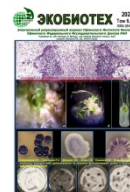




# ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

http://ecobiotech-journal.ru



ОБЗОР

## ОРГАНОГЕНЕЗ *IN VITRO* КАК РЕАЛИЗАЦИЯ СВОЙСТВА ПЛЮРИПОТЕНТНОСТИ СТВОЛОВЫХ КЛЕТОК МОРФОГЕННОГО КАЛЛУСА

Круглова Н.Н.

Уфимский Институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН, Уфа, Россия  
E-mail: [kruglova@anrb.ru](mailto:kruglova@anrb.ru)

В статье приведён краткий обзор литературных и собственных работ, посвященных особенностям органогенеза как пути морфогенеза в каллусах в условиях культуры *in vitro*. Особое внимание обращается на вопросы реализации морфогенетического потенциала клеток каллуса за счет их свойства плюрипотентности. Сравнение органогенеза *in vitro* с аналогичными событиями при органогенезе *in planta* подтверждает правомочность принципа универсальности процессов морфогенеза растений в культуральных и естественных условиях [Батыгина, 2014]. Анализируется используемая терминология. Затрагивается такой дискуссионный вопрос, как свойство стволовости клеток каллуса. Обсуждается перспективность использования органогенеза *in vitro* в качестве модели для изучения сложнейшего биологического феномена органогенеза растений *in planta*.

**Ключевые слова:** морфогенез растений ♦ каллус ♦ плюрипотентность клеток ♦ органогенез *in vitro*

## ORGANOGENESIS *IN VITRO* AS THE REALIZATION OF PLURIPOTENCY PROPERTY OF STEM CELLS OF MORPHOGENIC CALLUS

Kruglova N.N.

Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia  
E-mail: [kruglova@anrb.ru](mailto:kruglova@anrb.ru)

The article provides the brief review of the literature and own works devoted to the peculiarities of organogenesis as the morphogenesis pathway in calli in the conditions of *in vitro* culture. Particular attention is paid to the issues of realization of the morphogenic potency of callus cells due to the pluripotency property. A comparison of organogenesis *in vitro* with similar events in organogenesis *in planta* confirms the validity of the principle of universality of plant morphogenesis processes in cultural and natural conditions [Batygina, 2014]. The used terminology is analyzed. Such controversial issue as the property of stemness of callus cells is touched upon. The prospects of using organogenesis *in vitro* as a model for studying the most complex biological phenomenon of organogenesis *in planta* are discussed.

**Keywords:** plant morphogenesis ♦ callus ♦ cell pluripotency ♦ organogenesis *in vitro*

Поступила в редакцию: 29.06.2023

[Цитировать | Cite as](#)

DOI: [10.31163/2618-964X-2023-6-2-104-112](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2023-6-2-104-112)

EDN: [GQKZPY](https://www.edn.ru/GQKZPY)



## ВВЕДЕНИЕ

Одним из перспективных направлений современных исследований в области биотехнологии растений является использование морфогенных каллусных культур *in vitro* [Основы биотехнологии ..., 2017; Twaij et al., 2020; Егорова, 2021].

Первые работы, посвященные получению каллусов из изолированных сегментов мезофилла листьев и изучению каллусогенеза *in vitro*, появились в конце 19–начале 20 вв. [Sugiyama, 2015]. В то же время общепринятого определения термина «каллус» не предложено до настоящего времени (по [Feher, 2019]). В своих исследованиях мы придерживаемся следующего определения: каллус – это интегрированная система тканей, образующаяся как экзогенно (в результате пролиферации клеток поверхностных тканей), так и эндогенно (в глубине этих тканей); первоначально состоит из гомогенных клеток, которые постепенно преобразуются в систему групп гетерогенных клеток с видоспецифичными морфогенетическими возможностями, реализуемыми различными путями морфогенеза *in vitro* [Батыгина, 2014].

