

УДК 633.16:57.085.23:57

DOI: 10.31040/2222-8349-2019-0-2-44-54

Обзор

**КАЛЛУС *IN VITRO* КАК МОДЕЛЬНАЯ СИСТЕМА  
ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ОРГАНОГЕНЕЗА РАСТЕНИЙ**

© Н.Н. Круглова, О.А. Сельдимирова, А.Е. Зинатуллина

Рассматривается проблема модельного подхода к изучению сложных проблем биологии развития растений. Особое внимание уделяется анализу преимуществ и недостатков использования каллуса как модельной системы для изучения органогенеза растений. Дается определение каллуса как интегрированной системы, образующейся как экзогенно (в результате пролиферации поверхностных клеток различных тканей растительного организма), так и эндогенно (в глубине тканей); эта система изначально состоит из однородных клеток, которые постепенно преобразуются в систему групп гетерогенных клеток с видоспецифичными морфогенетическими потенциальными, реализующимися различными путями морфогенеза, включая органогенез. Анализируются вопросы, связанные с выделением критических стадий каллусогенеза *in vitro*. Обсуждается формирование каллусов в условиях *in vitro* на индукционной среде. Дается оценка органогенеза как типа морфогенеза клеток каллуса на регенерационной среде *in vitro*. Особое внимание уделяется анализу данных о гемморизогенезе как типе органогенеза в каллусе, связанном с формированием и сопряженным развитием почек и корней. Подчеркивается универсальность процессов морфогенеза растений в естественных условиях *in vivo* и в условиях экспериментов *in vitro*.

Ключевые слова: культура *in vitro*, морфогенез растений, органогенез, каллус.

Сложнейшей фундаментальной проблемой биологии развития растений остается морфогенез – образование и дифференциация тканей и органов многоклеточного организма [1]. Высказано мнение, что индивидуальное развитие живых организмов, их микро- и макроэволюцию можно рассматривать как реализацию морфогенетического потенциала клеток [2]. Успехи, достигнутые в изучении генов-переключателей развития, позволили приблизиться к пониманию как взаимодействия генов развития и пространственно-временной регуляции развития, так и регуляции на уровне экспрессии генов взаимоотношений клеток и тканей в процессе морфогенеза растений. Быстро накапливается информация о выявлении организующих центров морфогенеза и генов, продукты которых могут играть роль индуктивных сигналов морфогенеза растений; о единстве процессов активации и инактивации генов, контролирующих детерминацию и дифференциацию [3, 4].

Один из путей морфогенеза растений – органогенез, состоящий в процессе формирования и развития органов на различных этапах онтогенеза особи [5, 6]. Приблизиться к пониманию закономерностей и особенностей органогенеза в растениях *in vivo* позволяет модельный подход культуры *in vitro*, дающий возможность изучать детали сложных морфогенетических процессов и механизмов их регуляции в контролируемых экспериментатором условиях. Перспективные модельные системы в области исследования органогенеза растений – каллусы *in vitro*.

Цель данного обзора – провести анализ литературных и оригинальных данных, посвященных изучению органогенеза в модельных системах – каллусах *in vitro*.

**Общая характеристика каллуса *in vitro*.** Первые работы, посвященные получению каллуса из изолированных сегментов мезофилла листа и изучению каллусогенеза как пути

КРУГЛОВА Наталья Николаевна – д.б.н., Уфимский Институт биологии УФИЦ РАН,  
e-mail: kruglova@anrb.ru

СЕЛЬДИМИРОВА Оксана Александровна – к.б.н., Уфимский Институт биологии УФИЦ РАН,  
e-mail: seldimirova@anrb.ru

ЗИНАТУЛЛИНА Анна Евгеньевна – к.б.н., Уфимский Институт биологии УФИЦ РАН,  
e-mail: aneta@ufaras.ru

морфогенеза *in vitro*, появились еще в конце XIX – начале XX в. [7], однако однозначного определения каллуса не предложено (по: [8]). В своих исследованиях [9–10, 11–14] мы придерживаемся следующего определения: каллус – интегрированная система, образующаяся как экзогенно (в результате пролиферации поверхностных клеток различных тканей растительного организма), так и эндогенно (в глубине этих тканей); изначально состоит из однородных клеток, постепенно преобразующихся в систему групп гетерогенных клеток, имеющих видоспецифичные морфогенетические потенции, которые реализуются различными путями морфогенеза.

Способность к каллусогенезу *in vitro* обнаружена у представителей многих семейств растений. В качестве эксплантов для получения каллусов используются различные части донорных растений – апексы побегов, молодые соцветия, колеоптили, незрелые пыльники, семяпочки, зародыши [7, 10, 12, 15, 16–18], характеризующиеся наличием значительного количества способных к каллусогенезу тотипотентных меристематических клеток [15, 16–18].

**Каллус *in vitro*: преимущества и ограничения использования при исследовании органогенеза.** Использование каллусов *in vitro* в качестве экспериментальных способов изучения органогенеза имеет ряд преимуществ. Помимо возможности проводить исследования круглый год в одних и тех же условиях, получать большое количество органогенных каллусов, к таким преимуществам следует отнести возможность осуществлять строгий контроль и манипуляцию органогенезом на определенных этапах каллусогенеза *in vitro* путем контроля абиотических факторов воздействия и параметров компонентов питательной среды. Кроме того, в культуре *in vitro* при добавлении определенных веществ в питательную среду происходит непосредственное их взаимодействие с большинством клеток каллусов. Лабораторные условия дают возможность детально анализировать реакции каллусов на действие конкретных факторов среды [1, 19, 20]. К преимуществам использования каллусов *in vitro* следует отнести и возможность исследования механизмов органогенеза на клеточном и тканевом уровнях [12].

Однако самое главное преимущество использования каллусов как модельных систем, на

наш взгляд, – это сходство морфогенетических процессов в растениях в естественных условиях *in vivo* и в культивируемых каллусах *in vitro*. Так, эксперименты, проведенные на пшенице и ячмене, показали общность клеточных механизмов изменения растений *in vivo* и каллусов *in vitro* в ответ на действие высоких значений ряда абиотических факторов [21]. Выявлено значительное сходство органогенеза, эмбриологических и репродуктивно-биологических показателей донорных растений и регенерантов, полученных в культуре *in vitro* пыльников и зародышей пшеницы через каллусогенез [16, 22, 23]. В таком сходстве реакций растений *in vivo* и каллусов *in vitro* можно видеть проявление принципа универсальности путей морфогенеза растений в естественных и экспериментальных условиях, выдвинутого Т.Б. Батыгиной [6].

