

DOI 10.33952/2542-0720-2021-2-26-127-144

УДК 581:3: 576.3:576.535:577.175.152

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

**ЭМБРИОКУЛЬТУРА *IN VITRO* В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ ОЦЕНКЕ
ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ ХЛЕБНЫХ ЗЛАКОВ (ОБЗОР)**

Уфимский институт биологии – обособленное структурное подразделение ФГБНУ
«Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук»

Реферат. Засуха – неблагоприятное сочетание метеорологических условий, при которых растения испытывают длительный водный дефицит в воздухе и почве. Это один из наиболее распространенных абиотических стресс-факторов, действие которого приводит не только к потерям урожая, но и в целом к возникновению угрозы продовольственной безопасности. Исследователи активно разрабатывают способы создания засухоустойчивых сортов экономически важных сельскохозяйственных культур и особенно хлебных злаков как основного продовольственного ресурса. Одно из перспективных направлений биотехнологической оценки устойчивости уже существующих и вновь создаваемых генотипов хлебных злаков к засухе в селекционных целях состоит в использовании культуры *in vitro*, когда в качестве эксплантов применяют зародыши той или иной стадии развития (так называемая эмбриокультура *in vitro*). Цель данного обзора – анализ литературных и собственных данных, посвященных получению регенерантов хлебных злаков в эмбриокультуре *in vitro* в селективных экспериментальных условиях имитации физиологической засухи. Показано, что в данном случае особенно перспективно культивирование *in vitro* незрелых зародышей, находящихся в критической стадии относительной автономности. Такой зародыш не зависит от физиологических факторов материнской особи и способен самостоятельно дать начало полноценному растению в адекватных условиях *in vitro* и далее *ex vitro*. Это позволяет получать регенеранты напрямую, исключая дополнительный трудоемкий этап формирования морфогенных каллусов *in vitro*, что сокращает время проведения дорогостоящих экспериментов. Представлены данные по выявлению критической стадии относительной автономности эмбриогенеза хлебных злаков. Проанализирован предложенный авторами критерий выявления этой стадии по способности зародышей завершить эмбриогенез и сформировать проростки на безгормональной среде *in vitro* и дать начало полноценным регенерантам *ex vitro* с анализом лабораторной всхожести полученных зерновок. Установлено, например, что у яровой мягкой пшеницы такая стадия, соответствующая формированию в зародыше всех органов, приходится на 15 сут после опыления. Рассмотрены вопросы использования относительно автономных зародышей пшеницы в биотехнологической оценке засухоустойчивости генотипов в селективных условиях *in vitro*.

Ключевые слова: эмбриогенез *in vivo*, культура *in vitro*, засуха, хлебные злаки.

Для цитирования: Круглова Н. Н., Сельдимирова О. А., Зинатуллина А. Е. Эмбриокультура *in vitro* в экспериментальной оценке засухоустойчивости хлебных злаков (обзор) // Таврический вестник аграрной науки. 2021. № 2(26). С. 127–144. DOI: 10.33952/2542-0720-2021-2-26-127-144.

For citation: Kruglova N. N., Seldimirova O. A., Zinatullina A. E. Embryo culture *in vitro* in the experimental evaluation of drought resistance in cereals (review) // Taurida Herald of the Agrarian Sciences. 2021. No. 2 (26). P. 127–144. DOI: 10.33952/2542-0720-2021-2-26-127-144.

Введение

Засуха определяется как неблагоприятное сочетание метеорологических условий, при которых растения испытывают длительный водный дефицит в воздухе и почве [1]. Это один из наиболее распространенных абиотических стресс-факторов, приводящий к значительным потерям урожая сельскохозяйственных растений вплоть до возникновения угрозы продовольственной безопасности. Выказано мнение, что недостаток воды в почве наносит растениеводству значительно больший вред, чем все другие стрессовые факторы, вместе взятые [2, 3]. О чрезвычайной актуальности проблемы устойчивости растений к засухе в условиях современных экстремальных колебаний климата [4] свидетельствует обширнейшая литература (например, некоторые обзоры последних лет) [5–7].

Исследователи активно разрабатывают способы создания засухоустойчивых районированных сортов экономически важных сельскохозяйственных культур и особенно хлебных злаков как основного продовольственного ресурса. Такие сорта должны сохранять относительно высокий уровень урожайности в условиях дефицита воды [8, 9].

Известно, что успех адаптивной селекции на засухоустойчивость во многом зависит от правильной оценки этого признака у создаваемых сортов [10, 11]. Однако решение этой проблемы вызывает трудности. Действительно, если устойчивость растений к биотическим стрессам в основном определяется моногенными признаками, то устойчивость к абиотическим – мультигенна [12]. Выявлено также, что в формировании толерантности к неблагоприятным внешним воздействиям у растений задействован ряд транскрипционных факторов, часть из которых принимает участие в контроле развития всего растения или отдельных органов [13], а это значительно усложняет выявление признака устойчивости к конкретному стрессору. Кроме того, в формировании такой толерантности задействованы различные биохимические и физиологические события в растениях, причем на разных стадиях онтогенеза. В целом неспецифические реакции растений на экстремальные воздействия [14] трудно контролировать и тем более управлять ими.

Для хлебных злаков разработаны различные способы оценки устойчивости генотипов к абиотическим стрессам в полевых условиях. Прямым показателем является урожай зерна [8, 15], однако влияние стресса оценивается и по косвенным морфологическим и физиологическим показателям растений [1, 5–7, 16], а также с использованием генетических, молекулярно-генетических подходов [17–19] и моделированием засухи [20]. В то же время для окончательного вывода об устойчивости/неустойчивости конкретного генотипа к конкретному абиотическому стресс-фактору в полевых условиях требуются многолетние трудоемкие исследования и наблюдения. Кроме того, год от года могут меняться характер и степень действия изучаемого стресс-фактора [3].

Предложен ряд лабораторных методов диагностической физиологической оценки засухоустойчивости злаков. Традиционным способом такой оценки является проращивание зерновок и анализ развития проростков в растворах осмотиков, имитирующих недостаток влаги [21, 22]. Полученные результаты относительны, однако использование таких методов позволяет выделить перспективные засухоустойчивые образцы на ранних этапах селекционной работы. Кроме того, достоверность результатов можно повысить путем комплексной оценки засухоустойчивости одних и тех же генотипов злаков как в лабораторных, так и полевых условиях [23].

В последние годы исследователи обращают самое пристальное внимание на такое направление диагностической лабораторной оценки стресс-устойчивости

злаковых растений, как использование селективных методов культуры *in vitro* клеток, тканей и органов [2, 3, 24–28]. Особенно обширные исследования посвящены анализу в селективных экспериментальных условиях культуры *in vitro* засухоустойчивости различных видов хлебных злаков [29–32].

Использование методов культуры *in vitro* в качестве экспериментальных способов оценки стресс-устойчивости эксплантов и далее регенерантов имеет ряд преимуществ и недостатков. Подробно эти вопросы рассмотрены во многих обзорных работах [3, 26, 28, 33, 34]. В контексте темы данного обзора подчеркнем то несомненное преимущество, что параметры условий культуры *in vitro*, заданные аналогично экстремальным условиям *in vivo*, дают возможность детально анализировать реакции эксплантов/регенерантов на действие конкретных абиотических стрессов (в ряде случаев – нескольких стресс-факторов в комплексе), что сложно изучить в тепличных и полевых условиях из-за изменчивого характера действия этих стрессов.

В то же время применением селективных методов культуры *in vitro* исследователям удалось получить регенеранты хлебных злаков, устойчивые не только к стресс-фактору засухи [29, 30, 32, 35, 36], но и толерантные сразу к нескольким стрессовым факторам [24, 37–39].

Отдельное направление оценки стресс-устойчивости растений в условиях *in vitro* связано с использованием эмбриокультуры *in vitro* – культивированием разновозрастных зародышей [40]. Перспективность этого направления определяется, по нашему мнению, тем, что зародыш обладает всеми морфогенетическими потенциями взрослого организма [41], в том числе способностью противостоять различным стрессам.

С помощью многочисленных исследований выявили такие пути образования регенерантов в эмбриокультуре *in vitro*, как прямой (регенеранты получают непосредственно из экспланта-зародыша) и непрямой (регенеранты образуются через этап формирования морфогенного каллуса).

Непрямой путь образования регенерантов хлебных злаков и связанное с этим изучение различных вопросов индукции формирования морфогенных каллусов и их развития на индукционной и регенерационной средах *in vitro* – предмет давних научных интересов авторов данной обзорной статьи. Анализ результатов многолетних экспериментальных исследований позволил авторам предложить оценивать морфогенные каллусы *in vitro* как модельные системы при изучении сложнейшей проблемы морфогенеза растений [42–44] и при биотехнологических исследованиях устойчивости растений к абиотическим стресс-факторам и действия обработок антистрессовыми препаратами [26, 28, 45, 46].

В последнее десятилетие авторы данной статьи в своих исследованиях обращают большое внимание на изучение прямого пути получения регенерантов хлебных злаков в условиях эмбриокультуры *in vitro* – как в теоретическом плане [47], так и в разработке прикладных способов использования культивируемых зародышей в селективной оценке засухоустойчивости.

Цель данного обзора – провести анализ литературных и собственных данных, посвященных изучению прямого пути получения регенерантов хлебных злаков в эмбриокультуре *in vitro* в селективных экспериментальных условиях имитации физиологической засухи.

Эмбриокультура *in vitro* как биотехнологический приём.

