



**СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ КЛЕТОК ЭКСПЛАНТОВ *IN VIVO*
И ФОРМИРОВАНИЕ МОРФОГЕННЫХ КАЛЛУСОВ *IN VITRO* (ОБЗОР)**

Зинатуллина А.Е.

Уфимский Институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН
Россия, 450054, Уфа, пр. Октября, 69, E-mail: aneta@ufaras.ru

Резюме

Морфогенный каллус – интегрированная система, образующаяся *in vitro* из экспланта как экзогенно (в результате пролиферации поверхностных клеток различных тканей), так и эндогенно (в глубине этих тканей), изначально состоящая из однородных меристематических клеток, которые постепенно преобразуются в группы гетерогенных морфогенетически компетентных клеток. В оптимальных условиях дальнейшего культивирования *in vitro* потенции таких клеток реализуются различными путями морфогенеза, включая образование полноценных растений-регенерантов, что является целью ряда биотехнологий. Преимущество использования морфогенных каллусов в биотехнологических исследованиях, помимо ряда несомненных методических удобств, состоит в сходстве морфогенетических процессов в растениях *in vivo* и в культивируемых каллусах *in vitro*, что следует расценивать как проявление универсальности морфогенеза при различных системах размножения растений. Формирование морфогенных каллусов из эксплантов в условиях *in vitro* определяется комплексом взаимосвязанных эндогенных и экзогенных факторов. В целом, эндогенные факторы расцениваются как наличие в эксплантах *in vivo* способных к восприятию индуктора целевых клеток (так называемые инициальные клетки каллусов), тогда как экзогенные (как правило, стрессовые) факторы – как индуктор процесса каллусообразования *in vitro*. В обзорной статье на примере представителей различных семейств растений проведен анализ литературных и собственных данных по выявлению и характеристике структурных особенностей инициальных клеток морфогенных каллусов в эксплантах *in vivo*. Приведены имеющиеся в доступной литературе ответы на принципиальные вопросы: каковы инициальные клетки каллусов (обладающие свойствами меристематичности, плюри- и тотипотентности и, возможно, стволовости) и чем они структурно отличаются от других клеток эксплантов; обладают ли инициальные клетки компетентностью к каллусообразованию в условиях *in vivo* или же условия предварительного стрессового воздействия *in situ* и/или начальных этапов культивирования *in vitro* индуцируют приобретение этими клетками способности к репрограммированию. Высказано мнение о положительной роли позиционного расположения инициальных клеток каллуса в системе клеток и тканей экспланта.

Ключевые слова: эксплант *in vivo*, каллус *in vitro*, морфогенетическая компетентность клеток

Цитирование: 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

© Автор

**STRUCTURAL FEATURES OF EXPLANT CELLS *IN VIVO*
AND MORPHOGENIC CALLUS FORMATION *IN VITRO* (REVIEW)**

Zinatullina A.E.

Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Research Centre of RAS
69 Prospekt Oktyabrya, 450054, Ufa, Russia, E-mail: aneta@ufaras.ru

Resume

Morphogenic callus is an integrated system that is formed *in vitro* from an explant both exogenously (as a result of proliferation of surface cells of various tissues) and endogenously (in the depth of these tissues), initially consisting of homogeneous meristematic cells, which are gradually transformed into groups of heterogeneous morphogenetically competent cells. Under optimal conditions of further *in vitro* cultivation the potencies of such cells are realized by various pathways of morphogenesis, including the formation of full-fledged regenerated plants, which is the goal of a number of biotechnologies. The advantage of using morphogenic calli in biotechnological research, in addition to a number of undoubted methodological usability, is the similarity of morphogenetic processes in plants *in vivo* and in cultured calli *in vitro*, which should be regarded as the manifestation of the universality of morphogenesis in various plant reproduction systems. The formation of morphogenic calli from explants in *in vitro* conditions is determined by a complex of interrelated endogenous and exogenous factors. In general, endogenous factors are regarded as the presence in explants *in vivo* of target cells capable of perceiving the inducer (so-called initial callus cells), while exogenous (usually stressful) factors – as an inducer of the process of callus formation *in vitro*. The review article uses the example of representatives of various plant families to analyze the literature and own data on the identification and characterization of structural features of initial morphogenic callus cells in explants *in vivo*. The available literature provides answers to the fundamental questions: what are the initial cells of callus (having the properties of meristematicity, pluri- and totipotency and, possibly, stemness) and how do they structurally differ from other explant cells; whether the initial cells have the competence to callus formation under *in vivo* conditions or whether the conditions of preliminary stress conditions *in situ* and/or the initial stages of *in vitro* culture induce the acquisition of these cells the ability to reprogramming. The positive role of the positional arrangement of initial callus cells in the explant cell and tissue system is suggested.

Keywords: explant *in vivo*, callus *in vitro*, cell morphogenetic competency

Citation: Zinatullina A.E. Structural features of explant cells *in vivo* and morphogenic callus formation *in vitro* (Review). *Biomics*. 2021. V.13(1). P. 8-19. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2021-2

© The Author

Первые работы, посвященные получению каллуса из изолированных сегментов мезофилла листа и изучению каллусогенеза *in vitro*, появились еще в конце XIX–начале XX вв. [Thorpe, 2006; Ikeuchi et al., 2013; Sugiyama, 2015; Круглова и др. (Kruglova et al.), 2018].

Разнообразие каллусов, полученных *in vitro*, можно свести к двум контрастным группам: способные и не способные к различным путям морфогенеза при дальнейшем культивировании *in vitro*, иначе говоря – морфогенные и неморфогенные (подробнее их цитофизиологические различия рассмотрены в обзоре [Зинатуллина (Zinatullina), 20206]).

В своих исследованиях мы придерживаемся следующего определения: морфогенный каллус, формирующийся *in vitro*, – это интегрированная система, образуемая из экспланта как экзогенно (в результате пролиферации поверхностных клеток различных тканей), так и эндогенно (в глубине этих тканей), изначально состоящая из однородных меристематических клеток, постепенно преобразующихся в группы гетерогенных морфогенетически компетентных клеток (по

[Батыгина (Batygina), 2014; Круглова и др. (Kruglova et al.), 2018]). В оптимальных условиях дальнейшего культивирования *in vitro* потенции таких клеток реализуются различными путями морфогенеза, включая образование полноценных растений-регенерантов, что является целью ряда биотехнологий.

Общепринятая периодизация развития *in vitro* морфогенных каллусов отсутствует, хотя немногочисленные попытки ее разработки предпринимались. В этом процессе выделяют, например, четыре критические стадии: инициальные клетки каллуса; возникновение из исходно однородных клеток каллуса морфогенетического очага; формирование в каллусе поверхностной меристематической зоны; формирование каллуса, способного к реализации различных путей морфогенеза *in vitro* (в ходе первых трех стадий возможно переключение программ развития каллусных клеток на альтернативные пути) [Круглова и др. (Kruglova et al.), 2018], либо две фазы: инициации и реализации [Yu et al., 2019]. В целом же этот вопрос остается открытым, поскольку каллус, изначально состоящий из однородных клеток,

постепенно преобразуется в систему групп гетерогенных клеток, при этом каждая из клеточных группировок развивается по своим морфогенетическим закономерностям. Высказано мнение [Круглова и др. (Kruglova et al.), 2018], что при периодизации каллусогенеза следует говорить о формировании каллусов на индукционной среде *in vitro* и о развитии клеток/групп клеток каллусов по различным путям морфогенеза на регенерационной среде *in vitro*.

