УДК 581.143.6:581.162.1:575.127.2 DOI: 10.31367/2079-8725-2023-89-6-52-58

ПОЛУЧЕНИЕ РАСТЕНИЙ-РЕГЕНЕРАНТОВ МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ ПШЕНИЦЫ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ НЕЗРЕЛЫХ ЗАРОДЫШЕЙ В КАЧЕСТВЕ ЭКСПЛАНТОВ

Н. В. Калинина, младший научный сотрудник лаборатории клеточной селекции, kalinina74783@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-2305-4189;
В. Ю. Донцова, младший научный сотрудник лаборатории клеточной селекции, valja-doncova@mail.ru, ORCID ID: 0000-0003-1083-9881;
Н. Г. Черткова, младший научный сотрудник лаборатории клеточной селекции, tycik17082012@gmail.com, ORCID ID: 0000-0003-4005-9771;
Д. М. Марченко, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник отдела селекции и семеноводства озимой пшеницы, wiza101@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-5251-3903
ФГБНУ Аграрный научный центр «Донской»,
347740, Ростовская обл., г. Зерноград, ул. Научный городок, д. 3; e-mail: vniizk30@mail.ru

Особое внимание в селекции озимой пшеницы в настоящее время уделяется внедрению биотехнологических методов. Культура незрелых зародышей *in vitro* – альтернативный способ получения гибридов, которые часто не развиваются полностью *in vivo*. Цель исследований – оценка способности незрелых зародышей межвидовых гибридов озимой пшеницы к индукции каллуса, морфогенезу и регенерации растений на искусственных питательных средах, а также подбор оптимальных условий для получения полноценных растений со всеми ботаническими признаками вида. Материал исследований – 5 гибридных комбинаций межвидовых скрещиваний между твердой (*Triticum durum* DESF.) и мягкой (*Triticum aestivum* L.) озимой пшеницей. Отбор материала проводили в течение одного полевого сезона (2022 г.). В качестве эксплантов использовали незрелые зародыши. Культуральные среды – по прописи Мурасиге-Скуга (MS). Различались они по содержанию гормонов и органических веществ. Установлено, что гибридные комбинации характеризовались разнообразием морфогенного ответа. Проявление каллусогенеза было недостаточно высоким и составляло в среднем 22–32 % в зависимости от питательной среды. Ризогенез составлял в среднем от 1–6,7 % и заканчивался образованием корней. Процесс образования эмбриоидо- и гемморизогенеза лучше всего проявился у гибридной комбинации № 1, причем на двух средах. Все процессы морфогенеза, кроме «ризогенеза», сильно варьировали по гибридным комбинациям. Наибольшее количество растений-регенерантов было получено по гибридной комбинации № 1 (61 шт., 54,5 %). После яровизации и акклиматизации выжило 38 % растений от числа посаженных зародышей. Наибольшее число колосьев – 79 шт. образовалось по гибридной комбинации № 1, в среднем 1,46 колоса на одно растение. Однако не все колосья были фертильны. Результаты корреляционного анализа позволили выявить показатели, тесно коррелирующие с величиной регенерации растений, а именно высокий выход эмбриоидо- и гемморизогенных структур обеспечивает высокую частоту регенерации растений (r = 0,769).

Ключевые слова: *озимая пшеница, межвидовые гибриды, незрелый зародыш, растение-регенерант, гемморизогенез, эмбриоидогенез.*

Для цитирования: *Калинина Н. В., Донцова В. Ю., Черткова Н. Г., Марченко Д. М. Получение растений-регенерантов межвидовых гибридов пшеницы с использованием незрелых зародышей в качестве эксплантов // Зерновое хозяйство России. 2023. Т. 15, № 6. С. 52–58. DOI: 10.31367/2079-8725-2023-89-6-52-58.*

(cc) BY

DEVELOPMENT OF REGENERATED PLANTS OF INTERSPECIFIC WHEAT HYBRIDS USING IMMATURE EMBRYOS AS EXPLANTS

N. V. Kalinina, junior researcher of the laboratory for cell breeding, kalinina74783@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-2305-4189;
V. Yu. Dontsova, junior researcher of the laboratory for cell breeding, valja-doncova@mail.ru, ORCID ID: 0000-0003-1083-9881;
N. G. Chertkova, junior researcher of the laboratory for cell breeding, tycik17082012@gmail.com, ORCID ID: 0000-0003-4005-9771;
D. M. Marchenko, Candidate of Agricultural Sciences, leading researcher of the department of winter wheat breeding and seed production, wiza101@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-5251-3903
FSBSI Agricultural Research Center “Donskoy”,
347740, Rostov region, Zernograd, Nauchny Gorodok, 3; e-mail: vniizk30@mail.ru

