МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
«ФЕДЕРАЛЬНЫЙ АГРАРНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ЮГО-ВОСТОКА» (ФГБНУ «ФАНЦ Юго-Востока»)

На правах рукописи

Жилин Степан Владимирович

ПОЛУЧЕНИЕ УДВОЕННЫХ ГАПЛОИДОВ ТРИТИКАЛЕ И ИХ СЕЛЕКЦИОННАЯ ЦЕННОСТЬ В УСЛОВИЯХ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

4.1.2. Селекция, семеноводство и биотехнология растений
(сельскохозяйственные науки)

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени

кандидата сельскохозяйственных наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук
Дьячук Таисия Ивановна

Саратов 2026

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ……..... 4

1 СЕЛЕКЦИЯ И БИОТЕХНОЛОГИЯ ТРИТИКАЛЕ (обзор литературы)……..……..... 11

1.1 Краткая история селекции тритикале..... 11

1.2 Гаплоидия в селекции злаков..... 23

1.2.1 Андрогенез *in vitro* у тритикале..... 24

1.2.2 Метод селективной элиминации хромосом при отдаленной гибридизации…….. 34

2 МАТЕРИАЛ, МЕТОДЫ И УСЛОВИЯ ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ……..... 39

2.1 Изучаемый материал……..... 39

2.2 Методы исследования……..... 42

2.2.1 Получение DH-линий тритикале..... 42

2.2.2 Изучение селекционной ценности DH-линий тритикале.. 45

2.2.3 Условия проведения исследований……..… 46

3 ПОЛУЧЕНИЕ И ИЗУЧЕНИЕ СЕЛЕКЦИОННОЙ ЦЕННОСТИ DH-ЛИНИЙ ТРИТИКАЛЕ (основная часть)..... 49

3.1 Андрогенез *in vitro* в культуре пыльников тритикале..... 49

3.1.1 Эффективность индукционных питательных сред С-17 и Р-2…..... 49

3.1.2 Эффективность кинетина и зеатина в составе индукционных питательных сред..... 55

3.1.3 Влияние сахарозы и мальтозы на эффективность культивирования пыльников тритикале..... 64

3.1.4 Определение уровня плоидности регенерантов полученных в культуре пыльников тритикале..... 69

3.1.5 Характеристика DH-линий по спектру запасных белков (глтадинов)..... 76

3.2 Селекционная ценность DH-линий тритикале..... 80
3.2.1 Урожай зерна и элементы его структуры..... 80
3.2.2 Устойчивость DH-линий тритикале к предуборочному прорастанию зерна..... 91
3.2.3 Устойчивость DH-линий тритикале к болезням..... 99
3.2.4 Качество зерна DH-линий тритикале..... 102
3.2.5 Характеристика нового сорта озимой тритикале Тайча…. 112
ЗАКЛЮЧЕНИЕ..... 119

РЕКОМЕНДАЦИИ ДЛЯ БИОТЕХНОЛОГИЧЕСКОЙ И СЕЛЕКЦИОННОЙ ПРАКТИКИ..... 123

ПЕРСПЕКТИВЫ ДАЛЬНЕЙШЕЙ РАЗРАБОТКИ ТЕМЫ ИССЛЕДОВАНИЯ..... 124

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ…… 125

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ..... 126

ПРИЛОЖЕНИЯ..... 158

Приложение А Акт о внедрении результатов исследований……..... 159
Приложение Б Патент на селекционное достижение №13994 Тритикале озимая сорт КС-1..... 160
Приложение В Авторское свидетельство №84752 Тритикале озимая сорт КС-1……..... 161
Приложение Г Уведомление о приеме заявки Тритикале озимая сорт Тайча……..... 162

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Стабильное производство зерна в засушливых условиях возможно только при использовании биоразнообразия возделываемых культур. Надежным буфером в валовом производстве зерна является тритикале – культура, способная в наибольшей степени противостоять неблагоприятным факторам внешней среды. Тритикале (× *Triticosecale* Wittmack) – рукотворный вид злака, полученный от скрещивания пшеницы с рожью. На современном этапе тритикале является коммерческой культурой многоцелевого назначения, обладающей огромным потенциалом в качестве продукта питания человека и корма для животных (Blum, 2014; Грабовец и Крохмаль, 2019; Mergoum, 2019; Ковтуненко и др., 2022). Посевные площади под этой новой зерновой культурой в мире достигают 4 млн га, производство зерна – около 14 млн т. Производство удвоенных гаплоидов (DH-линий) позволяет сокращать сроки создания гомозиготных линий в среднем на 5–7 лет (Wedzony, 2015; Weyen, 2021). С их использованием создано около 300 сортов экономически значимых сельскохозяйственных культур, 150 из которых принадлежат представителям семейства Poaceae. Число сортов, выведенных с применением гаплоидных биотехнологий, постоянно увеличивается (Dunwell, 2010). В ряде регионов мира DH-сорта становятся доминирующими. В Европе 50 % возделываемых сортов ячменя получены с привлечением гаплоидных биотехнологий, в Канаде три из пяти сортов пшеницы с наибольшими площадями – это DH-сорта (Germana, 2011). Метод гаплоидии успешно используется в селекции тритикале в Австралии, Канаде, Дании, Германии, Польше (Wedzony et al., 2015; Srivastava and Singh, 2018). Массовое получение гаплоидных спорофитов стало возможным благодаря развитию методов *in vitro,* известных как IVB методы (Niazian and Shariatpanahi, 2020). Для получения гаплоидных растений тритикале в массовом количестве применяется метод андрогенеза in vitro, который реализуется в культуре пыльников и изолированных микроспор.

Степень разработанности темы исследования. Разработка эффективных гаплоидных протоколов имеет большое значение для селекции, их применение сокращает время и затраты для создания новых сортов. Андрогенез – наиболее широко применяемый метод индукции гаплоидов у тритикале. Андрогенез (микроспоровый эмбриогенез, андроклиния) индуцируется в культуре пыльников и культуре изолированных микроспор. Культура пыльников рутинно применяется в различных Европейских компаниях, метод относительно простой, менее трудоемкий и низкозатратный в сравнении с культурой изолированных микроспор (Wedzony, 2015).

Показано, что на отзывчивость пыльников при культивировании *in vitro* влияют многочисленные эндогенные и экзогенные факторы: условия выращивания донорных растений, генотип, способы и продолжительность предобработок соцветий или пыльников, стадия развития пыльника, состав питательных сред (Smykal, 2000; Круглова и др., 2005; Wędzony et al., 2009; Игнатова, 2011; Germana, 2011). Для индукции спорофитного развития необходимы стрессовые воздействия. У тритикале для этой цели широко применяются пониженные положительные температуры (Zur et al., 2008; Wedzony et al., 2019, Дьячук и др., 2019, 2022). Эффективным является также комплексное воздействие пониженных и повышенных температур (Ержебаева, 2019). Ограничивающими факторами в стрессовой индукции микроспорового эмбриогенеза являются сверхпродукция реактивных форм кислорода. Повышение устойчивости клеток к применяемым стрессам с использованием различных химических веществ является важной частью стратегии индукции андрогенеза (Niazian and Shariatpanahi, 2020). Главной группой применяемых веществ являются регуляторы роста, стрессовые гормоны (абсцизовая кислота), полиамины, клеточные антиоксиданты (Zoriniants, 2005; Zur, 2018, 2019; Дьячук и др., 2022).

Несмотря на разработку различных протоколов получения гаплоидных растений тритикале в культуре изолированных пыльников и достигнутый прогресс в регенерации зеленых растений, основными сдерживающими факторами остаются генотипическая зависимость, низкая частота регенерации растений, высокий

процент альбиносных растений и наличие анеуплоидов (Wedzony et al., 2015; Kwiatek et al., 2020, Zur, 2021). Названные проблемы сдерживают разработку эффективных протоколов производства гаплоидных растений и удвоенных гаплоидов, сокращающих сроки и затраты на создание сортов по сравнению с традиционной селекцией (Mishra et al., 2021).

Цель исследований. Оптимизировать метод андрогенеза *in vitro* для получения DH-линий тритикале, адаптированных к засушливым условиям Нижнего Поволжья.

Задачи исследований:

1. Провести сравнительный анализ влияния индукционных питательных сред С-17 и Р-2 на параметры гаплопродукции тритикале в культуре пыльников *in vitro;*
2. Выявить влияние фитогормонов (кинетина и зеатина) и источника углеводов (мальтозы и сахарозы) в составе индукционной питательной среды С-17 на основные этапы гаплопродукции тритикале в культуре изолированных пыльников;
3. Оценить возможности применения параметров устьичных клеток эпидермиса листа (размеров замыкающих клеток и частоты устьиц) для массового скрининга уровня плоидности регенерантов, полученных в культуре пыльников тритикале;
4. Идентифицировать DH-линии по электрофоретическим спектрам запасных белков (глиадинов);
5. Оценить степень выраженности селекционно-ценных признаков DH-линий по сравнению с сортами, допущенными к возделыванию в условиях Нижневолжского региона.

Научная новизна. Оптимизирована методика получения гаплоидных растений тритикале в культуре пыльников *in vitro*. Впервые установлено, что включение зеатина в состав агаризованной индукционной питательной среды С-17 (0,4 мг/л) повышает эффективность индукционной фазы андрогенеза в 1,6 раз, общую регенерацию в 1,5 раза и выход зеленых растений в 2,5 раза относительно

кинетина. Выявлено, что положительный эффект зеатина при получении гаплоидных растений тритикале в культуре пыльников обусловлен эффективностью индукционной стадии, т.е. более высокой частотой формирования андрогенетических структур, а не их лучшей дифференцировкой в сравнении с кинетином.

Впервые для тритикале показана возможность использования морфометрических показателей замыкающих клеток устьиц (длины клеток и плотности их расположения на 1 мм^2) для массовой оценки уровня плоидности регенерантов, полученных в культуре пыльников. Проведена идентификация DH-линий тритикале по электрофоретическим спектрам запасных белков (глиадинов).

Расширен генофонд тритикале на основе DH-линий, адаптированных к условиям Нижнего Поволжья, с комплексом хозяйственно-ценных признаков.

Теоретическая и практическая значимость результатов исследований.

Результаты, полученные в настоящей работе, демонстрируют эффективность оптимизированного протокола для получения гаплоидных растений тритикале в культуре пыльников *in vitro*. Впервые установлена эффективность зеатина в сравнении с кинетином в составе агаризованной индукционной питательной среды на отдельные параметры гаплопродукции тритикале. Модифицированная агаризованная индукционная питательная среда С-17 на основе включения зеатина (0,4 мг/л) в качестве регулятора роста и мальтозы (90 г/л) в качестве источника углеводов может применяться для массового получения гаплоидных растений тритикале в культуре пыльников *in vitro.* Впервые показана возможность применения морфометрических характеристик устьичных клеток (длина и плотность расположения) для массовой оценки уровня плоидности регенерантов, полученных в культуре пыльников.

Создана рабочая коллекция исходного материала (DH-линий) для решения приоритетных задач селекции озимой тритикале в условиях Нижнего Поволжья с наиболее значимыми селекционными признаками: зерновой продуктивности от 4,4 до 5,7 т/га – 11 образцов (№№ 1, 2, 3, 7, 12, 18, 26, 27, 30, 33, 53), 7 источников сниженной высоты растений от 83 до 118 см с высокой зерновой продуктивностью

(№№ 18, 26, 29, 31, 34, 40, 53), массы 1000 зерен – 19 образцов (№№ 1, 2, 9, 10, 12, 13, 17, 20, 25, 28, 31, 32, 39, 44, 52, 56, 59, 64, 65), вес зерна с колоса от 3,4 до 3,9 г – 11 (№№ 9, 12, 17, 18, 24, 26, 27, 28, 32, 39, 59), озернённость главного колоса от 67 до 78 шт. – 6 (№№ 9, 20, 24, 26, 27, 34), густоты продуктивного стеблестоя от 488 до 690 шт. – 15 (№№ 2, 3, 7, 9, 12, 22, 23, 29, 30, 33, 40, 44, 53, 59, 66), 12 – скороспелости (№№ 2, 4, 9, 10, 12, 19, 25, 26, 28, 31, 32, 33) и 6 источников устойчивости к предуборочному прорастанию зерна с ИП от 0 до 0,2 (№№ 6, 24, 25, 26, 34, 40).

Методология и методы исследования. Гаплоидные растения получали в культуре изолированных пыльников *in vitro*. Уровень плоидности регенерантов определяли косвенными методами по морфометрическим показателям устьичных клеток эпидермиса листа с их подтверждением прямыми цитогенетическими методами. Электрофорез запасных белков проводили для подтверждения однородности DH-линий. Для изучения селекционной ценности применены известные методы полевых и лабораторных исследований: анализ урожая и элементов его структуры, изучение вегетационного периода, качества зерна и устойчивости к основным грибным болезням. Показатели качества зерна (содержание белка и клейковины, ИДК, объем SDS-осадка, хлебопекарная оценка и реологические свойства теста) были определены в лаборатории качества зерна «ФАНЦ Юго-Востока». Статистическая обработка данных выполнена с использованием пакета программ «Статистический и биометрико-генетический анализ в растениеводстве, генетике и селекции» (AGROS версия 2.09, разработчик: Мартынов С.П.) и представлены двухфакторным дисперсионным анализом и корреляционным анализом (Статистический и биометрический анализ…, 2009).

Положения, выносимые на защиту:

1. Модификация агаризованной индукционной питательной среды С-17, основанная на включении зеатина в концентрации 0,4 мг/л и мальтозы в концентрации 9 %.

2. Косвенный метод оценки уровня плоидности регенерантов тритикале, полученных в культуре пыльников *in vitro*, по морфометрическим показателям замыкающих клеток устьиц.

3. Идентификация DH-линий тритикале по электрофоретическим спектрам запасных белков (глиадинов).

4. Рабочая коллекция исходного материала на основе DH-линий с комплексом хозяйственно-ценных признаков как исходный материал для селекции озимой тритикале в засушливых условиях Нижнего Поволжья.

Степень достоверности и апробация работы. Достоверность результатов исследований, научных положений, выводов и заключений обоснованы объёмом полевых и лабораторных экспериментов, проведённых в соответствии с общепринятыми методиками, применением современных методов исследований, анализом полученных данных методами математической и статистической обработки.

Результаты исследований были представлены на следующих конференциях: Международная научная конференция «Генетика, биотехнология, селекция, семеноводство технологии выращивания и переработки тритикале, посвященная 110-летию со дня рождения основателя ВНИИСБ академика Н.В. Турбина» (Москва, 10 ноября 2022); Международная научно-практическая конференция «Вавиловские чтения – 2022», посвященная 135-й годовщине со дня рождения академика Н.И. Вавилова, (Саратов, 22–25 ноября 2022); Международная конференция «Биотехнология в растениеводстве, животноводстве и сельскохозяйственной микробиологии» (ФГБНУ ВНИИСБ, Москва, 14–15 ноября 2023).; IV Национальная научно-практическая конференция, посвященная 150-летию Г.К. Мейстера (Саратов, 20 апреля, 2023).; 6-й Международной конференции «Генофонд и селекция растений» (Новосибирск, 23–25 ноября 2022); 7-й Международной конференции «Генофонд и селекция растений», посвященной 95-летию академика РАН П.Л. Гончарова (Новосибирск, 10–12 апреля 2024); Всероссийской научно-практической конференции «Ильинские чтения», посвященной 100-летнему юбилею Ильиных Лидии Герасимовны и Василия

Алексеевича в рамках празднования 300-летия Российской Академии наук (Саратов, 03–05 июля 2024); Международной научно-практической конференции, посвященной 137-летию со дня рождения академика Н.И. Вавилова (Саратов, 25–29 ноября 2024).

Публикации. Материалы исследований представлены в 19 публикациях, из них 6 статей входят в наукометрическую базу ВАК РФ. Получен патент и авторское свидетельство на сорт тритикале озимой КС1. С участием диссертанта принята заявка на патент и допуск к использованию на сорт тритикале озимой Тайча.

Личный вклад соискателя. Автор принимал личное участие на всех этапах исследования – обоснования проблемы, постановки задач исследования, планировании экспериментов и обсуждении полученных результатов. Диссертантом изучена литература для обоснования актуальности изучаемой темы, освоены методики, выполнены полевые и лабораторные исследования, проведена статистическая обработка данных. Проанализированы полученные результаты, сформулированы выводы и написана диссертационная работа. Общий личный вклад соискателя составляет 85 %.

Объем и структура диссертации. Диссертационная работа изложена на 162 страницах компьютерной верстки, состоит из введения, трех глав (обзора литературы, объекта и методов исследований и экспериментальной части), выводов, списка литературы и приложений. Работа иллюстрирована 11 рисунками и 29 таблицами. Список литературы включает 228 наименований, в том числе 91 отечественных и 137 зарубежных.

Глава 1 СЕЛЕКЦИЯ И БИОТЕХНОЛОГИЯ ТРИТИКАЛЕ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

1.1 Краткая история селекции тритикале

Тритикале – это амфидиплоидные виды, содержащие геномы пшеницы и ржи. Большинство современных тритикале являются производными первичных тритикале от скрещивания мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L., 2n=42=AABBDD) или твердой пшеницы (*Triticum durum*, 2n=28=AABB) как материнских видов с диплоидной рожью (*Secale cereale* L., 2n=14=RR) как пыльцевого родителя. При скрещивании твердой пшеницы с рожью амфидиплоид имеет 42 хромосомы и содержит два генома пшеницы и один – ржи (AABBRR). Если материнским родителем является мягкая пшеница, амфидиплоид содержит 56 хромосом с тремя геномами пшеницы и одним геномом ржи (AABBDDRR). Практическая селекция доказала перспективность использования гексаплоидных тритикале, что обусловлено их большей цитогенетической стабильностью. Детальная история искусственного создания тритикале и ее эволюция как коммерческой культуры приведена в монографии Грабовец и Крохмаль (2019), а также обзорах (Arseniuk, 2015; Randhava, 2015; Mergoum et al., 2019).

В решении многих теоретических и практических вопросов селекции культуры тритикале большую роль сыграли естественные гибриды F_1 между пшеницей и рожью. В 1918 г. в посевах конкурсного сортоиспытания озимых культур Г.К. Мейстер в Саратове выявил естественные гибриды между пшеницей и рожью. «… массовый опыт, который произвела в данном случае природа на юго-востоке, открывает неожиданные возможности для получения ржано-пшеничных гибридов» (Мейстер, 1926). Эти растения по фенотипу представляли собой типичные гибриды первого поколения от скрещивания пшеницы с рожью. Растения, число которых достигало несколько тысяч, легко различались от родителей промежуточным характером колоса. Она напоминали скорее рожь, но по строению колосковых и цветочных чешуй приближались к пшенице.

Большинство растений имели стебли, ярко окрашенные антоцианом в фиолетовый цвет, у многих из них проявилось опушение под колосом, типичное для большинства растений ржи. Не было сомнений в том, что эти гибриды получились от массовой естественной гибридизации, которой способствовало одновременное цветение пшеницы и ржи, которое нередко имеет место в условиях знойного лета Юго-Востока. Делянки озимой пшеницы в сортоиспытаниях, как правило, отделялись защитными полосами ржи, что и способствовало массовому опылению сортов пшеницы рожью. Зерна, образовавшиеся в результате скрещивания пшеницы с рожью, были морщинистые, щуплые с плохой всхожестью. За редким исключением, первое поколение было бесплодно. Плодовитые гибриды удалось получить путем повторного опыления пыльцой пшеницы или ржи. В 1919 г. на Саратовской областной сельскохозяйственной опытной станции были организованы специальные посевы, в которых делянки пшеницы чередовались с делянками ржи. Благодаря такому размещению создавалась возможность естественного опыления отдельных цветков пшеницы пыльцой ржи. Собранное с таких посевов пшеницы зерно осенью высевалось при той же конструкции посевов, и на следующий год происходило как естественное опыление пшеницы рожью, так и опыление пыльцой пшеницы и ржи гибридов второго поколения, появившихся от естественной гибридизации в прошлом году (Мейстер, 1924, 1926). Начиная с 1918 года под руководством Г.К. Мейстера была развернута масштабная работа по искусственной гибридизации пшеницы с рожью. В результате проведенных опытов удалось установить, что озимая рожь как материнская форма гораздо труднее скрещивается с озимой мягкой пшеницей, чем там, где матерью является мягкая пшеница. Особый интерес в работе саратовских селекционеров представляли случаи получения константных промежуточных форм. Г.К. Мейстер новому константному промежуточному виду растений дал название *Secalotriticum saratoviense*.

Естественные пшенично-ржаные амфигаплоиды были обнаружены и в посевах Саратовского сельскохозяйственного института. Посевы гибридных популяций озимой твердой пшеницы располагались вблизи посевов многолетней

ржи сорта Первенец. Этот сорт был создан Я.А. Шнайдерманом методом отбора из сложной гибридной популяции от скрещивания однолетней ржи *S. cereale* L. (2n=14) с многолетней дикорастущей рожью (*S. kuprijanovii* Grossh.), которая скрещивалась с пшеницей легче, чем культурная рожь. Как правило, они были более высокорослые, чем пшеница и имели более длинный колос. Цитологический анализ подсчета хромосом показал, что соматические клетки содержат 42 хромосомы. На основе этого было сделано предположение о возникновении пшенично-ржаного амфидиплоида естественным путем. Дальнейшая работа по совершенствованию естественных амфидиплоидов привела к созданию исходного материала для селекции тритикале в зоне Нижнего Поволжья и сортов Студент, Саргау, Юбилейная, Орлик (Орлова и др., 2011).

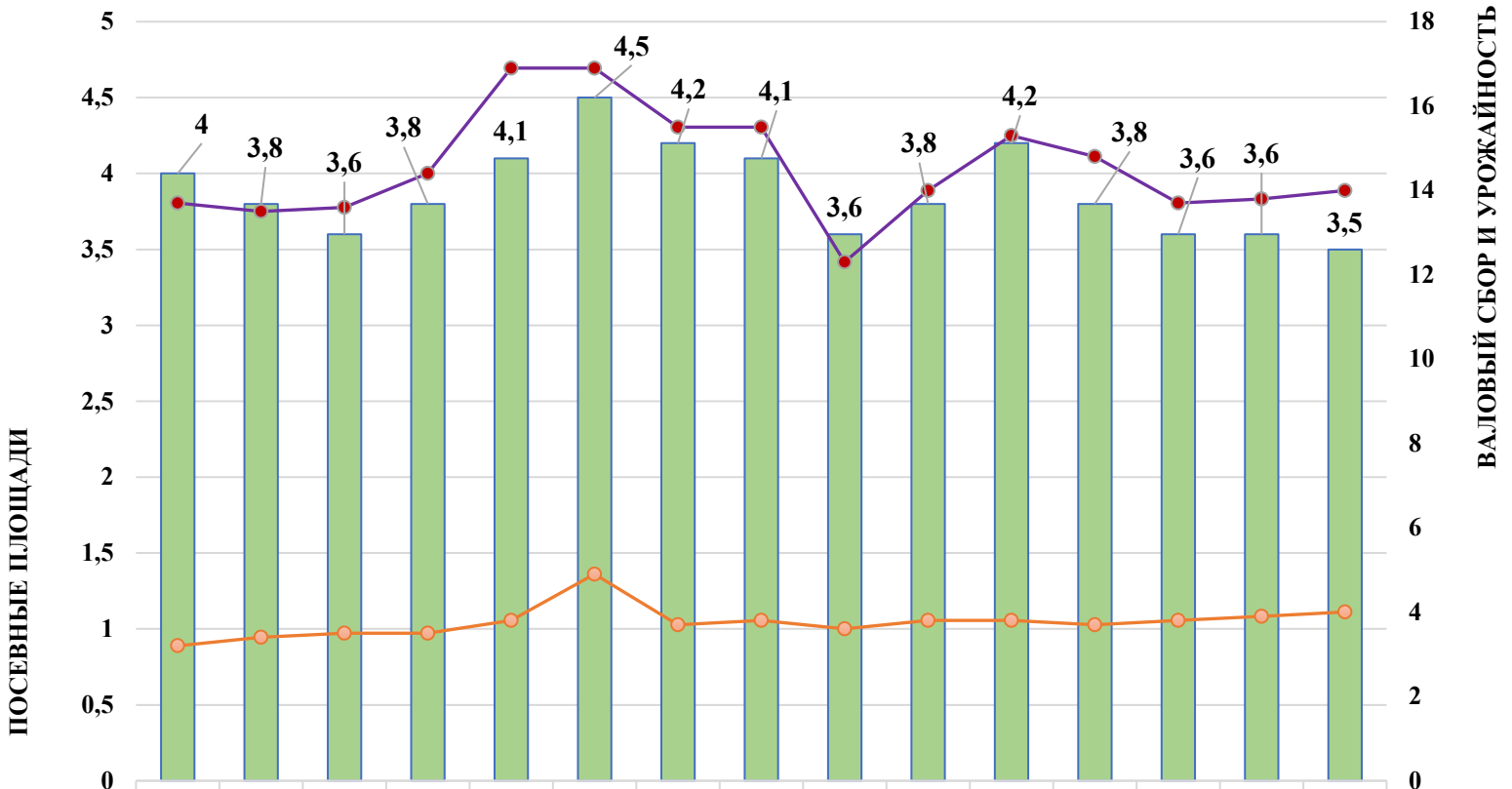
Первичные тритикале (амфидиплоиды, 2n=3x=42) – важный исходный материал для селекции. Основным преимуществом скрещиваний большого числа форм пшеницы с различными генотипами ржи заключается в расширении генетического разнообразия тритикале и возможности его дальнейшего использования для получения новых форм на основе внутривидовой гибридизации. Разработка и использование метода колхицинирования и эмбриокультуры в 50 – 60-х годах XX века явились важным этапом в синтезе гексаплоидных тритикале. Вместо поиска редких спонтанных амфидиплоидов и использования таких низкоэффективных методов, как доопыление стерильных гибридов F_1, появилась возможность сравнительно легко и быстро синтезировать новые амфидиплоиды (AABBRR) практически в неограниченном количестве. Последние цитологически более стабильны и фертильны по сравнению с октаплоидами (AABBDDRR). Практическая селекция доказала перспективность их использования. Прогресс, достигнутый в разработке методов колхицинирования, стимулировал в 50–60-х годах XX века синтез гексаплоидных тритикале.

Потребовались почти столетние исследования ботаников, генетиков и селекционеров, в результате которых тритикале стало коммерческой культурой с многоцелевым использованием зерна, обладающей огромным потенциалом в качестве продукта питания человека и корма для животных. Первые сорта

тритикале появились в 70-х годах прошлого века. Они характеризовались устойчивостью к болезням, но имели низкий урожай зерна, сморщенные зерновки, высокорослость, склонность к полеганию и чувствительность к предуборочному прорастанию зерна (ППЗ). В настоящее время в различных странах созданы сорта тритикале с многоцелевым использованием зерна и зеленой массы (Грабовец и Крохмаль, 2019).

В условиях нарастания аридизации и континентальности климата проявилась высокая конкурентная способность этого вида по сравнению с другими злаками (Blum, 2014). Посевные площади тритикале в мире составляют около 4 млн га, производство зерна – более 14 млн. т (рисунок 1). Лидерами по посевным площадям являются европейские страны – Польша, Беларусь, Франция, Германия. Почти 90 % продукции тритикале сосредоточено в Европе. Крупнейшим производителем зерна тритикале является Польша, на долю которой приходится около 30 % мирового производства. По мнению ведущих специалистов, в ближайшем будущем тритикале может стать одной из лидирующих кормовых и продовольственных культур. В РФ засевается под культурой 135649 га. Распоряжением Правительства РФ от 8 декабря 2022 г. №3835-р «Об утверждении перечня родов и видов сельскохозяйственных растений, производство и выращивание которых направлено на обеспечение продовольственной безопасности РФ, сорта и гибриды которых подлежат включению в Государственный реестр сортов и гибридов сельскохозяйственных растений, допущенных к использованию» в перечень культур включены озимая и яровая тритикале.

Если разделить посевные площади культуры в стране на количество зарегистрированных сортов, то можно получить площадь под условно-средним сортом. Условно-средний сорт тритикале в России высевают на площади около 4 тыс. га, что в 14 раз меньше, чем озимая пшеница (54 тыс. га). Это соотношение демонстрирует фактическую экономическую привлекательность культур. Драйвером развития зернового производства в РФ и Украине является экспортная ориентация, но не внутреннее потребление.



	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2022	2023	2024
Посевные площади, млн. га	4	3,8	3,6	3,8	4,1	4,5	4,2	4,1	3,6	3,8	4,2	3,8	3,6	3,6	3,5
Урожайность, т/га	3,2	3,4	3,5	3,5	3,8	4,9	3,7	3,8	3,6	3,8	3,8	3,7	3,8	3,9	4
Валовый сбор, млн. т	13,7	13,5	13,6	14,4	16,9	16,9	15,5	15,5	12,3	14	15,3	14,8	13,7	13,8	14

Рисунок 1 – Посевные площади, урожай зерна и валовый сбор зерна тритикале в мире (2010–2024 гг., http://faostat.fao.org)

В Беларуси условно-средний сорт озимого тритикале занимает посевную площадь вдвое больше, чем пшеница (15,4 и 8,6 тыс. га) благодаря спросу культуры на внутреннем рынке. Неразвитость внутреннего рынка, низкая погектарная выручка сельхозпроизводителей и незначительные объемы коммерческих семян – главные сдерживающие факторы развития тритикале в России и Украине (Гончаров, 2014). Как отмечают Грабовец и Крохмаль (2019), «Судя по итогам применения тритикале в Польше, Беларуси и др., каких-то других причин, сдерживающих его более широкое внедрение, нет, кроме бизнеса, слабой рекламы, привычек населения, отсутствия крупных партий зерна и др.».

В зерне тритикале накапливается значительное количество белка высокой биологической ценности. По сумме наиболее значимых незаменимых аминокислот (лизин, метионин, изолейцин и фенилаланин) рожь и тритикале превосходят пшеницу: однолетняя рожь – на 18,4 %, многолетняя – 15,3 %, линия тритикале АД 10 – 16,1 % и АД 206 – 10,6 % (Орлова, 2011).

Главным компонентом зерна тритикале, как и других злаков, является крахмал, на его долю приходится ¾ массы зерновок. Содержание белка в зерне на 1,0…1,5 % выше, чем у пшеницы и на 3…4 % выше, чем у ржи. Содержание клейковины такое же, как у пшеницы или на 2…4 % больше, но качество её ниже. В ряде случаев, тритикале как зернофуражная культура имеет преимущество перед пшеницей, кукурузой, ячменем и сорго. С созданием и внедрением в сельскохозяйственное производство новых сортов озимого тритикале становится реальной возможностью основного назначения культуры: производство дешевого по себестоимости зернофуража с высокими кормовыми достоинствами (Ковтуненко и др., 2004).

В РФ создано достаточное количество сортов для различных почвенно-климатических зон и различных целей использования. Основные посевные площади сосредоточены на Северном Кавказе, в Центрально-Черноземной и Нечерноземной зонах (Белгородской, Волгоградской, Воронежской, Ростовской области, Ставропольском и Краснодарском краях). Доля культуры в структуре посевных площадей зерновых и зернобобовых культур низкая и составляет 0,1 %.

Разработаны ГОСТы на кормовое и продовольственное тритикале (Мелешкина, Бундина, 2022).

Интенсивная селекция культуры ведется в Краснодарском ФГБНУ «Национальный центр зерна им. П.П. Лукьяненко» с 1974 года (Ковтуненко и др., 2017). Сначала селекция проводилась под руководством Тимофеева В.Б., затем под руководством Ковтуненко В.Я. В настоящее время создано 46 сортов озимой и 9 сортов яровой тритикале. В Государственный реестр сортов, допущенных к использованию внесено 27 сортов озимого образа жизни и 6 ярового (Ковтуненко и др., 2022).

В производство внедрена линейка сортов с различным периодом яровизации (озимые, яровые, двуручки), характеризующиеся высокой зерновой продуктивностью, устойчивостью к биотическим и абиотическим стрессам. Разработана селекционная программа, предусматривающая создание сортов трех типов: зернового, зернокормового и кормового направления. Создан сорт двуручка тритикале Валентин 90 с высокими хлебопекарными качествами; содержание клейковины, относящейся к первой группе качества, варьирует от 21 до 24 %. Сорт внесен в Государственный реестр селекционных достижений и рекомендован к использованию в производство по 6, 7 и 8 регионам с 2007 г.

Впервые в мире под руководством академика Л.А. Беспаловой увеличение разнообразия генофонда возделываемых сортов тритикале осуществлено на основе скрещиваний гексаплоидной тритикале и озимой шарозерной пшеницы Шарада. Эффект гена, вызывающий проявление шарозерности, сопровождается укорочением всех вегетативных и генеративных органов, эректоидностью листовой пластинки и лучшим развитием механических тканей стебля. Помимо снижения высоты растений, он проявляет эффект, угнетающий развитие биомассы. В скрещиваниях с мягкой и твердой пшеницей шарозерные формы, как правило, проигрывают по зерновой продуктивности. Поэтому первые карликовые линии пшеницы уступали по качеству зерна сортам, не несущим генов карликовости. Для получения шарозерной тритикале ситуация складывается иначе.

Как гетерозисный гибрид пшеницы и ржи, тритикале часто имеет избыточную биомассу в ущерб устойчивости к полеганию, эффективности оттока питательных веществ и уборочному индексу. В связи с этим угнетающий эффект гена шарозерности пойдет на пользу тритикале, придав ей более интенсивный вид.

В результате применения таких скрещиваний удалось перенести признак сферококкоидности в культуру тритикале. Впервые в мировой практике был создан сорт озимой шарозерной тритикале Тит, приспособленный для возделывания на высоком агротехническом фоне, с повышенным содержанием белка и клейковины в зерне и отличными хлебопекарными качествами. Сорт Тит вовлекается в скрещивания с лучшими коллекционными сортами гексаплоидной тритикале для расширения генетического разнообразия и отбора новых форм шарозерной тритикале. Сорт шарозерной тритикале Гирей получен от скрещивания сорта Валентин 90 – одного из распространенных высокопродуктивных сортов с высокими хлебопекарными качествами – с сортом Тит. Таким образом, сформировано самостоятельное направление по селекции шарозерной тритикале (Беспалова и др., 2012; Боровик и др., 2018).

Успешная селекция тритикале ведется на Северо-Донецкой опытной станции. Изучаются большие объемы селекционного материала на ранних этапах селекции, только в селекционном питомнике прорабатывается по 30–35 тыс. генотипов. Такой подход обеспечил успех в селекции на продуктивность, содержание белка в зерне, а также морозо- и зимостойкость, жаро- и засухоустойчивость. Для селекции тритикале используются различные методы, включая синтез первичных тритикале, отдаленные скрещивания *Triticum aestivum x Triticale* (6x), гибридизация яровых тритикале с озимыми, мутагенез, внутривидовая гибридизация и трансформация яровых форм в озимые (Грабовец и Крохмаль, 2019). Используемые методы реализовались созданием сортов Каприз, Водолей, Тарасовский юбилейный, Дон, Аграф, Кентавр, ТИ-17, Вокализ, Топаз и др., рекомендованные к возделыванию в производстве в 2, 3, 4, 5, 6, 7 и 8 регионах допуска. Сорта, включенные в Госреестр охраняемых селекционных достижений, характеризуются высоким потенциалом зерновой продуктивности, хорошими

хлебопекарными характеристиками и устойчивостью к неблагоприятным условиям возделывания. С 2005 г. на станции проводятся исследования нового направления – создание генотипов с высоким содержанием каротиноидов в зерне на уровне лучших по этому признаку сортов твердой пшеницы. На 2017 год допущены к возделыванию первые сорта этого направления – Рамзес (с содержанием каротиноидов 254–360 мг%) и Рамзай (с содержанием каротиноидов 398–461 мг%). Сорта Северо-Донецкой опытной станции составляют 30 % внесенных в Госреестр охраняемых селекционных достижений по тритикале.

Плодотворная работа по селекции тритикале ведется в НИИСХ ЦЧП им. Докучаева. Расширение генофонда культуры проводится путем синтеза первичных тритикале различного уровня плоидности на базе местных популяций ржи. Основными направлениями селекции являются высокий урожайный потенциал, устойчивость к болезням, густота продуктивного стеблестоя с эректоидным расположением листьев, легкость обмолота и устойчивость к полеганию. Результативность селекционных исследований подтверждена созданием сортов Доктрина 110, Тальва, Рондо, Горка и др., включенных в Госреестр селекционных достижений (Горбунов и др., 2015).

В Московском Федеральном исследовательском центре "НЕМЧИНОВКА" селекционная работа по тритикале была развернута профессором Писаревым в 40-х годах прошлого века. В качестве приоритетных задач селекции выделяются создание сортов зернового направления для использования в комбикормовой, хлебопекарной и кондитерской промышленности, созданы сорта Виктор, Гермес, Немчиновский 56, Нина, Капелла и др. (Воронов и др., 2021).

Результативная работа по селекции тритикале проводится в Ставропольском НИИСХ. Основные направления селекционной работы – морозоустойчивость, засухоустойчивость, жаростойкость и комплексная устойчивость к болезням. Селекционерами Комаровым Н.Н., Соколенко Н.И. и др. создано ряд сортов кормового и зернофуражного назначения (сорта Ставропольский 5, Квазар, Мамучар и др. (Соколенко и др., 2016)).

В Саратовском государственном университете генетики, биотехнологии и инженерии имени Н.И. Вавилова под руководством Н.С. Орловой созданы засухоустойчивые сорта озимой тритикале Студент, Саргау, Юбилейная и Орлик (Орлова и др., 2011). Селекционная работа по тритикале с использованием методов клеточной биотехнологии проводится в ФГБНУ «ФАНЦ Юго-Востока». В Государственный реестр включены 2 сорта озимой гексаплоидной тритикале – Зубр и Георг (Дьячук и др., 2022; Дьячук и др., 2023). Впервые в России с использованием метода гаплоидии был создан сорт озимой гексаплоидной тритикале Святозар (Патент №7898).

