



## ВЛИЯНИЕ ИНГИБИТОРОВ СИНТЕЗА АБК И ТРАНСПОРТА АУКСИНОВ НА МОРФОГЕНЕЗ В КУЛЬТУРЕ *IN VITRO* И АКТИВНОСТЬ ПЕРОКСИДАЗ У ДЕФИЦИТНОГО ПО АБК МУТАНТА ЯЧМЕНЯ И ЕГО ИСХОДНОГО ГЕНОТИПА

Сельдимирова О.А., Кудоярова Г.Р., Галин И.Р., Веселов Д.С., Круглова Н.Н.

Уфимский Институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН,  
Россия, 450054, Уфа, пр. Октября, 69, E-mail: [o\\_seldimirova@mail.ru](mailto:o_seldimirova@mail.ru)

### Резюме

В работе изложены результаты исследования влияния АБК на распределение ауксинов и морфогенез *in vitro* у дефицитного по АБК мутанта ячменя AZ34 и его родительского генотипа Steptoe. Изучено наличие связи между влиянием АБК на морфогенез *in vitro* и транспортом ауксинов, а также роль пероксидаз в действии АБК на морфогенез *in vitro*. Выявлено, что в каллусах мутанта AZ34 на фоне пониженной способности к синтезу АБК наблюдается снижение активности пероксидаз, что приводит, в том числе, к задержке развития эмбриоидов. Высказано предположение, что АБК участвует в реализации процессов, связанных с транспортом ауксинов, однако дано заключение, что механизм действия АБК на морфогенез *in vitro* более сложен. Сделан вывод о необходимости АБК для нормального протекания процессов морфогенеза *in vitro*, в том числе и эмбриоидогенеза.

**Ключевые слова:** ячмень, АБК, ауксины, пероксидазы, морфогенез *in vitro*

**Цитирование:** Сельдимирова О.А., Кудоярова Г.Р., Галин И.Р., Веселов Д.С., Круглова Н.Н. Влияние ингибиторов синтеза АБК и транспорта ауксинов на морфогенез в культуре *in vitro* и активность пероксидаз у дефицитного по АБК мутанта ячменя и его исходного генотипа // Биомика. 2019. Т.11(4). С. 386-393.  
DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2019-30

© Автор(ы)

## INFLUENCE OF INHIBITORS OF ABA SYNTHESIS AND AUXIN TRANSPORT ON THE MORPHOGENESIS IN CULTURE *IN VITRO* AND PEROXIDASES ACTIVITY IN ABA DEFICIENT BARLEY MUTANT AND ITS PARENTAL GENOTYPE

Seldimirova O.A., Kudoyarova G.R., Galin I.R., Veselov D.S., Kruglova N.N.

Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Research Centre, RAS, Russia, 450054, Ufa, Prospekt Oktyabrya, 69, \*E-mail:  
[o\\_seldimirova@mail.ru](mailto:o_seldimirova@mail.ru)

### Resume

The paper presents the results of the study of the effect of ABA on distribution of auxins and morphogenesis *in vitro* in ABA deficient barley mutant AZ34 and its parental genotype Steptoe. The linkage between the effect of ABA on morphogenesis *in vitro* and auxin transport as well as the role of peroxidases in the action of ABA on morphogenesis *in vitro* was studied. It was established that reduced level of ABA in the callus of Az34 mutant was accompanied by a decline in activity of peroxidases resulting, *inter alia*, in a delay in the embryoid development. ABA is suggested to participate in the implementation of the processes coupled with auxin transport although it is concluded that mechanism of ABA action on morphogenesis *in vitro* is more complicated. We conclude that ABA is necessary for normal passage of morphogenesis *in vitro*, including embryoidogenesis.

**Keywords:** barley, ABA, auxins, peroxidases, morphogenesis *in vitro*

**Citation:** Seldimirova O.A., Kudoyarova G.R., Galin I.R., Veselov D.S., Kruglova N.N. Influence of inhibitors of ABA synthesis and auxin transport on the morphogenesis in culture *in vitro* and peroxidases activity in ABA deficient barley mutant and its parental genotype. *Biomics*. 2019. V.11(4). P. 386-393. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2019-34

© The Author(s)

### Введение

Зависимость морфогенеза *in vitro* от концентрации фитогормонов ауксинов и цитокининов в питательной среде, а также их соотношения была показана еще в пионерных работах Скуга и Миллера [Skoog, Miller, 1957].