Nowadays particular attention in winter wheat breeding is paid to the introduction of biotechnological methods. The culture of immature embryos *in vitro* is an alternative way to produce hybrids that often do not develop fully *in vivo*. The purpose of the current study was to estimate the ability of immature embryos of interspecific winter wheat hybrids for callus induction, morphogenesis, and plant regeneration on artificial nutrient media, as well as to select optimal conditions for obtaining full-fledged plants with all the botanical characteristics of the species. The research material included 5 hybrid combinations of interspecific crosses between durum (*Triticum durum* DESF.) and common (*Triticum aestivum* L.) winter wheat. The material was collected during one field season (2022). Immature embryos were used

as explants. Culture media were according to Murashige-Skoog (MS), and they differed in the content of hormones and organic substances. There has been found that the hybrid combinations were characterized by a variety of morphogenic responses. The manifestation of callusogenesis was not high enough and averaged 22–32 % depending on the nutrient medium. Rhizogenesis averaged from 1–6.7 %, and ended with the formation of roots. The process of formation of embryoid- and hemmorizogenesis was best demonstrated by the hybrid combination No.1, and on two media. All processes of morphogenesis excepting 'rhizogenesis' varied greatly among hybrid combinations. The largest number of regenerated plants was obtained from hybrid combination No.1 (61 pcs., 54.5 %). After vernalization and acclimatization, 38 % of the plants survived from the number of planted embryos. The largest number of heads (79 pcs.) was formed according to hybrid combination No.1, on average 1.46 heads per plant. However, not all heads were fertile. The results of the correlation analysis made it possible to identify indicators that closely correlated with the amount of plant regeneration, namely, the high yield of embryoid- and hemmorizogenic structures ensured a high frequency of plant regeneration (r = 0.769).

Keywords: *winter wheat, interspecific hybrids, immature embryo, regenerant plant, hemmorizogenesis, embryoidogenesis.*

Введение. Пшеница является одной из наиболее востребованных злаковых культур не только в России, но и во всем мире. Интерес к данной культуре не иссякает. Он обусловлен не только улучшением имеющихся и созданием более перспективных, обладающих определенными качествами сортов, но и ограничением генетических ресурсов при внутривидовой гибридизации. На создание сорта при использовании только классических методов селекции, таких как скрещивание, мутагенез и искусственный отбор, уходит порядка 10 лет (Бычкова, 2016). В связи с чем особое внимание уделяется внедрению биотехнологических методов, призванных ускорить этот процесс, объединить желательные генетические признаки взаимодополняющих родителей, получить улучшенные гибриды. При этом существует проблема низкой всхожести или ее полное отсутствие у гибридных семян. Культура незрелых зародышей *in vitro* – альтернативный способ получения гибридов, которые часто не развиваются полностью *in vivo*. Поэтому для повышения эффективности гибридизации рекомендуется применять доращивание гибридных зародышей на искусственной питательной среде до получения полноценного гибридного растения. Практическая значимость использования культуры эмбриогенеза зависит от зрелости эксплантов и устойчивой регенерации в строго контролируемых опытных условиях. Самыми универсальными эксплантами для получения морфогенных каллусов пшеницы, по мнению Кругловой и других ученых, являются незрелые зародыши, так как при получении растений их использование дает существенный выигрыш во времени в сравнении с использованием зерновок со зрелыми зародышами (Круглова и др., 2021; Гумерова и др., 2023).

Для злаковых самым трудоемким остается процесс морфогенеза, который зависит от неоднородности каллусных клеток. Морфогенез регулируется не только генотипом, типом эксплантa, его возрастом, но и составом питательной среды, температурой и освещенностью (Mokhtari et al., 2013; Никитина и Хлебова, 2014).