В Самарском НИИСХ (филиал СамНЦ РАН) в результате использования различных типов скрещиваний получены сорта кормового и зернокормового назначения (Степанида, Устинья, Кроха, Варвара) (Горянина, Горянин, 2012; Горянина, 2018).

Среди стран Ближнего зарубежья наиболее интенсивно селекция культуры ведется в республике Беларусь под руководством С.И. Гриба в Белорусском РУП НИИ земледелия и кормов. Республика занимает второе место в мире по посевным площадям (около 500 тыс. га). Основными направлениями в селекции тритикале являются повышение адаптивного потенциала устойчивости к биотическим и абиотическим стрессорам в сочетании с высокой продуктивностью, качеством продукции и экологической безопасностью. Программа базируется на создании новых первичных и вторичных популяций с использованием в скрещиваниях новых селекционных образцов тритикале, пшеницы и ржи. Реализация приоритетных направлений позволила создать с 2000 по 2019 гг. 17 сортов озимого (Рунь, Сокол, Антось, Импульс, Прометей, Березино, Заречье и др.) и 9 сортов ярового (Лана, Узор, Садко, Аморе, Доброе, Заозерье и др.) тритикале, включенных в Госреестр Республики Беларусь и России, характеризующихся потенциалом продуктивности 9,0–10,0 т/га, высоким уровнем устойчивости к полеганию и качеством зерна (Гриб и Буштевич, 2021).

В результате успешной работы селекционеров Украины были созданы и районированы сорта тритикале АД1, АД201, АД206 и др. Разработка и внедрение

в селекцию научных основ формирования многолинейных сортов, полиморфных по качеству зерна, привели к созданию ряда сортов тритикале с хорошими и отличными хлебопекарными качествами. Первым таким сортом стал Раритет, зарегистрированный в Украине с 2008 года по зонам Лесостепи и Полесья. Главным достоинством сорта Раритет является высокий урожай зерна, повышенная зимостойкость, высокая засухоустойчивость, стабильно высокие хлебопекарные и смесительные свойства, высокая питательная ценность зерна, обусловленная повышенным содержанием незаменимых аминокислот и каротиноидов. Полевые и лабораторные испытания, проведенные в Украине, Польше и США подтвердили высокую потенциальную урожайность новых сортов и выявили, что из муки тритикале Раритет, Ярослава, Тимофей, Елань и Пудик получается хлеб хорошего и отличного качества – с большим объемом, светлым или светло-желтым мякишем, мелкой тонкостенной пористостью, приятным вкусом и ароматом. По мнению авторов, в триаду факторов, влияющих на здоровье человека, кроме чистого воздуха и чистой воды, следует включить и высокопитательный хлеб из тритикале (Щипак и др., 2021). На основании многолетних исследований авторы приходят к выводу, что «прямолинейное стремление к генетической однородности приводит к снижению адаптивных свойств сортов, что в экстремальных условиях (длительные засухи, эпифитотии, суровые зимы) приводит к колоссальным потерям сельскохозяйственной продукции и ее качества». Проработка гибридных популяций в контрастных условиях и многократные отборы морфологически однородных линий позволяют создавать многолинейные сорта с лучшей адаптивностью. Морфологически однородная гетерогенная система, одновременно сложная, динамичная система обеспечивает высокую буферность и пластичность сортовой популяции в непредсказуемо изменчивых условиях (Щипак и др., 2024).

Одной из главных проблем в улучшении новой зерновой культуры является отсутствие достаточного генетического разнообразия, и большинство сортов генетически схожи (Niedziela et al., 2016). Оценка генетического разнообразия по величине информационного полиморфизма (PIC) выявила более низкие значения PIC для R-генома по сравнению с A и B геномами пшеницы (Tams et al., 2004; Alheit

et al., 2012). Авторы предполагают, что низкие значения PIC для ржаного генома обусловлены ограниченным набором линий ржи, используемых для получения первичных тритикале. В то же время, сравнение значение PIC у европейских сортов тритикале, созданных до и после 2001 года, выявило изменения в хромосоме 1A – значения PIC снизились с 0,33 до 0,23. Изменения затронули также хромосому 4A, для которой PIC изменился с 0,41 до 0,33. Снижение значений PIC, по мнению авторов, является результатом отбора «благоприятных» аллелей в процессе селекции (Losert et al, 2017). Важным источником расширения генетической изменчивости у тритикале являются первичные амфидиплоиды (первичные тритикале), полученные от опыления пшеницы разными сортами ржи. Такие селекционные программы применяются в Канаде, Польше и Венгрии (Randhava et al., 2015).

Среди новых методов в современной селекции тритикале нашли применение маркер-ориентированная селекция (MAS-селекция) и гаплоидия. Использование этих методов повышает эффективность селекции и сокращает время для создания новых сортов (Randhava et al., 2015). Принцип MAS-селекции состоит в идентификации тесного сцепления между геном, контролирующим признак, и молекулярным маркером, использование связей маркер-признак для селекции сортов и линий. Разработаны эффективные типы маркеров: микросателлиты (SSR – Simple Sequence Repeats) – короткие тандемные повторы из 2–6 нуклеотидов; однонуклеотидные полиморфизмы (SNP – Single Nucleotide Polymorphysm) – замена одного нуклеотида в геноме; случайно амплифицируемая полиморфная ДНК (RAPD – Random Amplified Polymorphic DNA) – амплификация случайных участков генома короткими праймерами; амплифицируемые фрагменты ДНК с известной длиной (AELP – Amplified Fragment Length Polymorphism) – комбинация рестрикции и ПЦР выявляет полиморфизм; маркеры ассоциированные с короткими (200-500 п.о.) уникальными последовательностями (STS – Sequence Tagget Site); CAPS маркеры (Cleaved Amplified Polymorphic Sequence) – основанные на фрагментах ДНК тесно сцепленных с изучаемыми генами. В селекции тритикале молекулярные маркеры применяются для изучения генетического разнообразия и

идентификации генотипов по устойчивости к предуборочному прорастанию зерна (Moullet et al., 2024, Акинина и соавт., 2025), устойчивости к ржавчинным болезням (Крупин и соавт., 2019; Skowronska et al., 2020), морозоустойчивости (Wasek et al., 2022), идентификации и характеристике высокомолекулярных глютенинов, определяющих качество зерна (Salmanowicz and Dylewicz, 2007).

1.2 Гаплоидия в селекции злаков

Необходимость ускоренного создания сортов при одновременном снижении затрат на их получение диктуется происходящими изменениями климата, быстрой эволюцией патогенов, а также требованиями современного рынка. Большинство коммерческих сортов тритикале получены традиционными методами селекции. Наиболее верными при решении основных проблем в селекции тритикале являются стратегии, направленные на объединение традиционных и современных методов (Mergoum, 2019). Для достижения гомозиготности необходимо 5–7 поколений самоопыления, гарантирующих генетическую чистоту и однообразие потомства. Альтернативой для быстрого достижения гомозиготности служат удвоенные гаплоиды (DH-линии), массовое получение которых стало возможным благодаря развитию методов *in vitro* (IVB-методы) (Patial et al., 2019; Niazian et al., 2020; Segui-Simarro et al., 2021).

Сроки селекции при использовании гаплоидов сокращаются в среднем на 5–7 лет (Wedzony et al., 2009; Humphreys, Knox, 2015; Sarma et al., 2023). DH-селекция позволяет не только элиминировать ряд поколений, необходимых для получения генетической стабильности и достижения однообразия селекционных линий, но и снижать размер популяции для поиска нужных генотипов (Ren et al., 2017; Srivastava et al., 2018; Sarma et al., 2023). Перечень сортов экономически значимых злаков, полученных с использованием DH-технологий приведен в обзорах (Thomas et al., 2003; Humphreys and Knox, 2015; Kishii and Singh, 2020). Их география включает США, Канаду, Германию, Францию, Румынию и другие страны. DH-технологии являются важным средством для расширения генетического

разнообразия и поддержания генетических ресурсов (Brauner et al., 2019). DH-линии широко используются для создания новых сортов, генетического картирования, мутагенеза и изучения роли отдельных генов (Mishra et al., 2021). Технологии получения удвоенных гаплоидов разработаны для экономически важных видов – *Solanaceae*, *Brassicaceae* и *Poaceae* (Segui-Simarro et al., 2021). Для массового получения гаплоидов злаков *in vitro* применяются два метода: культура пыльников и ее разновидность – культура изолированных микроспор и отдаленная гибридизация с последующей селективной элиминацией хромосом вида опылителя (Eudes and Chugh, 2009; Wedzony, 2015). Первоначально для получения гаплоидов тритикале применялись пшеничные протоколы, которые впоследствии были модифицированы для применения на практике (Wedzony, 2015; Дьячук и др., 2022).

1.2.1 Андрогенез *in vitro* у тритикале

Андрогенез (микроспоровый эмбриогенез, андроклиния) индуцируется в культуре пыльников и культуре изолированных микроспор. Культура пыльников рутинно применяется в различных Европейских компаниях, метод относительно простой, менее трудоемкий и низко затратный в сравнении с культурой изолированных микроспор (Wedzony, 2015).

Спорофитный путь развития микроспор отличается от гаметофитного формированием из них эмбриоподобных структур (спорофитов, а не гаметофитов) и регенерации из них гаплоидных растений (Segui-Simarro, 2010; Germana, 2011). Конечная эффективность метода зависит от трех независимых компонентов: частоты формирования эмбриоподобных структур, их способности к регенерации растений и частоты регенерации зеленых растений.

Универсальных технологий получения гаплоидных растений в культуре *in vitro* пыльников (микроспор) для разных видов не существует, однако основные их этапы остаются неизменными. Они включают: выращивание и отбор донорных растений, предобработку соцветий или пыльников различными стрессовыми факторами, вычленение пыльников (микроспор) и их культивирование в условиях *in vitro*, индуцирование эмбриогенеза, регенерацию растений, удвоение числа

хромосом растений-регенерантов. На отзывчивость пыльников при культивировании *in vitro* влияют многочисленные эндогенные и экзогенные факторы: условия выращивания донорных растений, генотип, способы и продолжительность предобработок соцветий или пыльников, стадия развития пыльника, состав питательных сред (Smykal, 2000; Круглова и др., 2006; Wędzony et al., 2009; Игнатова, 2011; Germana, 2011). Важной ступенью в повышении эффективности эмбриогенной отзывчивости культивируемых пыльников является понимание механизмов индукции спорофитного развития микроспор *in vitro*. Открытие того, что стресс – это генеральный сигнал, ответственный за смену генетической программы развития микроспор и их переход на спорофитный путь развития, позволило унифицировать модель индукции микроспорового эмбриогенеза и оптимизировать многие технологии получения гаплоидных растений (Touraev et al., 1996, 1997; Devaux, Pickering, 2005; Żur et al., 2008; Wędzony et al., 2009). По сравнению со стрессом, для спорофитного развития микроспор *in vitro* даже применение гормонов может быть менее критичным, что подтверждает тот факт, что эндогенный баланс гормонов является необходимым условием для микроспорового эмбриогенеза *in vitro* (Aionesei et al., 2005).

При спорофитном развитии микроспор изменения в экспрессии генов могут быть сведены в три принципиальные группы: клеточная отзывчивость на стресс; супрессия гаметофитной программы и экспрессия спорофитного развития. Большое число генов, белков и метаболитов идентифицированы как прямые или косвенные триггеры в каждой из этих стадий. Морфологические, физиологические и молекулярные изменения в микроспорах, развивающихся по спорофитному пути, характерны для всех эукариотических клеток во время стрессового воздействия. Это дает основание предполагать наличие общих реакций в отзывчивости растений на стрессы (Zoriniants et al., 2005). Первый структурный сигнал индукции спорофитного развития микроспор – дедифференциация цитоплазмы. Этот процесс включает снижение числа органелл, жировых телец, крахмальных зерен и рибосом. Ядро перемещается от периферии к центру микроспоры. Одновременно вакуоль фрагментируется цитоплазматическими лучами. Отмечается менее плотная

цитоплазма, отсутствие накопления крахмальных зерен, характерное для созревающих генеративных клеток. В результате формируется так называемая звездчатая структура, состоящая из цитоплазматических тяжей, соединяющих перинуклеарную и субкортикальную область цитоплазмы. Подобная морфология была отмечена на ранних стадиях культивирования микроспор тритикале (Dubas et al., 2010), риса (Raina, Irfan, 1998), пшеницы (Touraev et al., 1996; Indrianto et al., 2001; Cistué, Kasha, 2005), табака (Touraev et al., 1996) и других видов растений и рассматривается как начальная ступень эмбриогенного развития. Таким образом, вакуолизированная и поляризованная микроспора трансформируется в деполяризованную и дедифференцированную клетку. Переход на альтернативный путь развития становится необратимым (Touraev et al., 1996; Segui-Simarro, 2010; Germana, 2011). Первым структурным маркером, предсказывающим изменение симметрии делящейся микроспоры, является появление препрофазной ленты микротрубочек (PPB). PPB – кортикальное кольцо микротрубочек, которое образуется в медиальной области микроспоры через несколько часов после применения стрессового воздействия. При нормальном развитии пыльцы PPB не формируется. Так как PPB диктует плоскость будущего деления и участвует в стабилизации клеточной стенки, предполагается, что реорганизация микротрубочек – это ключевое событие в изменении программы развития микроспоры (Zhao et al., 1996; Cistué, Kasha, 2005; Dubas et al., 2010). Симметричное деление микроспоры является маркером ее эмбриогенного развития (Smykal, 2000; Круглова и др., 2005; Soriano et al., 2013). Блокирование синтеза крахмала как маркера созревания пыльцы и элиминация резервов крахмала – важное событие в этом процессе, которое служит надежным маркером спорофитного развития микроспоры (Clement et al., 2005). Таким образом, стрессы не только необратимо блокируют гаметофитную программу развития микроспор, но и переключают их развитие на спорофитный путь. Итак, понимание того, что стресс служит генеральным сигналом спорофитного развития микроспор, позволило разработать универсальную модель индукции микроспорового эмбриогенеза (Touraev et al., 1996), включающую три основных этапа:

1) необратимое блокирование гаметофитной программы развития при применении стрессовых воздействий; 2) формирование популяции эмбриогенных микроспор за счет изменений на молекулярном уровне; 3) реализация спорофитной программы развития на питательной среде.

Индукционная фаза является критической для индукции гаплоидов, и она более важна по сравнению с регенерационной фазой (Wedzony et al., 2009). Различают три группы стрессов, приводящих к индукции микроспорового эмбриогенеза: широко применяемые (высокие или низкие температуры, углеводное голодание, колхицин), редко используемые (гамма-облучение, центрифугирование, сниженное атмосферное давление) и новые стрессы (высокий уровень pH питательной среды, обработка тяжелыми металлами, предобработка 2,4-Д) (Niazian and Shariatpanahi, 2020). Качество и уровень стресса (интенсивность, концентрация, доза) могут влиять не только на успешность прохождения индукционной фазы, но снижать жизнеспособность клеток и качество эмбриоподобных структур, увеличивать частоту альбиносных растений (Wedzony et al., 2015). Для индукции спорофитного развития микроспор тритикале эффективны обработки колосьев или пыльников донорных растений пониженными положительными температурами (ППТ) (Wurshum et al., 2014; Wedzony et al., 2015). Такие воздействия приводят к различным морфологическим, цитологическим и физиологическим преобразованиям в клетках растений – они замедляют процессы деградации, изменяют цитоскелет, активизируют Ca^{2+} пути, а также стимулируют экспрессию белков теплового шока (Touraev et al., 1997; Zur et al., 2008; Dubas et al., 2010). В настоящее время накоплены факты показывающие, что холод является скорее антистрессовым агентом, так как индукция андрогенеза происходит и без его применения, однако эффективность процесса увеличивается. Позитивный эффект холодового воздействия увеличивает устойчивость к стрессам, связанным с процедурой изоляции пыльников, а также условиями in vitro. Такой эффект является особенно важным для низко отзывчивых генотипов. Низко температурные обработки являются фактором, который приводит к различным цитологическим и физиологическим изменениям в культуре изолированных

микроспор и пыльников тритикале. В результате активизируется система клеточной защиты к другим стрессам на основе феномена «перекрестной устойчивости» (Zur et al., 2008, 2014).

Увеличение интенсивности стресса может приводить к повышенной продукции реактивных форм кислорода (РФК – ионы кислорода, свободные радикалы и перекиси) и оксидативному стрессу. В то же время стрессовые обработки являются важным фактором для стимуляции гаметофитных клеток к спорофитному развитию. Главными ограничивающими факторами в стресс-индукции андрогенеза тритикале является окислительный стресс и продукция реактивных форм кислорода (Zur, Niazian and Shariatpanahi, 2020). Пластиды и митохондрии являются сайтами накопления реактивных форм кислорода при абиотическом стрессе (Tuteja et al., 2012). Повышенный уровень РФК коррелирует с альбинизмом регенерантов и способствует программируемой смерти клеток (Varnier et al., 2009). Эффективная антиоксидантная система защиты клеток является одним из необходимых условий для успешной индукции микроспорового эмбриогенеза тритикале (Zur et al., 2019). Под действием пониженных температур увеличивается накопление перекиси водорода, которая оказывает негативное влияние на эффективность микроспорового эмбриогенеза. Однако высокий уровень перекиси водорода не является угрозой для жизнеспособности клеток до тех пор, пока проявляется высокая активность антиоксидантных ферментов. Добавление в индукционную питательную среду пролина и глютатиона способствует увеличению частоты индукции андрогенетических структур и регенерации зеленых растений, что подтверждает критическую роль устойчивости клеток тритикале к окислительному стрессу в эффективной индукции микроспорового эмбриогенеза (Asif et al, 2013; Zur et al., 2019). Холодовой стресс приводит к значительным изменениям в гомеостазе гормонов. Трехнедельная обработка побегов тритикале холодом приводит к накоплению ИУК, АБК, цис-зеатина наряду со снижением уровня транс-зеатина. Критическим для успешной индукции микроспорового эмбриогенеза является баланс между эндогенным уровнем регуляторов роста в пыльниках и экзогенными аналогами в культуральной

питательной среде (Горбунова, 2001; Zur, 2015). Для увеличения выхода зеленых растений в состав индукционных питательных сред включаются медь и серебро (Pashota et al., 2022). Положительные результаты были получены при включении в состав индукционных питательных сред растительного гормона зеатина в концентрации 0,4 мг/л, что положительно повлияло на частоту дифференцированных эмбриоидов и регенерацию растений (Ержебаева и др., 2019). Потребности к составу питательной среды генотип специфичны (Patial et al., 2019).

После воздействия ППТ в культуре пыльников тритикале обнаружены различные белки, связанные с компетенцией микроспор, отзывчивости на стресс и индукцию микроспорового эмбриогенеза. Увеличилось количество белков, типичных для защиты от окислительного стресса, шаперонов и др. Функциональная классификация обнаруженных белков показала, что большую их часть составляют белки метаболизма (47 %), стрессовые (28 %) и запасные (9 %) белки (Krzewska et al., 2017). Применяемые стрессы могут вызывать изменения как ядерного, так и хлоропластного генома, что приводит к снижению частоты регенерации растений и формированию хлорофилл дефектных растений (Niazian and Shariatpanahi, 2020).

Индукция спорофитного развития микроспор может происходить и без воздействия пониженными положительными температурами, однако частота формирования эмбриогенных микроспор низкая (Дьячук и др., 2010). Эффективный эмбриогенез и регенерация растений без стрессового воздействия были установлены также в культуре изолированных микроспор пшеницы (Shariatpanahi et al., 2006).

Несмотря на достигнутые успехи получения гаплоидных растений тритикале методом андрогенеза *in vitro*, имеются неразрешенные проблемы, ограничивающие возможности его применения в прикладных и фундаментальных исследованиях:

– **генотип донорного растения.** Влияние генотипа на эффективность получения гаплоидных растений тритикале отмечено в различных исследованиях (Marciniak et al., 1998; Eudes and Chugh, 2009; Ержебаева и др., 2019; Zur, 2019;

Акинина и др., 2023). Генетическая зависимость всех стадий получения гаплоидных растений создает дополнительные трудности при использовании метода в селекции, в связи с необходимостью предварительной оценки гибридов на отзывчивость при культивировании пыльников. Индукция андрогенеза, регенерация растений и соотношение зеленых растений к альбиносным контролируются независимыми генетическими факторами (Henry et al., 1994; Wedzony et al., 2009). Изучение популяции, представленной 90 DH-линиями, выявило 7 QTLs, контролирующих индукцию андрогенеза, на хромосомах 4R, 5A, 5R и 7R. QTL, связанные с регенерацией растений, обнаружены на хромосомах 1B, 1R, 3R, 4R, 5A, 5R и 7R (Krzewska et al., 2012). QTLs, контролирующие формирование альбиносных растений, расположены на хромосомах субгеномов B и R (3B, 4B, 4R, 5R 7R) (Krzewska et al., 2015). Положительный эффект ржаных хромосом 1R и 4R, связанный с увеличением числа гаплоидных эмбриоидов, отмечен в культуре пыльников пшенично-ржаных дополненных линий (Lazar et al., 1987). В культуре пыльников пшеничо-ржаных замещенных линий выявлено, что 1R хромосома стимулирует, а 5R хромосома подавляет эмбриогенез (Добровольская и др., 2003). Средняя эффективность метода, оцененная по количеству зеленых растений на 100 культивируемых пыльников, составила 5,20 (для 90 донорных линий с варьированием от 1 до 18 (Krzewska et al., 2012); 10,87 (для 8 различных генотипов с варьированием 2,48–20,88 (Lantos et al., 2014). Самая высокая эффективность, 55 зеленых растений на донорный колос, выявлена у высокоотзывчивого сорта “Bogo” в культуре изолированных микроспор (Oleszezuk et al., 2004).

– **формирование хлорофилл дефектных (альбиносных) растений**. Высокая частота регенерации хлорофилл дефектных растений в культуре пыльников и изолированных микроспор тритикале является критическим фактором, ограничивающим включение этих технологий в селекционные программы. Альбиносные растения характеризуются пропластидами, которые неспособны индуцировать биогенезис хлоропластов, они остаются недифференцированными со слабо развитыми внутренними мембранами, либо

развиваются в накапливающие крахмал амилопласты, характерные для гаметофитного развития (Carreda et al., 2000). В некоторых исследованиях частота формирования альбиносных растений в культуре пыльников тритикале была в 2,6 раз выше, чем зеленых (Tuvesson et al., 2003). Выход альбиносных растений в культуре пыльников тритикале зависит от генотипа и условий выращивания донорных растений, и их частота составляет 10–90 % (Eudes and Amundsen, 2005; Mozgova et al., 2012; Игнатова, 2011). В то же время в культуре пыльников мягкой пшеницы этот показатель варьировал от 0 до 35 % (Игнатова, 2011). В культуре изолированных микроспор тритикале частота альбиносных регенерантов выше, чем в культуре изолированных пыльников. Хотя технология культивирования изолированных микроспор была эффективнее культуры изолированных пыльников в индукции эмбриогенеза и продукции эмбриоидных структур, большинство регенерантов были альбиносами с соотношением зеленых к альбиносам варьировало от 0,03 до 0,3. Формирование зеленых растений в культуре пыльников у тех же генотипов проходило более эффективно и изменялось от 2,4 до 46,3 % (Lantos et al., 2014). Состав питательных сред и комбинация стрессовых воздействий могут изменять соотношение зеленых и альбиносных регенерантов. В культуре пыльников ячменя была обнаружена корреляция между дифференциацией пластид до культивирования и регенерацией альбиносных растений (Gajecka et al., 2020). Был проведен детальный анализ дифференциации пластид во время различных стадий развития пыльцы у двух сортов ярового ячменя. Изучаемые сорта характеризовались высокой регенерационной способностью в культуре пыльников, однако различались по соотношению зеленых и альбиносных регенерантов. У сорта Jersey формировалось 90 % зеленых регенерантов, в то время как у сорта Mercada 90 % регенерантов были альбиносами. Было выявлено, что у сорта Jersey микроспоры содержали только пропластиды, способные дифференцироваться в различные типы пластид, включая хлоропласты. В то же время у сорта Mercada микроспоры содержали амилопласты, содержание которых составляло 50 % от всех пластид. Наиболее яркие различия между сортами проявились в экспрессии генов, кодирующих биогенезис пластид. По данным

авторов, экспрессия гена гранулосвязанной синтазы крахмала (GBSS) может служить надежным маркером для генотипов, способных регенерировать зеленые растения.

Из различных элементов питательной среды в формировании зеленых растений важную роль играет медь. В культуре *in vitro* злаков ее включение особенно важно, т.к. состав питательных сред первоначально разрабатывался для двудольных. В культуре пыльников ячменя добавление 10 μM сульфата меди в индукционную питательную среду увеличивало процент эмбриогенных пыльников и число регенерантов со снижением доли альбиносных растений (Wojnarowiez et al., 2002). Показано, что добавление сульфата меди снижает накопление крахмала, стимулирует деление пластид и развитие внутренних мембран. Однако превышение ионов меди может вызывать окислительный стресс и вызывать повреждение различных органических молекул (Ducic and Polle, 2005). Альбиносные растения развиваются и без применения стрессовых воздействий (Wurshum et al., 2014). Частота альбинизма снижается в два раза при обработке пыльников маннитолом и кратковременными повышенными температурами 32 °C (Lantos et al., 2014).

– непредсказуемые генетические изменения. Анеуплоидия в потомствах андрогенетических растений тритикале является распространенным явлением (Machczynska et al., 2014; Wedzony et al., 2015; Kwiatek et al., 2020). Большинство анеуплоидов – гипоплоиды и включают линии нуллисомики, телосомики и транслокации. Среди 42-х хромосомных растений идентифицированы нулли-тетрасомики, а также генотипы с другими аберрациями, включая транслокации. При анализе вовлечения индивидуальных хромосом в анеуплоидию установлено, что геном ржи более часто вовлекается в хромосомные преобразования, чем геном пшеницы. Большинство кариотипированных C_0 растений были нуллисомиками, чаще всего по 2R и 5R хромосомам. В пшеничном геноме 1B хромосома чаще других подвергалась преобразованиям (Charmet et al., 1986; Oleszezuk et al., 2011; Kwiatek et al., 2020). Существенно, что частота нуллисомиков по 2R хромосоме была схожей у большинства гибридов, в то же время нуллисомики по 5R хромосоме

наиболее часто встречались у трудно отзывчивых генотипов. Более того, частота анеуплоидных линий увеличивалась в зависимости от продолжительности культивирования до 70 %. Поскольку анеуплоидия чаще встречается у слабо отзывчивых генотипов, предполагают, что отсутствие 5R хромосомы влияет на эффективность андрогенеза или регенерацию зеленых растений. Нуллисомия по хромосомам 2R и 5R приводит к фенотипическим изменениям растений. «Curly» фенотип, характерен для нуллисомиков по 2R хромосоме. Он отличается толстым стеблем, широкими листьями, скрученными по всей длине, их окраска светло-зеленая с желтыми полосками вдоль жилки. Частота таких растений составляет 2–4 %, независимо от комбинации скрещивания. «Narrow» фенотип характерен для нуллисомиков по 5R хромосоме. Он характеризуется тонкими стеблями, сближенными листьями, расположенными по отношению к стеблю под углом 90° (Oleszezuk et al., 2011). Наблюдаются изменения и в морфологии колоса растений тритикале. Колосья имеют меньшую длину, что вызвано редукцией числа колосков в колосе и уменьшением числа зерен в колосе (Kwiatek et al., 2020). В некоторых скрещиваниях DH-линии проявляли тенденцию к снижению урожая зерна в сравнении с методом SSD (Thiemt and Oettler, 2008).

Эпигенетические изменения также оказывают влияние на фенотипические проявления потомств DH-линий Изменения уровня метилирования ДНК – дополнительный фактор, влияющий на фенотипическую нестабильность DH-линий. Уровень метилирования ДНК у DH-линий, полученных в культуре пыльников сорта “Bogo” был существенно ниже, чем у исходных растений. Однако после двух циклов самоопыления уровень метилирования ДНК восстанавливался (Machczynska et al., 2014).

Генотипирование DH-линий тритикале с помощью ДНК маркеров выявило высокую частоту клонов, а также генетически гетерогенные растения, что снижает эффективность использования метода в селекции (Oleszezuk et al., 2014).

1.2.2 Метод селективной элиминации хромосом при отдаленной гибридизации

Альтернативным методом получения гаплоидов является отдаленная гибридизация с последующей селективной элиминацией хромосом вида-опылителя. Хромосомы одного из родителей, чаще всего отцовские, частично или полностью элиминируют из гибридного ядра. В результате в развивающемся зародыше остается только гаплоидный набор хромосом материнского родителя. Преимуществами метода в сравнении с культурой пыльников являются высокая эффективность (выход зеленых растений в два-три раза выше, чем в культуре пыльников), простота и меньшая генотипическая зависимость (Patial et al., 2019).

Согласно современным представлениям, селективная элиминация хромосом связана с утратой одного из видов гистонового белка H3(CENH3) в цетромере. Потеря функции центромер приводит к тому, что хромосомы опылителя не прикрепляются к веретену деления, они формируют микроядра и дегенерируют. Инактивацию центромеры вызывает именно утрата гистона CENH3, а не сайленсинг соответствующего гена (Sanie et al., 2011). Полная элиминация хромосом отцовского генома обнаружена у различных таксонов, включая виды семейств Solanaceae, Brassicaceae и Poaceae (Karimi-Ashtiyani, 2021). Главными преимуществами метода по сравнению с культурой пыльников является отсутствие альбиносных растений и генетическая стабильность DH-линий (Chaudhary et al., 2014; Humphreys and Knox, 2015).

У злаков этот метод впервые был применен для массового получения гаплоидов ячменя при скрещивании *Hordeum vulgare* × *Hordeum bulbosum*. Авторы представили доказательства того, что зародыши формируются не за счет партеногенеза, а за счет селективной элиминации хромосом *Hordeum bulbosum* (Kasha and Kao, 1970). Элиминация может сопровождаться структурными перестройками хромосом элиминирующего генома, вызывающими нарушение в расхождении хромосом в митозе с последующим формированием микроядер (Gernand et al., 2006; Sanie et al., 2011). Барьеры несовместимости, проявляющиеся на постгамной стадии, нарушают нормальное развитие гибридных семян. Одно из

проявлений постгамной несовместимости – отсутствие развития эндосперма, приводящее к голоданию зародыша и его последующей гибели. Своевременная изоляция зародыша и его культивирование на искусственной питательной среде *in vitro* является основополагающим принципом технологии "*embryo rescue"* («спасения» незрелых зародышей), обеспечивающей получение жизнеспособных растений в отдаленных скрещиваниях (Bhojwani et al., 2013; Lulsdorf et al., 2014; Gosal and Wany, 2018). Обработка опыленных цветков раствором 2,4-Д или Дикамба (100 мг/л) способствует росту и развитию зародышей *in planta* (Gill et al., 2008; Filippis, 2014; Lulsdorf et al., 2014; Humphreys, Knox, 2015; Gosal, Wani, 2018). Изоляция зародышей проводится через 14–21 день после опыления в зависимости от генотипа и условий выращивания растений. Определяющим фактором для прорастания является размер и дифференциация зародыша. Эффективность получения гаплоидов ячменя составляет 25 % от числа опыленных цветков (Satpathy et al., 2021).

Гибридизация тритикале с луковичным ячменем оказалась малоэффективной для большинства генотипов (из-за чувствительности его пыльцы к действию Kr-генов) (Lehmann, Krolov, 1991). Поиск подходящих опылителей, менее чувствительных к генам-ингибиторам скрещиваемости, позволил повысить эффективность метода и его применение в селекционных программах. Формирование зародышей с последующей регенерацией растений наблюдалось при опылении растений гибридов тритикале пыльцой сорго и африканского проса (Pratap et al., 2005). Скрещивания тритикале × кукуруза приводят к селективной элиминации хромосом кукурузы и получению гаплоидных растений тритикале (Rogalska et al., 1996; Wedzony, 1998; Pratap et al., 2005). Метод рекомендуется использовать в селекционных программах для получения гаплоидов у генотипов, слабо отзывчивых в культуре пыльников (Pratap et al., 2006; Wedzony et al., 2009). В опытах Inagaki (1997) проведено сравнительное изучение эффективности скрещиваний с кукурузой линий «традиционных» тритикале и линий с 2D и 4D замещениями хромосом. У замещенных линий частота формирования эмбрионов была выше, что подтверждает роль хромосом D-генома в генетической основе

тритикале. Существенным недостатком использования в качестве опылителя кукурузы является несовпадение сроков цветения родительских видов. Для синхронизации периода цветения родителей требуется посев кукурузы в несколько сроков, что существенно увеличивает затраты на получение гаплоидных растений (Chaudhary et al., 2014; Wedzony, 2015; Patial et al., 2019).

Как и при получении гаплоидов пшеницы, выявлена эффективность применения в качестве опылителя дикой злаковой травы *Imperata cylindrica* (L.) (2n=2x=20) (Pratap et al., 2005; Kishore et al., 2011; Tayeng et al., 2012; Rather et al., 2014; Chaudhary et al., 2014, 2016). Использование этого вида для получения гаплоидов пшеницы и тритикале имеет ряд преимуществ по сравнению с кукурузой – продолжительность цветения, отсутствие необходимости ежегодного посева опылителя, нечувствительность к действию генов-ингибиторов скрещиваемости пшеницы (Kishore et al., 2011). Пыльца кукурузы теряет жизнеспособность уже в течение одного часа, в то время как пыльца Императы цилиндрической была функциональна даже в конце экспериментального периода (Mayel et al., 2015).

Хромосомы Императы цилиндрической обнаружены только в зиготе, они элиминируют из ядра уже во время первого клеточного деления (Komeda et al., 2007). Сравнение эффективности этих опылителей у гибридов тритикале × пшеница показало преимущества Императы цилиндрической в сравнении с кукурузой как по частоте формирования зародышей (25,48 % и 20 %), так и регенерации растений (34,17 % и 15,10 %). У гибридов тритикале × тритикале достоверных различий по этим параметрам не обнаружено. В скрещиваниях линий тритикале, содержащих замещения хромосом, с *Imperata cylindrica*, выявлена роль хромосом D-генома (главным образом, 7D) в формировании гаплоидных зародышей (Mukai et al., 2015). В опытах C. Kapoor с соавторами (2020) при опылении тритикале пыльцой различных генотипов кукурузы и Императы цилиндрической формирование гаплоидных зародышей не происходило в отличие от генотипов мягкой и твердой пшеницы. По мнению авторов, полученные результаты свидетельствуют о несовместимости тритикале с видами-опылителями.

Все растения, полученные методом селективной элиминации хромосом, являются гаплоидными. Для удвоения числа хромосом различные методы. Наиболее востребованными являются методы с применением антимитотических агентов (колхицин, оризалин, трифлуралин и др.). Критическими параметрами при их применении являются оптимум концентрации и продолжительность экспозиции (Shariatpanahi et al., 2021).

Процедура получения DH-линий является двухступенчатой – она включает получение гаплоидных растений и удвоение хромосомного набора гаплоидов. Гаплоиды – это спорофиты с гаметическим числом хромосом. Отсутствие одного набора хромосом вызывает стерильность гаплоидов. Удвоение набора хромосом является необходимой ступенью получения DH-линий. Гаплоидные растения тритикале подвергаются процедуре диплоидизации *in vivo* (концентрация колхицина 500 мг/л с добавлением 4 % DMSO), успех диплоидизации составляет 64,5 % (Slusarkiewicz et al., 2017). Применяется также процедура удвоения числа хромосом *in vitro* на начальных этапах культивирования (концентрация 1 mM в течение 24 часов или 0,3 mM в течение 48 часов) (Wurschum et al., 2012). Используются также комбинированные обработки растений тритикале колхицином *in vivo* и *in vitro* (Slusarekiewiez-Jarzina et al., 2017).

Для внедрения DH-технологий в селекционный процесс требуются воспроизводимые и экономичные методы производства гаплоидных растений. Массовое получение гаплоидных растений тритикале основано на двух методах – культуре пыльников (изолированных микроспор) *in vitro* и селективной элиминации хромосом при отдаленной гибридизации. На отзывчивость пыльников при культивировании *in vitro* влияют многочисленные эндогенные и экзогенные факторы: условия выращивания донорных растений, генотип, способы и продолжительность предобработок соцветий или пыльников, стадия развития пыльника, состав питательных сред. Для индукции спорофитного развития необходимы стрессовые воздействия. У тритикале для этой цели широко применяются пониженные положительные температур. Эффективным является

также комплексное воздействие пониженных и повышенных температур**.** Основными ограничивающими факторами в стрессовой индукции микроспорового эмбриогенеза являются сверхпродукция реактивных форм кислорода. Повышение устойчивости клеток к применяемым стрессам с использованием различных химических энхансеров является важной частью стратегии индукции андрогенеза (Niazian and Shariatpanahi, 2020). Главной группой применяемых веществ являются регуляторы роста, стрессовые гормоны (абсцизовая кислота), полиамины, клеточные антиоксиданты. Неразрешенными проблемами метода культуры пыльников *in vitro* тритикале являются генотипическая зависимость, высокая частота альбинизма и анеуплоидия в потомствах растений регенерантов.

При получении гаплоидов методом селективной элиминации хромосом наибольший успех обеспечивают виды, пыльца которых нечувствительна к действию генов-ингибиторов скрещиваемости (Kr-генов). Выявлена высокая эффективность получения гаплоидных растений при опылении тритикале пыльцой кукурузы (Zea mays L.) и дикой злаковой травы *Imperata cylindrica L*. (Когонская трава). Положительный эффект на формирование и дифференциацию гаплоидных зародышей оказывают хромосомы D-генома мягкой пшеницы. Использование пыльцы *Imperata cylindrica L*. имеет преимущества перед пыльцой кукурузы благодаря продолжительности цветения, отсутствию необходимости ежегодного посева опылителя и более продолжительной жизнеспособности. Поиск других видов-опылителей, нечувствительных к генам-ингибиторам скрещиваемости и эффективных по частоте формирования зародышей и регенерации растений, может привести к созданию генотип-независимых гаплоидных технологий и их практическому использованию.