На сегодняшний день способность образовывать каллусы *in vitro* выявлена у представителей многих семейств растений. Многочисленными исследованиями установлено, что в качестве эксплантов для получения каллусов можно использовать различные вегетативные, генеративные и эмбриональные органы. Опубликовано большое количество экспериментальных работ, посвященных изучению как образования каллусов *in vitro*, так и процессов морфогенеза в них, приводящих к образованию регенерантов. Особенно большой успех достигнут в выявлении молекулярных аспектов этих процессов, в частности участия в них ряда специфических генных систем (обзоры [Ikeuchi et al., 2022; Shin et al., 2022; Wan et al., 2023]).

В цикле работ сотрудников лаборатории физиологии растений УИБ УФИЦ РАН на примере селекционно перспективных сортов и линий яровой пшеницы изучены многие аспекты как формирования морфогенных каллусов из различных эксплантов, так и процессов каллусогенеза и морфогенеза *in vitro* на индукционной и регенерационной средах [Seldimirova et al., 2016, 2019; Круглова, 2019а, 2022б]. Дана оценка полученных из каллусов регенерантов в лабораторных и полевых условиях [Зинатуллина, Никонов, 2021; Зинатуллина, 2022]. Сделаны теоретические обобщения [Круглова и др., 2018а,б, 2020, 2021б, 2021а, 2022; Зинатуллина, 2020а,б, 2021; Kругlova et al., 2018а,б, 2020, 2021, 2022,2023].

Накопленный объём экспериментальных и теоретических данных позволяет включиться в дискуссию по такому важному вопросу, как реализация морфогенетического потенциала клеток каллусов *in vitro*.

Цель данной обзорной статьи – проанализировать путь органогенеза как реализацию свойства плюрипотентности каллусных клеток в условиях *in vitro*.

## ОРГАНОГЕНЕЗ КАК ПУТЬ МОРФОГЕНЕЗА В КАЛЛУСАХ *IN VITRO*

Предложено выделять несколько критических стадий в процессах формирования и развития каллусов в условиях *in vitro* [Круглова и др., 2018б; Круглова, 2022а]. Первая стадия – формирование достаточно гомогенного каллуса из исходной клетки/клеток экспланта; вторая стадия – возникновение в толще каллуса (реже на его поверхности) так называемого морфогенетического очага как группы меристематических клеток, способных к дальнейшему морфогенезу; третья стадия – формирование поверхностной меристематической зоны будущего органа из клеток морфогенетического очага; четвертая стадия – развитие органа/организма из меристематической зоны в соответствии с различными путями морфогенеза. Первые три стадии протекают на индукционной среде, тогда как четвертая – как правило, после переноса каллуса на регенерационную среду с иным составом экзогенных гормонов.

В контексте данного обзора особый интерес вызывает четвертая стадия каллусогенеза. Рассмотрим эту стадию подробнее.

В культивируемых каллусах различного происхождения выявлены разные пути морфогенеза *in vitro*: органогенез различных типов (геммогенез, или каулогенез, состоящий в формировании и развитии почки и/или побега; ризогенез, состоящий в формировании и развитии корня; гемморизогенез, состоящий в формировании и развитии гемморизогенной структуры, объединяющей в своем составе почку и корень), непрямого соматического эмбриогенеза, или эмбриоидогенеза (состоящий в формировании и развитии соматического зародыша, или эмбриоида), а также гистогенез (состоящий в формировании и развитии тканей, преимущественно сосудистой) (обзоры [Круглова и др., 2018б, 2020, 2021б;

Круглова, 2021a; Kruglova et al., 2018b, 2020, 2021, 2023; Bidabadi, Jain, 2020; Зинатуллина, 2023; Wan et al., 2023]).

В литературе представлен ряд обзоров, посвященных подробному анализу органогенеза в связи с проблемой регенерации растений. Следует отметить, что авторы используют словосочетание «органогенез *de novo*» если речь идет о регенерации органов в так называемом раневом каллусе (например [Shin et al., 2020; Lee et al., 2022; Ikeuchi et al., 2022]). В случаях изучения органогенеза как пути морфогенеза *in vitro* в нераневом каллусе, ведущем в оптимальных условиях дальнейшего культивирования к формированию регенерантов, употребляется словосочетание «органогенез *in vitro*» (например [Seldimirova et al., 2016; Круглова и др., 2018б, 2021б; Зинатуллина, 2019; Круглова, 2019б, 2021б]).

