

УДК 576.5:57.085.2:577.175.152

Обзор

DOI: 10.31040/2222-8349-2018-0-2-55-60

АБСЦИЗОВАЯ КИСЛОТА В СИСТЕМАХ КУЛЬТУРЫ *IN VITRO* ЭКСПЛАНТОВ

© Н.Н. Круглова, О.А. Сельдиминова, А.Е. Зинатуллина, Д.С. Веселов

Рассматривается участие гормона стресса абсцизовой кислоты (АБК) в процессах, происходящих в условиях культивирования *in vitro* клеток, тканей и органов растений. Особое внимание уделяется анализу данных о стимулирующей роли АБК при прямом и непрямом соматическом эмбриогенезе (эмбриодогенезе) *in vitro*. Обсуждается влияние АБК на индукцию формирования, определенные стадии развития и прорастание соматических зародышей *in vitro* в сравнении с аналогичными процессами в зиготических зародышах *in vivo*. Дается оценка возможных физиолого-биохимических и клеточных механизмов стимулирующего действия АБК на индукцию и ход соматического эмбриогенеза *in vitro*. Обсуждается роль АБК в селективных каллусных культурах *in vitro*, направленных на получение регенерантов, устойчивых к различным абиотическим стресс-факторам. Показано участие АБК в реакциях клеток каллусов на действие стресс-агентов *in vitro*. Анализируется участие АБК в действии ряда иных систем культуры *in vitro* эксплантов (взаимодействие эндогенных и экзогенных гормонов, гормональные мутанты, акклиматизация регенерантов *ex vitro*). Подтверждается положение о том, что для включения и поддержания тех или иных физиологических программ растениям необходимо определенное качественное сочетание и количественное соотношение фитогормонов (и в частности АБК).

Ключевые слова: культура *in vitro*, АБК, соматический эмбриогенез, каллус, регенерант.

Одним из ведущих фитогормонов, участвующих в процессах, происходящих в культивируемых *in vitro* клетках, тканях и органах растений, является абсцизовая кислота (АБК) – фитогормон из группы сесквитерпеноидов [1].

АБК, так называемый гормон стресса, выявлен у различных групп растений в природных условиях *in vivo* и в экспериментах *in situ* [2, 3]. Установлено, что стресс, в зависимости от его выраженности и вида растения, приводит к морфологическим, цитогистологическим, физиолого-биохимическим, генетическим и иным изменениям ([4–5] и др.). Выявлено, что растения выработали действующие на разных уровнях их организации механизмы неспецифической устойчивости к различным видам абиотических и биотических стрессов [6, 7]. Установлено также, что стрессовые сигналы индуцируют экспрессию генов, ответственных

за стресс-толерантность, что приводит к активации общей защитной реакции растений ([8, 9] и др.).

Наряду с другими гормонами [10] в исследованиях стрессовых воздействий на растения *in vivo* и *in situ* немалое место отводится изучению АБК. Выявлены особенности аккумуляции и компартиментации свободной эндогенной АБК в растениях в ответ на различные виды стрессов, а также роль АБК в процессах адаптации растений к стрессам [3, 11]. Особенно много исследований посвящено изучению повышения уровня АБК в ответ на экологические стрессы. Так, выявлено, что АБК, накапливаясь в растениях при почвенном дефиците воды, запускает экспрессию АБК-чувствительных генов, стимулирует и поддерживает развитие и рост корней, увеличивает корневую гидравлическую проводимость и влияет на открытие устьиц, что

КРУГЛОВА Наталья Николаевна – д.б.н., Уфимский Институт биологии УФИЦ РАН,
e-mail: kruglova@anrb.ru

СЕЛЬДИМИНОВА Оксана Александровна – к.б.н., Уфимский Институт биологии УФИЦ РАН,
e-mail: seldimirova@anrb.ru

ЗИНАТУЛЛИНА Анна Евгеньевна – к.б.н., Уфимский Институт биологии УФИЦ РАН,
e-mail: aneta@ufaras.ru

ВЕСЕЛОВ Дмитрий Станиславович – д.б.н., Уфимский Институт биологии УФИЦ РАН,
e-mail: veselov@anrb.ru

приводит к устойчивости к засухе и/или противодействию ей ([3, 8, 12, 13, 14] и др.).

