



ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

http://ecobiotech-journal.ru



СТАДИЯ ЭМБРИОГЕНЕЗА *IN PLANTA* ВЛИЯЕТ НА РЕАЛИЗАЦИЮ МОРФОГЕНЕТИЧЕСКОГО ПОТЕНЦИАЛА ЗАРОДЫШЕЙ ПШЕНИЦЫ *IN VITRO*

Зинатуллина А.Е.

Уфимский Институт биологии УФИЦ РАН, Уфа, Россия

E-mail: aneta@ufaras.ru

Биотехнологические разработки в целях селекции, направленные на создание высокопродуктивных сортов пшеницы, требуют значительного количества полноценных регенерантов. Такие регенеранты могут быть получены в условиях эмбриокультуры *in vitro* при использовании в качестве эксплантов разновозрастных зародышей, согласно непрямому пути по схеме “один зародыш → один каллус → несколько регенерантов” и прямому пути по схеме “один зародыш → один регенерант”. В результате выполненных экспериментов установлено, что путь получения регенерантов определяется стадией эмбриогенеза *in planta* зародыша, инокулируемого на питательную среду: стадия завершения органогенеза и стадия сформированного зародыша, соответственно. Кроме того, представлены данные по результатам культивирования *in vitro* зародышей, инокулированных на других стадиях эмбриогенеза: четырехклеточный и многоклеточный зародыши, ранний органогенез, средний органогенез, зрелый зародыш.

Keywords: зародыш ♦ эмбриокультура *in vitro* ♦ каллус ♦ проросток ♦ пшеница ♦ *Triticum aestivum* L.

THE STAGE OF EMBRYOGENESIS *IN PLANTA* AFFECTS THE REALIZATION OF THE MORPHOGENETIC POTENTIAL OF WHEAT EMBRYOS *IN VITRO*

Zinatullina A.E.

Ufa Institute of Biology of UFRS RAS, Ufa, Russia

E-mail: aneta@ufaras.ru

Biotechnological elaborations for breeding purposes aimed at creating highly productive wheat varieties require a significant number of plants-full-fledged regenerants. Such regenerants can be obtained under embryo culture *in vitro* conditions when using embryos at different ages as explants, according to the indirect pathway for the scheme “one embryo → one callus → several regenerants” and the direct pathway for the scheme “one embryo → one regenerant”. As a result of the performed experiments, it was found that the pathway of obtaining regenerants is determined by the stage of embryogenesis *in planta* of the embryo inoculated on the nutrient medium: the stage of completion of organogenesis and the stage of the formed embryo, respectively. In addition, data on the results of culture *in vitro* of embryos inoculated at other stages of embryogenesis are presented: four-cell and multicellular embryos, the early organogenesis, the middle organogenesis, the mature embryo.

Ключевые слова: embryo ♦ embryo culture *in vitro* ♦ callus ♦ seedling ♦ wheat ♦ *Triticum aestivum* L.

Поступила в редакцию: 02.02.2023

[Цитировать | Cite as](#)

DOI: [10.31163/2618-964X-2023-6-1-35-44](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2023-6-1-35-44)

EDN: KAIXBG



ВВЕДЕНИЕ

Эмбриогенез в естественных условиях *in planta* злаков, как и представителей других семейств цветковых растений, представляет собой единый многоступенчатый процесс, в результате которого из исходной клетки-зиготы, согласно определенным паттернам клеточных делений, в зрелом семени формируется зародыш со свойственными ему специфическими органами (Батыгина, 2014). Сложный интегративный характер эмбриогенеза растений подтверждается данными молекулярно-генетических исследований (Pabon-Mora et al., 2022).

Большое внимание исследователи уделяют изучению эмбриогенеза хлебных злаков как коммерчески ценной группы растений. Эмбриональные данные необходимы, в частности, при разработке ряда биотехнологий в селекционных целях при создании

районированных сортов с признаками, важными в конкретном регионе, например, засухоустойчивых сортов пшеницы в условиях Южного Урала (Зинатуллина, Никонов, 2021; Зинатуллина, 2022а; Круглова, Сельдиминова, 2022; Круглова и др., 2022б).

