Стаття поширюється на умовах ліцензії відкритого доступу CC BY 4.0

УДК 633.15:581.143.6
DOI https://doi.org/10.32782/3083-7464-2026-2-140-145



Л. О. Рябовол
доктор сільськогосподарських наук, професор,
завідувач кафедри генетики, селекції рослин та біотехнології,
Уманський національний університет (м. Умань, Україна)
E-mail: Liudmila1511@ukr.net
orcid.org/0000-0002-5885-2180



Є. П. Горяний
аспірант кафедри генетики,
селекції рослин та біотехнології,
Уманський національний університет (м. Умань, Україна)
E-mail: jeka161190@gmail.com
orcid.org/0009-0006-3019-9235

ВПЛИВ ГЕНОТИПУ НА МОРФОГЕНЕЗ В КУЛЬТУРІ НЕЗРІЛИХ ЗАРОДКІВ ЕРЕКТОЇДНИХ ФОРМ КУКУРУДЗИ

В статті викладено інформацію щодо морфогенетичного та регенераційного потенціалу незрілих зародків окремих інбредних ліній кукурудзи в умовах культури in vitro. Встановлено генотипову специфічність індукції морфогенезу за оцінювання регенераційної здатності експлантів та виявлено генотипи з високою морфогенною компетентністю, рекомендовані до використання в генетико-селекційних і біотехнологічних програмах. Визначено, що морфогенетична реакція незрілих зародків формується внаслідок комплексної взаємодії генотипових особливостей вихідного матеріалу та умов його культивування, що проявляється у різній інтенсивності розвитку експлантів, здатності до формування проростків і калюсної тканини та подальшої регенерації. Встановлено, що всі апробовані матеріали характеризувалися здатністю до індукції морфогенних процесів і формування регенераційних структур, однак інтенсивність їх прояву істотно варіювала залежно від генотипу. Водночас підтверджено чітку генотипову залежність ефективності морфогенезу, що свідчить про вплив генетичної детермінованості вихідного матеріалу на інтенсивність розвитку незрілих зародків в ізольованій культурі. Виявлено відмінності між досліджуваними формами за частотою формування проростків, інтенсивністю їх розвитку та здатністю до калюсогенезу, що характеризує неоднаковий рівень реалізації морфогенетичного потенціалу експлантів. Сформована калюсна тканина відрізнялася за морфологічними ознаками, консистенцією та забарвленням, а морфогенні її форми характеризувалися здатністю до подальшої диференціації з утворенням соматичних ембріоїдів або пагонів. Встановлені відмінності між генотипами за регенераційним потенціалом підтверджують доцільність диференційованого добору інбредних ліній у селекційному процесі за використання біотехнологічних методів, зокрема культури незрілих зародків. За результатами досліджень виділено еректоїдні форми кукурудзи 5540, 5576 і 5596, що вирізнялися підвищеною регенераційною здатністю та можуть використовуватися як перспективний вихідний матеріал для подальших селекційних досліджень. Високий рівень морфогенної компетентності зазначених генотипів створює передумови для їх використання у системах in vitro для отримання рослин-регенерантів, прискореного розмноження цінного селекційного матеріалу та інтеграції біотехнологічних методів із класичними підходами селекції кукурудзи.

Ключові слова: *кукурудза, еректоїдна форма, in vitro, культура незрілих зародків, морфогенез, калюс, регенерація.*

ISSN 3083-7448 (PRINT)
ISSN 3083-7464 ONLINE)

L. O. Riabovol
Doctor of Agricultural Sciences, Professor,
Head of the Department of Genetics, Plant Breeding and Biotechnology,
Uman National University (Uman, Ukraine)
E-mail: Liudmila1511@ukr.net
orcid.org/0000-0002-5885-2180
Ye. P. Horianyi
PhD Student at the Department of Genetics, Plant Breeding and Biotechnology,
Uman National University (Uman, Ukraine)
E-mail: jeka161190@gmail.com
orcid.org/0009-0006-3019-9235

