



# ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

<http://ecobiotech-journal.ru>


## МОРФОГИСТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РИЗОГЕНЕЗА *IN VITRO* В ЗАРОДЫШЕВЫХ КАЛЛУСАХ ПШЕНИЦЫ

Зинатуллина А.Е.

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

В современных биотехнологических исследованиях хозяйственно ценных растений представлены многочисленные разработки, направленные на получение каллусов, в которых индуцируются различные пути и типы морфогенеза *in vitro*. В то же время такой тип морфогенеза, как ризогенез *in vitro*, состоящий в формировании и развитии корней, но без дальнейшей регенерации растений, изучен недостаточно. Тем не менее важно выявить тканевые механизмы формирования и развития в каллусах корней как ризогенных структур. На примере каллусов, полученных из незрелых зародышей пшеницы, выявлено, что в основе ризогенеза *in vitro* лежит формирование морфогенетических очагов. Выявлены анатомические показатели формирующихся корней, во многом совпадающие с аналогичными показателями корней злаков в условиях *in planta*. Предложено использовать морфогенные каллусы *in vitro* в качестве модельных систем для изучения ризогенеза интактных растений.

**Ключевые слова:** морфогенез ♦ зародышевый каллус ♦ ризогенез *in vitro* ♦ пшеница

Поступила в редакцию: 04.03.2024

[Цитировать | Cite as](#)

DOI: [10.31163/2618-964X-2024-7-1-15-26](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2024-7-1-15-26)

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

## ВВЕДЕНИЕ

Модельный подход культуры *in vitro* клеток, тканей и органов, дающий возможность изучать сложные морфогенетические процессы, а также механизмы их регуляции в контролируемых экспериментатором условиях, позволяет приблизиться к пониманию закономерностей и особенностей морфогенеза интактных растений. Методологическим обоснованием использования таких модельных систем служит принцип универсальности путей морфогенеза растений *in planta* и *in vitro* [Батыгина, 2014]. Модельный подход культуры *in vitro* в настоящее время активно разрабатывается с самых различных позиций [обзоры последних лет: Bidabadi, Jain, 2020; Long et al., 2022; Bekalu et al., 2023; Kruglova et al., 2023; Wan et al., 2023; Kulus, Tymoszuk, 2024].

Перспективными модельными системами в этой области исследований являются культивируемые *in vitro* каллусы – интегрированные системы, которые образуются или в результате пролиферации эпидермальных клеток эксплантов, или в глубине этих эксплантов, изначально состоящие из однородных клеток, которые постепенно

## MORPHOHISTOLOGICAL PECULIARITIES OF RHIZOGENESIS *IN VITRO* IN WHEAT EMBRYONIC CALLUSES

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](mailto:aneta@ufaras.ru)

In modern biotechnological studies of economically valuable plants, numerous developments aimed at obtaining calluses are presented, in which various pathways and types of morphogenesis are induced *in vitro*. At the same time, such the type of morphogenesis as rhizogenesis *in vitro*, consisting in the formation and development of roots, but without further regeneration of plants, has not been studied sufficiently. Nevertheless, it is important to identify the tissue mechanisms of formation and development in calluses the roots as rhizogenesis structures. Using the example of calluses obtained from immature wheat embryos, it was revealed that the formation of morphogenetic foci is the basis of rhizogenesis *in vitro*. Anatomical characteristics of the emerging roots have been revealed, which largely coincide with similar characteristics of the cereal roots under *in planta* conditions. It is proposed to use morphogenic calluses *in vitro* as model systems for studying the rhizogenesis of intact plants.

**Keywords:** morphogenesis ♦ embryonic callus ♦ rhizogenesis *in vitro* ♦ wheat

Принято в печать: 18.03.2024



преобразуются в систему групп гетерогенных клеток [по: Батыгина, 2014; Круглова и др., 2018б; Kruglova et al., 2018b].

Различные аспекты культивирования каллусов *in vitro* изучаются с конца XIX в. [по: Kruglova et al., 2023]. К настоящему времени на примере многих видов растений представлено значительное количество экспериментальных данных, касающихся различных аспектов индуцирования и прохождения путей морфогенеза *in vitro* в каллусах. Обобщению экспериментальных данных в этой области исследований посвящен ряд обзоров последних лет [Круглова и др., 2018а, 2019а, 2021а,б; Kruglova et al., 2018а, 2021, 2023; Круглова, Сельдиминова, 2018, 2020; Feher, 2019, 2023; Зинатуллина, 2020, 2021; Круглова, 2021; Ikeuchi et al., 2022; Lee et al., 2022; Rezaei et al., 2023].