Особый интерес вызывает выделение стадий (периодов, фаз) при формировании и развитии зародышей хлебных злаков. Современные направления исследований в этой области ориентированы на выявление и анализ генов, вовлеченных в последовательное развитие зародышей, например, пшеницы (Xiang et al., 2019; Yu et al., 2020; Gao et al., 2021). В контексте данной статьи отметим, что в этих работах авторы не выделяют стадии эмбриогенеза этого злака, сообщая о “незрелом/зрелом зародыше”, “раннем/позднем эмбриогенезе”, без указания каких-либо морфологических или временных показателей.

Стадийность эмбриогенеза хлебных злаков достаточно хорошо изучена с позиций описательной морфологии и структурно-функциональных особенностей специфических зародышевых органов. Стадии эмбриогенеза представителей этого семейства выделяют на основании анализа основных морфогенетических событий, их значения для дальнейшего развития зародыша, а также структурно-функциональных изменений в клетках и органах зародыша под действием генетических, физиологических и иных факторов. Для многих хлебных злаков показано, что в ходе эмбриогенеза в результате множественных делений определенных кластеров клеток формируются органы зародыша: щиток (с выделяющейся на верхушке лигулой), эпибласт, колеоптиль, колеориза, плюмула (почечка, представленная несколькими примордиями листьев) и корень; эти зародышевые органы уникальны не только среди цветковых растений, но даже среди однодольных (Батыгина, 2014; Круглова и др., 2019б, 2022а; Kругlova et al., 2020а; Baskin, Baskin, 2021).

На основании морфогистологических данных разработаны периодизации эмбриогенеза хлебных злаков в условиях *in planta*. Так, детальный анализ развития зародыша пшеницы с использованием 3D-реконструкций позволил выделить эмбриогенезу этого злака фазы blastomerization и organogenesis (Батыгина, 2014). На основании сопоставления морфометрических и временных показателей (длина зародыша, сутки после опыления) с морфогистологическими данными по развитию зародыша пшеницы предложено выделять этап недифференцированного зародыша (стадии зиготы, двухклеточного, четырехклеточного, многоклеточного зародыша), этап морфологической дифференциации зародыша (стадии раннего, среднего и завершения органогенеза) и этап дифференцированного зародыша (стадии сформированного зародыша и зрелого зародыша) (Круглова, 2012). В целом, несмотря на различия в критериях выделения, в этих периодизациях эмбриогенеза находит свое отражение стадийность развития зародышей злаков *in planta*, т.е. основные морфогенетические события, происходящие в зародыше на каждой стадии развития и на каждом уровне организации (Зинатуллина, 2022в).

В исследованиях, ранее выполненных сотрудниками лаборатории физиологии растений УИБ УФИЦ РАН (Круглова, Катасонова, 2009; Круглова, Сельдиминова, 2011; Сельдиминова и др., 2018; Зинатуллина, 2019, 2020, 2021, 2022б; Круглова, 2019 и др.), показана необходимость использования некоторых стадий эмбриогенеза при экспериментальных исследованиях культивируемых *in vitro* изученных сортов пшеницы

в целях разработки ряда биотехнологий в селекционных целях. Однако важно дать оценку реализации в культуре *in vitro* морфогенетического потенциала зародышей пшеницы на других, ранее не изученных, стадиях эмбриогенеза и на примере других сортов пшеницы. Оценка такой реализации является целью данного исследования.

ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования послужил сорт яровой мягкой пшеницы Симбирка, активно используемый в биотехнологических программах УИБ УФИЦ РАН. Семена любезно предоставлены к. с.-х. н. В.И. Никоновым, заведующим лабораторией селекции яровой пшеницы БашНИИ СХ УФИЦ РАН, согласно договору о творческом сотрудничестве между институтами.

Растения выращивали в полевых условиях научного стационара Уфимского Института биологии УФИЦ РАН (Уфимский район) в вегетационный сезон 2022 г. Фенологические наблюдения за развитием растений вели согласно (Челак, 1991).

После искусственного опыления отбирали по 10 растений на последовательных фенофазах, соответствующих развитию зародыша, при этом использовали периодизацию эмбриогенеза пшеницы (Круглова, 2012).

Из средней трети колоса каждого растения изолировали по 10 зародышей на стадиях четырехклеточного зародыша (2.5 сут после опыления, длина зародыша 0,12–0,14 мм), многоклеточного зародыша (3.0–4.0 сут после опыления, длина зародыша 0,15–0,2 мм); стадии раннего органогенеза (4.5–8.0 сут после опыления, длина зародыша 0,4–0,6 мм), стадии среднего органогенеза (8.5–12.0 сут после опыления, длина зародыша 0,8–1,3 мм), стадии завершения органогенеза (12.5–17.0 сут после опыления, длина зародыша 1,5–2,0 мм); стадии сформированного зародыша (17.5–20.0 сут после опыления, длина зародыша 2,1–2,2 мм); стадии зрелого зародыша (21.0–25.0 сут после опыления, длина зародыша 2,3–2,6 мм). Незрелые зародыши на стадии зиготы и на стадии двуклеточного зародыша в экспериментах не использовали в силу их значительной миниатюрности (длина зародышей менее 0,1 мм).