В то же время в применении каллусных модельных систем есть свои ограничения. Это связано главным образом с тем, что получение каллусных культур – стрессовый фактор, предполагающий адаптацию клеток каллуса к условиям *in vitro*, что, возможно, негативно влияет на процессы органогенеза *in vitro* в них. Кроме того, культивирование каллусов *in vitro* приводит к изменениям ряда морфологических, биохимических, физиологических и вызванных соматоклональной изменчивостью генетических характеристик полученных регенерантов, как это показано, например, на кукурузе [24], ячмене [25], пшенице [26]. Большую роль в данном случае играют как изменчивость генома растений в процессе каллусообразования *in vitro* [3, 8, 27, 28], так и гетерогенность культивируемых клеток, связанная главным образом с эпигенетическими особенностями экспланта [29]. Все это свидетельствует о важности тщательного изучения полученных из каллусов регенерантов, обязательного проведения полевых испытаний для подтверждения их генетической стабильности.

**Критические стадии развития каллусов *in vitro*.** В литературе отсутствует периодизация развития *in vitro* каллусов, хотя отдельные попытки предпринимались. Так, на основании анализа литературных и оригинальных данных по генезису пыльниковых и зародышевых каллусов злаков в условиях *in vitro* и на основании выявленных гистологических особенностей каллусогенеза предложено выделить в этом процессе нескольких критических стадий раз-

вития [12, 30]. Первая стадия – инициальные клетки каллуса, вторая стадия – возникновение из исходно однородных клеток каллуса морфогенетического очага, третья стадия – формирование в каллусе поверхностной меристематической зоны, четвертая стадия – морфогенный каллус, способный к реализации различных путей морфогенеза *in vitro*, включая органогенез (в ходе первых трех критических стадий возможно переключение программ развития каллусных клеток на альтернативные пути). Однако в целом вопрос о периодизации развития каллусов 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. По-видимому, можно говорить о формировании каллусов на индукционной среде *in vitro* и о путях морфогенеза (включая органогенез) клеток каллусов на регенерационной среде *in vitro*.

**Формирование каллусов на индукционной среде *in vitro*.** Многочисленные экспериментальные данные свидетельствуют о том, что индукция формирования каллусов из клеток эксплантов в значительной степени определяется условиями культивирования, важнейшее среди которых – оптимальный баланс эндогенных (в экспланте в момент инокуляции) и экзогенных (в составе индукционной питательной среды) фитогормонов, а также генотип донорной особи и физиологический статус экспланта в момент инокуляции на питательную среду [8, 10, 16, 17, 30–39].

Важнейший момент формирования каллусов любого происхождения – инициация процесса либо в отдельной меристематической клетке, либо в группе таких клеток. По нашему мнению [11, 41], инициальные клетки обладают признаками плюри- и тотипотентности, поскольку их производные – клетки каллуса – в условиях культивирования на регенерационной среде реализуют различные пути морфогенеза *in vitro*, включая органогенез.

На индукционной среде каллус, исходно однородный по характеристикам составляющих клеток, интенсивно наращивает «критическую массу» путем многократных митотических делений клеток. Важно, что при этом наблюдается становление гистологической зональности строения каллуса и гетерогенности его клеток

по форме, размерам и строению и происходит выделение так называемых морфогенетических очагов, располагающихся в толще каллуса. Такой очаг представлен двумя зонами клеток: центральная зона меристематических пролиферирующих клеток и периферическая зона клеток, утративших меристематическую активность [12, 16, 18, 42]. Наличие морфогенетических очагов подтверждено применением комплексного морфолого-гистологического подхода, позволяющего сопоставить пространственные характеристики каллусов, выявленные путем электронного сканирования поверхности, с их гистологическим статусом [43]. Тем самым в каллусах создаются гистологические предпосылки для будущей реализации различных путей морфогенеза (в том числе органогенеза) на регенерационной среде *in vitro*.

Морфологические показатели каллусов, появившихся из различных эксплантов на заключительных этапах их культивирования *in vitro* на индукционной среде и способных к морфогенезу при дальнейшем культивировании на регенерационной среде (так называемые морфогенные каллусы), достаточно сходны: это компактные, узловатые, плотные структуры, как правило, белого цвета [8, 10, 16, 31, 44–46]. Сканирование поверхности морфогенных пыльниковых [43, 47] и зародышевых [45, 48] каллусов подтвердило их узловатую бугорчатую форму. Методом трансмиссионной электронной микроскопии выявлены ультраструктурные характеристики клеток морфогенных каллусов пшеницы, свидетельствующие о наличии в клетках предпосылок для энергетических затрат в ходе дальнейших активных клеточных делений: увеличение числа полисом, диктиосом и липидных включений наряду с наличием в митохондриях развитых крист, а в пластидах – крахмальных зерен [16]. Важно подчеркнуть, что эти данные во многом совпадают с аналогичными данными, полученными на примере зиготических зародышей *in vivo* и микроспоридных эмбрионов *in vitro* у пшеницы [49–51], что лишнее раз подтверждает концепцию Т.Б. Батыгиной [6] об универсальности морфогенеза растений в природных и экспериментальных условиях.

**Органогенез в каллусах на регенерационной среде *in vitro*.** Морфогенные каллусы переносят на регенерационную среду *in vitro*.

В ходе развития на такой среде происходят постепенное увеличение размеров каллусов, усложнение организации и процессы органогенеза в них.

В начале культивирования на регенерационной среде морфогенетический очаг каллуса увеличивается в размерах за счет активных делений меристематических клеток центральной зоны, при этом клетки периферической зоны постепенно дегенерируют. Под дегенерирующей периферической зоной наблюдается оформление эпидермального слоя, параллельно поверхности которого из клеток центральной зоны дифференцируется меристематическая зона, представленная клетками таблитчатой формы, сходными по строению с клетками прокамбия. Происходит дальнейшее интенсивное нарастание массы каллуса и формирование многочисленных инвагинаций на его поверхности. Многочисленными исследованиями показано, что именно с деятельностью клеток поверхностной меристематической зоны связана дальнейшая реализация различных путей морфогенеза *in vitro* в каллусах [10, 12, 15–18, 30, 31, 42, 49–53].

Принципиально важным, на наш взгляд, является тот факт, что у растений и в условиях *in vivo* многие начальные морфогенетические процессы, например, разметка и закладка листовых примордиев, также происходят в периферической зоне апикальной меристемы, функционально отграниченной от центральной зоны и меристемы ожидания; установлена роль потока ауксинов из поверхностных слоев к формирующимся примордиям и идентифицированы участвующие в этом процессе гены [54].