Получение растений-регенерантов состоит из таких процессов, как индукция каллуса, соматического эмбриогенеза и органогенеза. Сельдимирова и др. (2017) в своем исследовании «Роль фитогормонов в индукции каллусогенеза и регуляции путей морфогенеза каллусов злаков *in vitro*: обзор проблемы» отмечают, что в каллусах, перенесенных на среду регенерации, могут появляться разные виды морфогенеза *in vitro*: эмбриоидогенез (образование эмбриоида, то есть зародышеподобной структуры), органогенез по типам геммогенеза (образование почек и ростков), ризогенеза (образование корней), гемморизогенеза (образование и почек, и корней), а также гистогенез (образование различных тканей). При формировании органогенеза *in vitro* к образованию растений приводит гемморизогенез, в ряде случаев – геммогенез после фитогормонального индуцирования ризогенеза в том же самом каллусе, тогда как ризогенез представляет собой «тупик» морфогенеза (Сельдимирова, 2017).

Никитина и др. (2013; 2014) и Seldimirova et al. (2013) в своих исследованиях, изучая вопросы морфогенеза *in vitro*, столкнулись с утверждением ученых, что развитие почек и корней происходит путем гемморизогенеза. Другие авторы – Benkırane et al. (2000) и Eudes et al. (2003) – считали, что процесс регенерации растений осуществляется через развитие эмбриоида, то есть соматический эмбриогенез. Однако значительная часть исследователей (Никитина и др., 2013; Никитина и Хлебова, 2014; Seldimirova and Kruglova, 2013) наблюдали одновременно и гемморизогенез, и соматический эмбриогенез (Kyriienko et al., 2021). Создание продуктивных методов индукции каллусообразования и органогенеза растений пшеницы в условиях *in vitro* является актуальной задачей и в настоящее время.

Цель исследований – оценка способности незрелых зародышей межвидовых гибридов озимой пшеницы к индукции каллуса, морфогенезу и регенерации растений на искусственных питательных средах, а также подбор оптимальных условий для получения полноценных растений со всеми ботаническими признаками вида.

Материалы и методы исследований. Материалом для исследования послужили 5 гибридных комбинаций межвидовых скрещиваний между твердой (*Triticum durum* DESF.) и мягкой (*Triticum aestivum* L.) пшеницей озимого типа развития, предоставленные лаборатори-

ей селекции и семеноводства озимой твердой пшеницы ФГБНУ «АНЦ «Донской». Отбор материала проводили в течение одного полевого сезона (2022 г.). Для индукции каллуса брали 14–16-суточные незрелые зародыши размером 1,3–1,5 мм. Культуральные среды содержали минеральные соли и витамины по прописи Мурасиге-Скуга (MS), сахарозу (30 г/л), агар (0,7 %). Индукционные среды различались по содержанию гормонов и органических веществ: MS-1 (1 мг/л 2,4-Д, 0,2 мг/л БАП, 10 мг/л аспарагин) и MS-2 (0,5 мг/л НУК, 0,2 мг/л кинетин). Стерилизацию зерновок проводили 5%-м раствором гипохлорита натрия 15–20 мин, затем трижды промывали стерильной дистиллированной водой. Извлеченные зародыши по 5–6 шт. помещали на питательную среду, разлитую в пробирки, щитком вверх и культивировали в термостате в темноте при температуре 25 °С. Незрелые семена от гибридных комбинаций скрещиваний были использованы как для эмбриокультуры, так и оставлены на созревание для того, чтобы в следующем году получить гибридные потомства. В связи с этим количество культивируемых зародышей было различным по комбинациям скрещиваний.

Полученные каллусы переносили на среду регенерации и культивировали в условиях светокультуральной комнаты при температуре 25–27 °С с освещенностью 5–10 тыс. люкс и 16-часовом фотопериоде. Среда регенерации содержала 0,3 мг/л ИУК, 0,1 мг/л БАП. Экспланты с зонами морфогенеза пассировали на безгормональную среду. При появлении второго листа растения помещали на яровизацию на 40 дней при температуре 4 °С (Акинина и др., 2020). Прояровизированные растения пересаживали в сосуды с почвой и доращивали до созревания в условиях теплицы.

Для сопоставления результатов эксперимента полученные значения пересчитывали на 100 шт. Статистический анализ проводили с использованием прикладных программ Microsoft Excel.

Результаты и их обсуждения. Способность неполовых клеток растений полностью реализовывать свой потенциал развития до целого организма при определенных условиях выращивания определяется в первую очередь генотипическими особенностями исходной формы. Поэтому исследования были начаты с изучения реакции межвидовых гибридов озимой пшеницы на условия культивирования *in vitro*. В ходе эксперимента всего было выделено и эксплантировано 192 зародыша из гибридных комбинаций, полученных от скрещивания твердой и мягкой озимой пшеницы, из них высажено на питательную среду MS-1 – 104 шт., на среду MS-2 – 88 эксплантов.

