



ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

<http://ecobiotech-journal.ru>

Обзор

ФЕНОМЕН ГЕММОРИЗОГЕНЕЗА КАК ТИПА ОРГАНОГЕНЕЗА *IN VITRO* В БИОТЕХНОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ ХЛЕБНЫХ ЗЛАКОВ

Зинатуллина А.Е.

Уфимский институт биологии Уфимского федерального
исследовательского центра РАН, Уфа
E-mail: aneta@ufaras.ru

В статье представлен обзор литературных данных, посвященных исследованию индукции и регуляции гемморизогенеза как типа органогенеза в каллусах хлебных злаков в условиях *in vitro*. Данный тип органогенеза, состоящий в формировании и сопряженном развитии почек и корней, представляет значительный интерес в биотехнологических исследованиях. Показан широкий спектр физиологической активности гормонов и достигнутые с их помощью успехи в реализации морфогенетического потенциала каллусных клеток *in vitro* по различным путям (включая органогенез) и типам (включая гемморизогенез). Подчеркивается универсальность процессов морфогенеза растений в естественных условиях *in vivo* и в условиях экспериментов *in vitro*.

Ключевые слова: каллус *in vitro*, морфогенез, органогенез, гемморизогенез, фитогормоны, культурные злаки

GEMMORHIZOGENESIS AS THE TYPE OF ORGANOGENESIS IN CALLI *IN VITRO* DURING BIOTECHNOLOGICAL INVESTIGATIONS IN CEREALS

Zinatullina A.E.

Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Centre
of the Russian Academy of Sciences, Ufa
E-mail: aneta@ufaras.ru

The article presents the review of the literature data obtained during the investigations of the induction and regulation of gemmorhizogenesis as the type of organogenesis in cereal calli in *in vitro* conditions. This type of organogenesis associated with the formation and development of the paired shoots and roots is of considerable interest in biotechnological studies. It was demonstrated a wide range of physiological activity of hormones and achieved with their help the successful implementation of the morphogenetic potential of callus cells *in vitro* according to different pathways (including organogenesis) and types (including gemmorhizogenesis). The universality of plant morphogenesis processes *in vivo* and *in vitro* experiments is emphasized.

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

Поступила в редакцию: 26.03.2019

DOI: 10.31163/2618-964X-2019-2-2-116-127

ВВЕДЕНИЕ

Морфогенез как образование и дифференциация тканей и органов многоклеточного организма остается сложнейшей фундаментальной проблемой биологии развития растений. Один из путей морфогенеза растений – органогенез, состоящий в процессе формирования и развития органов на различных этапах онтогенеза особи. Приблизиться к пониманию закономерностей и особенностей органогенеза в растениях *in vivo* позволяет модельный подход культуры *in vitro*, дающий возможность изучать детали сложных морфогенетических процессов и механизмов их регуляции в контролируемых экспериментатором условиях. Перспективные экспериментальные системы в области исследования органогенеза растений – каллусы *in vitro* (обзоры: Круглова, Горбунова, 1997; Круглова, Сельдиминова, 2010; Круглова, 2011; Круглова и др., 2018а,б; Kruglova et al., 2018а,б; Круглова и др., 2019б).

Особый интерес вызывают каллусы, полученные из различных эксплантов хлебных злаков. Такой интерес обусловлен современным бурным развитием биотехнологических исследований именно этой коммерчески ценной группы растений.

Цель данного обзора – на примере хлебных злаков провести анализ литературных и собственных данных, посвященных изучению органогенеза в каллусах *in vitro*.

КАЛЛУС КАК ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ СИСТЕМА ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ОРГАНОГЕНЕЗА *IN VITRO*

Первые работы, посвященные получению каллуса из изолированных сегментов мезофилла листа и изучению каллусогенеза как пути морфогенеза *in vitro*, появились еще в конце XIX – начале XX вв. (по: Sugiyama, 2015), однако однозначного определения каллуса не предложено. В своих исследованиях (Круглова и др., 2005; Батыгина и др., 2010; Круглова, Катасонова, 2009; Круглова, Сельдимирова, 2011, 2013, 2018; Сельдимирова и др., 2011; Сельдимирова, Круглова, 2013; Seldimirova, Kruglova, 2013; Seldimirova et al., 2016a,b,c; Сельдимирова и др., 2017a,б,г; Seldimirova et al., 2017a; Круглова и др., 2018a) мы придерживаемся следующего определения: каллус – интегрированная система, образующаяся как экзогенно (в результате пролиферации поверхностных клеток различных тканей растительного организма), так и эндогенно (в глубине этих тканей); изначально состоит из однородных клеток, постепенно преобразующихся в систему групп гетерогенных клеток, имеющих видоспецифичные морфогенетические потенции, которые реализуются различными путями морфогенеза.

Способность к формированию каллусов *in vitro* обнаружена у представителей многих семейств растений. В качестве эксплантов для получения каллусов используются различные части донорных растений – апексы побегов, молодые соцветия, колеоптили, незрелые пыльники, семяпочки, зародыши, характеризующиеся наличием значительного количества способных к каллусогенезу тотипотентных меристематических клеток, как это показано, например, на незрелых зародышах пшеницы (Круглова и др., 2019a).

Использование каллусов *in vitro* в качестве экспериментального способа изучения органогенеза имеет ряд преимуществ. Помимо возможности проводить исследования круглый год в одних и тех же условиях, получать большое количество органогенных каллусов, к таким преимуществам следует отнести возможность осуществлять строгий контроль и манипуляцию органогенезом на определенных этапах каллусогенеза *in vitro* путем контроля за воздействием абиотических факторов и параметров компонентов питательной среды. Кроме того, лабораторные условия дают возможность детально анализировать реакции каллусов на действие конкретных факторов среды в культуре *in vitro*, поскольку при добавлении в питательную среду определенных веществ происходит непосредственное их взаимодействие с большинством клеток каллусов (по: Naik, Chand, 2011; Ikeuchi et al., 2013; Merks, Guravage, 2013; Круглова и др., 2018a; Kruglova et al., 2018a). К преимуществам использования каллусов *in vitro* следует отнести и возможность исследования механизмов органогенеза на клеточном и тканевом уровнях (по: Круглова и др., 2018б; Kruglova et al., 2018b).