В целом этапы развития морфогенетических очагов представляют собой последовательные события одного и того же процесса, а формирование очага и его дальнейшее преобразование в поверхностную меристематическую зону – общий начальный этап, характерный для разных путей морфогенеза *in vitro* в различных типах каллусов. Универсальность такого начального этапа лишней раз подтверждает концепцию Т.Б. Батыгиной [6] об универсальности морфогенеза в различных системах развития растений.

На последующих этапах культивирования в каллусах выявлены различные пути морфогенеза *in vitro* их клеток/групп клеток: непрямой эмбриогенез (формирование эмбриоида – зародышеподобной структуры), органогенез по

типам геммогенеза (формирование почек), ризогенеза (формирование корней), гемморизогенеза (формирование и почек, и корней), а также гистогенез (формирование различных тканей) [10, 15, 16, 31, 44].

При анализе разнообразия путей морфогенеза *in vitro* клеток каллуса, по-видимому, применима концепция эпигенетической изменчивости растений (обзор: [29]). Вполне вероятно, что в рассматриваемом случае происходит реализация эпигеномных подпрограмм развития компетентных к морфогенезу *in vitro* клеток каллуса.

Сложность протекания такого пути морфогенеза в каллусах, как органогенез *in vitro* различных типов, вызывает к нему большой интерес исследователей. Так, выявлена несомненная связь органогенеза *in vitro* с предшествующими делениями клеток каллуса: переход клетки/группы клеток каллуса к формированию дифференцированного органа может произойти только после прохождения 2–3 циклов их деления, контролируемых ауксинами [55]. Иначе говоря, для репрограммирования каллусной клетки необходимо несколько циклов репликации ДНК [56]. В целом вопрос репрограммирования клеток каллуса решается в контексте общей проблемы изменчивости генома в процессе дедифференциации и каллусообразования *in vitro* [7].

Индукция конкретного типа органогенеза *in vitro* в каллусах во многом детерминирована как физиологическим статусом экспланта, так и условиями культивирования, главным образом, оптимальным балансом эндогенных и экзогенных фитогормонов [10, 12, 14–18, 31, 53, 57, 58]. Однако морфогенетические потенции клеток каллуса могут меняться в зависимости от характера связей между группами клеток в каллусе, что, в свою очередь, обусловлено формой и размером (критической массой) каллуса [10] и иными факторами. В результате даже соблюдение баланса экзогенных и эндогенных фитогормонов не всегда приводит к формированию органов в каллусе. Перспективные направления в этой области исследования, на наш взгляд, – экспериментальная регуляция активности генов на различных этапах формирования органов в каллусах злаков *in vitro*, как это показано на примере арабидопсиса [59], а также изучение пространственно-временной коэкспрессии генов во время формообразовательных процессов в каллусах (в работе [60] такой подход проде-

монстрирован на примере раннего эмбриогенеза люцерны).

Важен вопрос о клеточных и тканевых механизмах действия эндогенных фитогормонов в процессе органогенеза *in vitro* в каллусах. Механизмы влияния гормонов на морфогенез растений нельзя понять, не располагая информацией о содержании и распределении гормонов в клетках. Один из наиболее распространенных способов оценки содержания гормонов в клетках базируется на использовании искусственных конструкций, в которых репортерный ген ставится под контроль промотора, чувствительного к тому или иному гормону. У растений (как правило, представителей двудольных), трансформированных с помощью такой конструкции, искомые гормоны активируют экспрессию трансгенов, кодирующих или белки ферменты, или флюоресцирующие белки, присутствие которых в клетках можно обнаружить визуально. Такой подход позволил выявить распределение и взаимодействие эндогенных цитокининов и ауксинов в клетках каллусов арабидопсиса в процессе органогенеза [61]. Альтернативой использования репортерных конструкций для оценки уровня гормонов в клетках является применение иммуногистохимического метода с использованием специфических антител к ауксинам и цитокининам. Так, сопоставление данных по иммуногистохимии эндогенных цитокининов и ауксинов в клетках зародышевых каллусов пшеницы с результатами их гистологического анализа показало, что гормоны локализуются преимущественно в клетках активно развивающихся морфогенетических очагов [18], по-видимому, участвуя в создании позиционных сигналов для возникновения органов в определенных клеточных «нишах» каллусов.

Заметим, что концепция позиционной информации при морфогенезе воспринимается неоднозначно, вплоть до оценки ее как формальной, редуционно-механистической (по: [62]). По-видимому, этот вопрос следует отнести к категории дискуссионных. Однако несомненна, на наш взгляд, положительная роль данной концепции в попытках понять пространственно-временную организацию морфогенеза, т.е. вопроса о том, из каких именно клеток/групп клеток, в каком месте и в какой конкретной форме образуется тот или иной орган в системе целостного организма, тем более что пути морфогенеза как в экспериментах *in vitro*, так и при развитии *in vivo* могут варьировать.

Многочисленные исследования свидетельствуют о том, что к формированию регенерантов из каллусов приводит гемморизогенез, в ряде случаев – геммогенез после фитогормонального индуцирования ризогенеза в том же самом каллусе, тогда как ризогенез представляет собой «тупик» морфогенеза [10, 15–17, 44, 63].

Рассмотрим подробнее структурные особенности такого типа органогенеза *in vitro*, как гемморизогенез. Детальными гистологическими исследованиями пыльниковых и зародышевых каллусов пшеницы установлено, что процесс складывается из двух этапов: сначала вблизи поверхности каллуса экзогенно формируется почка, затем в толще каллуса эндогенно – корни [10–18, 31]. Первоочередное по сравнению с корнями формирование почки при гемморизогенезе *in vitro* отмечено при изучении каллусов различного происхождения.

Гемморизогенез начинается с заложения на поверхности каллуса меристематических очагов, деятельность клеток которых приводит к образованию апексов побегов с зачатками листьев, т.е. почек. Заложение апексов корней происходит позднее, как правило, в базальной и средней части каллуса, по-видимому, независимо от заложения почек. По мере развития почек и корней между ними постепенно устанавливается связь путем формирования в толще каллуса элементов проводящей ткани. Иммуногистохимическими методами выявлено, что эндогенные гормоны – цитокинины и ауксины – локализуются преимущественно в клетках апексов, формирующихся в зародышевых каллусах пшеницы почек и корней [18]. Как и в случае морфогенетических очагов в каллусе, это можно расценивать как проявление позиционной информации.

Хорошо развитые почки, объединенные с корнями элементами сосудистой системы в единое целое, названы гемморизогенными структурами [16].