В результате многочисленных экспериментальных исследований выявлено, что успех в получении *in vitro* каллусов, способных к дальнейшей регенерации растений, определяется комплексом взаимосвязанных факторов: эндогенных (генотип донорного растения, эпигенетические свойства экспланта, тип и возраст экспланта/донорного растения, свойства клеток эксплантов и др.) и экзогенных (предварительное стрессовое воздействие на эксплант/донорное растение *in situ*, состав индукционной/регенерационной среды, физические условия культивирования *in vitro* и др.) [Кеучи et al., 2013, 2016, 2018, 2019; Сельдимирова, Круглова (Seldimirova, Kruglova), 2015; Gailloch, Lohmann, 2015; Круглова и др. (Kruglova et al.), 2018; Kruglova et al., 2018; Зинатуллина (Zinatullina), 2019, 2020a,б; Круглова и др. (Kruglova et al.), 2019б; Feher, 2019; Круглова, Сельдимирова (Kruglova, Seldimirova), 2020; Сельдимирова и др. (Seldimirova et al.), 2020]. В целом, эндогенные факторы расцениваются как существование способной к восприятию индуктора морфогенетически компетентной таргетной клетки/группы клеток экспланта, тогда как экзогенные (как правило, стрессовые) факторы – как индуктор процесса каллусообразования *in vitro* [Круглова и др. (Kruglova et al.), 2018].

К настоящему времени способность к каллусогенезу *in vitro* установлена у представителей многих семейств растений. Каллусные культуры *in vitro* широко используются при разработке различных протоколов в биотехнологии растений (монографии [Бутенко (Butenko), 1999; Круглова и др. (Kruglova et al.), 2005; Plant propagation ..., 2008; Батыгина и др. (Batygina et al.), 2010; Лугова (Lutova), 2010; Круглова, Сельдимирова (Kruglova, Seldimirova), 2011; Кулуев и др. (Kuluev et al.), 2017]).

Использование каллусов *in vitro* в биотехнологии растений имеет ряд несомненных преимуществ. Помимо методических удобств (возможность проводить исследования практически круглый год в одних и тех же условиях, получать большое количество каллусов к заданному сроку, осуществлять строгий контроль манипуляций на всех этапах биотехнологий), к таким преимуществам

следует отнести возможность исследования механизмов каллусогенеза и путей морфогенеза в каллусах *in vitro* на тканевом, клеточном и молекулярном уровнях [Kruglova et al., 2018]. Однако основное преимущество использования каллусов состоит в сходстве морфогенетических процессов в растениях в естественных условиях *in vivo* и в культивируемых каллусах *in vitro*. В таком сходстве можно видеть проявление выдвинутого Т.Б. Батыгиной [Батыгина (Batygina), 2014] принципа универсальности путей морфогенеза растений при различных системах размножения в естественных *in vivo* и экспериментальных *in situ* и *in vitro* условиях.

Первый этап биотехнологий, основанных на использовании каллусогенеза *in vitro*, состоит в выборе экспланта *in vivo*, в котором тем или иным способом индуцируется формирование морфогенного каллуса. Многочисленными экспериментальными исследованиями показано, что в качестве эксплантов для получения таких каллусов возможно использование различных вегетативных и генеративных органов, а также зародышей донорных растений. В эксплантах имеются клетки, обладающие свойством морфогенетической компетентности к формированию каллуса *in vitro*, иначе говоря – инициальные клетки каллусов.

Цель данной статьи – провести анализ литературных и собственных данных по выявлению структурных особенностей инициальных клеток морфогенных каллусов в эксплантах *in vivo*.

В статье речь пойдет именно о морфогенных каллусах (далее – каллус, если не оговорено специально).

Принципиален вопрос: инициальные клетки уже в условиях *in vivo* обладают компетентностью к каллусообразованию *in vitro* или именно условия предварительного стресса *in situ* и/или начальных этапов культивирования *in vitro* (в зависимости от используемой методики) индуцируют приобретение инициальными клетками свойства такой компетентности?

Некоторые исследователи [Sugimoto et al., 2010, 2011; Sugimoto, Meyerowitz, 2013] считают, что каллусообразование связано с функционированием *in vitro* уже существующих в эксплантах *in vivo* стволовых клеток, именно в силу своего статуса уже обладающих способностью к образованию не только разных типов тканей и органов (плюрипотентность), но и нового индивидуума за счет различных путей морфогенеза (тотипотентность) (по [Батыгина (Batygina), 2014]).

Данные о значительной роли структурного статуса инициальных клеток *in vivo* в их компетентности к формированию каллусов показано, например, в цикле работ, посвященных культуре *in*

in vitro незрелых пыльников пшеницы [Круглова и др. (Kruglova et al.), 2005; Батыгина и др. (Batygina et al.), 2010; Круглова, Сельдимирова (Kruglova, Seldimirova), 2011; Кулуев и др. (Kuluev et al.), 2017; Круглова (Kruglova), 2019]. Установлено, что формирование каллусов при этом происходит из таких клеток пыльников, как микроспоры в сильновакуолизированной фазе развития, при этом способность микроспор к индукции формирования каллусов определяется главным образом их нестабильным предмитотическим статусом и структурными свойствами меристематической клетки. Тем самым по признаку “меристематичность” микроспора структурно сходна с ранними яйцеклеткой-зиготой, дающими начало половому зародышу при амфимиксисе, и клетками зародышевого мешка, нуцеллуса и интегумента, образующими адвентивные зародыши при апомиксисе, что позволило сделать вывод о гомологии инициальных клеток при различных системах репродукции растений. Согласно оригинальной концепции Т.Б. Батыгиной [Батыгина (Batygina), 2014], микроспоры следует отнести к ствольным клеткам, поскольку они соответствуют критериям таких клеток: способность к пролиферации и дифференциации; способность к образованию клеток-предшественников разных типов тканей («ниши») за счет асимметричных делений при действии определенных сигналов; способность к переходу с обычного гаметофитного пути (образование пыльцевых зерен со спермиями) на спорофитный (образование гаплоидного растения, в том числе через формирование каллуса *in vitro*), т.е. к переключению способа репродукции с полового на бесполой, а также обладают свойством самоподдержания.

Большинство же исследователей полагают, что формирование каллуса – это результат индуцированного репрограммирования изначально “нормальных” клеток экспланта в плюри- и тотипотентное состояние при стрессовой предобработке *in situ* или в начале культивирования *in vitro*. Так, в работе, посвященной обзору исследований генной регуляторной сети при регенерации растений, продемонстрирована роль ряда транскрипционных факторов в клеточном репрограммировании при образовании каллуса, предвещающем регенерацию [Ikeuchi et al., 2018]. У некоторых мутантов *Arabidopsis* в условиях *in vivo* идентифицированы гены и транскрипционные факторы, участвующие в образовании каллуса *in vitro* [Cheng et al., 2015]. Аналогичные результаты получены при индуцировании формирования каллуса из паренхимной ткани *Populus trichocarpa* [Tuskan et al., 2018] и из проростков табака [Li et al., 2018], при этом также выявлено участие систем ряда генов. Кроме

того, установлено, что репрограммирование инициальных клеток сопровождается их значительными эпигенетическими изменениями [Birnbaum, Roudier, 2017; Lee, Seo, 2018]. Важно подчеркнуть, что в инициальных клетках каллусов отмечены высокие уровни накопления микроРНК (например, у кукурузы [Chu et al., 2016; Alejandri-Ramirez et al., 2018; Lopez-Ruiz et al., 2019]) – ключевых регуляторов проявления тотипотентности клеток и дифференциации их развития. Кроме того, морфогенетически компетентные клетки эксплантов должны быть способны воспринимать воздействие сигнала индуктора к репрограммированию благодаря соответствующему состоянию хроматина, которое ассоциируется с отдельными программами экспрессии генов [Ojolo et al., 2018; Hajheidari et al., 2019].

