



ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

<http://ecobiotech-journal.ru>



Обзор

ФЕНОМЕН ИНДУЦИРОВАНИЯ РАЗЛИЧНЫХ ПУТЕЙ МОРФОГЕНЕЗА *IN VITRO* В ОДНОМ КАЛЛУСЕ: ОБЗОР ПРОБЛЕМЫ

Круглова Н.Н.

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

В обзорной статье дан анализ литературных и собственных работ, посвященных изучению феномена двух путей морфогенеза в одном каллусе в условиях культуры *in vitro*, а именно путей органогенеза и соматического эмбриогенеза. Особое внимание обращается на вопросы реализации морфогенетического потенциала клеток каллуса за счет их свойства плюрипотентности (при органогенезе *in vitro*) и тотипотентности (при соматическом эмбриогенезе *in vitro*). Анализируются представленные в литературе концепции, которые можно применить в данной области исследований. Обсуждается перспективность использования этого феномена в биотехнологических разработках, связанных с целевым получением регенерантов хозяйственно ценных растений.

Ключевые слова: морфогенез растений ♦ каллус *in vitro* ♦ плюрипотентность ♦ тотипотентность ♦ стволовые клетки

THE PHENOMENON OF INDUCING VARIOUS PATHWAYS OF MORPHOGENESIS *IN VITRO* IN ONE CALLUS: A REVIEW OF THE PROBLEM

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

The review article analyzes the literature and own data devoted to study of the phenomenon of two pathways of morphogenesis in one callus in *in vitro* culture conditions, namely the pathways of organogenesis and somatic embryogenesis. Particular attention is paid to the issues of realization of the morphogenic potency of callus cells due to the pluripotency property (during organogenesis *in vitro*) and totipotency property (during somatic embryogenesis *in vitro*). The concepts presented in the literature that can be applied in this field of research are analyzed. The prospects of using this phenomenon in biotechnological developments related to the targeted production of regenerants of economically valuable plants are discussed.

Keywords: plant morphogenesis ♦ callus *in vitro* ♦ pluripotency ♦ totipotency ♦ stem cells

Поступила в редакцию: 11.03.2024

[Цитировать | Cite as](#)

Принято в печать: 14.03.2024

DOI: [10.31163/2618-964X-2024-7-1-26-33](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2024-7-1-26-33)

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



ВВЕДЕНИЕ

Использование морфогенных каллусных культур *in vitro* зарекомендовало себя как один из надежных биотехнологических способов получения регенерантов хозяйственно ценных растений из различных семейств. В современной литературе представлено значительное количество экспериментальных работ, посвященных изучению образования каллусов и путей морфогенеза *in vitro* в них, в том числе приводящих к образованию регенерантов [обзоры и монографии (Altman, 2019; Gheorghiuță, 2019; Twaij et al., 2020; Егорова, 2021)]. Отдельно следует выделить исследования цитофизиологических (обзоры [Shin, Seo, 2018; Kruglova et al., 2021, 2023; Shin et al., 2022]) и молекулярно-генетических (обзоры [Gordon-Kamm et al., 2019; Ikeuchi et al., 2022; Wan et al., 2023]) особенностей морфогенеза в каллусных культурах *in vitro*.

Большое внимание вопросам каллусогенеза *in vitro* и морфогенеза в каллусах уделяют сотрудники лаборатории физиологии растений УИБ УФИЦ РАН. Так, на примере перспективных сортов и линий яровой мягкой пшеницы изучены особенности формирования морфогенных каллусов из различных эксплантов, а также процессы каллусогенеза и путей морфогенеза *in vitro* на индукционной и регенерационной средах [Seldimirova et al., 2016,

2019; Основы биотехнологии ..., 2017; Круглова, 2019а, 2022а,б; Круглова и др., 2019а]; дана лабораторная и полевая оценка регенерантов каллусного происхождения [Зинатуллина, Никонов, 2021; Зинатуллина, 2019, 2022]; сделаны теоретические обобщения [Kruglova et al., 2018a.b, 2021, 2023; Круглова и др., 2019б, 2021; Зинатуллина, 2020а,б, 2021, 2023]. Полученные данные и их анализ позволяют включиться в дискуссию об индуцировании различных путей морфогенеза в каллусах *in vitro*.