Авторы недавних обзоров уделили большое внимание молекулярным событиям во время органогенеза в каллусах. Так, Shin et al. [2020, 2022] подчеркнули роль специфических генных систем в этом процессе. Wan et al. [2023] посвятили обзор обобщению достижений в изучении молекулярных механизмов регенерации органов в каллусах, уделив особое внимание роли гена *WOX11*.

Важно подчеркнуть, что начальные стадии органогенеза в каллусах в значительной мере связаны с формированием новых меристем или преобразованием уже существовавших в каллусе меристем (обзоры [Gordon-Kamm et al., 2019; Ikeuchi et al., 2022]). В наших исследованиях также показано, что начальная реализация органогенеза *in vitro* в зародышевых каллусах пшеницы тесно связана с активностью клеток поверхностной (эпидермальной, субэпидермальной) меристематической зоны [Seldimirova et al., 2016]. Мы полагаем, что это важное наблюдение, поскольку свидетельствует об общих событиях во время морфогенеза растений как в условиях *in vitro*, так и в природных условиях *in planta*. Действительно, в растениях в условиях *in planta* многие процессы начального морфогенеза (закладка листовых примордиев и др.) также происходит в меристеме, а именно в периферической зоне апикальной меристемы, функционально отграниченной от центральной зоны меристемы ожидания [Wang et al., 2021].

## СВОЙСТВО ПЛЮРИПОТЕНТНОСТИ КЛЕТОК МОРФОГЕННОГО КАЛЛУСА

Хорошо установлено, что соматические клетки растений характеризуются способностью к размножению в условиях как *in planta*, так и *in vitro*. Одиночная соматическая клетка может дать начало органу/организму различными путями морфогенеза без оплодотворения. Такая способность носит название «морфогенетическая компетентность». Считается, что морфогенетическая компетентность соматических клеток обусловлена их способностью к репрограммированию. Этот процесс стимулируется различными факторами, главным образом действием гормонов и стрессов (подробнее [Su et al., 2021]).

Проблема компетентности клеток каллуса к морфогенезу *in vitro* была поставлена ещё в самых ранних исследованиях этого процесса. Так, в 1902 г. Г. Хабердандт (по [Krikorian, Verquam, 2003]) разработал концепцию тотипотентности клеток растений как способности формировать новый организм. Современные интерпретации этой концепции и используемых при этом терминов представлены, например, в работах [Feher, 2019; Su et al., 2021]. Позднее была предложена концепция плюрипотентности растительных клеток как способности формировать новый орган (подробнее [Bidabadi, Jain, 2020]). В литературе представлены также концепции мульти-, омни-, олиго-, унипотентности клеток растений и животных (подробнее [Istiaq, Ohta, 2021]). В то же время мы полагаем ([Kruglova et al., 2023] и ранее),

что именно свойства тотипотентности и плюрипотентности клеток в изложенной выше трактовке следует рассматривать как базовые при исследовании формирования каллуса, каллусогенеза и путей морфогенеза в каллусах *in vitro*.

Исследователей особенно интересует свойство плюрипотентности, проявляемое перепрограммированными каллусными клетками в адекватных условиях *in vitro*. Этот вопрос особенно важен, поскольку ряд авторов дают определение каллусу как группы плюрипотентных клеток.

Концепция плюрипотентности растительных клеток как способности образовывать новый орган была разработана в публикациях многих авторов, которые проанализировали различные аспекты этого интересного биологического феномена – клеточные, молекулярные и другие (обзоры [Xu, Hu, 2020; Zhai, Xu, 2021]).

На примере многих растений хорошо установлено, что индукция органогенеза *in vitro* (как реализация свойства плюрипотентности клеток морфогенного каллуса. – *Авт.*) в значительной степени определяется оптимальным балансом эндогенных и экзогенных фитогормонов [Сельдимирова, Круглова, 2015; Круглова, 2022а; Ali et al., 2022], при этом ауксин и цитокинин играют приоритетную роль в определении судьбы инициальной клетки по пути формирования органа [Seldimirova et al., 2016; Shin, Seo, 2018; Raspor et al., 2021; Shin et al., 2022]. Сравнение данных по иммуногистохимическому выявлению эндогенных ауксина и цитокинина в клетках морфогенных каллусов пшеницы с результатами гистологического анализа таких каллусов показало, что эти гормоны при органогенезе *in vitro* локализуются преимущественно в клетках активно развивающихся органов, включая побеги [Seldimirova et al., 2016].