Однако самое главное преимущество использования каллусов, на наш взгляд, – это сходство морфогенетических процессов в растениях в естественных условиях *in vivo* и в культивируемых каллусах *in vitro*. Так, эксперименты, проведенные на пшенице и ячмене, показали общность клеточных механизмов изменения растений *in vivo* и каллусов *in vitro* в

ответ на действие высоких значений ряда абиотических факторов (Терлецкая, 2012). Выявлено значительное сходство органогенеза, эмбриологических и репродуктивно-биологических показателей донорных растений и регенерантов, полученных в культуре *in vitro* пыльников и зародышей пшеницы через каллусогенез (Круглова, Сельдиминова, 2011; Круглова и др., 2017а,б). В таком сходстве реакций растений *in vivo* и каллусов *in vitro* можно видеть проявление принципа универсальности путей морфогенеза растений в естественных и экспериментальных условиях, выдвинутого Т.Б. Батыгиной (2014).

На основании анализа литературных и оригинальных данных по генезису каллусов злаков в условиях *in vitro* и на основании выявленных гистологических особенностей каллусогенеза предложено выделение в этом процессе нескольких критических стадий развития (Круглова и др., 2018б; Kruglova et al., 2018b). Первая стадия – инициальные клетки каллуса, вторая стадия – возникновение из исходно однородных клеток каллуса морфогенетического очага, третья стадия – формирование в каллусе поверхностной меристематической зоны, четвертая стадия – морфогенный каллус, способный к реализации различных путей морфогенеза *in vitro* включая органогенез (в ходе первых трех критических стадий возможно переключение программ развития каллусных клеток на альтернативные пути). Однако в широком смысле, по-видимому, следует говорить о формировании каллусов на индукционной среде *in vitro* и о путях морфогенеза (включая органогенез) клеток каллусов на регенерационной среде *in vitro*.

ОРГАНОГЕНЕЗ *IN VITRO* В КАЛЛУСАХ ЗЛАКОВ

Морфогенные каллусы, сформированные на индукционной среде, переносят на регенерационную среду *in vitro*. В ходе развития на регенерационной среде происходят постепенное увеличение размеров каллусов, усложнение организации и процессы органогенеза в них.

В начале культивирования морфогенетический очаг, сформированный в каллусе на индукционной среде, увеличивается в размерах за счет активных делений меристематических клеток центральной зоны, при этом клетки периферической зоны постепенно дегенерируют. Под дегенерирующей периферической зоной наблюдается оформление эпидермального слоя, параллельно поверхности которого из клеток центральной зоны дифференцируется меристематическая зона, представленная клетками таблитчатой формы, сходными по строению с клетками прокамбия. Происходит дальнейшее интенсивное нарастание массы каллуса и формирование многочисленных инвагинаций на его поверхности. Многочисленными исследованиями показано, что именно с деятельностью клеток поверхностной меристематической зоны связана дальнейшая реализация различных путей морфогенеза *in vitro* в каллусах (Круглова и др., 2005; Круглова, Катасонова, 2009; Батыгина и др., 2010; Круглова, Сельдиминова, 2010, 2011, 2013, 2018; Сельдиминова и др., 2011, 2013, 2016, 2017в; Seldimirova et al., 2016b, 2017b, Титова и др., 2016; Titova et al., 2016).

Принципиально важным, на наш взгляд, является тот факт, что у растений и в условиях *in vivo* многие начальные морфогенетические процессы, например, разметка и закладка листовых примордиев, также происходят в периферической зоне апикальной меристемы, функционально отграниченной от центральной зоны и меристемы ожидания; установлена роль потока ауксинов из поверхностных слоев к формирующимся примордиям и идентифицированы участвующие в этом процессе гены (Быкова и др., 2016).

В целом, этапы развития морфогенетических очагов представляют собой последовательные события одного и того же процесса, а формирование очага и его дальнейшее преобразование в поверхностную меристематическую зону – общий начальный этап, характерный для разных путей морфогенеза *in vitro* в различных типах каллусов (Круглова и др., 2018б; Kruglova et al., 2018b).

На последующих этапах культивирования в каллусах злаков выявлены такие пути морфогенеза *in vitro* их клеток/групп клеток, как эмбриоидогенез (в данном случае – так называемый непрямой) (формирование эмбриоида – зародышеподобной структуры) и органогенез (по типам геммогенеза: формирование почек, ризогенеза: формирование корней, гемморизогенеза: формирование и почек, и корней) (рис. 1) а также гистогенез (формирование различных тканей) (Круглова и др., 2001, 2005; Батыгина и др., 2010; Круглова, Сельдимирова, 2010, 2011, 2013, 2018; Khan et al., 2011; Сельдимирова, Круглова, 2013, 2014; Slesak et al., 2013; Sun et al., 2013; Bevitori et al., 2014; Seldimirova, Kruglova, 2015; Титова и др., 2016; Mohd et al., 2016; Titova et al., 2016; Сельдимирова и др., 2017а,в,г; Seldimirova et al., 2017а; Галин и др., 2018; Liu et al., 2018).