С вопросом дифференциации инициальных клеток экспланта при формировании каллуса *in vitro* тесно связан вопрос об их дедифференциации. Ещё F. Skoog, C. Miller [Skoog, Miller, 1957] полагали, что каллусообразование тесно связано с дедифференциацией клеток. Каллус с этих позиций традиционно рассматривается как пролиферирующая масса дедифференцированных клеток [Gaillochot, Lohmann, 2015; Круглова и др. (Kruglova et al.), 2005; Iwase et al., 2011; Wang et al., 2011; Raizada et al., 2017]. Высказано, однако, основанное на экспериментальных данных [Motte et al., 2014] мнение о том, что дедифференциация в строгом смысле является реверсией дифференциации, поэтому образование каллуса – это результат трансдифференциации клеток, приводящей к повышению потенции развития и/или пролиферации клеток [Feher, 2019].

Однако не каждая клетка экспланта, даже обладающая *in vivo* свойствами плюри- и тотипотентности и/или ствольности, станет инициальной и даст начало каллусу *in vitro*. Высказано мнение, что к известной мере непредсказуемости морфогенеза инициальной клетки в условиях *in vitro*, в отличие от вполне предсказуемого морфогенеза зиготы в условиях *in vivo*, приводят эпигенетический характер ее компетентности, «неподходящая» фаза клеточного цикла, при которой хроматин не способен к восприятию сигнала-индуктора, а также низкий уровень специфичности самого сигнала-индуктора [Журавлев, Омелько (Zhuravlev, Omelko), 2008].

В целом, вопрос о морфогенетической компетентности и связанные с этим вопросы репрограммирования, дифференциации/дедифференциации и ствольности инициальных клеток эксплантов *in vivo*, дающих начало каллусу *in vitro*, следует отнести к дискуссионным.

В то же время хорошо установлено, что экспланты, формирующие каллус *in vitro*, должны находиться, как правило, на ранних стадиях развития. Так, анализ различных эксплантов кукурузы большого количества генотипов выявил наибольшую частоту индукции каллусообразования из апексов побегов, наименьшую – из зрелых зародышей [Omer et al., 2012]. У пшеницы [Круглова, Катасонова (Kruglova, Katasonova), 2009; Круглова и др. (Kruglova et al.), 2019a, 2020; Круглова, Сельдимирова (Kruglova, Seldimirova), 2020] и ячменя [Hisano et al., 2016] максимальное формирование каллуса отмечено в незрелых зародышах, в сравнении со зрелыми. Сообщается о влиянии “старого возраста” семядолей *Arabidopsis* на потерю клетками свойства формировать каллусы [Raizada et al., 2017]. Эти результаты объясняются [Круглова и др. (Kruglova et al.), 2018] тем, что индукция каллусообразования предполагает репрограммирование инициальных клеток, к чему, по-видимому, предрасположены клетки онтогенетически более молодых органов. Возможно, в таких клетках успешнее стимулируется дедифференциация в плюри/тотипотентное состояние путем эпигенетической модификации ДНК и специфических факторов транскрипции.

Отдельный блок исследований посвящен гистологическому анализу эксплантов *in vivo*. Приведены, например, данные о гистологическом статусе незрелых зародышей в стадии эмбриогенеза, оптимальной для получения каллуса *in vitro*. У пшеницы такой зародыш характеризуется обособлением зачатков органов, представленных активно делящимися меристематическими клетками с высокой метаболической активностью [Круглова и др. (Kruglova et al.), 2019a, 2020; Круглова, Сельдимирова (Kruglova, Seldimirova), 2020], в которых отмечено интенсивное иммуногистохимическое окрашивание на ИУК [Сельдимирова и др. (Seldimirova et al.), 2017; Seldimirova et al., 2019]. Высказано мнение, что степень дифференциации клеток зародыша, в числе прочих эндогенных факторов, определяет их восприимчивость к экзогенным факторам (главным образом, стрессовым) при индуцировании каллусогенеза *in vitro* [Круглова, Сельдимирова (Kruglova, Seldimirova), 2020].

Что касается конкретных клеток в эксплантах – органах донорных растений, формирующих *in vitro* каллусы, то в культивируемых корнях и надземных органах арабидопсиса каллус формируется из перицикл-подобных клеток [Sugimoto et al., 2010], листьях люцерны – из клеток мезофилла [Wang et al., 2011], черешках арабидопсиса – из клеток прокампбия [Yu et al., 2010]. В культивируемых незрелых зародышах хлебных злаков – пшеницы [Круглова, Катасонова (Kruglova, Katasonova), 2009; Круглова,

Сельдимирова (Kruglova, Seldimirova), 2020], кукурузы [Rakshit et al., 2010; Sun et al., 2013; Lopez-Ruiz et al., 2019] и ячменя [Slesak et al., 2013] каллус берет начало от эпидермальных либо субэпидермальных клеток семядоли–щитка. По-видимому, именно пограничное положение клеток эпидермиса щитка способствует индуцированию в них каллусогенеза *in vitro*. Неслучайно во многих биотехнологических протоколах рекомендуется размещать отделенные от эндосперма инокулируемые зародыши злаков на агаризованную среду именно щитком вниз, для их непосредственного контакта с веществами питательной среды, чему способствует отсутствие плотной стенки у клеток эпидермиса. На примере двудольных – апельсина [De Almeida et al., 2006] и тмина [Ebrahimie et al., 2007] показано, что на путь каллусогенеза *in vitro* также вступают наименее дифференцированные клетки зародыша. Все эти данные свидетельствуют в пользу мнения о том, что только определенные части зародыша обладают способностью к регенерации *in vitro* [Круглова, Сельдимирова (Kruglova, Seldimirova), 2020].

Немаловажное значение, по-видимому, имеет и позиционное расположение инициальных клеток каллуса в системе клеток и тканей экспланта. Концепция позиционной информации [Wolpert, 2016] была предложена для понимания пространственно-временной организации морфогенеза в системе целостного организма. С данной концепцией тесно связана концепция таргетных клеток [Osborne, McManus, 2009], своим индивидуальным позиционным расположением через специфические белковые маркеры детерминированных специфически распознавать эндогенный или экзогенный сигнал к формированию органа. Эти концепции расцениваются исследователями неоднозначно, от активного применения при анализе различных аспектов развития клеток, тканей и органов растений [Feher et al., 2003; Чуб (Chub), 2010; Perilli et al., 2012; Gailloch et al., 2015] до её оценки как формальной, редуционно-механистической [Jaeger et al., 2008]. Этот вопрос также следует отнести к категории дискуссионных. Однако положительной была бы роль этих концепций в понимании того, в каком месте экспланта *in vivo* и почему именно здесь находятся клетки, способные сформировать каллус *in vitro*.

Каллусогенез *in vitro* изучается в течение достаточно длительного времени, и в этой области исследований накоплен обширный эмпирический материал. Способность к формированию каллусов *in vitro* и регенерации из них полноценных растений расценивается как перспективное направление современных биотехнологических исследований растений. Важнейшая проблема в этой области исследований – анализ тех клеток экспланта в

условиях *in vivo*, которые дадут начало каллусам в условиях культуры *in vitro* на индукционной среде.

В данном кратком обзоре проанализированы имеющиеся в доступной литературе ответы на принципиальные вопросы: каковы инициальные клетки морфогенных каллусов и чем они структурно отличаются от других клеток эксплантов.