В целом же, помимо формирования стрессоустойчивости растений, АБК обладает множественным физиологическим действием в условиях *in vivo* и *in situ* [1, 3, 11, 15–17].

В условиях культивирования различных эксплантов *in vitro* роль АБК как гормона стресса трудно переоценить. Действительно, экспланты, отделенные от донорного растения, переносятся в условия *in vitro* на синтетические среды, содержащие, как правило, нефизиологические концентрации регуляторов роста, органических и неорганических компонентов, что приводит к созданию значительных стрессов для эксплантов.

Цель данного обзора – дать анализ работ, посвященных изучению роли АБК в процессах, происходящих в системах культуры эксплантов *in vitro*.

Можно выделить несколько направлений исследования действия АБК при культивировании эксплантов *in vitro*.

Изучение роли АБК в соматическом эмбриогенезе растений *in vitro*. Выявлено участие АБК в таком типе морфогенеза *in vitro*, как индуцированное формирование биполярного соматического зародыша (синоним: эмбриоид) из соматической клетки/группы клеток – так называемом соматическом эмбриогенезе (эмбриоидогенезе) *in vitro* (по [18]).

Этот биологический феномен как проявление тотипотентности растительных клеток выявлен и изучен у многих видов растений из различных таксонов, при этом показано, что тенденция к образованию соматических зародышей характерна для всех этапов онтогенеза растений и для различных органов растений (по [19, 20]). Еще в ранних исследованиях выявлены два пути соматического эмбриогенеза *in vitro*. Прямой путь состоит в формировании и развитии соматических зародышей непосредственно из клеток эксплантов. Непрямой путь связан с образованием соматических зародышей из клеток предварительно полученных каллусов [21]. Установлено, что инициация соматического эмбриогенеза возможна только в определенных компетентных клетках, обладающих способностью активировать гены, ответственные за эмбриогенез, и такая компетентность определяется чувствительностью компетентных клеток к регуляторам роста растений [22].

Отдельное место в системах соматического эмбриогенеза следует отвести эмбриоидогенезу в культуре *in vitro* пыльников или изолированных микроспор, при котором эмбриоид берет начало от гаплоидной соматической клетки пыльника, как правило, микроспоры [23], в данном случае, возможно, играющей роль ствольной клетки [24].

Важной теме участия АБК и других фитогормонов в процессах, происходящих при соматическом эмбриогенезе *in vitro*, будет посвящена отдельная статья авторов. Отметим здесь самые важные моменты роли АБК в индукции и ходе соматического эмбриогенеза *in vitro*. Так, продемонстрировано принципиальное значение введения АБК в культуральную среду с целью получения соматических зародышей и высказано мнение, что под контролем этого фитогормона находится индукция морфогенетических процессов *in vitro*, ведущих к формированию эмбриоидов [25]. Установлено, что АБК оказывала влияние на развитие нормальных соматических зародышей [21], в том числе снижая количество аномальных зародышей [26]. Следует подчеркнуть, что известны примеры стимулирующего влияния эндогенной АБК на развитие зиготических зародышей *in vivo* [27].

Отмечается положительное влияние АБК на определенные стадии развития соматических зародышей *in vitro*. Так, у пальмы АБК способствовала развитию соматических зародышей на торпедовидной стадии [28], у некоторых хвойных [29, 30] и папайи [31] – созреванию соматических зародышей. Важно, что и в условиях *in vivo* эндогенная АБК аккумулируется в клетках зародыша, например, пшеницы по мере его развития, как это показано иммуногистохимическими методами. К концу фазы органогенеза иммуногистохимическое окрашивание на АБК отмечается во всех клетках зародыша, но наиболее интенсивно – в клетках колеоризы и нижней части щитка, прилегающей к оси зародыша; в полностью сформированном зародыше окрашивание на АБК исчезает в клетках зародышевой оси, при этом наиболее интенсивно окрашиваются клетки колеоризы [32].

АБК в условиях соматического эмбриогенеза *in vitro* используется и в сочетании с другими веществами – сахарозой [33], полиэтиленгликолем [34], при этом проявляется общий стимулирующий эффект на прорастание соматических зародышей.

