72.
20. Hormonal requirements for effective induction of microspore embryogenesis in triticale (*xTriticosecale* Wittm.) anther cultures / Zur I., Dubas E., Krzewska M., Waligorski P., Dziurka M., Janowiak F. // Plant Cell Rep. 2015. V. 34. P. 47–62.
21. Huang W.-L., Lee Ch.-H., Chen Y.-R. Levels of endogenous abscisic acid and indole-3-acetic acid influence shoot organogenesis in callus cultures of rice subjected to osmotic stress // Plant Cell Tiss. Org. Cult. 2012. V. 108. № 2. P. 257–263.
22. Ikeuchi M., Sugimoto K., Iwase A. Plant callus: mechanisms of induction and repression // Plant Cell. 2013. V. 25. Pp. 3159–3173.
23. Jimenez V.M., Bangerth F. Endogenous hormone concentrations and embryogenic callus development in wheat // Plant Cell Tiss. Org. Cult. 2001. V. 67. P. 37–46.
24. Kiviharju E., Moisander S., Laurila J. Improved green plant regeneration rates from oat anther culture and the agronomic performance of some DH lines // Plant Cell Tiss. Org. Cult. 2005. V. 81. P. 1–9.
25. Phytohormones and abiotic stress tolerance in plants / Eds Khan N.A., Nazar R., Iqbal N., Anjum N.A.. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 2012. 306 p.
26. Phytohormonal regulation of *in vitro* formation of wheat androgenic structures / Seldimirova O.A., Zaytsev D.Yu., Galin I.R., Kruglova N.N. // Научный результат. Серия физиология. 2016. Т. 2. № 1(7). С. 3–8.
27. Segui-Simarro J.M. Androgenesis Revisited // Bot. Rev. 2010. V. 76. P. 377–404.
28. Skoog F., Miller C.O. Chemical regulation of growth and organ formation in plant tissues cultured *in vitro* // Sympos. Soc. Exp. Biol. 1957. V. 11. № 2. P. 118.
29. Slesak H., Goralski G., Pawłowska H. The effect of genotype on a barley scutella culture. Histological aspects // Cent. Eur. J. Biol. 2013. V. 8. № 1. P. 30–37.
30. Sugiyama M. Historical review of research on plant cell dedifferentiation // J. Plant Research. 2015. V. 128. № 5. P. 349–359.
31. Zur I., Dubas E., Krzewska M. Current insights into hormonal regulation of microspore embryogenesis // Doubled haploidy in model and recalcitrant species. Front. Plant Sci., 2016. P. 110–109.

References

1. Ashapkin V.V., Kutueva L.I., Vanyushin B.F. Epigenetical variability in plants: heritability, adaptive, evolutionary value // Russ. J. Plant Physiol. 2016. V. 63. № 2. Pp. 191–204.
2. Batygina T.B. Developmental biology of plants. The symphony of live. S.-Pt.: DEAN, 2014. 764 с.
3. Gorbunova V.Yu., Kruglova N.N., Abramov S.N. The Induction of androgenesis *in vitro* in spring soft wheat. Balance of exogenous and endogenous phytohormones // Biol. Bull. 2001. V. 28. № 1. Pp. 25–63.
4. Zhuravlev Yu.N., Omelko A.M. Plant morphogenesis *in vitro* // Russ. J. Plant Physiol. 2008. V. 55. № 5. Pp. 643–664.
5. The immunoassay of growth regulators in addressing the problems of plant physiology, crop production and biotechnology / Ed. Kudoyarova G.R. Ufa: Acad. of Sci of Bashk. Rep., 2000. 223 p.
6. Kruglova N.N., Seldimirova O.A. Morphogenesis in androclinic calli of cereals: cyto-histological peculiarities // Uspekhi Sovrem. Biologii. 2010. V. 130. № 3. Pp. 247–257.
7. Kruglova N.N., Seldimirova O.A. Wheat regeneration *in vitro* and *ex vitro*: cyto-histological aspects. Ufa: Gilem, 2011. 124 p.
8. Kruglova N.N., Seldimirova O.A. Pathways of morphogenesis *in vitro* of wheat androclinal callus cells // Physiologia rastenii i genetika. 2013. V. 45. № 5. Pp. 382–389.
9. From microspore to variety / Batygina T.B., Kruglova N.N., Gorbunova V.Yu., Titova G.E., Seldimirova O.A. Moscow: Nauka, 2010. 174 p.
10. Saib L.R., Karabaev M.K. Phytohormonal regulation of plants: the quality model // Izvestiya AN Kazakhskoi SSR. Seriya biol. 1991. № 3. Pp. 15–22.
11. Seldimirova O.A., Kruglova N.N. Androclinic embryoidogenesis *in vitro* in cereals // Biol. Bull. Rev. 2014. V. 5. № 2. Pp. 156–165.

