



ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

<http://ecobiotech-journal.ru>

Обзор

ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ МОРФОГЕНЕЗА *IN VITRO* В АНДРОКЛИННЫХ КАЛЛУСАХ ЗЛАКОВ: ОБЗОР ПРОБЛЕМЫ

Зайцев Д.Ю., Зинатуллина А.Е.

Уфимский институт биологии Уфимского федерального
исследовательского центра РАН, Уфа
E-mail: polyembrioid@gmail.com

В статье представлен обзор литературных и собственных данных, полученных при исследовании гормональных особенностей индукции каллусогенеза в пыльниках и путей морфогенеза *in vitro* в андроклиновых (пыльничковых) каллусах хлебных злаков. Подчеркивается широкий спектр физиологической активности гормонов и достигнутые с их помощью успехи в реализации морфогенетического потенциала каллусных клеток *in vitro*. Показана зависимость между гормональным статусом пыльников и их способностью как к формированию каллусов, так и к различным путям морфогенеза каллусов *in vitro*. Методологический подход, состоящий в выявлении и использовании оптимального баланса эндогенных (в пыльнике) и экзогенных (в составе питательной среды) гормонов позволяет сделать процесс морфогенеза *in vitro* управляемым.

Ключевые слова: пыльник, каллус, морфогенез *in vitro*, фитогормоны, хлебные злаки

HORMONAL REGULATION OF MORPHOGENESIS *IN VITRO* IN ANDROCLYNAL CEREAL CALLI: THE REVIEW OF PROBLEM

Zaitsev D.Yu., Zinatullina A.E.

Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Centre
of the Russian Academy of Sciences, Ufa
E-mail: polyembrioid@gmail.com

The article presents the review of the literature and own data obtained during the investigation of hormonal characteristics of the induction of callusogenesis in anthers and pathways of morphogenesis *in vitro* in anroclynal (anther) cereal calli. Emphasizes a wide range of physiological activity of hormones and achieved with their help the successful implementation of the morphogenetic potential of callus cells *in vitro*. The dependence between hormonal status of anthers and their ability to the formation of calli as well as morphogenesis of calli *in vitro* was demonstrated. The methodological approach, consisting in identifying and using the optimal balance of endogenous (in anther) and exogenous (in nutrient medium) hormones allows to make the process of morphogenesis *in vitro* manageable.

Keywords: anther, callus, morphogenesis *in vitro*, phytohormones, cereals

Поступила в редакцию: 8.05.2019

DOI: 10.31163/2618-964X-2019-2-2-143-156

ВВЕДЕНИЕ

Современное развитие инновационных направлений биотехнологии растений требует новых фундаментальных данных о морфогенезе как в естественных условиях, так и в культуре *in vitro*. Один из наиболее перспективных экспериментальных подходов к изучению тонких особенностей морфогенеза состоит в использовании андроклиновых каллусов, полученных в культуре *in vitro* изолированных пыльников из микроспор/клеток пыльцевого зерна на основе биологического феномена андроклинии, или андрогенеза *in vitro*. Биологический феномен андроклинии состоит в переключении морфогенетической программы развития гаплоидных клеток пыльника под действием внешнего стрессового фактора с обычного гаметофитного пути, связанного с образованием пыльцевого зерна, на иной путь – спорофитный, ведущий к формированию гаплоидного растения-регенеранта. При этом клетки, по аналогии с событиями *in vivo* (обзор: Kalinowska et al., 2018), реализуют свой потенциал различными путями морфогенеза *in vitro* включая так называемый

андроклиный каллусогенез (Круглова и др., 2005; Seguí-Simarro, Nuez, 2008; Dunwell, 2010; Seguí-Simarro, 2010, 2016; Батыгина и др., 2010; Круглова, Сельдимирова, 2011, 2015; Сельдимирова, Круглова, 2013, 2014; Батыгина, 2014; Seldimirova, Kruglova, 2015; Doubled haploidy .., 2016; Круглова и др., 2017б,в; Kruglova et al., 2017; Ren et al., 2017; Круглова и др., 2018д; Круглова, Зинатуллина, 2018; Круглова, Никонов, 2018; Сартбаева и др., 2018; Круглова, 2019 и др.).

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

ПЫЛЬНИК КАК МОДЕЛЬ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ МОРФОГЕНЕЗА *IN VITRO*

Процесс развития многоклеточных организмов из одной клетки остается одной из сложнейших проблем биологии. Фундаментальность вопроса о механизмах развития биологических объектов, т.е. о явлениях, лежащих в основе клеточной дифференцировки и клеточных взаимодействиях в составе целостного организма, обуславливает огромный интерес к биологии развития. Особенно важным является установление связей между процессами, контролирующими развитие на молекулярном, клеточном и организменном уровнях (по: Батыгина, 2014).

Исследования в области морфогенеза растений приобрели в последнее время особую популярность. Это вызвано рядом причин. Во-первых, растительный морфогенез – весьма пластичный и обратимый процесс, что позволяет достаточно легко манипулировать развитием растения, изучать отдельные стадии развития независимо от других. Кроме того, активно развивающиеся в последнее время практические направления, использование достижений биотехнологии для создания новых форм растений требуют и более фундаментальных знаний и соответственно исследований в области биологии растений, в том числе изучения механизмов их развития. Однако интенсивные исследования морфогенеза растений затруднены интегральным характером морфогенетических процессов, зависимостью их от многих внутренних и внешних факторов и их взаимодействий.

Универсальность путей морфогенеза тотипотентной клетки *in vivo* и *in vitro* (рис. 1) позволяет выбрать более удобную, чем целый организм, модель для изучения закономерностей и особенностей морфогенетических процессов у растений. Пыльничек – одна из наиболее перспективных моделей для изучения основных закономерностей и путей

