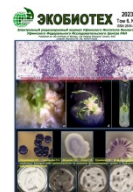




ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

http://ecobiotech-journal.ru



ФОРМИРОВАНИЕ МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИХ ОЧАГОВ КАК ОСНОВА ГЕММОРИЗОГЕНЕЗА *IN VITRO* В ЗАРОДЫШЕВЫХ КАЛЛУСАХ ПШЕНИЦЫ

Зинатуллина А.Е.

Уфимский Институт биологии Уфимского федерального
исследовательского центра РАН, Уфа, Россия

E-mail: aneta@ufaras.ru

Биотехнологические разработки в целях селекции, направленные на создание высокопродуктивных сортов пшеницы, требуют большого количества морфогенных каллусов, в которых индуцируются различные пути морфогенеза *in vitro*. Большой практический интерес вызывает гемморизогенез *in vitro*, связанный с множественной регенерацией полноценных растений. Методически важно выявить как зависимость индукции этого пути морфогенеза *in vitro* в каллусах пшеницы от продолжительности их культивирования, так и клеточные/тканевые механизмы формирования гемморизогенных структур. На примере морфогенных каллусов, полученных из незрелых зародышей пшеницы, выявлено, что процесс развития гемморизогенных структур значительно растянут во времени, а в основе гемморизогенеза *in vitro* лежит формирование морфогенетических очагов.

Ключевые слова: зародыш ♦ морфогенный каллус ♦ гемморизогенез *in vitro* ♦ пшеница ♦ *Triticum aestivum* L.

FORMATION OF MORPHOGENETIC ZONES AS THE BASIS OF *IN VITRO* GEMMORIZOGENESIS IN WHEAT EMBRYONIC CALLI

Zinatullina A.E.

Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Centre of
the Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia

E-mail: aneta@ufaras.ru

Biotechnological elaborations for breeding purposes aimed at creating highly productive wheat varieties require a significant number of morphogenic calli, in which the manifestation of various pathways of morphogenesis *in vitro* are demonstrated. Of great practical interest is the gemmorhizogenesis *in vitro*, associated with multiple regeneration of full-fledged plants. It is methodically important to identify the dependence of the induction of this morphogenesis pathway in wheat calli *in vitro* on the duration of their cultivation as well cell/tissue mechanisms of gemmorhizogenic structures formation. On the example of morphogenic calli obtained from immature wheat embryos the process of gemmorhizogenic structures forming is significantly stretched over time, and the formation of morphogenetic zones lays at the basis of *in vitro* gemmorhizogenesis.

Keywords: embryo ♦ morphogenic callus ♦ gemmorhizogenesis *in vitro* ♦ wheat ♦ *Triticum aestivum* L.

Поступила в редакцию: 13.01.2023

[Цитировать | Cite as](#)

DOI: [10.31163/2618-964X-2023-6-2-81-90](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2023-6-2-81-90)

EDN: XHYUPG



ВВЕДЕНИЕ

Морфогенный каллус определяется как интегрированная система, которая образуется или в результате пролиферации эпидермальных клеток эксплантов, или в глубине этих эксплантов; изначально каллус состоит из однородных клеток, которые постепенно преобразуются в систему групп гетерогенных клеток (по: Батыгина, 2014; Круглова и др., 2018б; Kruglova et al., 2018b).

Исследования различных аспектов каллусообразования и каллусогенеза вызывают большой интерес исследователей. По этим вопросам накоплен значительный эмпирический материал, полученный в результате изучения различных эксплантов. Исследователями созданы методологические разработки, а также выполнены теоретические обобщения. В качестве примера можно привести цикл работ сотрудников лаборатории физиологии растений УИБ УФИЦ РАН по пшенице и ячменю: Круглова, Катасонова, 2009; Круглова, 2011, 2012а, 2019а,б, 2021, 2022а,б,в; Круглова, Сельдимирова, 2011, 2013, 2018, 2020; Круглова, Никонов, 2012; Сельдимирова, Круглова, 2013, 2015; Сельдимирова и др., 2016,

2018, 2019; Seldimirova et al., 2016, 2019; Круглова и др., 2017, 2018а,б, 2019а, 2021а,б; Основы ..., 2017; Kruglova et al., 2018а,б; Зинатуллина, 2019, 2020, 2021).

Известно, что каллус характеризуется высокой морфогенетической лабильностью (Shin, Seo, 2018; Feher, 2019; Ikeuchi et al., 2019). Высказано мнение (Круглова и др., 2018б; Kruglova et al., 2018b; Круглова, 2022б), что это во многом обусловлено наличием в каллусе так называемых морфогенетических очагов – групп клеток, способных к морфогенезу *in vitro* (Круглова, Катасонова, 2009). Благодаря разветвленной сосудистой системе в каллусе создаются самые разные трофические и гормональные ситуации, и клетки таких очагов могут быть индуцированы к прохождению различных морфогенетических путей *in vitro*.