Дальнейшие исследования инициальных клеток, главным образом молекулярно-генетическими методами, дадут возможность приблизиться к пониманию механизмов регуляции морфогенетических процессов в эксплантах *in vivo* в биотехнологических целях. Кроме того, решение дискуссионных вопросов, связанных с каллусообразованием *in vitro*, на наш взгляд, должно быть тесно связано с исследованием каллусогенеза *in vivo* (так называемый раневой каллус [Ikeuchi et al., 2015], а также каллус, формирующийся на поверхности клубней [Швец, Кулуев (Shvets, Kuluev), 2019]). Возможно, во всех этих случаях действуют схожие механизмы.

Работа выполнена в рамках государственного задания Минобрнауки России № 075-00326-19-00 по теме № АААА-А18-118022190099-6.

Литература

1. Батыгина Т.Б. Биология развития растений. СПб.: Изд-во ДЕАН, 2014. С. 85–87.
2. Батыгина Т.Б., Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю., Титова Г.Е., Сельдиминова О.А. От микроспоры – к сорту. М.: Наука, 2010. С. 128–137.
3. Бутенко Р.Г. Биология клеток высших растений *in vitro* и биотехнологии на их основе. М.: Изд-во ФБК-ПРЕСС, 1999. С. 21–71.
4. Журавлев Ю.Н., Омелько А.М. Морфогенез у растений *in vitro* // *Физиол. раст.* 2008. Т. 55(5). С. 643–664.
5. 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
6. 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
7. Зинатуллина А.Е. Цитофизиологические особенности контрастных типов каллусов *in vitro* // *Успехи соврем. биол.* 2020б. Т. 140(2). С. 183–194. doi: 10.31857/S0042132420020040
8. Круглова Н.Н. Инновационная биотехнология андроклиной гаплоидии пшеницы на основе комплекса эмбриологических и цитофизиологических данных // *Экобиотех.* 2019. Т. 2(3). С. 232–243. doi: 10.31163/2618-964X-2019-2-3-232-243
9. Круглова Н.Н., Батыгина Т.Б., Горбунова В.Ю., Титова Г.Е., Сельдиминова О.А. Эмбриологические основы андроклинии пшеницы. М.: Наука, 2005. С. 71–80.
10. Круглова Н.Н., Катасонова А.А. Незрелый зародыш пшеницы как морфогенетически компетентный эксплант // *Физиол. биохим. культ. раст.* 2009. Т. 41(2). С. 124–131.
11. Круглова Н.Н., Сельдиминова О.А. Регенерация пшеницы *in vitro* и *ex vitro*. Уфа: Гилем, 2011. С. 66–71.
12. Круглова Н.Н., Сельдиминова 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
13. Круглова Н.Н., Сельдиминова О.А., Зинатуллина А.Е. Гистологический статус зародыша пшеницы в стадии органогенеза *in vivo*, оптимальной для получения морфогенного каллуса *in vitro* // *Изв. Уфимского науч. центра РАН.* 2019а. № 1. С. 25–29. doi: 10.31040/2222-8349-2019-0-1-25-29
14. Круглова Н.Н., Сельдиминова О.А., Зинатуллина А.Е. Каллус *in vitro* как модельная система для изучения органогенеза растений // *Изв. Уфимского науч. центра РАН.* 2019б. № 2. С. 44–54. doi: 10.31040/2222-8349-2019-0-2-44-54
15. Круглова Н.Н., Титова Г.Е., Сельдиминова О.А. Каллусогенез как путь морфогенеза *in vitro* у злаков // *Онтогенез.* 2018. Т. 49(5). С. 273–288. doi: 10.1134/S0475145018050038
16. Круглова Н.Н., Титова Г.Е., Сельдиминова О.А., Зинатуллина А.Е., Веселов Д.С. Зародыш цветковых растений в критическую стадию относительной автономности эмбриогенеза (на примере злаков) // *Онтогенез.* 2020. Т. 51(1). С. 3–18. doi: 10.31857/S0475145020010024
17. Кулуев Б. Р., Круглова Н.Н., Зарипова А.А., Фархутдинов Р.Г. Основы биотехнологии растений. Уфа: Изд-во Башкирского ун-та, 2017. С. 75–83, 146–162.
18. Лутова Л.А. Биотехнология высших растений. СПб.: Изд-во С.-Петербургского ун-та, 2010. С. 9–32.
19. Сельдиминова О.А., Галин И.Р., Круглова Н.Н., Веселов Д.С. Распределение ИУК и АБК в развивающихся зародышах пшеницы

- in vivo* // *Изв. Уфимского науч. центра РАН*. 2017. № 3(1). С. 114–118.
20. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н. Баланс эндогенных и экзогенных гормонов и пути морфогенеза в андроклинных каллусах пшеницы *in vitro* // *Изв. Уфимского науч. центра РАН*. 2015. № 1. С. 33–39.
 21. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н., Безрукова М.В., Шакирова Ф.М. Регенеранты пшеницы в системе экспресс-оценки действия 24-эпибрассинолида // *Биомика*. 2020. Т 12(3). С. 394–397. doi: 10.31301/2221-6197.bmcs.2020-30
 22. Чуб В.В. Роль позиционной информации в регуляции развития органов цветка и листовых серий побегов. М.: Бином, 2010. 263 с.
 23. Швец Д.Ю., Кулуев Б.Р. Образование каллусоподобных структур на поверхности клубней – основа инвазионного потенциала гладианты сомнительной (*Thladiantha dubia*, Cucurbitaceae) // *Экобиотех*. 2019. Т. 2. № 2. С. 201–207. doi: 10.31163/2618-964X-2019-2-2-201-207
 24. Alejandri-Ramirez N.D., Chavez-Hernandez E.C., Contreras-Guerra J.L., Reyes J.L., Dinkova T.D. Small RNA differential expression and regulation in Tuxpeno maize embryogenic callus induction and establishment // *Plant Physiol. Biochem.* 2018. V. 122. P. 78–89. doi: 10.1016/j.plaphy.2017.11.013
 25. Birnbaum K.D., Roudier F. Epigenetic memory and cell fate reprogramming in plants // *Regeneration*. 2017. V. 4. P. 15–20. doi: 10.1002/reg2.73
 26. Cheng Y., Liu H., Cao L., Wang S., Li Y., Zhang Y., Jiang W., Zhou Y., Wang H. Down-regulation of multiple CDK inhibitor *ICK/KRP* genes promotes cell proliferation, callus induction and plant regeneration in *Arabidopsis* // *Front. Plant Sci.* 2015. doi: 10.3389/fpls.2015.00825
 27. Chu Z., Chen J., Xu H., Dong Z., Chen F., Cui D. Identification and comparative analysis of microRNA in wheat (*Triticum aestivum* L.) callus derived from mature and immature embryos during *in vitro* cultures // *Front. Plant Sci.* 2016. doi: 10.3389/fpls.2016.01302
 28. De Almeida W.A.B., de Mourao F.F., Mendes B.M.J., Rodriguez A.P.M. Histological characterization of *in vitro* adventitious organogenesis in *Citrus sinensis* // *Biol. Plant.* 2006. V. 50. P. 321–325. doi: 10.1007/s10535-006-0044-y
 29. Ebrahimie E., Naghavi M.R., Hosseinzadeh A., Behamta M.R., Mohammadi-Dehcheshmeh M., Sarrafi A., Spangenberg G. Induction and comparison of different *in vitro* morphogenesis pathways using embryo of cumin (*Cuminum cyminum* L.) as a model material // *Plant Cell Tiss. Organ Cult.* 2007. V. 90. P. 293–311. doi: 10.1007/s11240-007-9269-5
 30. Feher A. Callus, Dedifferentiation, Totipotency, Somatic Embryogenesis: What These Terms Mean in the Era of Molecular Plant Biology? // *Front. Plant Sci.* 2019. doi: 10.3389/fpls.2019.00536
 31. Feher A., Pasternak T.P., Dudits D. Transition of somatic plant cells to an embryogenic state // *Plant Cell Tiss. Organ Cult.* 2003. V. 74. P. 201–228. doi: 10.1023/A:1024033216561
 32. Gaillochot C., Daum G., Lohmann J.U. O Cell, Where Art Thou? The mechanisms of shoot meristem patterning // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2015. V. 23. P. 91–97. doi: 10.1016/j.pbi.2014.11.002
 33. Gaillochot C., Lohmann J.U. The never-ending story: from pluripotency to plant developmental plasticity // *Development*. 2015. V. 142. P. 2237–2249. doi: 10.1242/dev.117614
 34. Hajheidari M., Koncz C., Bucker M. Chromatin Evolution-Key Innovations Underpinning Morphological Complexity // *Front. Plant Sci.* 2019. doi: 10.3389/fpls.2019.00454
 35. He C., Chen X., Huang H., Xu L. Reprogramming of H3K27me3 is critical for acquisition of pluripotency from cultured *Arabidopsis* tissues // *PLoS Genet.* 2012. V. 8. doi: e1002911
 36. Hisano H., Matsuura T., Mori I.C., Yamane M., Sato K. Endogenous hormone levels affect the regeneration ability of callus derived from different organs in barley // *Plant Physiol. Biochem.* 2016. V. 99. P. 66–72. doi: 10.1016/j.plaphy.2015.12.005
 37. Ikeuchi M., Favero D.S., Sakamoto Y., Iwase A., Coleman D., Rymen B., Sugimoto K. Molecular Mechanisms of Plant Regeneration // *Annu. Rev. Plant Biol.* 2019. V. 70. P. 377–406. doi: 10.1146/annurev-arplant-050718-100434
 38. Ikeuchi M., Iwase A., Sugimoto K. Control of plant cell differentiation by histone modification and DNA methylation // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2015. V. 28. P. 60–67. doi: 10.1016/j.pbi.2015.09.004
 39. Ikeuchi M., Ogawa Y., Iwase A., Sugimoto K. Plant regeneration: cellular origins and molecular mechanisms // *Development*. 2016. V. 143. P. 1442–1453. doi: 10.1242/dev.134668