Независимо от типа каллуса гемморизогенные структуры в оптимальных условиях *in vitro* и *ex vitro* формируют проростки обычного для донорного растения строения [10, 16, 22, 23, 36, 37]. Формирование нормальных проростков из гемморизогенных структур можно рассматривать как проявление системы надежности онтогенеза с поливариантностью решения задач [6]. В результате гемморизогенеза *in vitro* и далее *ex vitro* формируется новая полноценная особь, что позволило выделить гем-

моризогеению как отдельную категорию вегетативного размножения растений [6].

**Заключение.** Каллусы, полученные и развивающиеся в контролируемых условиях *in vitro*, могут служить удобными модельными системами для изучения реализации различных путей морфогенеза растений, включая органо-генез. Основанием для использования таких моделей служит важная роль клетки в процессах морфогенеза и органо-генеза растений: дифференциальная экспрессия генов в клетках, дифференциация и рост клеток, темпы и ориентация клеточных делений, клеточный цикл, поляризация клеток, самоорганизация клеточных систем. Кроме того, благодаря эволюционно обусловленной способности растений к регенерации, в условиях культивирования *in vitro* проявляется значительно более широкий круг их морфогенетических потенций, чем в природных условиях *in vivo* [1, 6, 10, 12, 20, 64]. Можно полагать, что дальнейшие гистологические, физиолого-биохимические и молекулярно-генетические исследования каллусов как моделей морфогенеза и, в частности, органо-генеза *in vitro* позволят приблизиться к пониманию плюри- и тотипотентности клеток и их реализации у растений в биотехнологических целях.

Работа выполнена в рамках темы государственного задания № АААА-А18-118022190099-6 на 2018-2021 гг.

### Литература

1. Журавлев Ю.Н., Омелько А.М. Морфогенез у растений *in vitro* // Физиология растений. 2008. Т. 55, № 5. С. 643–664.
2. Марченко А.О. Реализация морфогенетического потенциала растительных организмов // Успехи современной биологии. 1996. Т. 116, вып. 3. С. 306–319.
3. Лутова Л.А., Ежова Т.А., Додуева И.Е., Осипова М.А. Генетика развития растений / под ред. С.Г. Инге-Вечтомова. СПб.: Издательство Н-Л, 2010. 432 с.
4. Wolfe N.W., Clark N.L. ERC analysis: web-based inference of gene function via evolutionary rate covariation // Bioinformatics. 2015. V. 31, № 23. P. 3835–3837.
5. Барлоу П.У. Деление клеток в меристемах и значение этого процесса для органо-генеза и формообразования у растений // Онтогенез. 1994. Т. 25, № 5. С. 5–27.
6. Батыгина Т.Б. Биология развития растений. СПб.: ДЕАН, 2014. 764 с.
7. Sugiyama M. Historical review of research on plant cell dedifferentiation // J. Plant Research. 2015. V. 128, № 5. P. 349–359.
8. Ikeuchi M., Sugimoto K., Iwase A. Plant callus: mechanisms of induction and repression // Plant Cell. 2013. V. 25. P. 3159–3173.
9. Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю. Каллусогенез как путь морфогенеза в культуре пыльников злаков // Успехи современной биологии. 1997. Т. 117, вып. 1. С. 81–94.
10. От микроспоры – к сорту / Т.Б. Батыгина, Н.Н. Круглова, В.Ю. Горбунова, Г.Е. Титова, О.А. Сельдимирова. М.: Наука, 2010. 174 с.
11. Круглова Н.Н. Каллус как модель для изучения формирования структуры высшего растения // Известия Уфимского научного центра РАН. 2011. № 3. С. 17–22.
12. Круглова Н.Н., Титова Г.Е., Сельдимирова О.А. Каллусогенез как путь морфогенеза *in vitro* у злаков // Онтогенез. 2018. Т. 49, № 5. С. 273–288.
13. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. Каллус как модельная система для исследования стресс-устойчивости растений к абиотическим факторам (на примере злаков) // Успехи современной биологии. 2018. Т. 138, № 3. С. 283–293.
14. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Потенциально морфогенный каллус пшеницы в культуре *in vitro* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2018. № 2. С. 61–65.
15. Круглова Н.Н., Катасонова А.А. Незрелый зародыш пшеницы как морфогенетически компетентный эксплант // Физиология и биохимия культурных растений. 2009. Т. 41, № 2. С. 124–131.
16. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Регенерация пшеницы *in vitro* и *ex vitro*: цитогистологические аспекты. Уфа: Гилем, 2011. 124 с.
17. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Пути морфогенеза *in vitro* клеток андроклинного каллуса пшеницы // Физиология растений и генетика. 2013. Т. 45, № 5. С. 382–389.
18. 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, № 3. P. 251–264.
19. Naik S.K., Chand P.K. Tissue culture-mediated biotechnological intervention in pomegranate: a review // Plant Cell Rep. 2011. V. 30. P. 707–721.
20. Merks R.M.H., Guravage M.A. Building simulation models of developing plant organs // Ed. I. De Smet. Plant Organogenesis: Methods and Protocols.

Methods in Molecular Biology. V. 959. New York: Springer Science+Business Media, 2013. P. 333–352.

21. Терлецкая Н.В. Неспецифические реакции зерновых злаков на абиотические стрессы *in vivo* и *in vitro*. Алматы, 2012. 208 с.

22. Круглова Н.Н., Сельдиминова О.А., Зайцев Д.Ю. и др. Развитие андроклинических регенерантов пшеницы в лабораторных условиях *in vitro* и *ex vitro* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2017. № 3. С. 21–25.

23. Круглова Н.Н., Сельдиминова О.А., Зайцев Д.Ю. и др. Развитие андроклинических растений пшеницы в полевых условиях *in vivo* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2017. № 3. С. 26–30.

24. Долгих Ю.И. Соматоклональная изменчивость растений и возможности ее практического использования (на примере кукурузы): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2005. 45 с.

25. Широких И.Г., Огородникова С.Ю., Далькэ И.В. и др. Биохимическая и физиологическая оценка растений-регенерантов ячменя, полученных в селективных системах // Известия РАН. Серия биол. 2011. № 6. С. 703–709.

26. Терлецкая Н.В., Зобова Н.В., Ступко В.Ю. и др. Изучение устойчивости фотосинтетического аппарата мягкой пшеницы (*T. aestivum* L.) и ее диких сородичей к абиотическим стрессорам *in vivo* и *in vitro*. Алматы, 2017. 172 с.