Выявлено, что один из путей морфогенеза в каллусных культурах – органогенез *in vitro*, состоящий в формировании органов – почек и корней (тип гемморизогенеза *in vitro*), только почек (тип геммогенеза *in vitro*), только корней (тип ризогенеза *in vitro*) [по: Круглова, 2019б, 2023; Круглова и др., 2019а; Shin et al., 2020; Kruglova et al., 2023].

Тип гемморизогенеза *in vitro*, в оптимальных условиях напрямую дающий начало полноценным регенерантам, изучен достаточно хорошо, например, в отношении зародышевых каллусов пшеницы [Круглова и др., 2018б; Kruglova et al., 2018b; Зинатуллина, 2019, 2023; Круглова, 2022б]. В то же время работы, посвященные исследованию типа ризогенеза *in vitro*, по биотехнологическим протоколам для получения регенерантов предполагающего дополнительную пересадку каллусов на регенерационную среду для индуцирования формирования почек, немногочисленны и посвящены главным образом физиологическим [Gueye et al., 2009; Chen et al., 2014; Yu et al., 2017; Manickavasagam et al., 2019] и молекулярным [Liu et al., 2014; Lee et al., 2018] особенностям этого процесса.

Цель данной работы – провести морфогистологический анализ формирования и развития ризогенных структур (корней) в зародышевых 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 сотрудников лаборатории физиологии растений УИБ УФИЦ РАН. Семена любезно предоставлены автором сорта Е.А. Малокостовой (Воронежский НИИ СХ им. В.В. Докучаева РАСХН).

В качестве эксплантов были использованы незрелые зародыши.

Донорные растения выращивали в полевых условиях научного стационара Уфимского института биологии УФИЦ РАН (Уфимский район) в вегетационный сезон 2023 г. Фенологические наблюдения за развитием растений вели согласно [Круглова, Сельдиминова, 2011]. 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, 2012; Круглова и др., 2019в; Kruglova et al., 2020), всего 300 зародышей.

Использовали метод эмбриокультуры *in vitro* яровой мягкой пшеницы в разработке сотрудников лаборатории физиологии растений Уфимского института биологии УФИЦ РАН [Круглова, Катасонова, 2009; Круглова, Сельдиминова, 2011, 2020; Основы ..., 2017; Круглова и др., 2019б, 2020; Kruglova et al., 2020b; Круглова, 2022,б,в; Зинатуллина, 2023а,б], 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 Мурасиге и Скуга [Murashige, Skoog, 1962] с добавлением синтетического ауксина 2,4-Д в концентрации 2.0 мг/л и 0.2 мг/л цитокинина кинетина (индукционная среда I) для инициации формирования морфогенных каллусов. Сформированные каллусы культивировали на этой же среде I в течение 35 сут при 16/8-часовом фотопериоде. Ввели подсчёт сформированных корней, с морфологическим контролем их развития.

Далее каллусы с корнями переносили на регенерационную среду II, составленную по прописи полной среды Мурасиге и Скуга [Murashige, Skoog, 1962], и культивировали в течение 5 сут.

В обоих случаях перед автоклавированием pH среды доводили до 5.7.

Для гистологического анализа фиксировали каллусы каждые 5 сут от начала культивирования. Гистологические препараты каллусов готовили согласно авторским разработкам (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 морфологически отмечено уже на 1 сут культивирования *in vitro* эксплантов на инициальной среде I. Постепенно каллусы наращивают объём. По морфологическим данным, такие каллусы приобретают узловатую структуру.

На 15 сут культивирования *in vitro* на поверхности узловатых каллусов можно видеть корни (рис. 1а). Согласно данным гистологического анализа, в толще таких каллусов выявляются морфогенетические очаги – группы клеток меристематического типа, отделенные от остального каллуса. Часть морфогенетических очагов преобразована в корни (ризогенные структуры), как это хорошо видно на поперечном срезе (рис. 1б).