Один из таких путей морфогенеза в каллусных культурах *in vitro* – гемморизогенез, состоящий в образовании и развитии гемморизогенных структур как интегрированных систем почки и корня. Такие гемморизогенные структуры дают начало полноценным растениям-регенерантам (обзоры: Круглова и др., 2018б, 2021б; Kruglova et al., 2018b, 2021; Зинатуллина, 2019). Этот путь морфогенеза вызывает большой интерес биотехнологов и селекционеров, поскольку в дальнейших условиях *in vitro* и *ex vitro* из одного каллуса может быть получено более одного растения-регенеранта, что позволяет тиражировать ценные генотипы (по: Круглова, 2022в). В то же время не до конца ясна связь между формированием морфогенетических очагов и гемморизогенных структур в каллусах. Цель данного исследования – проанализировать зависимость между этими показателями в морфогенных каллусах пшеницы по мере их культивирования *in vitro*.

ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования явился сорт яровой мягкой пшеницы Жница, активно используемый в биотехнологических программах УИБ УФИЦ РАН. Семена любезно предоставлены автором сорта Е.А. Малокостовой (Воронежский НИИ СХ им. В.В. Докучаева РАСХН).

В качестве эксплантов послужили незрелые зародыши.

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). В фенофазу молочной спелости зерна отобрали 30 растений. Из средней трети колоса каждого растения отобрали по 10 незрелых зародышей на стадии раннего органогенеза (12-15 сут опыления, согласно периодизации эмбриогенеза пшеницы, по: Круглова, 2012б, Круглова и др., 2019б; Kruglova et al., 2020а), всего 300 зародышей.

Использовали метод эмбриокультуры *in vitro* яровой мягкой пшеницы в авторской разработке (Круглова, Сельдимирова, 2011; Основы ..., 2017; Круглова, 2022в), при этом учитывали как морфологические показатели незрелых зародышей, так и физиологические условия культивирования, ведущие к формированию *in vitro* именно морфогенных каллусов.

Экспланты инокулировали *in vitro* на полную среду MS (Murashige, Skoog, 1962) с добавлением синтетического ауксина 2,4-Д в концентрации 2.0 мг/л и 0.2 мг/л кинетина (среда I) для инициации формирования каллусов. Сформированные каллусы культивировали на этой же среде I в течение 30 сут при 16/8-часовом фотопериоде. Вели подсчет сформированных гемморизогенных структур, с морфологическим контролем их развития. Далее гемморизогенные структуры переносили на регенерационную среду II, составленную по прописи полной среды (Murashige, Skoog, 1962). На этой среде гемморизогенные

структуры прорастали в растения-регенеранты. В обоих случаях перед автоклавированием рН среды довели до 5.7.

Цитогистологические препараты морфогенных каллусов готовили согласно авторским разработкам с окрашиванием по Фельгену (по: 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

Начало формирования морфогенных каллусов отмечено уже на 1 сут культуры *in vitro* эксплантов на инициальной среде I. В это время морфогенные каллусы (рис. 1а), согласно результатам цитогистологических исследований (рис. 1б), были преимущественно представлены плотно упакованными изодиаметрическими меристематическими клетками с центрально расположенными крупными ядрами. Последнее наблюдение доказывает их морфогенный статус.

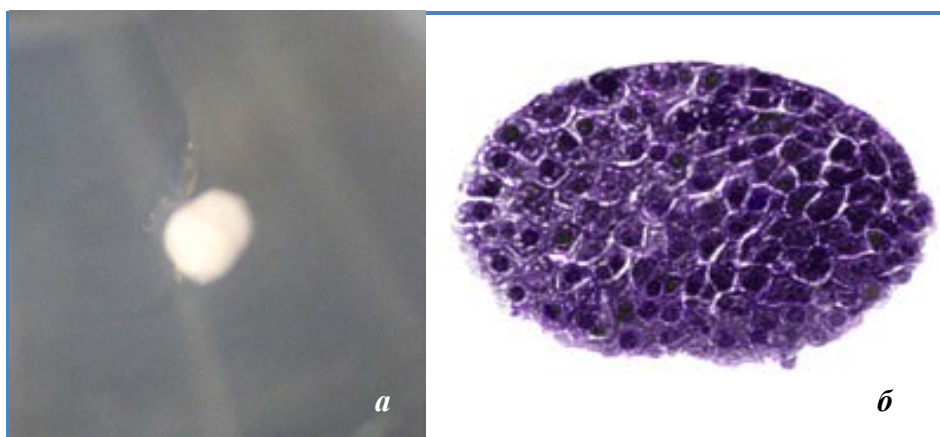


Рис. 1. Морфогенный каллус пшеницы на 1 сут культивирования *in vitro*: а) x20; б) x150, продольный срез.