История изучения эмбриокультуры как метода культивирования *in vitro* разновозрастных зиготических зародышей [40] насчитывает около 120 лет. Основоположителем метода считается Е. Hannig (1904) [48], первый выделивший в асептических условиях зрелые зародыши растений родов *Raphanus* и *Cochlearia* и

культивировавший их на питательной среде, дополненной сахарозой, с получением нормальных проростков. В течение последующих лет метод активно разрабатывался различными исследователями с использованием представителей многих семейств покрытосеменных и голосеменных растений [48, 49].

Метод эмбриокультуры *in vitro* используется в различных целях, например, исследование физиологических, биохимических и иных факторов, контролирующих эмбриональный и постэмбриональный морфогенез; изучение зародышей, полученных путем искусственного оплодотворения яйцеклеток; анализ причин преждевременного прорастания семян; разработка способов преодоления покоя семян; «спасение» гаплоидных зародышей, полученных путем межвидового скрещивания [41, 48–52]. Метод используется в биотехнологических исследованиях злаков для получения и сохранения амфидиплоидных и интерплоидных межвидовых гибридов [53] и как эффективный способ получения регенерантов через этап формирования морфогенных каллусов из незрелых зародышей [47].

В то же время метод эмбриокультуры *in vitro* – один из немногих биотехнологических способов прямого получения регенерантов злаков с возможностью исключения этапа формирования морфогенных каллусов. Исследователи при этом используют как зрелые [54–56], так и незрелые [25, 50, 57–63] зародыши представителей этого семейства.

Выявлено, что в данном случае более эффективна эмбриокультура *in vitro* именно незрелых зародышей. Такие зародыши, как онтогенетически молодые экспланты, более отзывчивы на условия культивирования за счет эпигенетической модификации ДНК и специфических транскрипционных факторов [47]. Несмотря на то, что использование незрелых зародышей злаков имеет сезонное ограничение, преимущества в получении регенерантов, как прямым, так и непрямым путями эмбриокультуры *in vitro*, позволяют рекомендовать именно незрелые зародыши в качестве основного экспланта при различных биотехнологических исследованиях злаков [46].

С биотехнологическим использованием незрелых зародышей в эмбриокультуре *in vitro* хлебных злаков тесно связана проблема выявления стадии развития инокулируемого зародыша как один из важнейших эндогенных факторов успешного формирования регенерантов. Однако за редким исключением исследователи не сообщают, на какой именно стадии развития находятся инокулируемые незрелые зародыши. Как правило, указывается время, прошедшее от опыления до инокуляции зародышей на индукционную среду, реже – длина инокулируемых зародышей. Причина этого заключается, на наш взгляд, в отсутствии единой унифицированной периодизации зиготического эмбриогенеза злаков, основанной, во-первых, на детальном гистологическом анализе с выявлением четких морфологических и временных границ стадий развития зародышей, во-вторых, удобной в биотехнологической практике, особенно при массовой сезонной работе. В то же время сложность разработки единой периодизации обусловлена как спецификой протекания эмбриогенеза злаков (эмбриологами выделен особый Graminad-тип развития зародышей злаков), так и специфической морфологией зрелого зародыша, для которого характерны дорзовентральность строения и наличие уникальных органов (щиток, колеоптиль, эпибласт, колеориза) [41, 64].

Нами с позиции классической эмбриологии растений на примере яровой мягкой пшеницы на основании детальном морфологическом (длина зародыша), временных (сутки после искусственного опыления) и структурных (гистологических) данных по развитию зародышей от зиготы до зрелой структуры разработана периодизация эмбриогенеза злаков [65, 66]. Предложено выделять следующие этапы и стадии эмбриогенеза:

I. Этап недифференцированного зародыша (включает стадии: зигота, двуклеточный зародыш, четырехклеточный зародыш, многоклеточный зародыш). *Зигота* (длина 0,001 мм; время после опыления 0,5 сут) – первая инициальная клетка нового дочернего организма, формирующаяся после осуществления оплодотворения. *Двуклеточный зародыш* (длина 0,05–0,10 мм; время после опыления 1,5–2,0 сут) состоит из апикальной и базальной клеток как результата асимметричного деления зиготы. *Четырехклеточный зародыш* (длина 0,12–0,14 мм; время после опыления 2,5 сут) состоит из двух клеток апикального полюса и двух клеток базального полюса как результата асимметричных делений соответствующих клеток двуклеточного зародыша. *Многоклеточный зародыш* (длина 0,15–0,20 мм; время после опыления 3,0–4,0 сут) – результат интенсивных делений апикальной и базальной клеток двуклеточного зародыша.

II. Этап морфологической дифференциации зародыша (включает стадии: начало органогенеза, органогенез, завершение органогенеза). В течение стадии *начала органогенеза* (длина 0,4–0,6 мм; время после опыления 4,5–8,0 сут) происходят интенсивные клеточные деления в апикальной части зародыша, зародыш быстро растет, постепенно формируется первый орган – щиток (семядоля) и закладывается точка роста – область меристематических клеток. Во время стадии *активного органогенеза* (длина 0,8–1,3 мм; время после опыления 9,0–12,0 сут) клеточные деления замедляются, что ведет к приостановке роста зародыша; формируются еще один орган – колеоптиль. На стадии *завершения органогенеза* (длина 1,5–2,0 мм, время после опыления 13,0–15,0 сут) клеточные деления также замедлены, постепенно формируются оставшиеся органы зародыша: почка (апекс побега), зародышевый корень, колеориза, эпибласт.

III. Этап дифференцированного зародыша (включает стадии сформированного зародыша и зрелого зародыша). В *сформированном зародыше* (длина 2,1–2,2 мм, время после опыления 17,5–20,0 сут) наличествуют все органы, характерные для зародыша злаков; наблюдается незначительный рост органов зародыша (за счет растяжения клеток), хотя размеры зародыша существенно не изменяются, формируется первый лист, в окружающем зародыш эндосперме начинается накопление крахмала как запасного питательного вещества. На стадии *зрелого зародыша* (длина 2,3–2,6 мм, время после опыления 21,0–25,0 сут) формируются второй и третий листья и корневой чехлик. Такой зародыш вступает в период покоя.

Эта периодизация апробирована нами на примере сортов и гибридных линий яровой мягкой пшеницы при детальном сравнительном исследовании формирования регенерантов зародышами на выделенных стадиях эмбриогенеза. Выявлено, что разновозрастные зародыши одного и того же генотипа по-разному реагируют на одни и те же условия культивирования *in vitro* [25, 67–71]. Полученные результаты подтверждают данные эмбриологии растений о том, что зиготический зародыш в своем морфогенезе проходит ряд дискретных взаимосвязанных стадий, различающихся как по морфофизиологическим процессам, функциональной нагрузке, продолжительности, так и по значению для дальнейшего развития. Каждая из стадий эмбриогенеза, несмотря на все разнообразие происходящих в это время процессов, направлена на реализацию морфогенетического потенциала зародыша и онтогенетической программы развития особи в целом, а зародыш демонстрирует свойства динамической системы с пульсирующим характером функционирования своих элементов [41].

В контексте данного обзора важно охарактеризовать стадию развития, когда незрелый зародыш способен самостоятельно дать начало полноценному растению.

Ряд стадий эмбриогенеза цветковых растений исследователи относят к критическим. В частности, Т. Б. Батыгиной [41] предложено выделять критическую

стадию относительной автономности зародыша как проявление автономизации онтогенеза особи. Автор полагает, что на стадии относительной автономности зародыш становится независимым относительно физиологических факторов материнского организма, главным образом гормонов. Иначе говоря, именно на стадии относительной автономности закрепляется жесткая детерминация пути развития зародыша как нового организма. Учитывая, что становление автономности – сложный длительный процесс, автор предлагает ввести понятие «степень автономности» как количественное и временное выражение зависимости зародыша от материнского организма.

Данные о критической стадии относительной автономности зародыша имеют практическое значение при выявлении и характеристике статуса незрелых зародышей злаков, оптимальных для использования в эмбриокультуре *in vitro* с целью прямого получения растений-регенерантов в условиях *in vitro* и далее *ex vitro* [47].

Предложены два критерия выявления стадии относительной автономности зародышей растений: первый – способность зародышей завершить эмбриогенез и сформировать нормальные проростки в культуре *in vitro* на безгормональной среде [41]; второй (более жесткий) – способность зародышей не только завершить эмбриогенез и сформировать проростки на безгормональной среде, но и дать начало полноценным фертильным регенерантам в условиях *ex vitro*, с анализом лабораторной всхожести полученных зерновок [68].

В результате анализа обширной коллекции сортов и гибридных комбинаций для яровой мягкой пшеницы на основе второго критерия нами выявлена относительная автономность их зародышей на 15 сут после опыления [68–71]. Анализ внешней и внутренней морфологии показал, что в таких зародышах представлены все основные органы, свойственные зародышу злаков: щиток (семядоля), почечка (в виде апекса побега), колеоптиль, эпибласт, зародышевый корень, а также имеется развитый суспензор; щиток соприкасается с питающей тканью – эндоспермом [70–72] (рисунок).