Каковы возможные механизмы проявления стимулирующего действия АБК на процессы соматического эмбриогенеза *in vitro*? Выказано мнение, что АБК модифицирует внутриклеточный метаболизм белков, углеводов и липидов, участвует в регуляции синтеза запасных белков и белков позднего эмбриогенеза, что приводит к событиям, стимулирующим созревание соматических зародышей [25]. В этой связи заслуживают внимания данные, полученные при сравнении действия АБК, аргинина и сахарозы на содержание запасных белков в развивающихся соматических зародышах пальмы: выявлено, что введение в среду АБК оказалось более эффективным не только в увеличении количества запасных белков, но и в скорости пролиферации соматических зародышей [35].

На наш взгляд, особый интерес вызывает изучение клеточных механизмов влияния АБК на индукцию и процесс соматического эмбриогенеза *in vitro*. Такого рода исследований в литературе представлено немного. В работе [36], посвященной изучению влияния АБК на рост и цитоморфологию каллусов ячменя, показано, что АБК в низких концентрациях поддерживала как клеточную пролиферацию каллусов, так и образование в них недифференцированных соматических зародышей, а также способствовала длительному сохранению эмбриогенной компетенции клеток каллуса. У пшеницы в ходе исследования формирования морфогенетических очагов в каллусах, дающих начало соматическим зародышам и далее – растениям-регенерантам, установлено, что максимальное количество морфогенетических очагов в каллусе зависело как от концентрации экзогенной АБК, так и от продолжительности культивирования каллусов. Авторами приводятся данные гистологического анализа изменения статуса морфогенетических очагов в динамике развития при различных концентрациях АБК и времени их воздействия [37, 38].

С конца прошлого века развиваются исследования по получению искусственных (или синтетических) семян из соматических зародышей у коммерчески ценных растений [39]. АБК успешно используется для решения одной из острых проблем в этой области – синхронизации развития соматических зародышей в условиях *in vitro* [34, 40].

Изучение роли АБК в селективных каллусных культурах *in vitro*. АБК как гормон стресса исследуется в лабораторных условиях в

клеточной селекции *in vitro* при воздействии стресс-агентов на каллусные культуры, предназначенные для получения стрессоустойчивых регенерантов. Заметим, что именно каллус как система групп гетерогенных клеток позволяет изучить роль АБК на клеточном и тканевом уровнях в ответ на действие абиотических стрессоров, а лабораторные условия дают возможность детально анализировать реакции растений, в том числе участие АБК, на действие абиотических стрессов, что невозможно изучить в тепличных или полевых условиях из-за сложного и изменчивого характера действия этих стрессов. Кроме того, в питательной среде с введенным стрессором непосредственно взаимодействует большинство клеток каллусов (по [41]).

Выявлено, что в каллусах пшеницы вызванный действием соли NaCl осмотический стресс приводил к накоплению в клетках не только ионов Na⁺ и Cl⁻, но и АБК [42], а также к повышению содержания в них пролина, общих растворимых углеводов, активизации ферментов каталазы и пероксидазы, синтезу новых белков, возможно, белков солевого стресса (salt shock proteins) [43]. Аналогичные данные получены в каллусах риса [44, 45].

Выказано мнение о возможном применении в каллусных культурах экзогенной АБК в качестве стресс-агента [25], однако экспериментальные данные об этом в доступной литературе отсутствуют.

Важно подчеркнуть, что АБК как гормон стресса, пролин как стрессовая аминокислота, а также специфические белки солевого стресса выявлены у различных групп растений в условиях стрессовых воздействий не только *in vitro*, но и в условиях экспериментов *in situ* ([46, 47] и др.) и в природных условиях *in vivo* [48], что свидетельствует об общих механизмах ответных реакций клеток растений на стресс.