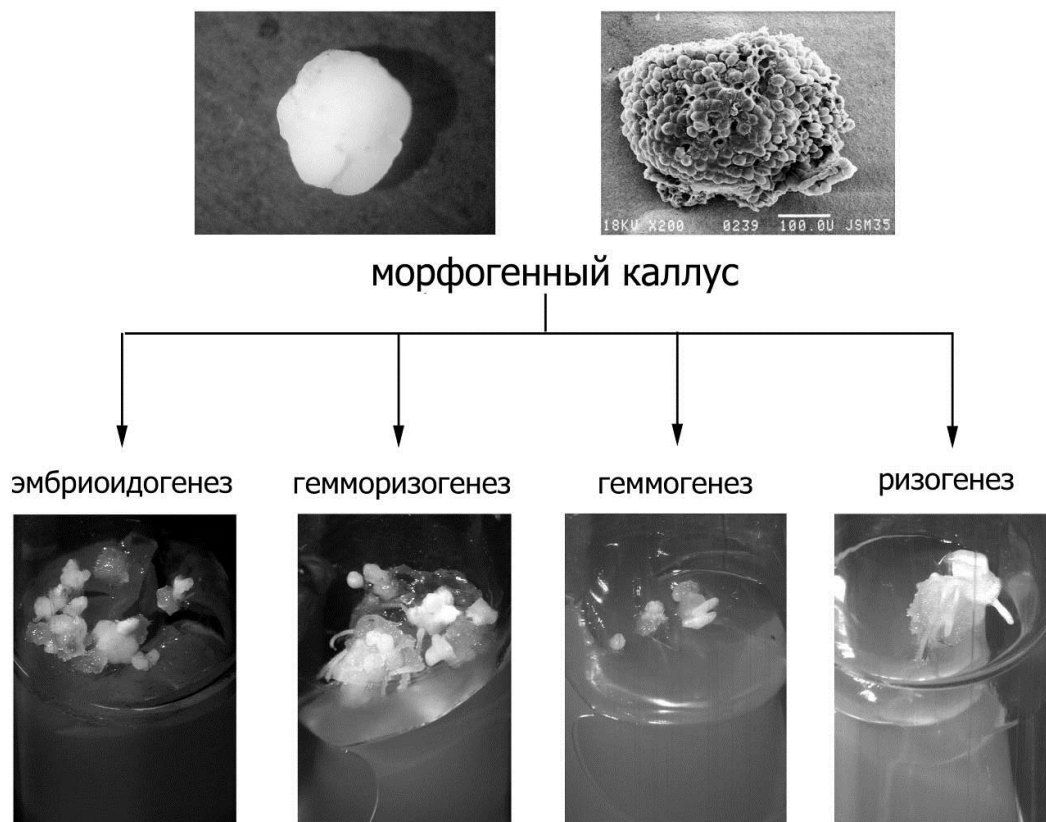


Рис. 1. Пути морфогенеза и типы органогенеза в каллусах злаков *in vitro*.

Пояснения в тексте.

При анализе разнообразия путей морфогенеза *in vitro* клеток каллуса, по-видимому, применима концепция эпигенетической изменчивости растений (обзор: Ашапкин и др., 2016). Вполне вероятно, что в рассматриваемом случае происходит реализация эпигеномных подпрограмм развития компетентных к морфогенезу *in vitro* клеток каллуса.

Сложность протекания такого пути морфогенеза в каллусах, как органогенез *in vitro* различных типов, вызывает к нему большой интерес исследователей. Так, выявлена несомненная связь органогенеза *in vitro* с предшествующими делениями клеток каллуса: переход клетки/группы клеток каллуса к формированию дифференцированного органа

может произойти только после прохождения 2–3 циклов их деления, контролируемых ауксинами (Rebilas, Rebilas, 2008). Иначе говоря, для репрограммирования каллусной клетки необходимо несколько циклов репликации ДНК (Jaligot et al., 2000). В целом, вопрос репрограммирования клеток каллуса решается в контексте общей проблемы изменчивости генома в процессе дедифференциации и каллусообразования *in vitro* (Дубровная, Бавол, 2011; Harwood, 2011; Ikeuchi et al., 2015).

Согласно многочисленным исследованиям, индукция конкретного типа органогенеза *in vitro* в каллусах злаков во многом детерминирована как физиологическим статусом экспланта, так и условиями культивирования, главным образом, оптимальным балансом эндогенных и экзогенных фитогормонов (Круглова и др. 2005; Батыгина и др., 2010; Круглова Сельдимирова, 2011; Круглова, 2012; Huang et al., 2012; Cheng et al., 2013; Сельдимирова, Круглова, 2015; Hisano et al., 2016; Seldimirova et al., 2016с; Круглова и др., 2017в, 2018а,б; Сельдимирова и др., 2017а,б,2018а; Seldimirova et al., 2017а; Галин и др., 2018; Круглова, Сельдимирова, 2018). Аналогичные данные получены при исследовании органогенеза при зиготическом эмбриогенезе злаков *in vivo* (Сельдимирова и др., 2018б,в; Круглова, 2019; Круглова и др., 2019а,б,в).

Однако морфогенетические потенции клеток каллуса могут меняться в зависимости от характера связей между группами клеток в каллусе, что, в свою очередь, обусловлено формой и размером (критической массой) каллуса и иными факторами. В результате даже соблюдение баланса экзогенных и эндогенных фитогормонов не всегда приводит к формированию органов в каллусе. Перспективные направления в этой области исследования, на наш взгляд, – экспериментальная регуляция активности генов на различных этапах формирования органов в каллусах злаков *in vitro*, а также изучение пространственно-временной ко-экспрессии генов во время формообразовательных процессов в каллусах (в работе: Tvorogova et al., 2016) такой подход продемонстрирован на примере соматического эмбриогенеза люцерны).

Важен вопрос о клеточных и тканевых механизмах действия эндогенных фитогормонов в процессе органогенеза *in vitro* в каллусах. Механизмы влияния гормонов на морфогенез растений нельзя понять, не располагая информацией о содержании и распределении гормонов в клетках. Один из наиболее распространенных способов оценки содержания гормонов в клетках базируется на использовании искусственных конструкций, в которых репортерный ген ставится под контроль промотора, чувствительного к тому или иному гормону. У растений (как правило, представителей двудольных), трансформированных с помощью такой конструкции, искомые гормоны активируют экспрессию трансгенов, кодирующих или белки ферменты, или флюоресцирующие белки, присутствие которых в клетках можно обнаружить визуально. Такой подход позволил выявить распределение и взаимодействие эндогенных цитокининов и ауксинов в клетках каллусов арабидопсиса в процессе органогенеза (Cheng et al., 2013). Альтернативой использования репортерных конструкций для оценки уровня гормонов в клетках является применение иммуногистохимического метода с использованием специфических антител к ауксинам и цитокининам. Так, сопоставление данных по иммуногистохимии эндогенных цитокининов и ауксинов в клетках зародышевых каллусов пшеницы с результатами их гистологического анализа показало, что гормоны локализуются преимущественно в клетках активно развивающихся морфогенетических очагов (Seldimirova et al., 2016а), по-видимому, участвуя в создании позиционных сигналов для возникновения органов в определенных клеточных «нишах» каллусов.