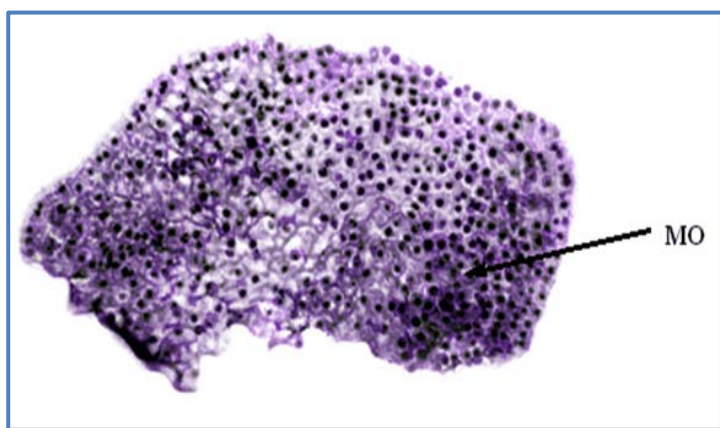


Рис. 2. Начало формирования морфогенетических очагов в каллусе пшеницы. 5 сут культивирования *in vitro* на среде I. x50, продольный срез. Условное обозначение: МО – морфогенетический очаг.

На 5 сут культивирования в каллусах отмечено начало формирования морфогенетических очагов (рис. 2, 3а) как групп клеток меристематического типа.

Морфогенетические очаги, как свидетельствуют результаты ранее проведённых цитогистологических исследований на примере других сортов пшеницы (Круглова, Катасонова, 2009; Сельдиминова, Круглова, 2013; Seldimirova, Kruglova, 2013, Основы ..., 2017), являются обязательным начальным этапом всех выявленных путей морфогенеза *in vitro* в каллусах, полученных из различных эксплантов.

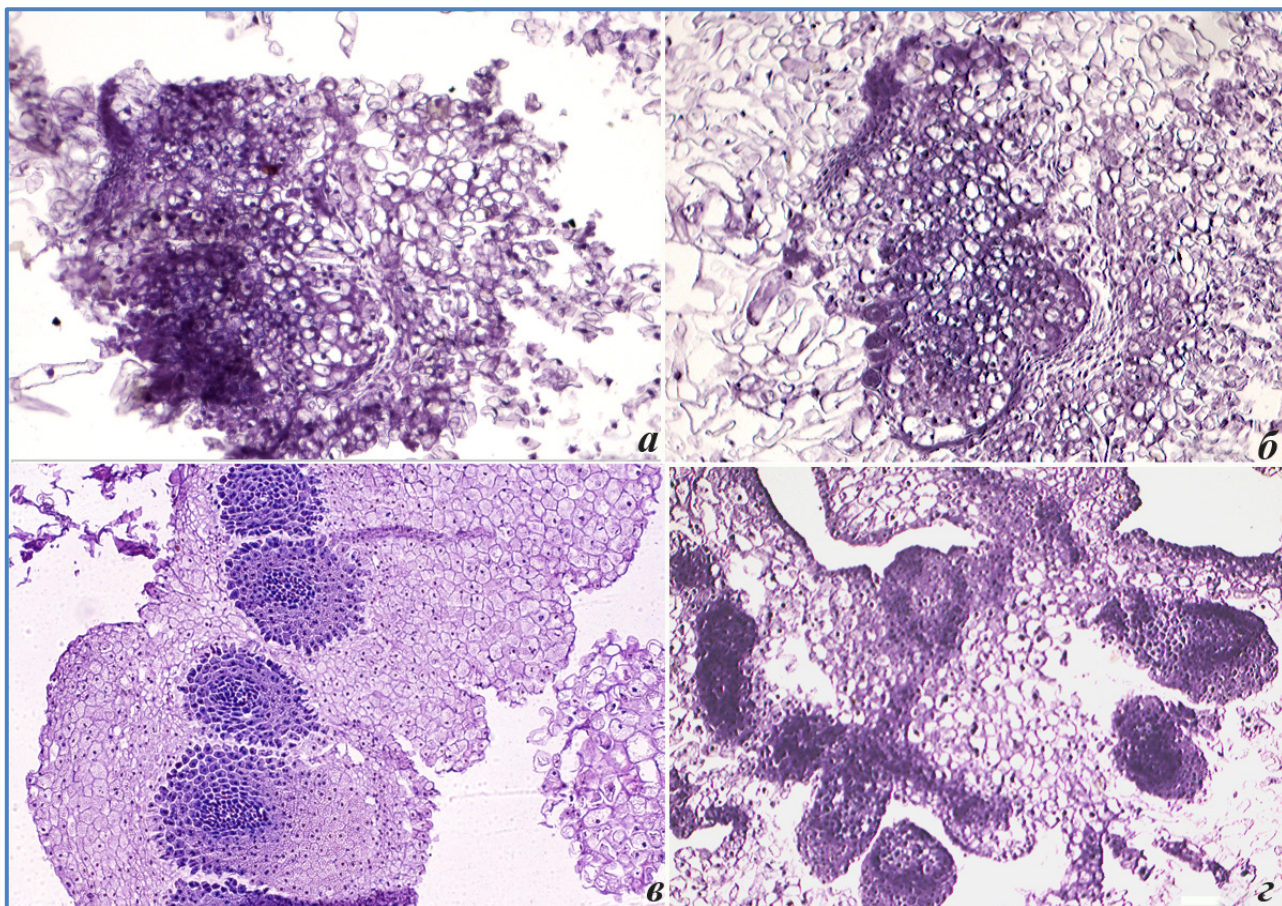


Рис. 3. Формирование морфогенетических очагов в каллусах пшеницы в динамике культивирования *in vitro* на среде I: а) 5 сут, x25, поперечный срез; б) 10 сут, x25, поперечный срез; в) 15 сут, x25, поперечный срез; г) 20 сут, x25, продольный срез.