Экспланты инокулировали *in vitro* на питательную среду MS (Murashige, Skoog, 1962) с добавлением 0.2 мг/л кинетина и 2.0 мг/л синтетического ауксина 2,4-Д (Основы биотехнологии растений, 2017). Перед автоклавированием pH среды доводили до 5.7. Культивирование проводили в темноте, при температуре 26°C.

Постоянные гистологические препараты готовили с окрашиванием различными красителями (Световой микроскоп .., 2013), просматривали и фотографировали с применением микроскопа проходящего света Axio Imager.A1 light microscope (Carl Zeiss, Jena, Germany), оснащенного объективом EC Plan-NEOFLURAL 10×/0.3, фотографировали с использованием цифровой камеры AxioCam MRc5 (Carl Zeiss, Jena, Germany). Прижизненную съёмку объектов вели с применением стереомикроскопа Technival 2 (Carl Zeiss, Jena, Germany) и цифровой камеры Olympus Camedia C-4000 (Olympus Optical Co., LTD, Japan).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При культивировании *in vitro* зародышей, инокулированных на стадиях четырехклеточного зародыша, многоклеточного зародыша и раннего органогенеза, экспланты постепенно дегенерировали к 5-7 сут экспериментов.

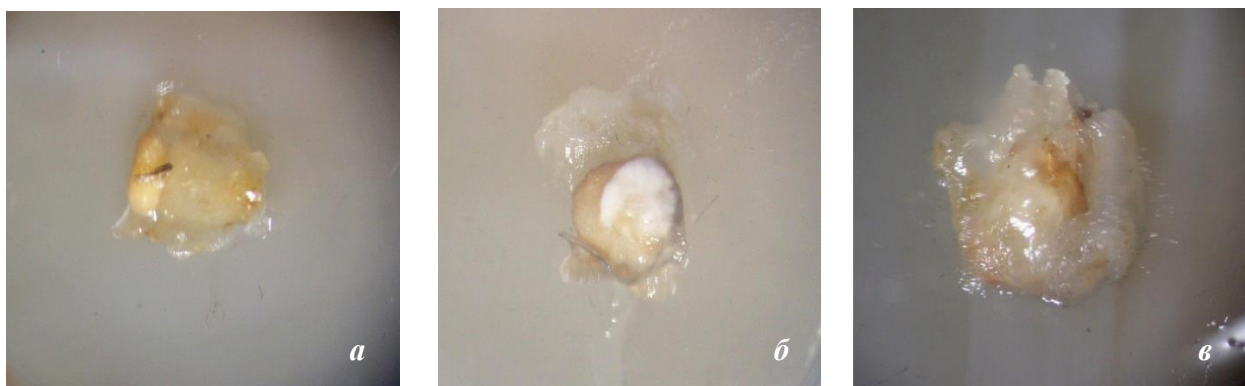


Рис. 1. Дегенерация зародышей, инокулированных на стадии четырехклеточного зародыша (*a*, $\times 50$), многоклеточного зародыша (*б*, $\times 50$), раннего органогенеза (*в*, $\times 20$), 7 сут культивирования *in vitro*.

Культивирование *in vitro* зародышей, инокулированных на стадии среднего органогенеза, через 5–7 сут приводило к формированию обводненных каллусов желтоватого цвета, неопределенной формы, рыхлой мягкой консистенции. В ходе дальнейшего культивирования каллус сначала активно пролиферировал (рис. 2*a*), однако начиная с 15 сут постепенно дегенерировал. По данным гистологического анализа каллус представлен рыхло расположенными крупными клетками с большими межклетниками; ядра в клетках отсутствуют (рис. 2*б*). Такой каллус оценен нами как неморфогенный.

