



ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

<http://ecobiotech-journal.ru>


ГЕММОГЕНЕЗ *IN VITRO* В ЗАРОДЫШЕВЫХ КАЛЛУСАХ ПШЕНИЦЫ: МОРФОГИСТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

Зинатуллина А.Е.

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

Перспективное направление биотехнологических исследований экономически важных растений состоит в использовании каллусных культур, в которых индуцируется такой путь морфогенеза *in vitro*, как органогенез. Один из типов органогенеза – геммогенез *in vitro*, представляющий собой развитие сформированных почек, дающих начало побегам. Несмотря на то, что это тупиковый путь морфогенеза, не приводящий к дальнейшей регенерации растений без переноса побегов на питательную среду иного состава, необходимо изучить гистологические особенности формирования и развития почек как морфогенных структур. В каллусах, индуцированных в культивируемых незрелых зародышах пшеницы, гистологическими методами установлено, что процесс геммогенеза *in vitro* берет начало от морфогенетических очагов; изучены морфогистологические характеристики формирующихся почек, совпадающие с анатомическими показателями почек в естественных условиях.

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

Поступила в редакцию: 21.06.2024

[Цитировать | Cite as](#)

DOI: [10.31163/2618-964X-2024-7-2-92-101](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2024-7-2-92-101)

EDN: [00YORX](https://www.edn.ru/00YORX)

ВВЕДЕНИЕ

Морфогенный каллус представляет собой систему гетерогенных клеток, которая образуется в итоге пролиферации эпидермальных клеток эксплантов и в условиях культуры *in vitro* развивается по различным путям морфогенеза (Батыгина, 2014; Kruglova et al., 2018b, 2021).

Пути морфогенеза *in vitro* могут привести к регенерации полноценных растений. Такую систему регенерации называют “непрямая регенерация растений” (Основы биотехнологии растений, 2017; Neves et al., 2021), “регенерация растений *in vitro*” (Morinaka et al., 2023; Wan et al., 2023), “регенерация растений *de novo*” (Lee et al., 2021, 2022), расценивая ее как одно из проявлений биологического феномена пластичности морфогенеза растений, во многом обусловленного их прикрепленным образом жизни (Bidabadi, Jain, 2020).

В ряде обзоров последних лет обобщены данные по особенностям процессов морфогенеза в каллусных культурах различных растений (Kruglova et al., 2018a,b; 2021, 2023;

GEMMOGENESIS *IN VITRO* IN WHEAT EMBRYONIC CALLUSES: MORPHOHISTOLOGICAL PECULIARITIES

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

The promising area of biotechnological research of economically valuable plants is the use of callus cultures, in which such a pathway of morphogenesis *in vitro* as organogenesis is induced. One of the types of organogenesis is gemmogenesis *in vitro*, which consists in the development of formed buds that give rise to shoots. Despite the fact that this is a dead-end pathway of morphogenesis, which does not lead to further regeneration of plants without transferring the shoots to a nutrient medium of a different composition, it is nevertheless important to investigate the histological peculiarities of formation and development in calluses the buds as morphogenic structures. In calluses obtained from immature wheat embryos, histological methods have established that the process of gemmogenesis *in vitro* originates from the morphogenetic focus; morphohistological characteristics of the developing buds were revealed, which coincide with the anatomical parameters of the buds in natural conditions.

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

Принято в печать: 04.07.2024



Зинатуллина, 2020, 2021; Круглова, 2021, 2024; Ikeuchi et al., 2022; Feher, 2023; Rezaei et al., 2023; Pasternak, Steinmacher, 2024). Установлено, в частности, что один из путей морфогенеза в данном случае – это “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*)” (Круглова, 2023, с. 105).

Перспективное направление изучения органогенеза *in vitro* в каллусах состоит в использовании морфогистологического подхода. Так, на примере зародышевых каллусов пшеницы нами с морфогистологических позиций изучены такие типы органогенеза, как гемморизогенез *in vitro*, дающий начало растениям-регенерантам напрямую (Зинатуллина, 2019), а также ризогенез *in vitro*, который для получения регенерантов предполагает дальнейший перенос органогенных каллусов на питательную среду для формирования других органов – почек (Зинатуллина, 2024).