В экспериментах *in vitro* также была выявлена способность фитогормона АБК влиять на процессы морфогенеза (см. например, [Tretyakova et al., 2019]). Сравнение морфогенеза *in vitro* у дефицитного по АБК мутанта ячменя AZ34 и его исходного генотипа Steptoe выявило факт образования морфогенного каллуса у Steptoe и неморфогенного – у AZ34 без введения в питательную среду АБК, а также способность к формированию морфогенного каллуса у AZ34 под влиянием введения в среду АБК, что подтверждает участие этого фитогормона в морфогенезе *in vitro* [Сельдимирова и др. (Seldimirova et al.), 2019]. В этих же экспериментах была выявлена связь уровня АБК с ауксинами: повышенное содержание ИУК у AZ34, а также снижение ее концентрации у Steptoe и у AZ34 под влиянием экзогенной АБК. Было высказано предположение, что действие АБК на морфогенез *in vitro* обусловлено ее влиянием на уровень ауксинов. Данная работа является продолжением исследований роли АБК и ее влияния на распределение ауксинов и морфогенез *in vitro* у дефицитного по АБК мутанта ячменя AZ34 и его родительского генотипа Steptoe. Изучено влияние на процесс морфогенеза *in vitro* не только экзогенной АБК, но и ингибитора синтеза эндогенной АБК – флуридона. Поскольку некоторые исследователи связывают действие АБК с ингибированием транспорта ауксинов [Yao et al., 2015], было также изучено влияние на процессы морфогенеза *in vitro* ингибиторов транспорта ауксинов – N-1-нафтилфталамовой кислоты и ортованадата натрия, являющегося ингибитором ABC транспортеров (ATP Binding Cassette), связанных с функционированием АТФаз и участвующих в транспорте ауксинов [Cho, Cho, 2013]. Наконец, в работе предпринята попытка выявить участие перекиси водорода и пероксидаз в процессе морфогенеза *in vitro* и связь активности последних с гормонами. Основная цель работы состояла в проверке гипотезы о связи влияния АБК на морфогенез *in vitro* с транспортом ауксинов и выявлением предполагаемой роли пероксидаз в действии АБК на пути морфогенеза *in vitro*.

### Материалы и методы

Объектом исследования послужили растения ячменя сорта Steptoe и его АБК-дефицитного мутанта AZ34. Донорные растения выращивали в полевых условиях научного стационара Уфимского Института биологии УФИЦ РАН (Уфимский район).

Базовая среда (контроль) для получения каллусов содержала макро-, микросоли и витамины по прописи Мурасиге-Скуга [Murashige, Skoog, 1962], а также 100 мг/л мио-инозита, 30 г/л сахарозы, 100 мг/л гидролизата

альбумина, 2 мг/л глицина, 10 г/л агара, 2,0 мг/л 2,4-Д, 0,5 мг/л 6-БАП и 12,5 мг/л  $\text{CuSO}_4 \cdot 12\text{H}_2\text{O}$  [Сельдимирова и др. (Seldimirova et al.), 2017, 2019]. Перед автоклавированием pH среды доводили до 5.7. Для изучения влияния экзогенной АБК, N-1-нафтилфталамовой кислоты (НФК), ортованадата натрия (далее – ванадата) и флуридона на морфогенез *in vitro* использовали варианты питательных сред: (1) базовая среда + АБК в концентрации 0,5 мг/л, (2) базовая среда + НФК в концентрации 29 мг/л, (3) базовая среда + флуридон в концентрации 100 мг/л, (4) базовая среда + ванадат в концентрации 18,5 мг/л. Все каллусы инкубировали в течение 5 недель в темноте, при 26°C.

Присутствие перекиси водорода оценивали по интенсивности окрашивания клеток каллусов раствором 3,3-диаминобензидина (ДАБ) в концентрации 1 мг/мл, приготовленным на 0,05 М фосфатном буфере (pH 6,2). Для оценки активности пероксидаз реакцию окрашивания индуцировали добавлением к 100 мл указанного раствора 25 мкл перекиси водорода [Трошина (Troshina), 2007]. В обоих вариантах каллусы выдерживали в растворе красителя течение 1 ч под вакуумом, затем в течение 3 ч при условиях стандартного давления при комнатной температуре. После окрашивания каллусы фиксировали в реактиве Чемберлена и готовили постоянные препараты согласно [Круглова и др. (Kruglova et al.), 2013]. Препараты анализировали с использованием светового микроскопа Axio Imager.A1 light microscope (Carl Zeiss, Germany), оснащенного объективом EC Plan-NEOFLURAL 10×/0,3, и фотографировали с использованием цифровой камеры AxioCam MRc5 с программным обеспечением Axio Vision 4.7 (Carl Zeiss, Germany).

### Результаты и обсуждение

#### *Гистохимическое окрашивание с помощью ДАБ*

Известно, что гормоны растений взаимодействуют с активными формами кислорода в процессах регуляции роста и развития растений *in planta* [Xia et al., 2015]. Поэтому вызывает интерес оценка уровня перекиси водорода в тканях растений в процессе морфогенеза *in vitro*. Однако наша попытка выявить эндогенную перекись водорода в каллусах обоих генотипов ячменя только с помощью красителя ДАБ оказалась неудачной. Очевидно, в каллусных тканях поддерживался низкий уровень эндогенной перекиси водорода, что, вероятно, достигалось за счет активности пероксидаз.

Добавление же к раствору ДАБ экзогенной перекиси водорода для гистохимического выявления пероксидаз выявило высокий уровень активности этих ферментов в клетках меристематических зон каллусов (инициалей различных путей морфогенеза *in vitro*), а также в меристематических клетках апексов побегов и корней (рис. 1–6). Эти результаты соответствуют

данным о важной роли пероксидаз в поддержании меристематической активности клеток за счет инактивации перекиси водорода, индуцирующей процессы дифференциации [Tsukagoshi et al., 2010]. Кроме того, окрашивание с помощью ДАБ в присутствии экзогенной перекиси водорода выявило наличие пероксидаз в области формирования ксилемных сосудов (рис. 2–6), что соответствует литературным данным о роли этих ферментов в отложении лигнина в процессе формирования вторичной клеточной стенки трахеид [Marjamaa et al., 2009].

В целом, окрашивание каллусов с помощью ДАБ в присутствии экзогенной перекиси водорода может быть информативным при сравнительном анализе морфогенеза *in vitro*, поскольку этот метод хорошо выявляет формирующиеся клетки и ткани.