40. Ikeuchi M., Shibata M., Rymen B., Iwase A., Bagman A.-M., Watt L., Coleman D., Favero D., Takahashi T., Ahnert S., Brady S.M., Sugimoto K. A gene regulatory network for cellular reprogramming in plant regeneration // *Plant Cell Physiol.* 2018. V. 59. P. 770–782. doi: 10.1093/pcp/pcy013
41. Ikeuchi M., Sugimoto K., Iwase A. Plant callus: mechanisms of induction and repression // *Plant Cell.* 2013. V. 25. P. 3159–3173. doi: 10.1105/tpc.113.116053
42. Iwase A., Mitsuda N., Koyama T., Hiratsu K., Kojima M., Arai T., Inoue Y., Seki M., Sakakibara H., Sugimoto K., Ohme-Takagi M. The AP2/ERF transcription factor WIND1 controls cell dedifferentiation in *Arabidopsis* // *Curr. Biol.* 2011. V. 21. P. 508–514. doi: 10.1016/j.cub.2011.02.020
43. Jaeger J., Irons D., Monk N. Regulative feedback in pattern formation: towards a general relativistic theory of positional information // *Development.* 2008. V. 135. P. 3175–3183. doi: 10.1242/dev.018697
44. 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) // *Biol. Bull. Rev.* 2018. V. 8. P. 518–526. doi: 10.1134/S2079086418060063
45. Lee K., Seo P. J. Dynamic epigenetic changes during plant regeneration // *Trends Plant Sci.* 2018. V. 23. P. 235–247. doi: 10.1016/j.tplants.2017.11.009
46. Li K., Wang J., Liu C., Li C., Zhao C., Xia H., Ma C., Wang X., Li P. Expression of *AtLEC2* and *AtIPTs* promotes embryogenic callus formation and shoot regeneration in tobacco // *BMC Plant Biol.* 2019. V. 19. doi: 10.1186/s12870-019-1907-7
47. 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. doi: 10.3390/ijms20092079
48. Motte H., Vereecke D., Geelen D., Werbrouck S. The molecular path to *in vitro* shoot regeneration // *Biotech. Adv.* 2014. V. 32. P. 107–121. doi: 10.1016/j.biotechadv.2013
49. Ojolo S.P., Cao S., Priyadarshani S., Li W., Yan M., Aslam M., Zhao H., Qin Y. Regulation of Plant Growth and Development: A Review From a Chromatin Remodeling Perspective // *Front. Plant Sci.* 2018. doi: 10.3389/fpls.2018.01232
50. Omer R.A., Matheka J.M., Runo S., Ali A.M., Kuria E., Masiga C., Mugoya C., Machuka J. Effects of Auxin and Source of Explants on Callus Induction of Tropical Maize // *Biotechnology.* 2012. V. 11. P. 225–231. doi: 10.3923/biotech.2012.225.231
51. Osborne D., McManus M. Hormones, Signals and Target Cells in Plant Development. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2009. 268 p. doi: 10.1017/CBO9780511546228
52. Perilli S., Di Mambro R., Sabatini S. Growth and development of the root apical meristem // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2012. V. 15. P. 17–23. doi: 10.1016/j.pbi.2011.10.006
53. Plant propagation by tissue culture / Eds George E.F., Hall M.A., De Klerk G.-J. Dordrecht: Springer, 2008. P. 68–124.
54. Raizada M.N., Goron T.L., Bannerjee O., Mason M.Q., Pautler M., Brazolot J., Morris A.D., Kajenthira A., Dinka S.J., DiMeo N. Loss of developmental pluripotency occurs in two stages during leaf aging in *Arabidopsis thaliana* // *In Vitro Cell. Develop. Biol. – Plant.* 2017. V. 53. P. 178–187. doi: 10.1007/s11627-017-9813-x
55. Rakshit S., Rashid Z., Sekhar J.C., Fatma T., Dass S. Callus induction and whole plant regeneration in elite Indian maize (*Zea mays* L.) inbreds // *Plant Cell Tiss. Organ Cult.* 2010. V. 100. P. 31–37. doi: 10.1007/s11240-009-9613-z
56. Seldimirova O.A., Kudoyarova G.R., Katsuhara M., Galin I.R., Zaitsev D.Yu., Kruglova N.N., Veselov D.S., Veselov S.Yu. Dynamics of the contents and distribution of ABA, auxins and aquaporins in developing caryopses of an ABA-deficient barley mutant and its parental cultivar // *Seed Sci. Res.* 2019. doi: 10.1017/S0960258519000229
57. Skoog F., Miller C.O. Chemical regulation of growth and organ formation in plant tissues cultured *in vitro* // *Symp. Soc. Exp. Biol.: Proceed.* 1957. V. 11. P. 118–130.
58. Slesak H., Goralski G., Pawłowska H., Skucinska B., Popielarska-Konieczna M., Joachimiak A. The effect of genotype on a barley scutella culture. Histological aspects // *Centr. Europ. J. Biol.* 2013. V. 8. P. 30–37. doi: 10.2478/s11535-012-0113-5
59. Sugimoto K., Gordon S.P., Meyerowitz E.M. Regeneration in plants and animals: dedifferentiation, transdifferentiation, or just differentiation? // *Trends Cell Biol.* 2011. V. 21. P. 212–218. doi: 10.1016/j.tcb.2010.12.004
60. Sugimoto K., Jiao I., Meyerowitz E.M. *Arabidopsis* regeneration from multiple tissues