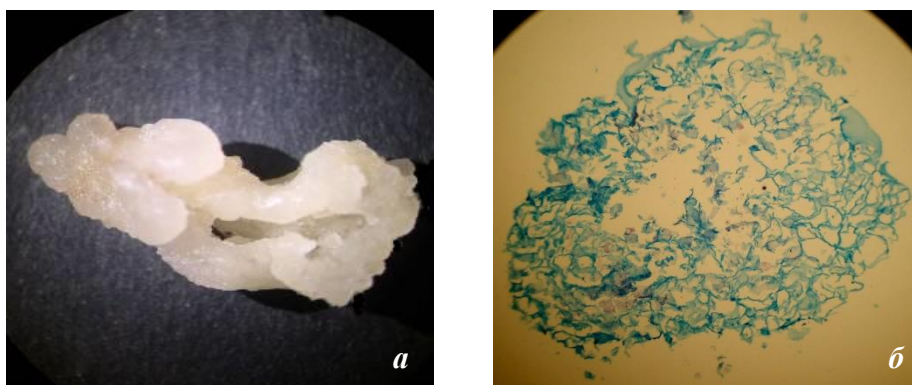


Рис. 2. Неморфогенный каллус, полученный из зародыша, инокулированного на стадии среднего органогенеза, 12 сут культивирования *in vitro*: *a*) $\times 20$; *б*) поперечный срез, $\times 150$.

При культивировании *in vitro* зародышей, инокулированных на стадии завершения органогенеза, через 5–7 сут наблюдали формирование каллусов плотной компактной консистенции, матового желтовато-белого цвета, как правило, узловой формы (рис. 3*a*). Согласно данным гистологического анализа, клетки такого каллуса достаточно однородны, плотно прилегают друг к другу, вакуолизированы незначительно, имеют крупные ядра, занимающие центральное положение, и плотную клеточную стенку, форма клеток в основном правильная изодиаметрическая, что соответствует признакам меристематических клеток (Meristematic tissues ..., 2002) (рис. 3*б*). В ходе дальнейших экспериментов

установлено, что в таких каллусах отмечаются процессы морфогенеза, а из каллуса регенерируют растения. Такие каллусы были обозначены нами как морфогенные.

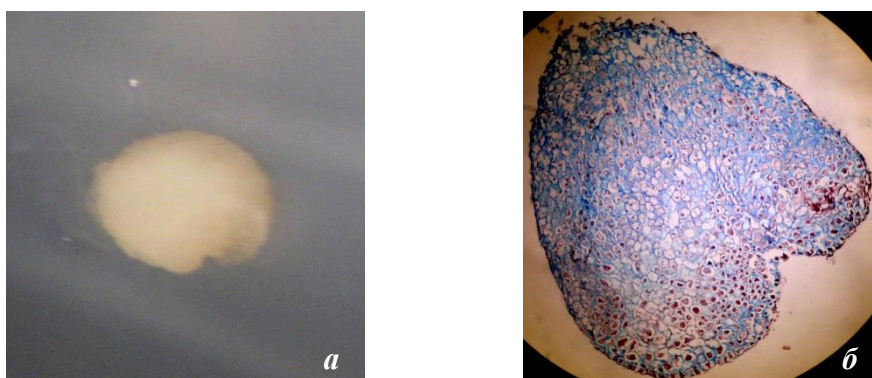


Рис. 3. Морфогенный каллус, образовавшийся из зародыша, инокулированного на стадии завершения органогенеза, 7 сут культивирования *in vitro*: а) x15; б) поперечный срез, x150.

Зародыши, инокулированные на стадиях сформированного и зрелого зародыша, через 10–12 сут культивирования *in vitro* давали начало проросткам. Ткани самого зародыша постепенно разрыхлялись и дегенерировали (рис. 4).



Рис. 4. Проростки, образовавшиеся из зародышей, инокулированных на стадии сформированного (а, x20) и зрелого (б, x10; в, x15) зародыша, 10 (а, в) и 12 (б) сут культивирования *in vitro*.

Анализ полученных экспериментальных данных свидетельствует о зависимости процессов формирования или неформирования каллусов, формирования определенного типа каллуса (морфогенный или неморфогенный), а также формирования проростков, при одних и тех же условиях культивирования *in vitro*, от стадии эмбриогенеза *in planta* инокулированного зародыша.

Так, культивирование *in vitro* недифференцированных четырехклеточного и многоклеточного зародышей, а также зародышей на стадии раннего органогенеза приводило к прекращению их развития и итоговой дегенерации (рис. 1). Вероятнее всего, это произошло из-за слишком малого объёма экспланта. Р.Г. Бутенко (по: Круглова, Катасонова, 2009) отмечает, что при очень малом инокулюме клетки в культуре *in vitro* прекращают

деления, возможно, потому, что при этом концентрация выделяемых клетками факторов кондиционирования недостаточна для индукции деления.