**Влияние экзогенной АБК и флуридона на морфогенез *in vitro* в каллусах AZ34 и Steptoe**

В каллусах Steptoe на базовой среде наблюдалось образование поверхностной меристематической зоны (рис. 1а), из клеток которой формировались зародышеподобные структуры – эмбриониды, имеющие типичное для зародышей злаков строение:

семядоля–щиток, колеоптиль, апикальные меристемы побега и корня (рис. 1б).

В каллусах AZ34 на базовой среде также отмечалось формирование поверхностной меристематической зоны (рис. 2а) и начиналось образование эмбрионидов с дифференцированными апикальной и базальной частями (рис. 2б). Однако дальнейшее развитие эмбрионидов у AZ34 задерживалось, и окрашивание их клеток с помощью ДАБ в присутствии экзогенной перекиси водорода было менее интенсивным по сравнению с окрашиванием клеток поверхностной меристематической зоны, что свидетельствует об отсутствии меристематических клеток в составе эмбриоида.

Введение в питательную среду экзогенной АБК способствовало нормальному развитию эмбрионидов в каллусах AZ34 (рис. 3), что соответствует полученным нами ранее результатам [Сельдимирова и др. (Seldimirova et al.), 2019] и свидетельствует о необходимости АБК для нормального протекания эмбрионидогенеза *in vitro*.

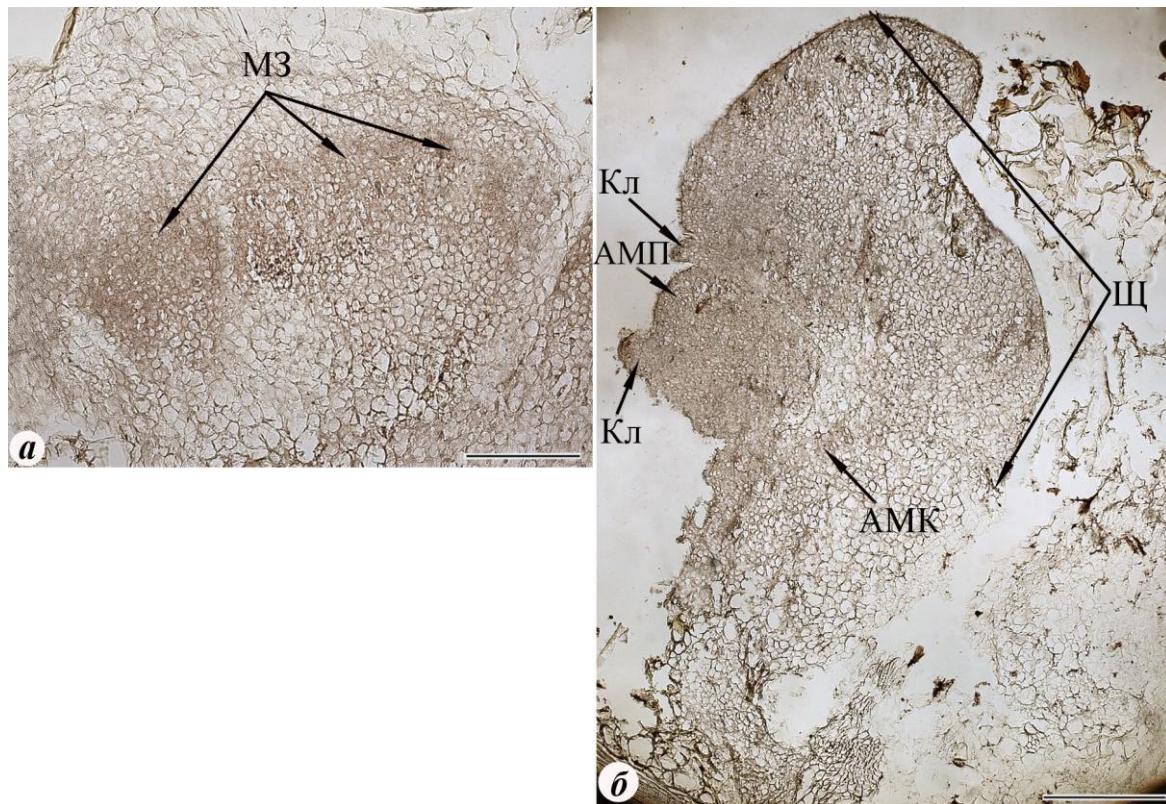


Рис. 1. Формирование меристематической зоны (а) и эмбриоида (б) в каллусе ячменя сорта Steptoe. Масштаб: (а) – 100 мкм, (б) – 200 мкм. Условные обозначения: АМК – апикальная меристема корня, АМП – апикальная меристема побега, Кл – колеоптиль, МЗ – меристематическая зона, Щ – щиток.  
 Fig. 1. Meristematic zone (a) and embryo (b) formation in callus of barley cv. Steptoe. Scale: (a) - 100 μm, (b) - 200 μm. Legend: АМК – root apical meristem, АМП – shoot apical meristem, Кл – coleoptile, МЗ – meristematic zone, Щ – scutellum.