- occurs via root development pathway // *Dev. Cell.* 2010. V. 18. P. 463–471. doi: 10.1016/j.devcel.2010.02.004
61. Sugimoto K., Meyerowitz E. M. Regeneration in *Arabidopsis* Tissue Culture // *Plant Organogenesis* / Ed. De Smet I. Totowa, NJ: Humana Press, 2013. P. 265–275. doi: 10.1007/978-1-62703-221-6_18
 62. Sugiyama M. Historical review of research on plant cell dedifferentiation // *J. Plant Res.* 2015. V. 128. P. 349–359. doi: 10.1007/s10265-015-0706-y
 63. Sun L., Wu Y., Zou H., Su Sh., Li Sh., Shan X., Xi J., Yuan Y. Comparative proteomic analysis of the H99 inbred maize (*Zea mays* L.) line in embryogenic and non-embryogenic callus during somatic embryogenesis // *Plant Cell Tiss. Organ Cult.* 2013. V. 113. P. 103–119. doi: 10.1007/s11240-012-0255-1
 64. Thorpe T.A. History of Plant Tissue Culture // *Methods in Molecular Biology.* 2006. V. 318. P. 9–32. doi: 10.1385/1-59259-959-1:009
 65. Tuskan G.A., Mewalal R., Gunter L.E., Palla K.J., Carter K., Jakobson D.A., Jones P.S., Garcia B.J., Weighill D.A., Hyatt P.D., Yang Y., Zhang J., Reis N., Chen J.-G., Muchero W. Defining the genetic components of callus formation: A GWAS approach // *PLoS One.* 2018. V. 17. doi: 10.1371/journal.pone.0202519
 66. Yu Y., Feng Z., Wang G., Li F., Du X., Zhu J. Initiation of dedifferentiation and structural changes in *in vitro* cultured petiole of *Arabidopsis thaliana* // *Protoplasma.* 2010. V. 241. P. 75–81. doi: 10.1007/s00709-010-0108-x
 67. Yu Y., Qin W., Li Y., Zhang C., Wang Y., Yang Z., Ge X., Li F. Red light promotes cotton embryogenic callus formation by influencing endogenous hormones, polyamines and antioxidative enzyme activities // *J. Plant Growth Regul.* 2019. V. 87. P. 187–199. doi: 10.1007/s10725-018-0461-x
 68. Wang X.-D., Nolan K. E., Irwanto R. R., Sheahan M. B., Rose R. J. Ontogeny of embryogenic callus in *Medicago truncatula*: the fate of the pluripotent and totipotent stem cells // *Ann. Bot.* 2011. V. 107. P. 599–609. doi: 10.1093/aob/mcq269
 69. 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
- References**
1. Alejandri-Ramirez N.D., Chavez-Hernandez E.C., Contreras-Guerra J.L., Reyes J.L., Dinkova T.D. Small RNA differential expression and regulation in Tuxpeno maize embryogenic callus induction and establishment. *Plant Physiol. Biochem.* 2018. V. 122. P. 78–89. doi: 10.1016/j.plaphy.2017.11.013
 2. Batygina T.B. *Biologija razvitija rastenij.* SPb.: DEAN, 2014. 764 s. [Biology of plant development]. (In Russian).
 3. Batygina T.B., Kruglova N.N., Gorbunova V.Yu., Titova G.E., Seldimirova O.A. Ot microspory – k sortu. M.: Nauka, 2010. S. 128–137. [From microspore – to cultivar]. (In Russian).
 4. Birnbaum K.D., Roudier F. Epigenetic memory and cell fate reprogramming in plants. *Regeneration.* 2017. V. 4. P. 15–20. doi: 10.1002/reg.2.73
 5. Butenko R.G. *Biologija kletok vysshih rastenij in vitro I biotehnologii na ih osnove.* M.: FBK-PRESS, 1999. S. 21–71. [Cell biology of high plants *in vitro* and biotechnologies on its basics]. (In Russian).
 6. Cheng Y., Liu H., Cao L., Wang S., Li Y., Zhang Y., Jiang W., Zhou Y., Wang H. Down-regulation of multiple CDK inhibitor *ICK/KRP* genes promotes cell proliferation, callus induction and plant regeneration in *Arabidopsis*. *Front. Plant Sci.* 2015. doi: 10.3389/fpls.2015.00825
 7. Chu Z., Chen J., Xu H., Dong Z., Chen F., Cui D. Identification and comparative analysis of microRNA in wheat (*Triticum aestivum* L.) callus derived from mature and immature embryos during *in vitro* cultures. *Front. Plant Sci.* 2016. doi: 10.3389/fpls.2016.01302
 8. Chub V.V. Rol pozicionnoj informacii v reguljacii razvitija organov zvetka i listovyh serij pobegov. M.: Binom, 2010. 263 S. [Role of positional information in regulation of the development of flower organs and leaf series of shoots]. (In Russian).
 9. De Almeida W.A.B., de Mourao F.F., Mendes B.M.J., Rodriguez A.P.M. Histological characterization of *in vitro* adventitious organogenesis in *Citrus sinensis*. *Biol. Plant.* 2006. V. 50. P. 321–325. doi: 10.1007/s10535-006-0044-y
 10. Ebrahimie E., Naghavi M.R., Hosseinzadeh A., Behamta M.R., Mohammadi-Dehcheshmeh M., Sarrafi A., Spangenberg G. Induction and comparison of different *in vitro* morphogenesis pathways using embryo of cumin (*Cuminum cyminum* L.) as a model material. *Plant Cell Tiss. Organ Cult.* 2007. V. 90. P. 293–311. doi: 10.1007/s11240-007-9269-5
 11. Feher A. Callus, Dedifferentiation, Totipotency, Somatic Embryogenesis: What These Terms Mean in the Era of Molecular Plant Biology?