INFLUENCE OF GENOTYPE ON MORPHOGENESIS IN THE CULTURE OF IMMATURE EMBRYOS OF ERECTOID MAIZE

The article presents information on the morphogenetic and regenerative potential of immature embryos of selected inbred maize lines under in vitro culture conditions. Genotype-specific differences in the induction of morphogenesis were established by evaluating the regenerative capacity of explants, and genotypes with high morphogenic competence were identified and recommended for use in genetic, breeding, and biotechnological programs. It was determined that the morphogenetic response of immature embryos results from the complex interaction between the genotypic characteristics of the initial plant material and cultivation conditions, which is manifested in differences in explant development intensity, their ability to form shoots and callus tissue, and subsequent regeneration. All tested materials were found to be capable of inducing morphogenetic processes and forming regenerative structures; however, the intensity of these processes varied considerably depending on the genotype. At the same time, a clear genotype-dependent pattern in morphogenesis efficiency was confirmed, indicating the influence of the genetic determinants of the initial plant material on the development intensity of immature embryos in isolated culture. Differences among the studied forms were revealed in the frequency of shoot formation, development intensity, and callus-forming ability, reflecting different levels of realization of the morphogenetic potential of explants. The callus tissue formed differed in morphological characteristics, consistency, and coloration, while its morphogenic forms were capable of further differentiation with the formation of somatic embryos or shoots. The identified differences among genotypes in regenerative potential confirm the feasibility of differentiated selection of inbred lines in breeding programs involving biotechnological methods, particularly immature embryo culture. Based on the research results, erectoid maize forms 5540, 5576, and 5596 were identified as having enhanced regenerative capacity and may be used as promising initial material for further breeding research. The high level of morphogenic competence of these genotypes provides a basis for their application in in vitro systems for obtaining regenerated plants, accelerated propagation of valuable breeding material, and integration of biotechnological methods with conventional approaches to maize breeding.
Key words: *maize, erectoid form, in vitro, culture of immature embryos, morphogenesis, callus, regeneration.*

Постановка проблеми. На сучасному етапі розвитку селекції сільськогосподарських культур біотехнологічні методи набувають особливого значення як ефективний інструмент для вирішення широкого спектру прикладних завдань, пов'язаних зі створенням, добором, оцінюванням та прискореним розмноженням цінного генетичного матеріалу, зокрема кукурудзи [4, 14, 15]. Інтеграція методів культури *in vitro* з традиційними генетико-селекційними підходами розширює можливості створення нового вихідного матеріалу та сприяє підвищенню ефективності селекційного процесу. Одним із основних етапів біотехнологічної системи є індукція морфогенезу, що передбачає отримання морфогенної тканини з подальшим формуванням рослин-регенерантів [1, 7, 13].

Аналіз останніх джерел і публікацій. Біотехнологічний потенціал окремого генотипу рослин визначається комплексом показників, серед яких важливе місце посідають здатність до калюсогенезу, морфогенна компетентність клітин і тканин, ефективність органогенезу та регенераційна здатність експланту в умовах *in vitro*. Сукупність зазначених ознак характеризує реакцію генотипу на умови культивування та визначає перспективність його використання як вихідного матеріалу в селекційних схемах створення нових зразків [5, 7, 14]. Особливого значення це набуває для кукурудзи, оскільки ефективність регенераційних процесів істотно залежить від генотипу та взаємодії його генетичної детермінованості з компонентами живильного середовища й параметрами культивування [5, 6, 14].

Індукція рослинного матеріалу з незрілого зародка – складний морфогенетичний процес, основу якого становлять дедиференціювання спеціалізованих клітин, відновлення ними проліферативної активності та формування проростка. Калюсоутворення за ушкодження тканини експланту та регенерація пагона є результатом комплексної дії екзогенних регуляторів росту, насамперед ауксинів і цитокінінів, їх концентрації та співвідношення, генотипових особливостей вихідного матеріалу і фізико-хімічних параметрів середовища [1, 6, 13]. Тривале або багаторазове пасажування *in vitro* може супроводжуватися генетичною та епігенетичною перебудовою клітин, порушенням стабільності геному та виникненням сомаклональної варіабельності. Такі зміни можуть зумовлювати формування генетично неоднорідного потомства серед рослин-регенерантів і розглядатися як додаткове джерело спадкової мінливості для селекційного добору [4, 14].