Целью настоящей статьи явилась морфогистологическая оценка геммогенеза как пути формирования и развития почек в зародышевых каллусах пшеницы в условиях *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. Малокоостовой (Воронежский НИИ СХ им. В.В. Докучаева РАСХН).

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 по: Круглова, Сельдимирова, 2011. В качестве эксплантов использовали незрелые зародыши на 12-15 сут после искусственного опыления, что соответствует фазе молочной спелости, стадии раннего органогенеза (Круглова, 2012).

Использовали метод эмбриокультуры *in vitro* яровой мягкой пшеницы (Круглова и др., 2019б; Зинатуллина, 2023а,в). Анализировали морфологические характеристики зародышей, а также условия культивирования, приводящие к формированию органогенных каллусов и почек в них.

Экспланты размещали на индукционную питательную среду I, составленную по прописи Мурасиге и Скуга (Murashige, Skoog, 1962). Для формирования органогенных каллусов в среду вносили следующие гормоны: ауксин 2,4-Д ((2.0 мг/л) и кинетин (0.2 мг/л). Сформированные каллусы далее культивировали на этой же среде I при 16/8-часовом фотопериоде до формирования почек (как правило, 35-40 сут). Проводили морфологический контроль развития почек.

Органогенные каллусы вместе с почками переносили на питательную среду II, составленную по прописи Мурасиге и Скуга (Murashige, Skoog, 1962), и культивировали в течение 5-7 сут.

Для гистологических наблюдений проводили фиксацию каллусов каждые 5 сут от начала эксперимента. Постоянные препараты каллусов готовили согласно (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 органогенных

каллусов вели применения стереомикроскоп Technival 2 (Carl Zeiss, Jena, Germany) и цифровую камеру Olympus Camedia C-4000 (Olympus Optical Co., LTD, Japan).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При культивировании органогенных каллусов на среде I был выявлен такой путь морфогенеза *in vitro*, как геммогенез, заключающийся в формировании и развитии почки (лат. *gemma*).

Согласно гистологическим данным, будущая почка берет начало от ранее заложившегося в каллусе морфогенетического очага – группы меристематических клеток, отделенных от остального каллуса. Такой очаг закладывается уже на 5 сут культивирования.

На 10 сут культивирования *in vitro* такой морфогенетический очаг значительно разрастается. По мере разрастания очага клетки каллуса, окружающие очаг, постепенно увеличиваются в размерах, располагаются рыхло, приобретают разнообразную форму, в значительной степени вакуолизируются и далее начинают дегенерировать (рис. 1).