В каллусах пшеницы, полученных из различных эксплантов, выявлены такие пути морфогенеза *in vitro*, как органогенез и соматический эмбриогенез [Сельдимирова, Круглова, 2015; Seldimirova et al., 2019; Круглова, 2021]. Эти результаты совпадают с результатами аналогичных исследований других растений (обзоры и монографии [Kruglova et al., 2018b; Feher, 2019; Bidabadi, Jain, 2020; Shin et al., 2020; Егорова, 2021; Lee et al., 2022]). Принято считать, что каждый из путей морфогенеза *in vitro* в каллусах индуцируется альтернативно. В то же время у ряда растений экспериментально выявлен интересный феномен одновременного индуцирования в одном каллусе сразу двух путей морфогенеза *in vitro* – и органогенеза, и соматического эмбриогенеза. Те факты, что такой феномен выявлен, а в некоторых случаях гистологически подтвержден, у представителей различных семейств при различных условиях культивирования каллусов *in vitro*, свидетельствуют о достаточной его распространенности. В то же время исследователи, как правило, сообщают об этом феномене как эмпирическом событии, без его анализа.

Цель данной обзорной статьи – проанализировать литературные и собственные данные по экспериментальному индуцированию различных путей морфогенеза *in vitro* в одном каллусе, а также дать оценку возможных механизмов этого феномена.

МОРФОГЕНЕТИЧЕСКАЯ КОМПЕТЕНТНОСТЬ КЛЕТОК И ПУТИ МОРФОГЕНЕЗА *IN VITRO* В КАЛЛУСАХ

Современными исследованиями установлено, что соматическая клетка, в том числе каллусная, в силу свойства морфогенетической компетентности, при определенных условиях (главным образом, под действием стрессов) может дать начало органу/организму различными путями морфогенеза без оплодотворения (в отличие от зиготы).

Высказано мнение, что морфогенетическая компетентность соматических клеток обусловлена их способностью к репрограммированию [Su et al., 2021]. Разработаны различные концепции, объясняющие компетентность репрограммированных соматических клеток к дальнейшему морфогенезу в адекватных условиях: концепция тотипотентности клеток как способности формировать новый организм (подробнее [Батыгина, 2014; Feher, 2019; Su et al., 2021; Kruglova et al., 2023]), концепция плюрипотентности клеток как способности формировать новый орган (подробнее [Батыгина, 2014; Bidabadi, Jain, 2020; Ху, Ну, 2020; Zhai, Ху, 2021; Круглова, 2023; Kruglova et al., 2023]). Свойства плюрипотентности и тотипотентности клеток предложено расценивать на основе более общей концепции стволовых клеток растений [Батыгина, 2014; Круглова, 2023].

В контексте данной статьи интерес вызывают свойства плюрипотентности и тотипотентности, которые проявляются репрограммированными каллусными клетками в адекватных условиях *in vitro*.

В культивируемых каллусах различного происхождения, полученных из различных вегетативных, генеративных, эмбриональных органов растений, выявлены следующие альтернативные пути морфогенеза *in vitro*: органогенез по различным типам (тип геммогенеза, или каулогенеза, состоящий в формировании и развитии почки и/или побега;

тип ризогенеза, состоящий в формировании и развитии корня; тип гемморизогенеза, состоящий в формировании и развитии гемморизогенной структуры, объединяющей в своем составе почку и корень) как проявление свойства плюрипотентности каллусных клеток, а также соматический эмбриогенез, или эмбриоидогенез, состоящий в формировании и развитии соматического зародыша, или эмбриоида, как проявление свойства тотипотентности каллусных клеток (обзор [Kruglova et al., 2023]).