Регенерація рослин є завершальним етапом реалізації морфогенного потенціалу клітин і тканин та полягає у відновленні окремих органів або цілісного організму з експланту, калюсної тканини чи окремої клітини. Фізіологічною та генетичною основою цього процесу є тотипотентність рослинної клітини – здатність за відповідних умов реалізувати генетичну програму розвитку, закодовану в ядерному геномі, з формуванням повноцінної рослини [14–16]. Морфогенез реалізується через

послідовну зміну процесів клітинної проліферації, диференціювання та органогенезу, результатом чого є формування меристематичних центрів, соматичних ембріоїдів, пагонів і кореневої системи. Ефективність регенерації визначається генотиповою специфічністю, типом експланту, його фізіологічним станом, складом живильного середовища та умовами культивування [1, 7, 14].

Найпоширенішим проявом морфогенної активності рослинних клітин у культурі *in vitro* є утворення калюсної тканини. За введення експлантів у культуру *in vitro* спеціалізовані та меристематичні клітини зазнають зміни програми розвитку, дедиференціюються та за сприятливого гормонального балансу переходять до активного проліферативного стану [5, 9, 13]. Визначальними чинниками морфогенезу є специфічність генотипу, тип і фізіологічний стан експланту, концентрація та співвідношення регуляторів росту, мінеральний і вуглеводний склад живильного середовища, а також фізичні умови культивування – температурний режим, освітлення, вологість тощо [1, 6, 14]. Саме комплексна взаємодія цих чинників визначає напрям реалізації морфогенного потенціалу клітин – від проліферації калюсної тканини до органогенезу, соматичного ембріоїдогенезу та формування рослини-регенеранту [7, 13, 15].

Прискорити селекційний процес створення вихідного матеріалу кукурудзи можливо за використання інноваційних підходів. Поєднання класичної селекції та біотехнологічних методів дасть змогу удосконалити регламенти технологічних схем та отримати біоматеріал з новими маркерними ознаками, що розширить генетичний потенціал культури [4, 14, 16].

З погляду експериментальної біотехнології зернові культури, зокрема кукурудза, характеризуються вираженою генотиповою залежністю морфогенетичної реакції в культурі in vitro, що ускладнює розроблення універсальних систем індукції калюсогенезу та регенерації рослин. Встановлено, що інтенсивність процесів калюсогенезу та утворення рослини-регенеранту кукурудзи в культурі *in vitro* визначається типом експланту та значною мірою залежить від генотипу вихідного матеріалу [1, 7, 14]. Проте донині актуальним залишається питання індукції калюсної маси з високим регенераційним потенціалом, здатної зберігати морфогенетичну компетентність упродовж тривалого проміжку часу [5, 9, 14].

Одними з перших учених, які висунули гіпотезу щодо генетичної детермінації здатності рослинних клітин і тканин до калюсогенезу та подальшої регенерації, були Комасуда зі співавторами [17]. На основі результатів діалельного схрещування автори встановили, що ці ознаки можуть контролюватися відносно незалежними генетичними системами, що було продемонстровано в культурі тканин незрілих зародків ячменю [17]. Подальші генетико-селекційні дослідження підтвердили суттєвий вплив генотипу на регенераційний потенціал тканин кукурудзи в культурі *in vitro* [5, 6, 14].

Застосування класичних методів генетичного аналізу дає можливість не лише ідентифікувати генетичні детермінанти, асоційовані з генотиповою варіабельністю прояву тотипотентності рослинних клітин *in vitro*, а й встановлювати їх хромосомну локалізацію та картувати відповідні локуси в генетичних картах. Зокрема, за використання генетичних матеріалів кукурудзи з додатковими або заміщеними хромосомами, а також хромосомними транслокаціями було проведено генетичне картування ознак, пов'язаних зі здатністю до індукції калюсогенезу та регенерації рослин із пиляків і незрілих ембріонів [потрібне окреме першоджерело з генетичного картування].

