**УДК: 631.527.1:633.111.1** **DOI: 10.31367/2079-8725-2022-83-6-17-22**

# ИЗУЧЕНИЕ ЭФФЕКТИВНОСТИ КУЛЬТУРЫ ПЫЛЬНИКОВ *IN VITRO* СОРТОВ И ГИБРИДОВ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ (*TRITICUM AESTIVUM* L.)

**Н. В. Петраш**, младший научный сотрудник лаборатории генофонда растений, pnv11@bionet.nsc.ru, ORCID ID: 0000-0002-7499-6803;
**Е. А. Орлова**, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник лаборатории генофонда растений, ORCID ID: 0000-0001-5084-375X;
**И. Е. Лихенко**, доктор сельскохозяйственных наук, заведующий лабораторией селекции, семеноводства и технологии возделывания полевых культур, ORCID ID 0000-0002-0305-1036;
**В. В. Пискарев**, кандидат сельскохозяйственных наук, заведующий лабораторией генофонда растений, ORCID ID: 0000-0001-9225-5227
*СибНИИРС – филиал ИЦиГ СО РАН,*
*630501, Новосибирская обл., г. Новосибирск, р. п. Краснообск, С-100, зд. 21, а/я 375; e-mail: sibniirs@bk.ru*

Культура пыльников является наиболее эффективным, технически несложным инструментом для получения удвоенных гаплоидов пшеницы. Данное исследование посвящено изучению влияния генотипа и концентрации регулятора роста 2,4-Д на эффективность андрогенеза *in vitro* яровой мягкой пшеницы. Цель исследования – оценка показателей эффективности культуры пыльников гибридов первого и второго поколения и их родительских сортов и изучение ее зависимости от разных концентраций регулятора роста 2,4-Д. Проведена оценка признаков у гибридов $F_1$, популяции $F_2$ и родительских сортов Обская 2 и Новосибирская 15 при добавлении в индукционную среду 2,4-Д в концентрации 1 и 2 мг/л. Установлено, что наибольшими показателями характеризовались популяция $F_2$ и родительский сорт Новосибирская 15. Достоверно превзошли средние значения популяция $F_2$ по признаку число продуктивных пыльников/100 пыльников и по числу всех регенерантов/100 пыльников при 1 мг/л 2,4-Д, Новосибирская 15 по признаку число новообразований/100 пыльников и по числу всех регенерантов/100 новообразований при 2 мг/л 2,4-Д. В опыте установлено, что лучшая отзывчивость культуры пыльников для изучаемых генотипов была при добавлении в индукционную среду регулятора роста 2,4-Д в концентрации 1мг/л. Сорт Новосибирская 15 характеризуется хорошей отзывчивостью в культуре пыльников *in vitro* и может быть использован в качестве донора ценных аллелей в селекционных программах пшеницы с применением DH-технологий.

***Ключевые слова:*** *пшеница (Triticum aestivum L.), андрогенез in vitro, культура пыльников, удвоенные гаплоиды (DH).*

***Для цитирования:*** *Петраш Н. В., Орлова Е. А., Лихенко И. Е., Пискарев В. В. Изучение эффективности культуры пыльников in vitro сортов и гибридов мягкой пшеницы (Triticum aestivum L.) // Зерновое хозяйство России. 2022. Т. 14, № 6. С. 17–22. DOI: 10.31367/2079-8725-2022-83-6-17-22.*

(cc) BY

# THE STUDY OF THE EFFICIENCY OF ANTHER CULTURE *IN VITRO* OF BREAD WHEAT VARIETIES AND HYBRIDS (*TRITICUM AESTIVUM* L.)

**N.V. Petrash**, junior researcher of the laboratory for plant gene pool, pnv11@bionet.nsc.ru, ORCID ID 0000-0002-7499-6803;
**E. A. Orlova**, Candidate of Agricultural Sciences, leading researcher of the laboratory for plant gene pool, ORCID ID: 0000-0001-5084-375X;
**I. E. Likhenko**, Doctor of Agricultural Sciences, head of the laboratory for breeding, seed production and cultivation technologies of field crops, ORCID ID 0000-0002-0305-1036;
**V. V. Piskarev**, Candidate of Agricultural Sciences, head of the laboratory for plant gene pool, ORCID ID: 0000-0001-9225-5227
*SibRIPGB, a branch of the FRCIC&G SibB of the RAS,*
*630501, Novosibirsk region, Novosibirsk, v. of. Krasnoobsk, S-100, bld. 21, PO Box 375; e-mail: sibniirs@bk.ru*