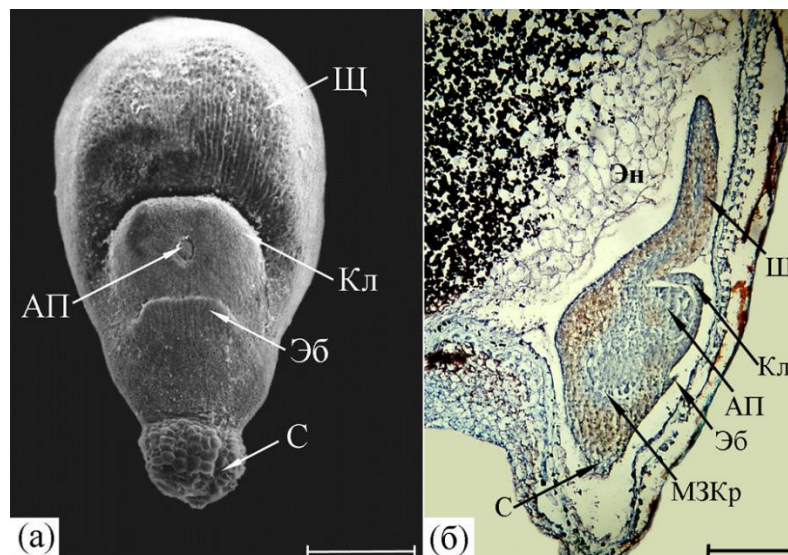


Рисунок – Зародыш пшеницы сорта Жница в стадии относительной автономности эмбриогенеза

Примечания: а – данные сканирующей электронной микроскопии, масштаб 200 мкм; б – данные световой микроскопии, продольный срез, масштаб 200 мкм. 15 сут после искусственного опыления. АП – апекс побега, Кл – колеоптиль, МЗКр – меристема зародышевого корня, С – суспензор, Щ – щиток, Эб – эпибласт, Эн – эндосперм [72].

С позиции предложенной нами периодизации эмбриогенеза злаков [65, 66], критическая стадия относительной автономности незрелых зародышей яровой мягкой пшеницы в условиях выполненных экспериментов соответствует стадии завершения органогенеза II этапа – морфологической дифференциации зародыша. Кроме того, полученные данные подтверждают правомерность использования второго, более жесткого критерия выявления стадии относительной автономности зародышей растений, по крайней мере, у исследованных в этом отношении генотипов пшеницы.

Готовность зародышей пшеницы в стадии относительной автономности эмбриогенеза к самостоятельному развитию должна характеризоваться и рядом физиологических признаков, главным образом наличием в них эндогенных ауксинов и цитокининов как ключевых гормонов морфогенеза [73]. Специальных поэтапных исследований этого вопроса, судя по доступной литературе, для пшеницы не проводилось. Опубликованы, однако, результаты исследований сухой массы зерновок пшеницы в динамике развития, показавшие, что на 15 сут после опыления в них отмечено максимальное содержание ИУК и цитокининов, соответствующее быстрому увеличению размера зерновки [74]. Кроме того, интенсивное гистохимическое окрашивание на ИУК отмечено в клетках апикальной части зародыша и в клетках развивающихся органов зародыша пшеницы при дифференциации апекса побега и органов, хотя авторы не указывают время после опыления [75]. Аналогичный максимальный показатель содержания цитокининов в зерновках выявлен нами и у ячменя на 15 сут после опыления [76], что косвенно может свидетельствовать о единой для злаков стадии относительной автономности эмбриогенеза.

В целом, зародыш злаков, находящийся в критической стадии относительной автономности, по своему морфологическому и физиологическому (гормональному) статусу готов к самостоятельному развитию независимо от материнского организма. В практике биотехнологических исследований методом эмбриокультуры *in vitro*, по-видимому, именно относительная автономность является той стадией развития инокулируемых незрелых зародышей, начиная с которой они дадут начало нормальным проросткам и далее растениям-регенерантам в условиях *in vitro* и *ex vitro*.

Эмбриокультура *in vitro* относительно автономных зародышей в экспериментальных исследованиях злаков по оценке действия стресс-фактора засухи.

Одно из перспективных биотехнологических направлений, позволяющих дать оценку имеющихся или создаваемых сортов и гибридных комбинации злаков по признаку устойчивости к стресс-фактору засухи, – использование эмбриокультуры относительно автономных зародышей *in vitro* на селективной питательной среде, имитирующей дефицит влаги. Действительно, степень структурной и функциональной дифференциации таких зародышей обусловлена не только его генотипом (тип эмбриогенеза, специфика развития), но и генотипом всего материнского организма (условия внутри развивающегося семени, опосредованно связанного с материнским организмом в целом) [41], в том числе способностью особи противостоять засухе.

В качестве селективных осмотических агентов, имитирующих засуху, в практике культивирования *in vitro* злаков, как и представителей других семейств, обычно используют маннит, сорбит, сахарозу, хлорид натрия, полиэтиленгликоль с молекулярной массой 6000 (ПЭГ 6000) или 10000 (ПЭГ 10000) [22, 32, 35, 59, 61, 62, 77] различных концентраций. Особенно часто используется ПЭГ 6000, не проникающий в клетки из-за своей высокой молекулярной массы, но вызывающий

коллапс клеточных стенок и сжатие протопласта, удачно имитируя события в клетках в условиях осмотического стресса [3, 78]. В то же время считается, что селективная система *in vitro* с введением маннита эффективнее, поскольку обеспечивает более полную элиминацию чувствительных клеток и более высокую жизнеспособность “выживших” регенерантов [2, 3]. В целом в каждом конкретном случае исследователи делают свой выбор в пользу того или иного иммитанта засухи, в зависимости от целей и условий экспериментов.

Несмотря на перспективность исследований, данных по культивированию *in vitro* незрелых относительно автономных зародышей злаков на селективных средах с введением иммитатора засухи в доступной литературе представлено немного.

Е. Д. Никитина с соавторами [59] посвятили свою работу оценке устойчивости к индуцированному хлоридом натрия осмотическому стрессу культивируемых *in vitro* незрелых зародышей (авторы не применяют термин “эмбриокультура *in vitro*”) группы сортов яровой мягкой и твердой пшеницы, различавшихся по показателю засухоустойчивости в полевых условиях; при этом авторы изучили и эффективность различных способов клеточной селекции (жесткая, мягкая и смешанная). На основании сравнительного анализа уровня полевой засухоустойчивости сорта и реакции незрелых зародышей на способ отбора исследователи выявили, что успех регенерации при мягкой селекции определяется в большей степени регенерационным потенциалом генотипа *in vitro*, а не его устойчивостью к засухе. Авторы установили, что жесткая селекция с использованием сублетальной дозы хлорида натрия для отбора стресс-устойчивых регенерантов мягкой пшеницы возможна лишь для генотипов с высоким регенерационным потенциалом. Полученные данные соответствуют общепринятому мнению о том, что регенерация в культуре *in vitro* определяется в первую очередь особенностями генотипа донорного растения (например, обзор [34]). Эта работа интересна и тем, что авторы провели изучение стресс-устойчивости ряда сортов твердой пшеницы, исследования которой в условиях *in vitro* не столь многочисленны.

В цикле работ Н. Н. Кругловой с соавторами [67–71, 79, 80] приведены результаты многолетних исследований засухоустойчивости в селективных условиях культуры *in vitro* относительно автономных незрелых зародышей обширной коллекции родительских сортов и гибридных комбинаций прямых и рецiproкных скрещиваний яровой мягкой пшеницы. Исследователи с применением жесткого критерия оценки засухоустойчивости незрелых зародышей по способности дать начало проростку, развивающемуся до фазы кущения *in vitro* в условиях, имитирующих дефицит влаги введением в состав питательной среды осмотика ПЭГ 6000 сублетальной концентрации 14 %, дали оценку развитию проростков до фазы полной спелости зерна в почвенных условиях *ex vitro*, а также проанализировали лабораторную всхожесть полученных зерновок *in situ*. В результате исследований выявлены генотипы, характеризующиеся как способностью незрелых зародышей к формированию проростков в селективных условиях имитации засухи, так и достаточно высокой лабораторной всхожестью зерновок. При этом авторами не выявлена зависимость между устойчивостью или неустойчивостью к засухе незрелых зародышей родительских сортов и их гибридов. Отмечены случаи, когда при скрещивании незасухоустойчивых сортов полученные гибриды характеризовались достаточно высокой степенью устойчивости незрелых зародышей в селективных условиях *in vitro*. Как полагают исследователи, селективная отзывчивость зародышей гибридов определяется главным образом сложным взаимодействием генотипов родительских форм; возможно, этот признак

контролируется множественными генами, что вообще характерно для количественных признаков [10]. Выявленные засухоустойчивые генотипы пшеницы рекомендованы авторами в качестве исходных форм к включению в селекционные программы по созданию районированных сортов, перспективных по признаку устойчивости к засухе. Кроме того, исследователи подчеркивают, что выявление и селективный отбор *in vitro* толерантных к дефициту воды незрелых зародышей в стадии относительной автономности позволяет дать экспресс-диагностическую оценку засухоустойчивости каждого вновь создаваемого сорта (первоначально – гибридной комбинации) пшеницы. Ускорение в данном случае достигается за счет того, что гибридная комбинация диагностируется на засухоустойчивость на самой ранней стадии онтогенеза – зародыше, а не путем лабораторной оценки зрелого зерна или полевой оценки растения, как это принято в рутинной селекционной практике. Этот вывод, по мнению исследователей, можно отнести к селекционным исследованиям всех хлебных злаков.

Выводы

Эмбриокультура *in vitro* как культивирование разновозрастных зародышей может служить адекватной экспериментальной системой для изучения реакции растений на различные абиотические стресс-факторы и в частности засуху. Основанием для использования такой системы является обладание зародышем всеми морфогенетическими потенциями взрослого организма, а также основанное на универсальности путей морфогенеза сходство ответных реакций растений *in vivo* и эксплантов/регенерантов *in vitro*.