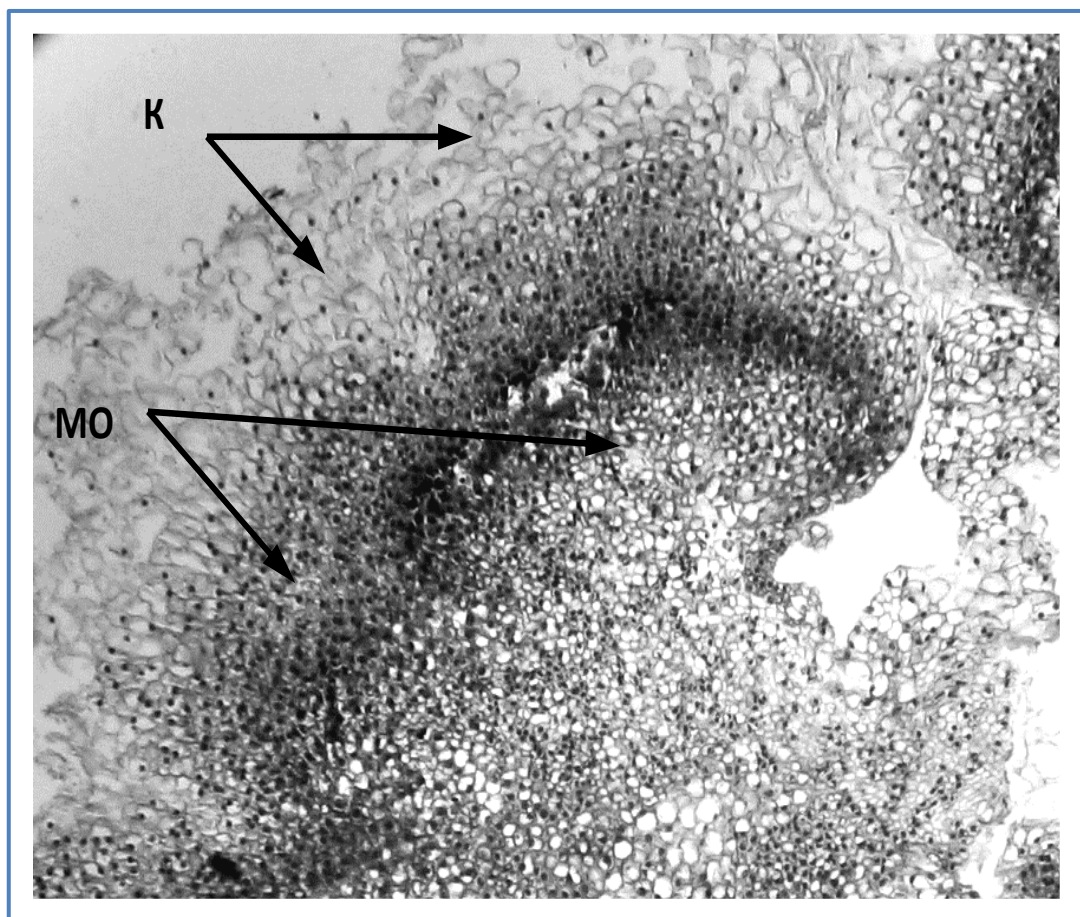


Рис. 1. Разрастание сформированного морфогенетического очага в каллусе пшеницы. Среда I, 10 сут культивирования *in vitro*. x250, продольный срез.

Условные обозначения: МО – меристематические клетки морфогенетического очага, К – дегенерирующие клетки каллуса.

В дальнейшем, к 15 сут культивирования, клетки каллуса подвергаются деструкции и практически полностью исчезают, вследствие чего морфогенетический очаг оказывается на поверхности каллуса. Под дегенерировавшими клетками каллуса наблюдается формирование слоя эпидермиса морфогенетического очага, параллельно поверхности которого дифференцируется меристематическая зона (рис. 2).

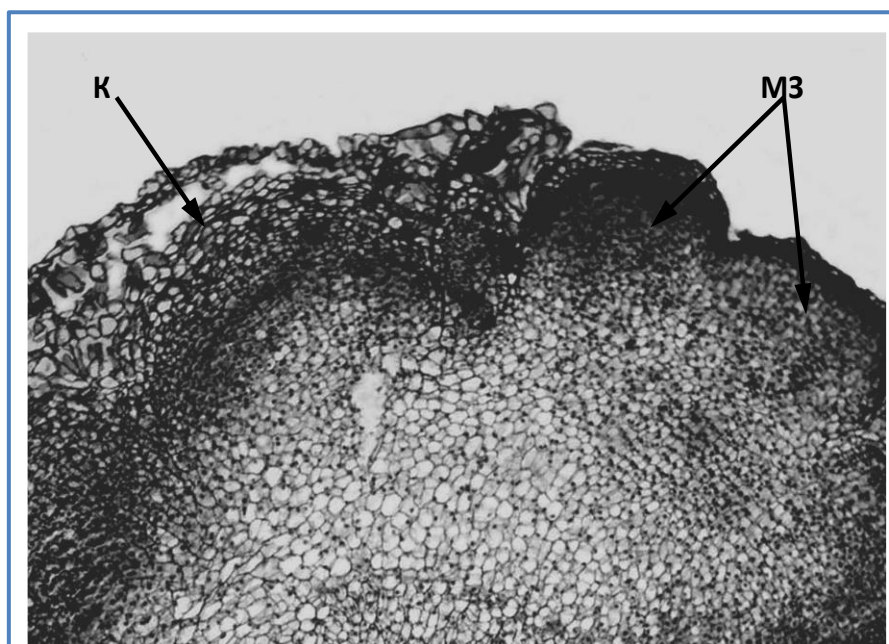


Рис. 2. Формирование меристематической зоны в морфогенетическом очаге каллуса пшеницы. Среда I, 15 сут культивирования *in vitro*. x250, продольный срез.

Условные обозначения: МЗ – меристематическая зона, К – дегенерирующие клетки каллуса.

Активные деления клеток меристематической зоны морфогенетического очага приводят как к нарастанию общей массы каллуса, так и формированию многочисленных инвагинаций его поверхности.