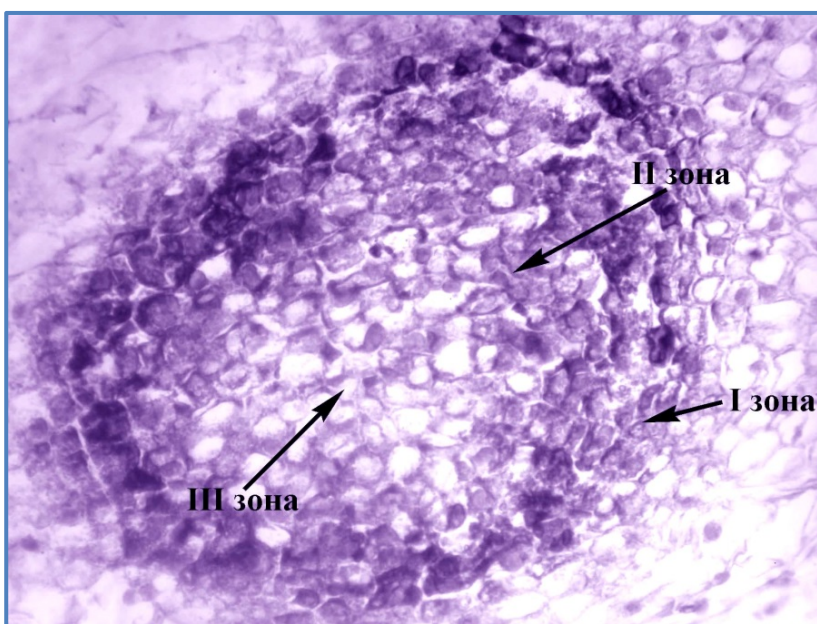


Рис. 4. Сформированный морфогенетический очаг в морфогенном каллусе пшеницы на 10 сут культивирования *in vitro* на среде I. x150, поперечный срез. Пояснения в тексте.

По мере дальнейшего культивирования (рис. 3, б-г) морфогенетический очаг постепенно приобретает сформированную структуру, обособляется от клеток остального каллуса. Клетки каллуса, окружающие очаг, постепенно отмирают.

Сформированные морфогенетические очаги впервые отмечены на 10 сут культивирования каллусов *in vitro*. Такой очаг состоит из трех зон клеток (рис. 4). I зона расположена по периферии очага и представлена крупными клетками с большими вакуолями; ядра клеток также

крупные, находятся рядом с клеточной стенкой. II зона клеток располагается с основным объеме очага, состоит из мелких меристематических клеток, которые хорошо окрашиваются; вакуолей нет. III зона располагается в центре очага и также представлена меристематическими клетками, однако в таких клетках имеются вакуоли. Таким образом, сформированный морфогенетический очаг состоит в основном из недифференцированных клеток меристематической ткани, которые способны к дальнейшему развитию. Очаг обособлен от остальных клеток каллуса.

С увеличением продолжительности культуры *in vitro* количество очагов в морфогенном каллусе сначала возрастает, достигая максимума на 20 сут культивирования (рис. 3г), затем резко снижается.

В морфогенных каллусах с 15 по 25 сут культуры *in vitro* на индукционной среде I отмечено формирование и развитие гемморизогенных структур (рис. 5, 6), берущих начало от сформированных морфогенетических очагов. Важно отметить, что в каллусах помимо сформированных гемморизогенных структур присутствуют и морфогенетические очаги на разных стадиях формирования (рис. 6).