Anther culture is the most effective and not technically complex tool for obtaining double wheat haploids. The current study is devoted to the research of the influence of the genotype and concentration of the growth regulator 2.4-D on the efficiency of androgenesis *in vitro* of spring bread wheat. The purpose of the study was to estimate the efficiency of the anther culture of hybrids of the first and second generation and their parental varieties and to study its dependence on different concentrations of the growth regulator 2.4-D. There has been carried out the estimation of the traits of the $F_1$ hybrids, the $F_2$ population, and the parental varieties 'Obskaya 2' and 'Novosibirskaya 15' when 2.4-D was added to the induction medium at a concentration of 1 and 2 mg/l. There has been established that the $F_2$ population and the parental variety 'Novosibirskaya 15' are characterized by the largest indicators. The average values were significantly surpassed by the $F_2$ population in the traits 'number of productive anthers per 100 anthers' and 'number of all regenerants per 100 anthers' at 1 mg/l of 2.4-D. The variety 'Novosibirskaya 15' surpassed the average values in traits 'number of sprouts per 100 anthers' and 'number of all regenerants per 100 sprouts' at 2 mg /l of 2.4-D. The trial has shown that the best responsiveness of the anther culture for the studied genotypes was when the growth regulator 2.4-D was added to the induction medium at a concentration of 1 mg/l. The variety 'Novosibirskaya 15' has

been characterized by good responsiveness in anther culture *in vitro* and could be used as a donor of valuable alleles in wheat breeding programs using DH technologies.

***Keywords:*** *wheat (Triticum aestivum L.), androgenesis in vitro, anther culture, doubled haploids (DH).*

**Введение.** Мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.) является важнейшей злаковой культурой и основным источником растительного белка для человечества. С увеличением населения Земли встает необходимость наращивания производства пшеницы. Для решения этой задачи необходимо создавать новые высокоурожайные сорта, сочетающие в себе высокую продуктивность, экологическую пластичность и устойчивость к биотическим и абиотическим факторам. В селекционном процессе пшеницы наряду с традиционными методами в последнее время широко применяются различные подходы, позволяющие оптимизировать процесс создания нового сорта. Одним из таких подходов является использование в качестве исходного материала линий удвоенных гаплоидов, DH (от английского doubled haploids). Это линии, полученные при удвоении числа хромосом гаплоидного растения. Данный метод позволяет за одну генерацию получить однородные гомозиготные линии и избежать нескольких поколений самоопыления, тем самым способствует снижению сроков и стоимости выведения новых сортов.

Культура пыльников *in vitro* (КП) является наиболее распространенным, технически несложным и эффективным методом получения DH пшеницы (Castillo et al., 2015).

Эффективность КП зависит от многих параметров, в частности, условий выращивания доноров, стадии развития микроспор, предобработок, однако определяющим является влияние генотипа и состава индукционных сред, особенно содержание регуляторов роста (Круглова и Сельдимирова, 2015; Некрасова и Калинина, 2022). Особенное значение имеет содержание синтетических ауксинов для индукции новообразований и регенерации растений. 2,4-Д считается основным ауксином, используемым для индукции соматического эмбриогенеза у пшеницы (Lantos and Pauk, 2020).

Существует несколько факторов, ограничивающих получение андрогенных растений, таких как явление альбинизма проростков, сильная генотипическая зависимость, как среди видов, так и внутри вида. Известно, что озимые генотипы гексаплоидных пшениц более отзывчивы в КП, чем яровые (Lazaridou et al., 2016). Показано, что многие хромосомы (1A, 1B, 1D, 2D, 4B, 5B, 7A, 7B, 7D) и QTL (1B, 2D, 2AL, 2BL, 5BL, 7B) оказывают влияние на формирование эмбриоидов и регенерацию растений при андрогенезе *in vitro* (Nielsen et al., 2015; Lantos and Pauk, 2020). Установлено положительное влияние пшенично-ржаной транслокации 1RS.1BL на регенерацию растений в КП (Першина и др., 2014; Тиманова и др. 2022). Проблема генотипической зависимости может быть решена за счет использования в селекционных скрещиваниях отзывчивых генотипов (Lantos and Pauk, 2020). Следовательно, целесообразно проводить скрининг исходных сортов и линий и вовлекать в скрещивания наиболее подходящие образцы с хорошей отзывчивостью к андрогенезу *in vitro*.