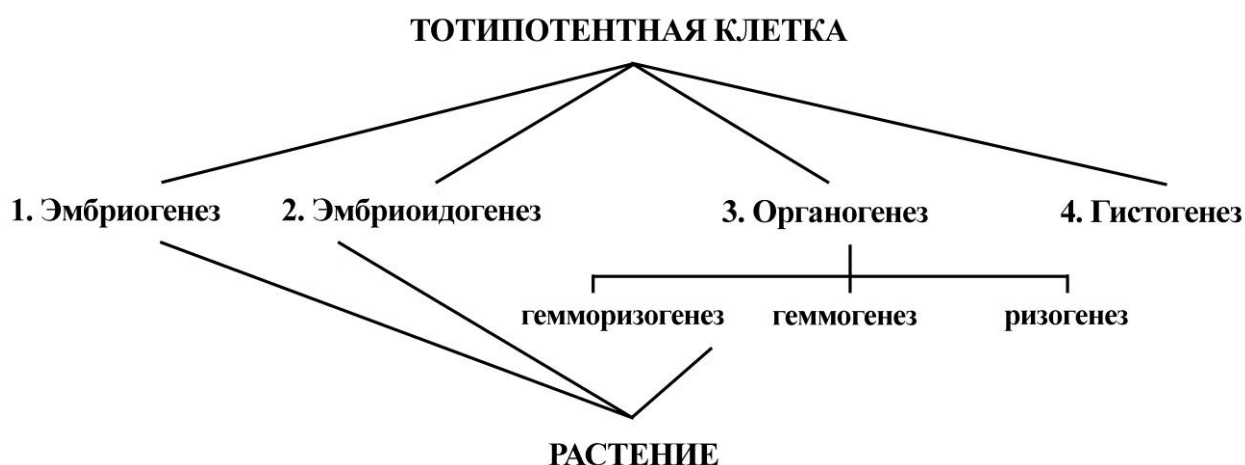


Рис. 1. Универсальность путей морфогенеза тотипотентной клетки растений в естественных условиях *in vivo* и в культуре *in vitro*. Пояснения в тексте. По: Батыгина, 1987

морфогенеза растений. Принципиально важно то, что для пыльника характерны основные морфогенетические процессы, свойственные растению в целом (например, чередование поколений). С другой стороны, несмотря на то, что пыльник – сложная интегрированная система, с методологической точки зрения это более простая модель для исследования процессов морфогенеза *in vivo* и *in vitro*, поэтому при изучении пыльника легче выявить и моделировать отдельные морфогенетические процессы и их корреляции (Батыгина, 1987; Круглова, 2002).

ФОРМИРОВАНИЕ АНДРОКЛИННЫХ КАЛЛУСОВ ИЗ КЛЕТОК ПЫЛЬНИКА ЗЛАКОВ НА ИНДУКЦИОННОЙ СРЕДЕ *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. (обзоры: Круглова, Горбунова, 1997; Ikeuchi et al., 2013; Sugiyama, 2015; Круглова и др., 2018e; Kruglova et al., 2018b), однако однозначного определения каллуса еще не предложено. В исследованиях (Круглова, Сельдимирова, 2011, 2013; Зайцев, 2011; Круглова, Дубровная, 2011; Круглова, Никонов 2012; Зайцев и др., 2011, 2013; Сельдимирова, Круглова, 2013, 2015; Seldimirova, Kruglova, 2013; Seldimirova et al., 2016a,b,c; Круглова и др., 2017a; Сельдимирова и др., 2017a,b,в; Seldimirova et al., 2017a; Галин и др., 2018; Круглова, Сельдимирова, 2018; Круглова и др., 2018a-г; 2019; Сельдимирова и др., 2018a,b,в, 2019; Kruglova et al., 2018e; Сельдимирова, 2019) авторы придерживаются 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: Круглова и др., 2018e).

Цито-гистологическими исследованиями (Круглова и др., 2005; Батыгина и др., 2010; Круглова, Сельдимирова, 2010, 2011; Зайцев, 2011; Slesak et al., 2013) установлено, что в ходе культивирования *in vitro* на индукционной среде происходит дедифференциация инициальных меристематических клеток пыльника (как правило, это сильновакуолизованные микроспоры, по периодизации: Круглова, 1999) с переходом их в статус каллусных. Этот процесс состоит в структурной перестройке исходных меристематических клеток и индукцией в них способности к последовательным делениям с итоговой пролиферацией клеток. В целом, вопрос репрограммирования инициальных клеток каллуса решается в контексте общей проблемы изменчивости генома в процессе дедифференциации и каллусообразования *in vitro* (по: Sugiyama, 2015).

Многочисленные экспериментальные данные свидетельствуют о том, что индукция формирования андроклиновых каллусов злаков в значительной степени определяется физиологическим статусом экспланта в целом и пыльника в частности в момент инокуляции *in vitro* на питательную среду, а также условиями культивирования, важнейшее среди которых – оптимальная концентрация гормонов в индукционной питательной среде (Горбунова и др., 2001; Круглова и др., 2005; Батыгина и др., 2010; Круглова, Сельдимирова, 2010, 2011, 2013; Зайцев и др., 2011; Круглова, Дубровная, 2011; Круглова, 2012; Colebrook et al., 2014; Сельдимирова, Круглова, 2015; Zur et al., 2015, 2016; Hisano et al., 2016; Seldimirova et al., 2016c; Круглова и др., 2017a; Галин и др., 2018; Круглова, Сельдимирова, 2018; Галин и др., 2019). Эти данные подтверждаются и аналогичными исследованиями двудольных (Dubas et al., 2013 и др.).

Именно под действием гормонов (главным образом, синтетического ауксина 2, 4-Д) при инициации формирования каллуса сильновакуолизованная микроспора злаков

претерпевает симметричное митотическое деление с образованием двух равных клеток (в отличие от двух неравных клеток при гаметофитной программе развития, формирующихся в результате асимметричного митоза). При этом происходит реорганизация такой микроспоры – ее девакуолизация. Каждая из клеток многократно делится митотически с формированием многоклеточной. Далее многоклеточный каллус, исходно однородный по характеристикам составляющих клеток, интенсивно наращивает массу путем многократных митотических делений клеток. Такой набравший свою «критическую массу» каллус механически разрывает оболочку микроспоры и стенку пыльника, оказываясь на поверхности пыльника (Круглова, 2002; Круглова и др., 2005; Батыгина и др., 2010). При этом происходит выделение так называемых морфогенетических очагов (Сельдимирова и др., 2011), располагающихся в толще каллуса. Именно с деятельностью клеток поверхностной меристематической зоны таких очагов связана дальнейшая реализация различных путей морфогенеза *in vitro* в каллусах (Круглова и др., 2005; Батыгина и др., 2010). Более того, сопоставление данных по иммуногистохимии эндогенных цитокининов в клетках андроклиных каллусов пшеницы с результатами их гистологического анализа на начальных стадиях развития показало, что гормоны локализуются преимущественно в клетках активно развивающихся морфогенетических очагов (Зайцев, 2011; Зайцев и др., 2011). Данные такого рода исследований получили подтверждение при аналогичных исследованиях зародышевых каллусов (Зайцев и др., 2013; Seldimirova et al., 2016). Как полагают (Круглова и др., 2018e), эндогенные гормоны в данном случае участвуют в создании позиционных сигналов для возникновения органов в определенных клеточных “нишах” каллусов.