Особого внимания биотехнологов заслуживает культура *in vitro* незрелых зародышей хлебных злаков в стадии относительной автономности. Структурная и физиологическая готовность таких зародышей к дальнейшему нормальному развитию вне материнского организма с формированием регенерантов позволяет экономить время исследований. Кроме того, в данном случае можно избежать дорогостоящих и трудоемких этапов формирования морфогенных каллусов и индуцирования в них образования регенерантов путем чередования питательных сред. Это особенно важно и в тех случаях, когда цель биотехнологии состоит в минимизации соматической изменчивости, как правило, связанной с использованием каллусных культур *in vitro*.

Таким образом, использование эмбриокультуры *in vitro* можно оценивать как один из перспективных биотехнологических способов создания устойчивых к стресс-факторам районированных сортов хлебных злаков – конечной цели селекции.

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

Литература

1. Кудоярова Г. Р., Холодова В. П., Веселов Д. С. Современное состояние проблемы водного баланса растений при дефиците воды // Физиология растений. 2013. Т. 60. № 2. С. 155–165. DOI: 10.7868/S0015330313020140.
2. Дубровная О. В. Селекция пшеницы *in vitro* на устойчивость к абиотическим стрессовым факторам // Физиология растений и генетика. 2017. Т. 49. № 4. С. 279–292. DOI: 10.15407/frg2017.04.279.
3. Пикало С., Демидов О., Юрченко Т., Хоменко С., Гуменюк О., Харченко М., Прокопик Н. Методи оцінки посухостійкості селекційного матеріалу пшениці // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. 2020. Вип. 82. С. 63–79. DOI: 10.30970/vlubs.2020.82.05.
4. Глобальные изменения климата и прогноз рисков в сельском хозяйстве России // Под ред. Иванова А. Л., Кирюшина В. Л. М.: Россельхозакадемия, 2009. 518 с.
5. Plant life under changing environment: responses and management // Ed. by Tripathi D. K. Academic Press (Elsevier), 2020. 1020 p. DOI: 10.1016/C2018-1-02300-8.

6. Jogawat A., Yadav B., Chhaya, Lakra N., Singh A. K., Narayan O. P. Crosstalk between phytohormones and secondary metabolites in the drought stress tolerance of crop plants: a review // *Physiologia Plantarum*. 2021. DOI: 10.1111/ppl.13328.
7. Yadav B., Jogawat A., Rahman M. S., Narayan O. P. Secondary metabolites in the drought stress tolerance of crop plants: a review // *Gene Reports*. 2021. Vol. 23. DOI: 10.1016/j.genrep.2021.101040.
8. Грабовец А. И., Фоменко М. А. Совершенствование методологии селекции пшеницы в условиях недостаточного увлажнения // *Зерновые и крупяные культуры*. 2016. № 2. С. 48–53.
9. Sattar S., Afzal R., Bashir I., Shahid A. Biochemical, molecular and morpho-physiological attributes of wheat to upgrade grain production and compete with water stress // *International Journal of Innovative Approaches in Agricultural Research*. 2019. Vol. 3. No. 3. P. 510–528. DOI: 10.29329/ijjaar.2019.206.16.
10. Драгавцев В. А. Решения технологических задач селекционного повышения урожая, вытекающие из теории эколого-генетической организации количественных признаков // *Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада*. 2019. Вып. 132. С. 17–28. DOI: 10.25684/NBG.boolt.132.2019.02.
11. Sallam A., Alqudah A. M., Dawood M. F., Baenziger P. S., Borner A. Drought stress tolerance in wheat and barley: advances in physiology, breeding and genetics research // *International Journal of Molecular Sciences*. 2019. Vol. 20. No. 13. DOI: 10.3390/ijms20133137.
12. Verma S., Nizam S., Verma P. K. Biotic and abiotic stress signaling in plants // *Stress signaling in plants: genomics and proteomics perspective* // Ed. by Sarwat M., Ahmad A., Abdin M. New York, NY: Springer, 2013. DOI: 10.1007/978-1-4614-6372-6_2.
13. Baillo E. H., Kimotho R. N., Zhang Z., Xu P. Transcription factors associated with abiotic and biotic stress tolerance and their potential for crops improvement // *Genes*. 2019. Vol. 10. DOI: 10.3390/genes10100771.
14. Инжеваткин Е. В., Савченко А. А. Неспецифическая метаболическая реакция клеток на экстремальные условия // *Известия РАН. Серия биологическая*. 2016. № 1. С. 6–16. DOI: 10.7868/S0002332916010069.
15. Demydov O., Khomenko S., Fedorenko M., Kuzmenko Y., Pykalo S. Stability and plasticity of collection samples of durum spring wheat in the forest-steppe conditions of Ukraine // *American Journal of Agriculture and Forestry*. 2021. Vol. 9. No. 2. P. 83–88. DOI: 10.11648/j.ajaf.20210902.16.
16. Chaichi M., Sanjarian F., Razavi K., Gonzalez-Hernandez J. L. Phenotypic diversity among Iranian bread wheat landraces, as a screening tool for drought tolerance // *Acta Physiologiae Plantarum*. 2019. Vol. 41. DOI: 10.1007/s11738-019-2882-1.
17. Gahlaut V., Jaiswal V., Kumar A., Gupta P. K. Transcription factors involved in drought tolerance and their possible role in developing drought tolerant cultivars with emphasis on wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Theoretical and Applied Genetics*. 2016. Vol. 129. No. 11. P. 2019–2042. DOI: 10.1007/s00122-016-2794-z.
18. Rai N., Amasiddha B., Jain N., Singh G. P., Singh P. K., Chand S., Prabhu K. V. Validation of SSR markers linked with drought and heat tolerant QTLs in bread wheat (*Triticum aestivum* L. em. Thell.) // *International Journal of Pure & Applied Bioscience*. 2017. Vol. 5. No. 5. P. 700–705. DOI: 10.18782/2320-7051.5611.
19. Sakkar T., Thankappan R., Mishra G. P., Nawade B. D. Advances in the development and use of *DREB* for improved abiotic stress tolerance in transgenic crop plants // *Physiology and Molecular Biology of Plants*. 2019. Vol. 25. No. 6. P. 1323–1334. DOI: 10.1007/s12298-019-00711-2.
20. Алабушев А. В., Ионова Е. В., Лиховидова В. А., Газе В. Л. Оценка засухоустойчивости озимой мягкой пшеницы в условиях модельной засухи // *Земледелие*. 2019. № 7. С. 35–37. DOI: 10.24411/0044-3913-2019-10709.
21. Парфенова Е. С., Шамова М. Г., Набатова Н. А., Псарева Е. А. Оценка относительной засухоустойчивости сортов озимой ржи способом проращивания на растворе сахарозы // *Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований*. 2018. № 11. Ч. 2. С. 347–351. DOI: 10.17513/mjrfi.12503.
22. 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.
23. Баймагамбетова К., Булатова К. Поэтапная оценка сортов и линий яровой пшеницы на засухоустойчивость // *Selekcija i semenarstvo*. 2013. Vol. XIX. Broj. 2. S. 27–34.
24. Perez-Clemente R.M., Gomez-Cadenas A. *In vitro* tissue culture, a tool for the study and breeding of plants subjected to abiotic stress conditions // In book: *Recent advances in plant in vitro culture* // Ed. by Leva A., Rinaldi L. Published under CC BY 3.0 license, 2012. DOI: 10.5772/50671.
25. Кулуев Б. Р., Круглова Н. Н., Зарипова А. А., Фархутдинов Р. Г. Основы биотехнологии растений. Уфа: изд-во Башкирского государственного университета, 2017. 244 с.