Собственно геммогенез начинается с периклиналильных и антиклиналильных делений субэпидермальных клеток меристематической зоны к 20 сут культивирования. Это приводит к образованию примордиев первых листьев (рис. 3а). За счет периклиналильных делений клетки поставляются в нижние слои апекса побега, где они делятся в различных направлениях, обеспечивая рост примордиев в латеральном направлении (рис. 3б).

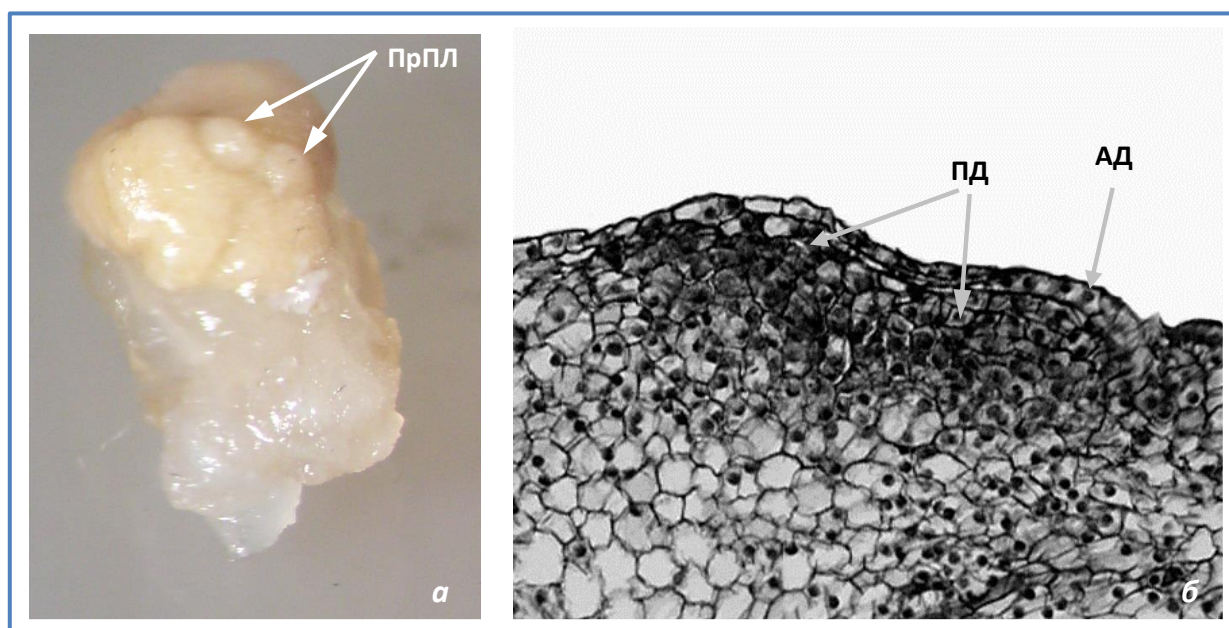


Рис. 3. Начало формирования почки (примордиев первых листьев) в морфогенетическом очаге каллуса пшеницы. Среда I, 20 сут культивирования *in vitro*: (а) x40, морфологические данные; (б) x300, продольный срез. Условные обозначения: АД – антиклиналильные деления, ПД – периклиналильные деления, ПрПл – примордий первого листа.

Примордии первых листьев постепенно, к 25 сут культивирования, развиваются в первые листья за счет периклинальных делений клеток поверхностных слоев по их периферии (рис. 4).