Морфогенетически компетентные плюрипотентные каллусные клетки должны быть способны воспринимать воздействие внешнего индукторного сигнала к репрограммированию и дальнейшей дифференциации по пути формирования органа *in vitro*. По-видимому, компетентные каллусные клетки обладают этим свойством главным образом благодаря соответствующему состоянию хроматина, которое связано с некоторыми программами экспрессии генов. Однако эта проблема практически не изучалась на примере каллусных клеток. Вопрос репрограммирования каллусных клеток решается в контексте общей проблемы изменчивости генома в процессе дедифференциации *in vitro* (обзоры [Круглова и др., 2018б, 2021б; Kruglova et al., 2018b, 2021, 2023]). При анализе органогенеза *in vitro*, а также других путей морфогенеза клеток каллусов, также применяется концепция эпигенетической изменчивости растений [Ikeuchi et al., 2022].

В целом, реализация свойства плюрипотентности каллусных клеток в условиях *in vitro* исследуется с разных позиций.

## ПРОЯВЛЕНИЕ ПЛЮРИПОТЕНТНОСТИ КЛЕТОК КАЛЛУСОВ *IN VITRO* КАК СТВОЛОВЫХ КЛЕТОК

Важно рассмотреть свойство плюрипотентности клеток каллусов *in vitro* на основе оригинальной концепции стволовых клеток растений, разработанной Т.Б. Батыгиной (обобщение [2014]). По мнению автора, образование стволовых клеток растений характерно не только для верхушек побегов и корней (ожидающая меристема и центр покоя), как это обычно считается, но и для всех органов (цветок, побег, лист и корень) и на всех стадиях жизненного цикла (спорофит и гаметофит). Пластичность в развитии растений связана прежде всего с разнообразной активностью растительных клеток, обладающих свойствами стволовых клеток, включая их плюрипотентность, т. е. способность образовывать различные

типы органов. Такие стволовые клетки обладают рядом характерных особенностей: (а) самоподдержание (создание пула клеток в основном за счет симметричных делений и системы межклеточных взаимодействий); (б) способность пролиферировать и образовывать клетки-предшественники различных типов органов (“ниш”) за счет асимметричных делений в ответ на определенные сигналы; (в) пульсирующий и многоступенчатый характер формирования органа; (г) способность переключать программу своего развития.

В контексте нашего обзора, посвященного анализу клеток каллуса, основное внимание следует уделить мнению автора о том, что проявление качества «стволовости» растительных клеток связано со свойством их плюрипотентности. Другими словами, тот факт, что клетки каллуса компетентны к дальнейшему органогенезу (и другим путям морфогенеза) в адекватных условиях культивирования *in vitro*, даёт основание рассматривать такие клетки как стволовые. В то же время, нельзя не согласиться с мнением Т.Б. Батыгиной [2014] о том, что термин «стволовая клетка» является по преимуществу функциональным, потому что к настоящему времени не известны универсальные генетические или эпигенетические маркеры для идентификации таких клеток.

В целом, дискуссионная проблема наличия у растений стволовых клеток (помимо камбиальных) вызывает большой интерес исследователей в течение многих лет. Ряд авторов связывают эту проблему с концепцией плюрипотентности растительных клеток (подробнее см обзор [Müller-Xing, Xing, 2022]). Некоторые исследователи при этом обращаются к аналогичным функциям так называемого покоящегося центра апиальной меристемы корня *in planta* [Zhai, Xu, 2021]. Известно, что покоящийся центр, состоящий из пула редко делящихся стволовых клеток (называемых также плюрипотентными. – *Авт.*), совместно с часто делящимися окружающими клетками инициалей формирует нишу стволовых клеток; инициали дают начало тканям корня [Dubrovsky, Vissenberg, 2021]. В экспериментах с использованием чувствительных к ауксину репортеров или прямого измерения эндогенного ауксина выявлена ключевая роль этого гормона в активизации покоящегося центра; немаловажное значение имеют и другие гормоны, особенно цитокинины, контролирующие транспорт ауксина и клеточные деления в покоящемся центре [Yamoune et al., 2021]. Мы полагаем, что и в морфогенном каллусе происходит активация части меристематических клеток (возможно, стволовых) под действием эндогенных ауксинов и цитокининов.