- Front. Plant Sci.* 2019. doi: 10.3389/fpls.2019.00536
12. Feher A., Pasternak T.P., Dudits D. Transition of somatic plant cells to an embryogenic state. *Plant Cell Tiss. Organ Cult.* 2003. V. 74. P. 201–228. doi: 10.1023/A:1024033216561
 13. Gailloch C., Daum G., Lohmann J.U. O Cell, Where Art Thou? The mechanisms of shoot meristem patterning. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2015. V. 23. P. 91–97. doi: 10.1016/j.pbi.2014.11.002
 14. Gailloch C., Lohmann J.U. The never-ending story: from pluripotency to plant developmental plasticity. *Development.* 2015. V. 142. P. 2237–2249. doi: 10.1242/dev.117614
 15. Hajheidari M., Koncz C., Bucker M. Chromatin Evolution-Key Innovations Underpinning Morphological Complexity. *Front. Plant Sci.* 2019. doi: 10.3389/fpls.2019.00454
 16. He C., Chen X., Huang H., Xu L. Reprogramming of H3K27me3 is critical for acquisition of pluripotency from cultured *Arabidopsis* tissues. *PLoS Genet.* 2012. V. 8. doi: e1002911
 17. Hisano H., Matsuura T., Mori I.C., Yamane M., Sato K. Endogenous hormone levels affect the regeneration ability of callus derived from different organs in barley. *Plant Physiol. Biochem.* 2016. V. 99. P. 66–72. doi: 10.1016/j.plaphy.2015.12.005
 18. Ikeuchi M., Favero D.S., Sakamoto Y., Iwase A., Coleman D., Rymen B., Sugimoto K. Molecular Mechanisms of Plant Regeneration. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2019. V. 70. P. 377–406. doi: 10.1146/annurev-arplant-050718-100434
 19. Ikeuchi M., Iwase A., Sugimoto K. Control of plant cell differentiation by histone modification and DNA methylation. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2015. V. 28. P. 60–67. doi: 10.1016/j.pbi.2015.09.004
 20. Ikeuchi M., Ogawa Y., Iwase A., Sugimoto K. Plant regeneration: cellular origins and molecular mechanisms. *Development.* 2016. V. 143. P. 1442–1453. doi: 10.1242/dev.134668
 21. Ikeuchi M., Shibata M., Rymen B., Iwase A., Bagman A.-M., Watt L., Coleman D., Favero D., Takahashi T., Ahnert S., Brady S.M., Sugimoto K. A gene regulatory network for cellular reprogramming in plant regeneration. *Plant Cell Physiol.* 2018. V. 59. P. 770–782. doi: 10.1093/pcp/pcy013
 22. Ikeuchi M., Sugimoto K., Iwase A. Plant callus: mechanisms of induction and repression. *Plant Cell.* 2013. V. 25. P. 3159–3173. doi: 10.1105/tpc.113.116053
 23. Iwase A., Mitsuda N., Koyama T., Hiratsu K., Kojima M., Arai T., Inoue Y., Seki M., Sakakibara H., Sugimoto K., Ohme-Takagi M. The AP2/ERF transcription factor WIND1 controls cell dedifferentiation in *Arabidopsis*. *Curr. Biol.* 2011. V. 21. P. 508–514. doi: 10.1016/j.cub.2011.02.020
 24. Jaeger J., Irons D., Monk N. Regulative feedback in pattern formation: towards a general relativistic theory of positional information. *Development.* 2008. V. 135. P. 3175–3183. doi: 10.1242/dev.018697
 25. Kruglova N.N. Innovacionnaja biotehnologija androklinoj gaploidii pshenicy na osnove kompleksa embriologicheskikh i citofiziologicheskikh dannyh. *Ecobiotech.* 2019. T. 2(3). S. 232–243. doi: 10.31163/2618-964X-2019-2-3-232-243 [Innovative biotechnology of wheat androclinal haploidy on the basis of embryological and cytophysiological data in complex]. (In Russian).
 26. Kruglova N.N., Batygina T.B., Gorbunova V.Yu., Titova G.E., Seldimirova O.A. Embriologicheskie osnovy androklinoj pshenicy. M.: Nauka, 2005. S. 71–80. [Embryological basics of wheat androclonia]. (In Russian).
 27. Kruglova N.N., Katasonova A.A. Nezrelyj zarodysh pshenicy kak morfogeneticheski kompetentnyj jeksplant. *Fiziol. biohim. kul't. rast.* 2009. T. 41(2). S. 124–131. [Immature wheat embryo as a morphogenetically competent explant]. (In Russian).
 28. Kruglova N.N., Seldimirova O.A. Regeneracija pshenicy *in vitro* i *ex vitro*. Ufa: Gilem, 2011. S. 66–71. [Wheat regeneration *in vitro* and *ex vitro*]. (In Russian).
 29. Kruglova N.N., Seldimirova O.A. Sistema “zarodysh *in planta*–kallus *in vitro*”: citofiziologicheskie aspekty (na primere pshenicy). *Biomics.* 2020. T. 12(2). S. 180–189. doi: 10.31301/2221-6197.bmcs.2020-8 [The “embryo *in planta*–callus *in vitro*” system: cytophysiological aspects (by example of wheat)]. (In Russian).
 30. 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). *Biol. Bull. Rev.* 2018. V. 8. P. 518–526. doi: 10.1134/S2079086418060063
 31. Kruglova N.N., Seldimirova O.A., Zinatullina A.E. Gistologicheskii status zaridysha pshenicy v stadia organigenesa *in vivo*, optimalnoi dlja poluchenija morfogennoogo kallusa *in vitro*. *Izv. Ufimskogo nauch. centra RAS.* 2019a. № 1. S. 25–29. doi: 10.31040/2222-8349-2019-0-1-25-29 [Histological status of wheat embryos at the

- organogenesis stage *in vivo* optimal for obtain of morphogenic callus *in vitro*]. (In Russian).
32. Kruglova N.N., Seldimirova O.A., Zinatullina A.E. Kallus *in vitro* kak modelnaja sistema dlja izuchenija organogenesa rastenii. *Izv. Ufimskogo nauch. centra RAS*. 2019b. № 2. S. 44–54. doi: 10.31040/2222-8349-2019-0-2-44-54 [Callus *in vitro* as the model system for investigation of plant organogenesis]. (In Russian).
 33. Kruglova N. N., Titova G. E., Seldimirova O. A. Callusogenesis as an *in vitro* Morphogenesis Pathway in cereals. *Russ. J. Dev. Biol.* 2018. V. 49. P. 245–259. doi: 10.1134/S106236041805003X
 34. Kruglova N.N., Titova G.E., Seldimirova O.A., Zinatullina A.E., Veselov D.S. Embryo of Flowering Plants at the Critical Stage of Embryogenesis Relative Autonomy (by Example of Cereals). *Russ. J. Dev. Biol.* 2020. V. 51. P. 1–15. doi: 10.1134/S1062360420010026
 35. Kuluev B.R., Kruglova N.N., Zaripova A.A., Farkhutdinov R.G. Osnovy biotehnologii rastenii. Ufa: Izd-vo Bashkirskogo un-ta, 2017. S. 75–83, 146–162. [Basics of plant biotechnology]. (In Russian).
 36. Lee K., Seo P. J. Dynamic epigenetic changes during plant regeneration. *Trends Plant Sci.* 2018. V. 23. P. 235–247. doi: 10.1016/j.tplants.2017.11.009
 37. Li K., Wang J., Liu C., Li C., Zhao C., Xia H., Ma C., Wang X., Li P. Expression of *AtLEC2* and *AtIPTs* promotes embryogenic callus formation and shoot regeneration in tobacco. *BMC Plant Biol.* 2019. V. 19. doi: 10.1186/s12870-019-1907-7
 38. 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. doi: 10.3390/ijms20092079
 39. Lutova L.A. Biotehnologija vysshih rastenii. SPb.: Izd-vo S.-Peterburgskogo un-ta, 2010. S. 9–32. [High plant biotechnology]. (In Russian).
 40. Motte H., Vereecke D., Geelen D., Werbrouck S. The molecular path to *in vitro* shoot regeneration. *Biotech. Adv.* 2014. V. 32. P. 107–121. doi: 10.1016/j.biotechadv.2013
 41. Ojolo S.P., Cao S., Priyadarshani S., Li W., Yan M., Aslam M., Zhao H., Qin Y. Regulation of Plant Growth and Development: A Review From a Chromatin Remodeling Perspective. *Front. Plant Sci.* 2018. doi: 10.3389/fpls.2018.01232
 42. Omer R.A., Matheka J.M., Runo S., Ali A.M., Kuria E., Masiga C., Mugoya C., Machuka J. Effects of Auxin and Source of Explants on Callus Induction of Tropical Maize // *Biotechnology*. 2012. V. 11. P. 225–231. doi: 10.3923/biotech.2012.225.231
 43. Osborne D., McManus M. Hormones, Signals and Target Cells in Plant Development. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2009. 268 p. doi: 10.1017/CBO9780511546228
 44. Perilli S., Di Mambro R., Sabatini S. Growth and development of the root apical meristem. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2012. V. 15. P. 17–23. doi: 10.1016/j.pbi.2011.10.006
 45. Plant propagation by tissue culture. Eds George E.F., Hall M.A., De Klerk G.-J. Dordrecht: Springer, 2008. P. 68–124.
 46. Raizada M.N., Goron T.L., Bannerjee O., Mason M.Q., Pautler M., Brazolot J., Morris A.D., Kajenthira A., Dinka S.J., DiMeo N. Loss of developmental pluripotency occurs in two stages during leaf aging in *Arabidopsis thaliana*. *In Vitro Cell. Develop. Biol. – Plant.* 2017. V. 53. P. 178–187. doi: 10.1007/s11627-017-9813-x
 47. Rakshit S., Rashid Z., Sekhar J.C., Fatma T., Dass S. Callus induction and whole plant regeneration in elite Indian maize (*Zea mays* L.) inbreds. *Plant Cell Tiss. Organ Cult.* 2010. V. 100. P. 31–37. doi: 10.1007/s11240-009-9613-z
 48. Seldimirova O.A., Galin I.R., Kruglova N.N., Veselov D.S. Raspređenje IUK i ABK v razvivajushhihsja zarodyshah pshenicy *in vivo*. *Izv. Ufimskogo nauch. centra*. 2017. № 3(1). S. 114–118. [Distribution of IAA and ABA in developing wheat embryo *in vivo*]. (In Russian).
 49. Seldimirova O.A., Kruglova N. N. Balans endogennyh i eksogennyh gormonov i puti morfogenesa v androklinyh kallusah pshenicy *in vitro*. *Izv. Ufimskogo nauch. centra RAS*. 2015. № 1. S. 33–39. [Balance of endogenous and exogenous hormones and the morphogenesis *in vitro* pathways of wheat androclonic calli]. (In Russian).
 50. Seldimirova O.A., Kruglova N.N., Bezrukova M.V., Shakirova F.M. Regeneranty pshenicy v sisteme ekspres-ocenki deistvija 24-epibrassinilida. *Biomics*. 2020. T 12(3). S. 394–397. doi: 10.31301/2221-6197.bmcs.2020-30 [Wheat regenerants in the system of rapid assessment of the effect of 24-epibrassinolide]. (In Russian).
 51. Seldimirova O.A., Kudoyarova G.R., Katsuhara M., Galin I.R., Zaitsev D.Yu., Kruglova N.N., Veselov D.S., Veselov S.Yu. Dynamics of the contents and distribution of ABA, auxins and