ПУТИ МОРФОГЕНЕЗА В АНДРОКЛИННЫХ КАЛЛУСАХ ЗЛАКОВ *IN VITRO*

Выявлены различные пути морфогенеза *in vitro* в андроклиных каллусах пшеницы на регенерационной среде (рис. 2): эмбриоидогенез/подиэмбриоидогенез (формирование эмбриоида/полиэмбриоида – зародышеподобной структуры), органогенез по типам

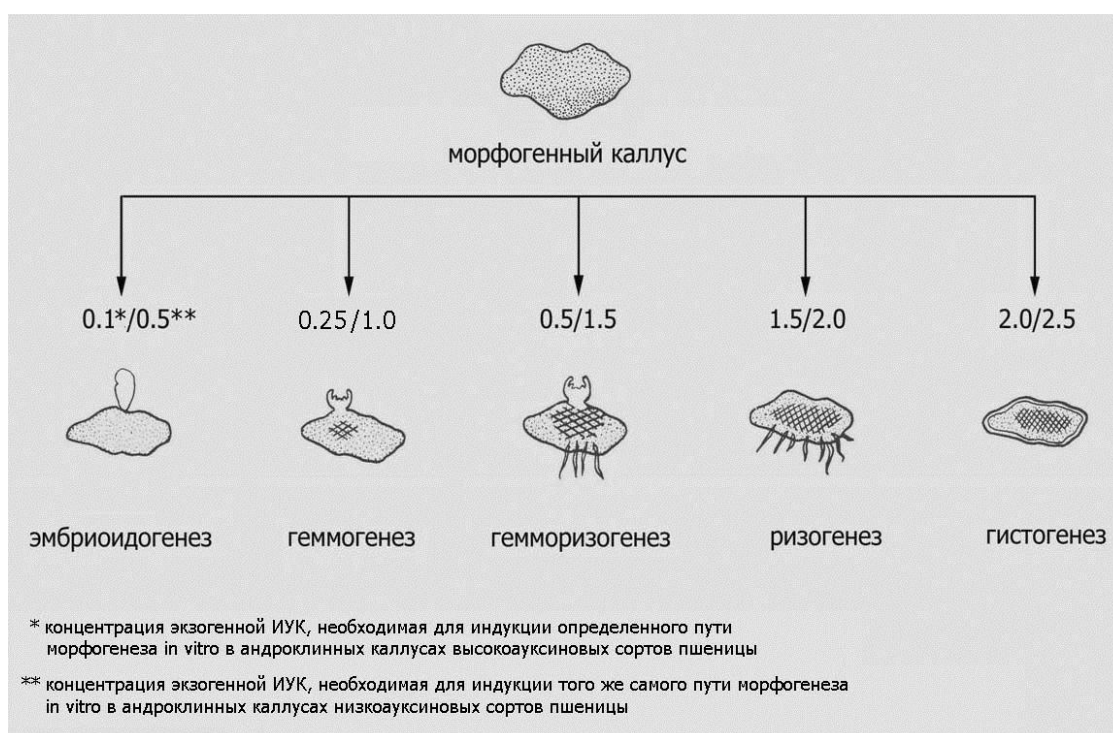


Рис. 2. Схема путей морфогенеза *in vitro* в андроклиных каллусах пшеницы. Пояснения в тексте. По: Сельдимирова, Круглова, 2015

геммогенеза (формирование почек), ризогенеза (формирование корней), гемморизогенеза (формирование и почек, и корней), а также гистогенез (формирование различных тканей).

Установлено, что к формированию андроклиных регенерантов, как и регенерантов из иных каллусов, приводят эмбриоидогенез, гемморизогенез, в ряде случаев – геммогенез после индуцирования ризогенеза в том же самом каллусе, тогда как ризогенез представляет собой «тупик» морфогенеза (Круглова и др., 2001, 2005; Круглова, Сельдиминова, 2010, 2011, 2013; Батыгина и др., 2010; Зайцев, 2011; Зайцев и др., 2011, 2013; Круглова, Сельдиминова, 2015; Сельдиминова, Круглова, 2015; обзор: Зинатуллина, 2019).

Выявлена решающая роль гормонов в индукции и регуляции путей морфогенеза *in vitro* в андроклиных каллусах злаков. Отметим, что впервые о введении гормонов (в частности, кинетина) в состав питательной среды и успешном получении эмбриоидов пыльцевого происхождения у *Datura* sp. сообщили «первооткрыватели» андроклинии S.Guha, S.Maheshwari (1964), а решающая роль гормонов в индуцировании различных путей морфогенеза *in vitro* отмечена в каллусах любого происхождения как у двудольных, как и однодольных растений (Della Rovere et al., 2013; Lee, Huang, 2013; Seldimirova et al., 2016b, 2017b; Сельдиминова и др., 2017д; Круглова, Сельдиминова, 2018; Галин и др., 2018; Круглова и др., 2018а,г-е; Круглова и др., 2019 и мн. др.).

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, оптимальным составом и оптимальной концентрацией гормонов в регенерационной среде (Круглова и др., 1999; Круглова и др., 2005; Круглова, Сельдиминова, 2010, 2011, 2013; Батыгина и др., 2010; Зайцев, 2011; Зайцев, 2011; Зайцев и др., 2011, 2013; Круглова, Сельдиминова, 2010, 2011, 2013, 2018; Круглова, Дубровная, 2011; Круглова и др., 2018а,е; Kruglova et al., 2017, 2018а,б; Seldimirova et al., 2017а; Галин и др., 2018). 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 конкретных гормонов в индукции и регуляции путей морфогенеза в андроклиных каллусах злаков *in vitro*.

Многими исследователями показана важная роль синтетического гормона ауксинового типа 2,4-Д в индукции путей морфогенеза (а именно, эмбриоидогенеза и каллусогенеза) в культуре *in vitro* пыльников злаков. Так, влияние концентрации экзогенного 2,4-Д на индукцию конкретного пути морфогенеза изучено в культуре пыльников пшеницы: пониженные концентрации этого гормона стимулировали эмбриоидогенез, тогда как повышенные – каллусогенез (Горбунова и др., 2001; Круглова и др., 2005; Батыгина и др., 2010; Сельдиминова, Круглова, 2015). В результате изучения действия 2,4-Д на культивируемые пыльники ячменя установлено, что количество образующихся каллусов увеличивалось по мере возрастания концентрации 2,4-Д в среде для индукции; однако увеличение концентрации 2,4-Д приводило к снижению веса каллусов. Исключение из среды 2,4-Д (при сохранении других гормонов) вело к отрицательной реакции на условия культивирования *in vitro* пыльников всех изученных генотипов гексаплоидной пшеницы. При сравнении сред МС и N6 на примере культивирования пыльников риса в каждую из них для получения каллусов добавляли 2,4-Д; показано, что среда N6 намного эффективнее для формирования каллусов, тогда как среда МС благоприятнее для регенерации растений из них. Установлено комплексное воздействие 2,4-Д и других гормонов на индукцию морфогенеза в культуре пыльников злаков *in vitro*. Так, при совместном применении 2,4-Д и

зеатинрибозида в культуре пыльников ячменя наблюдалось значительное увеличение образования каллуса; добавление в среду только 2,4-Д немного увеличивало частоту образования каллуса, тогда как применение только зеатинрибозида в невысоких концентрациях не влияло на этот процесс, а в высоких – подавляло образование каллуса. Увеличение количества образовавшихся эмбриоидов при совместном введении в состав среды 2,4-Д и гиббереллиновой кислоты отмечено в культуре пыльников гексаплоидной пшеницы. Активно изучается роль ауксинов в сочетании с цитокининами. Так, наиболее подходящей средой для образования каллуса при культивировании пыльников риса оказалась среда МС с добавлением НУК и кинетина (обзор: Круглова, Горбунова, 1997).