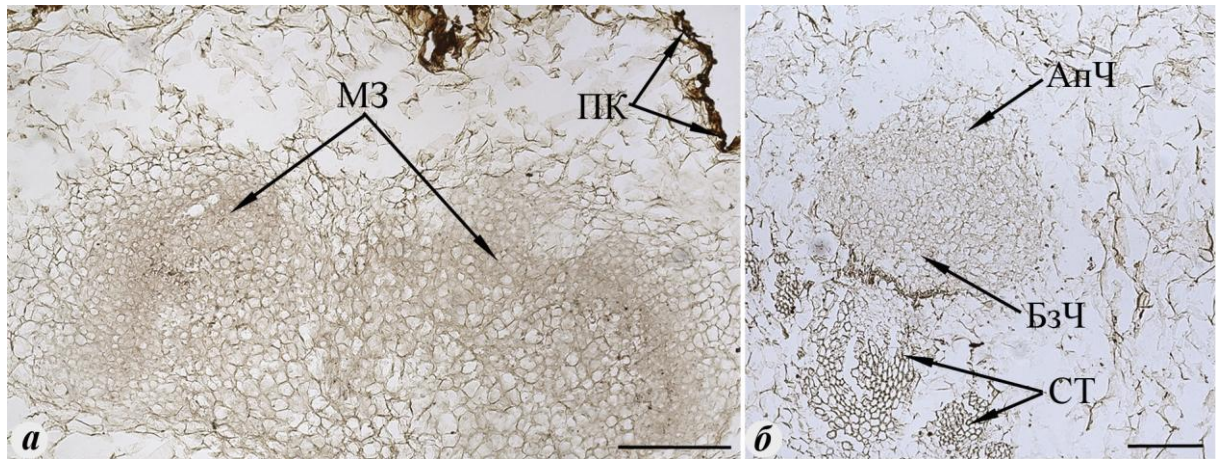


Рис. 2. Формирование меристематической зоны (а) и эмбриоида (б) в каллусе дефицитного по АБК мутанта ячменя AZ34. Масштаб: (а) – 200 мкм, (б) – 100 мкм. Условные обозначения: АпЧ – апикальная часть эмбриоида, БзЧ – базальная часть эмбриоида, МЗ – меристематическая зона, ПК – поверхность каллуса, СТ – сосудистая ткань.

Fig. 2. Meristematic zone (a) and embryoid (b) formation in callus of ABA-deficient barley mutant AZ34. Scale: (a) - 200  $\mu$ m, (b) - 100  $\mu$ m. Legend: АпЧ – embryoid apical part, БзЧ – embryoid basal part, МЗ – meristematic zone, ПК – callus surface, СТ – vascular tissue.

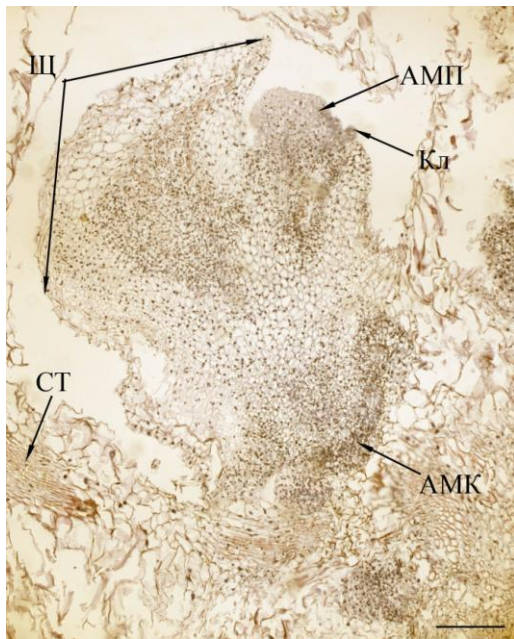


Рис. 3. Формирование эмбриоида в каллусе дефицитного по АБК мутанта ячменя AZ34 на питательной среде, дополненной экзогенной АБК. Масштаб: 200 мкм. Условные обозначения: АМК – апикальная меристема корня, АМП – апикальная меристема побега, Кл – колеоптиль, СТ – сосудистая ткань, Щ – щиток.

Fig. 3. Normal embryoid formation in callus of ABA-deficient barley mutant AZ34. Scale: 200  $\mu$ m. Legend: АМК – root apical meristem, АМП – shoot apical meristem, Кл – coleoptile, СТ – vascular tissue, Щ – scutellum.

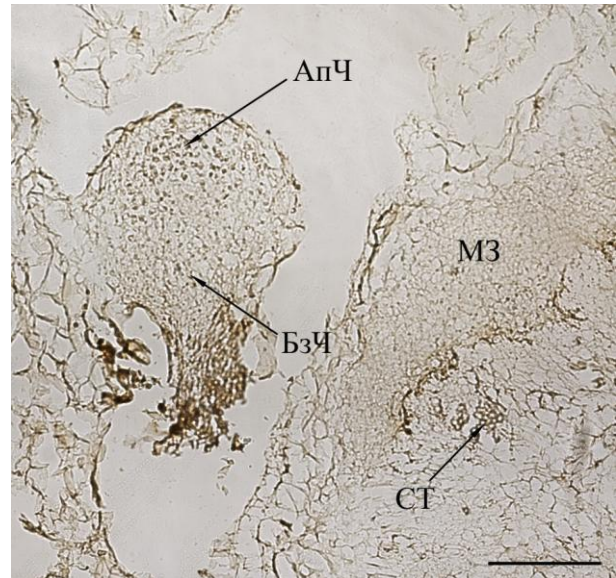


Рис. 4. Задержка развития эмбриоида в каллусе ячменя сорта Steptoe на питательной среде, дополненной флуридоном. Масштаб: 200 мкм. Условные обозначения: АпЧ – апикальная часть эмбриоида, БзЧ – базальная часть эмбриоида, МЗ – меристематическая зона, СТ – сосудистая ткань.