Заметим, что концепция позиционной информации при морфогенезе воспринимается неоднозначно, вплоть до оценки ее как формальной, редуccionно-механистической (по: Jaeger et al., 2008). По-видимому, этот вопрос следует отнести к категории дискуссионных. Однако несомненна, на наш взгляд, положительная роль данной концепции в попытках понять пространственно-временную организацию морфогенеза, т.е. вопроса о том, из каких именно клеток/групп клеток, в каком месте и в какой конкретно форме образуется тот или иной орган в системе целостного организма, тем более что пути морфогенеза как в экспериментах *in vitro*, так и при развитии *in vivo* могут варьировать.

ГЕММОРИЗОГЕНЕЗ КАК ТИП ОРГАНОГЕНЕЗА *IN VITRO* В КАЛЛУСАХ ЗЛАКОВ

Многочисленные исследования свидетельствуют о том, что к формированию регенерантов из каллусов приводит такой тип органогенеза, как гемморизогенез, в ряде случаев – геммогенез после фитогормонального индуцирования ризогенеза в том же самом каллусе, тогда как ризогенез представляет собой «тупик» морфогенеза.

Следует отметить, что в западной литературе термин “гемморизогенез *in vitro*” не применяется (возможно, потому, что при истинном гемморизогенезе корень инициируется в основании почки непосредственно), а исследователи сообщают об образовании в каллусе побегов и корней *de novo* (Elhiti, Stasolla, 2011; Ikeuchi et al., 2013; Delporte et al., 2014).

Рассмотрим подробнее структурные особенности гемморизогенеза *in vitro*. Детальными гистологическими исследованиями каллусов пшеницы установлено, что этот процесс складывается из двух этапов: сначала вблизи поверхности каллуса экзогенно формируется почка, затем в толще каллуса эндогенно – корни.

Последовательное прохождение гемморизогенеза *in vitro* в каллусе пшеницы приведено на рис. 2. Процесс начинается с заложения на поверхности каллуса меристематических очагов, деятельность клеток которых приводит к образованию апексов побегов с зачатками листьев, т.е. почек (рис. 2, 1-4). Заложение апексов корней происходит позднее, как правило, в базальной и средней части каллуса (рис. 2, 1, 5), по-видимому, независимо от заложения почек. По мере развития почек и корней между ними постепенно устанавливается связь путем формирования в толще каллуса элементов проводящей ткани (рис. 2, 6). Подчеркнем, что сформировавшиеся в каллусе *in vitro* почки и корни имеют типичное для злаков строение.

Иммуногистохимическими методами выявлено, что эндогенные гормоны – цитокинины и ауксины – локализуются преимущественно в клетках апексов формирующихся в зародышевых каллусах пшеницы почек и корней (Seldimirova et al., 2016a). По мнению Н.Н. Кругловой с соавт. (2018б), это можно расценивать как проявление позиционной информации. Хорошо развитые почки, объединенные с корнями элементами сосудистой системы в единое целое, названы гемморизогенными структурами (Круглова, Сельдиминова, 2011).