Результати сучасних молекулярно-генетичних досліджень свідчать про те, що істотний вплив на реалізацію тотипотентності та морфогенної компетентності клітин *in vitro* мають гени, пов'язані з регуляцією фітогормонального сигналінгу та переходом клітин до ембріогенного стану [5, 9, 15]. Зокрема, генетична варіабельність *ZmSAUR15*, пов'язаного з ауксиновою відповіддю, зумовлює відмінності у здатності незрілих зародків кукурудзи формувати ембріогенний калюс, що підтверджує генетичну детермінованість морфогенетичної відповіді [5]. Водночас сучасні біотехнологічні підходи засвідчують важливу роль морфогенних регуляторів родин WUS/WOX, BABY BOOM та GRF-GIF у стимулюванні соматичного ембріогенезу й регенерації та частковому подоланні генотипової залежності кукурудзи [3, 11, 16].

У дослідженнях з ізогенними лініями, диференційованими за алельним станом гена *Rht/rht*, що бере участь у регуляції чутливості рослин до гіберелінів, встановлено, що алельні варіанти цього гена зумовлюють відмінності у характері росту та морфогенетичної реакції калюсних культур. Водночас ступінь реалізації зазначеного ефекту виявився генотипозалежним [потрібне першоджерело щодо Rht/rht]. Реалізація в умовах культури *in vitro* функцій генів із тканинно- або органоспецифічним характером експресії може бути зумовлена індукцією або модифікацією їх транскрипційної активності під впливом екзогенних регуляторів росту, що свідчить про тісний взаємозв'язок між генетично детермінованими регуляторними механізмами та гормонально опосередкованою морфогенетичною відповіддю культивованих рослинних клітин [5, 9, 13].

Незрілі зародки розглядають як один із найефективніших типів експлантів, на основі якого розроблено низку результативних клітинних і тканинних технологій індукції морфогенної активності й отримання рослин-регенерантів кукурудзи [1, 5, 7]. Водночас використання незрілих зародків як первинного експланту визначається низкою технологічних проблем. До основних із них належить відносно короткий часовий інтервал оптимальної фізіологічної активності донорного матеріалу для виділення та введення експланту в культуру *in vitro* на відповідній стадії онтогенезу материнської форми [2, 4, 14]. Зазначені обмеження стимулюють пошук альтернативних джерел біоматеріалу, придатного

ISSN 3083-7448 (PRINT)
ISSN 3083-7464 ONLINE)

для індукції морфогенетичних процесів та ефективної регенерації рослин в ізольованій культурі [12, 15, 16]. Вчені аналізували можливість використання поряд із незрілими зародками альтернативних експлантів, зокрема молодих листків та інших меристематично активних тканин [11, 12, 15].

Нині для індукції морфогенезу та отримання регенерантів значну увагу приділяють використанню меристематичних і молодих вегетативних тканин як альтернативних джерел експлантів [11, 12, 16]. Цінність таких експлантів пов'язана з можливістю часткового нівелювання генотипозалежної специфічності регенераційної компетентності, характерної для окремих генотипів із низьким морфогенетичним потенціалом, та отримання необхідної кількості рослинного матеріалу впродовж відносно короткого періоду, що підвищує технологічну ефективність регенераційних систем [10, 12, 15]. Застосування меристематично активних тканин у поєднанні із сучасними морфогенними регуляторами спрямоване на оптимізацію умов індукції морфогенетичного потенціалу, підвищення частоти регенерації та створення ефективних систем *in vitro* для розмноження й отримання генетично цінного регенерантного матеріалу зернових культур, зокрема кукурудзи [11, 15, 16].

Метою дослідження було визначення особливостей процесів морфогенезу та регенерації в культурі незрілих зародків еректоїдних форм кукурудзи за створення вихідного матеріалу культури.

Методика дослідження. Дослідження проводили впродовж 2023–2025 рр. в навчально-науковій лабораторії біотехнології Уманського національного університету. Вихідним матеріалом для виділення експлантів слугували високопродуктиві колекційні зразки еректоїдних форм кукурудзи, отримані в результаті генетичного поліпшення селекційних форм.

Перед введенням в ізольовану культуру біоматеріал стерилізували 10%-м розчином хлораміну впродовж 15 хв і п'ятиразово промивали стерильною дистильованою водою. Незрілі зародки висаджували на модифіковане живильне середовище Мурасіге–Скуга і вирощували в культуральній кімнаті за температури 24–26 °С, 16-годинного фотоперіоду з інтенсивністю освітлення 2 кЛк і відносній вологості 75%. Отриманні проростки пересаджували для розмноження на ростове живильне середовище та збільшували інтенсивність освітлення до 3–5 кЛк. Калюсну тканину від'єднували від експланту та пересаджували на регенераційні середовища. Частку індукції формування проростків і калюсогенезу визначали за відношенням кількості експлантів з морфогенною активністю, до загальної кількості висаджених експлантів.