Наблюдения за развитием зародышей на искусственных питательных средах в течение 2 месяцев показали, что гибридные комбинации характеризовались разнообразием морфогенного ответа, что связано с неоднородностью каллусных клеток. В наших исследованиях наблюдалось формирование на каллусах почек, из которых затем появлялся росток (рис. 1, б), корня (рис. 1, в, г), а также эмбриоидов и гемморизогенных структур, приводящих к регенерации растений (рис. 1, д).

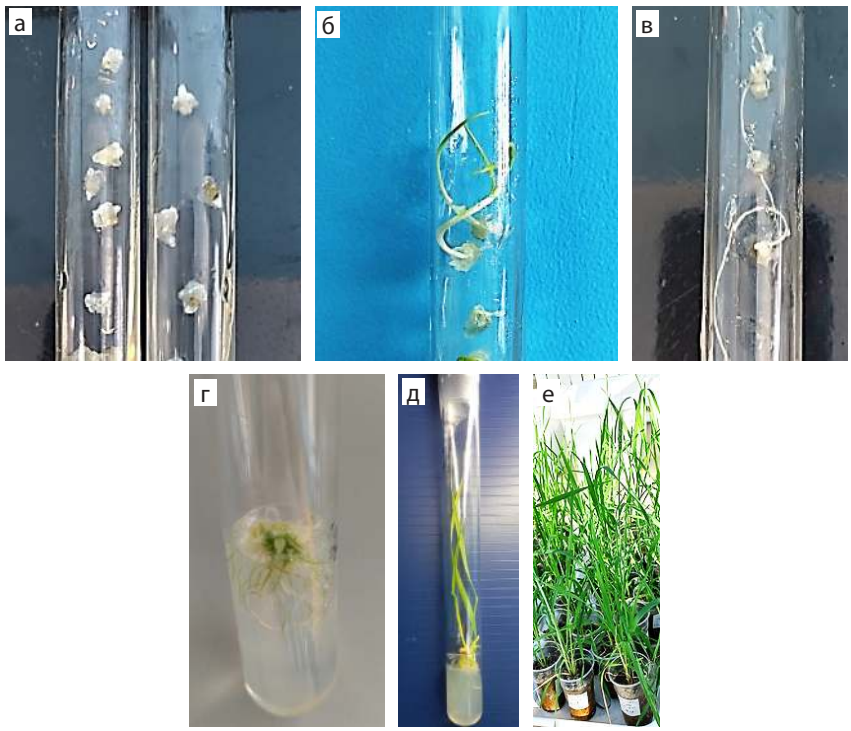

Рис. 1. Каллусо-морфогенная и регенерационная способность культуры незрелых зародышей:
а – каллус незрелых зародышей; б – геммогенез; в, г – ризогенез; д, е – развитие растений-регенерантов
Fig. 1. Callus-morphogenic and regenerative ability of the culture of immature embryos:
a – callus of immature embryos; b – hemmogenesis; c, d – rhizogenesis; d, f – development of regenerant plants

Гибридные комбинации обладали различным потенциалом к инициации клеточных делений. Число каллусов было недостаточно высоким (в среднем 22–32) в зависимости от питательной среды (табл. 1).

Таблица 1. Характеристика гибридных комбинаций озимой пшеницы по формообразовательной способности в культуре незрелых зародышей (2022 г.)
Table 1. Characteristics of hybrid winter wheat combinations according to their forming ability in the immature embryos (2022)

№ гибридной комбинации	Количество высаженных эксплантов, шт.	Число каллусов на 100 эксплантов	Число геммогенных структур на 100 эксплантов	Число ризогенных структур на 100 эксплантов	Число эмбриоидов и геммо-ризогенных структур на 100 эксплантов
MS–1					
1	61	42,6*	14,8*	4,9*	62,3
2	23	17,4	4,3	0,0	78,3
3	12	8,3	0,0	0,0	33,3
4	5	40,0*	40,0*	0,0	40,0
5	3	0,0	0,0	0,0	100,0
Сумма	104,0	108,3	59,1	4,9	313,9
Среднее	20,8	22,0	11,8	1,0	62,8
$НСР_{05}$	–	5,3	1,53	0,98	21,57
MS–2					
1	51	35,3*	17,6	0,0	45,1*
2	27	40,7	51,9*	0,0	14,8
4	10	20,0	0,0	20,0*	0,0
Сумма	88,0	96,0	69,5	20,0	59,9
Среднее	29,3	32,0	23,2	6,7	20,0
$НСР_{05}$	–	0,81	1,26	5,81	2,74