2 МАТЕРИАЛ, МЕТОДЫ И УСЛОВИЯ ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1 Изучаемый материал

Исследования проведены в ФГБНУ ФАНЦ «Юго-Востока» в период 2021-2024 гг. В качестве материала служили DH-линии тритикале (*Triticosecale* Wittmack), полученные методом культуры пыльников. Изучали 60 линий, из которых 29 являются межродовыми гибридами с мягкой пшеницей (таблица 1).

Таблица 1 – Перечень изучаемых DH-линий тритикале и их происхождение

№ линии, сорт	Происхождение
Зубр, ст.	Стрелец/Студент
Георг, ст.	Водолей/АДП-2//Modus
Валентин 90, ст.	1865Т9/яровое НАД-10
DH-1	Новинка/Сар. 6//Хонгор
DH-2	АД Леукурум 1701h389/Саратовская 6/Оз. мягкая пш. Л. 39
DH-3	АД Леукурум 1701h389/Саратовская 6//Оз. мягкая пш. Л. 39
DH-4	АД Леукурум 1701h389/Саратовская 6/Оз. мягкая пш. Л. 39
DH-6	АД Леукурум 1701h389/Саратовская 6//Оз. мягкая пш. Л. 39
DH-7	Новинка/Сар. 6//Хонгор
DH-9	АД Леукурум 1701h389/Саратовская 6//Оз. мягкая пш. Л. 39
DH-10	АД Леукурум 1701h389/Саратовская 6//Оз. мягкая пш. Л. 39
DH-11	АД Леукурум 1701h389/Саратовская 6//Оз. мягкая пш. Л. 39
DH-12	АД Леукурум 1701h389/Саратовская 6//Оз. мягкая пш. Л. 39
DH-13	АД Леукурум 1701h389/Саратовская 6//Оз. мягкая пш. Л. 39
DH-17	АД Леукурум 1701h389/Саратовская 6//Оз. мягкая пш. Л. 39
DH-18	АД Леукурум 1701h389/Саратовская 6//Оз. мягкая пш. Л. 39
DH-19	АД Леукурум 1701h389/Саратовская 6//Оз. мягкая пш. Л. 39
DH-20	АД Леукурум 1701h389/Саратовская 6//Оз. мягкая п ш. Л. 39
DH-21	АД Леукурум 1701h389/Саратовская 6//Оз. мягкая пш. Л. 39///Кентавр
DH-22	Студент/Патриот//Горд. 432
DH-23	МАГ Леукурум 1701h389/Саратовская 6//Оз. мягкая пш. Л. 39///Корнет
DH-24	АД Леукурум 1701h389/Саратовская 6//Оз. мягкая пш. Л. 39///Кентавр
DH-25	АД Леукурум 1701h389/Саратовская 6//Оз. мягкая пш. Л. 39///Корнет
DH-26	Студент/Союз//Губерния///Студент/Pinokio
DH-27	АД Леукурум 1701h389/Саратовская 6//Оз. мягкая пш. Л. 39///Корнет
DH-28	АД Леукурум 1701h389/Саратовская 6//Оз. мягкая пш. Л. 39///Кентавр
DH-29	Гелиос/Красноколоска
DH-30	Студент/Патриот//Горд. 432
DH-31	МАГ/Корнет
DH-32	Студент/Патриот//Корнет
DH-33	Студент/Патриот//Корнет

Продолжение таблицы 1

DH-34	Студент/Патриот//Корнет
DH-35	Студент/Патриот//Корнет
DH-39	Новинка/Сар. 6//KS88t-142///Дон
DH-40	Устинья/DH-30
DH-44	Newton/Саргау//KS88T-142///Эллада
DH-52	МАГ/Водолей
DH-53	МАГ/Водолей
DH-54	Зубр/Pinokio
DH-56	АД Леукурум 1701h389/рожь Саратовская 6//Водолей
DH-57	Зубр/Pinokio
DH-59	АДМ 9//Полесский/Водолей
DH-60	АДМ 9// Полесский/Водолей
DH-61	Водолей/АДП-2//оз. мягкая пш. Л. 39
DH-63	Водолей/АДП-2//оз. мягкая пш. Л. 39
DH-64	Водолей/АДП-2//оз. мягкая пш. Л. 39
DH-65	АД Леукурум 1701h389/рожь Саратовская 6//Кентавр
DH-66	АДМ 9//Полесский/Водолей
DH-67	АДМ 9//Полесский/Водолей
DH-69	АД Леукурум 1701h389/рожь Саратовская 6//Кентавр
DH-70	Водолей/АДП-2// оз. мягкая пш. Л. 39
DH-71	АД Леукурум 1701h389/рожь Саратовская 6//Кентавр
DH-72	Водолей/АДП-2// оз. мягкая пш. Л. 39
DH-73	АДМ 9//Полесский/Водолей
DH-74	АДМ 9//Полесский/Водолей
DH-76	Водолей/АДП-2// оз. мягкая пш. Л. 39
DH-77	АДМ 9//Полесский/Водолей
DH-78	Водолей/АДП-2// оз. мягкая пш. Л. 39
DH-79	Водолей/АДП-2// оз. мягкая пш. Л. 39
DH-80	АД Леукурум 1701h389/рожь Саратовская 6//Кентавр
DH-82	Newton/Саргау// KS88T-142///Водолей
DH-83	Водолей/АДП-2// оз. мягкая пш. Л. 39
DH-84	Водолей/АДП-2// оз. мягкая пш. Л. 39

Донорные растения выращивали на опытном поле ФГБНУ «ФАНЦ Юго-Востока» (г. Саратов). Для оптимизации состава индукционной питательной среды использовали перспективные линии озимой тритикале различного происхождения, с неизвестными ранее параметрами гаплопродукции (таблица 2).

В качестве стандартов в исследованиях по изучению селекционной ценности DH-линий служили сорта тритикале Зубр, Георг и Валентин 90, занесенные в Государственный реестр селекционных достижений по Нижневолжскому региону (Дьячук и др., 2022; Дьячук и др., 2023б).

Таблица 2 – Родословная перспективных линий тритикале

№ линии	Родословная перспективных форм
13	F_6 Зимогор/оз. мягкая пш. Л. 39
95	F_4 DH13/оз. мягкая пш. Аткара//Водолей/АДП-2/// Colina
96	F_5 Зимогор/оз. мягкая пш. Л. 39
97	F_5 МАГ/Водолей//ТИ-17
98	F_4 DH-21/Каприз
99	F_5 Вокализ//МАГ/Водолей
100	F_5 Святозар/ТИ-17
121	F_5 АД Леукурум 1701h389/рожь Саратовская 6//Водолей//ТИ-17
122	F_5 Зубр/ТИ-17

Примечание: / – первое скрещивание; // – второе скрещивание и т.д.

Сорт Зубр создан в лаборатории клеточной селекции ФГБНУ «ФАНЦ Юго-Востока» методом индивидуального отбора из межсортового гибрида F7 Стрелец/Студент (Дьячук и др., 2022). Сорт высокорослый (130–150 см). Колос остистый, белый, краснозерный. Зерно крупное – масса 1000 зерен составляет 48–54 г. Урожайность сорта – 3–5 т/га. Колос крупный, с числом зерен 90–120 шт. Сорт скороспелый, отличается неприхотливостью к условиям возделывания. Морозоустойчивость и засухоустойчивость сорта высокие, что подтверждается не только полевыми испытаниями, но и лабораторными исследованиями. Кондуктометрический анализ подтвердил высокую жизнеспособность клеток растений сорта к воздействию абиотических стрессов. Направление использования зерна – зернокормовое для скота и птицы. Сорт допущен к возделыванию в 8-ом регионе РФ (Dyachuk et al., 2015).

Сорт Георг создан в лаборатории клеточной селекции ФГБНУ «ФАНЦ Юго-Востока» методом индивидуального отбора из межсортового гибрида F2 Водолей/АДП-2//Modus. Колос остистый, окраска колоса – красная. Высота растений 94–120 см (ср. 106 см). Сорт среднеспелый. Содержание сырого протеина 13,6–14,9 %. Масса 1000 зерен – 43 г. Потенциальная урожайность зерна – 7,5 т/га. Урожай зерна за 2016–2023 гг. в среднем составил 5,3 т/га. Направление использования зерна – зернокормовое для скота и птицы. В смеси с пшеничной

мукой может использоваться для хлебопекарных целей. Сорт допущен к возделыванию по 8-му региону РФ (Дьячук и др., 2023).

Сорт Валентин 90 получен в ФГБНУ «Национальный центр зерна имени П.П. Лукьяненко». Выведен методом межсортовой гибридизации в пределах рода Triticale с применением двукратного отбора в гибридной комбинации 1865t9/яровое НАД-10. Валентин 90 – сорт-двуручка (Ковтуненко и др., 2022). Масса 1000 зерен 40,4–53,8 г. Срок созревания среднеспелый. В условиях Краснодарского края урожайность достигает 10 т/га. Сорт обладает высокими хлебопекарными качествами, не уступая по качеству белого хлеба лучшим сортам озимой пшеницы. Содержание клейковины в зерне до 21 %, первой группы качества. Допущен к возделыванию в 6, 7 и 8 регионах РФ (Сорта пшеницы и тритикале: каталог, 2022).

2.2 Методы исследований

2.2.1 Получение DH-линий тритикале

Гаплоидные растения тритикале получали методом культуры изолированных пыльников *in vitro*. 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 °С). Этапы работ *in vitro* проводили в стерильных условиях (Бутенко, 1974). Для получения стерильных культур колосья стерилизовали коммерческим препаратом «Белизна» в течение 8 мин. с последующей 3-х кратной промывкой стерильной дистиллированной водой. Пыльники вычленяли в условиях ламинар-бокса и помещали в пробирки на косой срез питательной среды по 20 штук в каждую.

Опыт по изучению эффективности питательных сред включал две индукционные питательные среды – С-17 и Potato-2 (Р-2), содержащих 2,4-Д в концентрации 2 мг/л, 9 % сахарозу, минеральные компоненты и витамины – согласно прописи этих сред. Для приготовления среды Р-2 200 г клубней (на 1 л

среды) тщательно промывали, удаляли глазки, разрезали на мелкие кусочки и варили 30 минут в 600 мл дистиллированной воды. Мацерат отжимали через два слоя марли и смешивали с другими компонентами питательной среды. Культивирование проводили в темноте в течение 5-ти недель. Сформированные новообразования (эмбриоподобные структуры) размером более 1мм переносили на питательную среду для регенерации растений, с содержанием ИУК 0,5 мг/л, кинетина 0,2 мг/л и сахарозы 3 %.

Эффективность андрогенеза оценивали по следующим показателям: число эмбриогенных пыльников и структур на 100 культивируемых пыльников (ЭП/100КП и ЭС/100КП), общее число регенерантов на 100 эмбриогенных структур (Р/100ЭС), число зеленых растений на 100ЭС (ЗР/100ЭС) и их долю (ДЗР) в общем числе регенерантов.

Регенерация растений проходила при 16-часовом фотопериоде, освещении 10 тыс. лк и температуре 25–28 °С. Растения регенеранты проходили яровизацию в условиях *in vitro* при температуре 4 °С в течение 2-х месяцев. Яровизированные растения высаживали в коммерческий питательный грунт «ТЕРРАВИТА» (pH 6,0-6,5) в отдельные стаканчики и культивировали в растильном боксе до стадии кущения при 16-час. фотопериоде, освещении 10 тыс. лк и температуре 25–28 °С. Для двоения хромосомного набора гаплоидных растений кончики побегов и корней подрезали, сохраняя длину побегов и корней около 3 см. Удвоение хромосомного набора проводили обработкой регенерантов раствором колхицина 0,2 % с добавлением 2 % ДМСО. После адаптации растений их выращивание проходило в тепличном боксе в стандартных условиях.

Уровень плоидности регенерантов определяли косвенными методами по морфометрическим показателям устьичных клеток эпидермиса листа (длине устьичных клеток и плотности их расположения) с их подтверждением прямыми цитогенетическими методами (Паушева, 1980).

Для определения уровня плоидности растения регенеранты и контроль выращивали в одинаковых условиях теплицы, поскольку показатели длина устьичных клеток и плотность устьиц различаются у растений, выращенных в поле

и теплице (Ермолаев, 2023). На каждом растении отбирали по 2–3 полностью развитых листа, у которых, после промораживания, пинцетом с нижней стороны снимали эпидерму. Высечки из листьев окрашивали в капле раствора йод-йодистого калия (1 г йода и 2 г йодида калия), растворенные в 100 мл дистиллированной воды (Thomas, 2000, Клименко, 2021). Препараты просматривали под микроскопом Nexcope NE 620 (Китай) с использованием объектива 40х. Контрольными вариантами служили параметры устьиц и хлоропластов растений, полученных из семян тритикале с диплоидным числом хромосом. Снимки сделаны камерой «Microscope Digital Camera Buc5IB-700M» (Китай). Для проведения измерений длины устьичных клеток применялась программа ImageView версия x64,4.11.20977.20220605.

Для идентификации и регистрации DH-линий использовали белковые формулы, отражающие состав электрофоретических компонентов запасного белка эндосперма – глиадина. Электрофорез проводили в кислом буфере (pH 3,1) по методике ВИР (Конарев, 2006; Пенева, 2016, 2019, 2020). Глиадин дает многокомпонентный спектр, который состоит из 4-х зон, соответствующих четырем фракциям глиадина – α, β, γ и ω. Число и состав компонентов в спектре является специфичным для каждого сорта или селекционного образца. Согласно номенклатуре ВИР, компоненты в пределах фракций обозначаются номерами позиций эталонного спектра, а глиадин любого сорта записывается в виде «формулы», отражающей компонентный состав каждой фракции. Сортом-анализатором служил сорт озимой мягкой пшеницы Кавказ. У этого сорта отчетливо выделяются группы компонентов ω 89 и ω 234, маркирующие соответственно 1D и 1R хромосомы. Отсутствие группы ω 89 указывает на отсутствие 1D хромосомы и свидетельствует о частичном или полном замещении у вторичных тритикале генома D на геном R. Для учета количественных соотношений компонентов в пределах фракций номера интенсивных компонентов подчеркивали снизу, а номера слабых – сверху. Две точки над номером позиции обозначают, что компонент представлен двумя субкомпонентами. Изменение

электрофоретической подвижности компонентов обозначали индексом 1 и 2 у номера позиции.

2.2.2 Изучение селекционной ценности DH-линий тритикале

Полевые опыты закладывались в селекционном севообороте «ФАНЦ Юго-Востока». Площадь делянок 3 м^2 (5 м х 0,6 м), размещение делянок рандомизированное. Посев проводили сеялкой ССФК-8, уборку – комбайном WINTERSTEIGER (модель Classic Plus).

Изучались такие селекционно-ценные признаки, как урожай зерна и элементы его структуры (длина колоса, число колосков в колосе, число зерен в колосе, масса зерна с колоса и масса 1000 зерен), дата колошения, высота растений, показатели качества зерна и устойчивость к предуборочному прорастанию зерна.

Для оценки линий тритикале к предуборочному прорастанию зерна были определены: содержание сухого вещества в различные периоды развития зерновки, индекс прорастания, цвет зерна. Индекс прорастания определяли по формуле: ИП= 7n1+6n2+5n3+4n4+3n5+2n6+1n7/количество дней проращивания × количество проращиваемых зерен, где n1….n7 – число проросших зерен на 1, 2-й и последующие дни проращивания. Индекс проращивания ранжируется от 0 до 1. К высокоустойчивым к предуборочному прорастанию зерна принято относить сорта, индекс прорастания которых на 7-е сутки не превышает 0,1–0,2 (Biddulph et al., 2008).

Параметры качества зерна были определены в лаборатории качества зерна «ФАНЦ Юго-Востока». Содержание белка определяли на приборе INFRATECH 1241 Grain Analyzer. Качество клейковины – на приборе ИДК-1, реологические характеристики – на фариографе фирмы Brabender. Число падения определяли на приборе Falling Number по Хагбергу-Пертену. Для определения качества зерна применяли одну из методик метода SDS-седиментации (Бебякин и др., 1987). Анализ хлебопекарных качеств проводили безопарным методом лабораторной выпечки хлеба по методике Государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур (1988).

Оценка DH-линий тритикале на устойчивость к болезням проведена ведущим сотрудником лаборатории иммунитета Коньковой Э.А. на естественном инфекционном фоне по модифицированной методике Саари и Прескотта (Saari and Prescott).

Статистическая обработка данных выполнена с использованием пакета программ «Статистический и биометрико-генетический анализ в растениеводстве, генетике и селекции» методом двухфакторного дисперсионного анализа (AGROS версия 2.09, разработчик: Мартынов С.П.) и представлены двухфакторным дисперсионным и корреляционным анализами (Статистический и биометрический анализ…, 2009).

2.2.3 Условия проведения исследований

Экспериментальные поля ФГБНУ «ФАНЦ Юго-Востока» расположены в зоне черноземно-засушливой степи Саратовской области. Тип почв – смытый чернозем, имеются обыкновенный и южный черноземы с солонцеватыми пятнами. Содержание перегноя в южных черноземах – 5,2–5,5 %, в обыкновенных – 3,5–4,6 %. Обменная способность почв невысокая: от 17,9 до 30,7 мг/экв на 100 г почвы. В составе поглощающих оснований преобладает кальций, его содержание составляет 75–82 % от ёмкости почвы. Содержание доступных форм питательных веществ в почве варьируется в широких пределах, что обуславливается многообразием образующих пород, различным рельефом, пестрым механическим составом. Содержание гидролизуемого азота в почве колеблется от 14,5 до 21,3 мг на 100 г почвы. Селекционный севооборот ФГБНУ «ФАНЦ Юго-Востока» подвержен слабой водной эрозии.

Для характеристики погодных условий использовались данные метеостанции ФГБНУ «ФАНЦ Юго-Востока». Вегетационный период 2021 г. характеризовался избыточным количеством осадков в июне месяце в сравнении со средними многолетними данными (75 и 45 мм) (рисунок 2).



Рисунок 2 – Агрометеорологические условия вегетации и гидротермический коэффициент в годы проведения исследований (2021–2024 гг.)

Среднесуточные температуры в период вегетации незначительно превосходили среднемноголетние значения, фазы цветения, формирования и созревания зерна проходили в режиме, близком к среднему многолетнему.

В 2022 г. среднесуточная температура в начале вегетации превышала среднемноголетние значения. Температуры мая были ниже среднемноголетних значений, июня и июля были сходны со среднемноголетними значениями. За период вегетации сумма выпавших осадков составила 181 мм по сравнению со 168 мм по среднемноголетним данным. В фазу созревания зерна количество осадков превысило среднемноголетние значения на 22,5 мм.

В 2023 г. начало вегетации проходило при более высоких значениях суммы выпавших осадков – 47,1 мм (среднемноголетние значения – 29 мм). Фазы цветения, формирования и созревания зерна проходили при температуре, близкой к среднемноголетней. Сумма осадков за вегетационный период составила 185 мм (среднемноголетние значения – 168 мм).

В 2024 г. сумма осадков за период вегетации составила 83,8 мм, что вдвое меньше в сравнении со среднемноголетними данными. Сумма температур за этот период составила 76,8°, что на 14,4° выше в сравнении со среднемноголетними значениями. В апреле количество осадков было значительно меньше среднемноголетних (12,3 мм и 29 мм соответственно). Май также отличался снижением количества осадков (29 мм в сравнении с 43 мм по среднемноголетним данным) (рисунок 2).

Гидротермический коэффициент характеризует температурный режим и степень увлажнения региона. Его значения составили в 2021 г. составили 0,5; в 2022 г. – 0,7; в 2023 г. – 0,7 и в 2024 г. – 0,3. Наиболее засушливым в годы исследований был 2024 год.

3 ПОЛУЧЕНИЕ И ИЗУЧЕНИЕ СЕЛЕКЦИОННОЙ ЦЕННОСТИ DH-ЛИНИЙ ТРИТИКАЛЕ

3.1 Андрогенез in vitro в культуре пыльников тритикале

3.1.1 Сравнительная эффективность индукционных питательных сред С-17 и Р-2

Эффективное получение гаплоидных растений является ключевым фактором для их использования в теоретических исследованиях и практической селекции. Зависимость от генотипа отдельных этапов получения гаплоидных растений в культуре пыльников показана в исследованиях на различных таксонах, включая тритикале. Генотип-зависимая природа андрогенеза *in vitro* является серьезной проблемой для использования метода в селекции. Эффективность получения гаплоидных растений тритикале в культуре пыльников контролируется тремя независимыми генетическими факторами: частотой формирования андрогенных структур, их способностью к регенерации растений и выходом зеленых растений (Gonzalez and Jouve, 1974; Gonzalez et al., 2005; Wedzony, 2015). Однако на экспрессию этих факторов оказывают влияние применяемые экспериментальные процедуры. Подбор оптимальных условий культивирования в культуре пыльников *in vitro* играет ключевую роль на всех этапах гаплопродукции. Эффективность метода культуры пыльников тритикале ниже, чем у пшеницы в связи с низким уровнем индукционной стадии и регенерацией зеленых растений (Karsai et al., 1994). Для культивирования пыльников тритикале применяются различные варианты индукционных питательных сред: N-6 (Chu, 1978), Potato-2 (Chuang et al., 1978), C-17 (Wang and Chen, 1983), W-14 (Lantos, 2018), различающихся по составу минеральных компонентов, источникам углеводов и регуляторов роста. В качестве растительных гормонов применяются, как правило, 2,4-Д (0,5–2 мг/л) и кинетин (0,5–1 мг/л). Положительная роль картофельного экстракта была обнаружена в культуре пыльников пшеницы в сравнении с питательной средой N-6 (Chuang et al., 1978; Mc Gregor and Mc Hughen, 1990) и тритикале (Wang, Hu, 1984).

Нами была изучена сравнительная эффективность двух индукционных питательных сред С-17 и Р-2 на различные показатели андрогенеза у 6 генотипов озимого тритикале. Основные этапы получения гаплоидных растений и DH-линий представлены на рисунке 3.

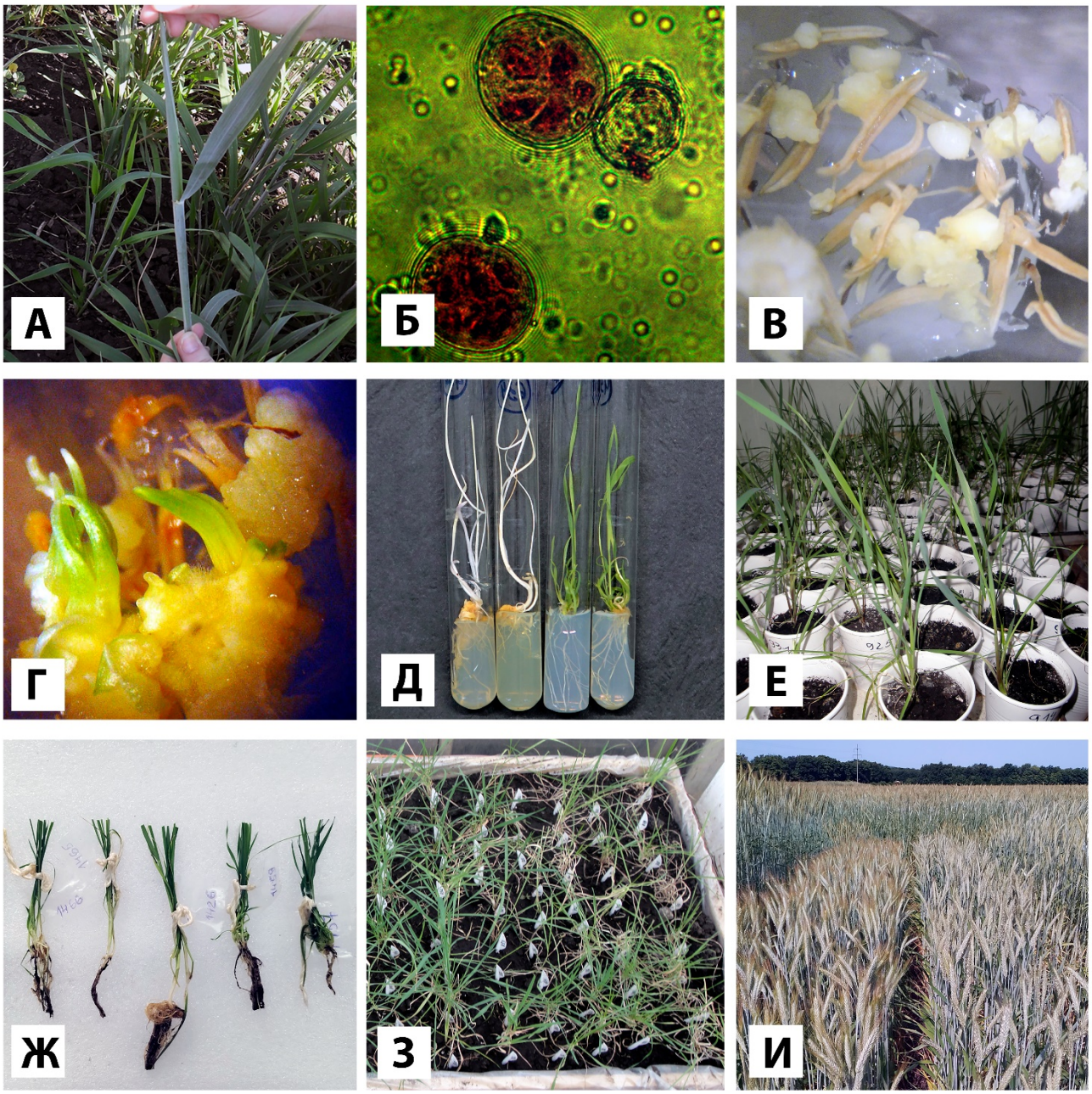


Рисунок 3 – Основные этапы получения гаплоидных растений тритикале

А – морфологический критерий стадии вакуолизированной микроспоры; Б – многоклеточная структура внутри оболочки микроспоры; В – эмбриогенные пыльники; Г– начальные стадии регенерации растений, Д и Е – растения-регенеранты (зеленые и альбиносы) на питательной среде и в грунте для доращивания; Ж – растения-регенеранты подготовленные к колхицинированию, З – регенеранты в растильном боксе; И – растения в поле.

Все изученные генотипы были отзывчивы как на формирование эмбриоподобных структур, так и регенерацию растений. Сравнительный анализ отдельных показателей андрогенеза свидетельствует о неодинаковой реакции разных генотипов, что согласуется с данными других исследователей (Lantos, 2014; Niazian and Shariatpanahi, 2020). Процент формирования эмбриогенных пыльников варьировал от 2,1 до 25,5 (таблица 3). Средние значения для этого показателя составили 8,2 и 9,1 % соответственно. Различия статистически значимы, но незначительны.

Таблица 3 – Сравнение эффективности питательных сред С-17 и Potato-2 на этапе индукции андрогенетических структур

Генотип	Среда	Кол-во пыльников	ЭП		ЭС	
			Шт.	ЭП/100КП	Шт.	ЭС/100КП
95	С-17	2676	141	5,2cd	386	14,4b
	Р-2	2296	60	2,6a	161	7,0a
96	С-17	2820	531	18,8i	1292	45,8h
	Р-2	2681	684	25,5j	2014	75,1i
97	С-17	2994	69	2,3a	227	7,6a
	Р-2	2797	60	2,1a	180	6,4a
98	С-17	2999	281	9,4gh	520	17,3c
	Р-2	2709	270	10,0h	670	24,7f
99	С-17	2276	105	4,6bc	162	7,1a
	Р-2	2666	228	8,6fg	583	21,9ef
100	С-17	2573	186	7,2ef	574	22,3de
	Р-2	2815	189	6,7de	769	27,3g
$НСР_{05}$ фактор А (генотип)				1,0		2,1
фактор В (питательная среда)				0,6		1,2
Взаимодействие АВ				1,5		3,0
Средняя для среды С-17				8,2a		19,1a
Средняя для среды Р-2				9,1b		27,4b

Примечание: ЭП – эмбриогенные пыльники; КП – культивируемые пыльники; АС – андрогенетические структуры. Варианты, сопровождаемые одинаковыми буквами, различаются незначимо по критерию Дункана

Наибольшей отзывчивостью характеризовался № 96, как на среде С-17, так и Р-2, наименьшей – № 97.

Выраженность показателя ЭС/100КП также различалась в зависимости от генотипа. Среда Р–2 оказала достоверное положительное влияние на общее число эмбриогенных структур у четырех генотипов из шести изученных – в зависимости от генотипа значение показателя увеличилось в 1–3 раза. Наиболее отзывчивым был генотип № 96 со значениями 45,8 и 75,1 структур на 100 культивируемых пыльников на средах С-17 и Р-2 соответственно. Следует отметить, что в родословной этой перспективной линии участвует озимая мягкая пшеница. Снижение частоты формирования эмбриогенных структур на среде Р-2 обнаружено только у одного генотипа (№ 95). Отзывчивость генотипа № 97 по этому показателю в зависимости от состава индукционных сред не изменилась. Преимущества питательной среды Р–2 проявились у 4-х генотипов (№ 96, № 98, № 99 и № 100). Средние значения показателя ЭС/100КП для среды С-17 составило 19,1 и для Р-2 – 27,4 при варьировании 6,4–75,1.

У двух высоко отзывчивых генотипов на питательной среде Potato-2 этот показатель увеличился с 18,8 до 25,5 % и с 4,6 до 8,6 % соответственно. У трех генотипов (№ 97, № 98, № 100) статистически значимых различий по выраженности показателя не обнаружено, у одного (№ 95) выход эмбриогенных пыльников на картофельной среде снизился. Достоверное увеличение значения показателя проявилось только у № 96.

Второй этап в технологии получения гаплоидов – регенерация растений. Этот показатель свидетельствует о качестве эмбриогенных структур, степени их дифференциации на индукционной питательной среде. Влияние питательной среды на регенерацию растений проявилось по-разному у изученных генотипов. Варьирование по генотипам составило 3,4–22,1 растений на 100ЭС из эмбриоидов, сформированных на среде С-17 и от 5,6 до15,0 % – на среде Р-2 (таблица 4). Достоверное превышение регенерации растений из структур, сформированных на индукционной питательной среде Р-2, выявлено у двух генотипов – № 95 и № 97, снизилось у №№ 96, 98 и 99 и не изменилось у № 100.

Наиболее важным показателем метода является выход зеленых растений на 100 эмбриогенных структур (ЗР/100ЭС). Значения показателя варьировали от 0,4 до 12,1 для среды С-17 и 0,5–6,3 % для – Р-2. Наибольшая частота регенерации зеленых растений из эмбриоидов, сформированных на индукционной среде С-17 (12,1 %), установлена у № 98, для которого характерна и повышенное значение другого показателя – общей регенерации.

Таблица 4 – Сравнение эффективности индукционных питательных сред С-17 и Р-2 на этапе регенерации растений

Генотип	Питательная среда	Получено растений						
		Всего, шт	Р/100ЭС	зеленых		альби-носных	Доля	
				шт	ЗР/100 ЭС	шт	зеле-ных	Альби носны х
95	С-17	13	3,4a	10	2,6cd	3	76,9	23,1
	Р-2	9	5,6b	0	0,6a	9	0	100
96	С-17	190	14,7hi	71	5,5gh	119	37,4	62,4
	Р-2	253	12,6g	68	3,4e	185	26,9	73,1
97	С-17	15	6,6c	1	0,4a	14	6,7	93,3
	Р-2	20	11,1e	1	0,5a	19	5,0	95,0
98	С-17	115	22,1k	63	12,1j	52	54,8	45,2
	Р-2	82	12,2fg	42	6,3i	40	51,2	48,8
99	С-17	13	8,0d	9	5,6h	4	69,2	30,8
	Р-2	37	6,3c	27	4,6f	10	73,0	27,0
100	С-17	87	15,2j	16	2,8d	71	18,4	81,6
	Р-2	115	15,0j	18	2,3bcd	97	15,7	84,3
всего		949		326		623		
НСР для фактора А			1,2		0,3			
НСР для фактора В			0,7		0,2			
НСР для взаимодействия АхВ			1,6		0,5			
Средняя для среды С-17			11,6b		4,9b			
Средняя для среды Р-2			10,7a		3,0a			

Примечание: ЭП – эмбриогенные пыльники; КП – культивируемые пыльники; АС – андрогенетические структуры. Варианты, сопровождаемые одинаковыми буквами, различаются незначимо по критерию Дункана

Снижение этого показателя установлено у №№ 95, 96, 98 и 99, у №№ 97 и 100 различия не обнаружены. Средние значения как показателей общей регенерации растений, так и зеленых растений, из эмбриоидов, сформированных на среде Р-2, ниже в сравнении с С-17. Доля зеленых растений у изученных генотипов от их общего числа варьировала в зависимости от генотипа от 5,0 до 76,9 %. Повышенная частота формирования альбиносных растений (более 60 %) наблюдалась у №№ 96, 97 и 100. ЭС, сформированные на среде Р-2 у генотипа № 95, регенерировали только хлорофиллдефектные растения (Жилин и др., 2023).

Необходимо отметить, что ранжир генотипов по отдельным показателям гаплопродукции не совпадал, что согласуется с литературными данными об их независимом генетическом контроле (Abd El-Fatah et al., 2020). В общей сложности из 7538 андрогенетических структур (АС) получено 949 растений, из которых 326 зеленых и 623 альбиносных с соотношением 1:2.

Для выявления зависимости показателей андрогенеза от генотипа и состава индукционных питательных сред был проведен двухфакторный дисперсионный анализ (таблица 5).

Таблица 5 – Статистический анализ влияния питательных сред и генотипа на продукцию эмбриогенных структур, регенерацию растений и регенерацию зеленых растений

Источник изменчивости	ЭС/100КП		Р/100ЭС		ЗР/100ЭС	
	SS	Доля влияния	SS	Доля влияния	SS	Доля влияния
Общий	9111,4		17495,2		16009,1	
Генотип	7859,1*	86,2	11234,8*	64.2	11437,7*	71,4
Среда	183,8*	2,0	1404,5*	8,0	1080,0*	6,7
Взаимосвязь	1028,3	11,3	4661,2*	26,6	3397,4*	21,2
Ошибка	19,767	0,5	17,7	1,2	78,483	0,48

Примечание: * - влияние статистически значимо при $P \leq 0,05$

Установлена доминирующая роль генотипа на всех этапах гаплопродукции. Наибольшее влияние генотипа обнаружено на показатель «ЭС/100КП» и составило 86,2 %, питательной среды – 2 %, взаимодействие генотипа и питательной среды – 11,3 %. Показатель «Р/100ЭС» обусловлен влиянием генотипа на 64,2 %, питательной среды – на 8,0 % и взаимодействием этих факторов – на 26,6 %. Вклад генотипа в долю зеленых растений составил 71,4 %, питательной среды 6,7 % и взаимодействия факторов – 21,2 %. Доля влияния питательной среды была статистически достоверной, но незначительной в сравнении с генотипом по всем показателям андрогенеза. Наиболее значительный вклад взаимосвязи генотип х питательная среда выявлен на показатель Р/100ЭС. Влияние изученных факторов и их взаимодействия было статистически значимым. Проведенные исследования показали, что наряду с генотипической зависимостью и альбинизмом, ограничивающим фактором метода является и низкая регенерация эмбриоподобных структур. Одним из возможных факторов, влияющих на степень их дифференциации, является оптимизация питательных сред по типу и концентрациям экзогенных гормонов. Включение ауксина 2,4-Д в индукционные питательные среды позволило разработать эффективные протоколы получения гаплоидных растений (Wedzony, 2015).

В качестве регуляторов роста, в комбинации с 2,4-Д применяются цитокинины, в частности, кинетин. Положительные результаты были получены при включении в состав индукционных питательных сред растительного гормона зеатина, что положительно повлияло на частоту дифференцированных эмбриоидов и регенерацию растений (Ержебаева и др., 2019).

3.1.2 Эффективность кинетина и зеатина в составе индукционных питательных сред

При культивировании пыльников на индукционной питательной среде, различающейся по содержанию источника цитокининов, все генотипы формировали андрогенетические структуры, однако способность к индукции андрогенеза между ними различалась. Селекционный образец № 13 проявил

повышенную способность к индукции андрогенеза как на среде с кинетином, так и зеатином (таблица 6).

Таблица 6 – Влияние кинетина и зеатина на индукцию андрогенеза в культуре пыльников тритикале *in vitro*

Генотип	Цитокинин	КП	ЭП		ЭС		
			шт	ЭП/100 КП	шт	ЭС/100 КП	ЭС/100 ЭП
13	кинетин	2970	340	11,4h	690	23,2h	202,9de
	зеатин	3207	446	13,9i	995	31,0i	223,1f
98	кинетин	2990	104	3,5cd	161	5,4a	154,8d
	зеатин	2585	239	9,2g	414	16,0cd	173,2c
99	кинетин	2179	53	2,4b	72	3,3a	135,8f
	зеатин	2744	113	4,1e	192	7,0a	169,9bc
121	кинетин	1138	42	3,7de	161	14,1bcd	383,3h
	зеатин	1188	59	5,0f	202	17,0d	342,4g
122	кинетин	1143	20	1,7a	34	3,0a	170,0bc
	зеатин	1072	24	2,2b	51	4,8b	212,5ef
НСР для фактора А (генотип)				0,3		0,2	
НСР для фактора В (гормон)				0,2		0,1	
НСР для взаимодействия А х В				0,4		0,3	
Всего		21216	1440		2972		
В т.ч.	кинетин	10420	559		1118		
	зеатин	10796	881		1854		
Средняя по кинетину				4,7a		9,9a	209,9a
Средняя по зеатину				7,0b		15,2b	224,2b

Примечание: ЭП – эмбриогенные пыльники; КП – культивируемые пыльники; АС – андрогенетические структуры. Варианты, сопровождаемые одинаковыми буквами, различаются незначимо по критерию Дункана

Установлено статистически достоверное ($p \leq 0,05$) увеличение значения показателя ЭП/100КП для всех селекционных образцов при добавлении в индукционную питательную среду зеатина в сравнении с кинетином.

