

ВЛИЯНИЕ КОНЦЕНТРАЦИИ 2,4-Д НА ЭФФЕКТИВНОСТЬ АНДРОГЕНЕЗА В КУЛЬТУРЕ ПЫЛЬНИКОВ ТРИТИКАЛЕ (*TRITICOSECALE WITTMACK*) IN VITRO

О.В. Хомякова, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории клеточной селекции, ORCID ID: 0000-0002-5218-6076;

В.Н. Акинина, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории клеточной селекции, ORCID ID: 0000-0003-3661-9246;

Т.И. Дьячук, доктор биологических наук, главный научный сотрудник лаборатории клеточной селекции, cell_selection@list.ru, ORCID ID: 0000-0001-7420-0521;

С.В. Жилин, научный сотрудник лаборатории клеточной селекции, ORCID ID: 0000-0001-6181-5279;

Э.В. Калашникова, научный сотрудник лаборатории клеточной селекции, ORCID ID: 0000-0002-3870-0542;

О.А. Генералова, младший научный сотрудник лаборатории клеточной селекции, ORCID ID: 0009-0007-0146-5001;

В.П. Куликова, младший научный сотрудник лаборатории клеточной селекции, ORCID ID: 0000-0003-3071-0188.

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный аграрный научный центр Юго-Востока»,
410010, г. Саратов, ул. Тулайкова, д. 7, e-mail: cell_selection@list.ru

Востребованным методом получения гаплоидных растений тритикале является андрогенез *in vitro*, который реализуется в культуре пыльников и изолированных микроспор. Однако неразрешенные до настоящего времени проблемы (генотипическая зависимость, низкая частота регенерации растений и высокая доля альбиносов) снижают эффективность метода и возможности его применения в практической селекции и теоретических исследованиях. Цель исследований: выявить влияние концентраций экзогенного ауксина 2,4-Д (1 мг/л, 2 мг/л, 3 мг/л) в составе индукционной питательной среды на эффективность микроспорового эмбриогенеза в культуре пыльников тритикале. Успешность метода оценивали по следующим показателям: выход эмбриогенных пыльников и андрогенетических структур, общая регенерация растений, регенерация зеленых и альбиносных растений (% к общему числу культивируемых пыльников). Установлено, что эффективность индукционной стадии под влиянием разного количественного содержания 2,4-Д генотип-специфична. У наиболее отзывчивой линии (№10) выход андрогенетических структур был максимальным при минимальном содержании 2,4-Д (1 мг/л) и уменьшился более, чем в два раза (с 78,0 до 33,3%) при увеличении содержания 2,4-Д до 3 мг/л. У двух генотипов (№37 и №6) с увеличением концентрации 2,4-Д эффективность индукционной стадии повышалась (у №37 с 15,7 до 34,8%, у линии №6 с 30,1 до 46,5%). У двух линий с низкой отзывчивостью (№18 и №34) частота формирования андрогенетических структур увеличивалась при возрастании концентрации 2,4-Д от 1 до 2 мг/л и снижалась при увеличении концентрации ауксина до 3 мг/л. Универсальной концентрации экзогенного ауксина для всех генотипов не существует. Анализ частных средних по показателям индукционной стадии показал преимущества питательной среды с содержанием 2,4-Д 2 мг/л. Частота регенерации зеленых растений статистически значимо снижалась в варианте среды, содержащей 3 мг/л 2,4-Д. Максимальный выход зеленых растений (4% от культивируемых пыльников) получен из эмбриоидов, сформированных на среде с 2 мг/л 2,4-Д. Всего в эксперименте получено 1689 растений, из которых 977 зеленых и 712 альбиносов.

Ключевые слова: тритикале (*×Triticosecale Wittmack*), гаплоидия, культура пыльников, 2,4-Д.

Для цитирования: Хомякова О.В., Акинина В.Н., Дьячук Т.И., Жилин С.В., Калашникова Э.В., Генералова О.А., Куликова В.П. Влияние концентрации 2,4-Д на эффективность андрогенеза в культуре пыльников тритикале (*×Triticosecale Wittmack*) *in vitro* // Зерновое хозяйство России. 2026, Т.18, №3. С. 50-55. DOI: 10.31367/2079-8725-2026-104-3-50-55.