27. Дубровная О.В., Бавол А.В. Изменчивость генома пшеницы в культуре *in vitro* // Цитология и генетика. 2011. Т. 45, № 5. С. 76–84.

28. Ikeuchi M., Iwase A., Sugimoto K. Control of plant cell differentiation by histone modification and DNA methylation // Current opinion in plant biology. 2015. V. 28. P. 60–67.

29. Ашапкин В.В., Кутуева Л.И., Ванюшин Б.Ф. Эпигенетическая изменчивость у растений: наследуемость, адаптивность, эволюционное значение // Физиология растений. 2016. Т. 63, № 2. С. 191–204.

30. Круглова Н.Н., Сельдиминова О.А. Морфогенез в андроклинических каллусах злаков: цитогистологические особенности // Успехи современной биологии. 2010. Т. 130, № 3. С. 247–257.

31. Эмбриологические основы андроклинии пшеницы / Н.Н. Круглова, Т.Б. Батыгина, В.Ю. Горбунова, Г.Е. Титова, О.А. Сельдиминова. М.: Наука, 2005. 99 с.

32. Doubled haploidy in model and recalcitrant species / ed. J.M. Segui-Simarro. Lausanne: Frontiers Media, 2016. 119 p.

33. Seldimirova O.A., Zaytsev D.Yu., Galin I.R., Kruglova N.N. Phytohormonal regulation of *in vitro*

formation of wheat androgenic structures // Научный результат. Серия физиол. 2016. Т. 2. С. 3–8.

34. Сельдиминова О.А., Круглова Н.Н., Зинатуллина А.Е. Роль фитогормонов в индукции каллусогенеза и регуляции путей морфогенеза каллусов злаков *in vitro* // Научный результат. Серия физиол. 2017. Т. 3, № 1. С. 8–13.

35. Сельдиминова О.А., Круглова Н.Н., Веселов Д.С., Яновская А.А. Оптимизация состава питательной среды для индукции каллусообразования у ячменя сорта Septoe и его АБК-дефицитного мутанта AZ34 // Биомика. 2017. Т. 9, № 4. С. 298–303.

36. Круглова Н.Н. Оптимизация биотехнологии получения растений пшеницы в культуре *in vitro* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2012. № 3. С. 57–61.

37. Круглова Н.Н. Выявление критической стадии автономности зародыша пшеницы в культуре *in vitro* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2013. № 1. С. 42–45.

38. Круглова Н.Н., Сельдиминова О.А., Веселов Д.С. К вопросу об участии ауксинов в индукции и регуляции морфогенеза в модельной каллусной системе *in vitro* (на примере злаков) // Биомика. 2017. Т. 9, № 4. С. 289–297.

39. Круглова Н.Н., Сельдиминова О.А., Зинатуллина А.Е., Веселов Д.С. Абсцизовая кислота в системах культуры *in vitro* эксплантов // Известия Уфимского научного центра РАН. 2018. № 2. С. 55–60.

40. Сельдиминова О.А., Безрукова М.В., Галин И.Р., Лубянова А.Р., Шакирова Ф.М., Круглова Н.Н. Влияние 24-эпибрассинолида на формирование, ростовые показатели и регенерационную способность каллусов *in vitro* контрастных по засухоустойчивости сортов пшеницы // Физиология растений. 2017. Т. 64, № 6. С. 461–472.

41. Круглова Н.Н., Батыгина Т.Б., Сельдиминова О.А. Морфогенетический потенциал спорогенных клеток пыльника злаков // Успехи современной биологии. 2000. Т. 120, № 5. С. 490–501.

42. Сельдиминова О.А., Катасонова А.А., Круглова Н.Н. Формирование морфогенетического очага как начальный этап морфогенеза *in vitro* в каллусах различного происхождения у пшеницы // Физиология и биохимия культурных растений. 2011. Т. 43, № 4. С. 297–306.

43. Сельдиминова О.А., Титова Г.Е., Круглова Н.Н. Комплексный морфолого-гистологический подход к изучению морфогенных структур в культуре *in vitro* пыльников пшеницы // Известия РАН. Серия биол. 2016. № 2. С. 155–161.

44. Slesak H., Goralski G., Pawłowska H. et al. The effect of genotype on a barley scutella culture.

Histological aspects // Cent. Eur. J. Biol. 2013. V. 8, № 1. P. 30–37.

45. Bevitori R., Popielarska-Konieczna M., dos Santos E.M. et al. Morpho-anatomical characterization of mature embryo-derived callus of rice (*Oryza sativa* L.) suitable for transformation // Protoplasma. 2014. V. 251, № 5. P. 545–554.

46. Sun L., Wu Y., Zou H. et al. Comparative proteomic analysis of the H99 inbred maize (*Zea mays* L.) line in embryogenic and non-embryogenic callus during somatic embryogenesis // Plant Cell Tiss. Org. Cult. 2013. V. 113. P. 103–119.

47. Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю., Абрамов С.Н., Сельдимирова О.А. Андрогенные эмбриониды и каллусы пшеницы: данные сканирующей электронной микроскопии // Известия РАН. Серия биол. 2001. № 2. С. 191–197.

48. Narciso J.O., Hattori K. Genotypic differences in morphology and ultrastructures of callus derived from selected rice varieties // Philippine Sci. Lett. 2010. V. 3, № 1. P. 59–65.

49. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н. Особенности начальных этапов эмбриоогенеза *in vitro* в каллусах пшеницы различного происхождения // Известия РАН. Серия биол. 2013. № 5. С. 565–573.

50. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н. Андроклиный эмбриоогенез *in vitro* у злаков // Успехи современной биологии. 2014. Т. 134, № 5. С. 476–487.

51. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н., Титова Г.Е., Батыгина Т.Б. Сравнительный ультраструктурный анализ формирующихся микроспориальных эмбрионидов *in vitro* и зиготических зародышей *in vivo* пшеницы как основа понимания цитофизиологических аспектов их развития // Онтогенез. 2017. Т. 48, № 3. С. 220–233.

52. Титова Г.Е., Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н., Галин И.Р., Батыгина Т.Б. Феномен «сиамских зародышей» у злаков *in vivo* и *in vitro*: кливажная полиэмбриония и фасциации // Онтогенез. 2016. Т. 47, № 3. С. 152–169.

53. Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н. Баланс эндогенных и экзогенных гормонов и пути морфогенеза в андроклиных каллусах пшеницы *in vitro* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2015. № 1. С. 35–39.

54. Быкова Е.А., Чергинцев Д.А., Власова Т.А., Чуб В.В. Влияние ингибитора полярного транспорта ауксина на морфогенез листа и генеративных структур при фасциации у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. // Онтогенез. 2016. Т. 47, № 4. С. 235–243.