Показано, что один и тот же гормон может оказывать различное действие в культуре пыльников различных генотипов одного и того же злака. Например, АБК в низких концентрациях стимулировала образование эмбриоидов в андроклиных каллусах у одних изученных сортов пшеницы и подавляла у других (обзор: Круглова и др., 2018б).

Иммуногистохимическими методами выявлено распределение эндогенной ИУК в андроклиных полиэмбриоидах пшеницы на разных этапах их развития *in vitro* (Галин, Сельдиминова, 2019).

На примере зародышевых каллусов злаков выявлено участие цитокининов в начальных этапах эмбриогенеза *in vitro* (Галин и др., 2018), а иммуногистохимическими методами показано, что эндогенные цитокинины и ауксины локализируются преимущественно в клетках апексов формирующихся в зародышевых каллусах пшеницы почек и корней (Зайцев и др., 2013; Seldimirova et al., 2016). Данные об аналогичном исследовании андроклиных каллусов злаков в литературе не представлены.

Учитывая большое значение эндогенных гормонов на всех этапах развития растений (Schaller et al., 2015 Веселов и др., 2017 и мн. др.), в том числе в становлении плюри- и тотипотентности клеток в условиях *in vivo* (Gaillochet, Lohmann, 2015) и *in vitro* (Бутенко, 1970; Savona et al., 2012 и мн. др.), исследователи для определения оптимального гормонального состава питательной среды для индукции конкретного пути морфогенеза *in vitro* в каллусе используют эмпирический перебор широкого диапазона различных комбинаций и концентраций гормонов. В результате подбор оптимальной концентрации гормонов оказывается достаточно трудоемким и дорогостоящим. Необходим поиск надежного подхода к прогнозированию этого параметра на основе эндогенных физиологических показателей эксплантов, а именно – содержания эндогенных гормонов.

в литературе достаточно давно поставлен вопрос о роли соотношения эндогенных гормонов (в составе экспланта) и экзогенных гормонов (в составе питательной среды) как в индукции формирования каллусов, так и в регуляции путей морфогенеза *in vitro* в каллусах злаков (Горбунова и др., 2001 и др.), однако исследований на эту тему выполнено немного (Huang et al., 2012; Hisano et al., 2016). Основная причина этого – сложность и трудоемкость традиционных методов определения содержания эндогенных гормонов в эксплантах. Избежать этих трудностей возможно применив метод твердофазного иммуноферментного анализа (ИФА) растительных образцов (Иммуноанализ ..., 2000) для предварительного анализа эксплантов.

Используя этот метод, на пшенице показана возможность индукции формирования андроклиных 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 (Горбунова и др., 2001; Зайцев, 2011; Зайцев и др.,

2011; Сельдимирова, Круглова, 2015). Так, в работе (Сельдимирова, Круглова, 2015) показано, что эмбриодогенез *in vitro* в каллусах высокоауксиновых генотипов пшеницы индуцировался при концентрации экзогенной ИУК в 0.1 мг/л, в каллусах низкоауксиновых генотипов – при концентрации экзогенной ИУК в 0.5 мг/л. Геммогенез в каллусах высокоауксиновых генотипов пшеницы индуцировался при концентрации экзогенной ИУК в 0.25 мг/л, а в каллусах низкоауксиновых генотипов – при концентрации экзогенной ИУК в 1.0 мг/л. Ризогенез в каллусах высокоауксиновых генотипов пшеницы индуцировался при концентрации экзогенной ИУК в 1.5 мг/л, а в каллусах низкоауксиновых генотипов – при концентрации экзогенной ИУК в 2.0 мг/л. Гемморизогенез в каллусах высокоауксиновых генотипов пшеницы индуцировался при концентрации экзогенной ИУК в 0.5 мг/л, а в каллусах низкоауксиновых генотипов – при концентрации экзогенной ИУК в 1.5 мг/л. Гистогенез в каллусах высокоауксиновых генотипов пшеницы индуцировался при концентрации экзогенной ИУК в 2.0 мг/л, а в каллусах низкоауксиновых генотипов – при концентрации экзогенной ИУК в 2.5 мг/л (см рис 2). Полученные данные свидетельствуют о том, что концентрация экзогенного ауксина ИУК, необходимая для индукции того или иного пути морфогенеза *in vitro* в андроклинных каллусах пшеницы, была различна у изученных сортов/гибридных линий. Для индукции одного и того же пути морфогенеза в андроклинных каллусах пшеницы высокоауксиновых генотипов требуется более низкая, чем в андроклинных каллусах пшеницы низкоауксиновых генотипов, концентрация экзогенного ауксина ИУК. Такие особенности гормональной индукции путей морфогенеза *in vitro* авторы объясняют различным содержанием эндогенной ИУК в андроклинных каллусах во время их инокуляции. Как полагают исследователи, именно предварительный анализ эксплантов методом ИФА позволяет как избежать многих методических трудностей, так и ускорить получение экспериментальных данных.

Аналогичные экспериментальные данные получены при исследовании других типов каллусов и других андроклинных структур злаков (Сельдимирова, Круглова, 2014; Seldimirova, Kruglova, 2015; Титова и др., 2016; Titova et al., 2016; Kruglova et al., 2017, 2018a,b; Seldimirova et al., 2017a; Круглова и др., 2018a,e; Сельдимирова, Круглова, 2018; Галин и др., 2018, 2019). Значение гормонов выявлено и при регуляции зиготического эмбриогенеза злаков в естественных условиях *in vivo* (Сельдимирова и др., 2018e, 2019; а также обзоры: Круглова, 2019; Круглова и др., 2019a,б).