Успех формирования эмбриогенных пыльников для разных генотипов составил 1,7–11,4/100КП для индукционной среды с кинетином и 2,2–13,9 – с зеатином. Средние значения показателя составили 4,5/100КП и 6,9/100КП для кинетина и зеатина соответственно.

Включение зеатина в индукционную питательную среду привело к увеличению выхода эмбриогенных пыльников в 1,5 раза по сравнению с кинетином. Выход андрогенетических структур на 100 культивируемых пыльников по всем генотипам составил в среднем 9,8 на инициальной (индукционной) среде с кинетином (варьирование 3,0–23,2) и 15,2 (варьирование 4,8–31,0) на среде с зеатином.

Для оценки эффективности прохождения этапа индукции андрогенеза применяли также показатель, оценивающий число эмбриогенных структур на 100 эмбриогенных пыльников (ЭС/100ЭП). В целом можно отметить, что зеатин положительно повлиял на выход ЭС и по отношению к эмбриогенным пыльникам, за исключением одного генотипа. В среднем на среде с кинетином и зеатином сформировалось соответственно 209,4ЭС и 224,2ЭС на 100ЭП. Различия по сортам и источникам цитокинина статистически достоверны (Дьячук и др., 2024).

В общей сложности из 21216 культивируемых пыльников сформировалось 2972 андрогенетических структур, из которых 1118 – на среде с кинетином и 1854 – с зеатином. Таким образом, этап индукции андрогенеза проходил в 1,6 раз эффективнее при включении в питательную среду зеатина по сравнению с кинетином.

Эффективность второго этапа получения гаплоидов – регенерация растений – зависит от морфогенетического потенциала андрогенетических структур, сформированных на индукционной питательной среде. Средние значения выхода растений на 100 культивируемых пыльников (Р/100КП) составили 2,2 для кинетина (варьирование 0,5–6,7) и 3,2 (варьирование 0,5–8,3) для зеатина (таблица 7).

Таблица 7 – Влияние кинетина и зеатина на регенерацию растений тритикале

Генотип	Цитокинин	Получено растений								
		всего			зеленых			альбиносов		
		шт	Р/100 КП	Р/100 ЭС	шт	ЗР/100 КП	ЗР/100 ЭС	шт	АР/100 КП	АР/100 ЭС
13	К	199	6,7g	28,8h	57	1,9e	8,3g	142	4,7f	20,6i
	З	267	8,3h	26,8g	84	2,6f	8,4g	183	5,6g	18,4h
98	К	37	1,2c	22,9f	21	0,7c	13,0i	16	0,5ab	9,9d
	З	85	3,3f	20,5d	29	1,1d	7,0f	56	2,3e	13,5f
99	К	15	0,7a	20,8e	8	0,4b	11,1h	7	0,3ab	9,7cd
	З	13	0,5a	6,8a	9	0,3b	4,7e	4	0,1a	2,1a
121	К	12	1,1bc	7,8a	0	0	0	12	1,1bcd	7,8b
	З	22	1,9e	10,9b	3	0,3b	1,5b	19	1,6de	9,4c
122	К	6	0,5a	17,6c	1	0,1ab	2,9d	5	0,4ab	14,7g
	З	17	1,6d	33,3i	1	0,1ab	2,0c	16	1,5cde	31,4e
$НСР_{05}$ для фактора А (генотип)			0,2	1,9		0,1	0,7		0,2	0,3
$НСР_{05}$ для фактора В (цитокинин)			0,1	NS		0,1	-		0,1	0,2
$НСР_{05}$ для взаимодействия АхВ			0,2	1,9		0,1	-		0.3	0,4
всего		673			213			460		
кинетин		269			87			182		
зеатин		404			126			278		
средняя по кинетину			2,2a	19,5a		0,6a	7,0b		1,4a	12,5a
средняя по зеатину			3,2b	19,6a		0,9b	4,7a		2,2b	14,9 b

Примечание: ЭП – эмбриогенные пыльники; КП – культивируемые пыльники; АС – андрогенетические структуры, К – кинетин, З – зеатин. Варианты, сопровождаемые одинаковыми буквами, различаются незначимо по критерию Дункана

Однако, преимущество зеатина по выходу регенерантов по отношению к эмбриогенным структурам (Р/100ЭС), дифференциация которых определила выраженность значений показателя, проявилось только у двух селекционных образцов. У трех генотипов отмечено достоверное снижение выхода регенерантов из эмбриоидов, сформированных на среде с добавлением зеатина (№№ 13, 98 и 99).

Наиболее важный показатель второго этапа гаплопродукции – регенерация зеленых растений. Число зеленых растений на 100 эмбриогенных структур было одинаковым для кинетина и зеатина у образца № 13 и снизилось при добавлении зеатина у трех образцов (№№ 98, 99, 122). У образца № 121 на среде с кинетином все регенеранты были альбиносами. Средние значения показателя ЗР/100ЭС составили 7,0 для кинетина и 4,7 для зеатина. Различия показателей статистически достоверны ($p \leq 0,05$). В то же время общая эффективность метода, оцениваемая по отношению к культивируемым пыльникам, была выше на среде с зеатином. Средняя частота регенерации зеленых растений по всем генотипам составила 0,6 % для кинетина и 0,9 % для зеатина.

Таким образом, улучшение эффективности культивирования пыльников при включении в питательную среду зеатина по параметрам индукции андрогенеза не сопровождается увеличением параметров, характеризующих регенерацию растений. По этой причине оценка показателей общей регенерации растений, выхода зеленых и альбиносных растений должна проводиться не только с учетом общего числа культивируемых пыльников, но и полученных андрогенных структур. Качественные характеристики последних – размер и степень дифференциации – определяют успех регенерации растений. В тоже время пересчет показателей андрогенеза по отношению к культивируемым пыльникам характеризует общую эффективность метода, с учетом всех затрат на получение гаплоидных растений.

Аналогичные заключения были сделаны A. Redha и A. Talaat (2008). При культивировании пыльников мягкой пшеницы на индукционных средах, различающихся по трем компонентам (источнику углеводов, фиколлу и колхицину) наблюдаемое улучшение в индукции андрогенеза не отразилось на

параметрах общей регенерации и регенерации зеленых растений по отношению к андрогенным структурам. Причиной выявленных особенностей, по мнению авторов, является различная реакция генотипов на компоненты питательной среды, которая отразилась на размере и дифференциации структур и их способности к регенерации растений.

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 включение зеатина в агаризованную индукционную питательную среду привело к увеличению выхода эмбриогенных пыльников в 1,5 раза по сравнению с кинетином. Выход андрогенетических структур на 100 культивируемых пыльников по всем генотипам составил в среднем 9,8 на инициальной среде с кинетином (варьирование 3,0–23,2) и 15,2 (варьирование 4,8–31,0) на среде с зеатином.

На твердой питательной среде, применяемой в наших опытах, сформированные структуры в основном были представлены глобулярными эмбриоидами (рисунок 3). Как известно из литературы, агар может влиять на осмотические и нутриентные свойства геля. В нем также могут содержаться фенольные вещества и жирные кислоты, ингибирующие рост клеточных культур (Asif, 2013). Кроме того, недостаточная дифференциация эмбриоподобных структур может быть связана с конкуренцией за элементы питания и истощением питательной среды (Oleszezuk et al., 2004). 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.

Дисперсионный анализ выявил доминирующую роль генотипа на всех этапах гаплопродукции (таблица 8). Согласно полученным данным, доля дисперсии, характеризующая влияние генотипа, состава питательной среды по показателю АС/100КП составляет 85,6; 6,8 и 4,4 % соответственно (рисунок 4).

Доля дисперсии, характеризующая изменчивость признаков по показателю ЗР/100КП составила 88,4; 2,2 и 2,7 % для генотипа, питательной среды и их взаимодействия. Для показателя ЗР/100АС доля дисперсии, характеризующая влияние генотипа, снизилась до 67,4 %, увеличилась доля влияния питательной среды до 7,1 % и взаимодействия двух факторов (11,9 %).

Таблица 8 – Статистический анализ (AGROS) влияния генотипа и питательной среды на эмбриогенез и регенерацию растений в культуре пыльников тритикале

АС/100КП					
Источник	SS	df	ms	F	НСР
Общее	1752.9	19			
Фактор А (генотип)	1501.7	4	375.4	239.8*	2.0
Фактор В (питательная среда)	119.1	1	119.1	76.1*	1.3
Взаимодействие А х В	76.6	4	19.1	12.2*	2.8
ЗР/100КП					
Общее	14.6	19			
Фактор А (генотип)	12.9	4	3.2	53.9*	0.4
Фактор В (питательная среда)	0.3	1	0.3	5.7*	0.3
Взаимодействие А х В	0.4	4	0.10	1.7	-
ЗР/100АС					
Общее	386.9	19			
Фактор А (генотип)	260.9	4	65.2	31.6*	2.3
Фактор В (питательная среда)	27.4	1	27.4	13.3*	1.5
Взаимодействие А х В	52.6	4	13.2	6.4*	3.3
АР/100КП					
Общее	68.3	19			
Фактор А (генотип)	59.5	4	14.9	90.1*	0.7
Фактор В (питательная среда)	3.4	1	3.4	20.4*	0.4
Взаимодействие А х В	2,2	4	0.6	3.3	-

Примечание: ЗР – зеленые растения; КП – культивируемые пыльники;
АС – андрогенетические структуры; АР – альбиносные растения.

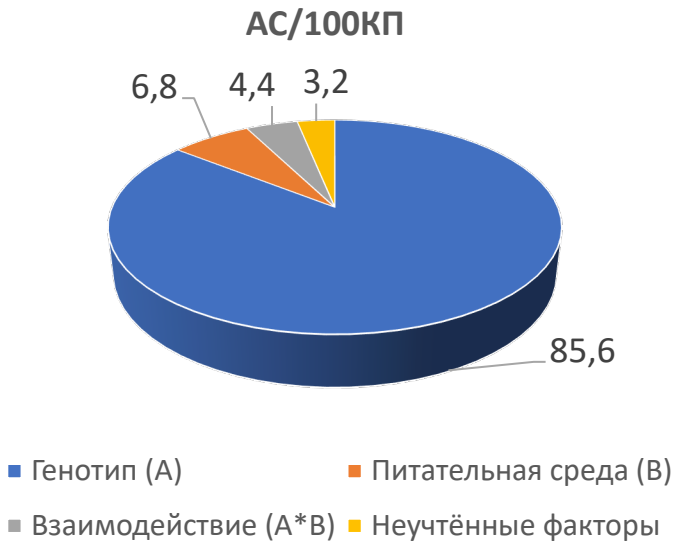




Рисунок 4 – Доля дисперсии в %, характеризующая влияние генотипа, питательной среды и их взаимодействия на показатели андрогенеза тритикале *in vitro*

Выход зеленых растений среди общего числа регенерантов на среде с зеатином снизился у трех селекционных образцов, с разной отзывчивостью на индукцию андрогенеза. В среднем этот показатель для кинетина составил 32,3 % с варьированием по образцам от 0 до 56,7 %, для зеатина 31,2 с варьированием от 5,9 до 69,2 % (таблица 9).

Таблица 9 – Соотношение зеленых и альбиносных растений, полученных из эмбриоидов на индукционной среде с кинетином и зеатином

Образец	Вариант опыта	Получено растений, шт			Выход зеленых растений, %
		всего	зеленых	альбиносов	
13	кинетин	199	57	142	28,6
	зеатин	267	84	183	31,4
98	кинетин	37	21	16	56,7
	зеатин	85	29	56	34,1
99	кинетин	15	8	7	53,3
	зеатин	13	9	4	69,2
121	кинетин	12	0	12	0
	зеатин	22	3	19	13,6
122	кинетин	6	1	5	16,6
	зеатин	17	1	16	5,9
всего		673	213	460	
В т.ч.	кинетин	269	87	182	32,3
	зеатин	404	126	278	31,2

В общей сложности в опыте было получено 673 регенерантов, из которых 213 были зелеными и 460 альбиносами. Среди них на среде с кинетином сформировалось 269 растений и 404 на среде с зеатином. Из общего количества зеленых растений 87 было получено на среде с кинетином и 126 – с зеатином.

Таким образом, включение цитокинина зеатина в состав индукционной питательной среды привело к повышению эффективности индукционной фазы

андрогенеза. Средние значения числа эмбриогенных пыльников на 100 культивируемых составили 4,5 (варьирование 1,7–11,4) для кинетина и 6,9 (варьирование 2,2–13,9) для зеатина. На среде с кинетином в среднем сформировалось 9,8 андрогенетических структур на 100 культивируемых пыльников, а на среде с зеатином – 15,2. Значения различных показателей, характеризующих регенерацию растений, также зависели от генотипа и источника цитокинина. Улучшение эффективности культивирования пыльников при включении в питательную среду зеатина по параметрам индукции андрогенеза не сопровождается увеличением параметров, характеризующих регенерацию растений. Выраженность показателя число зеленых растений на 100 эмбриогенных структур составила в среднем 7,0 для кинетина и 4,7 – для зеатина. Полученные результаты позволяют заключить, что положительный эффект зеатина при получении гаплоидных растений тритикале в культуре пыльников обусловлен эффективностью индукционной стадии, т.е. более высокой частотой формирования андрогенетических структур, а не их лучшей дифференцировкой в сравнении с кинетином (Дьячук и др., 2024).

3.1.3 Влияние сахарозы и мальтозы на эффективность культивирования пыльников тритикале

Сахара играют важную роль в различных клеточных культурах как источники углерода и энергии (Redha and Talaat, 2008). Для культивирования пыльников злаков в качестве источников углеводов применяются сахароза и мальтоза, поодиночке или в различных сочетаниях (Karsai et al., 1994; Redha and Talaat, 2008; Scott et al., 1995). Для некоторых злаков, включая ячмень, пшеницу, рожь, использование мальтозы как источника углеводов, приводило к увеличению частоты индукции эмбриоподобных структур и регенерации растений, однако не оказало влияния на регенерацию зеленых растений (Karsai et al., 1994).

В наших опытах в результате культивирования пыльников тритикале все селекционные образцы сформировали эмбриогенные пыльники и андрогенетические структуры, однако способность к индукции андрогенеза между ними различалась (таблица 10).

Таблица 10 – Влияние источника углеводов на индукцию андрогенеза в культуре пыльников тритикале

	Углевод	Пыльников, шт	ЭП		ЭС		
			шт	ЭП/100КП	шт	ЭС/100КП	ЭС/100ЭП
13	сахароза	2970	340	11,4h	690	23,2f	202,9cd
	мальтоза	2945	403	13,7i	912	31,0h	226,3de
98	сахароза	2990	104	3,5cd	161	5,4bc	154,8ab
	мальтоза	2925	247	8,4g	534	18,3e	216,2de
99	сахароза	2179	53	2,4b	72	3,3a	135,8a
	мальтоза	2740	182	6,6e	768	28,0g	421,9g
121	сахароза	1138	42	3,7d	161	14,1d	383,3f
	мальтоза	1189	30	2,5b	69	5,8c	230,0e
122	сахароза	1143	20	1,7a	34	3,0a	170,0b
	мальтоза	1054	81	7,7f	417	39,6i	514,8h
$НСР_{05}$ для фактора А (генотип)				0,2		0,2	
$НСР_{05}$ для фактора В (углевод)				0,2		0.1	
НСР для взаимодействия А х В				0,3		0,3	
Среднее по опыту				7,1		17,9	
Средняя по сахарозе				4,5a		10,7a	
Средняя по мальтозе				7,8b		24,9b	

Примечание: ЭП – эмбриогенные пыльники; КП – культивируемые пыльники; АС – андрогенетические структуры. Варианты, сопровождаемые одинаковыми латинскими буквами, различаются незначимо по критерию Дункана

У 4-х генотипов из 5-ти установлено достоверное увеличение показателей ЭП/100КП и АС/100ЭП при замене в индукционной питательной среде сахарозы на мальтозу. Увеличилось не только общее количество ЭС, но и число ЭС на 100ЭП

или на один культивируемый пыльник. У двух генотипов с наименьшей отзывчивостью на среде с сахарозой (№ 99 и № 122) значения показателя ЭС/100КП увеличилось в 8,5–13 раз.

Характерно, что среда с мальтозой обеспечила у этих генотипов и наибольшее число андрогенных структур на один пыльник. В общей сложности из 21273 культивируемых пыльников сформировалось 3818 андрогенных структур, из них 1118 на среде с сахарозой и 2700 – на среде с мальтозой. Положительный эффект мальтозы на индукцию андрогенеза может быть связан с эффектом, вызванным замедленным гидролизом мальтозы в сравнении с сахарозой и относительно высоким и константным осмосом питательной среды (Redha and Talaat, 2008).

Влияние различных источников углеводов на регенерацию растений представлено в таблице 11. Выход растений по отношению к культивируемым пыльникам варьировал в зависимости от генотипа от 0,5 до 6,7 % на сахарозе и от 1,3 до 8,7 % на мальтозе. Значения показателя регенерации растений по отношению к числу эмбриогенных структур варьировали от 7,4 до 28,8 % на сахарозе и от 7,6 до 28,2 на мальтозе. Множественные сравнения частных средних не выявили существенных различий по влиянию изученных сахаров на регенерацию растений (19,5 и 19,6 %).

Выход зеленых растений от числа полученных структур варьировал в значениях 0–13,0 % для сахарозы и 1,4–8,9 % для мальтозы. Сравнение частных средних значений выявило преимущество среды с сахарозой (6,8 % и 4,7 %), т.е. степень дифференциации полученных структур была выше на среде с сахарозой. Наибольший выход зеленых растений выявлен у генотипа № 98 – 13 зеленых растений на 100 эмбриогенных структур и у № 99 – 11 растений на 100 структур. У двух генотипов (№ 121 и № 122) несмотря на относительно высокую частоту регенерации (23,2 и 17,6 %) выход зеленых растений был низким как на сахарозе, так и на мальтозе.

Таблица 11 – Влияние источника углеводов на регенерацию растений тритикале

№ генотипа	Углевод	Получено растений								
		всего			зеленых			альбиносов		
		шт	Р/100 КП	Р/100 ЭС	шт	ЗР/100 КП	ЗР/100 ЭС	шт	АР/100 КП	АР/100 ЭС
13	с	199	6,7d	28,8fg	57	2,0d	8,3cd	142	4,8d	20,6ef
	м	257	8,7e	28,2ef	81	2,8e	8,9de	176	6,0e	19,3def
98	с	37	1,2a	23,0de	21	0,7abc	13,0f	16	0,5a	9,9b
	м	161	5,5bc	30,1g	105	3,6f	7,0g	56	1,9b	10,4b
99	с	15	0,7a	20,8d	8	0,4ab	11,1ef	7	0,3a	9,7b
	м	58	2,1a	7,6a	34	1,2bcd	4,4b	24	0,9ab	3,1a
121	с	12	1,1a	7,4a	0	0a	0a	12	1,1ab	7,5b
	м	16	1,3a	23,2de	1	0,1a	1,4ab	15	1,3ab	21,7f
122	с	6	0,5a	17,6cd	1	0,1a	2,9ab	5	0,4a	14,7c
	м	61	5,8cd	14,6bc	14	1,3cd	2,0b	47	4,5cd	11,3bc
НСР для фактора А (генотип)			0,7	2,5		0,4			0,5	1.6
НСР для фактора В (углевод)			1,1	4,0		0,6			0,8	2,6
НСР для взаимодействия АхВ			1,5	5,6		0.8			1,1	3,5
Всего растений		822			322			500		
сахароза		269			87			182		
мальтоза		553			235			318		
Средняя по сахарозе				19,5a		0,7	6,8b		1,3a	12,6
Средняя по мальтозе				19,6a		1,0	4,7a		2,4b	11,2

Примечание: ЭП – эмбриогенные пыльники; КП – культивируемые пыльники; АС – андрогенетические структуры, С – сахароза; М – мальтоза. Варианты, сопровождаемые одинаковыми латинскими буквами, различаются незначимо по критерию Дункана;

Как отмечалось нами ранее, различные показатели, оценивающие эффективность андрогенеза по отношению к культивируемым пыльникам, характеризуют общую эффективность метода. В нее входят затраты на отбор доноров, стерилизацию колосьев, подготовку питательных сред, введение пыльников в культуру и т.д. Однако регенерация растений зависит от качества андрогенных структур, сформированных в эмбриогенных пыльниках. Выявлена различная реакция генотипов на источник углеводов по всем показателям, характеризующим регенерацию растений – нейтральная (№ 13 и № 122), снижение значений показателя на среде с мальтозой (№ 99) и их увеличение (№ 98 и № 121).

В целом по опыту получено 822 растения, из которых 553 – на среде с мальтозой и 269 – с сахарозой. Среди общего числа растений 322 были зелеными. Несмотря на то, что на среде с мальтозой получено больше зеленых растений (235), чем на среде с сахарозой (87), эти различия связаны не с улучшенным качеством андрогенных структур, а с их количеством. Несмотря на генотипическую зависимость показателей андрогенеза тритикале, степень отзывчивости генотипа может быть модифицирована составом индукционных питательных сред путем включения мальтозы в концентрации 90 г/л (Дьячук и др., 2024).

В общей сложности по всем опытам получено 2444 растений-регенерантов, из которых зеленых – 861 и альбиносов – 1583 (таблица 12).

Таблица 12 – Выход растений-регенерантов в различных вариантах опытов

Вариант индукционной питательной среды	Получено растений, шт			Соотношение зеленых к альбиносным растениям
	всего	зеленых	альбиносов	
С-17	433	170	263	1:1,6
Р-2	516	156	360	1:2,3
С-17, кинетин	269	87	182	1:2,1
С-17, зеатин	404	126	278	1:2,2
С-17, сахароза	269	87	182	1:2,1
С-17, мальтоза	553	235	318	1:1,4
Σ	2444	861	1583	1:1,8

Соотношение зеленых и альбиносных растений варьировало от 1:1,4 до 1:2,3, в среднем по всем вариантам опыта 1:1,8. Полученные DH-линии находятся на различных этапах размножения, что связано с числом зерен в колосе, завязавшихся после обработки регенерантов колхицином.

3.1.4 Определение уровня плоидности регенерантов, полученных в культуре пыльников тритикале

Определение уровня плоидности регенерантов тритикале – необходимая часть технологии получения удвоенных гаплоидов. Для определения уровня плоидности применяются как прямые, так и косвенные методы. Наиболее надежным методом определения уровня плоидности растений является подсчет числа хромосом в делящихся клетках зоны роста корня молодых растений. Независимо от вида или генотипа существуют три основные операции: 1) сбор материала и его предобработка, 2) фиксация материала, 3) приготовление препарата и его окрашивание (Батыгина, 1994; Паушева, 1980). Трудностью применяемых методов подсчета числа хромосом является варьирование размера хромосом у разных видов, применение различных предобработок для увеличения числа делящихся клеток и конденсации хроматина. Как правило, у видов с длинными хромосомами процедуры включают обработку меристематических клеток колхицином, ледяной водой, альфа бром нафталином и др. Метод требует много времени и достаточно высокой квалификации исследователя, что ограничивает его применение для массового анализа уровня плоидности растений. Одним из эффективных и точных методов изучения уровня плоидности является проточная цитометрия. Метод позволяет анализировать несколько сотен образцов за один рабочий день. Однако основным недостатком является высокая стоимость прибора и себестоимость одного анализа (Ochatt and Segui-Simarro, 2021).

Косвенные методы основаны на различных характеристиках клеток, тканей, а также растения в целом, тесно коррелирующие с плоидностью растительного организма. Анализ по морфологическим признакам предполагает, что поскольку гаплоидные клетки содержат половину нормального числа хромосом, их клетки

мельче и растения соответственно будут иметь меньшие размеры. К таковым относятся количество хлоропластов в замыкающих клетках устьиц и в клетках основных тканей. Методы изучения структуры эпидермиса листа являются простыми в использовании и могут быть применимы для анализа большого числа растений. Метод не требует дорогих реагентов или оборудования (Sattler et al., 2016; Ochatt and Segui-Simarro, 2021).

Уникальное исследование связи размера устьиц и размера генома проведено усилиями сорока трех исследователей для широкого спектра покрытосеменных растений 1442 видов в Аргентине, Иране, Испании и Великобритании; при этом установлено, что величина устьиц положительно коррелирует с размером генома в большом диапазоне основных таксонов (цит. по Клименко с соавт., 2021).

Метод успешно применялся для определения происхождения растений-регенерантов в культуре пыльников льна (Сорока и Лях, 2013), морошки приземистой (Зонтиков Д.Н. и др., 2022), смородины американской и смородины красной (Дубровский, 2008), диплоидных и амфиплоидных видов Brassica (Монахос и др., 2014), сахарной свеклы (Малецкий и др., 2013).

Общей особенностью технологий получения гаплоидных растений в культуре пыльников состоит в том, что растения-регенеранты обладают различным уровнем плоидности, и наряду с гаплоидами встречаются спонтанные диплоиды. Теоретически, микроспоры содержат гаплоидный набор хромосом, а растения, полученные из таких микроспор, являются гаплоидными. Однако, в некоторых случаях на ранних стадиях эмбриогенеза, происходит спонтанное удвоение числа хромосом, которое дает начало удвоенным гаплоидам. Геномная дупликация может происходить за счет эндомитоза, эндоредупликации, слияния ядер и образования нередуцированных гамет. Частота спонтанной диплоидизации зависит от генотипа, вида применяемого стресса и его интенсивности, а также условий культивирования. Феномен спонтанного удвоения числа хромосом встречается у разных видов и позволяет сокращать время и затраты на получение DH-линий.

Например, в культуре пыльников рапса только 10–15 % растений являются гаплоидами, остальные растения – спонтанные диплоиды (Муравлев и

Кривошеева, 1999). У тритикале частота спонтанной диплоидизации варьирует от 5 до 58 %. При уровне спонтанного удвоения хромосом в 50 % и выше, искусственного удвоения хромосом оставшейся части регенерантов можно избежать (Wedzony et al., 2015). В связи с этим рекомендуется определять уровень плоидности регенерантов перед процедурой искусственного удвоения числа хромосом. Идентификация уровня плоидности являются составной частью технологии получения удвоенных гаплоидов. Для определения уровня плоидности применяются как прямые (проточная цитометрия, подсчет числа хромосом в кончиках корней), так и косвенные методы. Косвенные методы анализа следует применять для массового скрининга исходной выборки, прямые методы – для точного изучения генома отдельных растений (Клименко и др., 2021). Определение уровня плоидности по косвенным морфологическим признакам эпидермиса листа в три раза быстрее и в 20 раз дешевле, чем проточная цитометрия, при этом не требуется больших инвестиций или специальной подготовки кадров (Kustar, 2009; Choe, 2012).

Устьица тритикале образуют правильные параллельные ряды. Строение замыкающих клеток устьиц у культуры типично для однодольных растений – клетки вытянуты в длину, сужены в середине, имеют гантелевидную форму (рисунок 5). Определение числа хлоропластов для идентификации плоидности растений широко используется у двудольных, у которых хлоропласты расположены по всей поверхности замыкающих клетках и хорошо различимы (Монахос, 2014). У злаков, в том числе у тритикале, ввиду особого строения устьичных клеток, хлоропласты плотно «упакованы» в концах гантелевидных клеток. Лишь в единичных случаях после промораживания листьев нам удавалось наблюдать клетки с числом хлоропластов от 14 до 17 (предполагаемые гаплоиды) и 29–31 (предполагаемые спонтанные диплоиды) (рисунок 5 c, d). Однако для статистики такое число клеток было недостаточным (Жилин и др., 2024; Жилин и др., 2025).

В связи с этим нами был использован другие морфометрические показатели – длина устьиц и плотность их расположения на 1 мм^2.

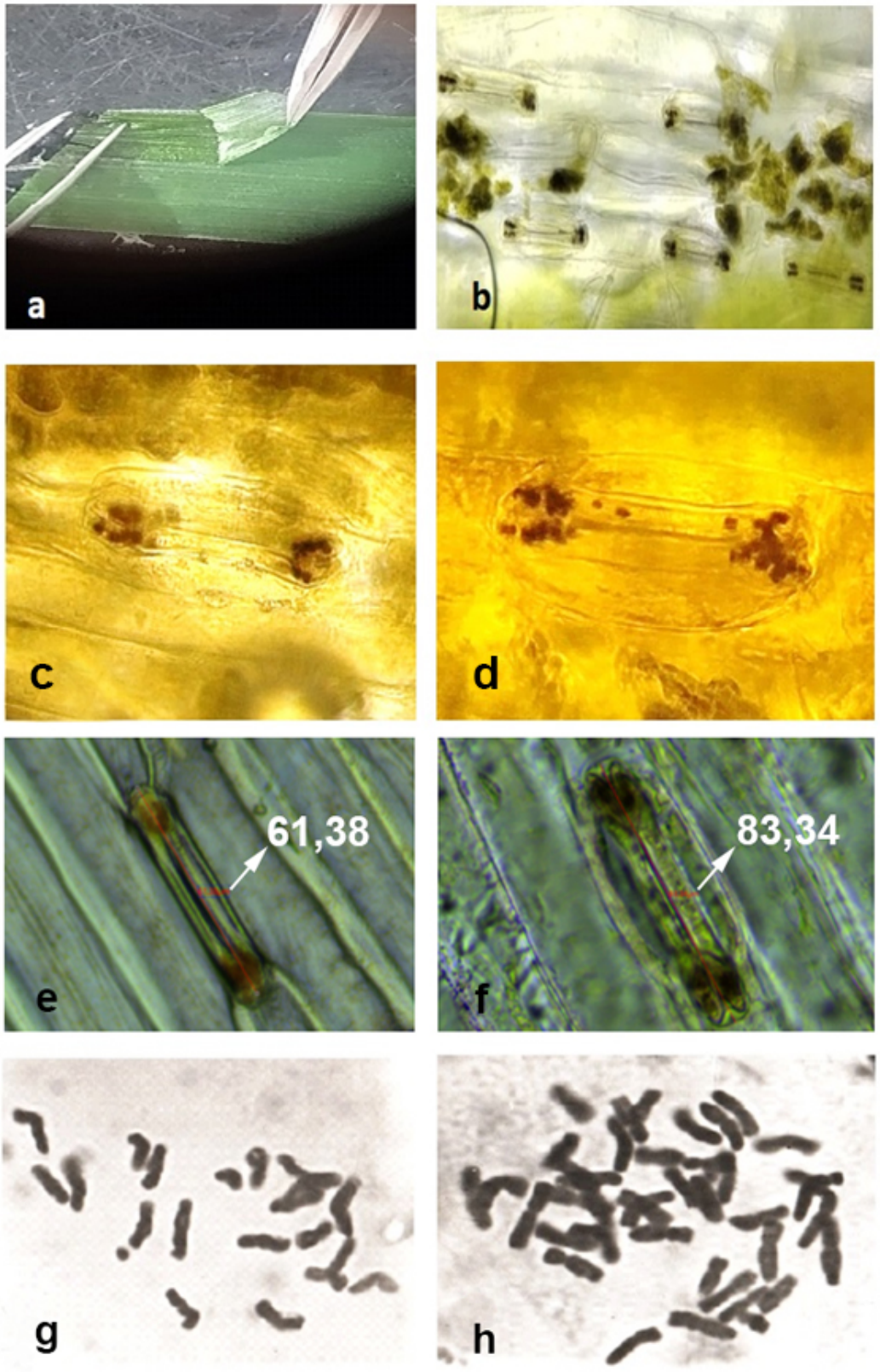


Рисунок 5 – Устьичный аппарат растений тритикале, полученных в культуре пыльников *in vitro* (a – снятие эпидермы, b – общий вид устьичных клеток тритикале; замыкающая клетка с хлоропластами гаплоидного (c, e) и диплоидного (d, f) растений; g, h – хромосомы в делящихся клетках кончиках корней гаплоидов (n=21) и спонтанных диплоидов (2n=42)

Длина замыкающих клеток устьиц у гаплоидных растений тритикале составила в среднем 61,6 мкм (варьирование по генотипам 59,3–62,6 мкм), у спонтанных диплоидов – 86,6 мкм (варьирование по генотипам 74,4–87,3 мкм) (таблица 13). Выявленные различия статистически достоверны.

Таблица 13 – Длина замыкающих клеток устьиц у регенерантов тритикале, полученных в культуре пыльников

Генотип/ № растения	Длина замыкающих клеток, мкм		Генотип/ № растения	Длина замыкающих клеток, мкм	
Контроль, 2n					84,76d
96	гаплоиды	спонтанные диплоиды	99	гаплоиды	спонтанные диплоиды
1	62,18a		1		84,36bcd
2	61,32a		2	59,72a	
3	61,10a		3	60,76a	
4	62,63a		4	61,38a	
5	60,65a		5	60,45a	
6	61,42a		6		84,81cd
7	60,88a		7	61,34a	
8		86,04bcd	8	60,36a	
9		87,68cd	9		84,85d
10		88,25d	10	60,39a	
98			100		
1	60,37a		1		84,80d
2	60,47a		2	62,28a	
3	59,59a		3	61,65a	
4	59,73a		4	62,04a	
5	60,56a		5	63,23a	
6		86,11b	6	62,83a	
7	61,63a		7	61,56a	
8	58,80a		8	61,88a	
9	61,32a		9	61,35a	
10	61,57a		10	61,77a	

Примечание: варианты, сопровождаемые одинаковыми латинскими буквами, различаются не значимо по критерию Дункана

Второй морфометрический показатель – плотность расположения устьиц на 1 мм^2 также различался у растений разных групп (таблица 14). У предполагаемых гаплоидов его значение составило в среднем для 33 растений разных генотипов 31,2 шт., у спонтанных диплоидов – 20,2 шт. в среднем для 7 растений тех же генотипов.

Таблица 14 – Плотность расположения устьиц у регенерантов тритикале, полученных в культуре пыльников

Генотип/ № растения	Плотность расположения устьиц, шт/мм^2		Генотип/ № растения	Плотность расположения устьиц, шт/мм^2	
	гаплоиды	спонтанные диплоиды		гаплоиды	спонтанные диплоиды
Контроль, 2n					18,7a
96			99		
1	29,8bcd		1		19,4a
2	30,8d		2	32,6d	
3	30,8d		3	32,4d	
4	32,0d		4	31,8d	
5	30,4cd		5	31,8cd	
6	30,6d		6		18,8a
7	31,0d		7	31,2bcd	
8		20,4a	8	31,8d	
9		21,8a	9		19,2a
10		21,6a	10	31,8d	
98			100		
1	30,4b		1		18,8a
2	32,8b		2	30,2b	
3	33,0b		3	31,0b	
4	32,8b		4	30,4b	
5	32,8b		5	30,2b	
6		19,4a	6	30,2b	
7	31,4b		7	31,4b	
8	30,4b		8	30,2b	
9	32,2b		9	30,6b	
10	31,4b		10	31,0b	

Примечание: варианты, сопровождаемые одинаковыми латинскими буквами, различаются не значимо по критерию Дункана

По изученному показателю растения разных групп оказались достаточно однородными, что позволяет заключить о незначительном влиянии генотипа на этот показатель в пределах изученной выборки. Выявленные морфометрические показатели для спонтанных диплоидов не проявили значимых различий с показателями контрольных растений тритикале, полученных из семян. В среднем по 4-м генотипам длина устьичных клеток гаплоидных растений составила 61,6 мкм, диплоидных – 86,6 мкм, плотность расположения на 1 мм^2 – 31,2 и 20,2 штук соответственно (таблица 15).

Таблица 15 – Морфометрические показатели устьичных клеток у регенерантов тритикале, полученных в культуре пыльников (средние по генотипам)

Генотип	Гаплоид			Диплоид		
	число растений, шт	длина устьичных клеток, мкм	плотность устьиц, шт/мм^2	число растений,шт	длина устьичных клеток, мкм	плотность устьиц, шт/мм^2
Контроль 2n				5	84±1,2	20,8±0,9
96	7	62,6±1,1	31,8±0,6	3	87,3±0,7	21,6±0,6
98	9	58,9±0,8	31,3±0,4	1	74,4±0,2	19,4±0,8
99	8	60,0±1,3	31,2±0,8	2	80,8±1,7	19,8±0,4
100	9	59,3±1,4	30,8±0,4	1	83,2±1,1	18,8±0,8
Σ	33			7		
среднее		61,6±0,8	31,2±0,3		86,6±0,4	20,2±0,4

Примечание: варианты, сопровождаемые одинаковыми латинскими буквами, различаются не значимо по критерию Дункана

При определении числа хромосом прямым цитогенетическим методом – подсчетом их числа в кончиках корней, подтвердилось соответствие выявленных различий морфометрических характеристик замыкающих клеток устьиц с уровнем плоидности регенерантов. Семь растений из 40 изученных оказались спонтанными

диплоидами с частотой спонтанного удвоения хромосом в 17,5 %. Корреляционный анализ выявил тесную отрицательную связь длины устьичных клеток с плотностью их размещения (r= –0,98**), уровня плоидности с плотностью расположения устьиц (r= – 0,99**) и тесную положительную связь плоидности с длиной устьичных клеток (r=1,00). Высокий уровень тесноты связи между изученными показателями свидетельствуют о том, что зависимости являются практически функциональными (таблица 16) (Жилин и др., 2025).