Иные направления изучения роли АБК в системах культуры *in vitro* эксплантов. Важное направление исследований – выявление корреляционных отношений экзогенных и эндогенных фитогормонов в растениях в условиях *in vivo*, *in situ* и *in vitro*. Важность этого направления определяется способностью фитогормонов к взаимодействию как проявление особенности гормональной системы растений. Установлено, что в условиях *in vivo* и экспериментов *in situ* АБК активирует ферменты, катализирующие распад цитокининов, и ингибирует

экспрессию генов биосинтеза цитокининов, что, в свою очередь, приводит к снижению активности клеточных делений и торможению ростовых процессов [10]. Исследования взаимовлияния гормонов, включая АБК, в условиях культуры *in vitro*, сравнительно немногочисленны. Методом линейной корреляции изучено взаимовлияние экзогенных гормонов питательной среды (2,4-Д и АБК) и эндогенных гормонов экспланта (АБК и ИУК) в динамике культивирования *in vitro* пыльников пшеницы. Наиболее полное взаимовлияние эндогенных фитогормонов наблюдали при использовании среды без экзогенных гормональных добавок [49]. С применением метода иммуноферментного анализа исследована отзывчивость *in vitro* пыльников различных сортов пшеницы на действие экзогенного гормона 2,4-Д на основании содержания эндогенной АБК эксплантов. Установлено, что сорта, характеризующиеся высоким уровнем содержания эндогенной АБК, требовали невысокой концентрации 2,4-Д в среде, тогда как сорта с низким уровнем АБК, напротив, нуждались в большем количестве этого экзогенного гормона. Более того, экспланты с высоким уровнем эндогенной АБК оказались способны саморегулировать морфогенные процессы даже при отсутствии экзогенных стимуляторов. В целом показана возможность регуляции путей морфогенеза в культивируемых пыльниках пшеницы адекватными изменениями содержания экзогенных гормонов. Этот вывод подтвержден детальными гистологическими данными [24].

Широкие возможности для изучения роли гормонов в культивируемых *in vitro* эксплантах представляют гормональные мутанты. Следует отметить, что абсолютное большинство исследований в этой области посвящено изучению роли цитокининов и ауксинов. Сведения же, касающиеся изучения АБК-мутантов, весьма ограничены. Тем не менее в результате исследования АБК-дефицитного мутанта AZ34 ячменя в каллусной культуре *in vitro* авторы выявили необходимость дополнительного введения АБК в состав базовой среды для эффективного каллусогенеза [50].

Еще одно важное, но крайне малоизученное направление применения экзогенной АБК – ее использование во время акклиматизации *ex vitro* растений-регенерантов, полученных *in vitro*. На пшенице показано, что регенеранты характеризуются низкой выживаемостью при

переносе в условия *ex vitro* из-за формирования у них аномального устьичного аппарата [51]). В работе [52] приводятся данные о том, что добавление АБК в среду сразу же после переноса регенерантов табака в условия *ex vitro* решило проблему их «трансплантационного шока» путем снижения устьичной проводимости листьев не влияя на фотосинтетические параметры и рост регенерантов. В целом же изучение этой проблемы еще ждет своих исследователей.

Заключение. Роль АБК как в индукции, так и в ходе морфогенетических процессов в различных системах культуры *in vitro* выявлена и активно изучается на примере представителей различных таксонов растений. Полученные данные подтверждают положение о том, что для включения или поддержания тех или иных физиологических программ необходимо определенное качественное сочетание и количественное соотношение фитогормонов и в частности АБК. Стимулирующее действие АБК на индукцию и различные аспекты морфогенеза растений *in vitro* можно считать хорошо установленным.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (грант № 17-04-01477).

Литература

1. Медведев С.С., Шарова Е.И. Биология развития растений. Т. 1. Начала биологии развития растений. Фитогормоны. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2011. 253 с.
2. Tuteja N. Abscisic acid and abiotic stress signaling // *Plant Signal. Behav.* 2007. V. 2. P. 135–138.
3. *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.
4. Kosova K., Vitamvas P., Prasil I.T. et al. Plant proteome changes under abiotic stress – contribution of proteomics studies to understanding plant stress response // *J. Proteomics.* 2011. V. 15. P. 51–58.
5. Терлецкая Н.В., Зобова Н.В., Ступко В.Ю. и др. Изучение устойчивости фотосинтетического аппарата мягкой пшеницы (*T. aestivum* L.) и ее диких сородичей к абиотическим стрессорам *in vivo* и *in vitro*. Алматы, 2017. 172 с.
6. Шакирова Ф.М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция. Уфа: Гилем, 2001. 160 с.
7. Терлецкая Н.В. Неспецифические реакции зерновых злаков на абиотические стрессы *in vivo* и *in vitro*. Алматы, 2012. 208 с.

8. Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. Gene networks involved in drought stress response and tolerance // *J. Exp. Bot.* 2007. V. 58, № 2. P. 221–227.
9. Todaka D., Nakashima K., Shinozaki K. et al. Toward understanding transcriptional regulatory networks in abiotic stress responses and tolerance in rice // *Rice.* 2012. V. 5. P. 1–6.
10. Веселов Д.С., Кудоярова Г.П., Кудрякова Н.В., Кузнецов В.В. Роль цитокининов в стресс-устойчивости растений // *Физиология растений.* 2017. Т. 64, № 1. С. 19–32.
11. Cutler S.R., Rodriguez P.L., Finkelstein R.R. et al. Abscisic acid: emergence of a core signaling network // *Ann. Rev. Plant Biol.* 2010. V. 61. P. 651–679.
12. Davies W.J., Kudoyarova G., Hartung W. Long-distance ABA signaling and its relation to other signaling pathways in the detection of soil drying and the mediation of the plant's response to drought // *J. Plant Growth Regul.* 2005. V. 24. P. 285–295.
13. Kudoyarova G.R., Dodd I.C., Veselov D.S. et al. Common and specific responses to availability of mineral nutrients and water // *J. Exp. Bot.* 2015. V. 66. P. 2133–2144.
14. Yadav S., Sharma K.D. Molecular and morphophysiological analysis of drought stress in plants // *Plant growth. Chapter 10 / ed. Rigobelo E.C.* 2016. doi: 10.5772/65246
15. *Plant Hormones: Biosynthesis, Signal Transduction, Action / ed. Davies P.J.* Dordrecht; Heidelberg; London; New York: Springer, 2010. 802 p.
16. Обручева Н.В. Гормональная регуляция в онтогенезе плодов у растений // *Онтогенез.* 2014. Т. 45, № 1. С. 14–27.
17. Miransaria M., Smith D.L. Plant hormones and seed germination // *Env. Exp. Bot.* 2014. V. 99. P. 110–121.
18. *Somatic Embryogenesis eds A. Mujib, J. Samaj.* Berlin; Heidelberg; New York: Springer-Verlag, 2006. 357 p.
19. Митрофанова И.В. Соматический эмбриогенез как система *in vitro* размножения культурных растений // *Физиол. и биохим. культ. раст.* 2009. Т. 41, № 6. С. 496–509.
20. Третьякова И.Н., Барсукова А.Н. Соматический эмбриогенез у хвойных в культуре *in vitro*: фундаментальные и прикладные аспекты. 2010 // URL: <http://botanicblog.ru/public/biotech-2010/stat319>.
21. von Arnold S., Sabala I., Bozhkov P. et al. Developmental pathways of somatic embryogenesis // *Plant Cell Tiss. Organ Cult.* 2002. V. 69. P. 233–249.
22. Jimenez V.M. Regulation of *in vitro* somatic embryogenesis with emphasis on the role of endogenous hormones // *R. Brasil. Fisiol. Veg.* 2001. V. 13. № 2. P. 196–223.
23. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н. Андроклиный эмбриогенез *in vitro* злаков // *Успехи соврем. биологии.* 2014. Т. 134, № 5. С. 476–487.
24. От микроспоры – к сорту / Т.Б. Батыгина, Н.Н. Круглова, В.Ю. Горбунова, Г.Е. Титова, О.А. Сельдимирова. М.: Наука, 2010. 174 с.
25. Rai M.K., Shekhawat N.S., Gupta A.K. et al. The role of abscisic acid in plant tissue culture: a review of recent progress // *Plant Cell Tiss Organ Cult.* 2011. V. 106. P. 179–190.
26. Bouamama B., Salem A.B., Youssef F.B. et al. Somatic embryogenesis and organogenesis from mature caryopses of North African barley accession “Kerkena” (*Hordeum vulgare* L.) // *In Vitro Cell. Dev. Biol. Plant.* 2011. V. 47. P. 321–327.
27. Zhang Q., Hu H., Huang Y. et al. The relationship between developmental stages of zygotic embryos at explanting and embryogenic frequency on hickory (*Carya cathayensis* Sarg.) // *Sci. Horticultr.* 2012. V. 139. P. 66–70.
28. Hussein A.B., Khalid A.B., Mohammed A.B.A. et al. Effect of abscisic acid (ABA) on somatic embryogenesis in date palm (*Phoenix dactylifera* L.) // *Internat. J. Agricult. Sci. Res.* 2015. V. 4, № 2. P. 031–034.
29. Stasolla C., Kong L., Yeung E.C. et al. Maturation of somatic embryos in conifers: morphogenesis, physiology, biochemistry and molecular biology // *In vitro Cell. Dev. Biol. Plant.* 2002. V. 38. P. 93–105.
30. Третьякова И.Н., Барсукова А.В. Соматический эмбриогенез в культуре *in vitro* трех видов лиственницы // *Онтогенез.* 2012. Т. 43, № 6. С. 425–435.
31. Bhattacharya J., Khuspe S.S., Renukdas N.N., Rawal S.K. Somatic embryogenesis and plant regeneration from immature embryo explant of papaya (*Carica papaya* L. cv. Washington and honey dew) // *Indian J. Exp. Biol.* 2002. V. 40, № 5. P. 624–627.
32. Сельдимирова О.А., Галин И.П., Круглова Н.Н., Веселов Д.С. Распределение ИУК и АБК в развивающихся зародышах пшеницы *in vivo* // *Известия Уфимского научного центра РАН.* 2017. № 3 (I). С. 114–118.
33. Rai M.K., Jaiswal V.S., Jaiswal U. Effect of ABA and sucrose on germination of encapsulated somatic embryos of guava (*Psidium guajava* L.) // *Sci. Hortic.* 2008. V. 117. P. 302–305.
34. Al-Khayri J.M., Al-Bahrany A.M. Effect of Abscisic Acid and Polyethylene Glycol on the Synchronization of Somatic Embryo Development in Date Palm (*Phoenix dactylifera* L.) // *Biotechnology.* 2012. V. 11. P. 318–325.
35. Sghaier-Hammami B., Kriaa W., Bahloul M. et al. Effect of ABA, arginine and sucrose on protein content of date palm somatic embryos // *Sci. Horticultr.* 2009. V. 120. № 3. P. 379–385.
36. Денебаева Н.Г. Цитофизиологические особенности длительно культивируемых эмбриогенных каллусных тканей ячменя: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алматы, 2003. 34 с.

37. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Пере-
нерация пшеницы *in vitro* и *ex vitro*: цито-
гистологические аспекты. Уфа: Гилем, 2011. 124 с.
38. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н. Осо-
бенности начальных этапов эмбриогенеза *in vitro*
в каллусах различного происхождения // Из-
вестия РАН. Серия биол. 2013. № 5. С. 565–573.
39. Somatic Embryogenesis and Synthetic Seed /
ed. Bajaj Y.P.S. Berlin: Springer-Verlag, 1995. 472 p.
40. Hussein A.A. Synchronization of Somatic Em-
bryogenesis in Date Palm Suspension Culture Using
Abscisic Acid // Date Palm Biotechnology Protocols Vol-
ume I. Tissue Culture Applications / ed. Al-Khayri J.M.,
Mohan S.J., Johnson D.V. 2017. P. 215–226.
41. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зина-
туллина А.Е. Каллус *in vitro* как модельная система
для исследования стрессоустойчивости растений к
абиотическим факторам (на примере злаков) // Ус-
пехи соврем. биол. 2018. Т. 138, № 3. В печати.
42. Fazeli-nasab B., Masour O., Mehdi A. Esti-
mate of callus induction and volume immature and
mature embryo culture and respons to *in vitro* salt re-
sistance in presence of NaCl and ABA in salt tolerant
wheat cultivars // Intern. Agricult. Crop Sci. 2012.
V. 4, № 1. P. 8–16.
43. Khuder H.H., AL-Taei Yu.I.H. Effect of salt
stress on some growth indicators and cellular compo-
nents of wheat (*Triticum aestivum* L.) callus // Intern. J.
Appl. Agricult. Sci. 2015. V. 1, № 4. P. 91–94.
44. Ahmad M.S.A., Javed F., Ashraf M. Iso-
osmotic effect of NaCl and PEG on growth, cations
and free proline accumulation in callus tissue of two
indica rice (*Oryza sativa* L.) genotypes // J. Plant
Growth Regul. 2007. V. 53. P. 53–63.
45. Alhasnawi A.N., Zain1 Ch.R., Kadhimi A.A.
et al. Accumulation of antioxidants in rice callus
(*Oryza sativa* L.) induced by β -glucan and salt stress //
Austral. J. Crop Sci. 2017. V. 11, № 1. P. 118–125.
46. Abd El-Samad H.M., Mostafa, D., Abd El-
Hakeem K.N. The Combined Action Strategy of Two
Stresses, Salinity and Cu⁺⁺ on Growth, Metabolites
and Protein Pattern of Wheat Plant // Amer. J. Plant
Sci. 2017. V. 8. P. 625–643.
47. Guo R., Shi L.X., Yan Ch. et al. Ironic and
metabolic responses to neutral salt or alkaline salt
stresses in maize (*Zea mays* L.) seedlings // BMC Plant
Biol. 2017. V. 17. doi: 10.1186/s12870-017-0994-6
48. Baby J., Jini D. Proteomic Analysis of Salini-
ty Stress-responsive Proteins in Plants // Asian J. Plant
Sci. 2010. № 9. P. 307–313.
49. Горбунова В.Ю. Андрогенез *in vitro* у яро-
вой мягкой пшеницы: автореф. дис. ... д-ра биол.
наук. СПб., 2000. 48 с.
50. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н., Ве-
селов Д.С. Яновская А.А. Оптимизация состава
питательной среды для индукции каллусообразо-
вания у ячменя сорта Septoe и его АБК-
дефицитного мутанта AZ34 // Биомика. 2017. Т. 9,
№ 4. С. 298–303.
51. Мартыненко Е.В., Круглова Н.Н., Дубров-
ная О.В. Работа устьиц растений-регенерантов
пшеницы при адаптации к условиям *ex vitro* // Из-
вестия Уфимского научного центра РАН. 2011.
№ 3. С. 57–60.
52. Pospisilova J., Ticha I., Kadlec P. et al.
Acclimatization of micropropagated plants to *ex vitro*
conditions // Biol. Plant. 1999. V. 42, № 4.
P. 481–497.