В целом, анализ литературных и собственных данных свидетельствует о принципиальной возможности регуляции путей морфогенеза *in vitro* андроклинных каллусов злаков путем подбора для каждого генотипа адекватного для индукции необходимого пути баланса между содержанием эндогенной ИУК в каллусе и концентрацией экзогенной ИУК в составе питательной среды. Такой баланс состоит в обратной зависимости между этими показателями. Определяющую роль в таком балансе играет генотип донорного растения, детерминирующий признак «уровень эндогенных гормонов в экспланте». Такой подход дает возможность регуляции путей морфогенеза *in vitro* в андроклинных каллусах злаков при культивировании на питательной среде с различной концентрацией экзогенного ауксина ИУК, а в целом оптимизировать процесс массового тиражирования андроклинных гаплоидов злаков на основе использования морфогенных каллусов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Взаимодействие эндогенных и экзогенных гормонов в культуре *in vitro* до настоящего времени остается на уровне констатации феномена. Это можно объяснить множественным действием на эксплант одного и того же гормона, поэтому очень трудно связать воедино механизм действия гормона и клеточный ответ на него. Тем не менее, предложенный подход предварительного выявления для каждого генотипа адекватного баланса между содержанием эндогенных гормонов в андроклиных каллусах при инокуляции на питательную регенерационную среду и концентрацией экзогенных гормонов в составе этой среды позволяет оптимизировать процесс биотехнологии массового получения андроклиных регенерантов на основе индукции нужного для этого пути морфогенеза *in vitro* в каллусах (как правило, это эмбриоидогенез или органогенез по типу гемморизогенеза).

В целом, широкий спектр физиологической активности гормонов и достигнутые с их помощью успехи в реализации морфогенетического потенциала каллусных клеток позволяют считать именно баланс эндогенных и экзогенных гормонов основным фактором управления путями морфогенеза *in vitro* в нужных биотехнологу направлениях. Методологический подход, состоящий в выявлении и использовании оптимального баланса эндогенных (в составе андроклиного каллуса) и экзогенных (в составе регенерационной питательной среды) гормонов позволяет сделать процесс морфогенеза *in vitro*, а это в свою очередь приводит к значительной оптимизации биотехнологических исследований злаков.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Батыгина Т.Б. Хлебное зерно: атлас. Л.: Наука. 1987. 281 с.
2. Батыгина Т.Б. Биология развития растений. Симфония жизни. СПб., 2014. 764 с.
3. Батыгина Т.Б., Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю., Титова Г.Е., Сельдиминова О.А. От микроспоры – к сорту. М.: Наука, 2010. 174 с.
4. Бутенко Р.Г. Тотипотентность растительной клетки // Культура изолированных органов, тканей и клеток растений. М.: Наука, 1970. С. 43-46.
5. Веселов Д.С., Кудоярова Г.Р., Кудрякова Н.В., Кузнецов В.В. Роль цитокининов в стресс-устойчивости растений // Физиология растений. 2017. Т. 64. № 1. С. 19–32. DOI: 10.7868/S001533031701016X
6. Галин И.Р., Зайцев Д.Ю., Сельдиминова О.А., Круглова Н.Н. Участие цитокининов в начальных этапах эмбриоидогенеза *in vitro* в зародышевых каллусах яровой мягкой пшеницы // Биомика. 2018. Т. 10. № 2. С. 141-146. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2018-17
7. Галин И.Р., Сельдиминова О.А. Распределение эндогенной ИУК в полиэмбриоидах *in vitro* у пшеницы на разных этапах развития: данные иммуногистохимического анализа // Экобиотех. 2019. Т. 2. № 1. С. 51-62. DOI: 10.31163/2618-964X-2019-2-1-63-74
8. Горбунова В.Ю., Круглова Н.Н., Абрамов С.Н. Индукция андрогенеза *in vitro* у яровой мягкой пшеницы. Баланс эндогенных и экзогенных фитогормонов // Известия РАН. Серия биол. 2001. № 1. С. 31–36.
9. Зайцев Д.Ю. Цитофизиологический анализ морфогенеза в андроклиных каллусах пшеницы *in vitro* // Известия Самарского научного центра РАН. 2011. Т. 13. № 5 (3). С.

140-142.

10. Зайцев Д.Ю., Сельдимирова О.А., Галин И.Р., Круглова Н.Н. Иммунолокализация цитокининов в клетках корней, формирующихся в каллусах пшеницы зародышевого происхождения // Известия Самарского научного центра РАН. 2013. Т. 15. № 3(5). С. 1606-1609.
11. Зайцев Д.Ю., Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н. Морфогенез в культуре андроклиных каллусов пшеницы *in vitro*: начальный этап // Известия Уфимского научного центра РАН. 2011. № 2. С. 32-35.
12. Зинатуллина А.Е. Феномен гемморизогенеза как типа органогенеза *in vitro* в биотехнологических исследованиях хлебных злаков // Экобиотех. 2019. Т. 2. № 2. С. 116-127. DOI: [10.31163/2618-964X-2019-2-2-116-127](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2019-2-2-116-127)
13. Иммуноанализ регуляторов роста в решении проблем физиологии растений, растениеводства и биотехнологии / Под ред. Г.Р. Кудояровой. Уфа: АН РБ, 2000. 223 с.
14. Круглова Н.Н. Периодизация развития пыльника злаков как методологический аспект изучения андрогенеза *in vitro* // Известия РАН. Серия биол. 1999. № 3. С. 275-281.
15. Круглова Н.Н. Микроспора злаков как модельная система для изучения путей морфогенеза: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2002. 48 с.
16. Круглова Н.Н. Оптимизация биотехнологии получения растений пшеницы в культуре *in vitro* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2012. № 3. С. 57-61.
17. Круглова Н.Н. Органогенез злаков на ранних этапах онтогенеза *in vivo* как структурная основа экспериментальных исследований *in vitro* // Экобиотех. 2019. Т. 2. № 1. С. 36-50. DOI: [10.31163/2618-964X-2019-2-1-36-50](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2019-2-1-36-50)
18. Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю., Абрамов С.Н., Сельдимирова О.А. Андрогенные эмбриониды и каллусы пшеницы: данные сканирующей электронной микроскопии // Известия РАН. Серия биол. 2001. № 2. С. 191-197.
19. Круглова Н.Н., Батыгина Т.Б., Горбунова В.Ю., Титова Г.Е., Сельдимирова О.А. Эмбриологические основы андроклинии пшеницы. М.: Наука, 2005. 99 с.
20. Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю. Каллусогенез как путь морфогенеза в культуре изолированных пыльников злаков // Успехи современной биологии. 1997. Т. 117. Вып. 1. С. 83-94.
21. Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю., Куксо П.А. Морфогенез в культуре изолированных пыльников: роль фитогормонов // Успехи современной биологии. 1999. Т. 119. Вып. 6. С. 567-577.
22. Круглова Н.Н., Дубровная О.В. Морфогенез андроклиных каллусов злаков *in vitro* // Физиология и биохимия культурных растений. 2011. Т. 43. № 1. С. 15-25.
23. Круглова Н.Н., Зинатуллина А.Е. Системный подход к органогенезу пыльника *in vivo* как методологическая основа экспериментальных исследований *in vitro* (на примере злаковых и бобовых) // Экобиотех. 2018. Т. 1. № 3. С. 143-160. DOI: [10.31163/2618-964X-2018-1-3-143-160](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2018-1-3-143-160)
24. Круглова Н.Н., Никонов В.И. Оценка экспланта для биотехнологических разработок в целях адаптационной селекции яровой мягкой пшеницы в засушливых условиях Южного Урала // Известия Уфимского научного центра РАН. 2012. № 3. С. 15-18.
25. Круглова Н.Н., Никонов В.И. Морфометрический критерий оптимальной стадии развития пыльника при биотехнологических исследованиях яровой мягкой пшеницы // Вестник Башкирского государственного аграрного университета. 2018. № 4 (48). С. 34-39. DOI: [10.31563/1684-7628-2018-48-4-34-39](https://doi.org/10.31563/1684-7628-2018-48-4-34-39)

26. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Морфогенез в андроклиных каллусах злаков: цитогистологические особенности // Успехи современной биологии. 2010. Т. 130. № 3. С. 247–257.
27. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Регенерация пшеницы *in vitro* и *ex vitro*: цитогистологические аспекты. Уфа: Гилем, 2011. 124 с.
28. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Пути морфогенеза *in vitro* клеток андроклиного каллуса пшеницы // Физиология растений и генетика. 2013. Т. 45. № 5. С. 382–389.
29. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Сравнительная оценка частоты образования андроклиных эмбриоидов у родительских сортов, гибридов F1 и дигаплоидных линий гибридов F1 яровой мягкой пшеницы // Пермский аграрный вестник. 2015. № 2(10). С. 66-71.
30. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Потенциально морфогенный каллус пшеницы в культуре *in vitro* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2018. № 2. С. 61-65. DOI: [10.31040/2222-8349-2018-0-2-61-65](https://doi.org/10.31040/2222-8349-2018-0-2-61-65)
31. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Веселов Д.С. К вопросу об участии ауксинов в индукции и регуляции морфогенеза в модельной каллусной системе *in vitro* (на примере злаков) // Биомика. 2017а. Т. 9. № 4. С. 289-297.
32. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зайцев Д.Ю., Галин И.Р., Зинатуллина А.Е., Анохина Н.С. Развитие андроклиных регенерантов пшеницы в лабораторных условиях *in vitro* и *ex vitro* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2017б. № 3. С. 21-25.
33. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зайцев Д.Ю., Галин И.Р., Зинатуллина А.Е., Анохина Н.С. Развитие андроклиных регенерантов пшеницы в полевых условиях *in vivo* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2017в. № 3. С. 26-30.
34. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. Каллус *in vitro* как модельная система для исследования стресс-устойчивости растений к абиотическим факторам (на примере злаков) // Успехи современной биологии. 2018а. Т. 138. № 3. С. 283-293. DOI: [10.7868/S0042132418030067](https://doi.org/10.7868/S0042132418030067)
35. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. Гистологический статус зародыша пшеницы в стадии органогенеза *in vivo*, оптимальной для получения морфогенного каллуса *in vitro* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2019. № 1. С. 25-29. DOI: [10.31040/2222-8349-2019-0-1-25-29](https://doi.org/10.31040/2222-8349-2019-0-1-25-29)
36. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. Структурные особенности и гормональная регуляция зиготического эмбриогенеза злаков // Успехи современной биологии. 2019б. Т. 139. № 4. В печати.
37. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е., Веселов Д.С. Абсцизовая кислота в системах культуры *in vitro* эксплантов // Известия Уфимского научного центра РАН. 2018б. № 2. С. 55-60. DOI: [10.31040/2222-8349-2018-0-2-55-60](https://doi.org/10.31040/2222-8349-2018-0-2-55-60)
38. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е., Веселов Д.С. Критическая стадия автономности зародыша пшеницы *in planta* // Биомика. 2018в. Т. 10. № 1. С. 1-6. DOI: [10.31301/2221-6197.bmcs.2018-1](https://doi.org/10.31301/2221-6197.bmcs.2018-1)
39. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е., Веселов Д.С. Участие абсцизовой кислоты в стимулировании соматического эмбриогенеза растений *in vitro* // Успехи современной биологии. 2018г. Т. 138. № 5. С. 516-528. DOI: [10.7868/S0042132418050083](https://doi.org/10.7868/S0042132418050083)
40. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е., Никонов В.И. Выявление

- относительной автономности *in planta* зиготических зародышей яровой мягкой пшеницы для оптимизации биотехнологических исследований // Известия Уфимского научного центра РАН. 2018д. № 3. С. 28-33. DOI: [10.31040/2222-8349-2018-0-3-28-33](https://doi.org/10.31040/2222-8349-2018-0-3-28-33)
41. Круглова Н.Н., Титова Г.Е., Сельдимирова О.А. Каллусогенез как путь морфогенеза *in vitro* у злаков // Онтогенез. 2018е. Т. 49. № 5. С. 273-288. DOI: [10.1134/S0475145018050038](https://doi.org/10.1134/S0475145018050038)
 42. Сартбаева И.А., Усенбеков Б.Н., Рысбекова А.Б. и др. Получение дигаплоидных линий для селекции глютинозного риса // Биотехнология. 2018. Т. 34. № 2. С. 26-36. DOI: [10.21519/0234-2758-2018-34-2-26-36](https://doi.org/10.21519/0234-2758-2018-34-2-26-36)
 43. 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](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2019-2-1-51-62)
 44. Сельдимирова О.А., Безрукова М.В., Галин И.Р., Лубянова А.Р., Шакирова Ф.М., Круглова Н.Н. Влияние 24-эпибрассинолида на формирование, ростовые показатели и регенерационную способность каллусов *in vitro* контрастных по засухоустойчивости сортов пшеницы // Физиология растений. 2017а. Т. 64. № 6. С. 461-472. DOI: [10.1134/S1021443717060085](https://doi.org/10.1134/S1021443717060085)
 45. Сельдимирова О.А., Галин И.Р., Круглова Н.Н., Веселов Д.С. Распределение ИУК и АБК в развивающихся зародышах пшеницы *in vivo* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2017б. № 3 (I). С. 114-118.
 46. Сельдимирова О.А., Галин И.Р., Круглова Н.Н., Веселов Д.С. Эмбриоидогенная способность каллусов пшеницы и ячменя *in vitro* определяется балансом содержания эндогенных фитогормонов // Биомика. 2018а. Т. 10. № 4. С. 381-386. DOI: [10.31301/2221-6197.bmcs.2018-49](https://doi.org/10.31301/2221-6197.bmcs.2018-49)
 47. Сельдимирова О.А., Галин И.Р., Кудоярова Г.Р., Круглова Н.Н., Веселов Д.С. Влияние АБК на созревание зародышей ячменя *in vivo*: результаты изучения дефицитного по АБК мутанта // Экобиотех. 2018б. Т. 1. № 4. С. 177-185. DOI: [10.31163/2618-964X-2018-1-4-177-185](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2018-1-4-177-185)
 48. Сельдимирова О.А., Катасонова А.А., Круглова Н.Н. Формирование морфогенетического очага как начальный этап морфогенеза *in vitro* в каллусах различного происхождения у пшеницы // Физиология и биохимия культурных растений. 2011. Т. 43. № 4. С. 297–306.
 49. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н. Особенности начальных этапов эмбриоидогенеза *in vitro* в каллусах различного происхождения // Известия РАН. Серия биологическая. 2013. № 5. С. 565-573. DOI: [10.7868/S0002332913050159](https://doi.org/10.7868/S0002332913050159)
 50. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н. Андроклиновый эмбриоидогенез *in vitro* злаков // Успехи современной биологии. 2014. Т. 134. № 5. С. 476–487.
 51. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н. Баланс эндогенных и экзогенных гормонов и пути морфогенеза в андроклиновых каллусах пшеницы *in vitro* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2015. № 1. С. 33-39.
 52. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н., Веселов Д.С., Яновская А.А. Оптимизация состава питательной среды для индукции каллусообразования у ячменя сорта Septoe и его АБК-дефицитного мутанта AZ34 // Биомика. 2017в. Т. 9. № 4. С. 298-303.
 53. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н., Галин И.Р., Веселов Д.С. Сравнительная оценка уровня ИУК, АБК и цитокининов в эмбриогенезе *in vivo* ячменя сорта Septoe и его АБК-дефицитного мутанта AZ34 // Экобиотех. 2018е. Т. 1. № 3. С. 134-142.