- aquaporins in developing caryopses of an ABA-deficient barley mutant and its parental cultivar. *Seed Sci. Res.* 2019. doi: 10.1017/S0960258519000229
52. Shvec D.Yu., Kuluev B.R. Obrazovanie kallusopodobnyh struktur na poverhnosti klubnei – osnova invazionnogo potenciala tladianty somnitelnoi (*Thladiantha dubia*, Cucurbitaceae) // *Ecobiotech.* 2019. T. 2(2). S. 201–207. doi: 10.31163/2618-964X-2019-2-2-201-207 [Formation of callus-like structures on the surface of tubers is the basis of the invasive potential of Manchu tubergourd (*Thladiantha dubia*, Cucurbitaceae)]. (In Russian).
 53. Skoog F., Miller C.O. Chemical regulation of growth and organ formation in plant tissues cultured *in vitro*. *Proceed. Symp. Soc. Exp. Biol.* 1957. V. 11. P. 118–130.
 54. Slesak H., Goralski G., Pawłowska H., Skucinska B., Popielarska-Konieczna M., Joachimiak A. The effect of genotype on a barley scutella culture. *Histological aspects. Centr. Europ. J. Biol.* 2013. V. 8. P. 30–37. doi: 10.2478/s11535-012-0113-5
 55. Sugimoto K., Gordon S.P., Meyerowitz E.M. Regeneration in plants and animals: dedifferentiation, transdifferentiation, or just differentiation? *Trends Cell Biol.* 2011. V. 21. P. 212–218. doi: 10.1016/j.tcb.2010.12.004
 56. Sugimoto K., Jiao I., Meyerowith E.M. *Arabidopsis* regeneration from multiple tissues occurs via root development pathway. *Dev. Cell.* 2010. V. 18. P. 463–471. doi: 10.1016/j.devcel.2010.02.004
 57. Sugimoto K., Meyerowitz E. M. *Regeneration in Arabidopsis Tissue Culture. Plant Organogenesis.* Ed. De Smet I. Totowa, NJ: Humana Press, 2013. P. 265–275. doi: 10.1007/978-1-62703-221-6_18
 58. Sugiyama M. Historical review of research on plant cell dedifferentiation. *J. Plant Res.* 2015. V. 128. P. 349–359. doi: 10.1007/s10265-015-0706-y
 59. Sun L., Wu Y., Zou H., Su Sh., Li Sh., Shan X., Xi J., Yuan Y. Comparative proteomic analysis of the H99 inbred maize (*Zea mays* L.) line in embryogenic and non-embryogenic callus during somatic embryogenesis. *Plant Cell Tiss. Organ Cult.* 2013. V. 113. P. 103–119. doi: 10.1007/s11240-012-0255-1
 60. Thorpe T.A. History of Plant Tissue Culture. *Methods in Molecular Biology.* 2006. V. 318. P. 9–32. doi: 10.1385/1-59259-959-1:009
 61. Tuskan G.A., Mewalal R., Gunter L.E., Palla K.J., Carter K., Jakobson D.A., Jones P.S., Garcia B.J., Weighill D.A., Hyatt P.D., Yang Y., Zhang J., Reis N., Chen J.-G., Muchero W. Defining the genetic components of callus formation: A GWAS approach. *PLoS One.* 2018. V. 17. doi: 10.1371/journal.pone.0202519
 62. Yu Y., Feng Z., Wang G., Li F., Du X., Zhu J. Initiation of dedifferentiation and structural changes in *in vitro* cultured petiole of *Arabidopsis thaliana*. *Protoplasma.* 2010. V. 241. P. 75–81. doi: 10.1007/s00709-010-0108-x
 63. Yu Y., Qin W., Li Y., Zhang C., Wang Y., Yang Z., Ge X., Li F. Red light promotes cotton embryogenic callus formation by influencing endogenous hormones, polyamines and antioxidative enzyme activities. *J. Plant Growth Regul.* 2019. V. 87. P. 187–199. doi: 10.1007/s10725-018-0461-x
 64. Wang X.-D., Nolan K. E., Irwanto R. R., Sheahan M. B., Rose R. J. Ontogeny of embryogenic callus in *Medicago truncatula*: the fate of the pluripotent and totipotent stem cells. *Ann. Bot.* 2011. V. 107. P. 599–609. doi: 10.1093/aob/mcq269
 65. 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
 66. Zhuravlev Ju.N., Omelko A.M. Morfogenez u rastenii *in vitro*. *Fiziol. rast.* 2008. T. 55(5). S. 643–664. [Plant morphogenesis *in vitro*]. (In Russian).
 67. Zinatullina A.E. Fenomen gemmorizogenesa kak tipa organogenesa *in vitro* v biotehnologicheskikh issledovanijah hlevnyh zlakov. *Ecobiotech.* 2019. T. 2(2). S. 116–127. doi: 10.31163/2618-964X-2019-2-2-116-127 [Gemmorhizogenesis as type of organogenesis *in vitro* in cereal biotechnologies]. (In Russian).
 68. Zinatullina A.E. Modelnaja sistema “zarodysh-zarodyshevyi kallus” v ekspress-ocenke stressovyh I antistressovyh vozdeistvii (na primere zlakov). *Ecobiotech.* 2020a. T. 3(1). S. 38–50. doi: 10.31163/2618-964X-2020-3-1-38-50 [The model system "embryo-embryonic callus" in express evaluation of stress and anti-stress effects (on the example of cereals)] (In Russian).
 69. Zinatullina A.E. Citofiziologicheskie osobennosti kontrastnyh tipov kallusov *in vitro* // *Uspekhi sovrem. biol.* 2020b. T. 140(2). S. 183–194. doi: 10.31857/S0042132420020040 [Cytophysiological features of contrast types of calli *in vitro*] (In Russian).