THE EFFECT OF 2,4-D CONCENTRATION ON THE EFFICIENCY OF ANDROGENESIS IN *IN VITRO* TRITICALE ANTHHER CULTURE (*TRITICOSECALE WITTMACK*)

O.V. Khomyakova, Candidate of Biological Sciences, leading researcher of the laboratory for cell breeding, ORCID ID: 0000-0002-5218-6076;

V.N. Akinina, Candidate of Biological Sciences, leading researcher of the laboratory for cell breeding, ORCID ID: 0000-0003-3661-9246;

T.I. Diyachuk, Doctor of Biological Sciences, main researcher of the laboratory for cell breeding, cell_

selection@list.ru, 8(927)107-59-49, ORCID ID: 0000-0001-7420-0521;

S.V. Zhilin, researcher of the laboratory for cell breeding, ORCID ID: 0000-0001-6181-5279;

E.V. Kalashnikova, researcher of the laboratory for cell breeding, ORCID ID: 0000-0002-3870-0542;

O.A. Generalova, junior researcher of the laboratory for cell breeding, ORCID ID: 0009-0007-0146-5001;

V.P. Kulikova, junior researcher of the laboratory for cell breeding, ORCID ID: 0000-00030-3071-0188.

*Federal State Budget Scientific Institution "Federal Agriculture Research Center the South-East",
410010, Saratov, Tulaykov Str., 7; e-mail: cell_selection@list.ru*

A popular method for producing haploid triticale plants is *in vitro* androgenesis, which is performed in anther culture and isolated microspores. However, unresolved issues (genotypic dependence, low plant regeneration rate, and high proportion of albinos) limit the method's efficiency and its applicability in practical breeding and theoretical research. The purpose of the current study was to determine the effect of exogenous auxin 2,4-D concentrations (1 mg/l, 2 mg/l, and 3 mg/l) in an induction nutrient medium on the efficiency of microspore embryogenesis in triticale anther culture. The success of the method was estimated by such parameters as a yield of embryogenic anthers and androgenetic structures, an overall plant regeneration, and regeneration of green and albino plants (% of the total number of cultured anthers). There has been established that the effectiveness of the induction stage under the effect of different quantitative 2,4-D content is genotype-specific. The most responsive line (No.10) has demonstrated the maximum yield of androgenetic structures at the minimum 2,4-D content (1 mg/l) and decreased more than twofold (from 78.0 to 33.3%) with an increase in 2,4-D content to 3 mg/l. Two genotypes (No.37 and No.6) have shown an increase of the efficiency of the induction stage with increasing 2,4-D concentration (line No.37 from 15.7 to 34.8%, line No.6 from 30.1 to 46.5%). Two lines with low responsiveness (No.18 and No.34) have increased the frequency of androgenetic structure formation with an increase in 2,4-D concentration from 1 to 2 mg/l and decreased with an increase in auxin concentration to 3 mg/l. There is no universal concentration of exogenous auxin for all genotypes. The analysis of partial means for the induction stage parameters has demonstrated the advantages of a nutrient medium containing 2 mg/l of 2,4-D. The green plant regeneration rate was statistically significantly reduced in the medium containing 3 mg/l of 2,4-D. The maximum yield of green plants (4% of cultured anthers) was obtained from embryoids formed on a medium containing 2 mg/l of 2,4-D. A total of 1,689 plants were developed in the trial, of which 977 were green and 712 were albino.

Keywords: triticale (*×Triticosecale* Wittmack), haploidy, anther culture, 2,4-D.

Введение. Тритикале (*×Triticosecale* Wittm.) – синтетический ботанический род семейства мятликовых (*Poaceae*), объединяющий в одном геноме хромосомы пшеницы и ржи. На современном этапе тритикале является коммерческой культурой, с огромным потенциалом в качестве продуктов питания человека и корма для животных. В условиях нарастания аридизации и континентальности климата проявилась высокая конкурентная способность этого вида по сравнению с другими злаками. Посевные площади под культурой в мире достигают 4 млн. га, производство зерна – более 14 млн.т. Лидерами по посевным площадям являются европейские страны – Польша, Беларусь, Франция, Германия. По данным Росстата в 2024 г. общая посевная площадь в РФ составляла около 135 тыс. га. Ведущие позиции по посевным площадям занимают Поволжье, Центрально-Черноземный регион, Северный Кавказ, Южный Урал и Сибирь. По мнению ведущих специалистов, в ближайшем будущем тритикале может стать одной из ведущих кормовых и продовольственных культур (Грабовец, 2019; Горянина и Макушин, 2021).