Культивирование *in vitro* зародышей во время дифференциации и формирования органов (стадия среднего органогенеза) приводило к формированию неморфогенных каллусов (рис. 2). В условиях выполненных экспериментов в таких каллусах не удалось инициировать процессы морфогенеза.

Морфогенные каллусы получали из зародышей, инокулированных на стадии завершения органогенеза (рис. 3). Согласно гистологическому анализу, выполненному нами на примере другого сорта пшеницы – Жница (Круглова и др., 2019а), все органы таких незрелых зародышей представлены активно развивающимися меристематическими клетками. Важно подчеркнуть, что клетки зародышей не покрыты плотной клеточной стенкой, при этом морфогенный каллус формируется из эпидермальных клеток щитка, находящегося в контакте с питательной средой. Данные о формировании каллуса из эпидермальных клеток щитка незрелых зародышей (без указания стадии эмбриогенеза) получены и для кукурузы (Lopez-Ruiz et al., 2019). Установлено, что клетки щитка зародышей пшеницы на стадии завершения органогенеза характеризуются высокой метаболической активностью. Об этом свидетельствуют особенности их ультраструктуры: значительное количество свободных рибосом, амилопластов, единичных развитых хлоропластов, митохондрий с хорошо развитыми внутренними мембранами, активный комплекс Гольджи и гранулярный эндоплазматический ретикулум (Seldimirova et al., 2017). У ячменя выявлено резкое увеличение содержания эндогенных гормонов – ИУК и цитокининов – в зародышах этой стадии по сравнению с предыдущими стадиями эмбриогенеза (Seldimirova et al., 2019а.б).

Стадию развития незрелых зародышей, дающих начало морфогенным каллусам *in vitro*, предложено относить к критическим стадиям эмбриогенеза злаков (Круглова и др., 2022а). В данном случае критерием “критичности” является способность незрелого зародыша к смене программы развития (репрограммирования) на альтернативную: формирование морфогенного каллуса в условиях *in vitro* вместо завершения эмбриогенеза с формированием зрелого зародыша (Круглова и др., 2018б, 2021; Круглова, Сельдимирова, 2020; Зинатуллина, 2021; Kruglova et al., 2018, 2021). На примере кукурузы проведены детальные исследования молекулярно-генетических механизмов формирования морфогенных каллусов *in vitro* из незрелых зародышей, находящихся на этой критической стадии эмбриогенеза (Du et al., 2019). Кроме того, установлена важнейшая роль некоторых miРНК (miR156, miR160 и miR166) в репрограммировании развития незрелых зародышей кукурузы по пути каллусогенеза *in vitro* (Lopez-Ruiz et al., 2019).

Культивирование *in vitro* незрелых зародышей пшеницы, инокулированных на стадии сформированного зародыша, приводило к формированию проростков (рис. 4а).

Для злаков хорошо установлено, что данная стадия соответствует стадии автономности – особом структурно-функциональном и морфофизиологическом состоянии развивающегося зародыша *in planta* (нового спорофита), способного к саморегуляции, независимого от окружающих тканей, способного завершить нормальный эмбриогенез вне материнского организма и развиваться при этом в нормальное растение (Батыгина, 2014; Круглова и др.,

2020; Kruglova et al., 2020b). Экспериментально на обширной коллекции пшеницы разных генотипов установлено, что зародыши этой стадии эмбриогенеза в условиях *in vitro* завершают свое развитие вне донорского растения и формируют полноценные фертильные регенеранты (Круглова, 2014). Гистологическими методами выявлено, что у таких зародышей дифференцированы все органы (Круглова и др., 2018a), а методами иммуногистохимии в них выявлена локализация эндогенных гормонов – индолил-3-уксусной (ИУК) и абсцизовой (АБК) кислот (Сельдимирова и др., 2017).

Стадию развития незрелых зародышей, находящихся в условиях *in planta* на стадии автономности и формирующих проростки в условиях *in vitro*, также предложено относить к критическим стадиям эмбриогенеза злаков (Круглова и др., 2022a). Правомерность выделения этой стадии в качестве автономной и критической косвенно подтверждается данными литературы по молекулярно-генетическим характеристикам зародышей пшеницы (Xiang et al., 2019; Yu et al., 2020; Gao et al., 2021).