Общепринятым является то мнение, что индуцирование альтернативного пути морфогенеза *in vitro* в каллусах определяется балансом между концентрацией вводимых в культуральную среду экзогенных гормонов и содержанием эндогенных гормонов в каллусах на той или иной стадии их развития, как правило, зависимым от продолжительности культивирования (обзоры [Сельдимирова, Круглова, 2015; Shin, Seo, 2018; Raspor et al., 2021; Круглова, 2022а; Lee et al., 2022; Shin et al., 2022]). В то же время не следует исключать и соответствующее состояние хроматина компетентных к морфогенезу клеток каллусов, а также индуцированную условиями культивирования (эпи)генетическую изменчивость каллусных клеток (по [Ikeuchi et al., 2022; Круглова, 2023]).

Для получения в каллусных культурах *in vitro* регенерантов различных хозяйственно ценных растений разработаны биотехнологические способы экспериментального индуцирования альтернативных путей морфогенеза, в зависимости от поставленной цели. Так, регенерация путем соматического эмбриогенеза *in vitro* с большей вероятностью обеспечивает генетическую стабильность получаемых регенерантов, а биполярная природа зародышей дает возможность избежать отдельного этапа корнеобразования. Для получения же соматических вариантов предпочтительно использовать каллусы, в которых выявлен путь органогенеза *in vitro*, как правило, приводящий к генетическим изменениям регенерантов ([Егорова, 2021; Круглова и др., 2024] и др.).

Важно подчеркнуть, что выявлены и гистологические характеристики путей морфогенеза *in vitro* в каллусах (обзор [Kruglova et al., 2023]), подтверждающие общий характер событий во время морфогенеза растений как в условиях *in vitro*, так и в природных условиях *in planta*. Так, начальные стадии органогенеза в каллусах в значительной мере связаны с формированием новых меристем или преобразованием уже существовавших в каллусе эпидермальной, субэпидермальной меристем [Seldimirova et al., 2016; Gordon-Kamm et al., 2019]. Действительно, в растениях в условиях *in planta* многие процессы начального морфогенеза (закладка листовых примордиев и др.) также происходит в меристемах, а именно в периферической зоне апикальной меристемы, функционально отграниченной от центральной зоны меристемы ожидания [Wang et al., 2021]. Важными, на наш взгляд, являются данные об участии дифференцированных поверхностных клеток некоторых органов в прямой регенерации растений *in vitro*, без формирования каллуса [Morinaka et al., 2022]. Все эти наблюдения лишней раз свидетельствуют в пользу справедливости положения об универсальности морфогенеза при различных системах размножения и репродукции растений [Батыгина, 2014; Gaarslev et al., 2019].

РАЗЛИЧНЫЕ ПУТИ МОРФОГЕНЕЗА *IN VITRO* В ОДНОМ КАЛЛУСЕ

В литературе представлены данные немногочисленных исследований, согласно которым в каллусах при одних и тех же условиях (главным образом, идентичных по гормональному составу питательной среды) выявляются два альтернативных пути морфогенеза *in vitro* – органогенез/соматический эмбриогенез по принципу «или/или». Иначе

говоря, клетки одного и того же каллуса проявляют свойства или плюрипотентности, или тотипотентности в одних и тех же условиях. Так, формирование или побегов, или соматических зародышей на среде одного состава морфологически описано в каллусах *Valeriana edulis* ssp. *procera* [Castillo et al., 2000], *Camellia nitidissima* Chi. [Lu et al., 2013], *Metabriggsia ovalifolia* W. T. Wang [Ouyang et al., 2016], *Clematis* sp. [Mitrofanova et al., 2021].