55. Rebilas K., Rebilas A. Auxin concentration control of the average DNA content in cells of *in vitro* cultures: a theoretical model and comparison to

experimental data for *Allium cepa* and *Allium sativum* // Plant Cell, Tiss. Org. Cult. 2008. V. 95, № 1. P. 89–99.

56. Jaligot E., Rival A., Beule T. et al. Somaclonal variation in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.): the DNA methylation hypothesis // Plant Cell Rep. 2000. V. 19. P. 684–690.

57. Huang W.-L., Lee Ch.-H., Chen Y.-R. Levels of endogenous abscisic acid and indole-3-acetic acid influence shoot organogenesis in callus cultures of rice subjected to osmotic stress // Plant Cell. Tiss. Org. Cult. 2012. V. 108, № 2. P. 257–263.

58. Hisano H., Matsuura T., Mori I.C. et al. Endogenous hormone levels affect the regeneration ability of callus derived from different organs in barley // Plant Physiol. and Biochem. 2016. V. 99. P. 66–72.

59. Tyagi N., Dahleen L.S., Bregitzer P. Candidate genes within tissue culture regeneration QTL revisited with a linkage map based on transcript-derived markers // Crop Sci. 2010. V. 50, № 5. P. 1697–1707.

60. Kurdyukov S., Song Y., Sheahan M.B. et al. Transcriptional regulation of early embryo development in the model legume *Medicago truncatula* // Plant Cell Rep. 2014. V. 33, № 2. P. 349–362.

61. Cheng Z.J., Wang L., Sun W. et al. Pattern of auxin and cytokinin responses for shoot meristem induction results from the regulation of cytokinin biosynthesis by AUXIN RESPONSE FACTOR3 // Plant Physiol. 2013. V. 161, № 1. P. 240–251.

62. 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.

63. Mohd Din A.R.J., Ahmad F.I., Wagiran A. et al. Improvement of efficient *in vitro* regeneration potential of mature callus induced from Malaysian upland rice seed (*Oryza sativa* cv. Panderas) // Saudi J. Biol. Sci. 2016. V. 23, № 1, Suppl. P. 69–77.

64. Wang X., Nolan K.E., Irwanto R.R. et al. Ontogeny of embryogenic callus in *Medicago truncatula*: the fate of the pluripotent and totipotent stem cells // Ann. Bot. 2011. V. 107. P. 599–609.

## References

1. Zhuravlev Yu.N., Omelko A.M. *In vitro* morphogenesis in plants. Fiziologiya rasteniy, 2008, vol. 55, no. 5, pp. 643–664.

2. Marchenko A.O. Realization of plant organism morphogenetic potential. Uspekhi sovremennoy biologii, 1996, vol. 116, no. 3, pp. 306–319.

3. Lutova L.A., Ezhova T.A., Dodueva I.E., Osipova M.A. Genetics of plant development. S.G. Inge-Vechtomov (ed.). St. Petersburg, Izdatelstvo N-L, 2010. 432 p.

4. Wolfe N.W., Clark N.L. ERC analysis: Web-based inference of gene function via evolutionary rate covariation. *Bioinformatics*, 2015, vol. 31, no. 23, pp. 3835–3837.
5. Barlow P.W. Cell division in meristems and importance of this process for plant organogenesis and morphogenesis. *Ontogenesis*, 1994, vol. 25, no. 5, pp. 5–27.
6. Batygina T.B. *Biology of plant development*. St. Petersburg, DEAN, 2014. 764 p.
7. Sugiyama M. Historical review of research on plant cell dedifferentiation. *J. Plant Research*, 2015, vol. 128, no. 5, pp. 349–359.
8. Ikeuchi M., Sugimoto K., Iwase A. Plant callus: Mechanisms of induction and repression. *Plant Cell*, 2013, vol. 25, pp. 3159–3173.
9. Kruglova N.N., Gorbunova V.Yu. Callus genesis as a pathway of morphogenesis in cereal anther culture. *Uspekhi sovremennoy biologii*, 1997, vol. 117, issue 1, pp. 81–94.
10. Batygina T.B., Kruglova N.N., Gorbunova V.Yu., Titova G.E., Seldimirova O.A. From microspore to cultivar. Moscow, Nauka, 2010. 174 p.
11. Kruglova N.N. Callus as a model for studying the formation of higher plant structure. *Izvestiya Ufimskogo nauchnogo tsentra RAN*, 2011, no. 3, pp. 17–22.
12. Kruglova N.N., Titova G.E., Seldimirova O.A. Callus genesis as a pathway of *in vitro* morphogenesis in cereals. *Ontogenesis*, 2018, vol. 49, no. 5, pp. 273–288.
13. Kruglova N.N., Seldimirova O.A., Zinatullina A.E. Callus as a model system for studying stress-resistant plants to abiotic factors (cereals taken as an example). *Uspekhi sovremennoy biologii*, 2018, vol. 138, no. 3, pp. 283–293.
14. Kruglova N.N., Seldimirova O.A. Potentially morphogenic wheat callus in *in vitro* culture. *Izvestiya Ufimskogo nauchnogo tsentra RAN*, 2018, no. 2, pp. 61–65.
15. Kruglova N.N., Katasonova A.A. Immature wheat embryo as a morphogenetically competent explant. *Fiziologiya i biokhimiya kulturnykh rasteniy*, 2009, vol. 41, no. 2, pp. 124–131.
16. Kruglova N.N., Seldimirova O.A. Wheat regeneration *in vitro* and *ex vitro*: Cytological aspects. Ufa, Gilem, 2011. 124 p.
17. Kruglova N.N., Seldimirova O.A. Pathways of *in vitro* cellular morphogenesis in wheat androgenic callus. *Fiziologiya rasteniy i genetika*, 2013, vol. 45, no. 5, pp. 382–389.
18. Seldimirova O.A., Kudoyarova G.R., Kruglova N.N., Zaytsev D.Yu. Changes in distribution of cytokinins and auxins in cell during callus induction and organogenesis *in vitro* in immature embryo culture of wheat. *In Vitro Cell Dev. Biol. Plant.*, 2016, vol. 52, no. 3, pp. 251–264.
19. Naik S.K., Chand P.K. Tissue culture-mediated biotechnological intervention in pomegranate: A review. *Plant Cell Rep.*, 2011, vol. 30, pp. 707–721.
20. Merks R.M.H., Guravage M.A. Building simulation models of developing plant organs. I. De Smet (ed.). *Plant Organogenesis: Methods and Protocols. Methods in Molecular Biology*, vol. 959. New York, Springer Science+Business Media, 2013, pp. 333–352.
21. Terletskaia N.V. Nonspecific responses of cereal crops to abiotic stresses *in vivo* and *in vitro*. Almaty, 2012. 208 p.
22. Kruglova N.N., Seldimirova O.A., Zaytsev D.Yu., Galin I.R., Zinatullina A.E., Anokhina N.S. Development of wheat androclinal regenerants under laboratory conditions *in vitro* and *in vivo*. *Izvestiya Ufimskogo nauchnogo tsentra RAN*, 2017, no. 3, pp. 21–25.
23. Kruglova N.N., Seldimirova O.A., Zaytsev D.Yu., Galin I.R., Zinatullina A.E., Anokhina N.S. Development of wheat androclinal regenerants under field conditions *in vivo*. *Izvestiya Ufimskogo nauchnogo tsentra RAN*, 2017, no. 3, pp. 26–30.
24. Dolgikh Yu.I. Somaclonal variation in plants and possibilities for its use in practice (maize taken as an example). Dr. Sci. Thesis in Biology. Moscow, 2005. 45 p.
25. Shirokikh I.G., Ogorodnikova S.Yu., Dalke I.V., Shupletsova O.N.. Biochemical and physiological estimation of barley regenerants obtained in selective systems. *Izvestiya RAN, ser. Biology*, 2011, no. 6, pp. 703–709.
26. Terletskaia N.V., Zobova N.V., Stupko V.Yu., Iskakova A.B., Lutovinova S.Yu., Kurmanbaeva M.S. Study of the stability of the photosynthetic apparatus of soft wheat and its wild relatives to abiotic stressors *in vitro* and *in vivo*. Almaty, 2017. 172 p.
27. Dubrovnaya O.V., Baval A.V. Wheat genome variability in *in vitro* culture. *Tsitologiya i genetika*, 2011, vol. 45, no. 5, pp. 76–84.
28. Ikeuchi M., Iwase A., Sugimoto K. Control of plant cell differentiation by histone modification and DNA methylation. *Current Opinion in Plant Biology*, 2015, vol. 28, pp. 60–67.
29. Ashapkin V.V., Kutueva L.I., Vanyushin B.F. Epigenetic variability in plants: Heritability, adaptability, evolutionary significance. *Fiziologiya rasteniy*, 2016, vol. 63, no. 2, pp. 191–204.
30. Kruglova N.N., Seldimirova O.A. Morphogenesis in androclinal calli of cereals: Cytological peculiarities *Uspekhi sovremennoy biologii*, 2010, vol. 130, no. 3, pp. 247–257.