Формирование проростков отмечено и при культивировании *in vitro* зрелых зародышей пшеницы (рис. 4б, в), что вполне ожидаемо.

Полученные данные о реакции на условия культуры *in vitro* зародышей пшеницы сорта Симбирка, инокулированных на разных стадиях эмбриогенеза *in planta*, имеют определенное значение в разработке некоторых биотехнологий. В тех случаях, когда цель конкретной технологии – получить растения-регенеранты, минимизировав соматическую изменчивость, в процессе культивирования следует избегать этапа каллуса, по схеме “один зародыш → один регенерант”. Согласно полученным нами результатам, для этого незрелые зародыши следует инокулировать на стадии сформированного или зрелого зародыша. Для массового получения растений-регенерантов, а также для повышения соматической изменчивости, например, в целях клеточной селекции, целесообразна регенерация через этап формирования морфогенного каллуса *in vitro*, по схеме “один зародыш → один каллус → несколько регенерантов”. В этом случае следует инокулировать незрелые зародыши, изолированные на стадии завершения органогенеза. Аналогичные рекомендации разработаны для зародышей других сортов пшеницы (Круглова, 2022a,б).

В целом, реализация морфогенетического потенциала зародышей пшеницы изученного генотипа в одних и тех же условиях культивирования *in vitro* определяется главным образом стадией эмбриогенеза *in planta* в момент инокуляции.

В ходе исследований использована приборная база ЦКП «Агидель» УФИЦ РАН.

Работа выполнена по теме № 123020800002-2 в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ № 075-01134-23-00.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Батыгина Т.Б. Биология развития растений. Симфония жизни. СПб.: Изд-во ДЕАН, 2014. 764 с.
2. Зинатуллина А.Е. К вопросу о комплексной оценке засухоустойчивости пшеницы в полевых и лабораторных условиях // Экобиотех. 2022a. Т. 5. № 3. С. 108–117. DOI: [10.31163/2618-964X-2022-5-3-108-117](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2022-5-3-108-117) EDN: YGSMYI

3. Зинатуллина А.Е. Оценка засухоустойчивости хлебных злаков на основе эмбриологических данных (на примере пшеницы) // Экобиотех. 2022б. Т. 5. № 1. С. 26–40. DOI: 10.31163/2618-964X-2022-5-1-26-40, EDN: XUQMCT
4. Зинатуллина А.Е. Периодизации зиготического эмбриогенеза злаков *in planta* и их использование в биотехнологических исследованиях *in vitro* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2022в. № 1. С. 60–69. DOI: 10.31040/2222-8349-2022-0-1-60-69
5. Зинатуллина А.Е. Структурные особенности клеток эксплантов *in vivo* и формирование морфогенных каллусов *in vitro* // Биомика. 2021. Т. 13. № 1. С. 8–19. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2021-2
6. 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
7. Зинатуллина А.Е. Цитофизиологические особенности контрастных типов каллусов *in vitro* // Успехи современной биологии. 2020. Т. 140. № 2. С. 183–194. DOI: 10.31857/S0042132420020040
8. Зинатуллина А.Е., Никонов В.И. Лабораторная оценка регенерантов гибридных комбинаций пшеницы в условиях *in vitro* и *ex vitro* // Экобиотех. 2021. Т. 4. № 2. С. 81–88. DOI: 10.31163/2618-964X-2021-4-2-81-88
9. Круглова Н.Н. Выявление автономности зародыша пшеницы как этап разработки экспресс-диагностической биотехнологии получения засухоустойчивых образцов // Пермский аграрный вестник. 2014. № 1 (5). С. 38-43.
10. 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
11. Круглова Н.Н. Периодизация эмбриогенеза пшеницы как методологический аспект биотехнологических разработок // Известия Уфимского научного центра РАН. 2012. № 2. С. 21-24. EDN: OZPEAV
12. Круглова Н.Н. Продолжительность культивирования *in vitro* зародышевых каллусов пшеницы влияет на проявление их морфогенетического и регенерационного потенциала // Экобиотех. 2022а. Т. 5. № 3. С. 98–108. DOI: 10.31163/2618-964X-2022-5-3-98-108, EDN: XVYHOQ
13. Круглова Н.Н. Тактика выбора экспланта при биотехнологических исследованиях засухоустойчивости пшеницы методом эмбриокультуры *in vitro* в селекционных целях // Экобиотех. 2022б. Т. 5. № 2. С. 41–58. DOI: 10.31163/2618-964X-2022-5-2-41-58, EDN: XHEJVQ
14. 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.
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. Система «зародыш *in planta*–каллус *in vitro*»: цитофизиологические аспекты (на примере пшеницы) // Биомика. 2020. Т. 12. № 2. С. 180–189. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2020-8
17. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Эмбриогенез *in vivo* засухоустойчивых регенерантов яровой мягкой пшеницы, полученных в эмбриокультуре *in vitro* // Таврический вестник аграрной науки. 2022. № 1(29). С. 65–78. EDN HEBDGL