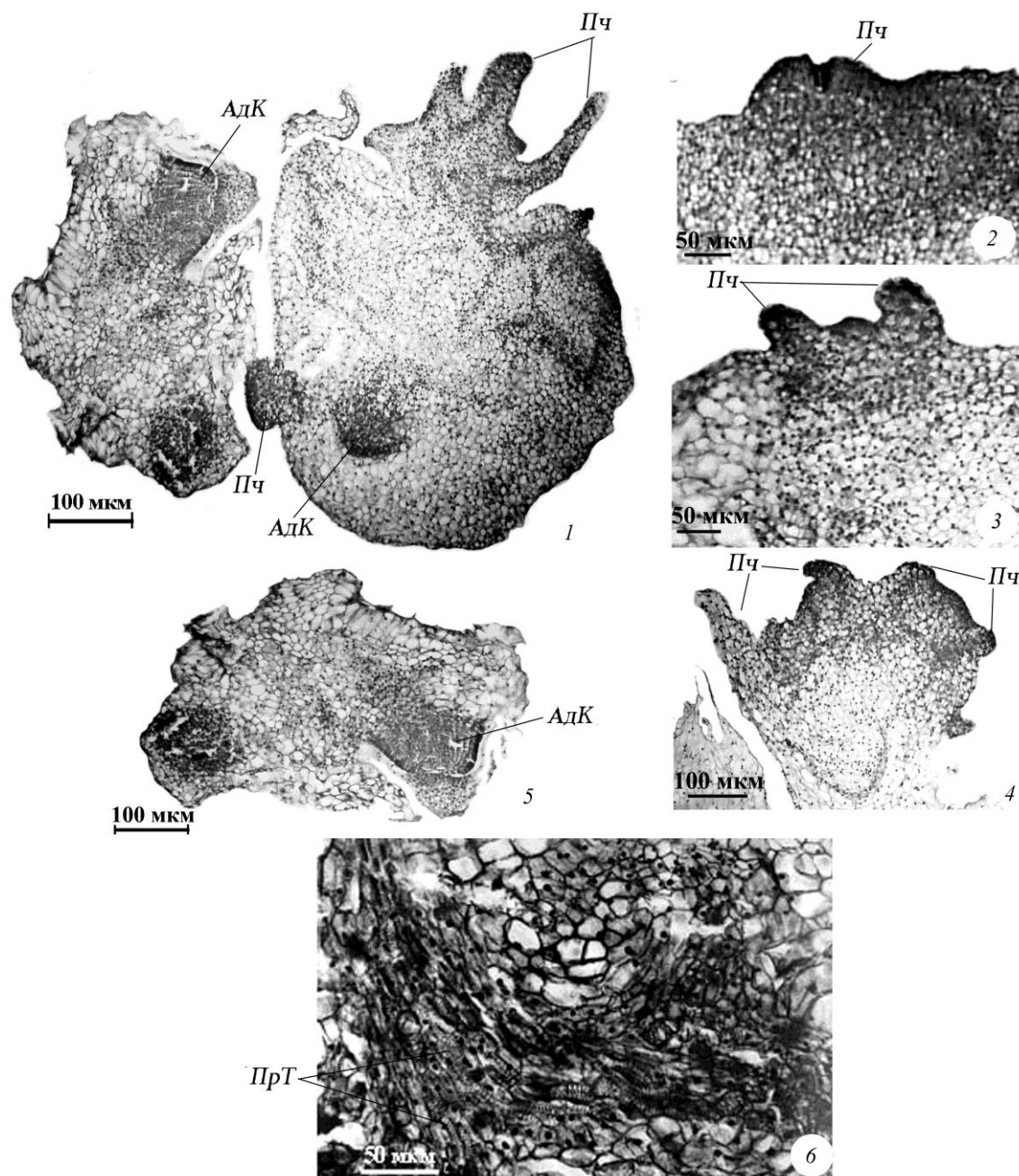


Рис. 2. Последовательные стадии гемморизогенеза *in vitro* в каллусе пшеницы *in vitro* по данным световой микроскопии. Условные обозначения: АдК – адвентивный корень, ПрТ – проводящая ткань, Пч – почка. Пояснения в тексте. По: Круглова и др., 2005.

Независимо от типа каллуса гемморизогенные структуры в оптимальных условиях *in vitro* и *ex vitro* формируют проростки обычного для донорного растения строения (Круглова и др., 2005; Батыгина и др., 2010; Круглова, Сельдиминова, 2011; Круглова, 2012; Круглова и др., 2017а,б; Сельдиминова и др., 2018г). Формирование нормальных растений из гемморизогенных структур можно рассматривать как проявление системы надежности онтогенеза с поливариантностью решения задач (Батыгина, 2014).

В результате гемморизогенеза *in vitro* и далее *ex vitro* формируется новая полноценная особь, что позволило выделить гемморизогению как отдельную категорию вегетативного размножения растений (Батыгина, 2014).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Каллусы, полученные и развивающиеся в контролируемых условиях *in vitro*, могут служить адекватными экспериментальными системами для изучения индукции и реализации как различных путей морфогенеза растений, включая органогенез, так и различных типов органогенеза, включая гемморизогенез. Основанием для этого служит важная роль клетки в процессах морфогенеза и органогенеза растений: дифференциальная экспрессия генов в клетках, дифференциация и рост клеток, темпы и ориентация клеточных делений, клеточный цикл, поляризация клеток, самоорганизация клеточных систем. Кроме того, благодаря эволюционно обусловленной способности растений к регенерации, в условиях культивирования *in vitro* проявляется значительно более широкий круг их морфогенетических потенций, чем в природных условиях *in vivo*.

Можно полагать, что дальнейшие гистологические, физиолого-биохимические и молекулярно-генетические исследования гемморизогенеза *in vitro* позволят приблизиться к пониманию плюри- и тотипотентности клеток и их реализации у растений в биотехнологических целях. Особенно это важно при биотехнологии получения через гемморизогенез *in vitro* полноценных растений хлебных злаков как коммерчески ценных объектов.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ашапкин В.В., Кутуева Л.И., Ванюшин Б.Ф. Эпигенетическая изменчивость у растений: наследуемость, адаптивность, эволюционное значение // Физиология растений. 2016. Т. 63. № 2. С. 191–204 DOI: [10.7868/S0015330316020056](https://doi.org/10.7868/S0015330316020056)
2. Батыгина Т.Б. Биология развития растений. Симфония жизни. СПб.: Изд-во ДЕАН, 2014. 764 с.
3. Батыгина Т.Б., Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю., Титова Г.Е., Сельдимирова О.А. От микроспоры – к сорту М.: Наука, 2010. 174 с.
4. Быкова Е.А., Чергинцев Д.А., Власова Т.А., Чуб В.В. Влияние ингибитора полярного транспорта ауксина на морфогенез листа и генеративных структур при фасциации у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. // Онтогенез. 2016. Т. 47. № 4. С. 235-243. DOI: [10.7868/S0475145016040030](https://doi.org/10.7868/S0475145016040030)
5. Галин И.Р., Зайцев Д.Ю., Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н. Участие цитокининов в начальных этапах эмбриогенеза *in vitro* в зародышевых каллусах пшеницы // Биомика. 2018. Т. 10. № 2. С. 141-145. DOI: [10.31301/2221-6197.bmcs2018-17](https://doi.org/10.31301/2221-6197.bmcs2018-17)
6. Дубровная О.В., Бавол А.В. Изменчивость генома пшеницы в культуре *in vitro* // Цитология и генетика. 2011. Т. 45. № 5. С. 76–84.
7. Круглова Н.Н. Каллус как модель для изучения формирования структуры высшего растения // Известия Уфимского научного центра РАН. 2011. № 3. С. 17-22.
8. Круглова Н.Н. Оптимизация биотехнологии получения растений пшеницы в культуре *in vitro* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2012. № 3. С. 57-61.
9. Круглова Н.Н. Органогенез злаков на ранних этапах онтогенеза *in vivo* как структурная основа экспериментальных исследований *in vitro* // Экобиотех. 2019. Т. 2. № 1. С. 36-50. DOI: [10.31163/2618-964X-2019-2-1-36-50](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2019-2-1-36-50)
10. Круглова Н.Н., Батыгина Т.Б., Горбунова В.Ю., Титова Г.Е., Сельдимирова О.А. Эмбриологические основы андроклинии пшеницы. М.: Наука, 2005. 99 с.

11. Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю. Каллусогенез как путь морфогенеза в культуре пыльников злаков // Успехи современной биологии. 1997. Т. 117. Вып. 1. С. 81-94.
12. Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю., Абрамов С.Н., Сельдимирова О.А. Андрогиенные эмбриониды и каллусы пшеницы: данные сканирующей электронной микроскопии // Известия РАН. Серия биология. 2001. № 2. С. 191-197.
13. Круглова Н.Н., Катасонова А.А. Незрелый зародыш пшеницы как морфогенетически компетентный эксплант // Физиология и биохимия культурных растений. 2009. Т. 41. № 2. С. 124-131.
14. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Морфогенез в андроклиных каллусах злаков: цитогистологические особенности // Успехи современной биологии. 2010. Т. 130. № 3. С. 247-257.
15. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Регенерация пшеницы *in vitro* и *ex vitro*: цитогистологические аспекты. Уфа: Гилем, 2011. 124 с.
16. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Пути морфогенеза *in vitro* клеток андроклиного каллуса пшеницы // Физиология растений и генетика. 2013. Т. 45. № 5. С. 382-389.
17. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Потенциально морфогенный каллус пшеницы в культуре *in vitro* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2018. № 2. С. 61-65. DOI: [10.31040/2222-8349-2018-0-2-61-65](https://doi.org/10.31040/2222-8349-2018-0-2-61-65)
18. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зайцев Д.Ю. и др. Развитие андроклиных регенерантов пшеницы в лабораторных условиях *in vitro* и *ex vitro* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2017а. № 3. С. 21-25.
19. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зайцев Д.Ю. и др. Развитие андроклиных растений пшеницы в полевых условиях *in vivo* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2017б. № 3. С. 26-30.
20. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Веселов Д.С. К вопросу об участии ауксинов в индукции и регуляции морфогенеза в модельной каллусной системе *in vitro* (на примере злаков) // Биомика. 2017в. Т. 9. № 4. С. 289-297.
21. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. Каллус как модельная система для исследования стресс-устойчивости растений к абиотическим факторам (на примере злаков) // Успехи современной биологии. 2018а. Т. 138. № 3. С. 283-293. DOI: [10.7868/S0042132418030067](https://doi.org/10.7868/S0042132418030067)
22. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. Гистологический статус зародыша пшеницы в стадии органогенеза *in vivo*, оптимальной для получения морфогенного каллуса *in vitro* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2019а. № 1. С. 25-29.
23. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. Каллус *in vitro* как модельная система для изучения органогенеза растений // Известия Уфимского научного центра РАН. 2019б. В печати.
24. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. Структурные особенности и гормональная регуляция зиготического эмбриогенеза злаков // Успехи современной биологии. 2019в. Т. 139. № 4. В печати.
25. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е., Веселов Д.С. Абсцизовая кислота в системах культуры *in vitro* эксплантов // Известия Уфимского научного центра РАН. 2018а. № 2. С. 55-60. DOI: [10.31040/2222-8349-2018-0-2-55-60](https://doi.org/10.31040/2222-8349-2018-0-2-55-60)
26. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е., Веселов Д.С. Участие абсцизовой кислоты в стимулировании соматического эмбриогенеза растений *in vitro* // Успехи современной биологии. 2018б. Т. 138. № 5. С. 516-528. DOI: [10.7868/S0042132418050083](https://doi.org/10.7868/S0042132418050083)
27. Круглова Н.Н., Титова Г.Е., Сельдимирова О.А. Каллусогенез как путь морфогенеза *in vitro* у злаков // Онтогенез. 2018б. Т. 49. № 5. С. 273-288. DOI: [10.1134/S0475145018050038](https://doi.org/10.1134/S0475145018050038)

28. Сельдимирова О.А., Безрукова М.В., Галин И.Р., Лубянова А.Р., Шакирова Ф.М., Круглова Н.Н. Влияние 24-эпибрассинолида на формирование, ростовые показатели и регенерационную способность каллусов *in vitro* контрастных по засухоустойчивости сортов пшеницы // Физиология растений. 2017а. Т. 64. № 6. С. 461-472. DOI: [10.1134/S1021443717060085](https://doi.org/10.1134/S1021443717060085)
29. Сельдимирова О.А., Галин И.Р., Круглова Н.Н., Веселов Д.С. Эмбриодогенная способность каллусов пшеницы и ячменя *in vitro* определяется балансом содержания эндогенных фитогормонов // Биомика. 2018а. Т. 10. № 4. С. 381-386. DOI: [10.31301/2221-6197.bmcs.2018-49](https://doi.org/10.31301/2221-6197.bmcs.2018-49)
30. Сельдимирова О.А., Галин И.Р., Кудоярова Г.Р., Круглова Н.Н., Веселов Д.С. Влияние АБК на созревание зародышей ячменя *in vivo*: результаты изучения дефицитного по АБК мутанта // Экобиотех. 2018б. Т. 1. № 4. С. 177-185. DOI: [10.31163/2618-964X-2018-1-4-177-185](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2018-1-4-177-185)
31. Сельдимирова О.А., Катасонова А.А., Круглова Н.Н. Формирование морфогенетического очага как начальный этап морфогенеза *in vitro* в каллусах различного происхождения у пшеницы // Физиология и биохимия культурных растений. 2011. Т. 43. № 4. С. 297-306.
32. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н. Особенности начальных этапов эмбриодогенеза *in vitro* в каллусах различного происхождения // Известия РАН. Серия биологическая. 2013. № 5. С. 565-573. DOI: [10.7868/S0002332913050159](https://doi.org/10.7868/S0002332913050159)
33. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н. Андроклиный эмбриодогенез *in vitro* у злаков // Успехи современной биологии. 2014. Т. 134. № 5. С. 476-487.
34. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н. Баланс эндогенных и экзогенных гормонов и пути морфогенеза в андроклиных каллусах пшеницы *in vitro* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2015. № 1. С. 35-39.
35. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н., Веселов Д.С., Яновская А.А. Оптимизация состава питательной среды для индукции каллусообразования у ячменя сорта Septoe и его АБК-дефицитного мутанта AZ34 // Биомика. 2017б. Т. 9. № 4. С. 298-303.
36. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н., Галин И.Р., Веселов Д.С. Сравнительная оценка уровня ИУК, АБК и цитокининов в эмбриогенезе *in vivo* ячменя сорта Septoe и его АБК-дефицитного мутанта AZ34 // Экобиотех. 2018в. Т. 1. № 3. С. 134-142. DOI: [10.31163/2618-964X-2018-1-3-134-142](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2018-1-3-134-142)
37. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н., Зинатуллина А.Е. Роль фитогормонов в индукции каллусогенеза и регуляции путей морфогенеза каллусов злаков *in vitro* // Научный результат. Серия физиология. 2017в. Т. 3. № 1. С. 8-13.
38. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н., Никонов В.И. Оценка коллекции генотипов яровой мягкой пшеницы по отзывчивости эксплантов на условия культуры *in vitro* как биотехнологического приёма // Экобиотех. 2018г. Т. 1. № 2. С. 71-79. DOI: [10.31163/2618-964X-2018-1-2-71-79](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2018-1-2-71-79)
39. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н., Титова Г.Е., Батыгина Т.Б. Сравнительный ультраструктурный анализ формирующихся микроспориальных эмбриоидов *in vitro* и зиготических зародышей *in vivo* пшеницы как основа понимания цитофизиологических аспектов их развития // Онтогенез. 2017г. Т. 48. № 3. С. 220-233. DOI: [10.7868/S0475145017030119](https://doi.org/10.7868/S0475145017030119)
40. Сельдимирова 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 биология. 2016. № 2. С. 155-161.
41. Терлецкая Н.В. Неспецифические реакции зерновых злаков на абиотические стрессы *in vivo* и *in vitro*. Алматы, 2012. 208 с.