В селекции многих видов растений в настоящее время применяются методы биотехнологии, основанные на культивировании клеток и тканей в условиях *in vitro*. Благодаря развитию методов *in vitro* (IVB-методов) стало возможным массовое получение гаплоидных растений, которые после диплоидизации генома формируют гомозиготные удвоенные гаплоиды (DH-линии) (Niazian et al., 2020; Segui-Simarro et al., 2021). Перечень сортов различных видов злаков, полученных на основе DH-линий, отражен в публикациях Humphreys and Knox (2015) и Kishii and Singh (2020). В настоящее время гаплоидные растения получены у 384 видов (Segui-Simarro et al., 2021).

Один из наиболее востребованных методов индукции гаплоидов тритикале – андрогенез *in vitro*, который реализуется в культуре пыльников или изолированных микроспор. Метод основан на переключении программы развития микроспор с гаметофитного (формирование пыльцевого зерна) на спорофитный путь развития (асексуальное формирование эмбриоидов с последующей регенерацией растений). Микроспоровый эмбриогенез является важным адаптационным механизмом, который проявляется только в определенных условиях как следствие стрессовых воздействий (Bonet et al.1998).

Среди различных видов стрессов для получения гаплоидных растений методом андрогенеза *in vitro* наибольшее применение получило холодное воздействие на соцветия или пыльники донорных растений (4–7°C). Критическими факторами, влияющими на эффективность эмбриогенеза, являются генотип донорного растения, стадия развития микроспор на момент отбора, тип и интенсивность применяемого стресса, минеральный состав питательных сред, тип и концентрация регуляторов роста и других биологически активных компонентов питательной среды (Niazian M., Shariathpanahi, 2020).

Конечная эффективность процесса андрогенеза зависит от трех независимых компонентов – эффективности формирования эмбриогенных структур, их способности к регенерации растений и частоты регенерации зеленых растений. Каждая из этих компонент находится под самостоятельным генетическим контролем (El-Fattach et al., 2020).

Основными неразрешенными проблемами получения гаплоидных растений тритикале в культуре пыльников являются генотипическая зависимость всех стадий андрогенеза, низкая частота регенерации

растений из эмбрионных структур и высокая доля альбиносных растений. Наибольший вклад в эффективность микроспорового эмбриогенеза вносит генотип донорного растения. Проявляются различия не только между видами, сортами и линиями, но даже между отдельными соцветиями растения. Индукционная фаза андрогенеза является более значимой, чем фаза регенерации растений. Важной частью стратегии улучшения эффективности андрогенеза является оптимизация состава индукционных питательных сред.

Физиологический статус растения, ткани и клетки играют критическую роль. Одним из компонентов физиологического статуса является гомеостаз регуляторов роста, особенно ауксинов и цитокининов, являющихся сигнальными молекулами, которые контролируют рост и развитие (Zur et al., 2015). В условиях *in vitro* ауксины и цитокинины контролируют клеточное деление и морфогенез. Эндогенный гормональный баланс ауксинов и цитокининов в индукционной питательной среде определяет эмбрионный потенциал микроспор (Juzon-Sikora et al., 2022). В культуре пыльников злаков в качестве ауксина в составе индукционной питательной среды применяется 2,4-Д в различных концентрациях от 0,5 до 2 мг/л (Ержебаева и др., 2019; Kishii and Singh; 2020). Выявлены преимущества зеатина в сравнении с кинетином в индукционной питательной среде (Дьячук и др., 2024). К выбору концентрации 2,4-Д необходимо подходить с осторожностью, в связи с ее влиянием на соматическую изменчивость и выход зеленых растений (Niazian and Shariatpanahi, 2020).

Для использования ДН-линий тритикале в теоретических исследованиях (картирования локусов количественных признаков (QTLs), в маркер-опосредованной селекции, геномном редактировании), а также практической селекции необходимы эффективные протоколы получения гаплоидных растений.