Таблица 16 – Матрица коэффициентов корреляции

Признаки	Плотность расположения устьиц, шт/мм^2	Длинна устьичных клеток, мкм	Плоидность
Плотность расположения устьиц, шт./мм^2	1.00		
Длинна устьичных клеток, мкм	– 0.98**	1.00	
Плоидность	– 0.99**	1.00**	1.00

* – Значимо на 5% уровне
** – Значимо на 1% уровне
(отсутствие символа * указывает на незначимость коэффициента)

Для восстановления фертильности гаплоидов и получения DH-линий (потомств удвоенных гаплоидов) применялась процедура искусственного удвоения числа хромосом путем обработки растений колхицином. Частота искусственного удвоения хромосом в среднем за годы исследований составила 63 %.

3.1.5 Характеристика DH-линий тритикале по спектру запасных белков (глиадинов)

Идентификация видов, сортов, биотипов и других биологических систем – важный элемент в работе ботаника, генетика и селекционера. Она необходима для точного и объективного определения видовой и сортовой принадлежности растения, а также для документации генофонда культурных растений и их

сородичей для сохранения и эффективного использования в селекции растений (Конарев, 2000).

О подлинности и сортовой чистоте судят обычно по морфологическим признакам, однако число таких признаков ограничено, и они не всегда стабильны. Принципиально новые возможности для идентификации генотипов открылись с появлением белковых маркеров. При сортовой идентификации злаков в качестве белковых маркеров зарекомендовали себя электрофоретические спектры глиадина – запасного белка эндосперма зерновки. Преимуществами метода являются высокий полиморфизм, изученность генетического контроля компонентов белка, что позволяет использовать спектры глиадина для маркирования генотипов, анализа геномного и хромосомного состава. Все электрофоретические компоненты глиадина сгруппированы по фракциям: α, β, γ и ω. Максимальное число позиций по этим фракциям составляет 7, 5, 5 и 12. Спектр глиадина тритикале контролируется первой и шестой группами гомеологичных хромосом геномов пшеницы и хромосомой 1R ржи (Пенева, 2016). Компонент α6 маркирует длинное плечо хромосомы 6D, дублет ω89 – хромосому 1DS, ω6γ4 – хромосому 1BS, ω234γ5 кодируются дополнительным локусом *Sec4*, расположенным вблизи локуса *Sec1*.

Эталоном (стандартом) в исследованиях служил сорт озимой мягкой пшеницы Кавказ, так как в этом сорте благодаря наличию транслокации 1BS/1RS четко представлен триплет компонентов ω234, маркирующий хромосому 1R ржи.

Проведенные исследования показали, что глиадиновый спектр DH-линий однородный (рисунок 6). Практически все изученные линии различаются по компонентному составу спектров глиадина, что свидетельствует о генетическом разнообразии изучаемых линий. Для всех DH-линий характерно присутствие триплета компонентов ω234, который кодируется сложным полигенным локусом *Sec1* и отсутствие дуплета ω89. У большинства линий (исключение составили линии 4, 6, 9, 18, 19, 24) выявлено наличие компонентов ω234γ5, которые кодируются локусом *Sec4.* Этот локус идентифицирована на хромосоме1RS рядом с локусом *Sec1*. На рисунке 6 показаны глиадиновые спектры DH-линии № 44 и эталонного сорта Кавказ. Глиадиновая «формула» сорта Кавказ – $\alpha\bar{5}67_17_2$, β2345,

γ235, ω23468$_2$9$_1$. У DH-линии № 44 в α-зоне отсутствует субкомпонент 7$_2$, в β-зоне присутствует 1-й компонент, γ-зона характеризуется ярко выраженными первым и четвертым компонентами, а зона «тяжелых» белков более насыщена компонентами в сравнении с Кавказом. Она представлена компонентами $2\overline{3_1}\underline{4}\overline{6_1 8_2 9_2}$. Спектр глиадинов DH-линии № 44, как и следовало ожидать, однородный. Глиадиновая формула ДН-линии № 44 по зонам: α – $\overline{5}\underline{6}7_1$; β – $12_1\underline{345_1}5_2$; γ – $\underline{14}\overline{5}$; ω – $\underline{12}\underline{34}6_1 6_2 78_1 8_2 9_1 9_2\underline{1011}$. Глиадиновые формулы сортов и ДН-линий тритикале представлены в таблице 17.

О генетической стабильности DH-линий судили по проявлению морфологических признаков при самоопылении, а также сохранению компонентного состава запасных белков (глиадинов) и их однородности.

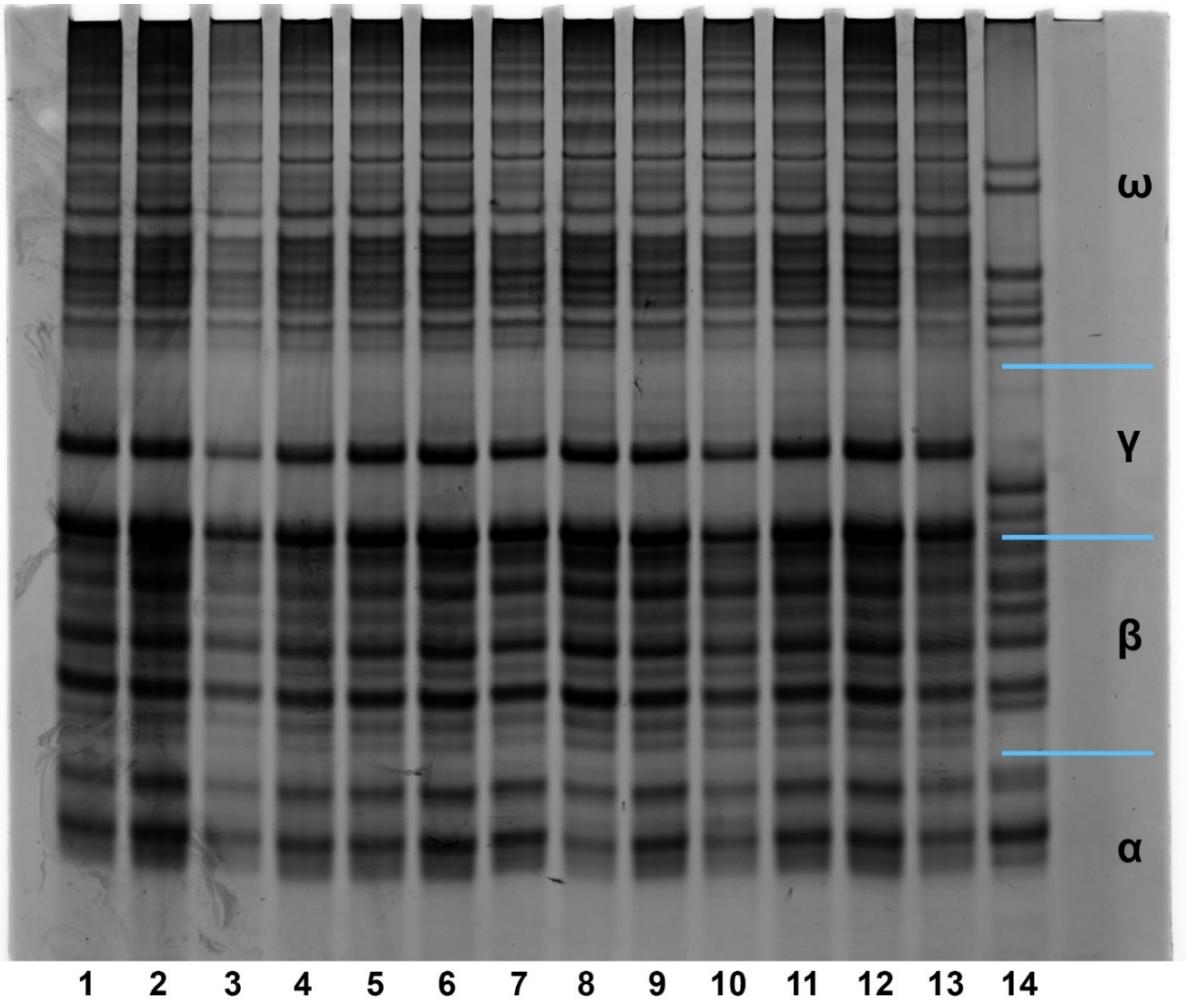


Рисунок 6 – спектр глиадинов ДН-линии № 44 (дорожки с 1по13), сорта Кавказ (14 дорожка).

Таблица 17 – Белковые «формулы» спектров глиадина у DH-линий тритикале

№ DH-линии	α	β	γ	ω
Зубр	$\bar{4}\underline{5}7_2$	$1\underline{23}45$	$\underline{1}1_2\underline{4}$	$\bar{2}\underline{34}\overline{5679}$
Георг	$\bar{5}6\underline{7}_1 7_2$	$23_2 5_1 5_2$	$1_1 1_2 3_1$	$\underline{234}$
Кавказ	$\overline{5}67_1 7_2$	$2324\underline{5}_1$	$\underline{2_2}\underline{3}5$	$\underline{2\overline{3}_1}\underline{4}\overline{6_1 8_2 9_2}$
1	$567_1 7_2$	$1\bar{3}\bar{3}_1\bar{4}\bar{5}$	$\bar{1}4$	$\bar{2}3_1 4\bar{5}\bar{6}$
2	$\bar{5}67_1 7_2$	$\bar{1}233_2$	$4_1 4_2\bar{5}$	123456
3	$\bar{4}\underline{5}7$	$23_1 3_2\bar{4}$	$\underline{1}\bar{2}\bar{3}4\bar{5}$	$\underline{2}3\underline{4}\bar{6}\bar{7}$
4	$\overline{4\bar{5}7_1 7_2}$	$23_1 3_2 5$	33_1	$\overline{2\bar{3}_1 48_2}$
6	$\underline{4}7$	$2_1\underline{2}3\bar{4}$	33_2	$\bar{2}3\bar{4}5\overline{\bar{7}8_1}9_1$
7	$\underline{6}7_1 7_2$	$\bar{1}2_1 35$	$\underline{2}2_2\underline{3}3_2$	$234\ \bar{\bar{5}}67\bar{9}$
9	$\bar{3}\underline{4}7$	$123_1 45$	$12_2 4_1 4$	$\overline{2_2}3467$
10	$\bar{6}7_1$	1235	$\underline{12}\underline{3}_2$	$23456\overline{8_2}$
11	$\underline{6}\overline{7_2}$	$23_2 45$	$\underline{1}3_2\bar{5}$	$23\underline{4}\bar{6}7\overline{9_1 9_2}$
12	$\bar{5}67_1$	$\underline{25}$	$23_1 5$	$\underline{2}34$
13	$\bar{6}7_1 7_2$	235	$\underline{123}\bar{5}$	$23\underline{4}8_2 9_1$
17	$67_1 7_2$	$\bar{1}2_1 23$	$\underline{1}3\underline{4}5$	$\underline{2}345\overline{6_1 7}9$
18	$67_1 7_2$	$23\bar{4}\underline{5}$	$3\underline{4}$	$\bar{2}3_2 4$
19	$\overline{567_1}7_2$	$233_2 45$	$\underline{1}3_2$	$\bar{2}\underline{34}\overline{8_2}9_1$
20	$56\underline{7}_1$	$1\underline{3}5$	$\underline{1}\bar{3}3_2\bar{5}$	$23\underline{4}67\bar{8}9\overline{10}$
21	$\overline{57_2}$	$2\underline{3}_2$	$\underline{1}\bar{3}3_2\bar{5}$	$23\underline{4}\bar{6}7$
22	$\overline{67_1 7_2}$	$\bar{2}3_1\bar{4}\bar{5}$	$\underline{14}5$	$\bar{2}\bar{3}44_1$
23	$\bar{5}6_1 7$	$\bar{2}\underline{3}_2 45 5_2$	$\underline{1}\bar{2}\underline{4}4_2$	$23\underline{4}\bar{5}\overline{6789}$
24	$\overline{567_1}$	$\overline{123}4$	$1_1 1_2\overline{3_2}$	$\bar{2}3_2 4$

Продолжение таблицы 17

25	567_17_2	$\overline{1}2_15_15_2$	$23\underline{4}\overline{5}$	$\underline{2}34567$
26	$\overline{1}\underline{4}\overline{5}\underline{7_2}$	$\underline{3}3_24$	$12_2\underline{4}$	$\underline{2}3\underline{4}5678\overline{10}10_1$
28	567_17_2	$\underline{12}345_1\underline{5_2}$	$2\underline{4}5$	$\underline{2}\overline{3_1}\underline{45}6\underline{7}8_29_1$
29	$56_16_2\underline{7_2}$	$\underline{356}\underline{5}$	33_25	$\overline{23_1}\underline{4}\overline{5678_29_2}10$
30	$\overline{5}\underline{6}7_17_2$	$\overline{12}\underline{3}455_2$	$1\overline{2_2}\underline{4}\overline{5}$	$\underline{2}3\underline{4}588_2910$
31	$47_1\overline{7_2}$	$23\overline{3_2}55_2$	$1\underline{4}$	$\overline{234}\overline{567}$
32	$\underline{7_1}7_2$	$\overline{2}33_2455_2$	$13_13_2\overline{45}$	$23\underline{4}\overline{789}$
33	$6\underline{7_1}7_2$	$\overline{2}3_23_3\overline{4}5_25_3$	$\overline{2}\underline{4}5$	$\underline{2}3\underline{4}\overline{678}$
34	$\overline{56}7_1$	$12\overline{3}45_25_3$	$\underline{14}\overline{5}$	$2\overline{34}56789\overline{10}11$
35	$56\overline{7}$	$1\overline{2}\underline{3}45$	$\overline{23}\underline{4}5$	$\underline{2}3\underline{4}\overline{9}10$
39	567_17_2	$\underline{2}34\underline{4_1}\underline{5}$	$1\underline{4}5$	$\underline{23}45678_29_210_211$
40	$\underline{4}\overline{5}\underline{6}7_1$	$\overline{2}3\underline{45_3}$	$\overline{2_2}\underline{3}5$	$\underline{2345}\overline{9}\underline{10}\overline{11}$
44	$\overline{5}67_17_2$	$12_1\underline{345_1}5_2$	$14\overline{5}$	$23\underline{4}6_16_278_18_29_19_2\underline{1011}$

За годы исследований в сеялочных посевах стабильность линий сохранялась. Для изучения сохранения стабильности линий в более поздних поколениях необходимы дальнейшие исследования.

Полученные данные по компонентному составу запасных белков важны для сохранения оригинальности DH-линий, их паспортизации и возможной правовой защиты авторских прав селекционеров.

3.2 Селекционная ценность DH-линий тритикале

3.2.1 Урожай зерна и элементы его структуры

Практическая реализация метода гаплоидии в «ФАНЦ Юго-Востока» подтверждена созданием за короткие сроки высокоурожайного коммерческого

сорта яровой мягкой пшеницы Саратовская 64, а также высокоурожайного сорта озимого тритикале Святозар (Дьячук и др., 2011).

Дальнейшее развитие селекции тритикале в условиях Нижнего Поволжья требует всестороннего изучения не только пополняющегося генофонда из мировой коллекции ВИР им. Н.И. Вавилова, а также созданного оригинального исходного материала, в том числе созданных DH-линий.

Приоритетным показателем при возделывании сорта является урожайность зерна, которая определяется множеством взаимосвязанных морфологических, генетических, физиологических и биологических факторов, а также условий окружающей среды. Наибольшая зерновая продуктивность DH-линий была выявлена в 2022 г. (варьирование 3,7–8,3 т/га), наименьшая в 2024 г. (варьирование 1,5–5,0 т/га). Урожайность сортов Зубр и Валентин 90 в среднем за 2022–2024 гг. статистически значимо не различалась (4,0 т/га), наибольшей урожайностью среди стандартов характеризовался сорт Георг (4,6 т/га) (таблица 18). В благоприятных погодно-климатических условиях 2022 г. наибольшую зерновую продуктивность имели DH-линии №№ 1, 2, 3, 7, 25, 26, 27, 28, 30, 33, из которых 4 линии (№№ 3, 25, 27 и 28) являются межродовыми гибридами с мягкой пшеницей. В условиях острой засухи 2024 года преимущества в урожае зерна в сравнении со стандартами выявлены всего у 6-ти DH-линий (№№ 2, 7, 26, 27, 53, 66), из которых линии №№ 2, 7, 26 и 27 проявили свои преимущества и в условиях благоприятного по климатическим условиям 2022 г. В то же время ряд линий (№№ 1, 3, 25, 28, 30) в неблагоприятных по температурному режиму и влагообеспеченности условиях 2024 г (ГТК=0,3) снизили урожай зерна в 2–3 раза.

В среднем за три года различия в урожае зерна были статистически недостоверны из-за больших различий показателей как между линиями, так и каждой линии (варьирование 2,0-5,7 т/га). Можно лишь отметить, что лучшими по показателям средних значений были DH-линии №№ 1, 2, 3, 7, 12, 18, 26, 27, 30 и 33.

Создание низко стебельных сортов тритикале с высокой зерновой продуктивностью является актуальной проблемой селекции сортов зернового

направления. Однако снижение высоты растений в большинстве случаев связано с ухудшением признаков продуктивности.

Максимальная высота растений, более 135 см по средним значениям, обнаружена у сорта Зубр и DH-линий №№ 3, 9, 10, 13, 17, 19, 20, 23, 24, 33, 39, 44. Как правило, высокорослые линии характеризовались большей зерновой продуктивностью.

Среди низкорослых линий в качестве исходного материала с сочетанием пониженной высоты растений и высокой зерновой продуктивности (более 4,0 т/га) могут служить линии №№ 2, 18, 26, 29 и 31 и 53.

Величина продуктивного стеблестоя у DH-линий в среднем за три года варьировала от 347 до 718 шт./м^2. Наибольшее значение показателя выявлено у линий №№ 23, 30, 53, 59, 60, из них статистически достоверное превышение в сравнении с лучшим стандартом выявлено у DH-линий №№ 23, 30 и 59.

Исходный материал DH-линий характеризуется разнообразием по продолжительности вегетационного периода. Этот признак в зоне возделывания озимого тритикале, как правило, определяется температурным фактором. В условия Саратова полная спелость наблюдается не в силу физиологического состояния зерновки, а вследствие высоких температур. Отмирание листьев наступает практически одновременно у всех линий.

Генотипы с более продолжительным периодом колошение-созревание накапливают больше продуктов метаболизма. В связи с этим селекционным путем можно регулировать только межфазный период колошение-созревание. Среди всего изученного материала к скороспелым относятся DH-линии с датой колошения 19–22 мая (на уровне сорта Зубр): №№ 2, 4, 9, 10, 12, 19, 25, 26, 28, 31, 32, 33, 34. Скороспелые линии №№ 2, 4, 9, 10, 12, 19, 26, 31 являются межродовыми гибридами с озимой мягкой пшеницей, а №№ 31–34 получены с участием сорта Корнет селекции Северо-Донецкой СХОС. Среднеспелыми (дата колошения на уровне сортов Валентин 90 и Георг – на 3–4 дня позднее скороспелых) являются большинство DH-линий.

Таблица 18 – Урожай зерна, масса 1000 зерен, высота растений и продуктивный стеблестой DH-линий тритикале

Сорт/ линия	Урожай зерна, т/га				Масса 1000 зерен, г				Высота растений, см				Продуктивный стеблестой, шт/м^2			
	Годы исследования			Среднее	Годы исследования			Среднее	Годы исследования			Среднее	Годы исследования			Среднее
	2022	2023	2024		2022	2023	2024		2022	2023	2024		2022	2023	2024	
Зубр	4,9	3,5	3,8	4,1	51	47	44	47,2	147	140	128	138	415	450	403	423
Валентин 90	4,9	3,6	3,6	4,0	50	42	40	44,0	105	110	95	103	500	392	462	451
Георг	5,2	4,8	3,7	4,6	45	41	36	40,7	105	100	95	100	530	471	462	488
DH 1	7,0	4,0	2,5	4,5	53	56	46	51,7	152	130	120	134	507	462	496	488
DH 2	6,3	3,9	4,1	4,8	54	55	49	52,7	157	125	115	132	507	456	502	488
DH 3	6,7	4,8	1,7	4,4	50	53	46	49,7	150	130	127	136	410	428	405	414
DH 4	3,7	2,4	1,5	2,5	47	51	51	49,7	130	120	115	122	463	460	460	461
DH 6	5,0	1,6	2,3	3,0	46	49	39	44,7	115	95	100	103	400	412	386	399
DH 7	6,3	4,9	4,1	5,1	48	44	39	43,7	150	125	123	133	542	520	536	533
DH 9	4,3	3,1	1,9	3,1	57	54	56	55,7	152	140	138	143	532	524	505	520
DH 10	4,7	4,6	1,9	3,7	53	55	45	51,0	145	135	128	136	407	392	397	399
DH 11	4,2	4,1	1,9	3,4	58	56	49	54,3	135	135	130	133	412	402	398	404
DH 12	6,0	5,4	2,0	4,5	49	54	44	49,0	150	125	128	134	508	502	505	505
DH 13	6,3	3,8	2,3	4,1	54	54	46	51,3	155	130	128	138	394	382	396	391
DH 17	5,3	4,9	2,1	4,1	55	58	48	53,7	155	145	133	144	475	446	447	456
DH 18	6,0	5,3	2,2	4,4	44	46	38	42,7	122	110	108	113	485	442	461	463
DH 19	4,3	3,8	1,5	3,2	46	49	38	44,3	155	130	135	140	472	420	441	444
DH 20	4,0	3,8	2,0	3,3	51	55	51	52,0	160	145	138	148	418	394	408	407
DH 21	5,7	2,8	3,0	3,8	51	57	40	49,3	145	140	120	135	448	440	435	441

Продолжение таблицы 18

DH 22	5,3	3,4	2,8	3,8	47	50	44	47,0	145	130	123	133	508	478	497	494
DH 23	5,0	5,3	2,2	4,2	47	53	45	48,3	155	140	130	142	742	712	701	718
DH 24	6,3	2,5	2,5	3,8	50	52	42	48,0	150	130	133	138	488	480	473	480
DH 25	7,0	3,6	2,0	4,2	51	58	46	51,7	147	125	130	134	419	428	402	416
DH 26	8,0	4,3	4,1	5,5	49	49	46	48,0	127	110	118	118	459	464	419	447
DH 27	7,9	4,2	5,0	5,7	48	48	47	47,6	148	127	125	133	465	467	418	453
DH 28	6,7	3,4	2,8	4,3	52	54	44	50,0	152	120	128	133	449	454	438	447
DH 29	5,0	5,2	2,3	4,2	50	54	41	48,3	95	80	75	83	542	500	516	519
DH 30	8,3	3,7	2,3	4,8	50	49	46	48,3	145	130	120	132	696	686	688	690
DH 31	6,3	3,8	2,0	4,0	54	50	44	49,3	107	80	85	91	493	438	486	472
DH 32	6,3	2,8	2,0	3,7	56	50	44	50,0	152	125	123	133	443	458	396	432
DH 33	7,3	3,8	2,4	4,5	52	53	44	49,7	152	135	133	140	560	540	546	549
DH 34	6,3	2,2	2,2	3,6	35	38	33	35,3	107	100	95	101	470	512	450	477
DH 35	4,8	3,9	2,4	3,7	36	37	34	35,8	150	140	130	140	510	500	430	480
DH 39	6,0	3,8	2,5	4,1	57	57	51	55,0	160	140	125	142	388	432	366	395
DH 40	4,3	3,3	1,7	3,1	45	47	39	43,7	100	90	88	93	578	532	550	553
DH 44	6,3	3,9	2,3	4,2	54	54	46	51,3	155	140	135	143	540	518	506	521
DH 52	-	-	2,8	2,8	-	-	51	51,0	-	-	135	135	-	-	435	435
DH 53	-	-	4,3	4,3	-	-	45	45,0	-	-	98	98	-	-	577	577
DH 54	-	-	2,3	2,3	-	-	50	50,0	-	-	130	130	-	-	405	405
DH 56	-	-	2,6	2,6	-	-	54	54,0	-	-	108	108	-	-	365	365
DH 57	-	-	2,5	2,5	-	-	30	30,0	-	-	108	108	-	-	358	358
DH 59	-	-	2,2	2,2	-	-	53	53,0	-	-	130	130	-	-	609	609
DH 60	-	-	4,0	4,0	-	-	50	50,0	-	-	103	103	-	-	585	585
DH 64	-	-	2,4	2,4	-	-	52	52,0	-	-	120	120	-	-	386	386
DH 65	-	-	2,6	2,6	-	-	54	54,0	-	-	125	125	-	-	352	352
DH 66	-	-	4,2	4,2	-	-	50	50,0	-	-	108	108	-	-	594	594

Продолжение таблицы 18

DH 67	-	-	2,0	2,0	-	-	51	51,0	-	-	128	128	-	-	346	346
DH 70	-	-	3,3	3,3	-	-	49	49,0	-	-	105	105	-	-	519	519
DH 73	-	-	3,7	3,7	-	-	44	44,0	-	-	135	135	-	-	553	553
DH 74	-	-	2,1	2,1	-		48	48,0	-	-	130	130	-	-	375	375
DH 76	-	-	2,0	2,0	-	-	42	42,0	-	-	88	88	-	-	368	368
DH 78	-	-	2,0	2,0	-	-	34	34,0	-	-	100	100	-	-	362	362
DH 79	-	-	2,0	2,0	-	-	36	36,0	-	-	103	103	-	-	347	347
DH 82	-	-	2,3	2,3	-	-	33	33,0	-	-	103	103	-	-	386	386
DH 83	-	-	2,3	2,3	-	-	42	42,0	-	-	130	130	-	-	381	381
DH 84	-	-	2,3	2,3	-	-	39	39,0	-	-	135	135	-	-	405	405
НСР $_{0,5}$	1,6	0,2	0,5	NS	4,3	0,6	0,5	8,7	11,4	8,1	8,5	22,7	47,4	9,3	16,4	117,8

Существенное влияние на величину урожайности оказывают показатели продуктивности колоса. Основными компонентами продуктивности колоса являются длина колоса, число колосков в колосе, число зерен в колосе, масса зерна одного колоса и масса 1000 зерен. Число зерен в колосе и масса 1000 зерен являются основными компонентами, составляющими урожайность зерна. Эти признаки подвержены значительной фенотипической изменчивости при воздействии различных факторов среды. Крупность зерна является интегральным показателем, который влияет на потенциальную продуктивность, жизнеспособность и технологические показатели качества семян. Выраженность показателей элементов продуктивности представлена в таблице 19. Вариабельность массы 1000 зерен зависит от погодных условий. Варьирование показателя среди линий составило в среднем 30,0–56,0 г. Наибольшее значение выявлено у DH-59. Крупным зерном отличаются DH-линии №№ 1, 2, 9, 13, 20, 25, 28, 31, 32, 39, 41 (Дьячук и др., 2023а; Жилин и др., 2022; 2024б; 2024в).

Длина колоса у DH-линий тритикале составила в среднем 8,6–13,8 см. Стандарты Зубр и Валентин 90 по этому показателю не различались. Перспективными для селекции на крупность колоса (длина 13 и более см) являются DH №№ 13, 20, 64,78 и 82. Число колосков в колосе изменялось от 26 до 33 шт. У стандартов эти показатели достоверно не различались. У DH-линий статистически значимые различия в сравнении со стандартами проявили №№ 18, 27, 78. Число зерен в колоске варьировало от 1,4 до 2,4 шт. Среди стандартов наименьший показатель выявлен у сорта Георг – 2,1 шт., у сортов Зубр и Валентин 90 – 2,4 шт. Превышение этого показателя у DH-линий в сравнении со стандартами Зубр и Валентин 90 не выявлено. На уровне значений показателя стандартов находились три DH-линии №№ 26, 33 и 44. Большая, чем у стандартов, фертильность колоска в условиях Нижнего Поволжья нежелательна, т.к. она может привести к снижению массы 1000 зерен. Значение показателя «число зерен в колосе» варьировало от 48 до 78 шт. Наибольшей озерненностью колоса (более 60 шт.) отличались DH №№ 9, 13, 20, 24, 26, 27, 28, 33, 34, 44, 52, 64, 67, 82, 83.

Таблица 19 – Элементы структуры урожая у DH-линий тритикале

Название сорта/ линии	Длина колоса, см				Кол-во колосков в колосе, шт				Кол-во зерен в колосе, шт				Кол-во зерен в колоске, шт				Масса зерна с колоса, г			
	Годы исследования			Среднее	Годы исследования			Среднее	Годы исследования			Среднее	Годы исследования			Среднее	Годы исследования			Среднее
	2022	2023	2024		2022	2023	2024		2022	2023	2024		2022	2023	2024		2022	2023	2024	
Зубр	12,4	14,2	11,9	12,8	27	27	30	28	68	69	65	67	2,5	2,5	2,2	2,4	3,6	3,6	3,2	3,4
Валентин 90	12,0	13,0	11,4	12,1	26	26	28	27	66	64	69	66	2,5	2,3	2,4	2,4	3,6	3,2	2,9	3,3
Георг	12,5	12,8	9,5	11,6	30	29	27	29	69	67	40	59	2,3	2,6	1,5	2,1	3,0	3,0	2,6	2,9
DH 1	9,7	11,3	11,7	10,9	29	30	27	29	59	53	59	57	2,1	1,8	2,1	2,0	2,8	3,4	2,7	3,0
DH 2	10,6	12,5	11,2	11,4	30	32	30	31	54	64	51	56	1,9	2,0	1,8	1,9	2,8	3,4	2,5	2,9
DH 3	11,1	12,7	11,6	11,8	29	31	30	30	58	69	56	61	2,0	2,6	2,0	2,2	3,3	3,5	2,6	3,1
DH 4	9,7	12,8	12,2	11,5	29	31	29	28	58	57	55	56	1,4	1,8	2,0	1,7	2,7	2,9	2,7	3,1
DH 6	9,9	10,2	9,3	9,8	28	29	27	28	59	50	46	52	2,0	1,7	1,8	1,9	2,5	3,5	3,0	3,0
DH 7	9,6	11,6	11,9	11,0	26	29	26	27	55	68	65	63	2,3	2,4	2,3	2,3	2,5	3,2	2,4	2,7
DH 9	10,0	13,2	11,6	11,9	27	33	30	31	60	77	63	67	2,2	2,3	2,2	2,2	3,2	3,8	3,4	3,4
DH 10	9,8	12,6	11,8	11,4	27	30	28	29	58	68	48	58	1,9	2,3	1,8	2,0	2,7	3,9	2,3	3,0
DH 11	11,1	11,2	12,5	11,6	26	28	27	28	53	56	58	55	2,0	2,0	2,1	2,0	2,9	3,7	2,8	3,1
DH 12	11,4	11,8	13,2	12,1	26	27	26	26	51	52	57	53	1,6	2,0	2,0	1,9	2,7	4,0	3,6	3,4
DH 13	12,1	13,7	14,8	13,5	28	33	30	30	53	69	62	61	2,0	2,4	2,1	2,2	3,5	3,0	3,0	3,2
DH 17	11,6	12,9	13,0	12,5	26	31	29	29	57	67	59	61	2,2	2,2	2,0	2,1	3,5	4,0	2,9	3,5
DH 18	11,5	11,3	11,9	11,5	33	33	33	33	59	57	59	58	1,8	1,7	1,8	1,8	3,5	3,7	3,2	3,4
DH 19	10,9	12,5	12,2	11,9	28	28	27	27	54	60	50	54	1,7	2,1	1,8	1,9	3,0	2,9	2,5	2,8
DH 20	11,5	13,6	14,8	13,3	26	34	30	30	76	85	70	77	1,8	2,6	2,3	2,2	2,8	3,6	3,6	3,3

Продолжение таблицы 19

DH 21	9,9	12,9	12,7	11,8	26	32	28	28	54	73	55	60	2,2	2,6	1,9	2,2	2,8	3,8	2,5	3,0
DH 22	10,0	13,5	9,9	11,1	28	31	27	27	54	67	52	58	1,9	2,2	2,0	2,0	2,7	3,1	2,0	2,6
DH 23	10,4	13,9	10,4	11,6	27	30	29	28	52	62	52	55	1,9	2,4	2,0	2,1	2,7	3,9	2,8	3,1
DH 24	11,9	12,5	11,3	11,9	28	37	32	32	66	76	58	67	2,4	2,4	2,0	2,2	3,9	4,0	3,7	3,9
DH 25	10,2	12,2	11,1	11,2	27	35	31	30	53	65	56	58	2,0	2,7	1,9	2,2	3,3	3,6	2,8	3,2
DH 26	12,0	11,3	10,9	11,4	32	32	32	32	80	78	66	75	2,5	2,5	2,2	2,4	3,3	3,9	3,1	3,7
DH 27	11,8	11,5	10,9	11,4	33	31	32	32	78	80	64	74	2,3	2,7	2,2	2,4	3,2	4,0	3,1	3,7
DH 28	11,0	13,2	11,1	11,8	29	33	31	31	59	69	56	61	2,0	2,1	1,9	2,0	3,6	4,0	2,6	3,4
DH 29	11,1	12,6	10,6	11,4	27	31	29	29	56	68	55	60	2,1	2,2	1,7	2,0	3,0	3,9	2,5	3,1
DH 30	11,5	12,5	11,5	11,8	30	31	30	30	51	60	54	55	1,7	1,9	1,9	1,9	3,0	3,5	2,4	2,9
DH 31	11,5	13,5	13,0	12,6	28	33	29	30	60	57	58	58	1,6	1,7	1,9	1,8	2,9	3,1	2,6	2,9
DH 32	11,8	12,3	13,7	12,6	26	28	27	27	57	53	59	56	2,2	1,9	2,0	2,0	3,6	3,0	3,7	3,4
DH 33	9,0	12,9	12,1	11,3	26	26	26	26	62	63	58	61	2,4	2,4	2,2	2,4	2,6	3,3	2,6	2,8
DH 34	9,9	11,5	10,0	10,5	26	33	30	30	77	81	75	78	1,8	2,6	2,5	2,3	2,8	3,6	3,3	3,2
DH 39	13,2	12,0	11,8	12,4	29	31	30	30	52	56	49	53	1,8	1,8	1,8	1,8	3,1	3,8	3,4	3,4
DH 40	9,6	13,5	10,6	11,2	29	30	27	28	53	69	48	56	1,8	2,6	1,8	2,1	2,9	3,9	2,9	3,2
DH 44	9,3	13,9	9,3	10,8	28	30	27	28	70	77	46	64	2,2	2,9	2,0	2,4	2,9	3,4	2,9	3,0
DH 52	-	-	11,8	11,8	-	-	30	30	-	-	62	62	-	-	2,1	2,1	-	-	3,0	3,0
DH 53	-	-	9,8	9,8	-	-	28	28	-	-	48	48	-	-	1,4	1,4	-	-	2,6	2,6
DH 54	-	-	12,1	12,1	-	-	28	28	-	-	48	48	-	-	1,7	1,7	-	-	2,9	2,9
DH 56	-	-	11,5	11,5	-	-	29	29	-	-	52	52	-	-	1,8	1,8	-	-	2,2	2,2
DH 57	-	-	11,6	11,6	-	-	31	31	-	-	48	48	-	-	1,5	1,5	-	-	2,6	2,6
DH 59	-	-	12,9	12,9	-	-	28	28	-	-	64	64	-	-	2,3	2,3	-	-	3,8	3,8
DH 60	-	-	8,6	8,6	-	-	26	26	-	-	50	50	-	-	2,0	2,0	-	-	2,3	2,3
DH 64	-	-	13,8	13,8	-	-	32	32	-	-	62	62	-	-	2,0	2,0	-	-	2,7	2,7
DH 65	-	-	10,3	10,3	-	-	28	28	-	-	57	57	-	-	2,1	2,1	-	-	2,5	2,5

Продолжение таблицы 19

DH 66	-	-	10,1	10,1	-	-	26	26	-	-	58	58	-	-	2,2	2,2	-	-	2,6	2,6
DH 67	-	-	11,9	11,9	-	-	31	31	-	-	62	62	-	-	2,0	2,0	-	-	2,8	2,8
DH 70	-	-	12,8	12,8	-	-	30	30	-	-	58	58	-	-	1,9	1,9	-	-	3,2	3,2
DH 73	-	-	11,6	11,6	-	-	29	29	-	-	56	56	-	-	2,0	2,0	-	-	2,6	2,6
DH 74	-	-	10,5	10,5	-	-	27	27	-	-	58	58	-	-	2,1	2,1	-	-	2,7	2,7
DH 76	-	-	11,7	11,7	-	-	29	29	-	-	59	59	-	-	2,1	2,1	-	-	2,7	2,7
DH 78	-	-	13,3	13,3	-	-	35	33	-	-	59	59	-	-	1,5	1,5	-	-	3,0	3,0
DH 79	-	-	11,7	11,7	-	-	29	29	-	-	50	50	-	-	1,7	1,7	-	-	2,8	2,8
DH 82	-	-	13,7	13,7	-	-	33	33	-	-	64	64	-	-	1,9	1,9	-	-	2,9	2,9
DH 83	-	-	11,9	11,9	-	-	33	33	-	-	63	63	-	-	1,7	1,7	-	-	2,8	2,8
DH 84	-	-	10,6	10,6	-	-	28	28	-	-	59	59	-	-	2,1	2,1	-	-	2,5	2,5
$НСР_{0,5}$	0,6	0,6	0,7	NS	0,6	2,4	1,7	3,9	1,3	0,9	5,3	14,2	0,4	0,1	0,2	NS	0,2	0,2	0,4	NS

Вес зерна с главного колоса – важный признак продуктивности растения, который сильно зависит от погодных условий. Масса зерна с колоса складывается из числа зерен в колосе и массы 1000 зерен. Среди стандартов наибольшее значение имел сорт Зубр (варьирование 3,2–3,6 г), наименьшее – сорт Георг (2,6–3,0 г), как в отдельные годы, так и в среднем за 2022–2024 гг. Наибольшая дифференциация линий по этому показателю проявилась в 2023 г. Превышение показателя в сравнении с лучшим стандартом выявлено у DH-линий №№ 9, 12, 17, 28, 24, 26, 27, 34 и 59 (Акинина и др., 2022).