Fig. 4. Embryoid development delay in callus of barley cv. Steptoe. Scale: 200  $\mu$ m. Legend: АпЧ – embryoid apical part, БзЧ – embryoid basal part, МЗ – meristematic zone, СТ – vascular tissue.

Добавление в питательную среду ингибитора синтеза АБК флуридона, напротив, изменяло процесс морфогенеза в каллусах Steptoe, что проявлялось в задержке развития эмбриоидов, структура которых (рис. 4) соответствовала структуре эмбриоидов AZ34, полученных на среде без АБК (рис. 2а).

Таким образом, как генетически детерминированный низкий уровень АБК у AZ34, так и снижение этого уровня под влиянием флуридона у Steptoe приводило к задержке развития эмбриоидов, что подтверждает необходимость этого гормона для нормального процесса эмбриоидогенеза *in vitro*.

В целом, выявлена связь между уровнем АБК и активностью пероксидазы, что можно объяснить способностью этого гормона повышать активность пероксидаз, как это показано в работе [Miao et al., 2006].

**Влияние ингибиторов транспорта ауксинов на морфогенез *in vitro* в каллусах AZ34 и Steptoe**

При изучении влияния АБК на рост боковых побегов [Yao et al., 2015] и корневых волосков [Wang et al., 2017] было выявлено сходство в действии АБК и ингибиторов транспорта ауксинов. Это позволяет предположить, что механизм влияния АБК на развитие растений связан с действием этого гормона на транспорт ауксинов. Можно полагать, что и в изучаемом случае влияние АБК на морфогенез *in vitro* обусловлено подавлением транспорта ауксинов под влиянием АБК. Для проверки этого предположения провели сравнение влияния АБК и ингибиторов транспорта ауксинов на морфогенез в каллусах *in vitro*.

Как видно из рис. 5, присутствие в среде такого ингибитора транспорта ауксинов, как НФК вызывало изменения в морфогенезе *in vitro* в каллусах AZ34, отличающиеся от тех процессов, которые происходили на среде, дополненной экзогенной АБК (рис. 3).

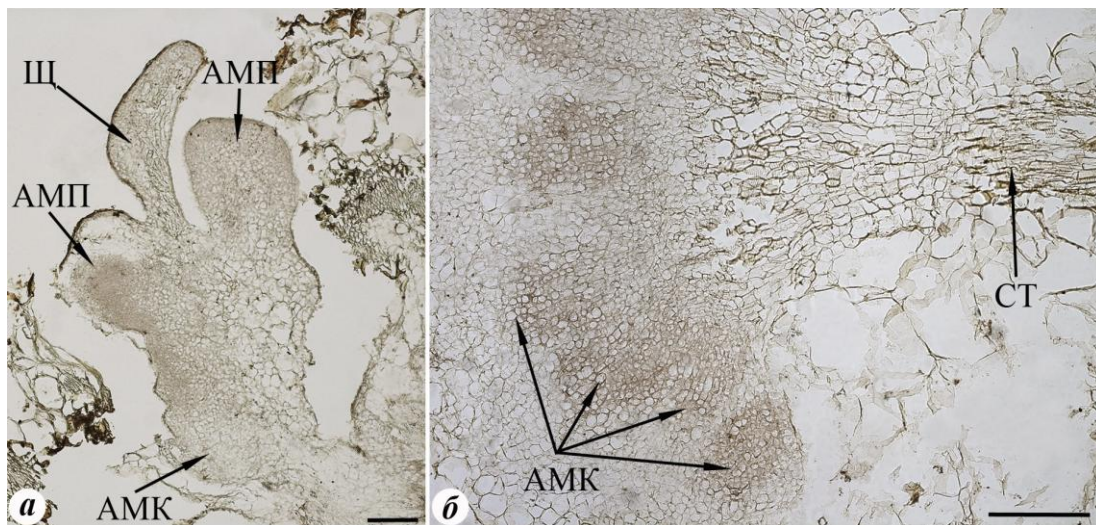


Рис. 5. Морфогенез *in vitro* в каллусах ячменя сорта Steptoe (а) и его дефицитного по АБК мутанта AZ34 (б) на среде, дополненной ингибитором полярного транспорта ауксинов – нафтилфталамовой кислотой (НФК). Масштаб: (а) – 100 мкм, (б) – 200 мкм. Условные обозначения: АМК – апикальная меристема корня, АМП – апикальная меристема побега, СТ – сосудистая ткань, Щ – щиток.

Fig. 5. Morphogenesis *in vitro* in calli of barley cv. Steptoe (a) and its ABA-deficient mutant AZ34 (b) in a medium supplemented with the inhibitor of polar auxin transport – naphthylphthalamic acid (NPA). Scale: (a) - 200 μm, (b) - 100 μm. Legend: : АМК – root apical meristem, АМП – shoot apical meristem, СТ – vascular tissue, Щ – scutellum.

Вместо формирования эмбриоидов нормальной структуры, как это выявлено в каллусах AZ34 под влиянием экзогенной АБК, в присутствии НФК отмечен иной путь морфогенеза *in vitro* – ризогенез, с аномальным формированием множественных фасцированных корневых меристем (рис. 5б).