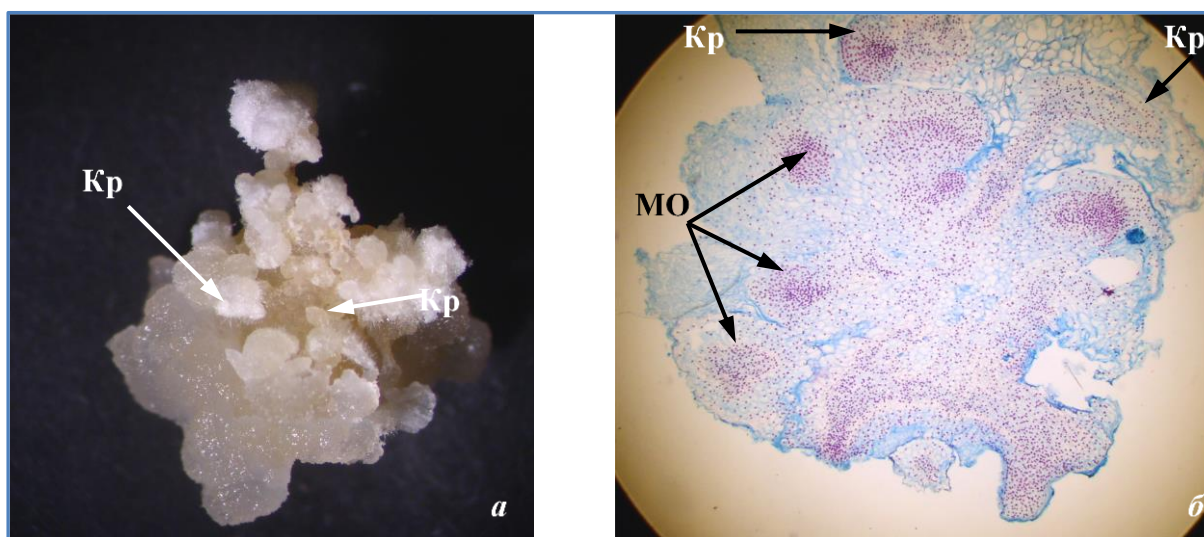


Рис. 1. Формирование корней в морфогенном каллусе пшеницы по морфологическим (а) и гистологическим (б) данным. Среда I, 15 сут культивирования *in vitro*. а) х50; б) х250, поперечный срез. Условные обозначения: МО – морфогенетический очаг, Кр – корень.

Как свидетельствуют гистологические данные, дальнейшее развитие корней к 20 сут культивирования *in vitro* происходит за счет делений, происходящих параллельно его продольной оси. В результате формируются концентрические слои клеток – периблема и плерома. Плерома отчетливо выявляется в виде группы более мелких клеток в центральной части корня (рис. 2а). Внутренние слои периблемы делятся периклинально, что обуславливает рост корня в толщину. В самом наружном слое происходят только антиклинальные деления, за счет которых возникает покровный слой – дерматоген. Корневой чехлик окружен колеоризой (рис. 2а, б). По мере развития корней наблюдается установление связи между ними и массой каллуса посредством формирования элементов сосудистой системы (рис. 2б).

С увеличением продолжительности культивирования на индукционной среде I количество заложившихся корней возрастает. На рис. 3 представлены данные гистологического анализа каллусов на 25 сут культивирования *in vitro*, подтверждающие формирование трёх корней в одном каллусе.

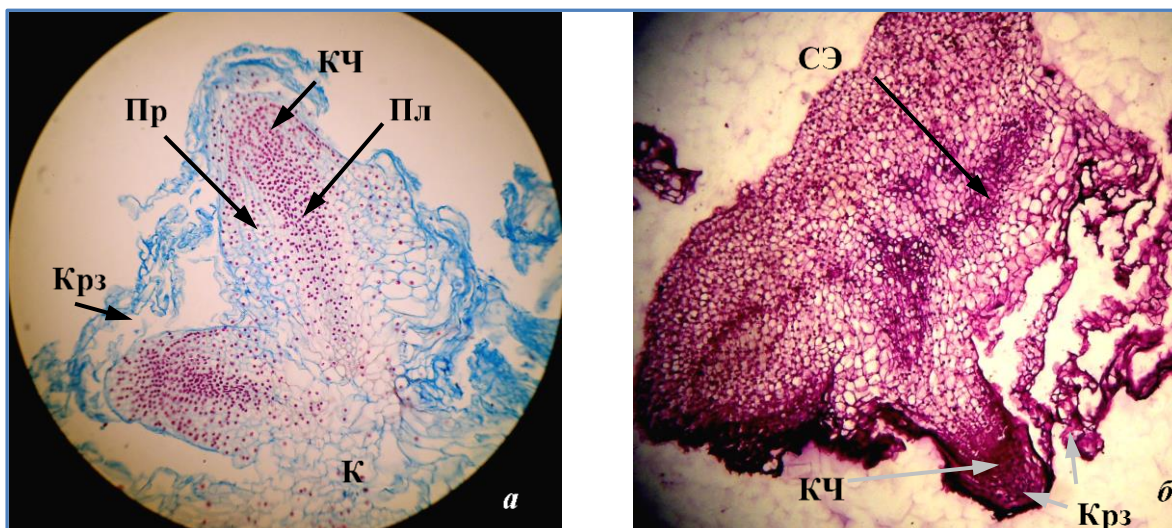


Рис. 2. Развитие корней в морфогенном каллусе пшеницы по гистологическим данным.