Целью работы является оценка показателей эффективности КП гибридов первого и второго поколения (Обская 2 х Новосибирская 15) и их родительских сортов и изучение ее зависимости от разных концентраций регулятора роста 2,4-Д.

**Материалы и методы исследований.** В качестве материала использовались гибриды первого и второго поколения коммерческих сортов яровой мягкой пшеницы Обская 2 х Новосибирская 15, селекции ИЦиГ СО РАН. Растения-доноры пыльников выращивали на опытном поле СибНИИРС-филиал ИЦиГ СО РАН в 2020 году.

Сбор колосьев проводили с главных побегов, когда микроспоры в пыльниках находились в средней или поздней одноядерной стадии (рис. 1, а). Визуально это соответствует расположению середины колоса на уровне влагалища второго сверху листа[1]. Оценку стадии развития микроспор проводили под микроскопом Leica CME, Leica Microsistems (Россия) на давленных цитологических препаратах, окрашенных ацетокармином. Собранные в поле колосья выдерживали при температуре 4 ˚С в течение 7 дней. После предобработки холодом колосья, находящиеся в колосовой трубке, поверхностно стерилизовали 96%-м спиртом и переносили в стерильные условия. Пыльники выделяли из боковых цветков средней части каждого колоса, в среднем около 50 пыльников с каждого колоса.

Культура пыльников *in vitro* включает два последовательных этапа. Первый связан с получением из микроспор новообразований (эмбриоидов или каллусов) на индукционной среде с регуляторами роста (рис. 1, б). Второй заключается в развитии из новообразований целых растений на регенерационной среде при освещении (рис. 1, д).

Пыльники инокулировали в 100 мм Ø в 100-миллиметровые чашки Петри, содержащие 15–20 мл индукционной среды Chu, N6 (Duchefa C0204) с добавлением 90 г/л сахаров (сахароза: мальтоза – 2:1); миоинозитол – 100 мг/л; растительный агар – 6 г/л; кинетин – 0,5 мг/л. В работе использовали две концентрации регулятора роста 2,4 дихлорфеноксиуксусной кислоты (2,4-Д) – 1 и 2 мг/л.

[1] Данный морфологический маркер не должен использоваться как основной, поскольку он зависит от генотипа и условий выращивания. Поэтому необходимо проводить определение фазы развития микроспор в пыльниках под микроскопом для каждого нового опыта.

Для каждого генотипа было изучено не менее 100 пыльников в четырехкратной повторности. Чашки Петри с пыльниками 3–4 недели инкубировали в темноте при температуре 28 ˚С до появления первых эмбриоподобных структур (ЭС), затем продолжали инкубировать при температуре 25 ˚С для дальнейшего роста ЭС. После 30–40 дней инкубации ЭС, достигшие в диаметре 1,5–2 мм, переносили на регенерационную среду Гамборга, B5 (Duchefa G0210) с добавлением сахарозы – 30 г/л и растительного агара – 5 г/л, НИК и кинетина – по 0,5 мг/л, с последующим пассажем на безгормональную среду. Регенерация проростков проходила при 16-часовом световом периоде и температуре 18–20 ˚С.