Цель исследований: выявить влияние концентраций экзогенного ауксина 2,4-Д (1 мг/л, 2 мг/л, 3 мг/л) в составе индукционной питательной среды на эффективность микроспорового эмбриогенеза в культуре пыльников тритикале.

Материалы и методы исследований. Донорные растения для культивирования пыльников выращивали на опытном поле ФГБНУ «ФАНЦ Юго-Востока» (г. Саратов). Для опыта использовали 5 перспективных линий озимой тритикале различного происхождения, с неизвестными ранее параметрами гаплопродукции: №37/2025 (F₈ Студент/Союз//Modus), №10/2025 (F₉ Зимотор/оз.мягк. пш. Л39), №18/2025 (F₉ ДН-21/Каприз), №34/2025 (F₁₄ оз. мягк. пш. Губерния/АД-1//Студент), №6 (F₉ МАГ/Корнет //оз.мягк.пш. Сар.8). Выбор указанных линий был обоснован их недостаточной выравненностью по высоте растений. Отбор донорных колосьев для культивирования пыльников проводили с главных побегов на стадии вакуолизированной микроспоры. Морфологически эта стадия в условиях Саратова соответствует положению середины колоса у основания предпоследнего листа. Отобранные побеги выдерживали 14 суток при пониженной положительной температуре (4°C). Для получения стерильных культур колосья стерилизовали неразбавленным коммерческим препаратом «Белизна» в течение 8 мин с последующей 3-х кратной промывкой стерильной дистиллированной водой. Пыльники вычленили в условиях ламинар-бокса

и помещали в пробирки на косой агар питательной среды (объем 7 мл) по 20 штук в каждую. Пыльники культивировали на базовой питательной среде С-17. Культивирование пыльников проводили в темноте в течение 5-6 недель в климатостате «КС-200» (Россия) при температуре 25-28°C. Андрогенетические структуры размером более 2 мм переносили на питательную среду MS для регенерации растений, с содержанием ИУК 0,5 мг/л, кинетина 0,2 мг/л и сахарозы 3%. Вариантами опыта служили различные концентрации 2,4-Д (1 мг/л, 2 мг/л и 3 мг/л) в индукционной питательной среде. В качестве цитокинина использовали зеатин (0,5 мг/л). Эффективность андрогенеза оценивали по следующим показателям: выход эмбрионных пыльников от общего числа культивируемых пыльников (ЭП/100КП), число андрогенетических структур на 100 культивируемых пыльников (АС/100КП), общее число регенерантов на 100 андрогенетических структур (Р/100АС), число зеленых растений (ЗР/100АС) и альбиносных растений (АП/100АС). Растения, имеющие сформированные корни и побеги, яровизировали в условиях *in vitro* в бытовом холодильнике при температуре 4°C. После перевода растений в условия *ex vitro* их выращивание проходило в питательном грунте «ТЕРРАВИТА» в отдельных стаканчиках. Полный цикл получения гаплоидов и ДН-линий тритикале представлен в публикации Дьячук с соавт (2024).

Экспериментальные данные обрабатывали при помощи статистического пакета программ «Статистический и биометрико-генетический анализ в растениеводстве и селекции» («AGROS», версия 2.09) и представлены двухфакторным дисперсионным анализом.

Результаты и их обсуждение. Анализ полученных культур спустя 50 суток культивирования показал, что все генотипы сформировали андрогенетические структуры на разных вариантах питательной среды. Неотзывчивых генотипов из 5-ти изученных не выявлено. Частота формирования эмбрионных пыльников у разных генотипов варьировала от 2,3 до 38,0% от общего числа культивируемых пыльников (табл.1). Анализ частных средних показал преимущества питательной среды с 2 мг/л 2,4-Д. На индукционной питательной среде с содержанием 1 мг/л 2,4-Д сформировалось в среднем 13,8% (варьирование 2,3-38,0%) эмбрионных пыльников, на среде с 2 мг/л – 17,7% (варьирование 10,5-28,4%), с 3 мг/л – 13,1% (варьирование 7,1-21,8%). В то же время проявилась генотип-специфическая реакция в зависимости от концентрации 2,4-Д. У двух генотипов (№37 и №6) с увеличением концентрации 2,4-Д от 1 до 3 мг/л эффективность индукционной стадии повышалась. У наиболее отзывчивой линии №10 с увеличением концентрации 2,4-Д выход АС снизился с 78,0% до 33,3%, т.е. более, чем в два раза. У двух линий с низкой отзывчивостью (№18 и №34) частота формирования ЭП увеличивалась при возрастании концентрации ауксина от 1 до 2 мг/л и снижалась при содержании 2,4-Д 3 мг/л.