Среда I, 20 сут культивирования *in vitro*. Продольные срезы, x150.

Условные обозначения: К – каллус, Крз – колеориза, КЧ – корневой чехлик, Пл – плерома, Пр – периблема, СЭ – элементы сосудистой системы.

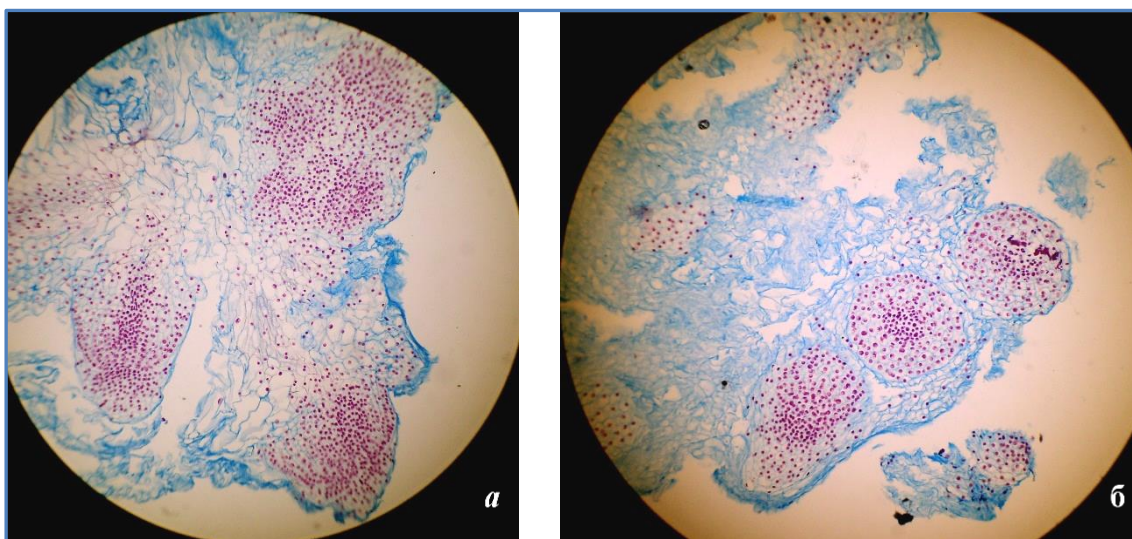


Рис. 3. Увеличение количества корней в морфогенном каллусе пшеницы по гистологическим данным. Среда I, 25 сут культивирования *in vitro*. Продольный (а) и поперечный (б) срезы, x150.

По мере культивирования *in vitro*, к 30 сут от начала экспериментов, каллус, окружающий развивающийся корень, постепенно дегенерирует. Корень вытягивается в длину главным образом за счет растяжения клеток (рис. 4). К 35 сут культивирования *in vitro* корень достигает значительной длины (рис. 5).