Однако гораздо более интересными, на наш взгляд, являются случаи одновременного выявления в одних и тех же каллусах при одних и тех же условиях сразу двух альтернативных путей морфогенеза *in vitro* – органогенеза/соматического эмбриогенеза по принципу «и/и». Такого рода сведения приведены для каллусов *Panax ginseng* [Gorpenchenko et al., 2006], *Pogonatherum paniceum* [Wang et al., 2008], *Scaevola sericea* [Liang et al., 2020], *Stipagrostis pennata* (Trin.) De Winter [Asadi-Aghbolaghi et al., 2021], а также выявлены нами в каллусах *Lavandula angustifolia* Mill. [Круглова и др., 2024]. Отметим, что, за редким исключением (например, [Круглова и др., 2024]), исследователи не сопровождают представленные морфологические сведения данными, гистологически подтверждающими образование органов и соматических зародышей, особенно в динамике их развития.

Таким образом, клетки одного и того же каллуса могут проявить свойства и плюрипотентности, и тотипотентности в одних и тех же условиях *in vitro*. Мы полагаем, что положительную роль в выявлении клеточных и тканевых механизмов такого феномена могут сыграть концепция позиционной информации [Wolpert, 2016], предложенная для оценки пространственно-временной организации морфогенеза в системе целостного организма, и тесно связанная с ней концепция таргетных клеток [Osborne, McManus, 2009], своим индивидуальным позиционным расположением через специфические белковые маркеры детерминированных распознавать специфический эндогенный или экзогенный сигнал к формированию органа или организма.

Эти концепции расцениваются исследователями неоднозначно. Одни авторы активно применяют их при анализе различных аспектов развития растений [Lopez-Ruiz et al., 2019; Iida et al., 2019; Subban et al., 2021], другие авторы оценивают их как формальные, редуционно-механистические [Jaeger et al., 2008]. Такие оценки следует отнести к дискуссионным. Однако несомненно, на наш взгляд, положительная роль данных концепций в понимании пространственно-временной организации морфогенеза *in vitro* в каллусах. В частности, применение этой концепции может способствовать решению вопросов, из каких именно клеток/групп клеток, в каком месте и в какой конкретно форме (орган или соматический зародыш) образуется та или иная новая структура в системе целостного каллуса. Иными словами, индуцирование двух путей морфогенеза *in vitro* в данном случае определяется позиционным расположением в каллусе инициальных таргетных клеток/групп таргетных клеток, компетентных к формированию органа (проявление свойства плюрипотентности) или соматического зародыша (проявление свойства тотипотентности).

Большой интерес в контексте нашего обзора вызывает и концепция стволовых клеток растений, в разработке которой принимают участие многие исследователи в течение последних десятилетий (подробнее [Kutschera, Ray, 2022]). Несмотря на различие мнений, в целом стволовыми принято считать недифференцированные клетки многоклеточных организмов, способные делиться, самообновляться и дифференцироваться; у растений такие клетки в условиях *in planta* находятся в специализированных тканях – меристемах (по [Додуева и др., 2016]). Как полагает Т.Б. Батыгина [2014], к стволовым следует отнести и морфогенетически компетентные клетки каллусов, проявляющие свойства плюрипотентности и тотипотентности в адекватных условиях *in vitro*. Иначе говоря, тот

факт, что клетки каллуса компетентны к дальнейшим путям морфогенеза в адекватных условиях культивирования *in vitro*, даёт основание рассматривать такие клетки как стволовые. С этим мнением нельзя не согласиться.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пути морфогенеза *in vitro* в каллусах на примере различных растений изучаются в течение достаточно длительного времени. Для ряда растений получены экспериментальные данные о том, что в одних и тех же каллусах при одних и тех же условиях *in vitro* возможна одновременная реализация сразу двух путей морфогенеза – органогенез (как проявление свойства плюрипотентности клеток) и соматический эмбриогенез (как проявление свойства тотипотентности клеток). Такие данные вызывают значительный теоретический интерес с позиции биологии развития растений в экспериментальных условиях культуры *in vitro*. В то же время эти данные имеют и прикладное значение при биотехнологических разработках получения полноценных регенерантов хозяйственно ценных растений.