12. Seldimirova O.A., Kruglova N.N. Balance of endogenous and exogenous hormones and the pathways of morphogenesis *in vitro* in wheat androclonic calli // *Izvestiya Ufimskogo Nauchnogo Tsentra RAN*. 2015. № 1. Pp. 33-39.
13. The phenomenon of «siamese embryos» in cereals *in vivo* and *in vitro*: cleavage polyembryony and fasciations / Titova G.E., Seldimirova O.A., Kruglova N.N., Galin I.R., Batygina T.B. // *Russ. J. Develop. Biol.* 2016. V. 47. № 3. Pp. 122-137.
14. Embryological basis of wheat androcliny / Kruglova N.N., Batygina T.B., Gorbunova V.Yu., Titova G.E., Seldimirova O.A. Moscow: Nauka, 2005. 99 p.
15. Changes in distribution of cytokinins and auxins in cell during callus induction and organogenesis *in vitro* in immature embryo culture of wheat / Seldimirova O.A., Kudoyarova G.R., Kruglova N.N., Zaytsev D.Yu., Veselov S.Yu. // *In Vitro Cell Dev. Biol. Plant.* 2016. V. 52. № 3. P. 251-264.
16. Colebrook E.H., Thomas S.G., Phillips A.L. The role of gibberellin signalling in plant responses to abiotic stress // *J. Exp. Biol.* 2014. V. 217. P. 67-75.
17. Doubled haploidy in model and recalcitrant species / ed. J.M. Segui-Simarro. Lausanne: Frontiers Media, 2016. 119 p.
18. Gutierrez R.A., Shasha D.E., Coruzzi G.M. Systems biology for the virtual plant // *Plant Physiol.* 2005. V. 138. P. 550-554.
19. Hisano H., Matsuura T., Mori I.C. Endogenous hormone levels affect the regeneration ability of callus derived from different organs in barley // *Plant Physiol. and Biochem.* 2016. V. 99. P. 66-72.
20. Hormonal requirements for effective induction of microspore embryogenesis in triticale (*xTriticosecale* Wittm.) anther cultures / Zur I., Dubas E., Krzewska M., Waligorski P., Dziurka M., Janowiak F. // *Plant Cell Rep.* 2015. V. 34. P. 47-62.
21. Huang W.-L., Lee Ch.-H., Chen Y.-R. Levels of endogenous abscisic acid and indole-3-acetic acid influence shoot organogenesis in callus cultures of rice subjected to osmotic stress // *Plant Cell Tiss. Org. Cult.* 2012. V. 108. № 2. P. 257-263.
22. Ikeuchi M., Sugimoto K., Iwase A. Plant callus: mechanisms of induction and repression // *Plant Cell.* 2013. V. 25. Pp. 3159-3173.
23. Jimenez V.M., Bangerth F. Endogenous hormone concentrations and embryogenic callus development in wheat // *Plant Cell Tiss. Org. Cult.* 2001. V. 67. P. 37-46.
24. Kiviharju E., Moisander S., Laurila J. Improved green plant regeneration rates from oat anther culture and the agronomic performance of some DH lines // *Plant Cell Tiss. Org. Cult.* 2005. V. 81. P. 1-9.
25. Phytohormones and abiotic stress tolerance in plants / Eds Khan N.A., Nazar R., Iqbal N., Anjum N.A.. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 2012. 306 p.
26. Phytohormonal regulation of *in vitro* formation of wheat androgenic structures / Seldimirova O.A., Zaytsev D.Yu., Galin I.R., Kruglova N.N. // *Научный результат. Серия физиология.* 2016. Т. 2. № 1(7). С. 3-8.
27. Segui-Simarro J.M. Androgenesis Revisited // *Bot. Rev.* 2010. V. 76. P. 377-404.
28. Skoog F., Miller C.O. Chemical regulation of growth and organ formation in plant tissues cultured *in vitro* // *Sympos. Soc. Exp. Biol.* 1957. V. 11. № 2. P. 118.
29. Slesak H., Goralski G., Pawłowska H. The effect of genotype on a barley scutella culture. Histological aspects // *Cent. Eur. J. Biol.* 2013. V. 8. № 1. P. 30-37.
30. Sugiyama M. Historical review of research on plant cell dedifferentiation // *J. Plant Research.* 2015. V. 128. № 5. P. 349-359.
31. Zur I., Dubas E., Krzewska M. Current insights into hormonal regulation of microspore embryogenesis // Doubled haploidy in model and recalcitrant species. *Front. Plant Sci.*, 2016. P. 110-109.

Сельдимирова Оксана Александровна, ведущий научный сотрудник, кандидат биологических наук

ФГБУН Уфимский Институт биологии РАН,
проспект Октября, 69, г. Уфа, 450054, Россия
E-mail: kruglova@anrb.ru

Круглова Наталья Николаевна, заведующая лабораторией, доктор биологических наук

ФГБУН Уфимский Институт биологии РАН,
проспект Октября, 69, г. Уфа, 450054, Россия
E-mail: kruglova@anrb.ru

Зинатуллина Анна Евгеньевна, научный сотрудник, кандидат биологических наук

ФГБУН Уфимский Институт биологии РАН,
проспект Октября, 69, г. Уфа, 450054, Россия
E-mail: kruglova@anrb.ru

Seldimirova Oksana Aleksandrovna, Leader Scientific Researcher, PhD in Biology

Ufa Institute of Biology of RAS,
69 Octyabrya Ave., Ufa, 450054, Russia
E-mail: seldimirova@anrb.ru

Kruglova Natalia Nikolaevna, Head of Laboratory, Doctor of Biology, Professor

Ufa Institute of Biology of RAS,
69 Octyabrya Ave., Ufa, 450054, Russia
E-mail: kruglova@anrb.ru

Zinatullina Anna Evgenievna, Scientific Researcher, PhD in Biology

Ufa Institute of Biology of RAS,
69 Octyabrya Ave., Ufa, 450054, Russia
E-mail: kruglova@anrb.ru