Основні результати дослідження. Морфогенетичний процес в умовах in vitro визначається комплексною взаємодією низки ендогенних та екзогенних факторів, зокрема, особливістю фітогормональної регуляції, ступенем дедиференціації клітин та рівнем їх морфогенетичної компетентності, індукцією клітинної проліферації, координацією клітинних поділів для формування меристематичних структур тощо. Проте встановлено, що ефективність морфогенезу визначається не лише фізико-хімічними параметрами культивування, типом і морфофізіологічним станом експланту та особливостями передкультуральної підготовки рослинного матеріалу, але й генотипом рослини-донора експланту. Від генотипу істотно залежить регенераційний потенціал біоматеріалу та його морфогенетична активність, зокрема здатність до дедиференціації, проліферації, диференціації тощо.

У процесі досліджень встановлено, що всі апробовані зразки еректоїдних форм кукурудзи характеризувались задовільною морфогенетичною здатністю (табл. 1). Загальна кількість макроструктур з незрілих зародків формувалась залежно від генотипової специфікації і варіювала від 3,2 до 42,3%. Найбільшу кількість проростків отримано з експлантів зразка 5540, інтенсивність розвитку яких була високою, що забезпечувало ріст біоматеріалу з формуванням пагона і первинного корінця. Істотно меншу кількість проростків індуковано з незрілих зародків зразків 5576 (25,0±2,5), 5596 (21,4±1,4), 5584 (17,4±1,7), 5628 (12,5±1,0), 5592 (11,4±2,0).

Таблиця 1

Морфогенна активність в культурі незрілих зародків еректоїдних зразків кукурудзи

Зразок	Кількість сформованих макроструктур, %				
	Всього	Проростки		Калюс	
		%	I*	%	I*
5540	42,3±2,9	40,1±2,1	+ + +	2,2±0,8	+
5576	28,2±2,8	25,0±2,5	+ +	3,2±0,3	+ +
5584	18,8±1,9	17,4±1,7	+ + +	1,4±0,2	+
5588	3,2±0,7	3,2 ±0,7	+ +	0,0	–
5592	11,4±2,0	11,4±2,0	+ +	0,0	–
5596	23,5±1,8	21,4±1,4	+ + +	2,1±0,4	+
5628	14,0±1,7	12,5±1,0	+ +	1,5±0,7	+
HIP_{01}	1,8	1,3	–	0,6	–

Примітка. Дані подано в середньому за повторностями, в кожній з яких висаджували 50 експлантів.

**I – інтенсивність утворення структур (пагонів, калюсу):*

«+» – низька; «+ +» – середня; «+ + +» – висока.

Інтенсивність розвитку біоматеріалу залежала від генотипу та варіювала в межах від середньої інтенсивності (зразки 5576, 5592, 5628) до високої (зразки 5584, 5596). Найменше проростків сформовано за культивування експлантів зразка 5588 (3,2±0,7), проте інтенсивність розвитку отриманого матеріалу була задовільною.

Початок індукції розвитку проростків спостерігали на 10–15 добу культивування, калюсогенез – на 20–25 добу.

Сформовані проростки мали потовщений видовжений пагін та подовжений первинний корінець. Частина рослин (до 5%) зразка 5628 формували вкорочений корінь (до 1,2 мм).

Окремі генотипи за культивування незрілих зародків на живильному середовищі формували калюсну біомасу. Інтенсивність калюсогенезу варіювала від 1,4% у зразка 5584 до 2,2% у зразка 5540. Зразки 5588 і 5592 не формували калюсу. Сформована калюсна біомаса різнилась за кольором, від світло жовтого і світло зеленого, до темних відтінків сірого та коричневого, й консистенцією – розпушений, напів розпушений, щільний, обводнений (рідко).