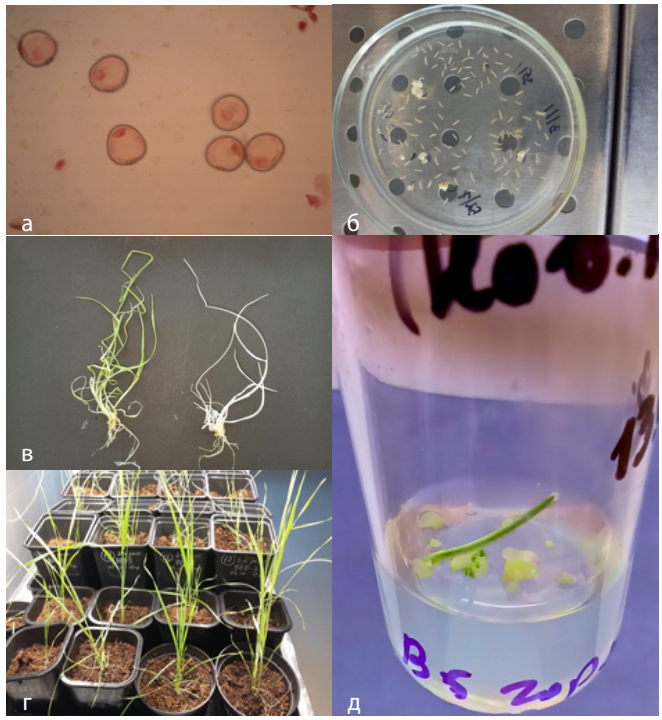


**Рис. 1.** Основные этапы получения растений-ренерантов в культуре пыльников *in vitro*:
а – микроспоры в средней одноядерной стадии; б – появление на пыльниках новообразований;
в – зеленый и альбиносный растения-регенеранты; г – выращивание растений-регенерантов;
д – регенерация зеленых проростков из новообразований

**Fig. 1.** The main stages of obtaining plants-regenerants in the anther culture *in vitro*:
a – microspores in the middle single-nuclear stage; b – emergency of sprouts on the anther;
c – green and albino plants-regenerants; d – cultivation of plants-regenerants;
e – regeneration of green seedlings from sprouts

Зеленые проростки с хорошо развитыми корнями и листьями пересаживали в искусственный грунт со смесью кокосового субстрата, универсального грунта и вермикулита в пропорции 3:2:1. Укоренившиеся растения выращивали под светодиодными лампами при температуре 19–21 ˚С и влажности около 50–60 % (рис. 1, г). Растения с озерненным колосом (спонтанно удвоенные гаплоиды) выращивали до полной зрелости зерна, стерильные растения (гаплоиды) выбраковывали. Каждый колос считали отдельной линией.

Для оценки эффективности культуры пыльников (КП) проводили учет по показателям: число продуктивных пыльников/100 пыльников (ЧПП/100П); число новообразований (эмбриоподобных структур и каллусов)/100 пыльников (ЧН/100П); число всех регенерантов/100 пыльников (ЧВР/100П); число зеленых регенерантов/100 пыльников (ЧЗР/100П); число всех регенерантов/100 новообразований (ЧВР/100Н).

Статистическая обработка данных была выполнена средствами программного пакета Microsoft Excel 2010. Расчет главных компонент через метод главных координат проводили при помощи программного пакета JACOBI4 (Полунин и др., 2014).

**Результаты и их обсуждение.** Эффективность культуры пыльников *in vitro* оцениваемых образцов изучали при культивировании пыльников на среде N6 с добавлением различных концентраций регулятора роста 2,4-Д. Всего на индукционную среду был инокулирован 3281 пыльник.

Продуктивными пыльниками (ПП) считали пыльники, у которых в результате деления микроспор образовалось одно и более новообразований (эмбиоподобные структуры и каллусы). Значения признака «число ПП/100П» варьировали от 7,47 до 1,70 в зависимости от генотипа и концентрации 2,4-Д. При 1 мг/л 2,4-Д достоверно выше среднего были значения у $F_2$, достоверно ниже – у Обской 2, остальные генотипы – на уровне среднего (табл. 1).

**Таблица 1. Результаты оценки эффективности культуры пыльников сортов Обская 2, Новосибирская 15 и их $F_1$ и $F_2$ гибридов при добавлении в индукционную среду 1 и 2 мг/л регулятора роста 2,4-Д**
**Table 1. Results of the efficiency of the anther culture of the varieties 'Obskaya 2', 'Novosibirskaya 15' and their $F_1$ and $F_2$ hybrids with the addition of 1 and 2 mg/l of growth regulator 2.4-D to the induction medium**