В то же время не каждая клетка каллуса, несмотря на свойства морфогенетической компетентности, плюрипотентности, а также стволовости, приведет к образованию органа в адекватных условиях *in vitro*. Возможно, эпигенетическая природа компетентности инициальной каллусной клетки, «неподходящая» фаза ее клеточного цикла, в которой хроматин не способен воспринимать сигнал, а также низкий уровень специфичности самого сигнала-индуктора приводят к определенной степени непредсказуемости органогенеза *in vitro* как пути морфогенеза в каллусе, в отличие от полностью предсказуемого морфогенеза зиготы в условиях *in planta*.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Каллусообразование, каллусогенез и пути морфогенеза *in vitro* в каллусах на примере различных растений изучаются в течение достаточно длительного времени. В этой области исследований помимо накопления обширного эмпирического материала сделаны важные теоретические обобщения.

Установлено, что морфогенез *in vitro* в каллусах не менее сложен, чем в интактных растениях *in planta*. Более того, благодаря эволюционно обусловленной способности растений к регенерации, в условиях культивирования *in vitro* проявляется значительно более широкий круг морфогенетических потенций клеток, чем в природных условиях *in planta*. В зависимости от соотношения внутренних и внешних факторов, определяющих начальные условия, в ходе культивирования возможна реализация различных морфогенетических сценариев, что порождает трудности исследования морфогенеза растений *in vitro*.

Тем не менее, каллусы, культивируемые в строго контролируемых условиях, расцениваются, при некотором упрощении, как перспективные модельные экспериментальные системы для оценки различных взаимодействующих морфогенетических процессов и механизмов их регуляции в интактных растениях. Основанием для использования каллусных моделей служат как морфогенетическая компетентность клеток каллусов (проявляющиеся главным образом в свойствах плюри- и тотипотентности), так и основные морфогенетические события, происходящие в каллусах *in vitro* (главным образом, репрограммирование развития клеток, их дифференциация/дидифференциация). Кроме того, изучение, например, свойства плюрипотентности клеток каллусов может оказаться перспективным при исследовании такого важнейшего свойства морфогенеза растений *in vitro*, как надежность развития – посредством «включения» не востребуемых *in planta* программ морфогенеза.

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. СПб.: Изд-во ДЕАН, 2014. 764 с.
2. Егорова Н.А. Биотехнология эфиромасличных растений: создание новых форм и микроразмножение *in vitro*. Симферополь: ИД Автограф, 2021. 315 с.
3. 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](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2019-2-2-116-127)
4. Зинатуллина А.Е. Модельная система «зародыш–зародышевый каллус» в экспресс-оценке стрессовых и антистрессовых воздействий (на примере злаков) // Экобиотех. 2020а. Т. 3. № 1. С. 38–50. DOI: [10.31163/2618-964X-2020-3-1-38-50](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2020-3-1-38-50)
5. Зинатуллина А.Е. Цитофизиологические особенности контрастных типов каллусов *in vitro* // Успехи современной биологии. 2020б. Т. 140. № 2. С. 183–194. DOI: [10.31857/S0042132420020040](https://doi.org/10.31857/S0042132420020040)
6. 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: [10.31301/2221-6197.bmcs.2021-2](https://doi.org/10.31301/2221-6197.bmcs.2021-2)
7. Зинатуллина А.Е. К вопросу о комплексной оценке засухоустойчивости пшеницы в полевых и лабораторных условиях // Экобиотех. 2022. 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
8. 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