[DOI: 10.31163/2618-964X-2018-1-3-134-142](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2018-1-3-134-142)

54. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н., Никонов В.И. Оценка коллекции генотипов яровой мягкой пшеницы по отзывчивости эксплантов на условия культуры *in vitro* как биотехнологического приёма // Экобиотех. 2018в. Т. 1. № 2. С. 71-79. [DOI: 10.31163/2618-964X-2018-1-2-71-79](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2018-1-2-71-79)
55. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н., Титова Г.Е., Батыгина Т.Б. Сравнительный ультраструктурный анализ формирующихся микроспориальных эмбриоидов *in vitro* и зиготических зародышей *in vivo* пшеницы как основа понимания цитофизиологических аспектов их развития // Онтогенез. 2017д. Т. 48. № 3. С. 220-233. [DOI: 10.7868/S0475145017030119](https://doi.org/10.7868/S0475145017030119)
56. Сельдимирова О.А., Кудоярова Г.Р., Круглова Н.Н., Галин И.Р., Веселов Д.С. Способность к соматическому эмбриогенезу *in vitro* в каллусах пшеницы и ячменя определяется балансом содержания в них ИУК и АБК // Онтогенез. 2019. Т. 50. № 3. С. 181-193. [DOI: 10.1134/S0475145019030054](https://doi.org/10.1134/S0475145019030054)
57. Титова Г.Е., Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н., Галин И.Р., Батыгина Т.Б. Феномен «сиамские зародыши» у злаков *in vivo* и *in vitro*: кливажная полиэмбриогения и фасциации // Онтогенез. 2016. Т. 47. № 3. С. 152–169. [DOI: 10.7868/S047514501603006X](https://doi.org/10.7868/S047514501603006X)
58. 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. [DOI: 10.1242/jeb.089938](https://doi.org/10.1242/jeb.089938)
59. Della Rovere F., Fattorini L., D'Angeli S., Velocchia A., Falasca G., Altamura M.M. Auxin and cytokinin control formation of the quiescent centre in the adventitious root apex of *Arabidopsis* // Annals of Botany. 2013. V. 112. P. 1395-1407. [DOI: 10.1093/aob/mct215](https://doi.org/10.1093/aob/mct215)
60. Doubled haploidy in model and recalcitrant species / ed. J.M. Segui-Simarro. Lausanne: Frontiers Media, 2016. 119 p. [DOI: 10.3389/978-2-88919-783-5](https://doi.org/10.3389/978-2-88919-783-5)
61. Dubas E., Janowiak F., Krzewska M., Hura T., Zur I. Endogenous ABA concentration and cytoplasmic membrane fluidity in microspores of oilseed rape (*Brassica napus* L.) genotypes differing in responsiveness to androgenesis induction // Plant Cell Rep. 2013. V. 32. P. 1465-1475. [DOI: 10.1007/s00299-013-1458-6](https://doi.org/10.1007/s00299-013-1458-6)
62. Dunwell J.M. Haploids in flowering plants: origins and exploitation // Plant Biotechnology Journal. 2010. V. 8. P. 377-424. [DOI: 10.1111/j.1467-7652.2009.00498.x](https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2009.00498.x)
63. Gailloch Ch., Lohmann J.U. The never-ending story: from pluripotency to plant developmental plasticity // Development. 2015. V. 142. P. 2237-2249. [DOI: 10.1242/dev.117614](https://doi.org/10.1242/dev.117614)
64. Guha S., Maheshwari S. *In vitro* production of embryos from anther of *Datura* // Nature. 1964. V. 204. № 4957. P. 497. [DOI: 10.1038/204497a0](https://doi.org/10.1038/204497a0)
65. Hisano H., Matsuura T., Mori I.C. Endogenous hormone levels affect the regeneration ability of callus derived from different organs in barley // Plant Physiol. Biochem. 2016. V. 99. P. 66–72. [DOI: 10.1016/j.plaphy.2015.12.005](https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2015.12.005)
66. 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. P. 257–263. [DOI: 10.1007/s11240-011-0038-0](https://doi.org/10.1007/s11240-011-0038-0)
67. Ikeuchi M., Sugimoto K., Iwase A. Plant callus: mechanisms of induction and repression // Plant Cell. 2013. V. 25. P. 3159–3173. [DOI: 10.1105/tpc.113.116053](https://doi.org/10.1105/tpc.113.116053)
68. Kalinowska K., Chamas S., Unkel K., Demidov D., Lermontova I., Dresselhaus Th., Kumlehn J., Dunemann F., Houben A. State-of-the-art and novel development of *in vivo* haploid technologies // Theor. Appl. Genetics. 2018. Publ. online. [DOI: 10.1007/s00122-018-](https://doi.org/10.1007/s00122-018-)