| Генотип | Число продуктивных пыльников/ на 100 пыльников | | | Число новообразований/ на 100 пыльников | | | Число всех регенерантов/ на 100 пыльников | | | Число зеленых регенерантов/ на 100 пыльников | | | Число всех регенерантов/ на 100 новообразований | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 мг/л | 2 мг/л | Ср. зн. | 1 мг/л | 2 мг/л | Ср. зн. | 1 мг/л | 2 мг/л | Ср. зн. | 1 мг/л | 2 мг/л | Ср. зн. | 1 мг/л | 2 мг/л | Ср. зн. |
| $F_2$ (Об2хН15) | 7,47* | 1,70 | 4,59 | 10,31 | 2,27 | 6,29 | 5,41* | 0,42 | 2,91 | 1,03 | 0,28 | 0,65 | 52,50 | 18,75 | 35,60 |
| $F_1$ (Об2хН15) | 3,63 | 4,17 | 3,90 | 3,93 | 1,79 | 2,86 | 0,60* | 0,00 | 0,30 | 0,30 | 0,00 | 0,15 | 15,38* | 0,00 | 7,69 |
| Новосибирская 15 | 5,37 | 4,54 | 4,96 | 6,87 | 6,05* | 6,46 | 3,28 | 2,16 | 2,72 | 0,00 | 1,08 | 0,54 | 47,83 | 35,71* | 41,8 |
| Обская 2 | 2,64* | 1,80 | 2,22 | 4,28 | 0,90 | 2,59 | 2,01 | 0,00 | 1,00 | 0,88 | 0,00 | 0,44 | 47,06 | 0,00 | 23,5 |
| Среднее значение | 4,78 | 3,05 | | 6,34 | 2,75 | | 2,83 | 0,65 | | 0,55 | 0,34 | | 40,69 | 13,62 | |
| Станд. отклонение | 2,12 | 1,50 | | 2,95 | 2,26 | | 2,04 | 1,03 | | 0,49 | 0,51 | | 17,0 | 17,08 | |

*Примечание. «*» – достоверное отличие от среднего значения.*

Наибольшее число новообразований (ЧН/100П) наблюдалось у популяции $F_2$, (10,31) при 1мг/л 2,4-Д, наименьшее было у сорта Обская 2 (0,90) при 2мг/л 2,4-Д. Достоверно превзошел среднее значение сорт Новосибирская 15 при концентрации 2 мг/л. В среднем популяция $F_2$ и сорт Новосибирская 15 формировали большее число новообразований – 6,29 и 6,46 соответственно, тогда как гибриды $F_1$ и Обская 2 характеризовались меньшим выходом новообразований – 2,86 и 2,59 соответственно.

Из сформированных новообразований на регенерационной среде развивались зеленые проростки и альбиносы (рис. 1, в), а также структуры, развивающиеся по типу ризогенеза, и структуры с отсутствием развития. Достоверно большее число проростков регенерировало на основе популяции $F_2$ – 5,41 при 1мг/л 2,4-Д.

Наиболее важным показателем КП является признак «число зеленых регенерантов на 100 выделенных пыльников (ЗР/100П)», поскольку практический интерес заключается именно в выходе зеленых проростков. По этому признаку максимальное значение составило 1,08 (Новосибирская 15) при 2 мг/л. Не формировали зеленых проростков образцы Обская 2 и гибриды $F_1$ при 2 мг/л и Новосибирская 15 при 1 мг/л 2,4-Д.

Чтобы установить, насколько эффективно новообразования дают проростки, оценивался признак «число всех регенерантов на 100 новообразований (ВР/100Н)». Максимальное значение по этому признаку было у популяции $F_2$ при 1мг/л 2,4-Д – 52,50. В среднем по генотипу лучше регенерировали новообразования из сорта Новосибирская 15 – 41,8, меньше всего проростков формировалось на основе гибридов $F_1$ – 7,69.

Большое значение имеют работы по изучению отзывчивости к андрогенезу *in vitro* вовлекаемых в скрещивания генотипов и отработка методических протоколов. Настоящее исследование было выполнено для изучения реакции в культуре пыльников при разных концентрациях регулятора роста двух отличающихся по происхождению и признакам сортов, их гибридов $F_1$ и $F_2$. Сорт пшеницы Обская 2 (Новосибирская 20 х Тулайковская 10) является среднеспелым, ценным по качеству. Ранний сорт Новосибирская 15 имеет в родословной сорта Безенчукская 98, Иртышанка 10, Тулунская и Новосибирская 22 и относится к сильным пшеницам. Разность происхождения изучаемых сортов объясняет значимые различия по признакам КП. В целом, для сорта Новосибирская 15 отмечается тенденция более высокой эффективности КП, чем у второго родительского сорта Обская 2, по признакам ЧПП/100П, ЧН/100П и ЧВР/100П превышение составило примерно 2 раза. Поэтому Новосибирская 15 может использоваться в скрещиваниях в качестве донора ценных аллелей высокой отзывчивости в андрогенезе *in vitro*.