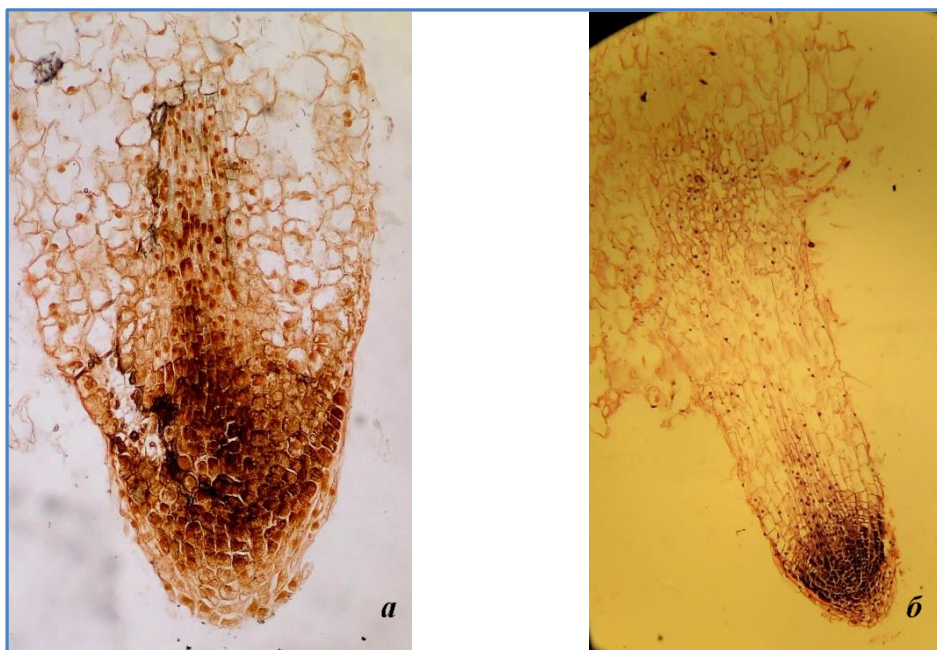


Рис. 4. Рост в длину корней в морфогенном каллусе пшеницы по гистологическим данным. Среда I, 30 сут культивирования *in vitro*. Продольные срезы, (а) x250, (б) x150.



Рис. 5. Корень в дегенерировавшем морфогенном каллусе пшеницы по морфологическим данным. Среда I, 35 сут культивирования *in vitro*. x10.

Через 35 сут культивирования *in vitro* дегенерировавшие каллусы, содержащие корни, переносили на регенерационную среду II. На этой среде корни постепенно, к 40 сут от начала экспериментов, дегенерировали (морфогистологические данные не приведены), и эксперименты прекращали.

Анализ полученных данных свидетельствует о следующем.

Согласно литературным данным, гистологическими исследованиями, выполненными на примере каллусов различного происхождения, выявлено, что одна из базовых характеристик путей и типов морфогенеза *in vitro* в каллусах состоит в формировании в их толще так называемых морфогенетических очагов (в другой терминологии: меристематический центр, новая меристема, промеристема) как обособленных от каллусов групп недифференцированных меристематических клеток, компетентных к дальнейшему морфогенезу *in vitro* [Kruglova et al., 2023].

Нами ранее при изучении в зародышевых морфогенных каллусах пшеницы такого типа органогенеза *in vitro*, как гемморизогенез, было выявлено, что морфогенетические очаги, дающие начало гемморизогенным структурам, в сформированном виде состоят преимущественно из двух зон клеток: периферическая, представленная крупными паренхиматозными клетками с большими вакуолями и крупными ядрами рядом с клеточной стенкой; центральная, занимающая основной объем очага и представленная мелкими меристематическими клетками как без вакуолей, так и вакуолизированных [Зинатуллина, 2023]. Высказано мнение, что морфогенетические очаги следует считать структурной основой высокой морфогенетической лабильности каллусов: благодаря разветвленной сосудистой системе в каллусе создаются самые разные трофические и гормональные ситуации, и клетки таких очагов могут быть индуцированы к прохождению различных путей и типов морфогенеза *in vitro* [Kruglova et al., 2023].

Морфогенетические очаги аналогичного строения выявлены в изученных зародышевых морфогенных каллусах пшеницы на 15 сут культивирования *in vitro* (рис. 1б). Тем самым в каллусах показана гистологическая возможность реализации морфогенетического потенциала их клеток, а именно по пути органогенеза *in vitro* по типу ризогенеза. Интересно, что морфогенетические очаги, формирующие гемморизогенные структуры в зародышевых морфогенных каллусах пшеницы, выявлены уже на 5 сут их культивирования [Зинатуллина, 2023]. Гистологические данные о морфогенетических очагах приводятся и для морфогенных каллусов пшеницы, индуцированных в незрелых пыльниках *in vitro* при исследовании феномена андроклинии [Круглова и др., 2005; Батыгина и др., 2010; Круглова, Сельдиминова, 2013; Круглова, 2019а, 2021]. В целом, полученные результаты ещё раз подтверждают обязательность формирования в толще каллусов морфогенетических очагов как структурной основы развития их клеток по различным путям и типам морфогенеза *in vitro*.

Выявленные анатомические особенности формирующихся в каллусах корней (рис. 2) принципиально совпадают с аналогичными характеристиками корней растений, развивающихся в условиях *in planta* [по: Augstein, Carlsbecker, 2018; Motte et al., 2019].

Важно подчеркнуть, что в изученных морфогенных каллусах гистологически выявлены такие характерные для корней злаков структуры, как периблема, плерома, колеориза [по: Батыгина, 2014]. Это лишнее подтверждает то мнение, что каллусы могут служить адекватными модельными системами для изучения различных вопросов морфогенеза интактных растений, в частности формирования и развития корневых систем.