В среднем за три года различия были несущественными из-за больших различий значений показателей как между линиями, так и по каждой линии.

DH-линии использовались в качестве родительских линий в скрещиваниях для получения нового исходного материала. Варьирование значений зерновой продуктивности в опыте 2023 г. составило 2,8–5,3 т/га. Превышение урожая зерна в сравнении с лучшим стандартом выявлены у линий №№ 44/2023, 51/2023, 53/2023 и 98/2023.

В острозасушливом 2024 г. (ГТК-0,3) урожай зерна составил 2,5–4,1 т/га. DH№ №44 и 98 превысили урожай зерна лучшего стандарта Георг на 0,4–0,5 т/га. Линии №№ 43, 51, 53, 55 сформировали урожай зерна на уровне лучшего стандарта. В среднем за 2023–2024 гг. различия статистически незначимы (таблица 20).

Наиболее урожайными в среднем за два года были линии №№ 44/2023 и 98/2023. Среди линий с повышенной зерновой продуктивностью сниженную высоту растений имели №№ 42, 44 и 98.

Значения массы 1000 зерен варьировали от 41,0 до 55.6 в 2023 году и от 36,3 до 51,9 в 2024 году. Среди стандартов наибольшую массу 1000 зерен имел сорт Зубр. В 2023 году по этому элементу структуры урожая выделились линии №№ 11, 43, 51, 53, 55, 96, 97, 101 и 114. В острозасушливом 2024 году наибольшие значения величины масса 1000 зерен выявлены у линий №№ 51, 97, 101 и 114.

Таблица 20 – Урожай зерна, высота растений и масса 1000 зерен у гибридов с участием DH-линий

Сорт, линия	Происхождение	Урожай зерна, т/га			Высота растений, см		Масса 1000 зерен, г	
		2023 г	2024 г	Ср.	2023 г	2024 г	2023 г	2024 г
Зубр	Стрелец/Студент	3,5	3,8	3,6	140	130	46,6	44,0
Георг	Водолей/АДП-2//Modus	4,8	3,7	4,2	105	95	41,0	36,3
Валентин 90	Стрелец/Студент	3,6	3,6	3,6	100	90	42,0	40,0
11/2023	F_7DH-21/Каприз	4,4	3,3	3,8	97	100	53,4	42,1
21/2023	F_{12}DH-10/АДМ-7	4,5	3,4	3,9	120	115	50,5	39,0
42/2023	F_8DH-18/Зимогор	4,3	3,1	3,7	90	93	51,7	41,0
43/2023	F_8DH-18/Зимогор	4,9	3,4	4,2	107	90	55,8	45,0
44/2023	F_{12}DH-10/АДМ-7	5,3	4,0	4,6	115	110	51,0	40,0
51/2023	F_9DH-18/Зимогор	5,2	3,3	4,2	140	130	53,9	51,9
53/2023	F_{13}DH-13/Оз. мягкая пш. Аткара	5,3	3,1	4,2	135	130	55,6	44,0
55/2023	F_{13}DH-10/АДМ-7	4,6	3,9	4,2	140	125	53,9	42,0
96/2023	F_7DH-18/Зимогор	3,7	3,3	3,5	105	110	50,8	46,5
97/2023	F_7DH-18/Зимогор	3,7	3,3	3,5	110	110	52,8	50,3
98/2023	F_7DH-21/Каприз	5,3	4,1	4,7	110	110	51,0	41,0
101/2023	F_7DH-21/Каприз	2,8	2,5	2,6	95	90	55,0	49,3
114/2023	F_7DH-18/Зимогор	3,0	3,7	3,3	110	100	53,8	46,6
НСР $_{05}$		0,5	0,5	NS	9,0	10,5	1,2	0,8

3.2.2 Устойчивость DH-линий к предуборочному прорастанию зерна

Предуборочное прорастание зерна в колосе (ППЗ) – одна из главных причин снижения урожайности зерна, его посевных и технологических свойств. Селекция на устойчивость к предуборочному прорастанию зерна является одним из приоритетных направлений во многих селекционных центрах. Даже в условиях Нижнего Поволжья (эпицентре Российских засух) бывают годы, когда количество осадков за период вегетации в 2-3 раза превышает среднемноголетние нормы, что приводит к предуборочному прорастанию зерна в колосьях. При наличии осадков намокают колос и зерно, вода всасывается зародышем и через щиток проникает в эндосперм. Высокомолекулярные полимеры (белки, крахмал, пентозаны)

разрушаются под действием гидролитических ферментов и переходят в растворимое состояние. Дальнейшее поступление воды приводит к активному поглощению растворимых питательных веществ зародышем и наступает его преждевременное прорастание.

Устойчивость к прорастанию на корню – комплексный признак, контролируемый множеством генетических факторов, подверженных влиянию абиотических условий. На пшенице выявлено несколько QTL (локусов количественных признаков), локализованных на всех хромосомах, кроме 1D (Groos et al., 2002). У ржи QTL устойчивости также локализованы на всех семи хромосомах (Rybka, 2003). В обзоре В.А. Крупнова показано, что определяющую роль в устойчивости к ППЗ играют специфические гены, которые находятся в локусах QTL/QphsR (Quantitative preharvest sprouting Resistance). Они проявляют различия по степени влияния на устойчивость: основной, если влияние локуса составляет более 10% фенотипической изменчивости и минорный с влиянием менее 10% (Крупнов, 2010).

Ведущую роль в устойчивости к предуборочному прорастанию играют *Vp*-гены, контролирующие развитие зародыша и покой семян. Показано наличие зависимости между аллельным состоянием гена *Vp-1B* и интенсивностью окрашивания зерновки у тритикале. Образцы с темно-красным зерном имели аллель *Vp-1Bc*, со светло-красным – аллель *Vp-1a*. Однако, по мнению авторов, вопрос о влиянии окраски зерна и гена *Vp-1* на устойчивость к предуборочному прорастанию зерна является дискуссионным (Divashuk et al., 2012). На прорастание зерна в колосе влияют морфологические особенности растений и экзогенные факторы – температура и влажность воздуха, осадки и др. (Крупнов, 2010). Эндогенные факторы, влияющие на прорастание зерна – это химические вещества, содержащиеся в колосковых и цветковых чешуях (крахмал, белок, гидролитические ферменты и фитогормоны. Большую роль играют гидролитические ферменты (амилазы) (Лихенко, 2005). Начиная от стадии молочной спелости и все последующие стадии созревания зерновки, альфа амилаза проявляет более высокую активность у тритикале в сравнении с пшеницей и

рожью. В конце созревания активность этого фермента в 3–4 раза выше у тритикале в сравнении с родительскими формами (Гончаров, 2006). Тритикале является самой чувствительной культурой среди зерновых к предуборочному прорастанию зерна. Высокая активность альфа-амилазы отличает тритикале от родительских видов, и в большинстве случаев новая культура имеет более низкие значения ЧП, чем пшеница и рожь (Рубец, 2016).

Селекционные программы по тритикале основаны на выявлении устойчивых генотипов, однако селекция на этот признак затруднена по причине комплекса генетических факторов, влияющих на устойчивость и их взаимосвязями с факторами окружающей среды. Для оценки образцов к предуборочному прорастанию зерна используют методы искусственной провокации, т.к. метод перестоя растений на корню пригоден только при наличии осадков в послеуборочный период. К методам искусственной провокации относятся проращивание зерна во влажной камере (Васильчук, 2001) или проращивание свежеубранного зерна в чашках Петри (Biddulph, 2008). Достоинством метода является максимальное приближение искусственных условий к естественным. Преимуществами являются простота исполнения, одинаковая влажность и одинаковая возможность поглощения воды зерном. По мнению некоторых авторов, эта оценка является наиболее надежной для дифференциации сортов по их устойчивости к ППЗ (Крупнов, 2010).

В опытах была проведена провокация прорастания зерна в чашках Петри в различные стадии созревания зерновки – молочно-восковую, восковую и полной спелости. В эти же сроки было также исследовано содержание сухого вещества в зерновках. Индекс прорастания у DH-линий тритикале варьировал от 0 до 0,9 в 2022 г., от 0 до 0,68 в 2023 г. и от 0 до 0,8 в 2024 г. (таблица 21). Две линии (№ 26 и № 34) не проявили признаков прорастания зерна ни в 2022 г., ни в 2023 г., ни в 2024 г. (ИП=0), для них характерным является глубокий покой семян. К устойчивым к ППЗ линиям (ИП = 0–0,2) относятся №№ 6, 25, 26, 34 и 35. Зерновки неустойчивых к ППЗ линий (ИП 0,2 и выше) начинали прорастать при отборе проб во второй срок (содержание сухого вещества 44–52 %) (рисунок 7).

Таблица 21 – Содержание сухого вещества, индекс прорастания и число падения у DH-линий

Сорт, DH-линия	2022 г.			2023 г.			2024 г.			2022 г.				2023 г.				2024 г		
	содержание сухого вещ-ва, %			содержание сухого вещ-ва, %			содержание сухого вещ-ва, %			индекс прорастания			ч.п.,с	индекс прорастания			ч.п.,с	индекс прорастания		
	сроки взятия пробы			сроки взятия пробы			сроки взятия пробы			сроки взятия пробы				сроки взятия пробы				сроки взятия пробы		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3		1	2	3		1	2	3
Зубр	48	53	81	50	53	85	43	50	88	0,0	0,4	0,5	62	0,5	0,4	0,4	70	0,2	0,4	0,6
Георг	41	52	80	39	53	87	35	52	85	0,0	0,4	0,6	177	0,0	0,4	0,6	154	0,4	0,7	0,6
Вал.90	44	53	83	46	54	84	45	51	85	0,0	0,3	0,5	72	0,0	0,3	0,4	81	0,3	0,6	0,6
1	46	57	84	51	60	85	40	57	87	0,0	0,4	0,4	112	0,0	0,3	0,5	62	0,0	0,3	0,4
2	42	51	81	44	56	84	41	52	88	0,0	0,0	0.4	147	0,1	0,0	0,5	62	0,1	0,0	0,3
3	40	51	83	44	54	84	46	55	83	0,0	0,0	0,5	175	0,3	0,2	0,4	90	0,0	0,2	0,5
4	45	53	78	40	51	80	38	55	79	0,0	0,1	0,1	321	0,0	0,1	0,4	114	0,4	0,5	0,6
6	45	50	85	44	54	84	41	50	88	0,0	0,1	0,1	237	0,0	0,1	0,1	69	0,0	0,0	0,0
7	38	53	85	45	54	83	36	57	84	0,0	0,3	0,6	88	0,1	0,5	0,3	67	0,1	0,0	0,6
9	42	52	87	44	54	90	40	50	86	0,0	0,2	0,8	62	0,2	0,4	0,5	62	0,0	0,3	0,8
10	39	53	82	43	54	83	35	51	84	0,0	0,1	0,4	87	0,3	0,5	0,5	69	0,0	0,0	0,5
11	35	50	85	43	58	80	41	56	89	0,0	0,1	0,7	67	0,0	0,4	0,4	67	0,0	0,2	0,6
12	42	53	86	44	47	86	36	49	87	0,0	0,0	0,3	171	0,5	0,5	0,4	162	0,5	0,5	0,7
13	40	53	81	48	56	83	33	53	86	0,0	0,0	0,6	155	0,3	0,3	0,4	79	0,0	0,0	0,5
17	37	46	79	41	54	81	38	57	82	0,0	0,0	0,3	63	0,0	0,2	0,3	62	0,0	0,1	0,2
18	42	48	83	43	55	83	44	53	85	0,0	0,0	0,4	117	0,2	0,4	0,4	94	0,0	0,0	0,3
19	39	52	86	42	60	83	43	55	85	0,0	0,2	0,5	135	0,1	0,4	0,5	112	0,0	0,3	0,5
20	34	45	84	38	54	76	40	56	80	0,0	0,0	0,4	99	0,0	0,0	0,3	112	0,0	0,0	0,5
21	42	52	82	42	53	74	38	51	80	0,0	0,0	0,2	102	0,0	0,2	0,4	81	0,0	0,1	0,2
22	45	48	80	46	56	81	42	49	83	0,0	0,2	0,4	71	0,2	0,3	0,4	62	0,0	0,1	0,4

Продолжение таблицы 21

23	45	49	82	40	47	76	36	49	79	0,0	0,0	0,5	88	0,1	0,2	0,5	84	0,1	0,0	0,5
24	44	51	81	42	51	80	39	50	84	0,0	0,0	0,1	147	0,4	0,2	0,2	72	0,2	0,0	0,2
25	42	52	84	43	51	76	42	55	80	0,0	0,0	0,1	145	0,0	0,2	0,1	70	0,2	0,3	0,3
26	43	53	80	44	58	88	46	53	85	0,0	0,0	0,1	231	0,0	0,0	0,0	160	0,0	0,0	0,0
28	37	44	84	40	51	70	40	48	78	0,0	0,0	0,4	108	0,0	0,1	0,5	72	0,0	0,1	0,4
29	39	47	82	41	45	75	36	49	78	0,0	0,1	0,4	128	0,0	0,1	0,6	71	0,0	0,1	0,4
30	42	52	85	48	60	84	45	60	87	0,0	0,1	0,5	62	0,0	0,4	0,4	68	0,0	0,3	0,5
31	37	50	85	44	61	87	43	59	85	0,0	0,0	0,3	71	0,1	0,5	0,4	141	0,0	0,3	0,3
32	37	47	86	48	56	86	45	57	84	0,0	0,0	0,9	73	0,0	0,4	0,7	101	0,0	0,5	0,8
33	44	53	83	45	55	77	40	54	79	0,0	0,0	0,4	140	0,3	0,5	0,5	137	0,2	0,2	0,5
34	40	52	84	44	53	80	37	50	80	0,0	0,0	0,0	223	0,0	0,1	0,0	89	0,0	0,0	0,0
35	43	51	86	46	54	83	43	50	85	0,0	0,0	0,4	120	0,0	0,3	0,6	79	0,0	0,2	0,5
39	42	50	79	49	74	86	46	64	83	0,0	0,1	0,7	118	0,3	0,3	0,6	86	0,1	0,1	0,6
40	42	53	82	49	58	84	42	57	81	0,0	0,0	0,2	144	0,0	0,0	0,0	88	0,0	0,0	0,1
44	39	51	84	43	53	86	39	52	89	0,0	0,0	0,6	101	0,0	0,2	0,5	73	0,0	0,0	0,5
НСР $_{05}$	4,2	3,8	3,9	2,7	2,6	2,5	3,9	3,3	2,2	-	0,01	0,02	7,6	0,02	0,03	0,03	7,3	0,02	0,04	0,03

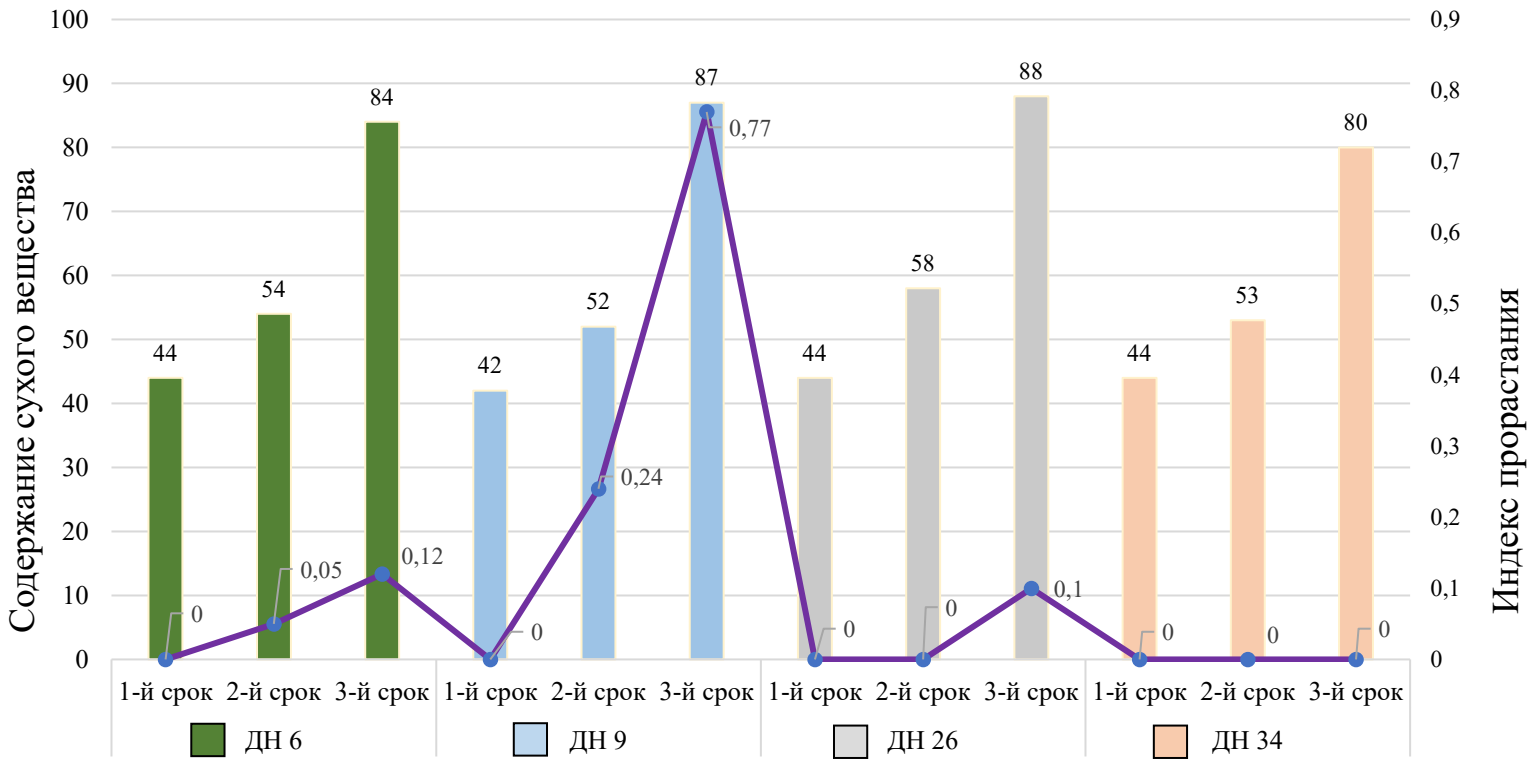


Рисунок 7 – Индекс прорастания и содержания сухого вещества у ДН-линий тритикале (пояснения в тексте)

У устойчивых линий (ИП 0–0,2) только при 70 % содержании сухого вещества наблюдали единичные проросшие зерновки. Устойчивые к ППЗ DH-линии являются источниками этого ценного признака в селекции тритикале. Наибольшее значение ИП (0,9) имела DH-линия № 32 (Жилин и др., 2022).

Показатель «число падения» часто используют для оценки сортов и линий тритикале к предуборочному прорастанию зерна (Рубец и др., 2010).

Этот показатель используется для оценки активности фермента альфа-амилазы и отражает состояние углеводно-амилазного комплекса: чем выше активность альфа-амилазы, тем быстрее будет гидролизоваться крахмал и тем ниже будет число падения. Активность этого фермента зависит от погодных условий года, о чем свидетельствует большая вариация по годам признака «число падения». Теоретически должна наблюдаться обратная корреляционная зависимость между «числом падения» и числом проросших зерен, т.е. чем больше проросших зерен, тем меньше «число падения». Значение показателя «число падения» в 2022 г. варьировало у разных линий в пределах 62–321 с, в 2023 г. – 62–205 с. Необходимо отметить низкое значение показателя у сорта Валентин 90 – 72 с и 81 с., ИП сорта составил 0,54 и 0,37 в 2022 и 2023 гг. соответственно. У сорта Георг в 2022 г. ЧП составило 177 с, в 2023 – 154 с., ИП при одинаковых значениях ЧП имел сходные значения – 0,61. Сорт Зубр можно характеризовать как неустойчивый и по ЧП, и по индексу прорастания.

Среди DH-линий в 2022 г. наибольшие значения отмечены у линий №№ 4, 6, 12, 26 и 34. У DH№ 4 ЧП составило 321 с, ИП – 0,13, т.е. линия была отмечена как устойчивая. В 2023 г. в целом значения числа падения были ниже, чем в 2022 г. Значения ЧП у DH№ 4 снизилось до 114 с, а ИП вырос до 0,4, т.е. линия характеризовалась как неустойчивая. Высокие значения ЧП в 2022 г. имела DH-линия № 6 – 237 с. В 2023 г. этот показатель снизился до 69 с, однако ИП был равен 0,13. Таким образом, указанная линия при разных значениях ЧП в 2022 и 2023 гг. оказалась устойчивой. Значения ЧП, выше 150 с, выявлены у сорта Георг и линий №№ 12, 26.

Таким образом, показатель «число падения» не всегда отражает отзывчивость линий на провоцирование прорастания зерна, нельзя проводить оценку одного признака по значениям другого. Для более надежной оценки устойчивости к ППЗ показатель «число падения» необходимо использовать в комплексе с другими методами (Акинина и др., 2025).

В литературе отмечается, что применение стандартных методов оценки качества зерна у тритикале и пшеницы, включая вязкость крахмального клейстера, активность альфа амилазы, содержание не крахмальных полисахаридов, сырой клетчатки показало большую изменчивость этих показателей у тритикале в отличие от пшеницы. При этом, значительные снижения в активности альфа амилазы привели лишь к незначительному изменению числа падения. В отличие от пшеницы у тритикале обнаружена тесная отрицательная корреляция числа падения с содержанием клетчатки, нерастворимых полисахаридов, в т.ч. нерастворимых пентозанов, содержащихся во внешних слоях зерновки. Содержание сырой клетчатки у тритикале отрицательно коррелирует с активностью альфа амилазы (Dennet и др., 2013). По мнению авторов, необходимы исследования по активности и других ферментов, кроме альфа амилазы, особенно ферментов, разлагающих не крахмальные полисахариды. У ржи активность ксиланазы проявляет более тесную корреляцию с числом падения, чем активность альфа-амилазы и может быть причиной низкой вязкости крахмального клейстера у тритикале.

Как отмечают Грабовец и Крохмаль (2018), «Следует отметить самобытность тритикале как новой культуры. Видимо, нет никакой надобности как-то «причесывать» ее под пшеницу. У этой культуры свои биохимические особенности и с этим следует считаться».

В результате изучения DH-линий тритикале на устойчивость к предуборочному прорастанию зерна выделены образцы для селекции тритикале в условиях Нижнего Поволжья. К устойчивым отнесены DH-линии с индексом прорастания от 0 до 0,2: №№ 6, 25, 26, 34 и 40, из них две лини № 26 и № 34 не проявили признаков прорастания за годы исследований. Для них характерен глубокий покой семян. Вероятно, эти линии способны формировать устойчивые к

воздействию альфа-амилазы гранулы крахмала в любых условиях вегетации, что и обуславливает их устойчивость к предуборочному прорастанию зерна.

Остальные линии характеризовались разной степенью устойчивости: в 2022 г значения индекса прорастания от 0,2 до 0,8, в 2023 г. от 0,2 до 0,7. В 2022 г. была выявлена существенная отрицательная корреляция между значениями ППЗ и индексом прорастания (-0.7*). В 2023 г. корреляционная зависимость между этими признаками не выявлена (0,06).

3.2.3 Оценка DH-линий тритикале на устойчивость к болезням

В сравнении с пшеницей тритикале имеет более высокую устойчивость к болезням и вредителям. В связи с выходом культуры в промышленное производство появилась необходимость определения восприимчивости сортов и линий к болезням и их последующего использования в селекционной работе. Устойчивость тритикале к распространенным болезням исключает предпосевное протравливание семян, а также применение химических средств защиты в процессе развития растений.

За годы проведения исследований в полевых условиях наблюдали единичные случаи поражения растений бурой ржавчиной и вирусами (таблица 22). Основная болезнь, в той или иной степени проявившаяся на всех DH-линиях тритикале – пятнистости (пиренофороз). В зависимости от степени развития болезни число зёрен в колосе снижается на 10 %, а масса 1000 зерен на 13 % (Касынкина и др., 2017).

В 2022 г. устойчивые DH-линии составили 28 % (степень поражения до 11 %), умеренно устойчивыми (от 11 до 20 %) были 50 % линий и умеренно восприимчивыми 22 %. К группе устойчивых относились линии №№ 3, 11, 13, 19, 22, 27, 29, 32, 39 и 44. Линия № 39 характеризовалась как иммунная (рисунок 8). Сорта-стандарты Зубр, Валентин 90 и Георг отнесены к группе умеренно устойчивых.

В 2023 г. к устойчивым относились 75 % DH- линий (№№ 3, 4, 6, 9, 11, 12, 13, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 26, 27, 28, 29, 30, 32, 34, 35, 39, 40, 44).

Таблица 22 – Оценка ДН-линий тритикале на устойчивость к болезням

ДН-линия/Сорт	Бурая листовая ржавчина			Стеблевая ржавчина			Мучнистая роса			Пиренофороз			Вирусы		
	2022 г.	2023 г.	2024 г.	2022 г.	2023 г.	2024 г.	2022 г.	2023 г.	2024 г.	2022 г.	2023 г.	2024 г.	2022 г.	2023 г.	2024 г.
Сорт Зубр ст.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10-15	5-10	5-10	0	0	0
Сорт Валентин 90 ст.	0	0	0	0	0	0	20-25	0	5-10	10-15	25-30	5-10	0	0	0
Сорт Георг ст.	ед.	0	0	0	0	0	15-20	10-15	0	10-15	5-10	5-10	0	0	0
ДН 1	0	ед.	0	0	0	0	15-20	0	0	10-15	10-15	ед.	0	0	0
ДН 2	0	ед.	0	0	0	0	10-15	0	0	10-15	10-15	10-15	0	0	0
ДН 3	ед.	0	0	0	0	0	25-30	0	5-10	5-10	0	0	ед.	0	0
ДН 4	ед.	0	ед.	0	0	0	20-25	ед.	5-10	15-20	5-10	10-15	0	0	0
ДН 6	0	0	0	0	0	0	20-25	5-10	5-10	20-25	5-10	10-15	0	0	0
ДН 7	0	0	0	0	0	0	15-20	0	0	10-15	5-10	ед.	0	0	0
ДН 9	0	0	0	0	0	0	25-30	0	5-10	10-15	0	ед.	0	0	0
ДН 10	0	0	0	0	0	0	10-15	0	0	20-25	15-20	10-15	0	0	0
ДН 11	0	0	0	0	0	0	15-20	0	ед.	5-10	0	0	0	0	0
ДН 12	0	0	0	0	0	0	5-10	0	0	10-15	0	ед.	0	0	0
ДН 13	0	0	0	0	0	0	20-25	0	5-10	ед.	5-10	0	0	0	0
ДН 17	0	0	0	0	0	0	15-20	ед.	0	10-15	30-35	5-10	0	0	0
ДН 18	0	0	0	0	0	0	10-15	0	0	25-30	5-10	10-15	0	0	0
ДН 19	ед.	0	ед.	0	0	0	15-20	0	0	5-10	5-10	0	0	0	0
ДН 20	0	0	0	0	0	0	15-20	0	0	25-30	5-10	10-15	0	0	0
ДН 21	0	0	0	0	0	0	15-20	0	0	15-20	5-10	5-10	0	0	0
ДН 22	0	0	0	0	0	0	15-20	0	0	5-10	5-10	0	0	0	0
ДН 23	0	ед.	0	0	0	0	15-20	5-10	0	10-15	5-10	0	0	0	0

Продолжение таблицы 22

ДН 24	0	0	0	0	0	0	20-25	5-10	10-15	15-20	10-15	ед.	0	0	0
ДН 25	0	0	0	0	0	0	20-25	5-10	5-10	15-20	20-25	5-10	ед.	0	0
ДН 26	0	0	0	0	0	0	20-25	0	5-10	10-15	5-10	0	0	0	0
ДН 27	0	0	0	0	0	0	5-10	0	ед.	5-10	ед.	0	0	0	0
ДН 28	0	0	0	0	0	0	15-20	0	0	10-15	ед.	0	0	0	0
ДН 29	0	0	0	0	0	0	5-10	0	ед.	5-10	0	0	0	0	0
ДН 30	0	0	0	0	0	0	20-25	0	0	15-20	0	5-10	0	0	0
ДН 31	0	0	0	0	0	0	25-30	0	5-10	20-25	0	5-10	0	0	0
ДН 32	ед.	0	0	0	0	0	15-20	0	0	5-10	0	0	0	0	0
ДН 33	0	ед.	0	0	0	0	15-20	0	5-10	25-30	0	10-15	0	0	ед.
ДН 34	0	ед.	0	0	0	0	15-20	5-10	0	10-15	10-15	ед.	0	0	0
ДН 35	0	0	ед.	0	0	0	15-20	0	ед.	20-25	5-10	5-10	0	0	0
ДН 39	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10-15	0	0	0	0
ДН 40	0	0	0	0	0	0	15-20	ед.	0	25-30	10-15	0	0	0	0
ДН 44	0	0	0	0	0	0	10-15	0	0	5-10	15-20	0	0	0	0

Умеренно устойчивыми были №№ 1, 2, 10, 24, 34, 39 и 40 (19,4%). Две линии №№ 17 и 25 отнесены к средневосприимчивым (степень поражения 21–40 %). Сорта Зубр и Георг были устойчивыми, сорт Валентин 90 умеренно восприимчив.

В 2024 г. выявлены 2 группы линий: 29 из них (80,5 %) устойчивые (№№ 1, 3, 7, 9, 11, 12, 13, 17, 19, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 39, 40 и 44) и 7 линий (19,4 %) – умеренно устойчивые (№№ 2, 4, 6, 10, 18, 20, 33). Сорта-стандарты характеризовались как устойчивые.

По устойчивости к мучнистой росе в 2022 г. 1 линия была иммунной (№ 39), 3 линии (8 %) отнесены к устойчивым (№№ 12, 27 и 29), 18 линий (50 %) (рисунок 9) характеризовались как умеренно устойчивые и 10 линий (28 %) как умеренно восприимчивые. Сорт Зубр был иммунным, сорт Георг умеренно устойчивым, а Валентин 90 умеренно восприимчивым.

2023 г. был неблагоприятным для развития мучнистой росы. Большинство линии (70 %) не проявили признаков поражения и характеризовались как иммунные (№№ 1, 2, 3, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 18, 19, 20, 21, 22, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 35, 39 и 44). Остальные линии были устойчивыми. Сорта-стандарты Зубр и Валентин 90 характеризовались как иммунные, сорт Георг как умеренно устойчивый.

В 2024 г. 18 линий (50 %) были иммунными, 10 линий характеризовались как устойчивые и одна линия (DH-24) как умеренно устойчивая. Комплексную устойчивость к мучнистой росе и пиреноспорозу проявили две DH-линии (№№ 27 и 29).

3.2.4 Качество зерна DH-линий тритикале

Приоритетным направлением пищевой индустрии РФ является формирование системы здорового питания для населения в связи с тем, что применяемые продукты не удовлетворяют физиологические потребности организма. В этой связи особый интерес представляет зерно тритикале с более полноценным составом белка. Оно богато витаминами и минеральными

веществами. Однако применение зерна тритикале на продукты питания человека в сравнении с другими культурами остается низким.

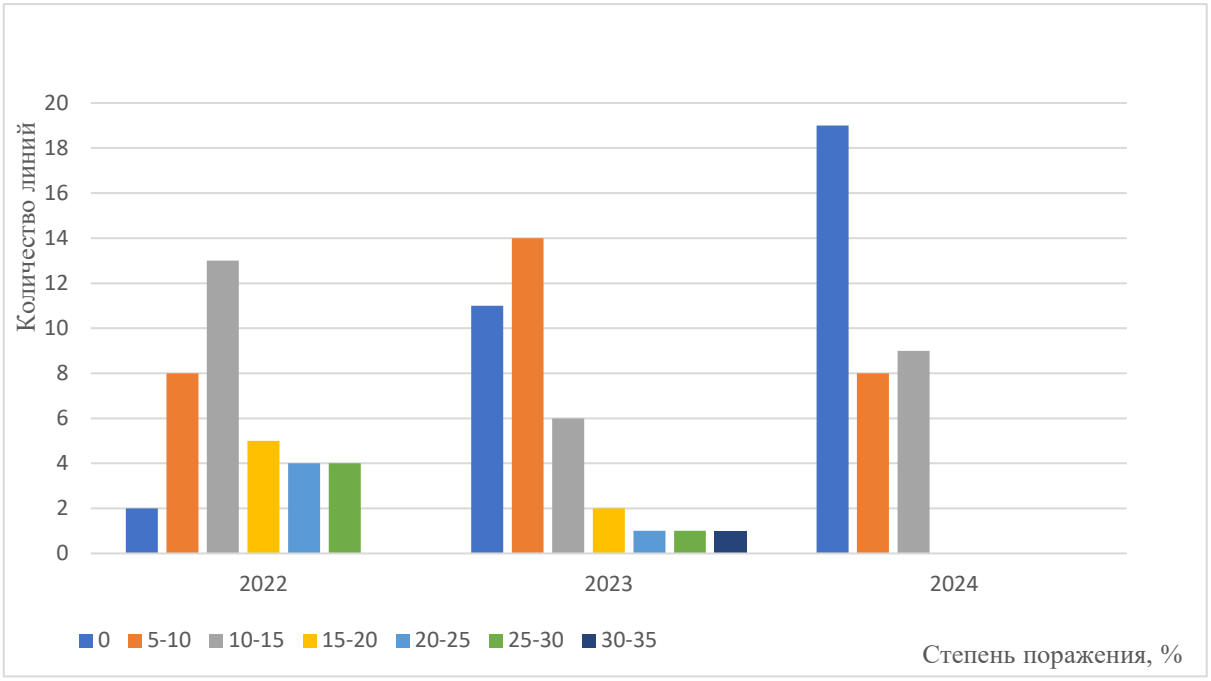


Рисунок 8 – Устойчивость DH-линий тритикале к пиренофорозу, %

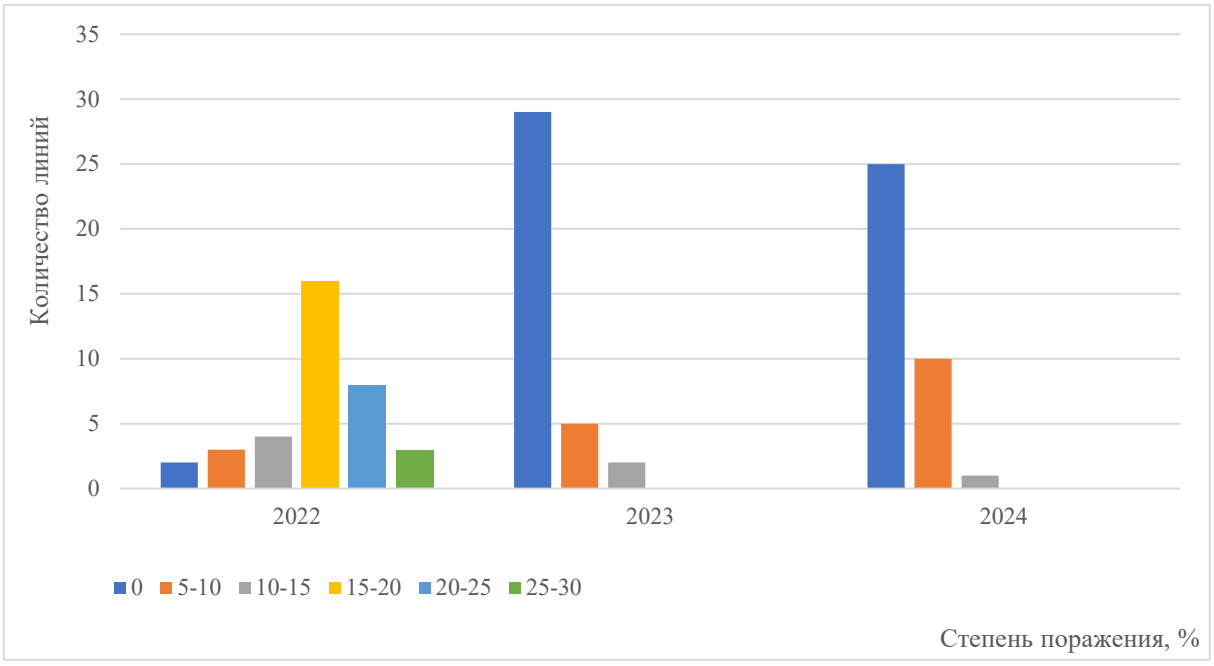


Рисунок 9 – Устойчивость DH-линий тритикале к мучнистой росе, %

В то же время необходимо отметить, что в европейских странах тритикале считается хлебной культурой и применяется в производстве хлебобулочных и мучных кондитерских изделий благодаря своей пищевой ценности (Медведев, 2023). Направленная селекция на улучшение хлебопекарных качеств может быть эффективной, при близких или равных мягкой пшенице технологических свойствах можно получать питательный и диетический хлеб высокого качества (Щипак, 2012). Использование муки тритикале в производстве хлебобулочных изделий перспективно для расширения сырьевой базы и увеличения ассортимента продукции с повышенной пищевой ценностью. Исходя из геномного состав тритикале (AABBRR) и пшеницы (AABBDD), у тритикале отсутствует 1/3 локусов запасных белков пшеницы, ответственных за хлебопекарные качества. В связи с этим общее количество клейковины низкое и хлебопекарные качества тритикале низкие. Если использовать тритикале для изготовления дрожжевого хлеба, то его генетическая конституция по локусам запасных белков должна соответствовать таковой у мягкой пшеницы (Lukaszevski, 2006). Такой подход теоретически возможен при использовании различных подходов: генетической трансформацией известных локусов запасных белков из D-генома мягкой пшеницы, сайленсинг вредных секалинов и цитогенетическая инженерия специфических сегментов хромосом, содержащих важные для качества локусы.