*Примечание. * – достоверно при $p < 0,05$.*

Каллусогенез был достоверно выше среднего значения у гибридных комбинаций № 1 и 4 на среде MS–1, а у комбинации № 2 находился на уровне среднего. На среде MS–2 по этому признаку также выделились комбинации № 1 и 2. Способность к геммогенезу в большей степени наблюдалось у гибридной комбинации № 2 на среде MS–2. Ризогенез по данным гибридным комбинациям и двум питательным средам составлял в среднем 1–6,7. Процесс органогенеза у них не достигал развития целых растений, а заканчивался образованием корней.

Процесс образования растений путем эмбриоидо- и гемморизогенеза из незрелых зародышей межвидовых гибридов пшеницы в среднем проходил лучше на питательной среде MS–1, чем на MS–2 (табл. 1). Самый высокий ответ *in vitro* в культуре незрелых зародышей был получен на среде MS–1 у гибридных комбинаций № 1 и 2, которые сформировали 62,3 и 78,3 растения-регенеранта, а на MS–2 – 45 и 14,8 растения соответственно. Несмотря на морфогенные процессы, проходившие в каллусных тканях, у остальных гибридных комбинаций было получено незначительное количество регенерантов. Наилучшей формообразовательной способностью отличилась гибридная комбинация №1, причем на двух средах.

Высокие коэффициенты вариации выявлены у признаков «каллусогенез» (V = 52,8 %), «геммогенез» (V = 34,9%) и «гемморизогенез» (V = 45,6 %), что говорит о высокой степени изменчивости по отношению к среднему показателю выборки (табл. 2). Низкий коэффициент вариации имел признак «ризогенез» (V = 1,0 %), то есть генотипическое разнообразие гибридных комбинаций не влияло на данный признак.

Таблица 2. Статистические параметры морфогенеза в культуре незрелых зародышей (2022 г.)
Table 2. Statistical parameters of morphogenesis in the immature embryos (2022)

Показатель	Каллусогенез	Геммогенез	Ризогенез	Эмбриоидо- и геммо-ризогенез
Среднее значение (X)	12,8	7,0	1,0	18,4
Максимальное значение (Xmax)	44,0	18,0	3,0	61,0
Минимальное значение (Xmin)	0	0	0	0
Коэффициент вариации (V)	52,8	34,9	1,0	45,6

Во многих исследованиях указывается, что эмбриокультура *in vitro* используется для решения проблем прорастания при межвидовой и внутривидовой гибридизации, в том числе незрелого селекционного материала или получения дополнительных гене-

раций в течение года. В наших исследованиях стояла задача ускоренного получения растений межвидовых гибридов. Наибольшее количество растений-регенерантов было получено по гибридным комбинациям № 1, 2, причем в комбинации № 1 регенерантов образовалось достоверно больше (54,5) в сравнении со средним значением (табл. 3).

Таблица 3. Регенерационный потенциал гибридных комбинаций озимой пшеницы (2022 г.)
Table 3. Regeneration potential of hybrid winter wheat combinations (2022)

№ гибридной комбинации	Число растений-регенерантов на 100 зародышей	Число выживших растений на 100 зародышей	Число колосьев всего, шт.	Число колосьев на 1 растение, шт.
1	54,5	48,2*	79*	1,46
2	44,0	2,0	2	2,0
3	33,3	33,3	6	1,5
4	13,3	6,7	2	2,0
5	100,0	100,0	2	0,67
Сумма	245,1	190,2	91	7,63
Среднее	49,0	38,0	18,2	1,53
$НСР_{05}$	9,48	4,04	4,0	0,5

*Примечание. * – достоверно при p < 0,05.*

Гибридная комбинация № 5 проявила максимальный регенерационный потенциал. Минимальным регенерационным потенциалом обладала комбинация № 4 (13,3). По всем гибридным комбинациям число растений-регенерантов на 100 зародышей в среднем составило 49.

Все нормально сформированные растения после яровизации в пробирке были пересажены в грунт для акклиматизации и доращивания в теплице. При фенологических наблюдениях за ростом и развитием пересаженных растений было отмечено, что в условиях теплицы они продолжали развиваться, однако наблюдали снижение выживаемости растений по гибридным комбинациям №1, 2 и 4. В среднем по гибридным комбинациям выжило 38 растений от числа посаженных зародышей.