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. Додуева И.Е., Творогова В.Е., Азарахи М. и др. Стволовые клетки растений: единство и многообразие // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016. Т. 20. № 4. С. 441–458. DOI: [10.18699/VJ16.172](https://doi.org/10.18699/VJ16.172)
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](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2019-2-2-116-127)
5. 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)
6. 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)
7. 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)
8. 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)
9. 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)
10. 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)
11. Круглова Н.Н. Инновационная биотехнология андроклиной гаплоидии пшеницы на основе комплекса эмбриологических и цитофизиологических данных // Экобиотех. 2019. 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)

12. Круглова Н.Н. Пути морфогенеза *in vitro* клеток андроклинных 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)
13. 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)
14. 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)
15. 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)
16. Круглова Н.Н., Зинатуллина А.Е., Егорова Н.А. Морфогенез *in vitro* в каллусах лаванды узколистной *Lavandula angustifolia* Mill.: гистологические аспекты // Известия РАН. Серия биол. 2024. № 3. В печати.
17. 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)
18. 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: [10.31040/2222-8349-2019-0-2-44-54](https://doi.org/10.31040/2222-8349-2019-0-2-44-54)
19. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. Каллусные культуры *in vitro* в экспериментальной оценке засухоустойчивости хлебных злаков // Таврический вестник аграрной науки. 2021. № 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)
20. Основы биотехнологии растений / Б.Р. Кулуев, Н.Н. Круглова, А.А. Зарипова, Р.Г. Фархутдинов. Уфа: РИЦ БашГУ, 2017. 244 с.
21. Сельдимирова 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.
22. Altman A. Plant tissue culture and biotechnology: perspectives in the history and prospects of the International Association of Plant Biotechnology (IAPB) // In Vitro Cell. Dev. Biol. Plant. 2019. V. 55. P. 590–594. DOI: [10.1007/s11627-019-09982-6](https://doi.org/10.1007/s11627-019-09982-6)
23. Asadi-Aghbolaghi M., Dedicova B., Ranade S.S. et al. Protocol development for somatic embryogenesis, SSR markers and genetic modification of *Stipagrostis pennata* (Trin.) De Winter // Plant Methods. 2021. V. 17. DOI: [10.1186/s13007-021-00768-9](https://doi.org/10.1186/s13007-021-00768-9)
24. 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)
25. Castillo P., Marquez J., Rubluo A. et al. Plant regeneration from callus and suspension cultures of *Valeriana edulis* ssp. *procera* via simultaneous organogenesis and somatic embryogenesis // Plant Sci. 2000. V. 151 (2). P. 115–119. DOI: [10.1016/s0168-9452\(99\)00203-4](https://doi.org/10.1016/s0168-9452(99)00203-4)
26. Feher A. Callus, Dedifferentiation, Totipotency, Somatic Embryogenesis: What These Terms Mean in the Era of Molecular Plant Biology? // Front. Plant Sci. 2019. V. 10. Article 536. DOI: [10.3389/fpls.2019.00536](https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00536)
27. Gaarslev N., Swinnen G., Soyk S. Meristem transitions and plant architecture — learning from domestication for crop breeding // Plant Physiol. 2021. V. 187 (3). P. 1045–1056. DOI: [10.1093/plphys/kiab388](https://doi.org/10.1093/plphys/kiab388)