18. 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. DOI: [10.31040/2222-8349-2019-0-1-25-29](https://doi.org/10.31040/2222-8349-2019-0-1-25-29)
19. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. Структурные особенности и гормональная регуляция зиготического эмбриогенеза злаков // Успехи современной биологии. 2019б. Т. 139. № 4. С. 326–337. DOI: [10.1134/S0042132419040057](https://doi.org/10.1134/S0042132419040057)
20. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. Эмбриональные данные в биотехнологических исследованиях засухоустойчивости пшеницы в целях селекции // Известия Уфимского научного центра РАН. 2022б. № 3. С. 16–22. DOI: [10.31040/2222-8349-2022-0-3-16-22](https://doi.org/10.31040/2222-8349-2022-0-3-16-22)
21. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е., Никонов В.И. Выявление относительной автономности *in planta* зиготических зародышей яровой мягкой пшеницы для оптимизации биотехнологических исследований // Известия Уфимского научного центра РАН. 2018а. № 3. С. 28–33.
22. Круглова Н.Н., Титова Г.Е., Зинатуллина А.Е. Критические стадии эмбриогенеза злаков: теоретическое и прикладное значение // Онтогенез. 2022а. Т. 53. № 6. С. 437–453. EDN: OWTBKV
23. 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)
24. Круглова Н.Н., Титова Г.Е., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. Цитофизиологические особенности экспериментальной системы “зародыш *in vivo* – каллус *in vitro*” хлебных злаков // Онтогенез. 2021. Т. 52. № 4. С. 237–253. DOI: [10.31857/S0475145021040042](https://doi.org/10.31857/S0475145021040042)
25. 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](https://doi.org/10.31857/S0475145020010024)
26. Основы биотехнологии растений / Б.Р. Кулуев, Н.Н. Круглова, А.А. Зарипова, Р.Г. Фархутдинов. Уфа: РИЦ БашГУ, 2017. 244 с.
27. Световой микроскоп как инструмент в биотехнологии растений / Н.Н. Круглова, О.В. Егорова, О.А. Сельдимирова, Д.Ю. Зайцев, А.Е. Зинатуллина. Уфа: Гилем, 2013. 128 с
28. Сельдимирова О.А., Галин И.Р., Круглова Н.Н. и др. Распределение ИУК и АБК в развивающихся зародышах пшеницы *in vivo* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2017. № 3. С. 114–118.
29. 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. 2018. 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)
30. Челак В.Р. Система размножения пшеницы. Кишинев: Штиинца, 1991. 320 с.
31. Baskin С., Baskin J. Relationship of the lateral embryo (in grasses) to other monocot embryos: a status up-grade // Seed Science Research. 2021. V. 31. P. 199–210. DOI: [10.1017/S0960258521000209](https://doi.org/10.1017/S0960258521000209)
32. Du X., Fang T., Liu Y., Huang L. et al. Transcriptome Profiling Predicts New Genes to Promote Maize Callus Formation and Transformation // Frontiers in Plant Science. 2019. V. 10. Article 1633. DOI: [10.3389/fpls.2019.01633](https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01633)