Однако по мнению А.И. Грабовца и А.В. Крохмаль (2019), при использовании генотипов с R/D замещениями имеется такие же возможности для улучшения хлебопекарных свойств тритикале, как и без них. Важно получать генотипы, стабильно накапливающие 14 % и более белка, не менее 20 % сырой клейковины, число падения – 150 с и выше, клейковина – не ниже 2-й группы.

В ходе исследований было установлено, что содержание белка у DH-линий в 2022 г. варьировало от 8,1 до 11,6 %, в 2023 г – от 8,2 до 13,2 %. Большинство линий характеризовались низким содержанием белка (ниже 10 %). В 2023 г. выявлено пониженное содержание белка в сравнении с 2022 г. Необходимо отметить, что сорт Валентин 90 в условиях Краснодара формировал более 13 % белка (Ковтуненко и др., 2017). В наших опытах этот показатель у сорта составил 8,8 и

7,5 % в 2022 и 2023 гг. соответственно. Такие различия свидетельствуют о влиянии внешних условий на белковость зерна. Повышенное содержание белка имели линии № 4, № 52 и № 54 (таблица 23).

Содержание клейковины было низким, или она не отмывалась. Оценка качества клейковины по объему осадка SDS-седиментации выявила ряд линий, превышающих стандарты по этому показателю. В 2022 г. у разных линий составил 19–32 мм, в 2023 г – 19–35 мм. Лучшими по этому показателю качества были те же линии, что и по содержанию белка – № 4, № 52 и № 54. Было установлено, что объем SDS-осадка может использоваться на ранних этапах селекции для оценки качества зерна тритикале с учетом наличия тесных связей между величиной осадка и такими важными показателями качества, как ИДК и пористостью хлеба, а также высокой производительности метода и возможности проведения анализа при малом количестве зерна (Кибкало и др., 2013).

Значения показателя объем хлеба в 2022 г. варьировали в пределах 525–700 $см^3$. Наиболее высокие показатели объема хлеба выявлены у DH-линий № 34, № 35 и № 44, а также у сорта Георг. В 2023 г. показатели объема хлеба снизились в сравнении с предыдущим годом и составили 450-600 $см^3$. Среди сортов наибольший объем хлеба, как и 2022 г., имел сорт Георг (560 $см^3$). Сорта Зубр и Валентин 90 –520 и 545 $см^3$. Наибольший объем хлеба отмечен у DH№3 – 600 $см^3$.

Таблица 23 – Параметры качества зерна у сортов и DH-линий тритикале

Сорт, линия	Содержание белка в зерне, %		Содержание клейковины в муке, %		Объем SDS-осадка, мм		Объем хлеба на 100 г муки, $см^3$	
	2022 г.	2023 г.	2022 г.	2023 г.	2022 г.	2023 г.	2022 г.	2023 г.
Зубр	10,2	8,5	0	следы	24	28	545	520
Валентин 90	8,8	7,5	0	1,0	32	25	695	545
Георг	9,4	8,2	0	0	28	24	700	560
DH-1	9,6	9,9	0	0	22	20	600	540
DH-2	9,7	9,2	0	0,2	26	28	625	580
DH-3	9,4	9,6	0	1,9	26	30	600	600
DH-4	9,7	13,0	0	1,2	26	30	590	570
DH-6	8,6	10,2	0	0	19	27	620	545
DH-7	8,1	8,9	0	0	21	23	600	500

Продолжение таблицы 23

DH-9	9,3	9,3	0	0	20	21	620	485
DH-10	10,4	10.5	0	1,1	27	26	640	560
DH-11	8.7	8,5	0	0	21	23	560	450
DH-12	9,4	9,4	0	0,5	26	28	665	510
DH-13	8,8	9,5	0	0,6	23	28	620	505
DH-17	11,6	10,3	0	0,4	27	27	575	520
DH-18	8,8	8,5	0	0	20	19	620	450
DH-19	11,6	10,7	0	0	24	27	625	510
DH-20	8,8	10,2	0	0	24	20	600	500
DH-21	8,2	9,5	0	1,4	20	29	630	490
DH-22	8,9	10,2	0	2,3	24	29	530	500
DH-23	9,7	9,6	0	2,4	23	30	590	480
DH-24	9,6	11,7	0	3,8	23	29	645	470
DH-25	8,2	9,9	0	3,7	23	26	570	465
DH-26	9,2	10,8	0	1,4	24	28	630	530
DH-27	10,8	9,8	0	3,0	26	35	570	500
DH-28	9,3	10,9	0	1,0	20	29	645	525
DH-29	8,8	11,5	0	5,5	23	28	525	560
DH-30	10,4	10,1	0	0	24	27	620	500
DH-31	9,6	8,4	0	0	23	20	585	510
DH-32	9,7	8,9	0	0	23	23	590	490
DH-33	10,7	9,5	0	0	29	23	640	500
DH-34	9,6	9,2	0	0	29	24	670	510
DH-35	11,3	9,7	0	0,6	29	24	700	520
DH-39	10,8	9,8	0	0,4	32	25	610	500
DH-40	8,7	9,1	0	1,2	24	22	650	485
DH-44	11,4	9,5	0	2,4	24	24	670	510
DH-52	-	13,2	-	3,0	-	33	-	520
DH-53	-	8,5	-	3,2	-	23	-	450
DH-54	-	12,6	-	4,8	-	33	-	495
DH-56	-	9,8	-	4,3	-	22	-	530
DH-57	-	11,7	-	5,0	-	27	-	500
$НСР_{05}$	0,7	0,7	-	0,2	2,5	3,0	25,7	14,1

Изучение показателей физических свойств теста на фариографе показало, что водопоглотительная способность муки в 2022 г. варьировала от 59,8 % до 67,2 %, в 2023 г. от 55,6 % до 65,4 % (таблица 24). Наибольшие значения среди стандартов были выявлены у сорта тритикале Георг (67,2 % в 2022 г). Среди DH-линий значения, превышающие 60 %, отмечены для 8 линий – №№ 11, 12, 13, 17, 18, 19, 20 и 35. Показатели фариографа, такие как время образования теста, время

устойчивости теста и разжижение свидетельствуют о его плохой пластичности. Низкие значения числа падения и содержания клейковины свидетельствуют о том, что мука DH-линий тритикале для приготовления хлебобулочных изделий может применяться только в смеси с пшеничной мукой. К такому же выводу приходят и другие исследователи (Грабовец и Крохмаль, 2018; Триандофилиди и Сокол, 2024). Хлебцы из сортов и ДН-линий тритикале представлены на рисунке 10.

Среди физических показателей теста выявлена средняя достоверная положительная корреляция между величиной осадка SDS-седиментации и устойчивостью теста (0.33*) и числом валориметра (0.34*), водопоглотительной способностью с разжижением теста (r=0.38*) и содержанием белка (0.34), устойчивостью теста с числом валориметра (0.66**) и разжижением теста (-0.46**), разжижением и числом валориметра (-0.84**) и содержанием белка (-0.36) (таблица 25) (Жилин и др., 2024а).

Изучение качества теста из муки большинства DH-линий тритикале на фариографе подтвердило, что оно аналогично тесту из «слабой» пшеничной муки, т.е. образуется быстро, неупругое, расплывающееся, время до начала разжижения теста менее 2.5 мин. По данным Щипак с соавт. (2024) из-за повышенного содержания пентозанов мука тритикале в первые минуты поглощает много воды, но устойчивость теста в пять раз меньше в сравнении с сильной пшеницей.

Таблица 24 – Физические свойства теста у DH-линий тритикале

Сорт, DH линия	ВПС, %		Образование теста, мин		Устойчивость, мин		Разжижение, ед. фарино-графа		Число валориметра	
	2022 г.	2023 г.	2022 г.	2023 г.	2022 г.	2023 г.	2022 г.	2023 г.	2022 г.	2023 г.
Зубр	61,0	57,6	1,0	2,0	0,0	0,5	140	130	40	39
Вал.90	61,2	57,4	1,0	1,0	0,5	1,0	190	90	26	42
Георг	67,2	60,4	1,5	0,5	0,5	1,5	120	90	34	43
1	61,3	58,0	1,0	1,0	1,0	0,5	160	155	28	31
2	61,7	59,6	1,0	1,0	0,0	0,0	140	165	30	27
3	59,8	62,6	1,0	1,5	2,0	1,5	100	125	43	42
4	62,5	63,0	1,0	2,0	0,0	0,5	150	195	30	32
6	61,7	61,0	0,5	1,5	1,0	0,0	150	190	30	27
7	60,4	57,0	1,0	1,0	1,0	0,0	100	140	40	30
9	60,1	60,8	1,0	1,0	0,0	0,5	180	165	24	29
10	60,4	60,8	1,0	1,5	0,0	0,0	170	160	26	30
11	62,3	62,0	1,5	1,0	0,0	0,0	220	205	24	20
12	62,2	58,8	1,5	1,0	1,5	0,5	120	140	40	33
13	62,5	60,4	1,0	2,0	0,0	0,0	140	185	30	30
17	63,2	62,8	1,5	1,0	1,0	0,5	200	180	28	27
18	65,2	61,6	1,5	1,5	0,0	0,5	220	155	24	33
19	63,8	63,2	1,5	1,5	0,0	0,0	230	190	24	27
20	62,5	62,2	1,5	1,5	0,0	0,5	140	160	34	32
21	59,6	59,2	2,0	1,0	0,5	0,0	120	160	36	33
22	60,5	60,6	1,0	1,5	0,5	0,5	110	200	36	29
23	61,4	61,8	1,5	1,0	0,0	0,5	130	175	30	29
24	60,7	63,0	1,5	1,0	1,0	0,0	150	195	34	24
25	60,9	65,4	1,5	1,5	1,0	0,5	160	245	33	29
26	60,9	61,0	1,0	1,0	1,5	0,0	160	130	32	33
27	62,6	60,0	1,5	1,5	1,5	0,0	170	165	36	30
28	60,4	61,8	1,0	1,0	0,0	0,0	190	210	22	21
29	60,4	58,0	1,5	1,0	0,0	0,0	180	175	26	27
30	60,7	60,0	1,5	1,0	0,0	1,0	190	160	24	32
31	60,0	55,6	1,5	1,0	0,0	0,0	160	140	26	30
32	62,4	60,2	1,5	1,5	0,0	0,0	220	160	20	30
33	63,3	57,6	1,5	1,0	1,0	0,0	190	125	29	33
34	61,3	57,0	1,0	1,0	1,0	0,0	130	150	34	29
35	62,3	60,0	1,5	1,5	1,0	0,5	170	155	28	33
39	61,7	60,4	2,0	1,5	0,0	1,0	150	140	32	37
40	60,7	58,4	1,5	1,0	0,5	0,0	120	115	34	34
44	61,7	60,2	1,5	1,0	0,5	0,5	170	170	28	29
52	-	63,0	-	1,5	-	0,5	-	180	-	31
53	-	61,6	-	1,5	-	0,0	-	85	-	42
54	-	63,0	-	1,5	-	0,5	-	155	-	33
$НСР_{05}$	0,8	0,9	0,4	0,4	0,2	0,4	11,1	6,7	2,2	1,5

Таблица 25 – Корреляционный матрикс различных параметров качества зерна DH-линий тритикале (ср. 2022–2023 гг.)

Показатель	ОХ	SDS	ВПС	ВОТ	УТ	РАЗЖ	ЧВ	СБ
ОХ	1.00							
SDS	0.28	1.00						
ВПС	-0.01	0.12	1.00					
ВОТ	-0.35*	0.17	0.31	1.00				
УТ	0.27	0.33*	0.11	-0.12	1.00			
РАЗЖ	-0.46**	-0.18	0.38*	0.30	-0.46**	1.00		
ЧВ	0.24	0.34*	-0.13	-0.05	0.66**	-0.84**	1.00	
СБ	0.04	0.31	0.34*	0.30	0.05	0.36*	-0.23	1.00

Примечание: ОХ – объем хлеба; SDS – объем осадка седиментации; ВПС – водопоглотительная способность; ВОТ – время образования теста; УТ – устойчивость теста; РАЗЖ – разжижение теста; ЧВ – число валориметра; СБ – содержание белка

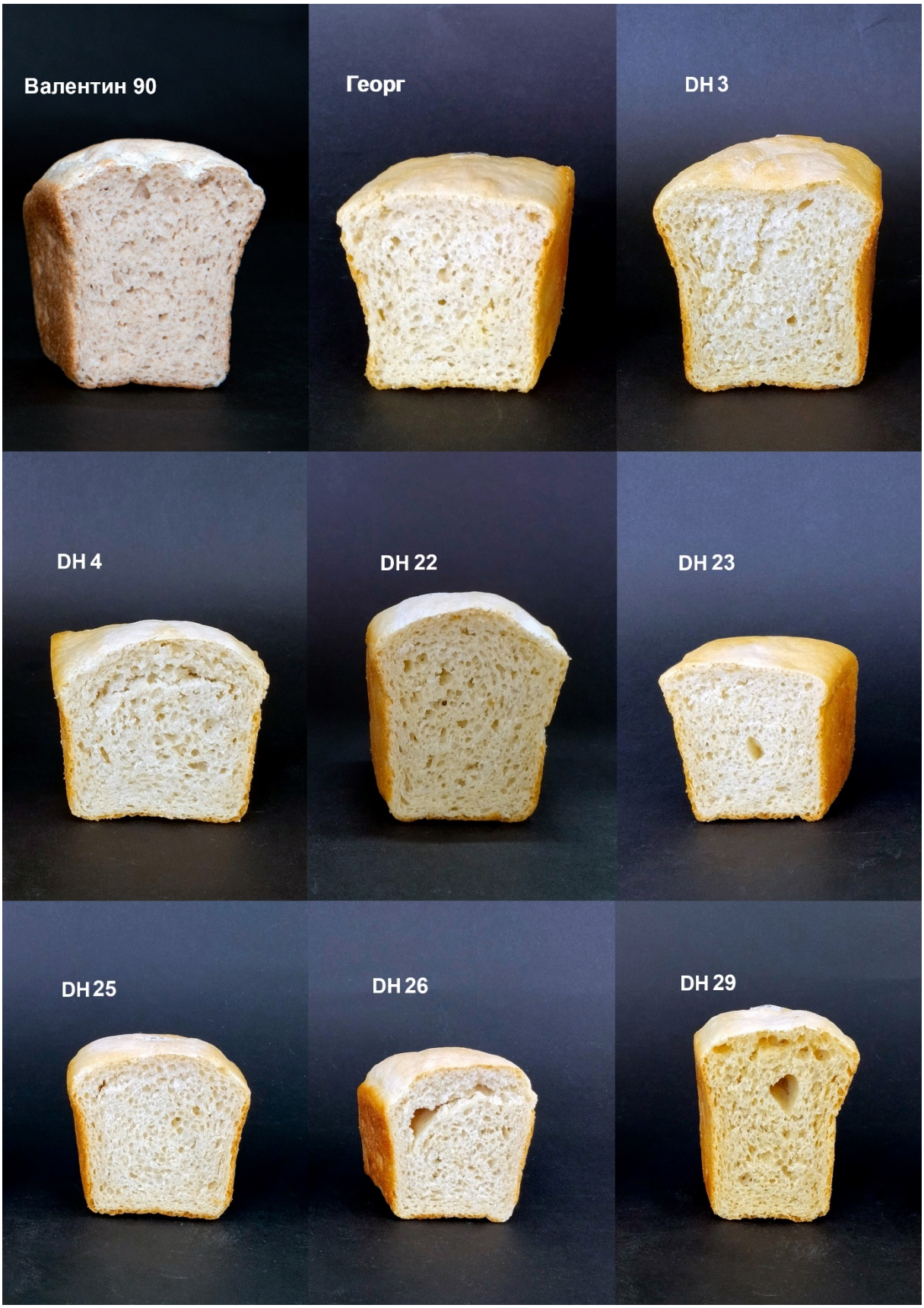


Рисунок 10 – Хлебцы из муки DH-линий тритикале

В результате изучения селекционной ценности DH-линий были выделены источники наиболее значимых селекционно-ценных признаков для селекции тритикале в условиях Нижнего Поволжья (таблица 26).

Таблица 26 – DH-линии тритикале с селекционно-ценными признаками

№ DH-линии	Урожай зерна	Скоро спелость	Сниженная высота растений	Масса 1000 зерен	Число зерен в колосе	Вес зерна с колоса	Продуктивный стеблестой	Устойчивость к ППЗ
1	+	-	-	+	-	-	-	-
2	+	+	-	+	-	-	+	-
3	+	-	-	-	-	-	+	-
4	-	+	-	-	-	-	-	-
6	-	-	-	-	-	-	-	+
7	+	-	-	-	-	-	+	-
9	-	+	-	+	+	+	+	-
10	-	+	-	+	-	-	-	-
12	+	+	-	+	-	+	+	-
13	-	-	-	+	-	-	-	-
17	-	-	-	+	-	+	-	-
18	+	-	+	-	-	+	-	-
19	-	+	-	-	-	-	-	-
20	-	-	-	+	+	-	-	-
22	-	-	-	-	-	-	+	-
23	-	-	-	-	-	-	+	-
24	-	-	-	-	+	+	-	+
25	-	+	-	+	-	-	-	+
26	+	+	+	-	+	+	-	+
27	+	-	-	-	+	+	-	-
28	-	+	-	+	-	+	-	-
29	-	-	+	-	-	-	+	-
30	+	-	-	-	-	-	+	-
31	-	+	+	+	-	-	-	-
32	-	+	-	+	-	+	-	-
33	+	+	-	-	-	-	+	-
34	-	-	+	-	+	-	-	+
39	-	-	-	+	-	+	-	-
40	-	-	+	-	-	-	+	+
44	-	-	-	+	-	-	+	-
52	-	-	-	+	-	-	-	-
53	+	-	+	-	-	-	+	-
56	-	-	-	+	-	-	-	-
59	-	-	-	+	-	+	+	-
64	-	-	-	+	-	-	-	
65	-	-	-	+	-	-	-	-
66	-	-	-	-	-	-	+	-

В качестве доноров в селекции на урожай зерна выделены линии №№ 1, 2, 3, 7, 12, 18, 26, 27, 30, 33, 53; скороспелость №№ 2, 4, 9, 10, 12, 19, 25, 26, 28, 31, 32, 33; сниженную высоту растений №№ 18, 26, 29, 31, 34, 40, 53; массу 1000 зерен №№ 1, 2, 9, 10, 12, 13, 17, 20, 25, 28, 31, 32, 39, 44, 52, 56, 59, 64, 65; число зерен в колосе №№ 9, 20, 24, 26, 27, 34; вес зерна с колоса №№ 9, 12, 17, 18, 24, 26, 27, 28, 32, 39, 59; продуктивный стеблестой №№ 2, 3, 7, 9, 12, 22, 23, 28, 29, 30, 33, 40, 44, 53, 59, 66; устойчивость к предуборочному прорастанию зерна №№ 6, 24, 25, 26, 34, 40.

DH-линии №№ 2, 26, 33 и 53 обладают комплексом селекционно-ценных признаков переведены в питомник основного конкурсного сортоиспытания для их дальнейшего изучения в качестве возможных кандидатов в сорта. DH № 2 сочетает высокий урожай зерна, скороспелость, высокую массу 1000 зерен и густоту продуктивного стеблестоя. DH № 26 характеризуется комплексом таких признаков, как урожайность зерна, низкорослость, скороспелость, крупность колоса и устойчивость к предуборочному прорастанию зерна. DH № 33 отличается высокой зерновой продуктивностью, скороспелостью, высокой массой 1000 зерен и густотой продуктивного стеблестоя. DH № 53 имеет высокую зерновую продуктивность, сниженную высоту растений, а также высокую массу зерна с колоса и густой продуктивный стеблестой (Акинина и др, 2022; Жилин и др., 2024б).

3.2.5 Краткая характеристика новых сортов озимого тритикале Тайча и КС1

Изучение признаков и свойств нового сорта озимой тритикале Тайча исполнялось с моим участием на заключительных этапах селекционного процесса, включая предварительное и конкурсное испытания.

Сорт озимой тритикале Тайча создан в ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Юго-Востока». Демонстрационный вид сорта представлен на рисунке 11.

Родительские формы были изучены в коллекционных питомниках различных лет исследований. Материнская линия – амфидиплоид от скрещивания образца озимой твердой пшеницы селекции Национального Центра Зерна имени П.П. Лукьяненко (г. Краснодар) Леукурум 1701h389 с рожью Саратовская 6 и последующим удвоением числа хромосом обработкой колхицином. В 2009 г. проведено скрещивание амфидиплоида с сортом озимой тритикале Корнет селекции Северо-Донецкой опытной станции.



Рисунок 11 – Растение, колосья и зерно озимого тритикале сорта Тайча

Индивидуальный отбор проведен в 2011 г. из F_4. Малое станционное сортоиспытание проходило в 2016–2021 гг., конкурсное сортоиспытание в 2022–2024 гг. Из этой же гибридной комбинации были получены DH-линии №№ 23, 25 и 27.

Колос неопушенный, остистый, ости черные, зерно красное (разновидность *nigriaristatum* Flaksb.). Длина колоса 12,0–13,5 см. Длина колосковой чешуи средняя, яйцевидной формы. Зубец колосковой чешуи очень короткий, прямой. Плечо среднее, прямое. Зерно среднее по объему, яйцевидной формы, красное, бороздка средняя. Сорт высокоурожайный, засухоустойчивый, устойчивый к полеганию.

Основные хозяйственные и биологические свойства сорта представлены в таблице 27. Урожай зерна в среднем за 2022–2024 гг. составил 45,0 ц/га при урожае стандарта 35,7 ц/га. Показатель натуры зерна у нового сорта ниже, чем у стандарта (700 и 722 г/л соответственно). По массе 1000 зерен новый сорт не отличается от стандарта (49,6 г). По значениям числа валориметра и объему SDS-осадка сорт Тайча превышает стандартный сорт.

Сорт отличается комплексной устойчивостью к ржавчинам, не поражается мучнистой росой, пыльной и твердой головней. Характеризуется средним содержанием белка в зерне (11,2–12,9 %). Назначение сорта – зернокормовое для скота и птицы. Предпочтительные зоны семеноводства – 7 и 8-й регионы. Сорт проходит государственное сортоиспытание с 2025 г.

Одним из важнейших факторов при возделывании сельскохозяйственных культур является экономическая целесообразность и окупаемость. Расчёт экономической эффективности выращивания озимой тритикале позволяет сельхозпроизводителям выбрать лучший сорт. Производственные издержки рассчитываются на основе технологической карты. Она включает весь список работ по возделыванию как нового, так и базового сорта, а также нормативы и сроки их выполнения, агротехнические требования, оптимальные составы агрегатов и обслуживающий персонал, расход ГСМ, нормы выработки и иные показатели.

Таблица 27 – Хозяйственные и биологические свойства сорта озимой тритикале Тайча

Показатели	Новый сорт Тайча			Среднее	Стандарт Зубр			Среднее
	2022	2023	2024		2022	2023	2024	
Урожай зерна, ц/га	48,6	46,4	40,0	45,0	33,3	43,0	31,0	35,7
Выход зерна, %	37,4	37,8	35,9	37,0	37,0	37,4	34,1	31,1
Натура зерна, г/л	700	710	692	700	710	720	738	722
Масса 1000 зерен, г	51,5	53,3	44,0	49,6	55,5	52,1	44,0	50,5
Содержание сырого протеина, %	12,9	11,2	12,9	12,2	12,4	11,6	11,7	11,9
Валориметрическая оценка, е.п.	34	44	40	39,3	26	22	37	28,3
Объем SDS-осадка	22	20	32	24,7	24	18	23	21,7
Число падения, сек	194	145	102	147	62	70	93	75,0
Пористость хлеба, балл	4,5	3,0	3.0	3,5	3,0	2,5	4,2	3,2
Объемный выход хлеба, $см^3$	660	550	570	593	695	520	640	618

Общие затраты на всю технологию рассчитываются суммированием издержек на выполнение отдельных технологических операций. Производственная себестоимость в денежном выражении отражает текущие затраты на производство продукции растениеводства, охватывает стоимость использованных средств производства (семена, минеральные удобрения, средства защиты растений, ГСМ и прочее), а также расходы на оплату труда.

Экономическая оценка является заключительным этапом комплексной оценки созданного и рекомендуемого к внедрению в производство нового сорта (таблица 28).

Анализ экономической эффективности показал, что выращивание сорта тритикале Тайча является рентабельным. Эффект от внедрения в производство нового сорта составляет 30940 рублей, достигается за счет увеличения валового сбора зерна с единицы площади. Уровень рентабельности составляет 139,4 %.

Таблица 28 – Экономическая эффективность выращивания нового сорта озимой тритикале Тайча (2022-2024 гг.)

Показатели	Сорт	
	Зубр	Тайча
Урожайность зерна, т/га	3,6	4,5
Прибавка к стандарту, т/га	–	0,9
Производственные затраты, руб./га	65240	65800
Себестоимость зерна, руб./т	18122	14622
Цена зерна, руб./т	35000	35000
Стоимость произведенной продукции, руб./га	126000	157500
Условно-чистый доход, руб./га	60760	91700
Экономический эффект сорта за счет урожайности	-	30940
Уровень рентабельности, %	93,1	139,4

Изучение признаков и свойств нового сорта озимой тритикале КС1 исполнялось с моим участием на заключительных этапах селекционного процесса, включая предварительное и конкурсное испытания.

Сорт озимого тритикале КС1 (селекционный номер 7/21) создан в ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Юго-Востока». Демонстрационный вид сорта представлен на рисунке 12.

Сорт КС1 получен от скрещивания Саргау/Полесский 7. Элитная линия выделена в 2008 г. Колос белый, остистый, зерно темно-красное. Длина колоса – 11 см., озерненность колоса – 47 шт. Масса 100 зерен – 47 г., у стандарта Зубр – 50,5 г. (таблица 29). По сравнению со стандартом линия КС1 имеет повышенную продуктивную кустистость – 428 и 292 ст./м^2 соответственно. Высота растений снижена по сравнению со стандартом на 13 см и составляет в среднем 124 см. Линия скороспелая. По данным конкурсного сортоиспытания урожай зерна в среднем за 3 года (2022–2024 гг.) составил 43 ц/га при урожае сорта-стандарта 35,7 ц/га. Линия обладает комплексной устойчивостью к мучнистой росе, а также стеблевой и бурой ржавчинам. В слабой степени поражается пятнистостями. Отличительная особенность сорта КС1 – высокая устойчивость к предуборочному прорастанию зерна. Число падения, как косвенный показатель устойчивости к предуборочному прорастанию зерна, составляет 141-150 с (у стандарта 62–93 с).



Рисунок 12. Растение, колос и зерно сорта озимого тритикале КС1

Индекс прорастания у линии КС1 – 0,01, у стандарта – 0,5. Назначение сорта – для селекционных целей.

Таблица 29 – Хозяйственные и биологические свойства сорта озимого тритикале КС1

Показатели	Новый сорт КС1			Среднее	Стандарт Зубр			Среднее
	2022	2023	2024		2022	2023	2024	
Урожай зерна, ц/га	47,0	48,0	34,0	43,0	33,3	43,0	31,0	35,7
Высота растений, см	123	125	125	124	133	140	140	137
Содержание белка, %	9,1	12,2	12,3	11,2	10,2	13,5	13,3	12,3
Натура зерна, г/л	705	710	715	704	710	720	738	722
Масса 1000 зерен, г	47	47	47	47	55,5	52,1	44,0	50,5
Валориметрическая оценка, е.п.	32	32	34	33	40	39	37	38
Объем SDS-осадка	23	18	23	21	24	18	23	22
Число падения, сек	141	143	150	145	62	70	93	75
Индекс прорастания зерна	0,01	0,02	0	0,01	0,4	0,4	0,3	0,4
Объемный выход хлеба, $см^3$	740	550	640	643	695	520	670	628

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании проведенных исследований был оптимизирован состав индукционной питательной среды С-17, который позволил повысить эффективность получения гаплоидных растений тритикале. Разработан косвенный метод оценки уровня плоидности регенерантов тритикале, полученных в культуре пыльников. Оценка селекционной ценности DH-линий позволила выделить наиболее перспективные образцы с хозяйственно ценными признаками.

1. Определяющим фактором в эффективности метода культуры пыльников тритикале является генотип. Доля влияния генотипа в общей изменчивости на индукционной стадии составляет 85,6 %, питательной среды 6,8 %, взаимодействия факторов 4,1 %. На этапе регенерации растений влияние генотипа снизилось до 67,4 % и возросло влияние взаимодействия факторов генотип х питательная среда.

2. Сравнение эффективности двух индукционных питательных сред С-17 и Р-2 выявило преимущество варианта картофельной среды на стадии индукции андрогенеза. Частота формирования эмбриогенных структур на среде С-17 без экстракта картофеля составила 19,1 %, на среде Р-2 – 27,1 %. Состав индукционной среды Р-2 не оказал влияния как на общую регенерацию растений, так и выход зеленых растений. Общая регенерация растений из эмбриоидов, сформированных на агаризованной индукционной питательной среде Р-2, снизилась с 11,6 до 10,7 %, а регенерация зеленых растений с 4,9 до 3,0 % в сравнении со средой С-17.

3. Включение зеатина в состав агаризованной питательной среды С-17 (0,4 мг/л) повысило эффективность индукционной фазы андрогенеза в 1,6 раз, общую регенерацию в 1,5 раза (404 растения против 269) и выход зеленых растений в 2,5 раза (213 против 87) относительно кинетина при равном количестве культивируемых пыльников (10420 и 10796 для кинетина и зеатина соответственно).

4. Положительный эффект зеатина при получении гаплоидных растений тритикале в культуре пыльников обусловлен эффективностью индукционной стадии, т.е. более высокой частотой формирования андрогенетических структур, а не их лучшей дифференцировкой в сравнении с кинетином.

5. Включение мальтозы (9 %) в состав индукционной питательной среды в сравнении с сахарозой привело к увеличению параметров, характеризующих индукционную стадию андрогенеза: выход эмбриогенных пыльников в среднем по пяти генотипам составил 8,7 % и 5,4 %, эмбриогенных структур 24,9 % и 10,7 % для мальтозы и сахарозы соответственно. Параметры, характеризующие общую регенерацию растений, статистически значимо не различались (19,5 и 19,6 %). Выход зеленых растений из эмбриоидов, сформированных на среде с мальтозой, составил 7,1 % для сахарозы и 4,9 % для мальтозы.

6. В общей сложности по трем опытам получено 2444 регенерантов, из которых 861 были зелеными и 1583 альбиносами. Соотношение альбиносных растений к зеленым в среднем составило 1:1,8 (варьирование 1:1,4 до 1:2,3). Частота спонтанного удвоения хромосом при культивировании изолированных пыльников тритикале составляет 17,5 %, искусственного удвоения – 63 %.

7. Для определения уровня плоидности регенерантов, полученных в культуре пыльников тритикале, адаптирован косвенный метод, основанный на характеристиках замыкающих клеток устьиц. Длина устьичных клеток у гаплоидных растений составляет 61,6±0,8 мкм, у диплоидных – 86,6±0,4 мкм. Плотность расположения устьичных клеток на 1 мм^2 равна 31,2±0,3 шт. для гаплоидных и 20,2±0,4 шт. для диплоидных растений. Подсчет числа хромосом в кончиках корней изученных растений подтвердил соответствие выявленных различий морфометрических характеристик замыкающих клеток устьиц с уровнем плоидности регенерантов. Метод позволяет надежно оценивать плоидность регенерантов в массовом количестве.

8. Наибольшая зерновая продуктивность DH-линий тритикале была выявлена в 2022 г. (варьирование 3,7-8,3 т/га), наименьшая в 2024 г. (варьирование 1,5-5,0 т/га). В благоприятных погодно-климатических условиях 2022 г.

наибольший урожай зерна имели DH-линии №№ 1, 2, 3, 7, 25, 26, 27, 28, 30, 33, из которых 4 линии (№№ 3, 25, 27 и 28) являются межродовыми гибридами с мягкой пшеницей. В условиях острой засухи 2024 года преимущества в урожае зерна в сравнении со стандартами выявлены у 4-х DH-линий (№№ 2, 7, 26, 27), которые проявили свои преимущества и в условиях благоприятного по климатическим условиям 2022 г. В то же время ряд линий (№№ 1, 3, 25, 28, 30) в неблагоприятных по температурному режиму и влагообеспеченности условиях 2024 г. (ГТК=0,3) снизили урожай зерна в сравнении с 2022 г. более, чем в 2 раза. В среднем за три года различия в урожае зерна были несущественными из-за больших различий показателей как между линиями, так и каждой линии (варьирование 2,0-5,7 т/га). Лучшими по показателям средних значений были DH-линии №№ 2, 7, 18, 26, 27, 30 и 33.

9. Путем провокации прорастания зерна тритикале в чашках Петри выделены DH-линии с разной степенью устойчивости к ППЗ. Устойчивые к ППЗ DH-линии №№ 6, 24, 25, 26, 34 и 40 (индекс устойчивости 0–0,2). Остальные линии имели ИП 0,2–0,77 в 2022 г и 0,2–0,68 в 2023 г. В условиях Нижнего Поволжья показатель «число падения» в полной мере не отражает устойчивость DH-линий тритикале к предуборочному прорастанию зерна. Рекомендуется использовать его в комплексе с другими методами оценки устойчивости.

10. Содержание белка у DH-линий варьировало от 8,1 до 13,2 %. Содержание клейковины было низким, или она вообще не отмывалась. При низком содержании клейковины и даже ее отсутствии, некоторые линии тритикале имели объем хлеба 700 $см^3$ и выше. Число падения выше 150 с имели сорт Георг и DH №№ 12, 26 и 53. Показатели фаринографа, такие как время образования теста, время устойчивости теста и разжижение свидетельствуют о том, они аналогичны тесту из «слабой» пшеничной муки, т.е. тесто образуется быстро, неупругое, расплывающееся, время до начала разжижения теста менее 2,5 мин.

11. Создана рабочая коллекция исходного материала (DH-линий) для решения приоритетных задач селекции озимой тритикале в условиях Нижнего Поволжья с наиболее значимыми селекционными признаками: зерновой

продуктивности от 4.4 до 5,7 т/га – 11 образцов (№№ 1, 2, 3, 7, 12, 18, 26, 27, 30, 33, 53), 7 источников сниженной высоты растений от 83 до 118 см с высокой зерновой продуктивностью (№№ 18, 26, 29, 31, 34, 40, 53), скороспелости – 12 образцов (2, 4, 9, 10, 12, 19, 25, 26, 28, 31, 32, 33), масса 1000 зерен – 19 (1, 2, 9, 10, 12, 13, 17, 20, 25, 28, 31, 32, 39, 44, 52, 56, 59, 64, 65), вес зерна с колоса от 3,4 до 3,9 г – 11 (№№ 9, 12, 17, 18, 24, 26, 27, 28, 32, 39, 59), озернённость главного колоса от 67 до 78 шт. – 6 (№№ 9, 20, 24, 26, 27, 34), густоты продуктивного стеблестоя от 488 до 690 шт. – 15 (№№ 2, 3, 7, 9, 12, 22, 23, 29, 30, 33, 40, 44, 53, 59, 66) и 6 источников устойчивости к предуборочному прорастанию зерна с ИП от 0 до 0,2 (№№ 6, 24, 25, 26, 34, 40).

12. Проведена паспортизация DH-линий в виде «белковых формул». Полученные данные важны для сохранения оригинальности линий, а также их возможной правовой защиты. Внутрилинейная стабильность DH-линий за годы исследований была подтверждена анализом морфологических признаков в само опылённых поколениях, а также компонентным составом запасных белков (глиадинов) и их однородностью. Для изучения сохранения стабильности линий в более поздних поколениях необходимы дальнейшие исследования.

13. Получен патент и авторское свидетельство на сорт тритикале озимой КС1. С участием диссертанта принята заявка на патент и допуск к использованию на сорт тритикале озимой Тайча.

РЕКОМЕНДАЦИИ ДЛЯ БИОТЕХНОЛОГИЧЕСКОЙ И СЕЛЕКЦИОННОЙ ПРАКТИКИ

1. Для интенсификации биотехнолого-селекционного процесса на основе технологии удвоенных гаплоидов в культуре пыльников тритикале *in vitro* применять оптимизированную индукционную агаризованную питательную среду С-17, содержащую в качестве регуляторов роста цитокинин зеатин в концентрации 0,4 мг/л и мальтозу в качестве источника углеводов 90 г/л.

2. Применять косвенный метод массовой оценки уровня плоидности регенерантов тритикале, полученных в культуре пыльников *in vitro*, по морфометрическим показателям устьичного аппарата листьев – длине замыкающих клеток устьиц и плотности их расположения.

3. Использовать в качестве исходного материала для селекции тритикале в условиях Нижнего Поволжья на зерновую продуктивность 11 DH-линий (№№ 1, 2, 3, 7, 12, 18, 26, 27, 30, 33, 53); сниженную высоту растений в сочетании с зерновой продуктивностью – 7 DH-линий (№№ 18, 26, 29, 31, 34, 40, 53); вес зерна с главного колоса – 11 DH-линий (№№ 9, 12, 17, 18, 24, 26, 27, 28, 32, 39, 59), масса 1000 зерен – 19 DH-линий (№№ 1, 2, 9, 10, 12, 13, 17, 20, 25, 28, 31, 32, 39, 44, 52, 56, 59, 64, 65), продуктивный стеблестой – 15 DH-линий (№№ 2, 3, 7, 9, 12, 22, 23, 29, 30, 33, 40, 44, 53, 59, 66), устойчивость к предуборочному прорастанию зерна – 6 DH-линий (№№ 6, 24, 25, 26, 34, 40).