31. Kruglova N.N., Batygina T.B., Gorbunova V.Yu., Titova G.E., Seldimirova O.A. Embryological bases of wheat androcliny. Moscow, Nauka, 2005. 99 p.
32. Doubled haploidy in model and recalcitrant species. J.M. Segui-Simarro (ed.). Lausanne, Frontiers Media, 2016. 119 p.
33. Seldimirova O.A., Zaytsev D.Yu., Galin I.R., Kruglova N.N. Phytohormonal regulation of *in vitro* formation of wheat androgenic structures. Nauchnyy rezultat, ser. Fiziologiya, 2016, vol. 2, pp. 3–8.
34. Seldimirova O.A., Kruglova N.N. The role of phytohormones in callusogenesis induction and regulation of morphogenesis pathways in calluses of cereals *in vitro*. Nauchnyy rezultat, ser. Fiziologiya, 2017, vol. 3, no. 1, pp. 8–13.
35. Seldimirova O.A., Kruglova N.N., Veselov D.S., Yanovskaya A.A. Optimization of nutrient medium composition for inducing callus formation in Septoe barley and its ABC-deficient mutant AZ34. Biomics, 2017, vol. 9, no. 4, pp. 298–303.
36. Kruglova N.N. Optimization of wheat production biotechnology in *in vitro* culture. Izvestiya Ufinskogo nauchnogo tsentra RAN, 2012, no. 3, pp. 57–61.
37. Kruglova N.N. Determining the critical stage of wheat embryo autonomy in *in vitro* culture. Izvestiya Ufinskogo nauchnogo tsentra RAN, 2013, no. 1, pp. 42–45.
38. Kruglova N.N., Seldimirova O.A., Veselov D.S. On participation of auxins in morphogenesis induction and regulation in the callus model system *in vitro* (cereals taken as an example). Biomics, 2017, vol. 9, no. 4, pp. 289–297.
39. Kruglova N.N., Seldimirova O.A., Zinatuллина A.E., Veselov D.S. Abscisic acid in the *in vitro* culture explant systems. Izvestiya Ufinskogo nauchnogo tsentra RAN, 2018, no.2, pp. 55–60.
40. Seldimirova O.A., Bezrukova M.B., Galin I.R., Lubyanova A.R., Shakirova A.M., Kruglova N.N. Influence of 24-epibassinolide on the formation, growth indices and regeneration ability of *in vitro* calli in wheat varieties with contrasting resistance to drought. Fiziologiya rasteniy, 2017, vol. 64, no. 6, pp. 461–472.
41. Kruglova N.N., Batygina T.B., Seldimirova O.A. Morphogenetic potential of cereal anther sporogenous cells. Uspekhi sovremennoy biologii, 2000, vol. 120, no. 5, pp. 490–501.
42. Seldimirova O.A., Katasonova A.A., Kruglova N.N. Formation of the morphogenetic focus as the initial stage of *in vitro* morphogenesis in wheat calli of various origin. Fiziologiya i biokhimiya kulturnykh rasteniy, 2011, vol. 43, no. 4, pp. 297–306.
43. Seldimirova O.A., Titova G.E., Kruglova N.N. Integrated morpho-histological approach to studying morphogenic structures in *in vitro* culture of wheat anthers. Izvestiya RAN, ser. Biology, 2016, no. 2, pp. 155–161.
44. Slesak H., Goralski G., Pawłowska H., Skucińska B., Popielarska-Konieczna M., Joachimiak A.J. The effect of genotype on a barley scutella culture. Histological aspects. Cent. Eur. J. Biol., 2013, vol. 8, no. 1, pp. 30–37.
45. Bevitori R., Popielarska-Konieczna M., dos Santos E.M., Grossi-de-Sá M.F., Petrofeza S. Morpho-anatomical characterization of mature embryo-derived callus of rice (*Oryza sativa* L.) suitable for transformation. Protoplasma, 2014, vol. 251, no. 5, pp. 545–554.
46. Sun L., Wu Y., Zou H. Su Sh. Comparative proteomic analysis of the H99 inbred maize (*Zea mays* L.) line in embryogenic and non-embryogenic callus during somatic embryogenesis. Plant Cell Tiss. Org. Cult., 2013, vol. 113, pp. 103–119.
47. Kruglova N.N., Gorbunova V.Yu., Abramov S.N., Seldimirova O.A. Wheat androgenic embryoids and calli: Data given by scanning electron microscopy. Izvestiya RAN, ser. Biology, 2001, no. 2, pp. 191–197.
48. Narciso J.O., Hattori K. Genotypic differences in morphology and ultrastructures of callus derived from selected rice varieties. Philippine Sci. Lett., 2010, vol. 3, no. 1, pp. 59–65.
49. Seldimirova O.A., Kruglova N.N. Properties of the initial stages of embryoidogenesis *in vitro* in wheat calli of various origin. Izvestiya RAN, ser. Biology, 2013, no. 5, pp. 565–573.
50. Seldimirova O.A., Kruglova N.N. Androclinal embryoidogenesis *in vitro* in cereals. Uspekhi sovremennoy biologii, 2014, vol. 134, no. 5, pp. 476–487.
51. Seldimirova O.A., Kruglova N.N., Titova G.E., Batygina T.B. Comparative ultrastructural analysis of wheat microsporial embryoids formed *in vitro* and zygotic embryos formed *in vivo* as the basis for understanding cyto-physiological aspects of their development. Ontogenesis, 2017, vol. 48, no. 3, pp. 220–233.
52. Titova G.E., Seldimirova O.A., Kruglova N.N., Galin I.R., Batygina T.B. The phenomenon of «Siamese embryos» in cereals *in vivo* and *in vitro*: Cleavage polyembryony and fasciations. Ontogenesis, 2016, vol. 47, no. 3, pp. 152–169.
53. Seldimirova O.A., Kruglova N.N. Balance of endogenous and exogenous hormones and *in vitro* morphogenesis pathways in wheat androclinal calli. Izvestiya Ufinskogo nauchnogo tsentra RAN, 2015, no. 1, pp. 35–39.
54. Bykova E.A., Chergintsev D.A., Vlasova T.A., Choob V.V. Effect of the auxin polar transport inhibitor