Показатели андрогенеза *in vitro* имеют генотипическую зависимость. Известно, что признаки индукция новообразований, регенерация и частота зеленых проростков регулируются разными генами и наследуются независимо (El-Fatah et al., 2020).

Эффективность КП гибридов была различной. Показатели признаков у $F_2$ близки к значениям более отзывчивого родителя (Новосибирской 15). Значения признаков гибридов $F_1$ меньше по сравнению с Новосибирской 15 и гибридами $F_2$ и близки к менее эффективному в КП родителю, Обской 2. Это можно объяснить как проявление в $F_1$ гибридной депрессии. В литературе описывается сходное явление, однако отмечается, что гетерозиготные генотипы имеют более высокую частоту андрогенных пыльников, чем среднее значение их родителей (El-Fatah et al., 2020).

Изучение зависимости эффективности культуры пыльников от концентрации регулятора роста 2,4-Д в индукционной среде пока-

зало, что увеличение концентрации привело к снижению показателей оцениваемых признаков для популяции $F_2$, Обской 2 и гибридов $F_1$ (за исключением признака ЧПП/100П). Родительский сорт Новосибирская 15 характеризуется примерно равной эффективностью на различных концентрациях фитогормона, однако все зеленые растения регенерировали при концентрации 2 мг/л. Выявлено, что наиболее эффективной является культура пыльников при добавлении в индукционную среду регулятора роста в концентрации 1 мг/л.

По результатам проведенного компонентного анализа данных установлено, что изменчивость определяется двумя главными компонентами, на долю которых приходится 55 и 38 %. В первую компоненту с относительно большими коэффициентами нагрузки вошли оцениваемые признаки при концентрации 2 мг/л, во вторую – признаки при 1мг/л 2,4-D, за исключением признака «число ПП/100П», который при 2 мг/л вошел в PCo_2. На графике распределения генотипов видно, что при проекции на ось абсцисс (PCo_1) сорта Обская 2 и Новосибирская 15 удалены друг от друга, что дает основание считать их сортами с различной эффективностью в культуре пыльников (рис. 2).

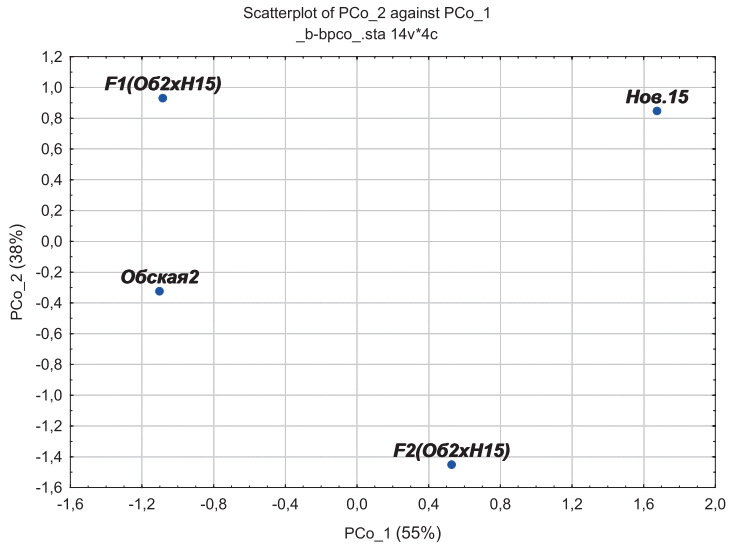


**Рис. 2.** График распределения генотипов. Компонентный анализ эффективности культуры пыльников сортов Обская 2, Новосибирская 15 и их гибридов при различной концентрации регулятора роста 2,4-Д
**Fig. 2.** Graph of the distribution of genotypes. Component analysis of the efficiency of the anther culture of the varieties 'Obskaya 2', 'Novosibirskaya 15' and their hybrids at different concentrations of the growth regulator 2.4-D

Гибриды $F_1$ находятся на уровне менее отзывчивого в культуре пыльников сорта Обская 2, а популяция $F_2$ занимает промежуточное положение между родительскими сортами.

Всего в результате проведенного опыта было получено 28 DH-линий из 11 семей растений-регенерантов, которые оценивались в полевых условиях по комплексу хозяйственно ценных признаков. Лучшие образцы в настоящее время включены в селекционный процесс ИЦиГ СО РАН.