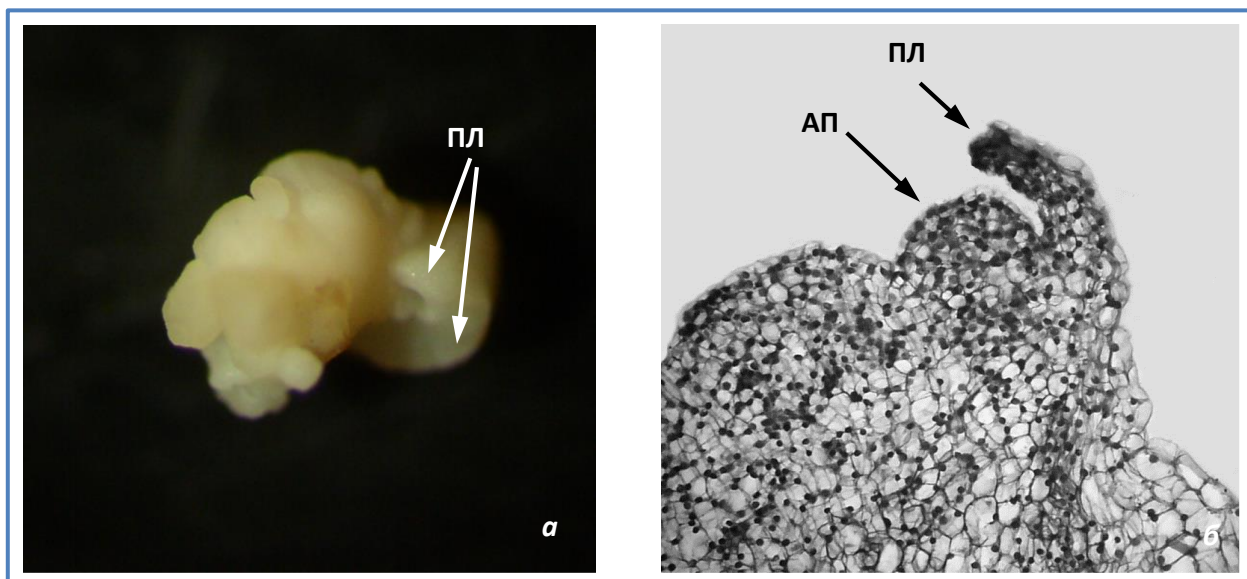


Рис. 4. Формирование в почке примордия первого листа в каллусе пшеницы. Среда I, 25 сут культивирования *in vitro*: (а) x40, морфологические данные; (б) x250, продольный срез.
Условные обозначения: АП – апекс побега, ПЛ – первый лист.

Далее, к 30 сут культивирования, закладываются примордии листьев второго порядка (рис. 5).

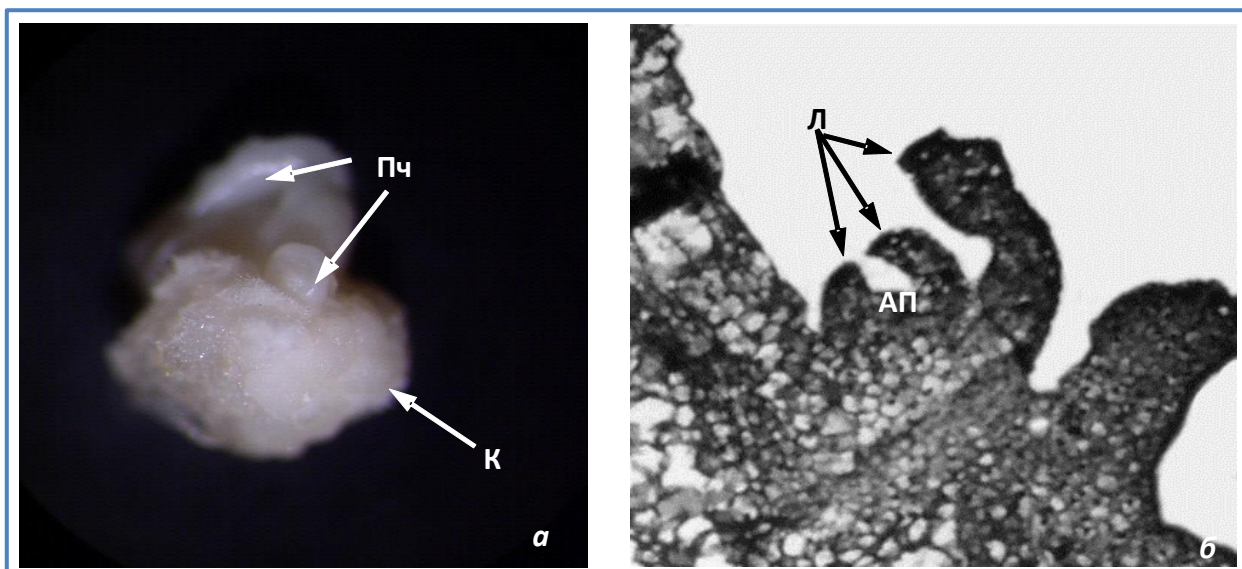


Рис. 5. Развитие почки в каллусе пшеницы. Среда I, 30 сут культивирования *in vitro*: (а) x30, морфологические данные; (б) x250, продольный срез.
Условные обозначения: АП – апекс побега, К – каллус, Л – лист, Пч – почка.