42. *Titova G.E., Seldimirova O.A., Kruglova N.N., Galin I.P., Batygina T.B.* Феномен «сиамских зародышей» у злаков *in vivo* и *in vitro*: кливажная полиэмбриония и фасциации // *Онтогенез*. 2016. Т. 47. № 3. С. 152-169. DOI: [10.7868/S047514501603006X](https://doi.org/10.7868/S047514501603006X)
43. *Bevitori R., Popielarska-Konieczna M., dos Santos E.M. et al.* Morpho-anatomical characterization of mature embryo-derived callus of rice (*Oryza sativa* L.) suitable for transformation // *Protoplasma*. 2014. V. 251. P. 545–554. DOI: [10.1007/s00709-013-0553-4](https://doi.org/10.1007/s00709-013-0553-4)
44. *Cheng Z.J., Wang L., Sun W. et al.* Pattern of auxin and cytokinin responses for shoot meristem induction results from the regulation of cytokinin biosynthesis by AUXIN RESPONSE FACTOR3 // *Plant Physiol.* 2013. V. 161. P. 240–251. DOI: [10.1104/pp.112.203166](https://doi.org/10.1104/pp.112.203166)
45. *Delporte F., Pretova A., du Jardin P. et al.* Morpho-histology and genotype dependence of *in vitro* morphogenesis in mature embryo cultures of wheat // *Protoplasma*. 2014. V. 251. P. 1455–1470.
46. *Elhiti M., Stasolla C.* The use of zygotic embryos as explants for *in vitro* propagation: an overview // *Plant embryo culture: Methods and protocols* / Eds Thorpe T.A., Yeung E.C. New York: Humana Press, 2011. P. 229–255.
47. *Harwood W.A.* Advances and remaining challenges in the transformation of barley and wheat // *J. Exp. Bot.* 2011. V. 63. P. 1791-1798. DOI: [10.1093/jxb/err380](https://doi.org/10.1093/jxb/err380)
48. *Hisano H., Matsuura T., Mori I.C. et al.* Endogenous hormone levels affect the regeneration ability of callus derived from different organs in barley // *Plant Physiol. Biochem.* 2016. V. 99. P. 66–72. DOI: [10.1016/j.plaphy.2015.12.005](https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2015.12.005)
49. *Huang W.-L., Lee Ch.-H., Chen Y.-R.* Levels of endogenous abscisic acid and indole-3-acetic acid influence shoot organogenesis in callus cultures of rice subjected to osmotic stress // *Plant Cell. Tiss. Org. Cult.* 2012. V. 108. P. 257–263. DOI: [10.1007/s11240-011-0038-0](https://doi.org/10.1007/s11240-011-0038-0)
50. *Ikeuchi M., Iwase A., Sugimoto K.* Control of plant cell differentiation by histone modification and DNA methylation // *Current opinion in plant biology.* 2015. V. 28. P. 60–67. DOI: [10.1016/j.pbi.2015.09.004](https://doi.org/10.1016/j.pbi.2015.09.004)
51. *Ikeuchi M., Sugimoto K., Iwase A.* Plant callus: mechanisms of induction and repression // *Plant Cell.* 2013. V. 25. P. 3159–3173. DOI: [10.1105/tpc.113.116053](https://doi.org/10.1105/tpc.113.116053)
52. *Jaeger J., Irons D., Monk N.* Regulative feedback in pattern formation: towards a general relativistic theory of positional information // *Development.* 2008. V. 135. P. 3175–3183. DOI: [10.1242/dev.018697](https://doi.org/10.1242/dev.018697)
53. *Jaligot E., Rival A., Beule T. et al.* Somaclonal variation in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.): the DNA methylation hypothesis // *Plant Cell Rep.* 2000. V. 19. P. 684–690. DOI: [10.1007/s002999900177](https://doi.org/10.1007/s002999900177)
54. *Khan H., Siddique I., Anis M., Khan P.R.* *In vitro* organogenesis from internode derived callus cultures of *Capsicum annuum* L. // *J. Plant Biochem. Biotechnol.* 2011. V. 20. P.84–89. DOI: [10.1007/s13562-010-0029-y](https://doi.org/10.1007/s13562-010-0029-y)
55. *Kruglova N.N., Seldimirova O.A., Zinatullina A.E.* *In Vitro* Callus as a Model System for the Study of Plant stress-Resistance to Abiotic Factors (on the Example of Cereals) // *Biol. Bull. Rev.* 2018a. V. 8. P. 518-526. DOI: [10.1134/S2079086418060063](https://doi.org/10.1134/S2079086418060063)
56. *Kruglova N.N., Titova G.E., Seldimirova O.A.* Callusogenesis as an *in vitro* Morphogenesis Pathway in Cereals // *Russ. Journ. Develop. Biol.* 2018b. V. 49. P. 245-259. DOI: [10.1134/S106236041805003X](https://doi.org/10.1134/S106236041805003X)
57. *Liu B., Shan X., Wu Y. et al.* iTRAQ-Based Quantitative Proteomic Analysis of Embryogenic and Non-embryogenic Calli Derived from a Maize (*Zea mays* L.) Inbred Line Y423 // *Int. J. Mol. Sci.* 2018. V. 19(12). 4004. DOI: [10.3390/ijms19124004](https://doi.org/10.3390/ijms19124004)
58. *Merks R.M.H., Guravage M.A.* Building simulation models of developing plant organs // Ed. I. De Smet. *Plant Organogenesis: Methods and Potocols. Methods in Molecular Biology.* V. 959. New York: Springer Science+Business Media, 2013. P. 333–352.