Согласно многочисленным литературным сведениям, посвященным анализу результатов экспериментальных данных, пути и типы морфогенеза *in vitro* в каллусах различных растений во многом определяются составом и концентрацией экзогенных гормонов, внесенных в культуральную среду. Разработка этой проблемы на примере ауксинов и цитокининов была начата ещё в 1950-е гг. [по: Melnyk, 2023]. К настоящему

времени ведущая роль экзогенных полифункциональных ауксинов и цитокининов в реализации различных морфогенетических программ развития клеток, в том числе каллусных клеток *in vitro*, подтверждена во многих работах, выполненных на примере растений из различных семейств [обзоры последних лет: Bidabadi, Jain, 2020; Raspor et al., 2021; Long et al., 2022; Jain et al., 2024; Pasternak, Steinmacher, 2024]. В ряде работ показано принципиальное значение оптимального баланса между концентрацией экзогенных ауксинов и цитокининов и их эндогенным содержанием в эксплантах (при индуцировании формирования каллусов) и каллусах (в процессах морфогенеза *in vitro*) [Seldimirova et al., 2016; Сельдимирова и др., 2019; Круглова, 2022а]. Полученные нами данные также подтверждают, что ауксины и цитокинины (в условиях выполненных экспериментов это синтетический ауксин 2,4-Д и цитокинин кинетин) относятся к ведущим гормонам органогенеза *in vitro* и в частности – ризогенеза *in vitro*, как это подчеркивается в ряде обобщений [Shin, Seo, 2018; Bustillo-Avendano et al., 2018; Cosic, Raspor, 2022; Smeringai et al., 2023].

Результаты, полученные в условиях выполненных экспериментов и состоящие в отсутствии образования из каллусов регенерантов на регенерационной среде II, соответствуют литературным данным, полученным при разработке биотехнологических протоколов для растений различных семейств [Круглова и др., 2005; Батыгина и др., 2010; Doubled Haploidy .., 2016; Круглова, 2019а, 2022б,в; Егорова, 2021; Melnyk, 2023 и мн. др.]. Подчеркнем, что к формированию регенерантов не приводит даже использование среды, составленной по полной прописи среды Мурасиге и Скуга. В целом, полученные морфогистологические данные лишней раз подтвердили то теоретическое обобщение, что ризогенез является тупиковым путем морфогенеза *in vitro* в каллусах, не приводящим к регенерации растений [Kruglova et al., 2023]. В тоже время гистологическое изучение ризогенеза *in vitro* в каллусах может способствовать выявлению тканевых механизмов формирования корней интактных растений в модельных экспериментальных условиях.

Автор выражает искреннюю благодарность к.б.н. О.А. Сельдимировой, ведущему научному сотруднику лаборатории физиологии растений УИБ УФИЦ РАН, за ценные консультации при анализе гистологических препаратов.

*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. Егорова Н.А. Биотехнология эфиромасличных растений: создание новых форм и микроразмножение *in vitro*. Симферополь: ИД Автограф, 2021. 315 с.
4. 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
5. 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)
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. 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)
  8. Зинатуллина А.Е. Стадия эмбриогенеза *in planta* влияет на реализацию морфогенетического потенциала зародышей пшеницы *in vitro* // Экобиотех. 2023а. 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)
  9. Зинатуллина А.Е. Эмбриокультура *in vitro* как биотехнологический метод: возможности и ограничения // Известия Уфимского научного центра РАН. 2023б. № 3. С. 37–43. DOI: [10.31040/2222-8349-2023-0-3-31-37](https://doi.org/10.31040/2222-8349-2023-0-3-31-37)
  10. Круглова Н.Н. Периодизация эмбриогенеза пшеницы как методологический аспект биотехнологических разработок // Известия Уфимского научного центра РАН. 2012. № 1. С. 56–61.
  11. 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)
  12. 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)
  13. Круглова Н.Н. Пути морфогенеза *in vitro* клеток андроклиных каллусов растений: возможная роль позиционного расположения таргетных 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)
  14. 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)
  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://www.edn.ru/entry/10.31163/2618-964X-2022-5-3-98-108)
  16. 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: [XXEJVO](https://www.edn.ru/entry/10.31163/2618-964X-2022-5-2-41-58)
  17. 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)
  18. Круглова Н.Н., Батыгина Т.Б., Горбунова В.Ю., Титова Г.Е., Сельдимирова О.А. Эмбриологические основы андроклинии пшеницы. М.: Наука, 2005. 99 с.
  19. 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.
  20. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Регенерация пшеницы *in vitro* и *ex vitro*: цитогистологические аспекты. Уфа: Гилем, 2011. 124 с.
  21. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Пути морфогенеза *in vitro* клеток андроклиного