**Выводы.** В нашей работе изучен андрогенетический потенциал сортов пшеницы Обская 2, Новосибирская 15 и их гибридов в первом и втором поколении, созданы линии удвоенных гаплоидов. Показана различная отзывчивость в КП у оцениваемых сортов. Новосибирская 15 оценена как сорт с хорошей эффективностью КП. Популяция $F_2$ превзошла по показателям андрогенеза *in vitro* гибриды $F_1$, которые проявляли гибридную депрессию и по значениям признаков были близки к менее эффективному в КП родителю – Обской 2. Для данных генотипов наиболее эффективной оказалась индукция андрогенеза *in vitro* при добавлении 2,4-Д в концентрации 1мг/л. Полученные DH-линии включены в селекционные программы ИЦиГ СО РАН.

**Благодарности.** Работа поддержана бюджетным проектом ИЦиГ СО РАН № FWNR-2022-0037. Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

**Библиографические ссылки**

1. Круглова Н. Н., Сельдимирова О. А. Сравнительная оценка частоты образования андроклинных эмбриоидов у родительских сортов, гибридов $F_1$ и дигаплоидных линий гибридов $F_1$ яровой мягкой пшеницы // Пермский аграрный вестник. 2015. № 2 (10). С. 66–71.

2. Некрасова О. А., Калинина Н. В. Факторы, влияющие на процессы андрогенеза при культивировании пыльников пшеницы (обзор) // Зерновое хозяйство России. 2022. Т. 14, № 3.С. 25–30. DOI: 10.31367/2079-8725-2022-81-3-25-30.

3. Першина Л. А., Осадчая Т. С., Бадаева Е. Д., Белан И. А., Россеева Л. П. Изучение особенностей андрогенеза в культуре пыльников сортов и перспективной формы яровой мягкой пшеницы

западно-сибирской селекции, различающихся наличием или отсутствием пшенично-чужеродных транслокаций // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2014. Т. 17, №. 1. С. 40–49.

4. Полунин Д.А., Штайгер И.А., Ефимов В.М. Разработка программного комплекса JACOBI 4 для многомерного анализа микрочиповых данных // Вестник Новосибирского государственного университета. Серия: Информационные технологии. 2014. Т. 12, Вып. 2. С. 90–98.

5. Тимонова Е.М., Адонина И.Г., Салина Е.А. Изучение влияния чужеродных транслокаций на показатели андрогенеза *in vitro* у линий мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2022. Т. 183, №. 1. С. 127–134.

6. Castillo A.M., Sánchez-Díaz R.A., Vallés M.P. Effect of ovary induction on bread wheat anther culture: ovary genotype and developmental stage, and candidate gene association // Frontiers in Plant Science. 2015. Vol. 6. P. 402. DOI: 10.3389/fpls.2015.00402.

7. El-Fatah A., Bahaa E.S., Sayed M.A., El-Sanusy S.A. Genetic analysis of anther culture response and identification of QTLs associated with response traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) // Molecular Biology Reports. 2020. Vol. 47, № 12. P. 9289–9300. DOI: 10.1007/s11033-020-06007-z.

8. Lantos C., Pauk J. Factors influencing the efficiency of wheat anther culture // Acta Biologica Cracoviensia. Series Botanica. 2020. Vol. 62, № 2. P. 7–16. DOI: 10.24425/abcsb.2020.131671.

9. Lazaridou T., Pankou C., Xynias I., Roupakias D. Effect of D genome on wheat anther culture response after cold and mannitol pretreatment // Acta Biologica Cracoviensia s. Botanica. 2016. Vol. 58, № 1. DOI: 10.1515/abcsb-2016-0006.

10. Nielsen N.H., Andersen S.U., Stougaard J., Jensen A., Backes G., Jahoor A. Chromosomal regions associated with the *in vitro* culture response of wheat (*Triticum aestivum* L.) microspores // Plant breeding. 2015. Vol. 134, № 3. C. 255–263. DOI: 10.1111/pbr.12257.

**References**

1. Kruglova N.N., Sel'dimirova O.A. Sravnitel'naya otsenka chastoty obrazovaniya androklin-nykh embrioidov u roditel'skikh sortov, gibridov $F_1$ i digaploidnykh linii gibridov $F_1$ yarovoi myagkoi pshenitsy [Comparative estimation of the frequency of formation of androclinic embryoids in parental varieties, $F_1$ hybrids and dihaploid lines of $F_1$ hybrids of spring bread wheat] // Permskii agrarnyi vestnik. 2015. № 2 (10). S. 66–71.