28. *Gordon-Kamm B., Sardesai N., Arling M. et al.* Using Morphogenic Genes to Improve and Regeneration of Transgenic Plants // *Plants*. 2019. V. 8 (2). Article 38 DOI: [10.3390/plants8020038](https://doi.org/10.3390/plants8020038)
29. *Gorpenchenko T.Y., Kiselev K.V., Bulgakov V.P. et al.* The *Agrobacterium rhizogenes rolC*-gene-induced somatic embryogenesis and shoot organogenesis in *Panax ginseng* transformed calluses // *Planta*. 2006, V. 223. P. 457–467. DOI: [10.1007/s00425-005-0102-2](https://doi.org/10.1007/s00425-005-0102-2)
30. *Ghiorghiță G.A.* Journey Into of the Universe of *In Vitro* Cultures of Plants. Callogenesis // *Environ. Natur. Resour. Res.* 2019. V. 9 (4). P. 45–60. DOI: [10.5539/enrr.v9n4p45](https://doi.org/10.5539/enrr.v9n4p45)
31. *Iida H., Yoshida A., Takada S.* ATML1 activity is restricted to the outermost cells of the embryo through post-transcriptional repressions // *Development*. 2019. V. 146 (4). dev169300. DOI: [10.1242/dev.169300](https://doi.org/10.1242/dev.169300)
32. *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 (1). P. 425–441. DOI: [10.1093/plphys/kiab510](https://doi.org/10.1093/plphys/kiab510)
33. *Jaeger J., Irons D., Monk N.* Regulative feedback in pattern formation: towards a general relativistic theory of positional information // *Development*. 2008, V. 135 (19). P. 3175–3183. DOI: [10.1242/dev.018697](https://doi.org/10.1242/dev.018697)
34. *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)
35. *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)
36. *Kruglova N.N., Titova G.E., Seldimirova O.A., Zinatullina A.E.* Cytophysiological features of the Cereal-based Experimental System “Embryo In Vivo–Callus In Vitro” // *Russ. J. Dev. Biol.* 2021. V. 52. P. 199–214. DOI: [10.1134/S1062360421040044](https://doi.org/10.1134/S1062360421040044)
37. *Kruglova N.N., Zinatullina A.E., Yegorova N.A.* Histological Approach to the Study of Morphogenesis in Callus Cultures In Vitro: A Review // *Int. J. Plant Biol.* 2023. V. 14 (2). P. 533–545. DOI: [10.3390/ijpb14020042](https://doi.org/10.3390/ijpb14020042)
38. *Kutschera U., Ray P.M.* Forever young: stem cell and plant regeneration one century after Haberlandt 1921 // *Protoplasma*. 2022. V. 259. P. 3–18. DOI: [10.1007/s00709-021-01683-5](https://doi.org/10.1007/s00709-021-01683-5)
39. *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)
40. *Liang H., Xiong Y., Guo B. et al.* Shoot organogenesis and somatic embryogenesis from leaf and root explants of *Scaevola sericea* // *Sci. Rep.* 2020. V. 10. Article 11343. DOI: [10.1038/s41598-020-68084-1](https://doi.org/10.1038/s41598-020-68084-1)
41. *Lopez-Ruiz B.A., Juarez-Gonzalez V.T., Sandoval-Zapotitla E., Dinkova T.D.* Development-Related miRNA Expression and Target Regulation during Staggered In Vitro Plant Regeneration of Tuxpeno VS-535 Maize Cultivar // *Int. J. Mol. Sci.* 2019. V. 20 (9). Article 2079 DOI: [10.3390/ijms20092079](https://doi.org/10.3390/ijms20092079)
42. *Lu J., Chen R., Zhang M. et al.* Plant regeneration via somatic embryogenesis and shoot organogenesis from immature cotyledons of *Camellia nitidissima* Chi. // *J. Plant Physiol.* 2013. V. 170 (13). P. 1202–1211. DOI: [10.1016/j.jplph.2013.03.019](https://doi.org/10.1016/j.jplph.2013.03.019)
43. *Mitrofanova I., Ivanova N., Kuzmina T. et al.* In vitro Regeneration of Clematis Plants in the Nikita Botanical Garden via Somatic Embryogenesis and Organogenesis // *Front. Plant Sci.* 2021. V. 12. Article 541171. DOI: [10.3389/fpls.2021.541171](https://doi.org/10.3389/fpls.2021.541171)
44. *Morinaka H., Coleman D., Sugimoto K., Iwase A.* Molecular Mechanisms of Plant Regeneration from Differentiated Cells: Approaches from Historical Tissue Culture Systems // *Plant Cell Physiol.* 2023. V. 64 (3). P. 297–304. DOI: [10.1093/pcp/pcac172](https://doi.org/10.1093/pcp/pcac172)