Таким образом, НФК не смог имитировать роль действие АБК, что свидетельствует о более сложной, чем ингибирование транспорта ауксинов, роли данного

гормона. Вместе с тем можно отметить явные различия в воздействии НФК, приводящие к аномалиям морфогенеза *in vitro* в каллусах AZ34 и Steptoe. Если в случае AZ34 НФК индуцировала процесс аномального ризогенеза (рис. 5б), то у Steptoe отмечена иная аномалия – формирование полимерных структур с множественными апексами побегов, объединенных общим корневым полюсом – полиэмбриоидов. Формирование сходных структур происходило при

культивировании незрелых зародышей пшеницы на питательных средах с добавлением ингибиторов полярного транспорта ауксинов – НФК и кверцетина [Fischer et al., 1997], а также при культивировании пыльников пшеницы на питательных средах с повышенным содержанием 2,4-Д [Титова и др. (Titova et al.), 2016]. Выявленные различия в процессах морфогенеза *in vitro* на среде с введением НФК у растений ячменя двух генотипов, отличающихся по способности продуцировать АБК, свидетельствуют о значении уровня этого гормона в действии на растения ингибиторами полярного транспорта ауксинов. Это не противоречит сведениям о влиянии АБК на транспорт ауксинов [Yao et al., 2015; Wang et al., 2017]. Однако, как указывалось выше, действие АБК на морфогенез *in vitro* не сводится только к этому механизму.

Влияние на морфогенез *in vitro* в каллусах AZ34 и Steptoe ванадата (ингибитора АВС транспортеров)

отличалось от действия НФК. Добавление в питательную среду ванадата у обоих генотипов приводило к индукции такого пути морфогенеза *in vitro*, как гемморизогенез (рис. 6). Такое различие в действии на морфогенез *in vitro* ингибиторов полярного транспорта ауксинов НФК и ванадата неудивительно, поскольку мишенями их действия являются разные переносчики ауксинов, которые могут играть различную роль в процессах морфогенеза.

Еще одно отличительное свойство ванадата, выявленное в результате проведенных экспериментов, заключалось в одинаковом его действии на оба генотипа ячменя, различающихся по способности к синтезу АБК. Эти результаты свидетельствуют о том, что АБК не принимает участия в регуляции транспорта ауксинов с участием АВС-переносчиков.