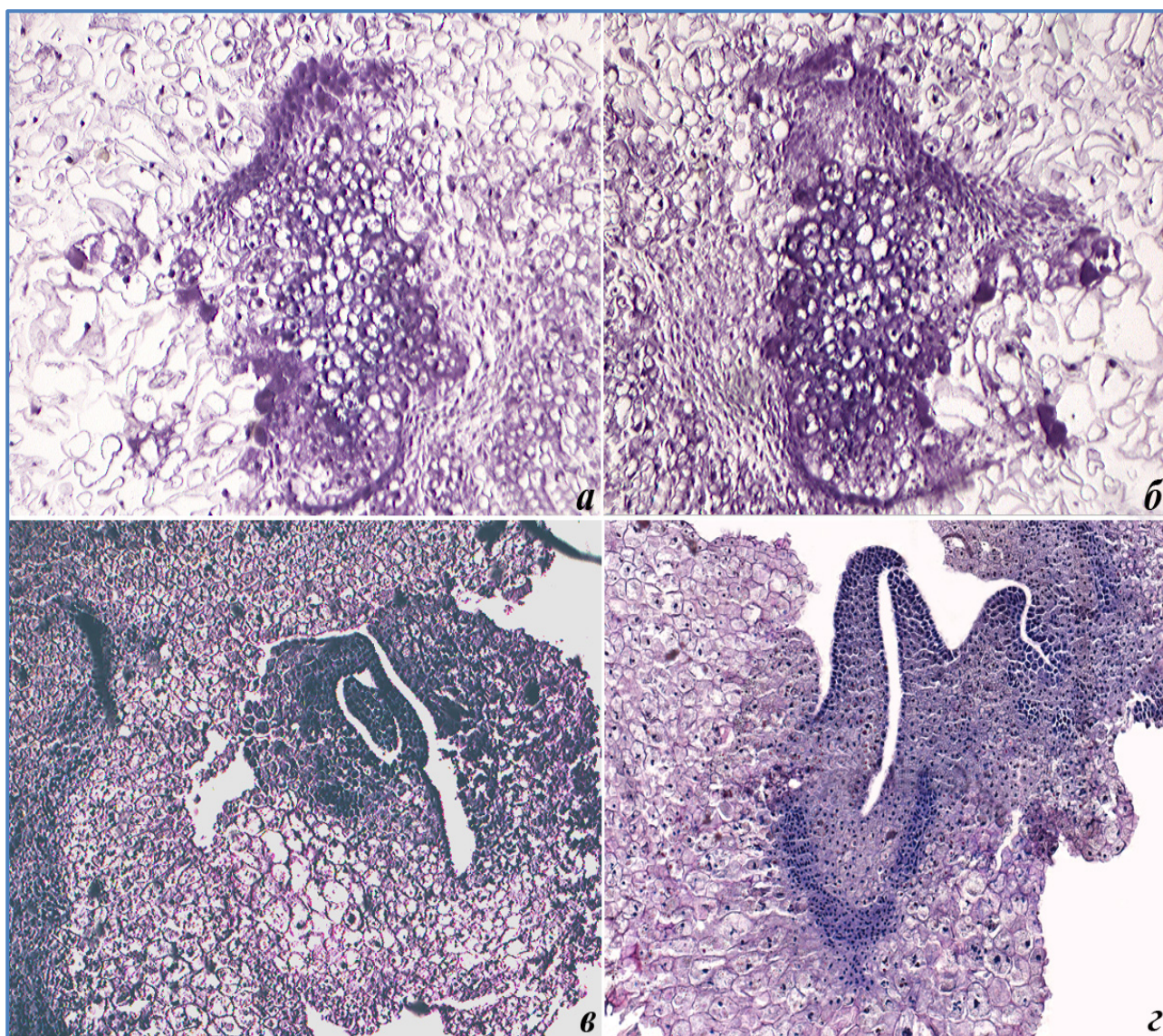


Рис. 5. Формирование и развитие гемморизогенных структур в каллусах пшеницы в динамике культивирования *in vitro* на среде I: а, б) 15 сут, x25, продольные срезы; в, г) 20 сут, x15, продольные срезы.

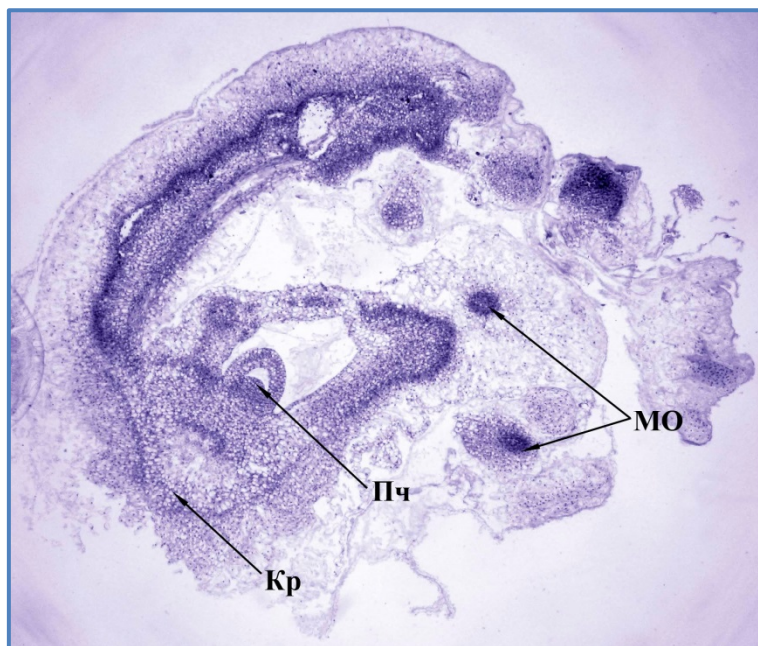


Рис. 6. Сформированная гемморизогенная структура в каллусе пшеницы на 25 сут культивирования *in vitro* на среде I. x15, продольный срез. Условные обозначения: Кр – корень, МО – морфогенетический очаг, Пч – почка.

На 25 сут от начала культивирования *in vitro* на индукционной среде I морфогенные каллусы перемещали на регенерационную среду II. На этой среде отмечалось постепенное формирование растений-регенерантов (рис. 7). Важно подчеркнуть, что один каллус давал начало нескольким растениям, что, согласно гистологическим данным, обусловлено наличием нескольких гемморизогенных структур в таком каллусе, в свою очередь, взявших начало от нескольких морфогенетических очагов.