По мере развития почек, к 35 сут культивирования (рис. 6а), устанавливается гистологическая связь между этими органами и каллусом путем формирования сосудистых элементов (рис. 6б).

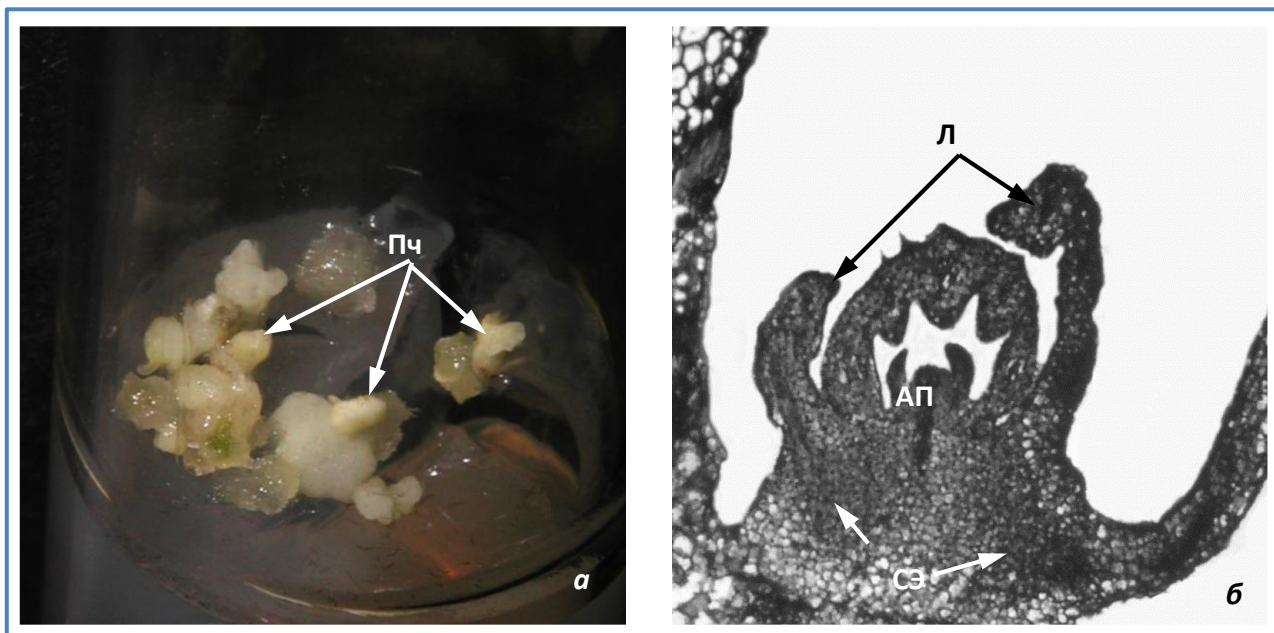


Рис. 6. Развитие почки в каллусе пшеницы. Среда I, 35 сут культивирования *in vitro*: (а) x20, морфологические данные; (б) x150, продольный срез.

Условные обозначения: АП – апекс побега, Л – лист, Пч – почка, СЭ – сосудистые элементы.

В ходе дальнейшего развития к 40 сут культивирования из почек формируются побеги (рис. 7).



Рис. 7. Формирование побега из почки в каллусе пшеницы. Среда I, 40 сут культивирования *in vitro*. x15, морфологические данные.

После переноса каллуса со сформированными побегами на питательную среду II, побеги, как и каллус, дегенерируют уже к 5 сут культивирования (рис. 8). На этом эксперимент прекращали.