При анализе созревших растений было отмечено, что по гибридной комбинации № 1 образовалось наибольшее число колосьев – 79 шт., в среднем 1,46 колоса на одно растение. По всем изучаемым гибридным комбинациям озимой пшеницы получен 91 колос. Однако не все колосья были фертильны. Нормально созревшие зерновки были хорошо выполненными, имели развитый зародыш и эндосперм.

Практический интерес представляет выявление признаков, которые оказывают наибольшее влияние на регенерацию растений при культивировании незрелых зародышей гибридов пшеницы. Результаты корреляционного анализа позволили выявить такие, которые тесно коррелировали с величиной регенерации растений (табл. 4).

Таблица 4. Корреляционные связи показателей каллусогенеза, морфогенеза и регенерации растений в культуре незрелых зародышей озимой пшеницы (2022 г.)
Table 4. Correlations of indicators of callusogenesis, morphogenesis and plant regeneration in the immature winter wheat germs (2022)

Показатель	Каллусогенез	Геммогенез	Ризогенез	Эмбриоидо- и геммо-ризогенез	Регенерация растений
Каллусогенез	1				
Геммогенез	0,304	1			
Ризогенез	0,548*	–0,477	1		
Эмбриоидо- и геммо-ризогенез	0,224	0,891	–0,877*	1	
Регенерация растений	0,405	0,469	–0,660*	0,769*	1

*Примечание. * – достоверно при p < 0,01.*

Сильная существенная положительная корреляционная связь установлена между эмбриоидо- и гемморизогенезом и регенерацией растений (r = 0,769±0,228), то есть нельзя исключать наличия общего регуляторного генетического механизма при их формировании, поэтому можно считать, что подбор условий, оптимальных для образования почек, ростков и эмбриоидов, будет способствовать увеличению регенерации растений.

Известно также, что между каллусогенезом и морфогенезом отсутствуют существенные связи. А именно: каллусогенез и морфогенез независимы друг от друга, то есть можно предположить, что они не имеют общих генетических регуляторов (Никитина, 2014). Это подтверждается и в наших исследованиях. Однако наблюдается средняя положительная существенная связь между каллусогенезом и ризогенезом (r = 0,548±0,442), что можно объяснить присутствием в индукционных средах аук-

синов, которые обуславливают образование и каллусов, и корней.

Установлена сильная существенная отрицательная корреляционная связь между эмбриоидогенезом и ризогенезом (r = -0,877±0,121). Это свидетельствует о том, что увеличение корнеобразования на каллусах снижает выход эмбриогенных и гемморизогенных структур, а это снижает выход регенерантов. С другой стороны, этот факт подтверждается наличием существенной отрицательной корреляционной связи между корнеобразованием и регенерацией растений (r = -0,660±0,310).

Таким образом, в ходе исследований установлено, что межвидовые гибриды озимой пшеницы в культуре незрелых зародышей *in vitro* способны развиваться по разным путям морфогенеза. Процесс получения растений регенерантов зависит от сопряженности с предыдущими этапами развития незрелых зародышей культуре *in vitro* и условиями их культивирования.

Выводы. В результате исследования по оценке способности незрелых зародышей межвидовых гибридов озимой пшеницы к индукции каллуса, морфогенезу и регенерации растений на искусственных питательных средах были подобраны оптимальные условия для получения полноценных растений *in vitro*. Установлено, что среда MS-1 (1 мг/л 2,4-Д, 0,2 мг/л БАП, 10 мг/л аспарагин) была лучшей для получения регенерантов. Гибридные комбинации характеризовались разнообразием морфогенного ответа, что связано с неоднородностью каллусных клеток. Проявление каллусогенеза было недостаточно высоким в зависимости от питательной среды. Ризогенез заканчивался образованием корней. Процесс образования эмбриоидо- и гемморизогенеза из незрелых зародышей лучше всего проявился у гибридной комбинации № 1, причем на двух средах. Все процессы морфогенеза, кроме «ризогенеза», сильно варьировали по гибридным комбинациям. Наибольшее число растений-регенерантов было получено по гибридной комбинации № 1 (54,5). После яровизации и акклиматизации выжило менее 50 % растений от числа посаженных зародышей. Наибольшее число колосьев (79 шт.) образовалось по гибридной комбинации № 1, в среднем 1,46 колоса на одно растение. Результаты корреляционного анализа позволили выявить показатели, тесно коррелирующие с величиной регенерации растений, а именно: высокий выход эмбриоидо- и гемморизогенных структур обеспечивает высокую частоту регенерации растений (r = 0,769±0,228).