Средние значения второго показателя индукционной стадии (выход АС) также выше при содержании 2,4-Д 2 мг/л (35,7% в сравнении с 26,8 и 28,1%). Сравнение множественных средних по выходу структур у отдельных генотипов установило, что наиболее отзывчивыми были №10 (59,3%) и №6 (40,1%).

Таблица 1. Влияние концентраций ауксина 2,4-Д на индукцию андрогенеза в культуре пыльников тритикале

Table 1. The effect of 2,4-D auxin concentrations on androgenesis induction of triticale anther culture

№ линий	Концентрация 2,4-Д, мг/л	Культивируемые пыльники	Эмбриогенные пыльники		Андрогенетические структуры	
			шт.	% от культивируемых пыльников	шт.	% от культивируемых пыльников
37	1	2650	216	8,2с	416	15,7d
	2	2159	226	10,5d	497	23,0f
	3	2072	292	14,1f	721	34,8j
10	1	2096	797	38,0m	1635	78,0n
	2	2385	677	28,4l	1585	66,5m
	3	1618	249	15,4ghi	538	33,3ij
18	1	1731	73	4,2b	126	7,3b
	2	1735	275	15,9hi	480	26,2g
	3	1557	110	7,1c	153	9,8c
34	1	748	17	2,3a	21	2,8a
	2	1275	174	13,6ef	243	19,1e
	3	1103	82	7,4c	182	16,5d
6	1	1719	277	16,1i	517	30,1h
	2	611	123	20,1j	277	43,8k
	3	1480	323	21,8k	718	46,5l
Σ		24912	3911	15,7	8109	
НСР ₀₅ для фактора А(генотип)				0,6		1,0
НСР ₀₅ для фактора В (питательная среда)				0,5		0,7
НСР ₀₅ АхВ (взаимодействие факторов)				1,1		1,6
Средние по фактору А (генотип)			10,9с; 27,3е; 9,1b; 7,8a; 19,3d		24,5с; 59,3е; 14,4b; 12,8a; 40,1d	
Средние по фактору В (питательная среда)			13,8a; 17,7с; 13,1a		26,8a; 35,7с; 28,1b	

Примечание. Варианты, сопровождаемые одинаковыми латинскими буквами, различаются незначимо по критерию Дункана;

Эффективность прохождения второго этапа гаплопродукции – регенерации растений, представлена в таблице 2. Общий выход растений на 100 культивируемых пыльников варьировал от 0,5 до 16,2%. Различия между генотипами статистически достоверны. Максимальное значение выявлено у линии №10 – 16,2%. Анализ данных по множественному сравнению частных средних по различным вариантам питательных сред показал, что эффективность регенерации АС, сформированных на инициальной среде с различным содержанием 2,4-Д, не различалась.

Регенерация зеленых растений по отношению к

культивируемым пыльникам варьировала от 0,3 до 12,4%. Генотип оказал достоверное влияние на выход зеленых растений. Максимальное значение показателя (12,4%) проявилось у линии №10 на среде содержащей 1 мг/л 2,4-Д. Множественное сравнение частных средних показывает, что увеличение концентрации 2,4-Д до 3 мг/л статистически значимо снижает выход зеленых регенерантов. Оптимальной для регенерации зеленых растений из сформированных эмбриоидов, была среда с 2 мг/л 2,4-Д (4,0%). Выход альбиносных растений зависел от генотипа, но концентрация ауксина не повлияла на этот показатель.