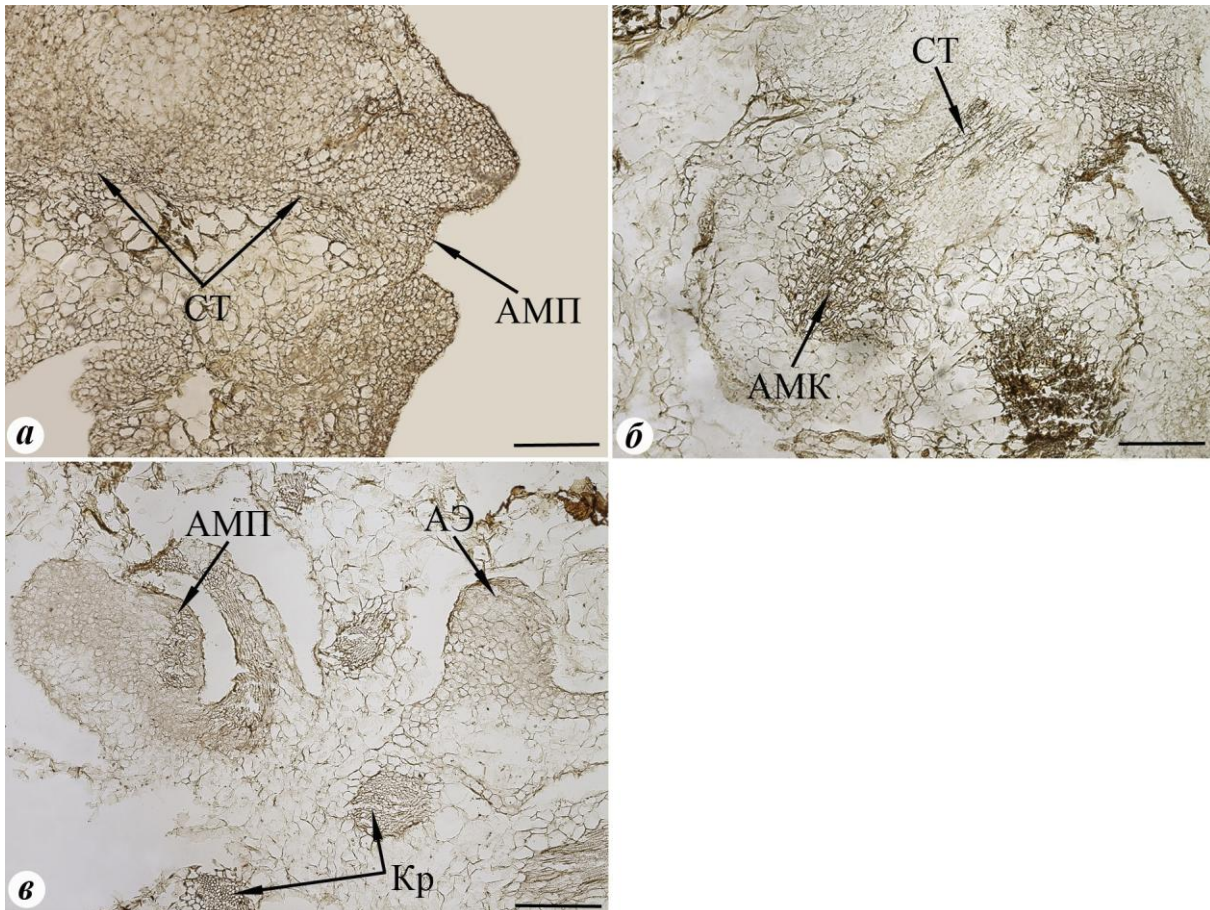


Рис. 6. Гемморизогенез *in vitro* в каллусах ячменя сорта Steptoe (а, б) и его АБК-дефицитного мутанта AZ34 (в) на питательной среде, дополненной ванадатом. Масштаб: 200 мкм. Условные обозначения: АМК – апикальная меристема корня, АМП – апикальная меристема побега, АЭ – аномальный эмбрионид, Кр – корень, СТ – сосудистая ткань.

Fig. 6. Gemmorhizogenesis *in vitro* in calli of barley cv. Steptoe (a, b) and its ABA-deficient mutant AZ34 (c) in a medium supplemented with the vanadate. Scale: - 200  $\mu$ m. Legend: АМК – root apical meristem, АМП – shoot apical meristem, АЭ – abnormal embryooid, Кр – root, СТ – vascular tissue.

### Заключение

Таким образом, полученные данные подтвердили важную роль АБК в регуляции морфогенеза *in vitro*, в частности необходимость ее присутствия в питательной среде для нормального протекания процесса эмбриогенеза *in vitro*.

В результате проведенных экспериментов выявлено, что в каллусах мутанта AZ34 на фоне пониженной способности к синтезу АБК наблюдается снижение активности пероксидаз, что приводит к задержке развития эмбриоидов, а также восстановление как активности пероксидаз, так и способности к нормальному эмбриогенезу *in vitro* под влиянием экзогенной АБК. В то же время в каллусах родительского генотипа Steptoe отмечена задержка развития эмбриоидов при воздействии ингибитора синтеза АБК – флуридона. Всё это свидетельствует о том, что активация пероксидаз под влиянием АБК может быть существенной составляющей действия этого гормона на морфогенез *in vitro*.

Выявленное различие в действии НФК на морфогенез *in vitro* в каллусе генотипов с разной способностью к синтезу АБК свидетельствует об участии этого гормона в реализации процессов, связанных с транспортом ауксинов. Вместе с тем, присутствие НФК в питательной среде иначе сказывалось на процессах морфогенеза *in vitro*, чем введение экзогенной АБК, поэтому механизм действия АБК на морфогенез *in vitro* нельзя объяснить только влиянием этого гормона на транспорт ауксинов.

В работе использована приборная база Центра коллективного пользования “Агидель” УФИЦ РАН.

Работа выполнена при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 17-04-01477).

### Литература

1. Круглова Н.Н., Егорова О.В., Сельдимирова О.А., Зайцев Д.Ю., Зинатуллина А.Е. Световой микроскоп как инструмент в биотехнологии растений. Уфа: Гилем, Башк. энцикл., 2013. 128 с.
2. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н., Веселов Д.С., Яновская А.А. Оптимизация состава питательной среды для индукции каллусообразования у ячменя сорта Steptoe и его АБК-дефицитного мутанта AZ3 // Биомика. 2017. Т. 9(4). С. 298–303.
3. 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

4. Титова Г.Е., Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н., Галин И.Р., Батыгина Т.Б. Феномен «сиамских зародышей» у злаков *in vivo* и *in vitro*: кливажная полиэмбриония и фасциации // Онтогенез. 2016. Т. 47(3). С. 152–169. DOI: 10.7868/S047514501603006X
5. Трошина Н.Б. Перекись водорода как регулятор устойчивости растений и каллусов пшеницы к грибным патогенам: автореферат дис. ... доктора биологических наук. Всерос. науч.-исслед. ин-т растениеводства им. Н.И. Вавилова РАСХН: СПб, 2007. 42 с.
6. Cho M., Cho H.-T. The function of ABCB transporters in auxin transport // Plant Signal Behav. 2013. V.8(2). e22990. DOI: 10.4161/psb.22990
7. Fischer C., Speth V., Fleig-Eberenz S., Neuhaus G. Induction of zygotic polyembryos in wheat: Influence of auxin polar transport // Plant Cell. 1997. V. 9(10). P. 1767–1780. DOI: 10.1105/tpc.9.10.1767
8. Marjamaa K., Kukkola E.M., Fagerstedt K.V. The role of xylem class III peroxidases in lignification // J Exp Bot. 2009. V. 60(2). P. 367–376. DOI: 10.1093/jxb/ern278
9. Miao Y., Lv D., Wang P., Wang X.C., Chen J., Miao C., Song C.P. An Arabidopsis glutathione peroxidase functions as both a redox transducer and a scavenger in abscisic acid and drought stress response // Plant Cell. 2006. V. 18(10). P. 2749–2766. DOI: 10.1105/tpc.106.044230
10. Skoog F., Miller C.O. Chemical regulation of growth and organ formation in plant tissue cultured *in vitro* // Symp. Soc. Exp. Biol. 1957. V. 11. P. 118–131.
11. Tretyakova I.N., Park M.E., Kazachenko A.S., Shuklina A.S., Kudoyarova G.R., Akhiyarova G.R., Korobova A.V., Veselov S.U. Content and immunohistochemical localization of hormones during *in vitro* somatic embryogenesis in long-term proliferating *Larix sibirica* cultures // Plant Cell, Tiss. Org. Cult. 2019. V. 136(3). P. 511–522. DOI: 10.1007/s11240-018-01533-y
12. Tsukagoshi H., Busch W., Benfey P.N. Transcriptional regulation of ROS controls transition from proliferation to differentiation in the root // Cell. 2010. V. 143(4). P. 606–616. DOI: 10.1016/j.cell.2010.10.020.
13. Xia X.J., Zhou Y.H., Shi K., Zhou J., Foyer C.H., Yu J.Q. Interplay between reactive oxygen species and hormones in the control of plant development and stress tolerance // J Exp Bot. 2015. V. 66(10). P. 2839–2856. DOI: 10.1093/jxb/erv089
14. Yao C., Finlayson S.A. Abscisic acid is a general negative regulator of arabidopsis axillary bud growth // Plant Physiol. 2015. V. 169(1). P. 611–626. DOI: 10.1104/pp.15.00682