Библиографические ссылки

1. Бычкова О. В. Оценка эффективности морфогенеза и регенерации яровой твердой пшеницы в культуре *in vitro* // Acta Biologica Sibirica. 2016. Т. 2, №. 1. С. 139–149. DOI: 10.14258/abs.v2i1.1225
2. Гумерова Г. Р., Галимова А. А., Кулуев Б. Р. Каллусообразование и органогенез мягкой пшеницы с использованием зрелых зародышей в качестве эксплантов // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2023. Т. 184, № 2. С. 19–28. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-19-28
3. Круглова Н. Н., Сельдимирова О. А., Зинатуллина А. Е. Каллусные культуры *in vitro* в экспериментальной оценке засухоустойчивости хлебных злаков (обзор) // Таврический вестник аграрной науки. 2021. № 1(25). С. 124–139. DOI: 10.33952/2542-0720-2021-1-25-124-139
4. Никитина Е. Д., Хлебова Л. П. Влияние температуры и освещения на прямое прорастание незрелых зародышей *Triticum aestivum* L. в культуре *in vitro* // Известия Алтайского государственного университета. 2014. № 3/1(83). С. 46–50. DOI: 10.14258/izvasu(2014)3.1-08
5. Никитина Е. Д., Хлебова Л. П., Соколова Г. Г., Ерещенко О. В. Создание стрессоустойчивого материала яровой мягкой пшеницы с использованием клеточной селекции *in vitro*. Известия Алтайского государственного университета. 2013. № 3–2(79). С. 95–98. DOI: 10.14258/izvasu(2013)3.2-20
6. Сельдимирова О. А., Круглова Н. Н., Зинатуллина А. Е. Роль фитогормонов в индукции каллусогенеза и регуляции путей морфогенеза каллусов злаков *in vitro*: обзор проблемы // Научный результат. Серия «Физиология». 2017. Т. 3, № 1. DOI: 10.18413/2409-0298-2017-3-1-8-13
7. Benkirane H., Sabounji S., Chlyah A., Chlyah H. Somatic embryogenesis and plant regeneration from fragments of immature inflorescences and coleoptiles of durum wheat // Plant Cell Tissue and Organ Culture. 2000. Vol. 61. P. 107–113. DOI: 10.1023/A:1006464208686
8. Eudes F., Acharya S., Laroche A., Selinger L.B., Cheng K.J. A novel method to induce direct somatic embryogenesis, secondary embryogenesis and regeneration of fertile green cereal plants/ Plant Cell, Tissue and Organ Culture. 2003. Vol. 73, P. 147–157. DOI: 10.1023/A:1022800512708
9. Kyriienko A.V., Shcherbak N.L., Kuchuk M.V., Parii M.F., Symonenko Y.V. In vitro plant regeneration from mature embryos of amphidiploid spelt *Triticum spelta* L. // In Vitro Cellular and Developmental Biology – Plant. 2021. Vol. 57(6), P. 856–863. DOI: 10.1007/s11627-021-10158-4
10. Mokhtari A., Alizadeh H., Samadi B., Omidi M., Moeini Z. Effect of plant growth regulators on direct shoot regeneration of wheat immature embryonic explants // Journal of Agricultural Engineering and Biotechnology. 2013. Vol. 1(3), P. 74–80. DOI: 10.18005/JAEB0103004
11. Seldimirova O.A., Kruglova N. N. Properties of the initial stages of embryoidogenesis *in vitro* in wheat calli of various origin. Biology Bulletin. 2013. Vol. 40, № 5. P. 447–454. DOI: 10.1134/S1062359013050154

References

1. Bychkova O. V. Otsenka effektivnosti morfogeneza i regeneratsii yarovoi tverdoi pshenitsy v kul'ture *in vitro* [Estimation of the efficiency of morphogenesis and regeneration of spring durum wheat *in vitro*] // Acta Biologica Sibirica. 2016. T. 2, №. 1. S. 139–149. DOI: 10.14258/abs.v2i1.1225
2. Gumerova G.R., Galimova A.A., Kuluev B.R. Kallusoobrazovanie i organogenez myagkoi pshenitsy s ispol'zovaniem zrelykh zarodyshei v kachestve eksplantov [Callus formation and organogenesis

of common wheat using mature embryos as explants] // Trudy po prikladnoi botanike, genetike i selektsii. 2023. T. 184, № 2. S. 19–28. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-19-28