9. *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](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2021-4-2-81-88)
10. *Круглова Н.Н.* Инновационная биотехнология андроклиной гаплоидии пшеницы на основе комплекса эмбриологических и цитофизиологических данных // Экобиотех. 2019а. Т. 2. № 3. С. 234–245. DOI: [10.31163/2618-964X-2019-2-3-234-245](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2019-2-3-234-245)
11. *Круглова Н.Н.* Органогенез злаков на ранних этапах онтогенеза *in vivo* как структурная основа их 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)
12. *Круглова Н.Н.* Пути морфогенеза *in vitro* клеток андроклиных каллусов растений: возможная роль позиционного расположения целевых клеток и действия эпигенетических факторов // Известия Уфимского научного центра РАН. 2021а. № 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)
13. *Круглова Н.Н.* Регуляция эмбрионального органогенеза злаков в условиях *in vitro* // Экобиотех. 2021б. Т. 4. № 1. С. 11–23. DOI: [10.31163/2618-964X-2021-4-1-11-23](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2021-4-1-11-23)
14. *Круглова Н.Н.* Каллусообразование и каллусогенез *in vitro* у злаков: роль гормонального баланса // 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)
15. *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://doi.org/10.31163/2618-964X-2022-5-3-98-108)
16. *Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е.* Каллус *in vitro* как модельная система для исследования стресс-устойчивости растений к абиотическим факторам (на примере злаков) // Успехи современной биологии. 2018а. Т. 138. № 3. С. 283-293. DOI: [10.7868/S0042132418030067](https://doi.org/10.7868/S0042132418030067)
17. *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)
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.* Каллус *in vitro* как модельная система для изучения органогенеза растений // Известия Уфимского научного центра РАН. 2019б. № 2. С. 44–54. DOI: [10.31040/2222-8349-2019-2-44-54](https://doi.org/10.31040/2222-8349-2019-2-44-54)
20. *Круглова Н.Н., Титова Г.Е., Сельдимирова О.А. и др.* 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)
21. *Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е.* Каллусные культуры *in vitro* в экспериментальной оценке засухоустойчивости хлебных злаков // 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)
22. *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. 2021б. Т. 52. № 4. С. 237–253. DOI: [10.31857/S0475145021040042](https://doi.org/10.31857/S0475145021040042)