ABSCISIC ACID IN THE *IN VITRO* CULTURE EXPLANT SYSTEMS

© N.N. Kruglova, O.A. Seldimirova, A.E. Zinatullina, D.S. Veselov

Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Research Centre, RAS,
69, prospekt Oktyabrya, 450054, Ufa, Russian Federation

This review article examines the involvement of stress hormone (abscisic acid, ABA) in the processes occurring under *in vitro* cultivation of plant cells, tissues and organs. Special attention is paid to analyzing data on a stimulatory role of ABA in *in vitro* direct and indirect somatic embryogenesis (embryoidogenesis). Consideration is given to the effect of ABA on the induction of formation, on certain stages of development, and on *in vitro* germination of somatic embryos as compared to similar *in vivo* processes in zygotic embryos. An assessment is made with regard to possible physiological, biochemical and cellular mechanisms of the ABA stimulating action on the induction and course of *in vitro* somatic embryogenesis. The role of ABA in selective *in vitro* callus cultures aimed at obtaining abiotic stress-resistant regenerants is discussed. The participation of ABA in the responses of callus cells on the effect of stress agents *in vitro* is shown. The involvement of ABA in the action of a number of other *in vitro* culture explant systems (interaction between endogenous and exogenous hormones, hormonal mutants, *ex vitro* acclimatization of regenerants) is analyzed. The conclusion is confirmed that plants need a certain qualitative combination and quantitative relation of phytohormones (and ABA, in particular) to switch on and maintain physiological programs of one kind or another.

Key words: *in vitro* culture, ABA, somatic embryogenesis, callus, regenerant.