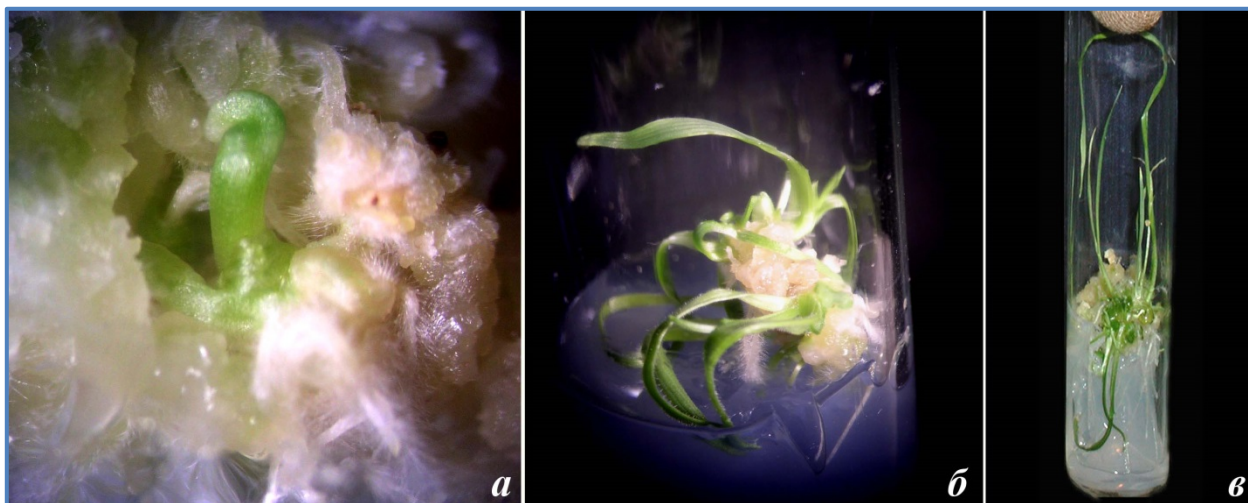


Рис. 7. Регенеранты пшеницы в динамике культивирования *in vitro* на среде II: а) фенофаза проростка, 10 сут, x20; б) фенофаза кушения, 20 сут, x10; в) фенофаза кушения, 25 сут, x0.5.

Анализ полученных данных свидетельствует о следующем. На 5 сут культуры *in vitro* в изученных каллусах пшеницы выявлены группы меристематических клеток (морфогенетические очаги), что обуславливает высокую морфогенетическую лабильность каллусов. Тем самым уже в самых ранних морфогенных каллусах пшеницы имеется возможность реализации *in vitro* морфогенетического потенциала их клеток. Этот вывод соответствует данным экспериментальных исследований, выполненных сотрудниками лаборатории физиологии растений УИБ УФИЦ РАН на примере каллусов пшеницы,

полученных из незрелых пыльников (Круглова и др., 2005; Батыгина и др., 2010; Круглова, Сельдимирова, 2011, 2013; Сельдимирова, Круглова, 2013; Seldimirova, Kruglova, 2013; Круглова, 2019а, 2021).

Высказано предположение (Круглова, 2022б), что количество морфогенных структур, в том числе гемморизогенных структур, в культивируемых *in vitro* каллусах определяется количеством морфогенетических очагов, сформировавшихся на более ранних этапах культивирования. Полученные в данном исследовании результаты подтверждают это предположение.

В целом, как показывает анализ полученных цитогистологических данных, эффективное воздействие гормонов в составе индукционной среды на каллусы определяется присутствием в их составе клеток, по своему цитофизиологическому статусу морфогенетически компетентных к восприятию экзогенного гормона. К таким клеткам следует отнести меристематические клетки морфогенетического очага. Этот вывод основан и на анализе соответствующих литературных данных (обзоры: Kruglova et al., 2018b, 2021; Круглова, Сельдимирова, 2020; Зинатуллина, 2021).

В ходе исследований использована приборная база Центра коллективного пользования «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. Батыгина Т.Б., Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю., Титова Г.Е., Сельдимирова О.А. От микроспоры – к сорту. М.: Наука, 2010. 174 с.
3. Зинатуллина А.Е. Феномен гемморизогенеза как типа органогенеза *in vitro* в биотехнологических исследованиях хлебных злаков // Экобиотех. 2019. Т. 2. № 2. С. 16–127. DOI: [10.31163/2618-964X-2019-2-2-116-127](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2019-2-2-116-127)
4. Зинатуллина А.Е. Цитофизиологические особенности контрастных типов каллусов *in vitro* // Успехи современной биологии. 2020. Т. 140. № 2. С. 183–194. DOI: [10.31857/S0042132420020040](https://doi.org/10.31857/S0042132420020040)
5. Зинатуллина А.Е. Структурные особенности клеток эксплантов *in vivo* и формирование морфогенных каллусов *in vitro* (обзор) // Биомика. 2021. Т. 13. № 1. С. 8–19. DOI: [31301/2221-6197.bmcs.2021-2](https://doi.org/10.31301/2221-6197.bmcs.2021-2)
6. Круглова Н.Н. Каллус как модель для изучения формирования структуры высшего растения // Известия Уфимского научного центра РАН. 2011. № 3. С. 17–22.
7. Круглова Н.Н. Оптимизация биотехнологии получения растений пшеницы в культуре *in vitro* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2012а. № 3. С. 57–61.
8. Круглова Н.Н. Периодизация эмбриогенеза пшеницы как методологический аспект биотехнологических разработок // Известия Уфимского научного центра РАН. 2012б. № 1. С. 56–61.
9. Круглова Н.Н. Инновационная биотехнология андроклиной гаплоидии пшеницы на основе комплекса эмбриологических и цитофизиологических данных // Экобиотех. 2019а. Т. 2. № 3. С. 232–243. DOI: [10.31163/2618-964X-2019-2-3-234-245](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2019-2-3-234-245)