59. Mohd Din A.R.J., Ahmad F.I., Wagiran A. et al. Improvement of efficient *in vitro* regeneration potential of mature callus induced from Malaysian upland rice seed (*Oryza sativa* cv. Panderas) // Saudi J. Biol. Sci. 2016. V. 23. Suppl. P. S69–S77. DOI: [10.1016/j.sjbs.2015.10.022](https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2015.10.022)
60. Naik S.K., Chand P.K. Tissue culture-mediated biotechnological intervention in pomegranate: a review // Plant Cell Rep. 2011. V. 30. P. 707–721. DOI: [10.1007/s00299-010-0969-7](https://doi.org/10.1007/s00299-010-0969-7)
61. Rebilas K., Rebilas A. Auxin concentration control of the average DNA content in cells of *in vitro* cultures: a theoretical model and comparison to experimental data for *Allium cepa* and *Allium sativum* // Plant Cell, Tiss. Org. Cult. 2008. V. 95. P. 89–99. DOI: [10.1007/s11240-008-9419-4](https://doi.org/10.1007/s11240-008-9419-4)
62. Seldimirova O.A., Bezrukova M.V., Galin I.R., Lubyanova A.R., Shakirova F.M., Kruglova N.N. 24-Epibrassinolide Effect on *in vitro* Callus Tissue formation, Growth, and Regeneration in Wheat Varieties with Contrasting Drought Resistance // Russ. J. Plant Physiol. 2017a. V. 64. P. 919-929. DOI: [10.1134/S1021443717060085](https://doi.org/10.1134/S1021443717060085)
63. Seldimirova O.A., Kruglova N.N. Properties of the initial stages of embryoidogenesis *in vitro* in wheat calli of various origin // Biol. Bull. 2013. V. 40. P. 447–454. DOI: [10.1134/S1062359013050154](https://doi.org/10.1134/S1062359013050154)
64. Seldimirova O.A., Kruglova N.N. Androclinic embryoidogenesis *in vitro* in cereals // Biol. Bull. Rev. 2015. V. 5.P. 156-165. DOI: [10.1134/S2079086415020073](https://doi.org/10.1134/S2079086415020073)
65. Seldimirova O.A., Kruglova N.N., Titova G.E., Batygina T.B. Comparative ultrastructural analysis of the *in vitro* microspore embryoids and *in vivo* zygotic embryos of wheat as a basis for understanding of cytophysiological aspects of their development // Russ. J. Develop. Biol. 2017b. V. 48. P. 185–197. DOI: [10.1134/S1062360417030109](https://doi.org/10.1134/S1062360417030109)
66. Seldimirova O.A., Kudoyarova G.R., Kruglova N.N., Zaytsev D.Yu., Veselov S.Yu. Changes in distribution of zeatin and indolil-3-acetic acid in cells during callus induction and organogenesis *in vitro* in immature embryo culture of wheat // *In Vitro Cellular and Developmental Biology – Plant*. 2016a. V. 52. P. 251-264. DOI: [10.1007/s11627-016-9767-4](https://doi.org/10.1007/s11627-016-9767-4)
67. Seldimirova O.A., Titova G.E., Kruglova N.N. A complex morpho-histological approach to the *in vitro* study of morphogenic structures in a wheat anther culture // Biol. Bull. 2016b. V. 43. P. 121–126. DOI: [10.1134/S1062359016020084](https://doi.org/10.1134/S1062359016020084)
68. Seldimirova O.A., Zaytsev D.Yu., Galin I.R., Kruglova N.N. Phytohormonal regulation of *in vitro* formation of wheat androgenic structures // Научный результат. Серия физиология. 2016c. Т. 2. С. 3-8. DOI: [10.18413/2409-0298-2016-2-1-3-8](https://doi.org/10.18413/2409-0298-2016-2-1-3-8)
69. Slesak H., Goralski G., Pawłowska H. et al. The effect of genotype on a barley scutella culture. Histological aspects // Cent. Eur. J. Biol. 2013. V. 8. P. 30–37. DOI: [10.2478/s11535-012-0113-5](https://doi.org/10.2478/s11535-012-0113-5)
70. Sugiyama M. Historical review of research on plant cell dedifferentiation // J. Plant Research. 2015. V. 128. P. 349–359. DOI: [10.1007/s10265-015-0706-y](https://doi.org/10.1007/s10265-015-0706-y)
71. Sun L., Wu Y., Zou H. et al. Comparative proteomic analysis of the H99 inbred maize (*Zea mays* L.) line in embryogenic and non-embryogenic callus during somatic embryogenesis // Plant Cell Tiss. Org. Cult. 2013. V. 113. P. 103–119. DOI: [10.1007/s11240-012-0255-1](https://doi.org/10.1007/s11240-012-0255-1)
72. Titova G.E., Seldimirova O.A., Kruglova N.N., Galin I.R., Batygina T.B. Phenomenon of “Siamese embryos” in cereals *in vivo* and *in vitro*: Cleavage polyembryony and fasciations // Russ. J. Develop. Biol. 2016. V. 47. P. 122–137. DOI: [10.1134/S10623604160300x61](https://doi.org/10.1134/S10623604160300x61)
73. Tvorogova V.E., Fedorova Y.A., Zhang F. et al. *STENOFOLIA* gene and regulation of somatic embryogenesis in *Medicago truncatula* // Russ. J. Plant Physiol. 2016. V. 63. P. 811-821. DOI: [10.1134/S1021443716060133](https://doi.org/10.1134/S1021443716060133)