26. 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. 2018. Т. 138. № 3. С. 283–293. DOI: 10.7868/S0042132418030067.
27. Maleki M., Ghorbanpour M., Nikabadi S., Wani S. H. *In vitro* screening of crop plants for abiotic stress tolerance // In book: Recent approaches in omics for plant resilience to climate change // Ed. by Wani S. Cham: Springer, 2019. P. 75–91. DOI: 10.1007/978-3-030-21687-0_4.
28. Круглова Н. Н., Сельдимирова О. А., Зинатуллина А. Е. Каллусные культуры *in vitro* в экспериментальной оценке засухоустойчивости хлебных злаков // Таврический вестник аграрной науки. 2021. № 1(25). С. 124–139. DOI: 10.33952/2542-0720-2021-1-25-124-139.
29. Россеев В. М., Белан И. А., Россеева Л. П. Тестирование *in vitro* яровой мягкой пшеницы на засухоустойчивость // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2011. Т. 76. № 2. С. 32–34.
30. Farshadfar E., Jamshidi B., Cheghamirza K., da Silva J. A. T. Evaluation of drought tolerance in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) using *in vivo* and *in vitro* techniques // Annals of Biological Research. 2012. Vol. 3. No. 1. P. 465–476.
31. Тагиманова Д. С., Ергалиева А. Ж., Райзер О. Б., Хапилина О. Н. Оценка генотипов яровой мягкой пшеницы на засухоустойчивость в условиях *in vitro* // Биотехнология. Теория и практика. 2013. № 2. С. 42–46. DOI: 10.11134/btp.2.2013.7.
32. Pykalo S., Demydov O., Yurchenko T., Prokopik N., Kharchenko M. Comparative assessment of methods for evaluation of drought tolerance in winter bread wheat varieties // ScienceRise: Biological Science. 2019. No. 4(19). DOI: 10.15587/2519-8025.2019.186813.
33. Pykalo S. V., Dubrovna O. V. Variability of the Triticale Genome *in vitro* // Cytology and Genetics. 2018. Vol. 52. No. 5. P. 385–393. DOI: 10.3103/S0095452718050092.
34. Ikeuchi M., Favero D. S., Sakamoto Y., Iwase A., Coleman D., Rymen B., Sugimoto K. Molecular mechanisms of plant regeneration // Annual Review of Plant Biology. 2019. Vol. 70. P. 377–406. DOI: 10.1146/annurev-arplant-050718-100434.
35. Никитина Е. Д., Хлебова Л. П., Ерещенко О. В. Разработка отдельных элементов технологии клеточной селекции яровой пшеницы на устойчивость к абиотическим стрессам // Известия Алтайского государственного университета. Биологические науки. 2014. DOI: 10.14258/izvasu(2014)3.2-09.
36. Шуплецова О. Н., Щенникова И. Н. Результаты использования клеточных технологий в создании новых сортов ячменя, устойчивых к токсичности алюминия и засухе // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016. Т. 20. № 5. С. 623–628. DOI: 10.18699/VJ16.183.
37. Зинченко М. А., Дубровная О. В., Бавол А. В. Клеточная селекция мягкой пшеницы на устойчивость к комплексу стрессовых факторов и анализ полученных форм // Известия Самарского научного центра РАН. 2013. № 3. С. 1610–1614.
38. Merks R. M. H., Guravage M. A. Building simulation models of developing plant organs // In book: Plant Organogenesis: Methods and Protocols. Methods in Molecular Biology // Ed. by de Smet I. New York: Springer Science+Business Media, 2013. P. 333–352.
39. Abdelnour-Esquivel A., Perez J., Rojas M., Vargas W., Gatica-Arias A. Use of gamma radiation to induce mutations in rice (*Oryza sativa* L.) and the selection of lines with tolerance to salinity and drought // *In Vitro Cellular & Developmental Biology – Plant*. 2020. DOI: 10.1007/s11627-019-10015-5.
40. Plant Embryo Culture: Methods and Protocols // Ed. by Thorpe T. A., Yeung E. C. New York, London, Dordrecht, Heidelberg: Springer, 2011. 377 p.
41. Батыгина Т. Б. Биология развития растений. Санкт-Петербург: ДЕАН, 2014. 764 с.
42. Круглова Н.Н. Каллус как модель для изучения формирования структуры высшего растения // Известия Уфимского научного центра РАН. 2011. № 2. С. 17–22.
43. Круглова Н. Н., Титова Г. Е., Сельдимирова О. А. Каллусогенез как путь морфогенеза *in vitro* у злаков // Онтогенез. 2018. Т. 49. № 5. С. 273–288. DOI: 10.1134/S0475145018050038.
44. Круглова Н. Н., Сельдимирова О. А., Зинатуллина А. Е. Каллус *in vitro* как модельная система для изучения органогенеза растений // Известия Уфимского научного центра РАН. 2019. № 2. С. 44–54. DOI: 10.31040/2222-8349-2019-2-44-54.
45. 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.
46. Зинатуллина А. Е. Модельная система «зародыш–зародышевый каллус» в экспресс-оценке стрессовых и антистрессовых воздействий (на примере злаков) // Экобиотех. 2020. Т. 3. № 1. С. 38–50. DOI: 10.31163/2618-964X-2020-3-1-38-50.
47. Круглова Н. Н., Титова Г. Е., Сельдимирова О. А., Зинатуллина А. Е., Веселов Д. С. Зародыш цветковых растений в критическую стадию относительной автономности эмбриогенеза (на примере злаков) // Онтогенез. 2020. Т. 51. № 1. С. 3–18. DOI: 10.31857/S0475145020010024.

48. Raghavan V. One hundred years of zygotic embryo culture investigations // *In Vitro Cellular & Developmental Biology – Plant*. 2003. Vol. 39. No. 5. P. 437–442. DOI: 10.1079/IVP2003436.
49. Haslam T. M., Yeung E. C. Zygotic embryo culture: an overview // In book: *Plant Embryo Culture: Methods and Protocols* // Ed. by Thorpe T. A., Yeung E. C. New York, London, Dordrecht, Heidelberg: Springer, 2011. P. 3–16.
50. Игнатова С. А. Клеточные технологии в растениеводстве, генетике и селекции возделываемых растений: задачи, возможности, разработки систем *in vitro*. Одесса: Астропринт, 2011. 224 с.
51. Hussain A., Qarshi I. A., Nazir H., Ullah I. Chapter 1. Plant tissue culture: current status and opportunities // In book: *Recent advances in plant in vitro culture*. Licensee InTech. 2012. P. 1–21. DOI: 10.5772/50568.
52. Kumari P., Thaneshwari R. Embryo rescue in horticultural crops // *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*. 2018. Vol. 7. P. 3350–3358. DOI: 10.20546/ijcmas.2018.706.393.
53. Дьячук Т. И., Хомякова О. В., Столярова С. В., Итальянская Ю. В., Сафронова Н. Ф., Медведева Л. П. Клеточные биотехнологии в создании исходного материала для селекции тритикале // *Аграрный вестник Юго-Востока*. 2009. № 2. С. 9–10.
54. Audin M., Tosun M., Haliloglu K. Plant regeneration in wheat mature embryo culture // *African Journal of Biotechnology*. 2011. Vol. 10. No. 70. P. 15749–15755. DOI: 10.5897/AJB11.1495.
55. Rostami H., Giri A., Nejad A. S. M., Moslem A. Optimization of multiple shoot induction and plant regeneration in Indian barley (*Hordeum vulgare*) cultivars using mature embryos // *Saudi Journal of Biological Sciences*. 2013. Vol. 20. P. 251–255. DOI: 10.1016/j.sjbs.2013.02.008.
56. Delporte F., Pretova A., du Jardin P., Watillon D. Morpho-histology and genotype dependence of *in vitro* morphogenesis in mature embryo cultures of wheat // *Protoplasma*. 2014. Vol. 251. No. 6. P. 1455–1470. DOI: 10.1007/s00709-014-0647-7.
57. Zuraida A. R., Naziah B., Zamri Z., Sreeramanan S. Efficient plant regeneration of Malaysian indica rice MR 219 and 232 via somatic embryogenesis system // *Acta Physiologiae Plantarum*. 2011. Vol. 33. P. 1913–1921. DOI: 10.1007/s11738-011-0739-3.
58. Голева Г. Г., Батлук Ю. А., Ващенко Т. Г., Черкасова Н. Н., Голев А. Д. Получение растений-регенерантов озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в культуре *in vitro* // *Вестник Воронежского государственного аграрного университета. Сельскохозяйственные науки*. 2014. № 3 (42). С. 17–22.
59. Никитина Е. Д., Хлебцова Л. П. Влияние температуры и освещения на прямое прорастание незрелых зародышей *Triticum aestivum* L. в культуре *in vitro* // *Известия Алтайского государственного университета. Биологические науки*. 2014. № 3. С. 46–50. DOI: 10.14258/izvasu(2014)3.1-08.
60. Zhang W., Wang X., Fan R., Yin G., Wang K., Du L., Xiao L., Ye X. Effects of inter-culture, arabinogalactan proteins, and hydrogen peroxide on the plant regeneration of wheat immature embryos // *Journal of Integrative Agriculture*. 2015. Vol. 14. No. 1. P. 11–19. DOI: 10.1016/S2095-3119(14)60764-4.
61. Бычкова О. В. Оценка эффективности морфогенеза и регенерации яровой твердой пшеницы в культуре *in vitro* // *Acta Biologica Sibirica*. 2016. № 2. С. 139–149. DOI: 10.14258/abs.v2i1-4.923.
62. Бычкова О. В., Ерещенко Д. В., Розова М. А. Сравнительная оценка использования зрелых и незрелых зародышей яровой твердой пшеницы в культуре *in vitro* // *Acta Biologica Sibirica*. 2016. № 2. С. 76–80. DOI: 10.14258/abs.v2i2.1349.
63. Noga A., Skrzypek E., Warchoł M., Czyczyło-Mysza I., Dziurka K., Marcinska I., Juzon K., Warzecha T., Sutkowska A., Nita Z., Werwinska K. Conversion of oat (*Avena sativa* L.) haploid embryos into plants in relation to embryo developmental stage and regeneration media // *In Vitro Cellular & Developmental Biology – Plant*. 2016. Vol. 52. No. 6. P. 590–597. DOI: 10.1007/s11627-016-9788-z.
64. Круглова Н. Н., Сельдимирова О. А., Зинатуллина А. Е. Структурные особенности и гормональная регуляция зиготического эмбриогенеза злаков // *Успехи современной биологии*. 2019. Т. 139. № 4. С. 326–337. DOI: 10.1134/S0042132419040057.
65. Круглова Н. Н. Периодизация эмбриогенеза пшеницы как методологический аспект биотехнологических разработок // *Известия Уфимского научного центра РАН*. 2012. № 2. С. 21–24.
66. Kuglova N. N. Periodization of wheat embryo structure on the base of anatomy and morphology criteria // *Modern Phytomorphology*. 2013. No. 4. P. 181–183.
67. Круглова Н. Н. Оптимизация биотехнологии получения растений пшеницы в культуре *in vitro* // *Известия Уфимского научного центра РАН*. 2012. № 3. С. 57–61.
68. Круглова Н. Н. Выявление критической стадии автономности зародыша пшеницы в культуре *in vitro* // *Известия Уфимского научного центра РАН*. 2013. № 1. С. 42–45.
69. Круглова Н. Н. Выявление автономности зародыша пшеницы как этап разработки экспресс-диагностической биотехнологии получения засухоустойчивых образцов // *Пермский аграрный вестник*. 2014. № 1. С. 38–43.