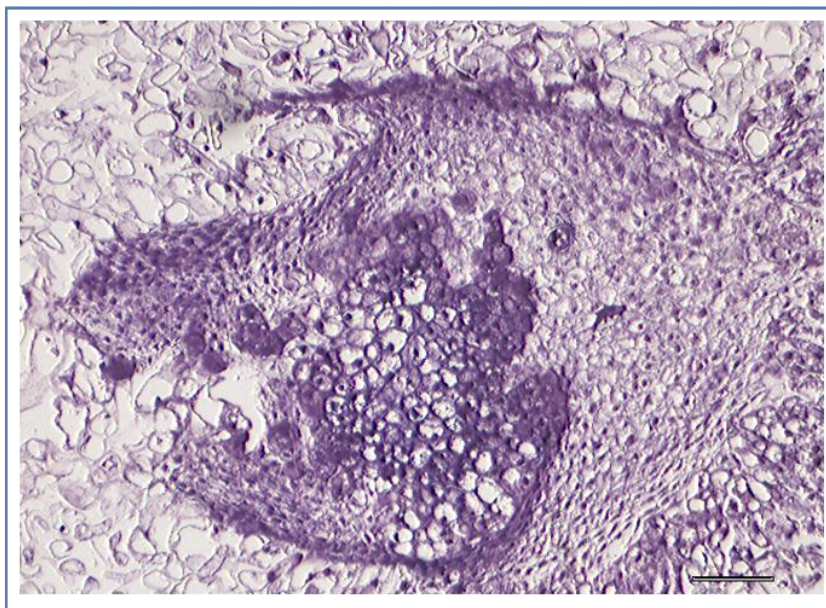


Рис. 8. Дегенерация побега и каллуса пшеницы. Среда II, 5 сут культивирования *in vitro*. х 250, поперечный срез.

Анализ экспериментальных данных позволяет сделать следующие заключения.

Известно, что одна из основных гистологических характеристик путей и типов морфогенеза *in vitro* состоит в формировании в толще каллусов морфогенетических очагов (в другой терминологии: меристемоид, меристематический центр, новая меристема, промеристема) – “обособленных от каллусов групп недифференцированных меристематических клеток, компетентных к дальнейшему морфогенезу *in vitro*” (Kruglova et al., 2023, p. 542).

Нами при гистологическом изучении в зародышевых каллусах пшеницы таких типов органогенеза *in vitro*, как гемморизогенез (Зинатуллина, 2019) и ризогенез (Зинатуллина, 2024), также было показано, что гемморизогенные и ризогенные структуры берут начало от ранее образовавшихся в каллусах морфогенетических очагов. Кроме того, выполненные нами детальные гистологические исследования зародышевых каллусов пшеницы продемонстрировали, что такие очаги в сформированном виде во всех изученных случаях состоят из двух зон клеток: периферической, представленной крупными паренхиматозными клетками, и центральной, занимающей основной объем очага и состоящей из мелких меристематических клеток без вакуолей (Зинатуллина, 2023б).

Полученные данные гистологического анализа геммогенеза как типа органогенеза *in vitro* в зародышевых каллусах пшеницы показали, что геммогенные структуры также берут начало от морфогенетического очага. Это соответствует и литературным данным об образовании побегов из ранее сформированных в каллусе меристем, представленных стволовыми клетками (Long et al., 2022; Nicolas, Laufs, 2022; Круглова, 2023).

Результаты проведенных экспериментов, а также ранее полученные нами результаты (Зинатуллина, 2019, 2023б, 2024), свидетельствуют в пользу того мнения, 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, p. 543).

В зародышевых каллусах пшеницы нами гистологически показана реализация морфогенетического потенциала клеток по пути органогенеза *in vitro*, по типу геммогенеза. Выявленные гистологические особенности формирующихся в каллусах почек принципиально совпадают с анатомическими характеристиками почек растений, развивающихся в естественных условиях (Шорина, Михалевская, 2000; Круглова, 2019). Это лишний раз подтверждает то мнение, что каллусы являются адекватными моделями для исследования морфогенеза органов интактных растений (Kruglova et al., 2018a,b, 2021, 2023; Bekalu et al., 2023), в частности формирования и развития почек (Круглова и др., 2019а).

Полученные результаты, состоящие в отсутствии образования из зародышевых органогенных каллусов пшеницы растений-регенерантов на среде II, соответствуют литературным данным, полученным при разработке биотехнологических протоколов для растений различных семейств (Егорова, 2021; Melnyk, 2023; Kulus, Tymoszuk, 2024). В целом, полученные морфогистологические данные подтверждают то теоретическое обобщение, что геммогенез сам по себе является “тупиковым путем морфогенеза *in vitro* в каллусах, не приводящим к регенерации растений” (Kruglova et al., 2023, p. 544).