За регенераційною здатністю калюс ранжували на морфогенний і не морфогенний. Морфогенний калюс вирізнявся напів розпушеною або щільною консистенцією, світло жовтим або світло зеленим кольором. За перенесення на регенераційні середовища він, зазвичай, формував ущільнені зелені осередки, клітини яких за диференційованої проліферації індукували розвиток соматичних ембріоїдів або пагонів.

Висновки. За ведення селекційного процесу доцільно використовувати біотехнологічні методи для одержання та розширення генетичного різноманіття вихідного матеріалу, що сприяє прискоренню створення селекційно цінних форм з новими маркерними ознаками.

З'ясовано, що морфогенетичний потенціал експлантів еректоїдних форм кукурудзи та характер їх регенераційної здатності зумовлені генотиповими особливостями вихідного матеріалу, що свідчить про генетичну специфічність реакції *in vitro*. Найвищою морфогенетичною активністю вирізнялись зразки 5540, 5576 і 5596.

Використання експлантом незрілих зародків для отримання рослинного матеріалу забезпечує скорочення тривалості етапів отримання, добору і розмноження нового вихідного матеріалу кукурудзи та підвищення ефективності селекційного процесу культури.

Подяки. Дослідження виконувалося впродовж 2023–2025 років згідно загальноуніверситетської наукової тематики Уманського національного університету «Збалансоване використання, прогнозування та управління природно-ресурсним потенціалом агроекосистем України» (0121U112521) та «Природні ресурси України – збереження, раціональне (збалансоване) використання інноваційних технологій» (0126U000146).

Фінансування дослідження. Автори констатують, що дослідження виконано без зовнішнього фінансування.

Конфлікт інтересів. Відсутній.

Авторський внесок.

Рябовол Л. О.: визначення концепції дослідження; підбір методів дослідження; забезпечення ресурсами та обладнанням; підготовка рукопису – перегляд і редагування; наукове керівництво; адміністрування процесу.

Горяний Є. П.: визначення концепції дослідження; валідація відтворюваності результатів; проведення експерименту; аналіз даних; управління даними; підготовка рукопису – первинний текст; статистичне представлення результатів.

Декларація використання генеративного штучного інтелекту. Під час підготовки рукопису генеративні інструменти штучного інтелекту / ШІ-асистовані технології не використовувалися.

References

1. Jiao, P., Ma, R., Qi, Z., Jiang, Z., Liu, S., Qu, J., Guan, S., & Ma, Y. (2020). Optimization of callus induction conditions from immature embryos in maize and plant regeneration. *Phyton-International Journal of Experimental Botany*, 89(1), pp. 121–130. https://doi.org/10.32604/phyton.2020.07980.

2. Masters, A., Kang, M., McCaw, M., Zobrist, J.D., Gordon-Kamm, W., Jones, T., & Wang, K. (2020). Agrobacterium-mediated immature embryo transformation of recalcitrant maize inbred lines using morphogenic genes. *Journal of Visualized Experiments*, 156, e60782. https://doi.org/10.3791/60782.

3. Hoerster, G., Wang, N., Ryan, L., Wu, E., Anand, A., McBride, K., Lowe, K., Jones, T., & Gordon-Kamm, W. (2020). Use of non-integrating Zm-Wus2 vectors to enhance maize transformation. *In Vitro Cellular & Developmental Biology – Plant*, 56, pp. 265–279. https://doi.org/10.1007/s11627-019-10042-2.

4. Yassitepe, J.E.C.T., da Silva, V.C.H., Hernandes-Lopes, J., Dante, R.A., Gerhardt, I.R., Fernandes, F.R., da Silva, P.A., Vieira, L.R., Bonatti, V., & Arruda, P. (2021). Maize transformation: From plant material to the release of genetically modified and edited varieties. *Frontiers in Plant Science*, 12, 766702. https://doi.org/10.3389/fpls.2021.766702.

5. Wang, Y., He, S., Long, Y., Zhang, X., Zhang, X., Hu, H., Li, Z., Hou, F., Ge, F., Gao, S., Pan, G., Ma, L., & Shen, Y. (2022). Genetic variations in ZmSAUR15 contribute to the formation of immature embryo-derived embryonic calluses in maize. *The Plant Journal*, 109(4), pp. 980–991. https://doi.org/10.1111/tpj.15609.