70. Круглова Н. Н., Сельдиминова О. А., Зинатуллина А. Е., Веселов Д. С. Критическая стадия автономности зародыша пшеницы *in planta* // Биомика. 2018. Т. 10. № 1. С. 1–6. DOI: 10.31301/2221-6197.bmc.2018-1.
71. Круглова Н. Н., Сельдиминова 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. 2018. № 3. С. 28–33. DOI: 10.31040/2222-8349-2018-0-3-28-33.
72. Сельдиминова О. А., Титова Г. Е., Круглова Н. Н. Комплексный морфолого-гистологический подход к изучению морфогенных структур в культуре *in vitro* пыльников пшеницы // Известия РАН. Серия биологическая. 2016. Т. 43. № 2. С. 155–161.
73. Медведев С. С., Шарова Е. И. Биология развития растений. Т. 1. Начала биологии развития растений. Фитогормоны. Санкт-Петербург: Изд-во Санкт-Петербургского университета, 2011. 253 с.
74. Hess J. R., Carman J. G., Vanowetz G. M. Hormones in wheat kernels during embryony // Journal of Plant Physiology. 2002. Vol. 159. P. 379–386. DOI: 10.1078/0176-1617-00718.
75. Сельдиминова 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. 2017. № 3(1). С. 114–118.
76. Сельдиминова О. А., Круглова Н. Н., Галин И. Р., Веселов Д. С. Сравнительная оценка уровня ИУК, АБК и цитокининов в эмбриогенезе *in vivo* ячменя сорта Steptoe и его АБК-дефицитного мутанта AZ34 // Экобиотех. 2018. Т. 1. № 3. С. 134–142. DOI: 10.3163/2618-964X-2018-1-3-134-142.
77. Никитина Е. Д., Хлебова Л. П., Соколова Г. Г., Ерещенко О. В. Создание стрессоустойчивого материала яровой мягкой пшеницы с использованием клеточной селекции *in vitro* // Известия Алтайского государственного университета. Биологические науки. 2013. № 3. С. 95–98. DOI: 10.14258/izvasu(2013)3.2-20.
78. Freitas W. C., Medina P. F., Giomoto G. S., Almeida J. A. S. PEG 6000 and sucrose in the control of the direct somatic embryogenesis capacity in *Coffea arabica* L. // Journal of Global Biosciences. 2020. Vol. 9. No. 5. P. 7364–7376. DOI: jgb/vol.09/05/090507.
79. Круглова Н. Н. Оценка коллекции генотипов яровой мягкой пшеницы по устойчивости автономных зародышей на селективных средах *in vitro*, имитирующих засуху // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. № 1. С. 2243–2245.
80. Круглова Н. Н., Сельдиминова О. А., Зинатуллина А. Е., Никонов В. И. Выявление засухоустойчивых генотипов пшеницы в культуре незрелых зародышей *in vitro* // Вестник Башкирского государственного аграрного университета. 2019. Т. 52. № 4. С. 37–41. DOI: 10.31563/1684-7628-2019-52-4-37-41.

References

1. Kudoyarova G. R., Kholodova V. P., Veselov D. S. Current state of the problem of water relations in plants under water deficit // Russian Journal of Plant Physiology. 2013. Vol. 60. No. 2. P. 155–165. DOI: 10.7868/S0015330313020140.
2. Dubrovnyaya O. V. *In vitro* selection of wheat for resistance to abiotic stress factors // Fiziologia rastenij i genetika (Plant physiology and genetics). 2017. Vol. 49. No. 4. P. 279–292. DOI: 10.15407/frg2017.04.279.
3. Pykalo S., Demidov O., Yurchenko T., Khomenko S., Gumenyuk O., Kharchenko M., Prokopik N. Methods for evaluation of wheat breeding material for drought tolerance // Visnyk of Lviv University. Biological series. 2020. Iss. 82. P. 63–79. DOI: 10.30970/vlubs.2020.82.05.
4. Global climate changes and risk forecast in Russian agriculture // Ed. by Ivanov A. L., Kiryushin V. L. Moscow: Rosselkhozakademiya, 2009. 518 p.
5. Plant life under changing environment: responses and management // Ed. by Tripathi D. K. Academic Press (Elsevier), 2020. 1020 p. DOI: 10.1016/C2018-1-02300-8.
6. Jogawat A., Yadav B., Chhaya, Lakra N., Singh A. K., Narayan O. P. Crosstalk between phytohormones and secondary metabolites in the drought stress tolerance of crop plants: a review // Physiologia Plantarum. 2021. DOI: 10.1111/ppl.13328.
7. Yadav B., Jogawat A., Rahman M. S., Narayan O. P. Secondary metabolites in the drought stress tolerance of crop plants: a review // Gene Reports. 2021. Vol. 23. DOI: 10.1016/j.genrep.2021.101040.
8. Grabovets A. I., Fomenko M. A. Improving of the methodology of the wheat breeding in conditions of insufficient moisture // Grain and Cereal Crops. 2016. No. 2. P. 48–53.
9. Sattar S., Afzal R., Bashir I., Shahid A. Biochemical, molecular and morpho-physiological attributes of wheat to upgrade grain production and compete with water stress // International Journal of Innovative Approaches in Agricultural Research. 2019. Vol. 3. No. 3. P. 510–528. DOI: 10.29329/ijjaar.2019.206.16.

10. Dragavtsev V. A. The answers of the breeding yield gain process tasks, that stem from the theory of an ecological-genetic implementation of quantitative traits // Bulletin of the State Nikita Botanical Garden. 2019. Iss. 132. P. 17–28. DOI: 10.25684/NBG.boot.132.2019.02.
11. Sallam A., Alqudah A. M., Dawood M. F., Baenziger P. S., Borner A. Drought stress tolerance in wheat and barley: advances in physiology, breeding and genetics research // International Journal of Molecular Sciences. 2019. Vol. 20. No. 13. DOI: 10.3390/ijms20133137.
12. Verma S., Nizam S., Verma P. K. Biotic and abiotic stress signaling in plants // In book: Stress signaling in plants: genomics and proteomics perspective // Ed. by Sarwat M., Ahmad A., Abdin M. New York, NY: Springer, 2013. DOI: 10.1007/978-1-4614-6372-6_2.
13. Baillo E. H., Kimotho R. N., Zhang Z., Xu P. Transcription factors associated with abiotic and biotic stress tolerance and their potential for crops improvement // Genes. 2019. Vol. 10. DOI: 10.3390/genes10100771.
14. Inzhevatin E. V., Savchenko A. A. The nonspecific metabolic reaction of cells to extreme exposures // Biology Bulletin. 2016. No. 1. P. 6–16. DOI: 10.7868/S0002332916010069
15. Demydov O., Khomenko S., Fedorenko M., Kuzmenko Y., Pykalo S. Stability and plasticity of collection samples of durum spring wheat in the forest-steppe conditions of Ukraine // American Journal of Agriculture and Forestry. 2021. Vol. 9. No. 2. P. 83–88. DOI: 10.11648/j.ajaf.20210902.16.
16. Chaichi M., Sanjarian F., Razavi K., Gonzalez-Hernandez J. L. Phenotypic diversity among Iranian bread wheat landraces, as a screening tool for drought tolerance // Acta Physiologiae Plantarum. 2019. Vol. 41. DOI: 10.1007/s11738-019-2882-1.
17. Gahlaut V., Jaiswal V., Kumar A., Gupta P. K. Transcription factors involved in drought tolerance and their possible role in developing drought tolerant cultivars with emphasis on wheat (*Triticum aestivum* L.) // Theoretical and Applied Genetics. 2016. Vol. 129. No. 11. P. 2019–2042. DOI: 10.1007/s00122-016-2794-z.
18. Rai N., Amasiddha B., Jain N., Singh G. P., Singh P. K., Chand S., Prabhu K. V. Validation of SSR markers linked with drought and heat tolerant QTLs in bread wheat (*Triticum aestivum* L. em. Thell.) // International Journal of Pure & Applied Bioscience. 2017. Vol. 5. No. 5. P. 700–705. DOI: 10.18782/2320-7051.5611.
19. Sakkar T., Thankappan R., Mishra G. P., Nawade B. D. Advances in the development and use of *DREB* for improved abiotic stress tolerance in transgenic crop plants // Physiology and Molecular Biology of Plants. 2019. Vol. 25. No. 6. P. 1323–1334. DOI: 10.1007/s12298-019-00711-2.
20. Alabushev A. V., Ionova E. V., Likhovidova V. A., Gaze V. L. Estimation of drought resistance of winter common wheat under conditions of model drought // Zemledelie. 2019. No. 7. P. 35–37. DOI: 10.24411/0044-3913-2019-10709.
21. Parfenova E. S., Shamova M. G., Nabatova N. A., Psareva E. A. Assessment of the relative drought resistance of varieties of winter rye, method of germination on sucrose // International Journal of Applied and Fundamental Research. 2018. No. 11. Part 2. P. 347–351. DOI: 10.17513/mjpf.12503.
22. Seldimirova O. A. Testing of selective agents for evaluation of spring soft wheat for drought resistance // Ecobiotech. 2019. Vol. 2. No. 1. P. 51–62. DOI: 10.31163/2618-964X-2019-2-1-51-62.
23. Baimagambetova K., Bulatova K. Step-by-step evaluation of spring wheat varieties and lines for drought resistance // Selekcija i semenarstvo. 2013. Vol. XIX. Broj. 2. P. 27–34.
24. Perez-Clemente R.M., Gomez-Cadenas A. *In vitro* tissue culture, a tool for the study and breeding of plants subjected to abiotic stress conditions // In book: Recent advances in plant *in vitro* culture // Ed. by Leva A., Rinaldi L. Published under CC BY 3.0 license, 2012. DOI: 10.5772/50671.
25. Kuluev B. R., Kruglova N. N., Zaripova A. A., Farkhutdinov R. G. Bases of plant biotechnology. Ufa: Publishing house of Bashkir State University, 2017. 244 p.
26. 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) // Biology Bulletin Reviews. 2018. Vol. 8. No. 6. P. 518–526. DOI: 10.1134/S2079086418060063.
27. Maleki M., Ghorbanpour M., Nikabadi S., Wani S. H. *In vitro* screening of crop plants for abiotic stress tolerance // Recent approaches in omics for plant resilience to climate change // Ed. by Wani S. Cham: Springer, 2019. P. 75–91. DOI: 10.1007/978-3-030-21687-0_4.
28. Kruglova N. N., Seldimirova O. A., Zinatullina A. E. Callus culture *in vitro* in the experimental evaluation of drought resistance in cereals (review) // Taurida Herald of the Agrarian Sciences. 2021. No. 1(25). P. 124–139. DOI: 10.33952/2542-0720-2021-1-25-124-139.
29. Rosseev V. M., Belan I. A., Rosseeva L. P. Testing *in vitro* of spring soft wheat for drought resistance // Bulletin of Altai State Agricultural University. 2011. Vol. 76. No. 2. P. 32–34.
30. Farshadfar E., Jamshidi B., Cheghamirza K., da Silva J. A. T. Evaluation of drought tolerance in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) using *in vivo* and *in vitro* techniques // Annals of Biological Research. 2012. Vol. 3. No. 1. P. 465–476.