45. Osborne D., McManus M. Hormones, Signals and Target Cells in Plant Development. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2009. 268 p.
46. Ouyang Y., Chen Y., Lü J. et al. Somatic embryogenesis and enhanced shoot organogenesis in *Metabriggsia ovalifolia* W. T. Wang. // Sci. Rep. 2016. V. 6. Article 24662. DOI: [10.1038/srep24662](https://doi.org/10.1038/srep24662)
47. 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 (16). Article 8554. DOI: [10.3390/ijms22168554](https://doi.org/10.3390/ijms22168554)
48. 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)
49. 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)
50. Shin J., Bae S., Seo P.J. De novo shoot organogenesis during plant regeneration // J. Exp. Bot. 2020. V. 71 (1). P. 63–72. DOI: [10.1093/jxb/erz395](https://doi.org/10.1093/jxb/erz395)
51. Shin J., Seo P.J. Varying Auxin Levels Induce Distinct Pluripotent States in Callus Cells // Front. Plant Sci. 2018. V. 9. Article 1653. DOI: [10.3389/fpls.2018.01653](https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01653)
52. 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 (12). P. 1947–1961. DOI: [10.1016/j.molp.2022.11.001](https://doi.org/10.1016/j.molp.2022.11.001)
53. 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 (1). P. 228–243. DOI: [10.1111/jipb.12972](https://doi.org/10.1111/jipb.12972)
54. Subban P., Kutsher Y., Evenor D. et al. Shoot Regeneration Is Not a Single Cell Event // Plants. 2021, V. 10 (1). Article 58. DOI: [10.3390/plants10010058](https://doi.org/10.3390/plants10010058)
55. 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 (1), Article 8385. DOI: [10.4081/pb.2020.8385](https://doi.org/10.4081/pb.2020.8385)
56. Wan Q., Zhai N., Xie D. et al. *WOX11*: The founder of plant organ regeneration // Cell Regen. 2023. V. 12 (1). DOI: [10.1186/s13619-022-00140-9](https://doi.org/10.1186/s13619-022-00140-9)
57. Wang H., Kong F., Zhou C. From genes to networks: The genetic control of leaf development // J. Integr. Plant Biol. 2021. V. 63 (7). P. 1181–1196. DOI: [10.1111/jipb.13084](https://doi.org/10.1111/jipb.13084)
58. Wang W., Zhao X., Zhuang G. et al. Simple hormonal regulation of somatic embryogenesis and/or shoot organogenesis in caryopsis cultures of *Pogonatherum paniceum* (Poaceae) // Plant Cell Tissue Organ Cult. 2008. V. 95. P. 57–67. DOI: [10.1007/s11240-008-9414-9](https://doi.org/10.1007/s11240-008-9414-9)
59. Wolpert L. Positional information and Pattern Formation // Curr. Top. Dev. Biol. 2016. V. 117. P. 597–608. DOI: [10.1016/bs.ctdb.2015.11.008](https://doi.org/10.1016/bs.ctdb.2015.11.008)
60. 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)
61. 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. Феномен индуцирования различных путей морфогенеза *in vitro* в одном каллусе: обзор проблемы // Экобиотех, 2024, Т. 7 № 1. С. 26-33. DOI: [10.31163/2618-964X-2024-7-1-26-33](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2024-7-1-26-33) EDN: YTTBCU

Cited as

Kruglova N.N. The phenomenon of inducing various pathways of morphogenesis *in vitro* in one callus: a review of the problem. *Ekobiotech.* 2024, V. 7 (1). P. 26-33. DOI: [10.31163/2618-964X-2024-7-1-26-33](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2024-7-1-26-33) EDN: YTTBCU (In Rus.)