23. Круглова Н.Н., Титова Г.Е., Зинатуллина А.Е. Критические стадии эмбриогенеза злаков: теоретическое и прикладное значение // Онтогенез. 2022. Т. 53. № 6. С. 437–453. DOI: [10.31857/S0475145022060040](https://doi.org/10.31857/S0475145022060040)
24. Основы биотехнологии растений / Б.Р. Кулуев, Н.Н. Круглова, А.А. Зарипова, Р.Г. Фархутдинов. Уфа: РИЦ БашГУ, 2017. 244 с.
25. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н. Баланс эндогенных и экзогенных гормонов и пути морфогенеза в андроклинических каллусах пшеницы *in vitro* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2015. № 1. С. 35–39.
26. Ali H.M., Khan T., Khan M.A., Ullah N. The multipotent thidiazuron: A mechanistic overview of its roles in callogenesis and other plant cultures *in vitro* // Biotech. Appl. Biochem. 2022. V. 69. P. 2624–2640. DOI: [10.1002/bab.2311](https://doi.org/10.1002/bab.2311)
27. Bidabadi S.S., Jain S.M. Cellular, Molecular, and Physiological Aspects of In Vitro Plant Regeneration // Plants. 2020. V. 9. DOI: [10.3390/plants9060702](https://doi.org/10.3390/plants9060702)
28. Dubrovsky J.G., Vissenberg K. The quiescent centre and root apical meristem: Organization and function // J. Exp. Bot. 2021. V. 72. P. 6673–6678. DOI: [10.1093/jxb/erab405](https://doi.org/10.1093/jxb/erab405)
29. Feher A. Callus, Dedifferentiation, Totipotency, Somatic Embryogenesis: What These Terms Mean in the Era of Molecular Plant Biology? // Front. Plant Sci. 2019. V. 26. DOI: [10.3389/fpls.2019.00536](https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00536)
30. Gordon-Kamm B., Sardesai N., Arling M. et al. Using Morphogenic Genes to Improve and Regeneration of Transgenic Plants // Plants. 2019. V. 8 DOI: [10.3390/plants8020038](https://doi.org/10.3390/plants8020038)
31. Ikeuchi M., Iwase A., Ito T. et al. Wound-inducible WUSEL-RELATED HOMEBOX 13 is required for callus growth and organ reconnection // Plant Physiol. 2022. V. 188. P. 425–441. DOI: [10.1093/plphys/kiab510](https://doi.org/10.1093/plphys/kiab510)
32. Istiaq A., Ohta K. Ribosome-Induced Cellular Multipotency, an Emerging Avenue in Cell Fate Reversal // Cells. 2021. V. 10. DOI: [10.3390/cells10092276](https://doi.org/10.3390/cells10092276)
33. Krikorian A.D., Berquam D.L. Plant Cell and Tissue Cultures: The Role of Haberlandt // Plant Tissue Culture / Eds Laimer M., Rucker W. Springer: Vienna, Austria, 2003. P. 25–26.
34. Kруглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. *In vitro* Callus as a Model System for the Study of Plant Stress-resistance to Abiotic Factors (on the example of Cereals) // Biology Bulletin Reviews. 2018a. V. 8. P. 518–526. DOI: [10.1134/S2079086418060063](https://doi.org/10.1134/S2079086418060063)
35. Kруглова Н.Н., Титова Г.Е., Сельдимирова О.А. Callusogenesis as an *in vitro* Morphogenesis Pathway in Cereals // Russ. J. Dev. Biol. 2018b. V. 49. P. 245–259. DOI: [10.1134/S106236041805003X](https://doi.org/10.1134/S106236041805003X)
36. Kруглова Н.Н., Титова Г.Е., Сельдимирова О.А. et al. Embryo of Flowering Plants as the Critical Stage of Embryogenesis relative Autonomy (by Example of Cereals) // Russ. J. Dev. Biol. 2020. V. 51. P. 1–15. DOI: [10.1134/S1062360420010026](https://doi.org/10.1134/S1062360420010026)
37. Kруглова Н.Н., Титова Г.Е., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. 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)
38. Kруглова Н.Н., Титова Г.Е., Зинатуллина А.Е. Critical Stages of Cereal Embryogenesis: Theoretical and Practical Significance // Russ. J. Dev. Biol. 2022. V. 53. No 6. P. 405–420. DOI: [10.1134/S1062360422060042](https://doi.org/10.1134/S1062360422060042)
39. Kруглова Н.Н., Зинатуллина А.Е., Yegorova N.A. Histological Approach to the Study of Morphogenesis in Callus Cultures In Vitro: A Review // Int. J. Plant Biol. 2023. V. 14. P. 533–545. DOI: [10.3390/ijpb14020042](https://doi.org/10.3390/ijpb14020042)