31. Tagimanova D. S., Ergalieva A. Zh., Raizer O. B., Khapilina O. N. Evaluation of spring soft wheat genotypes for drought resistance in *in vitro* conditions // *Biotechnology. Theory and practice*. 2013. No. 2. P. 42–46. DOI: 10.11134/btp.2.2013.7
32. Pykalo S., Demydov O., Yurchenko T., Prokopik N., Kharchenko M. Comparative assessment of methods for evaluation of drought tolerance in winter bread wheat varieties // *ScienceRise: Biological Science*. 2019. No. 4(19). DOI: 10.15587/2519-8025.2019.186813.
33. Pykalo S. V., Dubrovna O. V. Variability of the triticale genome in culture *in vitro* // *Cytology and Genetics*. 2018. Vol. 52. No. 5. P. 385–393. DOI: 10.3103/S0095452718050092.
34. Ikeuchi M., Favero D.S., Sakamoto Y., Iwase A., Coleman D., Rymen B., Sugimoto K. Molecular mechanisms of plant regeneration // *Annual Review of Plant Biology*. 2019. Vol. 70. P. 377–406. DOI: 10.1146/annurev-arplant-050718-100434.
35. Nikitina E. D., Khlebova L. P., Ereschenko O. V. The development of some technology elements of the spring wheat cell selection for resistance to abiotic stresses // *Izvestiya of Altai State University. Biological sciences*. 2014. DOI: 10.14258/izvasu(2014)3.2-09.
36. Shupletsova O. N., Shchennikova I. N. Results of using cell technologies for creation of new barley varieties resistant against aluminum toxicity and drought // *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2016. Vol. 20. No. 5. P. 623–628. DOI: 10.18699/VJ16.183.
37. Zinchenko M. A., Dubrovna O. V., Bavol A.V. *In vitro* selection of wheat for complex resistance and analysis of obtained forms // *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences (Izvestia RAS SamSC)*. 2013. No. 3. P. 1610–1614.
38. Merks R. M. H., Guravage M. A. Building simulation models of developing plant organs // In book: *Plant Organogenesis: Methods and Protocols. Methods in Molecular Biology* // Ed. by de Smet I. New York: Springer Science+Business Media, 2013. P. 333–352.
39. Abdelnour-Esquivel A., Perez J., Rojas M., Vargas W., Gatica-Arias A. Use of gamma radiation to induce mutations in rice (*Oryza sativa* L.) and the selection of lines with tolerance to salinity and drought // *In vitro Cellular & Developmental Biology – Plant*. 2020. DOI: 10.1007/s11627-019-10015-5.
40. *Plant Embryo Culture: Methods and Protocols* // Ed. by Thorpe T. A., Yeung E. C. New York; London; Dordrecht; Heidelberg: Springer, 2011. 377 p.
41. Batygina T. B. *Plant developmental biology*. Saint-Petersburg: DEAN, 2014. 764 p.
42. Kruglova N. N. Callus as a model system for the study of higher plant structure formation *in vitro* conditions // *Izvestiya Ufimskogo Nauchnogo Tsentra RAN (Proceedings of the RAS Ufa Scientific Centre)*. 2011. No. 3-4. P. 17–22.
43. Kruglova N. N., Titova G. E., Seldimirova O. A. Callusogenesis as an *in vitro* morphogenesis pathway in cereals // *Russian Journal of Developmental Biology*. 2018. Vol. 49. No. 5. P. 245–259. DOI: 10.1134/S106236041805003X.
44. Kruglova N. N., Seldimirova O. A., Zinatullina A. E. Callus *in vitro* as a model system for study of plant organogenesis // *Izvestiya Ufimskogo Nauchnogo Tsentra RAN (Proceedings of the RAS Ufa Scientific Centre)*. 2019. No. 2. P. 44–54. DOI: 10.31040/2222-8349-2019-2-44-54.
45. Zinatullina A. E. Gemmorhizogenesis as the type of organogenesis in calli *in vitro* during biotechnological investigations of cereals // *Ecobiotech*. 2019. Vol. 2. No. 2. P. 116–127. DOI: 10.31163/2618-964X-2019-2-2-116-127.
46. Zinatullina A. E. The model system “embryo–embryonic callus” in express evaluation of stress and antistress effects (on the example of cereals) // *Ecobiotech*. 2020. Vol. 3. No. 1. P. 38–50. DOI: 10.31163/2618-964X-2020-3-1-38-50.
47. Kruglova N. N., Titova G. E., Seldimirova O. A., Zinatullina A. E., Veselov D. S. Embryo of flowering plants at the critical stage of embryogenesis relative autonomy (by example of cereals) // *Russian Journal of Developmental Biology*. 2020. Vol. 51. No. 1. P. 1–15. DOI: 10.1134/S1062360420010026.
48. Raghavan V. One hundred years of zygotic embryo culture investigations // *In Vitro Cellular & Developmental Biology – Plant*. 2003. Vol. 39. No. 5. P. 437–442. DOI: 10.1079/IVP2003436
49. Haslam T. M., Yeung E. C. Zygotic embryo culture: an overview // *Plant Embryo Culture: Methods and Protocols* // Ed. by Thorpe T. A., Yeung E. C. New York, London, Dordrecht, Heidelberg: Springer, 2011. P. 3–16.
50. Ignatova S. A. *Cell technologies in plant growing, genetics and breeding of cultivated plants: tasks, opportunities, elaborations of in vitro systems*. Odessa: Astroprint, 2011. 224 p.
51. Hussain A., Qarshi I. A., Nazir H., Ullah I. Chapter 1. Plant tissue culture: current status and opportunities // *Recent advances in plant in vitro culture*. Licensee InTech. 2012. P. 1–21. DOI: 10.5772/50568.
52. Kumari P., Thaneshwari R. Embryo rescue in horticultural crops // *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*. 2018. Vol. 7. P. 3350–3358. DOI: 10.20546/ijcmas.2018.706.393.
53. Dyachuk T. I., Khomyakova O. V., Stolyarova S. V., Italianskaya Yu. V., Safronova N. F., Medvedeva L. P. Cellular biotechnologies in creation of initial material for selection of triticale // *Agrarian Reporter of South-East*. 2009. No. 2. P. 9–10.