33. Gao P., Quilichini T.D., Zhai C. et al. Alternative splicing dynamics and evolutionary divergence during embryogenesis in wheat species // *Plant Biotechnology Journal*. 2021. V. 19. P. 1624–1643. DOI: [10.1111/pbi.13579](https://doi.org/10.1111/pbi.13579)
34. Kruglova N.N., Seldimirova O.A., Zinatullina A.E. Structural features and hormonal regulation of the zygotic embryogenesis in cereals // *Biology Bulletin Reviews*. 2020a. V. 10. P. 115–126. DOI: [10.1134/S2079086420020048](https://doi.org/10.1134/S2079086420020048)
35. Kruglova N.N., Titova G.E., Seldimirova O.A. Callusogenesis as an *in vitro* Morphogenesis Pathway in Cereals // *Russian Journal of Developmental Biology*. 2018. V. 49. P. 245–259. DOI: [10.1134/S106236041805003X](https://doi.org/10.1134/S106236041805003X)
36. Kruglova N.N., Titova G.E., Seldimirova O.A., Zinatullina A.E. Cytophysiological features of the Cereal-based Experimental System “Embryo In Vivo – Callus In Vitro” // *Russian Journal of Developmental Biology*. 2021. V. 52. P. 199–214. DOI: [10.1134/S1062360421040044](https://doi.org/10.1134/S1062360421040044)
37. Kruglova N.N., Titova G.E., Seldimirova O.A., Zinatullina A.E., Veselov D.S. Embryo of Flowering Plants as the Critical Stage of Embryogenesis relative Autonomy (by Example of Cereals) // *Russian Journal of Developmental Biology*. 2020b. V. 51. P. 1–15. DOI: [10.1134/S1062360420010026](https://doi.org/10.1134/S1062360420010026)
38. Lopez-Ruiz B.A., Juarez-Gonzalez V.T., Sandoval-Zapotitla E. et al. Development-Related miRNA Expression and Target Regulation during Staggered *In Vitro* Plant Regeneration of Tuxpeno VS-535 Maize Cultivar // *International Journal of Molecular Science*. 2019. V. 20. (9). Article 2079. DOI: [10.3390/ijms20092079](https://doi.org/10.3390/ijms20092079)
39. Meristematic tissues in plant growth and development / Eds McManus M.T., Veit B. Sheffield: Sheffield Acad. Press, 2002. 301 p.
40. Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco cultures // *Physiologia Plantarum*. 1962. V. 15. P. 473-497. DOI: [10.1111/j.1399-3054.1962.tb08052.x](https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1962.tb08052.x)
41. Pabon-Mora N., Goldman M.H.S., Smyth D.R. et al. Molecular Mechanisms of Flowering Plant Reproduction // *Frontiers in Plant Sciences*. 2022. V. 12. DOI: [10.3389/fpls.2021.828136](https://doi.org/10.3389/fpls.2021.828136)
42. Seldimirova O.A., Kudoyarova G.R., Katsuhara M. et al. Dynamics of the contents and distribution of ABA, auxins and aquaporins in developing caryopses of an ABA-deficient barley mutant and its parental cultivar // *Seed Science Research*. 2019a. V. 29. P. 1–9. DOI: [10.1017/S0960258519000229](https://doi.org/10.1017/S0960258519000229)
43. Seldimirova O.A., Kudoyarova G.R., Kruglova N.N., Galin I.R., Veselov D.S. Somatic Embryogenesis in Wheat and Barley callus *in vitro* Is Determined by the Level of Indoleacetic and Abscisic Acids // *Russian Journal of Developmental Biology*. 2019b. V. 50. P. 124–135. DOI: [10.1134/S1062360419030056](https://doi.org/10.1134/S1062360419030056)
44. Xiang D., Quilichini T.D., Liu Z. et al. The transcriptional landscape of polyploid wheats and their diploid ancestors during embryogenesis and grain development // *Plant Cell*. 2019. V. 31. P. 2888–2911. DOI: [10.1105/tpc.19.00397](https://doi.org/10.1105/tpc.19.00397)
45. Yu K., Feng M., Yang G. et al. Changes in alternative splicing in response to domestication and polyploidization in wheat // *Plant Physiology*. 2020. V. 184. P. 1955–1968. DOI: [10.1104/pp.20.00773](https://doi.org/10.1104/pp.20.00773)

Цитировать как

Зинатуллина А.Е. Стадия эмбриогенеза *in planta* влияет на реализацию морфогенетического потенциала зародышей пшеницы *in vitro* // *Экобиотех*, 2023, Т. 6 (1). С. 35-44. DOI: [10.31163/2618-964X-2023-6-1-35-44](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2023-6-1-35-44), EDN: KAIXBG

Cited as

Zinatullina A.E. The stage of embryogenesis *in planta* affects the realization of the morphogenetic potential of wheat embryos *in vitro*. *Ekobiotech*. 2023. V. 6 (1). P. 35-44. DOI: [10.31163/2618-964X-2023-6-1-35-44](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2023-6-1-35-44), EDN: KAIXBG (In Eng.)