10. Круглова Н.Н. Органогенез злаков на ранних этапах онтогенеза *in vivo* как структурная основа экспериментальных исследований *in vitro* // Экобиотех. 2019б. 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)
11. Круглова Н.Н. Пути морфогенеза *in vitro* клеток андроклинных каллусов растений: возможная роль позиционного расположения целевых клеток и действия эпигенетических факторов // Известия Уфимского научного центра РАН. 2021. № 2. С. 64–73. DOI: [10.31040/2222-8349-2021-0-2-64-73](https://doi.org/10.31040/2222-8349-2021-0-2-64-73)
12. Круглова Н.Н. Каллусообразование и каллусогенез *in vitro* у злаков: роль гормонального баланса (обзор) // Известия Уфимского научного центра РАН. 2022а. № 1. С. 52–59. DOI: [10.31040/2222-8349-2022-0-1-52-59](https://doi.org/10.31040/2222-8349-2022-0-1-52-59)
13. Круглова Н.Н. Продолжительность культивирования *in vitro* зародышевых каллусов пшеницы влияет на проявление их морфогенетического и регенерационного потенциала // Экобиотех. 2022б. Т. 5. № 3. С. 98–108. DOI: [10.31163/2618-964X-2022-5-3-98-108](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2022-5-3-98-108), EDN: [XVYHOQ](https://www.edn.ru/entry/10.31163/2618-964X-2022-5-3-98-108)
14. Круглова Н.Н. Тактика выбора экспланта при биотехнологических исследованиях засухоустойчивости пшеницы методом эмбриокультуры *in vitro* в селекционных целях // Экобиотех. 2022в. Т. 5. № 2. С. 41–58. DOI: [10.31163/2618-964X-2022-5-2-41-58](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2022-5-2-41-58), EDN: [XXEJVQ](https://www.edn.ru/entry/10.31163/2618-964X-2022-5-2-41-58)
15. Круглова Н.Н., Батыгина Т.Б., Горбунова В.Ю., Титова Г.Е., Сельдимирова О.А. Эмбриологические основы андроклинии пшеницы. М.: Наука, 2005. 99 с.
16. 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.
17. Круглова Н.Н., Никонов В.И. Оценка экспланта для биотехнологических разработок в целях адаптационной селекции яровой мягкой пшеницы в засушливых условиях Южного Урала // Известия Уфимского научного центра РАН. 2012. № 3. С. 15–18.
18. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Регенерация пшеницы *in vitro* и *ex vitro*: цитогистологические аспекты. Уфа: Гилем, 2011. 124 с.
19. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Пути морфогенеза *in vitro* клеток андроклинного каллуса пшеницы // Физиология растений и генетика. 2013. Т. 45. № 5. С. 382–389.
20. 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)
21. 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](https://doi.org/10.31301/2221-6197.bmcs.2020-8)
22. 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. 2017. Т. 9. № 4. С. 289–297.
23. 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)
24. 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)
25. Круглова Н.Н., Сельдиминова 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)
 26. Круглова Н.Н., Сельдиминова О.А., Зинатуллина А.Е. Каллусные культуры *in vitro* в экспериментальной оценке засухоустойчивости хлебных злаков (обзор) // Таврический вестник аграрной науки. 2021а. № 1(25). С. 124–139. DOI: [10.33952/2542-0720-2021-1-25-124-139](https://doi.org/10.33952/2542-0720-2021-1-25-124-139)
 27. Круглова Н.Н., Титова Г.Е., Сельдиминова 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. Круглова Н.Н., Титова Г.Е., Сельдиминова О.А., Зинатуллина А.Е. Цитофизиологические особенности экспериментальной системы “зародыш *in vivo* – каллус *in vitro*” хлебных злаков // Онтогенез. 2021б. Т. 52. № 4. С. 237–253. DOI: [10.31857/S0475145021040042](https://doi.org/10.31857/S0475145021040042)
 29. Круглова Н.Н., Титова Г.Е., Сельдиминова 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)
 30. Основы биотехнологии растений / Б.Р. Кулуев, Н.Н. Круглова, А.А. Зарипова, Р.Г. Фархутдинов. Уфа: РИЦ БашГУ, 2017. 244 с.
 31. Световой микроскоп как инструмент в биотехнологии растений / Н.Н. Круглова, О.В. Егорова, О.А. Сельдиминова, Д.Ю. Зайцев, А.Е. Зинатуллина. Уфа: Гилем, 2013. 128 с
 32. Сельдиминова О.А., Круглова Н.Н. Особенности начальных этапов эмбриоидогенеза *in vitro* в каллусах различного происхождения // Известия РАН. Серия биологическая. 2013. Т. 40. № 5. С. 565–573.
 33. Сельдиминова О.А., Круглова Н.Н. Баланс эндогенных и экзогенных гормонов и пути морфогенеза в андроклинных каллусах пшеницы *in vitro* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2015. № 1. С. 35–39.
 34. Сельдиминова 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)
 35. Сельдиминова О.А., Кудоярова Г.Р., Круглова Н.Н., Галин И.Р., Веселов Д.С. Способность к соматическому эмбриогенезу *in vitro* в каллусах пшеницы и ячменя определяется балансом содержания в них ИУК и АБК // Онтогенез. 2019. Т. 50. № 3. С. 181–193. DOI: [10.1134/S0475145019030054](https://doi.org/10.1134/S0475145019030054)
 36. 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.
 37. Челак В.Р. Система размножения пшеницы. Кишинев: Штиинца, 1991. 320 с.