3. Kruglova N. N., Sel'dimirova O. A., Zinatullina A. E. Kallusnye kul'tury *in vitro* v eksperimental'noi otsenke zasukhoustoichivosti khlebnykh zlakov (obzor) [Callus cultures *in vitro* in experimental estimation of drought resistance of cereals (review)] // Tavricheskii vestnik agrarnoi nauki. 2021. № 1(25). S. 124–139. DOI: 10.33952/2542-0720-2021-1-25-124-139

4. Nikitina E. D., Khlebova L. P. Vliyanie temperatury i osveshcheniya na pryamoe prorastanie nezrelykh zarodyshei *Triticum aestivum* L. v kul'ture *in vitro* [Effect of temperature and lighting on direct germination of immature *Triticum aestivum* L. embryos *in vitro*] // Izvestiya Altaiskogo gosudarstvennogo universiteta. 2014. № 3/1(83). S. 46–50. DOI: 10.14258/izvasu(2014)3.1-08

5. Nikitina E. D., Khlebova L. P., Sokolova G. G., Ereshchenko O. V. Sozdanie stressoustoichivogo materiala yarovoi myagkoi pshenitsy s ispol'zovaniem kletochnoi selektsii *in vitro* [Development of stress-resistant spring common wheat material using cell breeding *in vitro*] // Izvestiya Altaiskogo gosudarstvennogo universiteta. 2013. № 3–2(79). S. 95–98. DOI: 10.14258/izvasu(2013)3.2-20

6. Sel'dimirova O. A., Kruglova N. N., Zinatullina A. E. Rol' fitogormonov v induktsii kallusogeneza i regulyatsii putei morfogeneza kallusov zlakov *in vitro*: obzor problemy [The role of phytohormones in the induction of callus genesis and regulation of morphogenesis pathways of cereal calli *in vitro*: issue review] // Nauchnyi rezul'tat. Seriya «Fiziologiya». 2017. T. 3, № 1. DOI: 10.18413/2409-0298-2017-3-1-8-13

7. Benkirane H., Sabounji S., Chlyah A., Chlyah H. Somatic embryogenesis and plant regeneration from fragments of immature inflorescences and coleoptiles of durum wheat // Plant Cell Tissue and Organ Culture. 2000. Vol. 61, P. 107–113. DOI: 10.1023/A:1006464208686

8. Eudes F., Acharya S., Laroche A., Selinger L.B., Cheng K.J. A novel method to induce direct somatic embryogenesis, secondary embryogenesis and regeneration of fertile green cereal plants/ Plant Cell, Tissue and Organ Culture. 2003. Vol. 73, P. 147–157. DOI: 10.1023/A:1022800512708

9. Kyriienko A.V., Shcherbak N.L., Kuchuk M.V., Parii M.F., Symonenko Y.V. In vitro plant regeneration from mature embryos of amphidiploid spelt *Triticum spelta* L. // In Vitro Cellular and Developmental Biology – Plant. 2021. Vol. 57(6), P. 856–863. DOI: 10.1007/s11627-021-10158-4

10. Mokhtari A., Alizadeh H., Samadi B., Omidi M., Moeini Z. Effect of plant growth regulators on direct shoot regeneration of wheat immature embryonic explants // Journal of Agricultural Engineering and Biotechnology. 2013. Vol. 1(3), P. 74–80. DOI: 10.18005/JAEB0103004

11. Seldimirova O.A., Kruglova N. N. Properties of the initial stages of embryoidogenesis *in vitro* in wheat calli of various origin. Biology Bulletin. 2013. Vol. 40, № 5. P. 447–454. DOI: 10.1134/S1062359013050154

Поступила: 10.10.23; доработана после рецензирования: 28.11.23; принята к публикации: 28.11.23.

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. Калинина Н. В. – постановка цели и задач, формирование методологии исследования и концепции статьи, финальная доработка текста; Черткова Н. Г., Донцова В. Ю. – выполнение лабораторных опытов, сбор, анализ литературных и лабораторных данных, подготовка рукописи; Марченко Д. М. – предоставление материала для исследований, критический анализ текста.

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.