- каллуса пшеницы // Физиология растений и генетика. 2013. Т. 45. № 5. С. 382–389.
22. 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)
  23. 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)
  24. 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)
  25. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. Каллус *in vitro* как модельная система для изучения органогенеза растений // Известия Уфимского научного центра РАН. 2019а. № 2. С. 44–54. DOI: [10.31040/2222-8349-2019-2-44-54](https://doi.org/10.31040/2222-8349-2019-2-44-54)
  26. 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. 2019б. № 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)
  27. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. Структурные особенности и гормональная регуляция зиготического эмбриогенеза злаков // Успехи современной биологии. 2019в. Т. 139. № 4. С. 326–337. DOI: [10.1134/S0042132419040057](https://doi.org/10.1134/S0042132419040057)
  28. Круглова Н.Н., Сельдимирова 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)
  29. 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)
  30. 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)
  31. 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)
  32. Основы биотехнологии растений / Б.Р. Кулуев, Н.Н. Круглова, А.А. Зарипова, Р.Г. Фархутдинов. Уфа: РИЦ БашГУ, 2017. 244 с.
  33. 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.
  34. Сельдимирова 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)
  35. Augstein F., Carlsbecker A. Getting to the Roots: A Developmental Genetic View of Root Anatomy and Function From Arabidopsis to Lycophytes // Front. Plant Sci. 2018. V. 9. Article 1410. DOI: [10.3389/fpls.2018.01410](https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01410)

36. Bekalu Z.E., Panting M., Holme I.B., Brinch-Pedersen H. Opportunities and Challenges of In Vitro Tissue Culture Systems in the Era of Crop Genome Editing // *Int. J. Mol. Sci.* 2023. V. 24 (15). Article 11920. DOI: [10.3390/ijms241511920](https://doi.org/10.3390/ijms241511920)
37. Bidabadi S.S., Jain S.M. Cellular, Molecular, and Physiological Aspects of In Vitro Plant Regeneration // *Plants.* 2020. V. 9 (6). Article 702. DOI: [10.3390/plants9060702](https://doi.org/10.3390/plants9060702)
38. Bustillo-Avendano E., Ibanez S., Sanz O. et al. Regulation of Hormonal Control, Cell Reprogramming, and Patterning during De Novo Root Organogenesis // *Plant Physiol.* 2018. V. 176. P. 1709–1727. DOI: [10.1104/pp.17.00980](https://doi.org/10.1104/pp.17.00980)
39. Chen X., Qu Y., Sheng L. et al. A simple method suitable to study de novo root organogenesis // *Front. Plant Sci.* 2014. V. 5. Article 208. DOI: [10.3389/fpls.2014.00208](https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00208)
40. Cosic T., Raspor M. The Role of Auxin and Cytokinin Signalling Components in *de novo* Shoot Organogenesis // Aftab T. (ed.). *Auxins, Cytokinins, and Gibberellins Signalling in Plants. Signalling and Communication in Plants.* Springer: Cham, 2022. P. 47–75. DOI: [10.1007/978-3-031-05427-3\\_3](https://doi.org/10.1007/978-3-031-05427-3_3)
41. Doubled Haploidy in Model and Recalcitrant Species / Ed. Segui-Simarro J.M. *Front. Plant Sci.* 2016. V. 6. Article 1175. DOI: [10.3389/fpls.2015.01175](https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01175)
42. 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)
43. Feher A. A Common Molecular Signature Indicates the Pre-Meristematic State of Plant Calli // *Int. J. Mol. Sci.* 2023. V. 24. DOI: [10.3390/ijms241713122](https://doi.org/10.3390/ijms241713122)
44. Gueye B., Said-Ahmed H., Morcillo F. et al. Callogenesis and rhizogenesis in date palm leaf segments: are there similarities between the two auxin-induced pathways? // *Plant Cell Tiss. Organ Cult.* 2009. V. 98. P. 47–58. DOI: [10.1007/s11240-009-9537-7](https://doi.org/10.1007/s11240-009-9537-7)
45. Ikeuchi M., Iwase A., Ito T. et al. Wound-inducible *WUSEL-RELATED HOMEODOMAIN 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)
46. Jain S.M., Pasternak T., Steinmacher D.A. Plant Growth Regulation in Cell and Tissue Culture In Vitro // *Plants.* 2024. V. 13. DOI: [10.3390/plants13020327](https://doi.org/10.3390/plants13020327)
47. Kruglova N.N., Seldimirova O.A., Zinatullina A.E. *In Vitro* Callus as a Model System for the Study of Plant stress-Resistance to Abiotic Factors (on the Example of Cereals) // *Biology Bulletin Reviews.* 2018a. V. 8. P. 518–526. DOI: [10.1134/S2079086418060063](https://doi.org/10.1134/S2079086418060063)
48. 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)
49. Kruglova N.N., Titova G.E., Seldimirova O.A. 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)
50. 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)
51. 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) // *Russ. J. Dev. Biol.* 2020b. V. 51. P. 1–15. DOI: [10.1134/S1062360420010026](https://doi.org/10.1134/S1062360420010026)
52. Kruglova N., Zinatullina A., Yegorova N. 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)
53. Kulus D., Tymoszuk A. Advancements in In Vitro Technology: A Comprehensive Exploration of Micropropagated Plants // *Horticulturae.* 2024. V. 10. DOI: [10.3390/horticulturae10010088](https://doi.org/10.3390/horticulturae10010088)