6. Wei, X., Fan, X., Lu, X., Han, L., Zhang, H., Liu, S., Qu, J., Guan, S., & Ma, Y. (2022). Optimization of callus induction conditions from immature embryos of maize under stress. *Phyton-International Journal of Experimental Botany*, 91(9), pp. 1945–1957. https://doi.org/10.32604/phyton.2022.020062.

7. Obara, J.A., Mulwa, R., Oyoo, M., & Karwitha, M. (2022). Somatic embryogenesis and optimization of regeneration system from immature embryos in maize inbred lines. *Research in Biotechnology*, 13, pp. 1–10. https://doi.org/10.25081/rib.2022.v13.7490.

8. Abisso, T.G., & Tumebo, L.A. (2022). In vitro regeneration of some Ethiopian maize (*Zea mays* L.)

ISSN 3083-7448 (PRINT)
ISSN 3083-7464 ONLINE)

lines and varieties from immature embryos through callus induction. *International Journal of Biosciences*, 20(6), pp. 140–154. https://doi.org/10.12692/ijb/20.6.140-154.

9. Zhang, K., Du, D., & Wang, W. (2022). Transcriptome profiling of different state callus induced from immature embryo in maize. *Journal of Chemistry*, 2022, Article ID 6237298. https://doi.org/10.1155/2022/6237298.

10. Aesaert, S., Impens, L., Coussens, G., Van Lerberge, E., Vanderhaeghen, R., Desmet, L., Vanhevel, Y., Bossuyt, S., Wambua, A.N., Van Lijsebettens, M., Inzé, D., De Keyser, E., Jacobs, T.B., Karimi, M., & Pauwels, L. (2022). Optimized transformation and gene editing of the B104 public maize inbred by improved tissue culture and use of morphogenic regulators. *Frontiers in Plant Science*, 13, 883847. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.883847.

11. Chen, Z., Zhou, J., Galli, M., Iohannes, S.D., Clark, T., Debernardi, J.M., Dubcovsky, J., Jackson, D., & Gallavotti, A. (2026). The combination of morphogenic regulators BABY BOOM and GRF-GIF improves maize transformation efficiency and promotes leaf regeneration. *New Phytologist*, 252(1), pp. 260–275. https://doi.org/10.1111/nph.71508.

12. Wang, N., Ryan, L., Sardesai, N., Wu, E., Lenderts, B., Lowe, K., Che, P., Anand, A., Worden, A., van Dyk, D., Barone, P., Svitashev, S., Jones, T., & Gordon-Kamm, W. (2023). Leaf transformation for efficient random integration and targeted genome modification in maize and sorghum. *Nature Plants*, 9(2), pp. 255–270. https://doi.org/10.1038/s41477-022-01338-0.

13. Dai, L., & Li, T. (2024). Comparative transcriptomic insights into the mechanisms underlying maize (*Zea mays* L.) embryogenic callus differentiation. *Agronomy*, 14(8), 1689. https://doi.org/10.3390/agronomy14081689.

14. McFarland, F.L., & Kaeppler, H.F. (2025). History and current status of embryogenic culture-based tissue culture, transformation and gene editing of maize (*Zea mays* L.). *The Plant Genome*, 18(1), e20451. https://doi.org/10.1002/tpg2.20451.

15. Youngstrom, C., Wang, K., & Lee, K. (2025). Unlocking regeneration potential: Harnessing morphogenic regulators and small peptides for enhanced plant engineering. *The Plant Journal*, 121(2), e17193. https://doi.org/10.1111/tpj.17193.

16. Achary, V.M.M., Syombua, E.D., Kaur, S., Katamreddy, S.C., Zou, D., Hearne, S.J., & Bandyopadhyay, A. (2026). Advances in the use of morphogenic regulators and peptide regenerating factors for boosting plant transformation and genome editing. *Frontiers in Plant Science*, 17, 1699984. https://doi.org/10.3389/fpls.2026.1699984.

17. Komatsuda, T., Enomoto, S., & Nakajima, K. (1989). Genetics of callus proliferation and shoot differentiation in barley. *Journal of Heredity*, 80(5), pp. 345–350. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a110872.

Дата першого надходження статті до видання: 15.09.2026
Дата прийняття статті до друку після рецензування: 14.10.2026
Дата публікації (оприлюднення) статті: 24.11.2026