Таблица 2. Влияние концентраций 2,4-Д в индукционной среде на регенерацию растений

Table 2. The effect of 2,4-D concentrations in the induction medium on plant regeneration

№ линии	Концентрация 2,4-Д, мг/л	Получено растений					
		всего		зеленых		альбиносов	
		шт.	% от культивируемых пыльников	шт.	% от культивируемых пыльников	шт.	% от культивируемых пыльников
№37	1	125	4,7f	20	0,8ab	105	4,0j
	2	100	4,6ef	27	1,3bc	73	3,4g
	3	125	6,0g	46	2,2e	79	3,8hij
№10	1	339	16,2m	254	12,4l	85	4,1j
	2	311	13,0l	190	8,0k	121	5,10k
	3	130	8,0hij	84	5,2h	46	2,8f
№18	1	25	1,4a	14	0,8ab	11	0,6abc
	2	74	4,3def	58	3,3f	16	0,9cd
	3	43	2,8c	26	1,7de	17	1,1d

Продолжение табл. 2

№34	1	4	0,5a	2	0,3a	2	0,3a
	2	33	2,6bc	22	1,7cde	11	0,9bcd
	3	8	0,7a	4	0,4a	4	0,4a
№6	1	149	8,7j	82	4,8gh	67	13,9ij
	2	51	8,4ij	36	5,9i	15	2,5ef
	3	172	11,6k	112	7,6k	60	4,1j
Σ		1689		977		712	
В т.ч. Среда 1		642		372		270	
Среда 2		569		333		236	
Среда 3		478		272		206	
НСР ₀₅ для фактора А (генотип)			0,2		0,3		0,2
НСР ₀₅ для фактора В (соотношение гормонов)			0,2		0,2		NS
НСР ₀₅ для А х В (взаимодействие факторов)			0,4		0,5		0,3
Средние по фактору А – 5,1с; 12,4е; 2,8б; 1,3а; 9,6д				1,4б; 8,5е; 1,9с; 0,8а; 6,1д		3,7д; 4,0е; 0,9б; 0,5а; 3,5с	
Средние по фактору В – 6,3аб; 6,6б; 5,8а				3,8б; 4,0б; 3,4а		2,6; 2,6; 2,4	

Примечание. Варианты, сопровождаемые одинаковыми латинскими буквами, различаются незначимо по критерию Дункана.

Из литературы известно, что в культуре пыльников тритикале на жидкой инициальной среде, содержащей зеатин, формируются дифференцированные биполярные структуры (Ержебаева и др., 2019). В наших опытах применялась агаризованная питательная среда, сформированные структуры в основном были представлены глобулярными эмбриоидами. Агар может влиять на осмотические и нутриентные свойства геля из-за содержания фенольных веществ и жирных кислот, ингибирующих рост клеточных культур. Кроме того, недостаточная дифференциация эмбриоподобных структур может быть связана с конкуренцией за элементы питания и истощением питательной среды. В то же время агаризованная питательная среда имеет несомненные преимущества в рутинной работе для массового получения гаплоидных растений, так как культуры в меньшей степени подвергаются контаминации, что особенно важно при многократном переносе эмбриогенных структур из одной пробирки на среду для регенерации растений.

Установлено, что холодовая обработка увеличивала содержание ИУК как в пыльниках отзывчивых, так и слабо отзывчивых генотипов. В то же время, в пыльниках отзывчивых линий выявлена значительно меньшая концентрация этого гормона. Авторы считают, что ни один из регуляторов роста поодиночке не влияет на эмбриогенную компетенцию микроспор.

Критической прерогативой для успешной индукции микроспорового эмбриогенеза является специфический гомеостаз эндогенных и экзогенных регуляторов роста. Корреляционный анализ подтвердил наличие сильной отрицательной корреляции между концентрацией ИУК и эффективностью микроспорового эмбриогенеза (Zur et al., 2015).

Выводы. Эффективность андрогенеза тритикале в культуре пыльников *in vitro* под влиянием разных концентраций 2,4-Д в составе индукционной питательной среды генотип-специфична. Максимальное значение показателей индукционной стадии у наиболее отзывчивого генотипа выявлен при сниженных концентрациях ауксина. Анализ частных средних по параметрам индукционной стадии выявил преимущества питательной среды с соотношением ауксина/цитокинин 2/0,5 мг/л.

Преимущества второго варианта питательной среды (2/0,5) проявились по средней частоте формирования зеленых растений, которая составила 4% от КП. В общей сложности из 24912 КП сформировалось 3911 ЭП, 8109 АС, получено 1689 растений, из которых 977 зеленых и 712 альбиносов.

Финансирование. Исследования проведены в рамках выполнения государственного задания по теме FNWF-2022-0001 «Ускоренное создание сортов и линий тритикале на основе удвоенных гаплоидов».