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. 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
4. Зинатуллина А.Е. Цитофизиологические особенности контрастных типов каллусов *in vitro* // Успехи современной биологии. 2020. Т. 140. № 2. С. 183–194. DOI: 10.31857/S0042132420020040
5. Зинатуллина А.Е. Структурные особенности клеток эксплантов *in vivo* и формирование морфогенных каллусов *in vitro* (обзор) // Биомика. 2021. Т. 13. № 1. С. 8–19. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2021-2
6. 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
7. Зинатуллина А.Е. Формирование морфогенетических очагов как основа гемморизогенеза *in vitro* в зародышевых каллусах пшеницы // Экобиотех. 2023б. Т. 6. № 2. С. 81–90. DOI: 10.31163/2618-964X-2023-6-2-81-90
8. Зинатуллина А.Е. Эмбриокультура *in vitro* как биотехнологический метод: возможности и ограничения // Известия Уфимского научного центра РАН. 2023в. № 3. С. 37–43. DOI: 10.31040/2222-83-49-2023-0-3-37-43

9. 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-2024-7-1-15-25](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2024-7-1-15-25)
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. Органогенез злаков на ранних этапах онтогенеза *in vivo* как структурная основа экспериментальных исследований *in vitro* // Экобиотех. 2019. Т. 2. № 1. С. 36–50. DOI: [10.31163/2618-964X-2019-2-1-36-50](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2019-2-1-36-50)
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. Органогенез *in vitro* как реализация свойства плюрипотентности стволовых клеток морфогенного каллуса // Экобиотех. 2023. Т. 6. № 2. С. 104–112. DOI: [10.31163/2618-6-2-104-112](https://doi.org/10.31163/2618-6-2-104-112)
14. 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)
15. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Регенерация пшеницы *in vitro* и *ex vitro*: цитогистологические аспекты. Уфа: Гилем, 2011. 124 с.
16. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., 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)
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. 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)
18. Основы биотехнологии растений / Б.Р. Кулуев, Н.Н. Круглова, А.А. Зарипова, Р.Г. Фархутдинов. Уфа: РИЦ БашГУ, 2017. 244 с.
19. 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.
20. Шорина Н.И., Михалевская О.Б. Почка // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции / Отв. ред. Батыгина Т.Б. СПб.: Мир и семья. 2000. С. 310–314.
21. 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. DOI: [10.3390/ijms241511920](https://doi.org/10.3390/ijms241511920)
22. 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)
23. 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)
24. 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)

25. 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)
26. 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)
27. 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)
28. 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)
29. Kulus D., Tymoszek 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)
30. 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)
31. Lee K., Park O.S., Go J.Y. et al. *Arabidopsis* ATXR2 represses *de novo* shoot organogenesis in the transition from callus to shoot formation // *Cell Rep.* 2021. V. 37. DOI: [10.1016/j.celrep.2021.109980](https://doi.org/10.1016/j.celrep.2021.109980)
32. 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)
33. 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)
34. 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. DOI: [10.1093/pcp/pcac172](https://doi.org/10.1093/pcp/pcac172)
35. 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)
36. Neves M., Correia S., Cavaleiro C., Canhoto J. Modulation of Organogenesis and Somatic Embryogenesis by Ethylene: An Overview // *Plants*. 2021. V. 10. DOI: [10.3390/plants10061208](https://doi.org/10.3390/plants10061208)
37. Nicolas A., Laufs P. Meristem initiation and de novo stem cell formation // *Front. Plant Sci.* 2022. V. 13. DOI: [10.3389/fpls.2022.891228](https://doi.org/10.3389/fpls.2022.891228)
38. 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)
39. 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)
40. 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. Геммогенез *in vitro* в зародышевых каллусах пшеницы: морфогистологические особенности // *Экобиотех*, 2024, Т. 7 № 2. С. 92-101. DOI: [10.31163/2618-964X-2024-7-2-92-101](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2024-7-2-92-101) EDN: OOOYORX

Cited as

Zinatullina A.E. Gemmogenesis *in vitro* in wheat embryonic calluses: morphohistological peculiarities. *Ekobiotech*. 2024, V. 7 (2). P. 92-101. DOI: [10.31163/2618-964X-2024-7-2-92-101](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2024-7-2-92-101) EDN: OOOYORX (In Rus.)