40. Lee K., Kim J.H., Park O.S. et al. Ectopic expression of *WOX5* promoters cytokinin signaling and de novo shoot regeneration // *Plant Cell Rep.* 2022. V. 41. P. 2415–2422. DOI: [10.1007/s00299-022-02932-4](https://doi.org/10.1007/s00299-022-02932-4)
41. Müller-Xing R., Xing Q. The plant stem-cell niche and pluripotency: 15 years of an epigenetic perspective // *Front. Plant Sci.* 2022. V. 13. DOI: [10.3389/fpls.2022.1018559](https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1018559)
42. Raspor M., Motyka V., Kaleri et al. Integrating the Roles for Cytokinin and Auxin in De Novo Shoot Organogenesis: From Hormone Uptake to Signaling Outputs // *Int. J. Mol. Sci.* 2021. V. 22. DOI: [10.3390/ijms22168554](https://doi.org/10.3390/ijms22168554)
43. Seldimirova O.A., Kudoyarova G.R., Kruglova N.N. et al. 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 Dev. Biol. Plant.* 2016. V. 52. P. 251–264. DOI: [10.1007/s11627-016-9767-4](https://doi.org/10.1007/s11627-016-9767-4)
44. Seldimirova O.A., Kudoyarova G.R., Kruglova N.N. et al. Somatic Embryogenesis in Wheat and Barley callus *in vitro* Is determined by the level of Indoleacetic and Abscisic Acids // *Russ. J. Dev. Biol.* 2019. V. 50. P. 124–135. DOI: [10.1134/S1062360419030056](https://doi.org/10.1134/S1062360419030056)
45. Shin J., Bae S., Seo P.J. De novo shoot organogenesis during plant regeneration // *J. Exp. Bot.* 2020. V. 71. P. 63–72. DOI: [10.1093/jxb/erz395](https://doi.org/10.1093/jxb/erz395)
46. Shin J., Seo P.J. Varying Auxin Levels Induce Distinct Pluripotent States in Callus Cells // *Front. Plant Sci.* 2018. V. 9. DOI: [10.3389/fpls.2018.01653](https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01653)
47. Shin S.Y., Choi Y., Kim S.-G. et al. Submergence promotes auxin-induced callus formation through ethylene-mediated post-transcriptional control of auxin receptors // *Mol. Plant.* 2022. V. 15. P. 1947–1961. DOI: [10.1016/j.molp.2022.11.001](https://doi.org/10.1016/j.molp.2022.11.001)
48. Su Y.H., Tang L.P., Zhao X.Y., Zhang X.S. Plant cell totipotency: Insights into cellular reprogramming // *J. Integr. Plant Biol.* 2021. V. 63. DOI: [10.1111/jipb.12972](https://doi.org/10.1111/jipb.12972)
49. Sugiyama M. Historical review of research on plant cell dedifferentiation // *J. Plant Res.* 2015. V. 128. P. 349–359. DOI: [10.1007/s10265-015-0706-y](https://doi.org/10.1007/s10265-015-0706-y)
50. Twaij B.M., Jazar Z.H., Hasan M.N. Trends in the Use of Tissue Culture, Applications and Future Aspects // *Int. J. Plant Biol.* 2020. V. 11. DOI: [10.4081/pb.2020.8385](https://doi.org/10.4081/pb.2020.8385)
51. Wan Q., Zhai N., Xie D. et al. *WOX11*: The founder of plant organ regeneration // *Cell Regen.* 2023. V. 12. DOI: [10.1186/s13619-022-00140-9](https://doi.org/10.1186/s13619-022-00140-9)
52. Wang H., Kong F., Zhou C. From genes to networks: The genetic control of leaf development // *J. Integr. Plant Biol.* 2021. V. 63. P. 1181–1196. DOI: [10.1111/jipb.13084](https://doi.org/10.1111/jipb.13084)
53. Yamoune A., Cuyacot A.R., Zdarska M., Hejatko J. Hormonal orchestration of root apical meristem formation and maintenance in *Arabidopsis* // *J. Exp. Bot.* 2021. V. 72. P. 6768–6788. DOI: [10.1093/jxb/erab360](https://doi.org/10.1093/jxb/erab360)
54. Zhai N., Xu L. Pluripotency acquisition in the middle cell layer of callus is required for organ regeneration // *Nature Plants.* 2021. V. 7. P. 1453–1460. DOI: [10.1038/s41477-021-01015-8](https://doi.org/10.1038/s41477-021-01015-8)
55. Xu C., Hu Y. The molecular regulation of cell pluripotency in plants // *aBIOTECH.* 2020. V. 1. P. 169–177. DOI: [10.1007/s42994-020-00028-9](https://doi.org/10.1007/s42994-020-00028-9)

**Цитировать как**

Круглова Н.Н. Органогенез *in vitro* как реализация свойства плюрипотентности стволовых клеток морфогенного каллуса // *Экобиотех*, 2023, Т. 6 № 2. С. 104-112. DOI: [10.31163/2618-964X-2023-6-2-104-112](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2023-6-2-104-112), EDN: GQKZPY

**Cited as**

Kruglova N.N. Organogenesis *in vitro* as the realization of pluripotency property of stem cells of morphogenic callus. *Ekobiotech.* 2023, V. 6 (2). P. 104-112. DOI: [10.31163/2618-964X-2023-6-2-104-112](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2023-6-2-104-112), EDN: GQKZPY (In Rus.)