54. Lee K., Park O.S., Seo P.J. ATXR2 as a core regulator of *de novo* root organogenesis // *Plant Signal. Behav.* 2018. V. 13. DOI: [10.1080/15592324.2018.1449543](https://doi.org/10.1080/15592324.2018.1449543)
55. 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)
56. Liu J., Sheng L., Xu Y. et al. *WOX11* and *12* Are Involved in the First-Step Cell Fate Transition during *de Novo* Root Organogenesis in *Arabidopsis* // *Plant Cell.* 2014. V. 26. P. 1081–1093. DOI: [10.1105/tpc.114.122887](https://doi.org/10.1105/tpc.114.122887)
57. Long Y., Yang Y., Pan G., Shen Y. New Insights Into Tissue Culture Plant-Regeneration Mechanisms // *Front. Plant Sci.* 2022. V. 13. DOI: [10.3389/fpls.2022.926752](https://doi.org/10.3389/fpls.2022.926752)
58. Manickavasagam M., Pavan G., Vasudevan V. A comprehensive study of the hormetic influence of biosynthesized AgNPs on regenerating rice calli of indica cv. IR64 // *Sci Rep.* 2019. V. 9. DOI: [10.1038/s41598-019-45214-y](https://doi.org/10.1038/s41598-019-45214-y)
59. Melnyk C.W. Quantitative regeneration: Skoog and Miller revisited // *Quantitative Plant Biology.* 2023. V. 4. P. 1–4. DOI: [10.1017/qpb.2023.9](https://doi.org/10.1017/qpb.2023.9)
60. Motte H., Vanneste S., Beeckman T. Molecular and Environmental Regulation of Root Development // *Ann. Rev. Plant Biol.* 2019. V. 70. P. 465-488. DOI: [10.1146/annurev-arplant-050718-100423](https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050718-100423)
61. 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)
62. Pasternak T.P., Steinmacher D. Plant Growth Regulation in Cell and Tissue Culture *In Vitro* // *Plants.* 2024. V. 13. DOI: [10.3390/plants13020327](https://doi.org/10.3390/plants13020327)
63. Raspor M., Motyka V., Kaleri A.R. 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)
64. Rezaei H., Mirzaie-Asl A., Abdollahi M.R., Tohidfar M. Enhancing petunia tissue culture efficiency with machine learning; A pathway to improved callogenesis // *PLoS One.* 2023. V. 18. DOI: [10.1371/journal.pone.0293754](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0293754)
65. 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)
66. 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)
67. 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)
68. Smeringai J., Schrupfova P.P., Pernisova M. Cytokinins – regulators of *de novo* shoot organogenesis // *Front. Plant Sci.* 2023. V. 14. DOI: [10.3389/fpls.2023.1239133](https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1239133)
69. Yu J., Liu W., Liu J. et al. Auxin control of root organogenesis from callus in tissue culture // *Front. Plant Sci.* 2017. V. 8. DOI: [10.3389/fpls.2017.01385](https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01385)
70. 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)

**Цитировать как**

Зинатуллина А.Е. Морфогистологические особенности ризогенеза *in vitro* в зародышевых каллусах пшеницы // *Экобиотех*, 2024, Т. 7 № 1. С. 15-25. DOI: [10.31163/2618-964X-2024-7-1-15-26](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2024-7-1-15-26) EDN: VCGVXW

**Cited as**

Zinatullina A.E. Morphohistological peculiarities of rhizogenesis *in vitro* in wheat embryonic calluses. *Ekobiotech.* 2024, V. 7 (1). P. 15-25. DOI: [10.31163/2618-964X-2024-7-1-15-26](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2024-7-1-15-26) EDN: VCGVXW (In Rus.)