Библиографический список

1. Грабовец А.И. Тритикале – итоги селекции и проблемы возделывания // Вестник Российской сельскохозяйственной науки. 2019. №1. С.32-36. DOI: 10.30850/vrsn/2019/1/32-36.
2. Горянина Т.А., Макушин А.Н. Качество зерна сортов озимых тритикале селекции Самарского НИИСХ // Аграрный научный журнал. 2021. №7. С.4-8. DOI: 10.28983/asj.y2021i7pp4-8
3. Дьячук Т.И., Хомякова О.В., Акинина В.Н., Жилин С.В., Калашникова Э.В., Сайфетдинов Е.А. Влияние кинетина и зеатина на показатели андрогенеза в культуре пыльников тритикале (*×Triticosecale* Wittmack) *in vitro* // Сельскохозяйственная биология. 2024. Т 59. №5. С.983-994. DOI: 10.15389/agrobiology.2024/5/ 983rus.
4. Ержебаева Р.С., Абдурахманова Б.А., Бастубаева Ш.О., Таджикибаев Д. Эмбриогенез и регенерация растений в культуре пыльников гексаплоидной тритикале (*×Triticosecale* Wittmack) под влиянием цитокинина зеатина // Сельскохозяйственная биология. 2019. Т.54. №5. С.934-945. DOI: 10.15389/agrobiology.2019.5.934rus
5. Bonet F.J., Azbaid L., Olmedilla A. Pollen embryogenesis: atavism or totipotency // Protoplasma. 1998. Vol. 202. P. 115-121

6. El-Fatah A., Bahaa E.S., Sayed M.A., El-Sanussy S.A. Genetic analysis of anther culture response and identification of QTLs associated with response in wheat (*Triticum aestivum* L.) // Molecular Biology Reports. 2020. Vol.47 (12). P.9289-9300. DOI: 1007/s11033-020-06007-z.
7. Humphreys D.G. and Knox E. Doubled Haploid Breeding in Cereals // Advances in Plant Breeding Strategies: Breeding, Biotechnology and Molecular Tools (Al-Khayri et al. (eds): Springer Int. Publishing. Switzerland, 2015. P. 241-290. DOI: 10.1007/978-3-319-2251-0_9.
8. Juzon-Sikora K., Nowicka A., Plaskova L., Dolezal K., Zur I. Hormonal homeostasis associated with effective induction of Triticale microspore embryogenesis // Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC). 2022. Published online 26 December 2022. DOI: 10. 1007/s11240-022-02433-y.
9. Kishii M. and Singh S. Haploid Production Technology: Fasten Wheat Breeding to Meet Future Food Security // Accelerated Plant Breeding. Vol.1: Springer Nature Switzerland AG, 2020. P.139-165. DOI: 10.1007/978-3-030-41866-3_6.
10. Niazian M., Sharithpanahi M.E. In vitro-based doubled haploid production: recent improvements // Euphytica. 2020. Vol. 216. P.69. DOI: 1007/s10681-020-02609-7.
11. Segui-Simarro J.M., Moreno J.B., Fernandez M.G., and Mir R. Species with Haploid or Doubled Haploid Protocols // Segui-Simarro J.M. (ed.) Doubled Haploid Technology: General Topics. Vol.1: Methods in Molecular Biology: Business Media, LLC, Part of Springer Nature. 2021. DOI:10.1007/978-1-0716-1315-3_3.
12. Zur I., Dubas E., Krzewska M., Waligorski P., Dziurka M., Janowiak F. Hormonal requirements for effective induction of microspore embryogenesis in triticale (*×Triticosecale* Wittmack) anther cultures // Plant Cell Reports. 2015. Vol.34. P. 47-62. DOI: 10.1007/s00299-014-1686-4.