38. Feher A. Callus, Dedifferentiation, Totipotency, Somatic Embryogenesis: What These Terms Mean in the Era of Molecular Plant Biology? // *Frontiers in Plant Science*. 2019. V. 26. DOI: [10.3389/fpls.2019.00536](https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00536)
39. Ikeuchi M., Favero D.S., Sakamoto Y. et al. Molecular Mechanisms of Plant Regeneration // *Annual Reviews in Plant Biology*. 2019. V. 70. P. 377–406. DOI: [10.1146/annurev-arplant-050718-100434](https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050718-100434)
40. 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 Review*. 2018a. V. 8. P. 518–526. DOI: [10.1134/S2079086418060063](https://doi.org/10.1134/S2079086418060063)
41. Kruglova N.N., Seldimirova O.A., Zinatullina A.E. Structural features and hormonal regulation of the zygotic embryogenesis in cereals // *Biology Bulletin Review*. 2020a. V. 10. P. 115–126. DOI: [10.1134/S2079086420020048](https://doi.org/10.1134/S2079086420020048)
42. Kruglova N.N., Titova G.E., Seldimirova O.A. Callusogenesis as an *in vitro* Morphogenesis Pathway in Cereals // *Russian Journal of Developmental Biology*. 2018b. V. 49. P. 245-259. DOI: [10.1134/S106236041805003X](https://doi.org/10.1134/S106236041805003X)
43. 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” // *Russ. J. Dev. Biol.* 2021. V. 52. P. 199–214. DOI: [10.1134/S1062360421040044](https://doi.org/10.1134/S1062360421040044)
44. 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)
45. Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco cultures // *Physiol. Plant*. 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)
46. Seldimirova O.A., Kruglova N.N. Properties of the initial stages of embryoidogenesis *in vitro* in wheat calli of various origin // *Biology Bulletin*. 2013. V. 40. P. 447–454. DOI: [10.1134/S1062359013050154](https://doi.org/10.1134/S1062359013050154)
47. Seldimirova O.A., Kudoyarova G.R., Kruglova N.N., Zaytsev D.Yu., Veselov S.Yu. Changes in distribution of cytokinins and auxins in cell during callus induction and organogenesis *in vitro* in immature embryo culture of wheat // *In Vitro Cell Developmental Biology – Plant*. 2016. V. 52. P. 251–264. DOI: [10.1007/S11627-016-9767-4](https://doi.org/10.1007/S11627-016-9767-4)
48. 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*. 2019. V. 50. P. 124–135. DOI: [10.1134/S1062360419030056](https://doi.org/10.1134/S1062360419030056)
49. 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. V. 43. P. 121–126. DOI: [10.1134/S1062359016020084](https://doi.org/10.1134/S1062359016020084)
50. Shin J., Seo P.J. Varying Auxin Levels Induce Distinct Pluripotent States in Callus Cells // *Frontiers in Plant Science*. 2018. DOI: [10.3389/fpls.2018.01653](https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01653)

Цитировать как

Зинатуллина А.Е. Формирование морфогенетических очагов как основа гемморизогенеза *in vitro* в зародышевых каллусах пшеницы // *Экобиотех*, 2023. Т. 6 № 2. С. 81-90. DOI: [10.31163/2618-964X-2023-6-2-81-90](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2023-6-2-81-90). EDN: XHYUPG

Cited as

Zinatullina A.E. Formation of morphogenetic zones as the basis of *in vitro* gemmorizogenesis in wheat embryonic calli. *Ekobiotech*. 2023. V. 6 (2). P. 81-90. DOI: [10.31163/2618-964X-2023-6-2-81-90](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2023-6-2-81-90). EDN: XHYUPG (In Rus.)