3261-9

69. Kruglova N.N., Seldimirova O.A., Zinatullina A.E. Morphogenic microspore as a initial cell of androgenesis *in vitro*: the review of problem // Научный результат. Серия физиология. 2017. Т. 3. № 1. С. 3-7.
70. Kruglova N.N., Seldimirova O.A., Zinatullina A.E. In Vitro Callus as a Model System for the Study of Plant stress-Resistance to Abiotic Factors (on the Example of Cereals) // Biol. Bull. Rev. 2018a. V. 8. P. 518-526. DOI: [10.1134/S2079086418060063](https://doi.org/10.1134/S2079086418060063)
71. Kruglova N.N., Titova G.E., Seldimirova O.A. Callusogenesis as an *in vitro* Morphogenesis Pathway in Cereals // Russ. Journ. Develop. Biol. 2018b. V. 49. P. 245-259. DOI: [10.1134/S106236041805003X](https://doi.org/10.1134/S106236041805003X)
72. Lee Sh.-T., Huang W.-L. Cytokinin, auxin, and abscisic acid affects sucrose metabolism conduce to *de novo* shoot organogenesis in rice (*Oryza sativa* L.) callus // Bot. Stud. 2013. V. 54: 5. DOI: [10.1186/1999-3110-54-5](https://doi.org/10.1186/1999-3110-54-5)
73. Ren J., Wu P., Trampe B., Tian X. Novel technologies in doubled haploid line development // Plant Biotechnology Journ. 2017. V. 15(11). DOI: [10.1111/pbi.12805](https://doi.org/10.1111/pbi.12805)
74. Savona M., Mattioli R., Nigro S., Falasca G., Rovere F.D., Costantino P., De Vries S., Ruffoni B., Trovato M., Altamura M.M. Two *SERK* genes are markers of pluripotency in *Cyclamen persicum* Mill. // J. Exp. Bot. 2012. V. 63. P. 471-488. DOI: [10.1093/jxb/err295](https://doi.org/10.1093/jxb/err295)
75. Schaller G.E., Bishopp A., Kieberc J.J. The Yin-Yang of Hormones: Cytokinin and Auxin Interactions in Plant Development // Plant Cell. 2015. V. 27. P. 44–63. DOI: [10.1105/tpc.114.133595](https://doi.org/10.1105/tpc.114.133595)
76. Segui-Simarro J.M. Androgenesis revisited // Bot. Rev. 2010. V. 76. P. 377-404. DOI: [10.1007/s12229-010-9056-6](https://doi.org/10.1007/s12229-010-9056-6)
77. Segui-Simarro J.M. Doubled haploidy in model and recalcitrant species // Frontiers in Plant Science. 2016. 6: 1175 DOI: [10.3389/fpls.2015.01175](https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01175)
78. Segui-Simarro J.M., Nuez F. How microspores transform into haploid embryos: changes associated with embryogenesis induction and microspore-derived embryogenesis // Physiol. Plant. 2008. V. 134. P. 1–12. DOI: [10.1111/j.1399-3054.2008.01113.x](https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2008.01113.x)
79. Seldimirova O.A., Bezrukova M.V., Galin I.R., Lubyanova A.R., Shakirova F.M., Kruglova N.N. 24-Epibrassinolide Effect on *in vitro* Callus Tissue formation, Growth, and Regeneration in Wheat Varieties with Contrasting Drought Resistance // Russ. J. Plant Physiol. 2017a. V. 64. P. 919-929. DOI: [10.1134/S1021443717060085](https://doi.org/10.1134/S1021443717060085)
80. Seldimirova O.A., Kruglova N.N. Properties of the initial stages of embryoidogenesis *in vitro* in wheat calli of various origin // Biol. Bull. 2013. V. 40. P. 447–454. DOI: [10.1134/S1062359013050154](https://doi.org/10.1134/S1062359013050154)
81. Seldimirova O.A., Kruglova N.N. Androclinic embryoidogenesis *in vitro* in cereals // Biol. Bull. Rev. 2015. V. 5. P. 156-165. DOI: [10.1134/S2079086415020073](https://doi.org/10.1134/S2079086415020073)
82. Seldimirova O.A., Kruglova N.N., Titova G.E., Batygina T.B. Comparative ultrastructural analysis of the *in vitro* microspore embryoids and *in vivo* zygotic embryos of wheat as a basis for understanding of cytophysiological aspects of their development // Russ. J. Develop. Biol. 2017b. V. 48. P. 185–197. DOI: [10.1134/S1062360417030109](https://doi.org/10.1134/S1062360417030109)
83. Seldimirova O.A., Kudoyarova G.R., Kruglova N.N., Zaytsev D.Yu., Veselov S.Yu. Changes in distribution of zeatin and indolil-3-acetic acid in cells during callus induction and organogenesis *in vitro* in immature embryo culture of wheat // *In Vitro Cellular and Developmental Biology – Plant*. 2016a. V. 52. P. 251-264. DOI: [10.1007/s11627-016-9767-4](https://doi.org/10.1007/s11627-016-9767-4)
84. Seldimirova O.A., Titova G.E., Kruglova N.N. A complex morpho-histological approach to

- the *in vitro* study of morphogenic structures in a wheat anther culture // Biol. Bull. 2016b. V. 43. P. 121–126. DOI: [10.1134/S1062359016020084](https://doi.org/10.1134/S1062359016020084)
85. Seldimirova O.A., Zaytsev D.Yu., Galin I.R., Kruglova N.N. Phytohormonal regulation of *in vitro* formation of wheat androgenic structures // Научный результат. Серия физиология. 2016с. Т. 2. № 1(7). С. 3-8. DOI: [10.18413/2409-0298-2016-2-1-3-8](https://doi.org/10.18413/2409-0298-2016-2-1-3-8)
86. Slesak H., Goralski G., Pawłowska H. The effect of genotype on a barley scutella culture. Histological aspects // Cent. Eur. J. Biol. 2013. V. 8. P. 30–37. DOI: [10.2478/s11535-012-0113-5](https://doi.org/10.2478/s11535-012-0113-5)
87. Sugiyama M. Historical review of research on plant cell dedifferentiation // J. Plant Research. 2015. V. 128. P. 349–359. DOI: [10.1007/s10265-015-0706-y](https://doi.org/10.1007/s10265-015-0706-y)
88. Titova G.E., Seldimirova O.A., Kruglova N.N., Galin I.R., Batygina T.B. Phenomenon of “Siamese embryos” in cereals *in vivo* and *in vitro*: Cleavage polyembryony and fasciations // Russ. J. Develop. Biol. 2016. V. 47. P. 122-137. DOI: [10.1134/S10623604160300x61](https://doi.org/10.1134/S10623604160300x61)
89. 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. 6:424. DOI: [10.3389/fpls.2015.00424](https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00424)
90. Zur I., Dubas E., Krzewska M., Waligorski P., Dziurka M., Janowiak F. Hormonal requirements for effective induction of microspore embryogenesis in triticale (xTriticosecale Wittm.) anther cultures // Plant Cell Rep. 2015. V. 34. P. 47–62. DOI: [10.1007/s00299-014-1686-4](https://doi.org/10.1007/s00299-014-1686-4)