### References

1. Cho M., Cho H.-T. The function of ABCB transporters in auxin transport. *Plant Signal Behav.* 2013. V. 8(2). e22990. DOI: 10.4161/psb.22990

2. Fischer C., Speth V., Fleig-Eberenz S., Neuhaus G. Induction of zygotic polyembryos in wheat: Influence of auxin polar transport. *Plant Cell*. 1997. V. 9(10). P. 1767–1780. DOI: 10.1105/tpc.9.10.1767
3. Kruglova N.N., Egorova O.V., Seldimirova O.A., Zajcev D.Yu., Zinatullina A.E. Svetovoj mikroskop kak instrument v biotehnologii rastenij. Ufa: Gilem, Bashk. jencikl., 2013. 128 s. [Light microscope as a tool in plant biotechnology]. (In Russian).
4. Marjamaa K., Kukkola E.M., Fagerstedt K.V. The role of xylem class III peroxidases in lignification. *J Exp Bot*. 2009. V. 60(2). P. 367–376. DOI: 10.1093/jxb/ern278
5. Miao Y., Lv D., Wang P., Wang X.C., Chen J., Miao C., Song C.P. An Arabidopsis glutathione peroxidase functions as both a redox transducer and a scavenger in abscisic acid and drought stress response. *Plant Cell*. 2006. V. 18(10). P. 2749–2766. DOI: 10.1105/tpc.106.044230
6. Seldimirova O.A., Kruglova N.N., Veselov D.S., Janovskaja A.A. Optimizacija sostava pitatel'noj sredy dlja indukcii kallusoobrazovanija u jachmenja sorta Steptoe i ego ABK-deficitnogo mutanta AZ3. *Biomics*. 2017. V. 9(4). S. 298–303. [Optimization of the nutrient medium composition for induction of callus formation in barley cv. Steptoe and its ABA-deficient mutant AZ34]. (In Russian).
7. Seldimirova O.A., Kudoyarova G.R., Kruglova N.N., Galin I.R., Veselov D.S. Somatic Embryogenesis in Wheat and Barley Calli *in vitro* Is Determined by the Level of Indoleacetic and Abscisic Acids. *Russian Journal of Developmental Biology*. 2019. V. 50(3). P. 124–135. DOI: 10.1134/S1062360419030056
8. 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. *Russian Journal of Developmental Biology*. 2016. V. 47(3). P. 122–137. DOI: 10.1134/S10623604160300x61
9. Skoog F., Miller C.O. Chemical regulation of growth and organ formation in plant tissue cultured *in vitro*. *Symp. Soc. Exp. Biol*. 1957. V. 11. P. 118–131.
10. Tretyakova I.N., Park M.E., Kazachenko A.S., Shuklina A.S., Kudoyarova G.R., Akhiyarova G.R., Korobova A.V., Veselov S.U. Content and immunohistochemical localization of hormones during *in vitro* somatic embryogenesis in long-term proliferating *Larix sibirica* cultures. *Plant Cell, Tiss. Org. Cult*. 2019. V. 136(3). P. 511–522. DOI: 10.1007/s11240-018-01533-y
11. Troshina N.B. Perekis' vodoroda kak reguljator ustojchivosti rastenij i kallusov pshenicy k gribnym patogenam: avtoreferat dis. ... doktora biologicheskikh nauk. Vseros. nauch.-issled. in-t rastenievodstva im. N.I. Vavilova RASHN: SPb, 2007. 42 s. [Hydrogen peroxide as a regulator of the resistance of plants and callus of wheat to fungal pathogens]. (In Russian).
12. Tsukagoshi H., Busch W., Benfey P.N. Transcriptional regulation of ROS controls transition from proliferation to differentiation in the root. *Cell*. 2010. V. 143(4). P. 606–616. DOI: 10.1016/j.cell.2010.10.020.
13. Xia X.J., Zhou Y.H., Shi K., Zhou J., Foyer C.H., Yu J.Q. Interplay between reactive oxygen species and hormones in the control of plant development and stress tolerance. *J Exp Bot*. 2015. V. 66(10). P. 2839–2856. DOI: 10.1093/jxb/erv089
14. Yao C., Finlayson S.A. Abscisic acid is a general negative regulator of Arabidopsis axillary bud growth. *Plant Physiol*. 2015. V. 169(1). P. 611–626. DOI: 10.1104/pp.15.00682