on the morphogenesis of leaves and generative structures during fasciation in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Ontogenesis*, 2016, vol. 47, no. 4, pp. 235–243.

55. Rebilas K., Rebilas A. Auxin concentration control of the average DNA content in cells of *in vitro* cultures: A theoretical model and comparison to experimental data for *Allium cepa* and *Allium sativum*. *Plant Cell, Tiss. Org. Cult.*, 2008, vol. 95, no. 1, pp. 89–99.

56. Jaligot E., Rival A., Beule T., Dussert S., Verdeil J.-L. Somaclonal variation in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.): The DNA methylation hypothesis. *Plant Cell Rep.*, 2000, vol. 19, pp. 684–690.

57. Huang W.-L., Lee Ch.-H., Chen Y.-R. Levels of endogenous abscisic acid and indole-3-acetic acid influence shoot organogenesis in callus cultures of rice subjected to osmotic stress. *Plant Cell, Tiss. Org. Cult.*, 2012, vol. 108, no. 2, pp. 257–263.

58. 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. and Biochem.*, 2016, vol. 99, pp. 66–72.

59. Tyagi N., Dahleen L.S., Bregitzer P. Candidate genes within tissue culture regeneration QTL revisited with a linkage map based on transcript-derived markers. *Crop Sci.*, 2010, vol. 50, no. 5, pp. 1697–1707.

60. Kurdyukov S., Song Y., Sheahan M.B., Rose R.J. Transcriptional regulation of early embryo development in the model legume *Medicago truncatula*. *Plant Cell Rep.*, 2014, vol. 33, no. 2, pp. 349–362.

61. Xie Q., Zhang X.Sh. Cheng Z.J., Wang L., Sun W., Zhang Y., Zhou Ch., Hua Su Y., Li W., Sun T.T., Zhao X.Y., Li, X.G. Cheng Y., Zhao Y. Pattern of auxin and cytokinin responses for shoot meristem induction results from the regulation of cytokinin biosynthesis by AUXIN RESPONSE FACTOR<sub>3</sub>. *Plant Physiol.*, 2013, vol. 161, no. 1, pp. 240–251.

62. Jaeger J., Irons D., Monk N. Regulative feedback in pattern formation: towards a general relativistic theory of positional information. *Development*, 2008, vol. 135, no. 19, pp. 3175–3183.

63. Mohd Din A.R.J., Ahmad F.I., Wagiran A., Samad A.A., Rahmat Z., Sarmidi M.R. Improvement of efficient *in vitro* regeneration potential of mature callus induced from Malaysian upland rice seed (*Oryza sativa* cv. Panderas). *Saudi J. Biol. Sci.*, 2016, vol. 23, no. 1, Suppl., pp. 69–77.

64. Wang X., 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, vol. 107, pp. 599–609.



## CALLUS *IN VITRO* AS A MODEL SYSTEM FOR THE STUDY OF PLANT ORGANOGENESIS

© N.N. Kruglova, O.A. Seldimirova, A.E. Zinatullina

Ufa Institute of biology – Subdivision of the Ufa Federal Research Centre  
of the Russian Academy of Sciences,  
69, prospect Oktyabrya, 450054, Ufa, Russian Federation

The review article deals with the problem of a model approach to the study of complex problems of plant development biology. The special attention is paid to the analysis of advantages and disadvantages of using callus as a model system for the study of plant organogenesis. The definition of callus is given as the integrated system formed as exogenously (as a result of the proliferation of surface cells of various tissues of the plant organism) as well as endogenously (deep tissue); this system initially consists of homogeneous cells, which are gradually transformed into a system of groups of heterogeneous cells with species-specific morphogenetic potentials, realized by various ways of morphogenesis including organogenesis. The issues related to the release of critical stages of callus formation *in vitro* are analyzed. The formation of callus under *in vitro* conditions on the induction medium is discussed. The estimation of organogenesis as a type of morphogenesis of callus cells on the regeneration medium *in vitro* is given. Special attention is paid to the analysis of data on gemmorrhizogenesis as the type of organogenesis in the callus that is associated with the formation and development of the paired shoots and roots. The universality of plant morphogenesis processes *in vivo* and *in vitro* experiments is emphasized.

Key words: culture *in vitro*, plant morphogenesis, organogenesis, callus.