2. Nekrasova O.A., Kalinina N.V. Faktory, vliyayushchie na protsessy androgeneza pri kul'tivirovanii pyl'nikov pshenitsy (obzor) [Factors influencing the androgenesis processes during wheat anthers' cultivation (review)] // Zernovoe khozyaistvo Rossii. 2022. T. 14, № 3. S. 25–30. DOI: 10.31367/2079-8725-2022-81-3-25-30.

3. Pershina L.A., Osadchaya T.S., Badaeva E.D., Belan I.A., Rosseeva L.P. Izuchenie osobennostei androgeneza v kul'ture pyl'nikov sortov i perspektivnoi formy yarovoi myagkoi pshenitsy zapadnosibirskoi selektsii, razlichayushchikhsya nalichiem ili otsutstviem pshenichno-chuzherodnykh translokatsii [Study of the characteristics of androgenesis in the anthers culture of varieties and a promising form of spring bread wheat of West Siberian breeding, differing in the presence or absence of wheat-alien translocations] // Vavilovskii zhurnal genetiki i selektsii. 2014. T. 17, №. 1. S. 40–49.

4. Polunin D.A., Shtaiger I.A., Efimov V.M. Razrabotka programmnogo kompleksa JACOBI 4 dlya mnogomernogo analiza mikrochipovykh dannykh [Development of the JACOBI 4 software package for multivariate analysis of microchip data] // Vestnik Novosibirskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Informatsionnye tekhnologii. 2014. T. 12, Vyp. 2. S. 90–98.

5. Timonova E.M., Adonina I.G., Salina E.A. Izuchenie vliyaniya chuzherodnykh translokatsii na pokazateli androgeneza *in vitro* u linii myagkoi pshenitsy (*Triticum aestivum* L.) [Study of the effect of alien translocations on the androgenesis' parameters *in vitro* in the bread wheat lines (*Triticum aestivum* L.)] // Trudy po prikladnoi botanike, genetike i selektsii. 2022. T. 183, №. 1. S. 127–134.

6. Castillo A.M., Sánchez-Díaz R.A., Vallés M.P. Effect of ovary induction on bread wheat anther culture: ovary genotype and developmental stage, and candidate gene association // Frontiers in Plant Science. 2015. Vol. 6. P. 402. DOI: 10.3389/fpls.2015.00402.

7. El-Fatah A., Bahaa E.S., Sayed M.A., El-Sanusy S.A. Genetic analysis of anther culture response and identification of QTLs associated with response traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) // Molecular Biology Reports. 2020. Vol. 47, № 12. P. 9289–9300. DOI: 10.1007/s11033-020-06007-z.

8. Lantos C., Pauk J. Factors influencing the efficiency of wheat anther culture // Acta Biologica Cracoviensia. Series Botanica. 2020. Vol. 62, № 2. P. 7–16. DOI: 10.24425/abcsb.2020.131671.

9. Lazaridou T., Pankou C., Xynias I., Roupakias D. Effect of D genome on wheat anther culture response after cold and mannitol pretreatment // Acta Biologica Cracoviensia s. Botanica. 2016. Vol. 58, № 1. DOI: 10.1515/abcsb-2016-0006.

10. Nielsen N.H., Andersen S.U., Stougaard J., Jensen A., Backes G., Jahoor A. Chromosomal regions associated with the *in vitro* culture response of wheat (*Triticum aestivum* L.) microspores // Plant breeding. 2015. Vol. 134, № 3. S. 255–263. DOI: 10.1111/pbr.12257.

Поступила: 06.10.22; доработана после рецензирования: 11.11.22; принята к публикации: 14.11.22.

**Критерии авторства.** Авторы статьи подтверждают, что имеют на статью равные права и несут равную ответственность за плагиат.

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

**Авторский вклад.** Лихенко И.Е. – постановка цели и задач исследования; Пискарев В.В. – концептуализация исследования; Петраш Н.В. – сбор и анализ литературных данных, проведение лабораторных исследований, анализ данных и их интерпретация, подготовка рукописи; Орлова Е.А. – анализ данных и их интерпретация, подготовка рукописи.

**Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.**