References

1. Grabovec A.I. Triticale – itogi selekcii i problemy vzdelyvaniya [Triticale: breeding results and cultivation challenges] // Vestnik Rossijskoj sel'skohozyajstvennoj nauki. 2019. №1. S.32-36. DOI: 10.30850/vrsn/2019/1/32-36.
2. Goryanina T.A., Makushin A.N. Kachestvo zerna sortov ozimyh tritikale selekcii Samarskogo NIISKH [Grain quality of winter triticale varieties developed at the Samara RIA] // Agrarnyj nauchnyj zhurnal. 2021. №7. S.4-8. DOI: 10.28983/asj.y2021i7pp4-8
3. D'yachuk T.I., Homyakova O.V., Akinina V.N., Zhilin S.V., Kalashnikova E.V., Sajfetdinov E.A. Vliyanie kinetina i zeatina na pokazateli androgeneza v kul'ture pyl'nikov tritikale (*×Triticosecale* Wittmack) in vitro [The effect of kinetin and zeatin on androgenesis in triticale anther culture] // Sel'skohozyajstvennaya biologiya. 2024. T 59. №5. S.983-994. DOI: 10.15389/agrobiology.2024/5/ 983rus.
4. Erzhebaeva R.S., Abdurahmanova 'A., Bastubaeva S.H.O., Tazhibayev D. Embriogenez i regeneraciya rastenij v kul'ture pyl'nikov geksaploidnoj tritikale (*×Triticosecale* Wittmack) pod vliyaniem citokinina zeatina [Embryogenesis and plant regeneration in hexaploid triticale (*×Triticosecale* Wittmack) anther under the effect of the cytokinin zeatin] // Sel'skohozyajstvennaya biologiya. 2019. T.54. №5. S.934-945. DOI: 10.15389/agrobiology.2019.5.934rus
5. Bonet F.J., Azbaid L., Olmedilla A. Pollen embryogenesis: atavism or totipotency // Protoplasma. 1998. Vol. 202. P. 115-121
6. El-Fatah A., Bahaa E.S., Sayed M.A., El-Sanussy S.A. Genetic analysis of anther culture response and identification of QTLs associated with response in wheat (*Triticum aestivum* L.) // Molecular Biology Reports. 2020. Vol.47 (12). P.9289-9300. DOI: 1007/s11033-020-06007-z.
7. Humphreys D.G. and Knox E. Doubled Haploid Breeding in Cereals // Advances in Plant Breeding Strategies: Breeding, Biotechnology and Molecular Tools (Al-Khayri et al. (eds): Springer Int. Publishing. Switzerland, 2015. P. 241-290. DOI: 10.1007/978-3-319-2251-0_9.
8. Juzon-Sikora K., Nowicka A., Plaskova L., Dolezal K., Zur I. Hormonal homeostasis associated with effective induction of Triticale microspore embryogenesis // Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC). 2022. Published online 26 December 2022. DOI: 10. 1007/s11240-022-02433-y.
9. Kishii M. and Singh S. Haploid Production Technology: Fasten Wheat Breeding to Meet Future Food Security // Accelerated Plant Breeding. Vol.1: Springer Nature Switzerland AG, 2020. P.139-165. DOI: 10.1007/978-3-030-41866-3_6.
10. Niazian M., Sharithpanahi M.E. In vitro-based doubled haploid production: recent improvements // Euphytica. 2020. Vol. 216. P.69. DOI: 10.1007/s10681-020-02609-7
11. Segui-Simarro J.M., Moreno J.B., Fernandez M.G., and Mir R. Species with Haploid or Doubled Haploid Protocols // Segui-Simarro J.M. (ed.) Doubled Haploid Technology: General Topics. Vol.1: Methods in Molecular Biology: Business Media, LLC, Part of Springer Nature. 2021. DOI:10.1007/978-1-0716-1315-3_3.
12. Zur I., Dubas E., Krzewska M., Waligorski P., Dziurka M., Janowiak F. Hormonal requirements for effective induction of microspore embryogenesis in triticale (*×Triticosecale* Wittmack) anther cultures // Plant Cell Reports. 2015. Vol.34. P.47-62. DOI: 10.1007/s00299-014-1686-4.

Поступила: 29.01.26; доработана после рецензирования: 14.04.26; принята к публикации: 05.05.26.

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. Хомякова О.В. – концептуализация исследования, сбор и анализ данных, подготовка рукописи; Акинина В.Н. – сбор и анализ данных; Дьячук Т.И. – концептуализация исследования, подготовка рукописи; Жилин С.В. – подготовка и выполнение опыта; Калашникова Э.В. – подготовка и выполнение опыта; Генералова О.А. – подготовка и выполнение опыта; Куликова В.П. – подготовка и выполнение опыта.

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.