54. Audin M., Tosun M., Haliloglu K. Plant regeneration in wheat mature embryo culture // African Journal of Biotechnology. 2011. Vol. 10. No. 70. P. 15749–15755. DOI: 10.5897/AJB11.1495.
55. Rostami H., Giri A., Nejad A. S. M., Moslem A. Optimization of multiple shoot induction and plant regeneration in Indian barley (*Hordeum vulgare*) cultivars using mature embryos // Saudi Journal of Biological Sciences. 2013. Vol. 20. P. 251–255. DOI: 10.1016/j.sjbs.2013.02.008.
56. Delporte F., Pretova A., du Jardin P., Watillon D. Morpho-histology and genotype dependence of *in vitro* morphogenesis in mature embryo cultures of wheat // Protoplasma. 2014. Vol. 251. No. 6. P. 1455–1470. DOI: 10.1007/s00709-014-0647-7.
57. Zuraida A. R., Naziah B., Zamri Z, Sreeramanan S. Efficient plant regeneration of Malaysian indica rice MR 219 and 232 via somatic embryogenesis system // Acta Physiologiae Plantarum. 2011. Vol. 33. P. 1913–1921. DOI: 10.1007/s11738-011-0739-3.
58. Goleva G. G., Batluk Yu. A., Vashchenko T. G., Cherkasova N. N., Golev A. D. *In vitro* culturing of plants-regenerants of soft winter wheat (*Triticum aestivum* L.) // Vestnik of Voronezh State Agrarian University. Agricultural sciences. 2014. No. 3 (42). P. 17–22.
59. Nikitina E. D., Khlebova L. P. The influence of temperature and light on direct sprouting of *Triticum aestivum* L. immature embryos *in vitro* // Izvestiya of Altai State University. Biological Sciences. 2014. No. 3. P. 46–50. DOI: 10.14258/izvasu(2014)3.1-08.
60. Zhang W., Wang X., Fan R., Yin G., Wang K., Du L., Xiao L., Ye X. Effects of inter-culture, arabinogalactan proteins, and hydrogen peroxide on the plant regeneration of wheat immature embryos // Journal of Integrative Agriculture. 2015. Vol. 14. No. 1. P. 11–19. DOI: 10.1016/S2095-3119(14)60764-4.
61. Bychkova O. V. Evaluation of morphogenesis and regeneration of hard spring wheat *in vitro* // Acta Biologica Sibirica. 2016. No. 2. P. 139–149. DOI: 10.14258/abs.v2i1-4.923.
62. Bychkova O. V., Ereshchenko D. V., Rozova M. A. Use of mature and immature embryos of offspring durum wheat *in vitro*: a comparative analysis // Acta Biologica Sibirica. 2016. No. 2. P. 76–80. DOI: 10.14258/abs.v2i2.1349.
63. Noga A., Skrzypek E., Warchoł M., Czyczyło-Mysza I., Dziurka K., Marcinska I., Juzon K., Warzecha T., Sutkowska A., Nita Z., Werwinska K. Conversion of oat (*Avena sativa* L.) haploid embryos into plants in relation to embryo developmental stage and regeneration media // *In vitro Cellular & Developmental Biology – Plant*. 2016. Vol. 52. No. 6. P. 590–597. DOI: 10.1007/s11627-016-9788-z.
64. Kruglova N. N., Seldimirova O. A., Zinatullina A. E. Structural features and hormonal regulation of the zygotic embryogenesis in cereals // Biology Bulletin Reviews. 2020. Vol. 10. No. 2. P. 115–126. DOI: 10.1134/S2079086420020048.
65. Kruglova N. N. Periodization embryogenesis of wheat as a methodological aspect in biotechnological developments // Izvestiya Ufimskogo Nauchnogo Tsentra RAN (Proceedings of the RAS Ufa Scientific Centre). 2012. No. 2. P. 21–24.
66. Kruglova N. N. Periodization of wheat embryo structure on the base of anatomy and morphology criteria // Modern Phytomorphology. 2013. No. 4. P. 181–183.
67. Kruglova N. N. Optimization of biotechnology of wheat plant obtaining in *in vitro* culture // Izvestiya Ufimskogo Nauchnogo Tsentra RAN (Proceedings of the RAS Ufa Scientific Centre). 2012. No. 3. P. 57–61.
68. Kruglova N. N. Discovery of the critical stage of wheat embryo autonomy in *in vitro* culture // Izvestiya Ufimskogo Nauchnogo Tsentra RAN (Proceedings of the RAS Ufa Scientific Centre). 2013. No. 1. P. 42–45.
69. Kruglova N. N. Discovery of the wheat embryo autonomy as a stage of elaboration of express-diagnostical biotechnology for obtaining drought-resistant samples // Perm Agrarian Journal. 2014. No. 1. P. 38–43.
70. Kruglova N. N., Seldimirova O. A., Zinatullina A. E., Veselov D. S. The critical stage of autonomy of wheat embryo *in planta* // Biomcs. 2018. Vol. 10. P. 1–6. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2018-1.
71. Kruglova N. N., Seldimirova O. A., Zinatullina A. E., Nikonov V. I. Identification of relative autonomy *in planta* of zygotic embryos in spring soft wheat for biotechnological research optimization // Izvestiya Ufimskogo Nauchnogo Tsentra RAN (Proceedings of the RAS Ufa Scientific Centre). 2018. No. 3. P. 28–33. DOI: 10.31040/2222-8349-2018-0-3-28-33.
72. 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 // Biology Bulletin. 2016. Vol. 43. No. 2. P. 121–126. DOI: 10.1134/S1062359016020084.
73. Medvedev S. S., Sharova E. I. Biology of plant development. Vol. 1. The beginnings of plant development biology. Phytohormones. Saint-Petersburg: Publishing house of Saint-Petersburg University, 2011. 253 p.
74. Hess J. R., Carman J. G., Banowitz G. M. Hormones in wheat kernels during embryony // Journal of Plant Physiology. 2002. Vol. 159. P. 379–386. DOI: 10.1078/0176-1617-00718.

75. Seldimirova O. A., Galin I. R., Kruglova N. N., Veselov D. S. Distribution of IAA and ABA in developing wheat embryos *in vivo* // Izvestiya Ufimskogo Nauchnogo Tsentra RAN (Proceedings of the RAS Ufa Scientific Centre). 2017. No. 3. P. 114–118.

76. Seldimirova O. A., Kruglova N. N., Galin I. R., Veselov D. S. Comparative evaluation of IAA, ABA and cytokinin levels during the embryogenesis *in vivo* of barley cv. Steptoe and its ABA-deficient mutant AZ34 // Ecobiotech. 2018. Vol. 1. No. 3. P. 134–142. DOI: 10.3163/2618-964X-2018-1-3-134-142.

77. Nikitina E. D., Khlebova L. P., Sokolova G. G., Ereshchenko O. V. The development of stress-resistant stock of spring bread wheat by *in vitro* cell selection // Izvestiya of Altai State University. Biological Sciences. 2013. No. 3. P. 95–98. DOI: 10.14258/izvasu(2013)3.2-20.

78. Freitas W. C., Medina P. F., Giomoto G. S., Almeida J. A. S. PEG 6000 and sucrose in the control of the direct somatic embryogenesis capacity in *Coffea arabica* L. // Journal of Global Biosciences. 2020. Vol. 9. No. 5. P. 7364–7376. DOI: jgb/vol.09/05/090507.

79. Kruglova N. N. Estimation the collections of genotypes of spring soft wheat on responsiveness of autonomous embryos in selective mediums *in vitro*, imitated the drought // Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences (Izvestia RAS SamSC). 2012. No. 1. P. 2243–2245.

80. Kruglova N. N., Seldimirova O. A., Zinatullina A.E., Nikonov V. I. Identifying of drought tolerant wheat genotypes in culture of immature embryos *in vitro* // Vestnik of the Bashkir State Agrarian University. 2019. Vol. 52. No. 4. P. 37–41. DOI: 10.31563/1684-7628-2019-52-4-37-41.

UDC 581:3: 576.3:576.535:577.175.152

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

EMBRYO CULTURE *IN VITRO* IN THE EXPERIMENTAL EVALUATION OF DROUGHT RESISTANCE IN CEREALS (REVIEW)

Summary. *Drought is an unfavorable combination of meteorological conditions when plants experience a long-term water deficiency both in the air and soil. This is one of the most common abiotic stressors, which leads not only to significant crop losses but also rises threat to food security. Researchers are actively developing ways to breed drought-tolerant cultivars of economically valuable crops, especially cereals – the main food resource. One of the promising areas of biotechnological evaluation of the resistance of existing and newly created cereal genotypes to drought for breeding purposes is the use of culture in vitro. In this case, embryos at the particular stage of development are used as explants (so-called embryo culture in vitro). The review aims to analyze the literature and own data on the production of cereal regenerants in embryo culture in vitro under selective experimental conditions of imitation of physiological drought. It has been shown that in vitro cultivation of immature embryos at a critical stage of relative autonomy is especially promising. This kind of embryo does not depend on the physiological factors of the maternal organism and can autonomously give rise to the fully developed plant under adequate conditions in vitro and later ex vitro. This allows the biotechnologist to obtain regenerants directly, excluding an additional time-consuming stage of the formation of morphogenic calli in vitro. As follows, the time required for expensive experiments is also reduced. Data on the identification of the critical stage of the relative autonomy of the cereal embryogenesis are presented. Criterion (proposed by the authors) for identifying this stage by the ability of the embryos to complete embryogenesis and form the seedlings on a hormone-free medium in vitro and give rise to the full developed regenerants ex vitro has been analyzed. Furthermore, the analysis of the laboratory germination of the obtained caryopses was carried out. It was discovered that in spring soft wheat, for example, such stage, corresponding to the formation of all organs in the embryo, occurs 15 days after pollination. The issues of using relatively autonomous embryos in the biotechnological assessment of the genotype drought resistance under selective conditions in vitro are considered.*

Keywords: *embryogenesis in vivo, culture in vitro, drought, cereals.*

Круглова Наталья Николаевна, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории физиологии растений Уфимского Института биологии – обособленного структурного подразделения ФГБНУ «Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук»; 450054, Россия, г. Уфа, проспект Октября, 69; e-mail: kruglova@anrb.ru.

Сельдимирова Оксана Александровна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории физиологии растений Уфимского Института биологии – обособленного структурного подразделения ФГБНУ «Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук»; 450054, Россия, г. Уфа, проспект Октября, 69; e-mail: o_seldimirova@mail.ru.

Зинатуллина Анна Евгеньевна, кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории физиологии растений Уфимского Института биологии – обособленного структурного подразделения ФГБНУ «Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук»; 450054, Россия, г. Уфа, проспект Октября, 69; e-mail: aneta@ufaras.ru.

Kruglova Natalia Nikolaevna, Dr. Sc. (Biol.), professor, chief researcher at the Laboratory of plant physiology of the Ufa Institute of biology – subdivision of the Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences; 69, Oktyabrya av., Ufa, 450054, Russia; e-mail: kruglova@anrb.ru.

Seldimirova Oksana Aleksandrovna, Cand. Sc. (Biol.), leading researcher at the Laboratory of plant physiology of the Ufa Institute of biology – subdivision of the Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences; 69, Oktyabrya av., Ufa, 450054, Russia; e-mail: o_seldimirova@mail.ru.

Zinatullina Anna Evgen'evna, Cand. Sc. (Biol.), researcher at the Laboratory of plant physiology of the Ufa Institute of biology – subdivision of the Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences; 69, Oktyabrya av., Ufa, 450054, Russia; e-mail: aneta@ufaras.ru.

Дата поступления в редакцию – 01.03.2021.

Дата принятия к печати – 04.04.2021.