ПЕРСПЕКТИВЫ ДАЛЬНЕЙШЕЙ РАЗРАБОТКИ ТЕМЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Возделывание новых культур, в т.ч. тритикале, является залогом повышения биоразнообразия и стабилизации производства зерна. Кроме того, в условиях нарастания аридизации и континентальности климата проявилась высокая конкурентная способность этого вида по сравнению с другими злаками. Для создания новых сортов тритикале, приспособленных к условиям Нижнего Поволжья, целесообразно развивать селекционные программы по оптимизации селекционного процесса. Интеграция DH-технологий в селекционный процесс сокращает сроки селекции и повышает ее эффективность. Разработка новых и улучшение существующих протоколов получения гаплоидных растений тритикале методом культуры пыльников *in vitro* зависит от анализа физиологии и генетики развития гаметофитных клеток и формирования популяции эмбриогенных микроспор. В связи с этим важное значение имеют протоколы, которые позволяют увеличить частоту регенерации растений и избежать генотипической зависимости и альбинизма. Применение эффективных DH-технологий в комплексе с MAS-селекцией (маркер-ориентированной селекцией) позволит сократить материальные и трудовые затраты на создание сортов и существенно сократить продолжительность селекционного процесса.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

АР – альбиносные растения;

2,4-Д – 2,4 дихлорфеноксиуксусная кислота;

DH (doubled haploid) линии – потомства диплоидизированных гаплоидов;

ЗР – зеленые растения;

ИУК – индолилуксусная кислота;

ИП – индекс прорастания;

КП – культивируемые пыльники;

НСР – наименьшая существенная разность;

ППЗ – предуборочное прорастание зерна;

ЧП – число падения;

ЭП – Эмбриогенные пыльники;

ЭС – Эмбриогенные структуры

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. А.с. 84752. Тритикале озимая КС 1 / В.Н. Акинина, Е.К. Барнашова, Т.И. Дьячук, **С.В. Жилин**, Э.В. Калашникова, В.П. Куликова, О.В. Хомякова. – №7853157; заявл. 29.10.2021; опубл. 30.06.2025.

2. Акинина В.Н. Метод культуры ткани in vitro для создания исходного материала для селекции тритикале в Поволжье /В.Н. Акинина, Т.И. Дьячук, **С.В. Жилин,** Э.В. Калашникова // Зерновое хозяйство России. – 2020. – №1(67). – С.64-68.

3. Акинина, В.Н. Характеристика сортов и перспективных линий тритикале в условиях Нижнего Поволжья / В.Н. Акинина, Т.И. Дьячук, О.В. Хомякова, **С.В. Жилин**, Е.К. Барнашова, Э.В. Калашникова, В.П. Куликова // Тритикале: материалы международной научно-практической конференции, Ростов-на-Дону, 2022 года. / Министерство науки и высшего образования Российской Федерации, Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный Ростовский Аграрный Научный Центр» (ФГБНУ ФРАНЦ), Северо-Донецкая сельскохозяйственная опытная станция. – Ростов-на-Дону: Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный Ростовский Аграрный Научный Центр» (ФГБНУ ФРАНЦ), 2022. – С.42-52.

4. Акинина, В.Н. Оценка эффективности метода культуры пыльников in vitro для получения гаплоидных растений тритикале (×Triticosecale Wittmack) /В.Н. Акинина, О.В. Хомякова, Т.И. Дьячук, **С.В. Жилин**, Е.К. Барнашова, Э.В. Калашникова, В.П. Куликова //Зерновое хозяйство России. 2023.Т.15. №2. С.50-56.

5. Акинина, В.Н., Комплексная оценка сортов и DH-линий озимого тритикале к предуборочному прорастанию зерна / В.Н. Акинина. Т.И. Дьячук, **С.В. Жилин**, О.В. Хомякова, О.А. Генералова, Э.В. Калашникова. // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного

университета (Научный журнал КубГАУ). [Электронный ресурс]. – Краснодар: КубГАУ, – 2025. – №07(211). – IDA [article ID]: 2112507043.

6. Батыгина, Т.Б. Пыльник как модель изучения морфогенетических потенций и путей морфогенеза / Т.Б. Батыгина // Эмбриология цветковых растений: Терминология и концепции. Т.1: Генеративные органы цветка. – СПб,1994. – С.120 – 121.

7. Бебякин, В.М. Информативность показателя ДСН-седиментации в связи с селекцией яровой твердой пшеницы // В.М. Бебякин, М. В. Бунтина, Н.С. Васильчук // Доклады ВАСХНИЛ. – 1987. – №3. – С.3-5.

8. Беспалова, Л.А. Использование гена сферококкоидности в создании зернового тритикале / Л.А. Беспалова, А.Н. Боровик, О.Ю. Пузырная, Г.И. Букреева // Тритикале и его роль в условиях нарастания аридности климата: материалы междунар. научно-практ. конф. и секции тритикале отделения растениеводства РАСХН. – Ростов-на-Дону: ООО «Издательство «Юг». – 2012. – С.21-26.

9. Боровик, А.Н. Сорт Гирей – новый шаг в селекции тритикале сферококкум / А.Н. Боровик, Л.А. Беспалова, Т.Ю. Мирошниченко //Тритикале и стабилизация производства зерна, кормов и продуктов их переработки»: материалы научно-практ конф. (7 июня 2018г.) – Ростов-на-Дону: ООО «Издательство «Юг», 2018. – С.22-26.

10. Бутенко, Р.Г. Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений: монография / Р.Г. Бутенко. – М.,: Наука, 1974. – 272с.

11. Бутенко, Р.Г. Биология клеток высших растений *in vitro* и биотехнологии на их основе/ Р.Г. Бутенко // Уч. пособие. М.,: ФБК-Пресс, 1999. – 160с.

12. Васильчук, Н.С. Селекция яровой твердой пшеницы. – Саратов: «Новая Газета», 2001. – 119с.

13. Воронов, С.И. О проблемах и результатах селекционного улучшения озимой тритикале в условиях Центрального Черноземья / С.И. Воронов, А.М. Медведев, А.В. Нарид, Е.Н. Лисеенко, Н.Г. Пома, Н.Р. Гайнуллин, С.С. Павлов, Е.В. Дьяченко, О.В. Тупатилова //Тритикале. Селекция, агротехника и технологии

переработки сырья: материалы заседания секции ОСХН РАН (9июня 2020г.) – Ростов-на-Дону: ООО «Издательство «Юг», – 2021. – С.88-97.

14. Ворончихина И.Н. Изучение устойчивости сортообразцов озимой тритикале к полеганию в условиях Центрального региона Нечерноземной зоны России / И.Н. Ворончихина, В.В. Ворончихин, В.В. Пыльнев, В.С. Рубец // Тритикале. Селекция, генетика, агротехника и технологии переработки сырья: материалы заседания секции тритикале ОСХН РАН онлайн (9июня 2020г.). – Ростов-на-Дону, – 2021. – С.97-102.

15. Высоцкая, И.Б. Эффективное использование метода искусственного андрогенеза в селекции тритикале / И.Б. Высоцкая, А.А. Кривенко, К.Г. Барыльник // Роль тритикале в стабилизации и увеличении производства зерна и кормов: материалы межд. науч.-практ. конф. – Ростов-на-Дону: ООО «Издательство «Юг». – 2010. – С.11–16.

16. Гончаров, Г.Н. Селекционно-генетическая оценка сортов и гибридов тритикале по устойчивости к прорастанию зерна на корню в условиях Нечерноземной зоны/ Г.Н. Гончаров: автореф. дис. канд. с.-х. наук.: 06.01.05. Немчиновка, – 1996. – 19с.

17. Гончаров, С.В. Сроки сортосмены тритикале /С.В. Гончаров//Тритикале. Генетика, селекция, агротехника, использование зерна и кормов: матер. междун. научно-практ конф. «Роль тритикале в стабилизации производства зерна, кормов и технологии их использования». – Ростов-на-Дону: ООО «Издательство «Юг». – 2014. – С.16-20.

18. Горбунов, В.Н. Селекционные достижения по тритикале в научных центрах России и ближайшего Зарубежья / В.Н. Горбунов, В.Е. Шевченко В.Е. // Достижения науки и техники АПК. – 2015. – Т.29. – №4. – С.24-27.

19. Горбунова, В.Ю. Индукция андрогенеза *in vitro* у яровой мягкой пшеницы: Баланс эндогенных и экзогенных фитогормонов / В.Ю. Горбунова, Н.Н., Круглова, С.Н. Абрамов // Известия РАН. Сер. Биол. – 2001. – № 1. – С. 31-36.

20. Горянина, Т.А. Озимая тритикале: схемы, методы и результаты селекции, элементы технологии возделывания /Т.А. Горянина, О.И. Горянин //

Тритикале и его роль в условиях нарастания аридности климата»: материалы международной научно-практ. конф. и секции тритикале отделения растениеводства РАСХН. – Ростов-на-Дону: ООО «Издательство «Юг». – 2012. – С.34-40.

21. Горянина, Т.А. Современное состояние озимого тритикале в России и селекционная работа по культуре в Самарском НИИСХ / Т.А. Горянина //Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2018. – т.20. – №2(4). – С.676-678.

22. Грабовец, А.И. ТРИТИКАЛЕ: монография / А.И. Грабовец, А.В. Крохмаль // – Ростов-на Дону: ООО Издательство «Юг». – 2018. – 440с.

23. Грабовец, А.И. Принципы управления наследственностью при селекции озимого тритикале на Дону / А.И. Грабовец, А.В. Крохмаль // Тритикале. Селекция, генетика, агротехника и технологии переработки сырья: материалы заседания секции тритикале ОСХН РАН онлайн (9июня 2020г.). – Ростов-на-Дону: ООО «Издательство «Юг». – 2021. – С.5-19.

24. Гриб, С.И. Приоритетные направления и результаты селекции тритикале в Беларуси / С.И. Гриб, В.Н. Буштевич // Тритикале. Селекция, генетика, агротехника и технологии переработки сырья: материалы заседания секции тритикале ОСХН РАН онлайн (9июня 2020г.). – Ростов-на-Дону: ООО «Издательство «Юг». – 2021. – С.19-33.

25. Груздев, И.В. Оценка полевой устойчивости и идентификация некоторых *Lr*-генов у образцов яровой тритикале /И.В. Груздев, П.Ю. Крупин, Л.С. Большакова, М.Г. Дивашук, А.А. Соловьев //Известия ТСХА. – 2020. – Вып.3. – С.17-41. – DOI:10/26897/0021-342X-2020-3-17-41.

26. Дьячук, Т.И. Цитологическое подтверждение спорофитного развития микроспор в культуре пыльников тритикале без холодового воздействия / Т.И. Дьячук, О.В. Хомякова, Т.О. Дугина // Сельскохозяйственная биология. – 2010. – Т.45. – №5. – С.61-65.

27. Дьячук, Т.И. Гаплоидия тритикале in vitro (обзор литературы) / Т.И. Дьячук, В.Н. Акинина, **С.В. Жилин,** О.В. Хомякова, Е.К. Барнашова,

Э.В.Калашникова, В.П. Окладникова // Зерновое хозяйство России. – 2022. – №1 (79). – С.39-45.

28. Дьячук, Т.И. Новый сорт озимой тритикале Зубр /Т.И. Дьячук, В.Н. Акинина, О.В. Хомякова, **С.В. Жилин**, Э.В. Калашникова, В.П. Куликова //Аграрный научный журнал. – 2022. – №6. – С.19-22.

29. Дьячук, Т.И. Селекционная оценка генофонда тритикале (Triticosecale Wittmack) в условиях Нижнего Поволжья/ Т.И. Дьячук, В.Н. Акинина, О.В. Хомякова, **С.В. Жилин**, Е.К. Барнашова, В.П. Куликова, Э.В. Калашникова //В сборнике: Инновационные технологии создания и возделывания сельскохозяйственных культур: Сборник статей 4-й Национальной научно-практической конференции, посвященной 150-летию со дня рождения Г.К. Мейстера. Саратов, 20 апреля 2023 года. / Министерство сельского хозяйства Российской Федерации, Федеральное Государственное Бюджетное Образовательное Учреждение Высшего Образования «Саратовский Государственный Университет Генетики, Биотехнологии и Инженерии имени Н.И. Вавилова, Агрономический факультет кафедра «Растениеводство, селекция и генетика». – Саратов: Федеральное Государственное Бюджетное Образовательное Учреждение Высшего Образования «Саратовский Государственный Университет Генетики, Биотехнологии и Инженерии имени Н.И. Вавилова, 2023а. – С.92-98.

30. Дьячук, Т.И. Хозяйственная и биологическая характеристика нового сорта озимой тритикале Георг / Т.И. Дьячук, В.Н. Акинина, О.В. Хомякова, **С.В. Жилин**, Э.В. Калашникова, В.П. Куликова //Аграрный научный журнал. – 2023б. – №12. – С.23-27.

31. Дьячук, Т.И., Влияние источника углеводов на параметры гаплопродукции в культуре пыльников тритикале (Triticosecale Wittmack) / Дьячук Т.И., Хомякова О.В., Акинина В.Н., **Жилин С.В**., Калашникова Э.В., Сайфетдинов Е.А. // В сборнике: Генофонд и селекция растений: материалы 7-й Международной конференции, посвященной 95-летию академика РАН П.Л. Гончарова. Новосибирск, 10-12 апреля 2024 года. / Федеральный исследовательский центр институт цитологии и генетики СО РАН, Сибирский научно-исследовательский

институт растениеводства и селекции, Сибирское отделение РАН, Межрегиональная общественная организация Вавиловское общество генетиков и селекционеров, Вавиловский журнал генетики и селекции, Новосибирский национальный исследовательский государственный университет, Новосибирский государственный аграрный университет. – Новосибирск: Федеральный исследовательский центр институт цитологии и генетики СО РАН, 2024а. – С.113-118.

32. Дьячук Т.И. Влияние кинетина и зеатина на показатели андрогенеза в культуре пыльников тритикале (×Triticosecale Wittm.) in vitro / Т.И. Дьячук, О.В. Хомякова, В.Н. Акинина, **С.В. Жилин,** Э.В. Калашникова, Е.А. Сайфетдинов // Сельскохозяйственная биология. – 2024б – Т.59. –№5. – С.983-994.

33. Дубровский, М.Л. Морфологическая характеристика диплоидных и автотетраплоидных форм растений смородины американской и смородины красной /М.Л. Дубровский //Вопросы современной науки и практики. – 2008. – Т.2. – С.186-190.

34. Ержебаева, Р.С. Эмбриогенез и регенерация растений в культуре пыльников гексаплоидной тритикале (×Triticosecale Wittmack) под влиянием цитокинина зеатина / Р.С. Ержебаева, М.А. Абдурахманов, Ш.О. Бастубаев, Д. Таджибаев // Сельскохозяйственная биология. – 2019. – Т. 54 (5). – С.934-945. DOI:10.15389/agrobiologi.2019.5.934rus.

35. Ермолаев, А.С. Создание линий желтоплодного кабачка и патиссона (*Cucurbita pepo* L.) с использованием биотехнологических и классических методов селекции / А.С. Ермолаев // Диссертация на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук. – М, 2023. – 169с.

36. **Жилин, С.В.** Индекс прорастания как метод определения устойчивости к предуборочному прорастанию зерна /**С.В. Жилин**, Т.И. Дьячук, В.Н. Акинина, О.В. Хомякова, Е.К. Барнашова, В.П. Куликова //Сборник: Вавиловские чтения – 2022: сборник статей международной научно-практической конференции, посвященной 135-й годовщине со дня рождения академика Н.И. Вавилова. Саратов, 2022. / Министерство сельского хозяйства Российской

Федерации, Федеральное Государственное Бюджетное Образовательное Учреждение Высшего Образования «Саратовский Государственный Университет Генетики, Биотехнологии и Инженерии имени Н.И. Вавилова. – Саратов: Федеральное Государственное Бюджетное Образовательное Учреждение Высшего Образования «Саратовский Государственный Университет Генетики, Биотехнологии и Инженерии имени Н.И. Вавилова, 2022а. – С.95-98.

37. **Жилин, С.В**. ДГ-линии – исходный материал для селекции тритикале в Нижнем Поволжье / **С.В. Жилин**, В.Н. Акинина, Т.И. Дьячук, О.В. Хомякова, Э.В. Калашникова, В.П. Куликова // В книге: Генофонд и селекция растений: сборник материалов 6-й Международной конференции, Новосибирск, 23-25 ноября 2022 года. / Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук» (ИЦиГ СО РАН), Сибирское отделение Российской академии наук (СО РАН), Сибирский научно-исследовательский институт растениеводства и селекции – филиал ИЦиГ СО РАН (СибНИИРС), Межрегиональная общественная организация Вавиловское общество генетиков и селекционеров (МОО ВОГиС), Новосибирское отделение ВОГиС (НООО ВОГиС), Вавиловский журнал генетики и селекции (ВЖГиС). – Новосибирск: Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук» (ИЦиГ СО РАН), 2022б. – С.66-68.

38. **Жилин, С.В**., Влияние состава индукционной питательной среды на эффективность гаплопродукции в культуре пыльников тритикале in vitro / **С.В. Жилин**, О.В. Хомякова, В.Н. Акинина, Т.И. Дьячук, Э.В. Калашникова, В.П. Куликова // В сборнике Биотехнология в растениеводстве, животноводстве и сельскохозяйственной микробиологии: материалы 23-й Всероссийской молодежной научной конференции. Москва, 14-15 ноября 2023 года / Министерство науки и высшего образования Российской Федерации, Федеральное государственное бюджетное научное учреждение "Всероссийский научно-

исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии" (ВНИИСБ). – Москва: Федеральное государственное бюджетное научное учреждение "Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии" (ВНИИСБ), 2023. – С.154-156.

39. **Жилин, С.В**. ДН-линии - исходный материал для селекции тритикале в Нижнем Поволжье / **С.В. Жилин**, Т.И. Дьячук, Э.В. Хомякова, В.Н. Акинина, Э.В. Калашникова, Е.А. Сайфетдинов, О.А. Генералова //В книге: Ильинские чтения 2024: сборник научных трудов Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, посвященные юбилею Ильиных Лидии Герасимовны и Василия Алексеевича в рамках празднования 300-летия Российской академии наук. Саратов, 4-5 июля 2024 года / Российская академия наук (РАН), Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный аграрный научный центр Юго-Востока». – Саратов: Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный аграрный научный центр Юго-Востока», 2024а. – С.37-40.

40. **Жилин, С.В.,** Характеристика DH-линий тритикале как исходного материала для селекции в условиях Нижнего Поволжья / **С.В. Жилин,** Т.И. Дьячук, О.В. Хомякова, В.Н. Акинина, Э.В. Калашникова // В сборнике ТРИТИКАЛЕ Селекция, агротехника и технология использования зерна и кормов: Материалы международной научно-практической конференции «Селекция, агротехника и технология использования зерна и кормов», Ростов на Дону, 10-11 июня 2024 года / Министерство науки и высшего образования Российской Федерации, Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный Ростовский Аграрный Научный Центр» (ФГБНУ ФРАНЦ), Северо-Донецкая сельскохозяйственная опытная станция. – Ростов-на-Дону: Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный Ростовский Аграрный Научный Центр» (ФГБНУ ФРАНЦ), 2024б. – С.73-82.

41. **Жилин, С.В.,** Длина устьичных клеток как индикатор уровня плоидности регенерантов в культуре пыльников тритикале (×Triticosecale Wittmack) / **С.В. Жилин,** Т.И. Дьячук, Е.А. Сайфетдинов, О.В. Хомякова, В.Н.

Акинина, Э.В. Калашникова, О.А. Генералова // В сборнике Вавиловские чтения-2024: Сборник статей Международной научно-практической конференции, посвященной 137-летию со дня рождения академика Н.И. Вавилова, Саратов, 25-29 ноября 2024 года / Министерство науки и высшего образования Российской Федерации, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Саратовский государственный университет генетики, биотехнологии и инженерии имени Н.И. Вавилова», Межрегиональная общественная организация Вавиловское общество генетиков и селекционеров, Комиссия по сохранению и разработке научного наследия академика Н.И. Вавилова РАН. – Саратов: Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Саратовский государственный университет генетики, биотехнологии и инженерии имени Н.И. Вавилова», 2024в. – С.45

42. **Жилин, С.В.**, Идентификация уровня плоидности растений-регенерантов, полученных в культуре пыльников тритикале (×Triticosecale Wittmack) / **С.В. Жилин**, Т.И Дьячук., О.В. Хомякова., В.Н. Акинина., Э.В. Калашникова, О.А. Генералова., В.П. Куликова // Масличные культуры. – 2025. – Вып. 3 (203). – С. 29-34.

43. Зонтиков, Д.Н. Сравнительный анализ некоторых морфометрических показателей устьичного аппарата и содержания хлорофилла у *Rubus chamaemorus* L, / Д.Н. Зонтиков, С.А. Зонтикова, К.В. Малахова // Труды Санкт-Петербургского научно-исследовательского института лесного хозяйства. – 2022. – №3. – С.59-68.

44. Идентификация сортов и регистрация генофонда культурных растений по белкам семян /под редакцией Конарева В.Г.). – Санкт-Петербург. – 2000. – С.181.

45. Игнатова, С.А. Клеточные технологии в растениеводстве, генетике и селекции возделываемых растений: задачи, возможности, разработки систем *in vitro*: монография / С.А. Игнатова. – Одесса: Астропринт, – 2011. – С.224.

46. Касынкина О.М. Оценка озимых сортов тритикале на устойчивость к болезням /О.М. Касынкина, Н.С. Орлова, И.Ю. Каневская // Аграрный научный журнал. – 2017. – №8. – С.7-10.

47. Кибкало, И.А., Дифференциация сортов и линий тритикале по объему осадка SDS-седиментации /И.А. Кибкало И.А., Т.И. Дьячук, В.Н.Акинина, А.В. Поминов, Ю.В. Итальянская,Н.Ф. Сафронова, Л.П. Медведева //Зерновое хозяйство России. – 2013. – №4. – С.12-15.

48. Клименко, В.П. Идентификация уровня плоидности растений в селекции винограда /В.П. Клименко, Е.А. Лущай, А.С. Абдурашитова // Виноградарство и виноделие. – 2021. – 23(4). – С.322-329. DOI:10.35547/IM.2021.23.4.003.

49. Ковтуненко, В.Я., Направления и результаты селекции тритикале в ФГБНУ "Краснодарский НИИСХ им. П.П. Лукьяненко"/ В.Я. Ковтуненко, Л.А. Беспалова, В.В. Панченко, А.П. Калмыш // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2017. – № 66. – С.115-120.

50. Ковтуненко, В.Я. Этапы селекции тритикале в НЦЗ им. П.П. Лукьяненко /В.Я. Ковтуненко, В.В. Панченко, А.П. Калмыш //Тритикале: материалы междун. научно-практ. конф. конференции «Селекция, агротехника и технология использования зерна и кормов». (7-8 июня 2022г.). – Ростов-на-Дону, – 2022. – С.29-41. DOI: 10.34924/FRARC.2022.44.62.011.

51. Комплексная оценка сортов и DH-линий озимого тритикале к предуборочному прорастанию зерна /В.Н. Акинина, Т.И. Дьячук, **С.В. Жилин**, О.В. Хомякова, О.А. Генералова, Э.В. Калашникова, В.П. Куликова // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного университета. – 2025. – №211. – С.535-549.

52. Конарев, В.Г. Белковые маркеры в анализе тритикале. Молекулярно-биологические аспекты прикладной ботаники, генетики и селекции /В.Г. Конарев, Т.И. Пенева // Теоретические основы селекции. Т.1. М.: Колос. – 1993. – С.175-192.

53. Конарев, А.В. Использование молекулярных маркеров в решении проблем генетических ресурсов и селекции /А.В. Конарев // Аграрная Россия. – 2006. – №6. – С.4-22.

54. Копусь, М.М. Генетика, геномика, синтетическая селекция и качество зерна пшеницы и тритикале / М.М. Копусь, Е.М. Копусь // Роль тритикале в стабилизации и увеличении производства зерна и кормов: материалы межд. науч.-практ конф. – Ростов-на-Дону. – 2010. – С.24–29.

55. Круглова, Н.Н. Эмбриологические основы андроклинии пшеницы: атлас /Н.Н. Круглова, Т.Б. Батыгина, В.Ю. Горбунова, И.И. Шамров. – М.: Наука, – 2005. – С.99.

56. Круглова, Н.Н. Стрессовая индукция андроклинии / Н.Н. Круглова, П.А. Куско // Успехи современной биологии. – 2006. – № 126(3). – С.262-272.

57. Крупин П.Ю. Анализ коллекции яровой тритикале по генам устойчивости к листовой ржавчине с помощью ПЦР-маркеров /П.Ю. Крупин, И.В. Груздев, М.Г. Дивашук, М.С. Баженов, А.А. Кочеткова, А.Г. Черноок, М.В. Дудников, Г.И. Карлов А.А. Соловьев //Генетика. – 2019. – Т.55. – №8. – С.893-903.

58. Крупнов, В.А. Сравнительная оценка биотехнологических методов в селекции злаков / В.А. Крупнов // Вестник с.-х. науки. – 1989. – №3. – С.23–29.

59. Крупнов, В.А. Генетический контроль покоя и устойчивости к предуборочному прорастанию семян у пшеницы: обзор /В.А. Крупнов // Сельскохозяйственная биология. – 2010. – №3. – С.3-16.

60. Куркиев, К.У. Новый исходный материал для селекции короткостебельных гексаплоидных тритикале / К.У. Куркиев, У.К. Куркиев // Роль тритикале в стабилизации и увеличении производства зерна и кормов: материалы международной научно-практ. конф. – Ростов на Дону, – 2010. – С.118-121.

61. Малецкий, С.И. Гармонические пропорции числа хлоропластов в популяциях замыкающих клеток устьиц сахарной свеклы / С.И. Малецкий, С.С. Юданова, Е.И. Малецкая Е.И. // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2013. – Т.17. – №1. – С.72-79.

62. Медведев, А.М. Особенности формирования признаков продуктивности и качества зерна озимых тритикале республики Беларусь / А.М. Медведев //Зернобобовые и крупяные культуры. – 2023. – №2 (46). – С.125-133. DOI: 10.24412/2309-348X-2023-2-125-133.

63. Мейстер, Г.К. Ржано-пшеничные гибриды /Г.К. Мейстер, Н.Г. Мейстер. – М.: Новая деревня, – 1924. – С.220.

64. Мейстер, Г.К. Важнейшие результаты по изучению ржано-пшеничных гибридов /Г.К. Мейстер // Журнал опытной агрономии Юго-Востока. – Саратов. – 1926. – Т.3. – Вып.1. – С.121-130.

65. Мелешкина, Е.П., Качество и стандартизация зерна тритикале и продуктов его переработки /Е.П. Мелешкина, О.И. Бундина // Тритикале. Селекция, агротехника, технология использования зерна и кормов: матер. межд. научно-практ. конф. – Ростов-на-Дону, – 2022. – С.261-269.

66. Мережко, А.Ф. Генетические ресурсы тритикале – важный фактор диверсификации зерно-кормопроизводства / А.Ф. Мережко //Зерно и хлеб России: 2-й международный конгресс. – СПб, – 2006. – С.144-146.

67. Мережко, А.Ф. Тритикале – перспективная культура для Северо-Запада/ А.Ф. Мережко //Сельскохозяйственные вести. – 2007. – №2. – С.25.

68. Монахос, С.Г. Связь плоидности растений с числом хлоропластов в замыкающих клетках устьиц у диплоидных и амфиплоидных видов *Brassica. /* С.Г. Монахос, М.Л. Нгуен, А.В. Безбожная, Г.Ф. Монахос // Сельскохозяйственная биология. – 2014. – №5. – С.44-54.

69. Муравлев, А.А. Методические рекомендации по получению андроклинных растений ярового рапса /А.Муравлев, О.Г. Кривошеева. – М.: Россельхозакадемия, – 1999. – 23с.

70. Орлова, Н.С., Селекция тритикале в Нижнем Поволжье: история создания, биологические особенности, использование: монография / Н.С. Орлова, И.Ю. Каневская, О.М. Касынкина // ФГБОУ ВПО «Саратовский ГАУ». – Саратов, – 2011. – 180с.

71. Оценка эффективности метода культуры пыльников in vitro для получения гаплоидных растений тритикале (Triticosecale Wittmack) / В.Н. Акинина, О.В. Хомякова, Т.И. Дьячук, **С.В. Жилин**, Е.К. Барнашова, Э.В. Калашникова, В.П. Куликова // Зерновое хозяйство России. – 2023. – Т.15. – №2. – С.50-56.

72. Павлов А.Н. Накопление белка в зерне пшеницы и кукурузы /А.Н. Павлов. – М.: «Наука», – 1967. – 299с.

73. Патент № 7898 Российская Федерация. на селекционное достижение сорт озимой тритикале Святозар / Т.И. Дьячук, Ю.В. Итальянская, Л.П. Медведева, Н.Ф. Сафронова, С.В. Столярова, О.В. Хомякова; Заявитель ФГБНУ «Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Юго-Востока». – № 9052870; заявл. 02.12.2009; опубл. 17.06.2015.

74. Патент № 13994 Российская Федерация. на селекционное достижение сорт озимой тритикале КС 1/ В.Н. Акинина, Е.К. Барнашова, Т.И. Дьячук, С.В. Жилин, Э.В. Калашникова, В.П. Куликова, О.В. Хомякова; Заявитель ФГБНУ ФАНЦ «Юго-Востока». – № 7853157; заявл. 29.10.2021; опубл. 30.06.2025.

75. Паушева, З.П. Практикум по цитологии растений / З.П. Паушева. – М.:Колос, – 1980. – 304с.

76. Пенева, Т.И. Регистрация по спектрам глиадина пяти районированных сортов озимой тритикале и анализ их подлинности и чистоты в процессе семеноводства / Т.И. Пенева, Е.Ю. Кудрявцева,

77. Ф.И. Клименков // Тритикале. Роль тритикале в стабилизации производства зерна, кормов и технологии их использования: материалы междунар. научно-практ. конференции (7-8) июня 2016 года. Часть 1. Генетика, селекция и семеноводство. – Ростов-на-Дону. – 2016. – С.145-155.

78. Пенева, Т.И. Анализ по спектрам глиадина генетической структуры глиадина устойчивых к бурой ржавчине образцов тритикале из коллекции ВИР / Т.И. Пенева, Н.М. Мартыненко, Е.Ю. Кудрявцева // Биотехнология и селекция растений. – 2019. – Т.2(2). – С.6-13. – DOI:10.30901/2658-6266-2019-2-6-13.

79. Пенева, Т.И. Паспортизация сортов тритикале как инструмент сохранения оригинального генофонда в процессе семеноводства / Т.И. Пенева, Ф.И. Клименков, И.Н. Клименкова // Аграрная Россия. – 2020. – №9. – С.17-21.

80. Пономарев С.Н. Задачи селекции озимой тритикале в лесостепной зоне Среднего Поволжья /С.Н. Пономарев, М.Л. Пономарева // Тритикале. Генетика, селекция, агротехника, использование зерна и кормов: матер. междунар. науч.-практ. конф. – Ростов-на-Дону, – 2010. – С.138-143.

81. Пономарев, С. Н. Генетический потенциал и селекционная значимость тритикале в Республике Татарстан /С.Н. Пономарев, М.Л. Пономарева // Тритикале. Генетика, селекция и семеноводство: матер. междунар. науч.-практ. конф. – Ростов-на-Дону, – 2016. – С.163-173.

82. Рубец, В.С. Сравнительное изучение различных методов оценки устойчивости к прорастанию на корню озимой тритикале / В.С. Рубец, В.В. Пыльнев, Т.Т.Л. Нгуен //Роль тритикале в стабилизации и увеличении производства зерна и кормов: матер. междунар. науч.-практ. конф. и секции тритикале отд-я растениеводства РАСХН. – Ростов-на-Дону, – 2010. – С.146-150.

83. Рубец, В.С. Биологические особенности тритикале как основа совершенствования селекционного процесса: дис. доктора биологических наук: 06.01.05 /В.С. Рубец. – М., – 2016. – 482с.

84. Селекция тритикале для хлебопекарных целей /А.И. Грабовец, А.В. Крохмаль, Г.Ф. Дремучева, О.Е. Карчевская // Доклады РАСХН – 2013. – №2. – С.3-8.

85. Соколенко, Н.И. Качество зерна тритикале сортообразцов мировой коллекции и селекции Ставропольского НИИСХ / Н.И. Соколенко, Н.М. Комаров, Н.А. Галушко // Тритикале: матер. междунар. науч.-практ. конф. «Роль тритикале в стабилизации производства зерна и кормов». – Ростов-на-Дону, – 2016. – С.205-212.

86. Сорока, А.И. Определение происхождения растений-регенерантов в культуре пыльников льна / А.И. Сорока, В.А. Лях // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2013. – Т.17. – №2. – С.343-348.

87. Сорта пшеницы и тритикале: каталог /Л.А. Беспалова, А.А. Романенко, И.Н. Кудряшов и др; редколлегия: А.А. Романенко и др; ФГБНУ «НЦЗ им. П.П. Лукьяненко». – Краснодар: Эдви, – 2022. – 184с.

88. Сравнение эффекта хромосом ржи 1R и 5R на особенности андрогенеза при культивировании пыльников пшенично-ржаных замещенных линий в зависимости от происхождения / О.Б. Добровольская, Л.А. Першина, Л.А. Кравцова, А.И. Щапова // Генетика. – 2003. – № 39(4). – С.570-574.

89. Статистический и биометрико-генетический анализ в растениеводстве, генетике и селекции. Пакет программ «AGROS 2.09». Составитель: Мартынов С.П. – Тверь. – 2009.

90. Щипак, Г.В. Результаты селекции тритикале на улучшение хлебопекарных свойств / Г.В Щипак., С.И Святченко., У.А Ничипорук., В.Г Щипак., В.В Щипак., Х Вось., Д. Хегарти // Тритикале. Селекция, генетика, агротехника и технологии переработки сырья: материалы заседания секции тритикале ОСХН РАН онлайн (9 июня 2020г.). – Ростов-на-Дону. – 2021. – С.43-66.

91. Щипак, В.В. Особенности сортов тритикале с высокими хлебопекарными качествами /В.В. Щипак, Х.Вось, Г.В. Щипак, Д.Кашуба, Д. Хагерти // Тритикале. Селекция, генетика, агротехника и технологии использования зерна и кормов: материалы заседания международной научно-практической конференции (10-11 июня 2024г.). – Ростов-на-Дону. – 2024. – С.184-205.

92. Abdollahi, M.R. Production and conversion of haploid embryos in chickpea (*Cicer arietinum* L.) anther cultures using high 2,4-D and silver nitrate containing media /M.R. Abdollahi, S. Rashidi // Plant Tissue Organ Culture. – 2018. – Vol. 133 (1). – P.39-49.

93. Alheit, K.V. Genome-wide evaluation of genetic diversity and linkage disequilibrium in winter and spring triticale (×*Triticosecale* Wittm.) / K.V. Alheit, H.P. Maurer, J.C. Reif, M.R.Tucker, V. Hahn, E.A. Weissmann and T. Wurschum // BMC Genom. – 2012. – Vol. 13. – P.235.

94. Arseniuk, E. Triticale Abiotic Stresses – An Overwiew / E. Arseniuk // Triticale. Springer International Publishing Switzerland (Eudes (ed.). – 2015. – P.69-80. DOI: 10.1007/978-3-319-22551-7_4.

95. Asif, M. Progress and Opportunities of Doubled Haploid Production / M. Asif // Springer Briefs in Plant Science 6: Springer Int. Publishing Switzerland. – 2015. – P.55-70. DOI: 10.1007/978-3-319-00732-8_5.

96. Asif M. Organelle antioxidants improve microspore embryogenesis in wheat and triticale / M. Asif, F. Eudes, E.A. Goyal, H. Randhava, D. Spaner // In vitro Cell Dev. Biol. –2013. – Vol. 49. – P. 480-497. – DOI: 10.1007/s11627-013-9514-z.

97. Bernard, S. *In vitro* androgenesis in hexaploid triticale – determination of physical conditios increasing embryoid and green plant production / S. Bernard //Z. Pflanzenzucht. – 1980. – V.85. – P.308–321.

98. Bhojwani, S.S. Zygotic embryo culture / S.S. Bhojwani, P.K. Dantu // Plant Tissue Culture: An Introductory Text. Springer. India. – 2013. – P.327–340. DOI: 10.1007/978-81-322-1026-9_11.

99. Biddulph, T.B. Seasonal conditions influence dormancy and preharvest sprouting tolerance of wheat *(Triticum aestivum L.)* in the field / T.B. Biddulph, J.A. Plummer, T.L. Setter, D.J. Mares // Field. Crop Res. –2008. –Vol.107. – P.116-128.

100. Blum, A. The abiotic stress response and adaptation of triticale – a review / A. Blum // Cereal Res. Com. – 2014. – Vol. 42. – P.359-375. DOI: 10.1556/CRC.42.2014.3.1.

101. Brauner, P.C. Testcross performance of doubled haploid lines from European flint maize landraces is promising for broadening the genetic base of elite germplasm / P.C. Brauner, W. Schippack, H.F. Utz, E. Bauer, M. Mayer, C-C. Schon, A.E. Melchinger //Theor. Appl. Genet. – 2019. – Vol. 132. – P.1897-1908.

102. Carreda, S. Plastid differentiation during androgenesis in albino and non-albino producing cultivars of barley (*Hordeum vulgare L*) / S. Carreda, C. Doncoeur., P. Devaux, R.S. Sangwan, C. Clement //Sex. Plant. Reprod. – 2000. – Vol.13. – P.95-104.

103. Charmet, G. Diallel analysis of androgenetic plant production in hexaploid triticale (x Triticosecale, Wittmack) / G. Charmet, S. Bernard // Theor. Appl. Genet. – 1984. – V.69. – P.55– 61.

104. Charmet, G. Origin of Aneuploid Plants Obtained by Anther Culture in Triticale / G. Charmet, S. Bernard, M. Bernard M. // Canad. J. of Genetics and Cytology. – 1986. – Vol. 28. – P.444-452.

105. Chaudhary, H.K. Distant Hybridisation and Doubled Haploid Breeding / H.K. Chaudhary, V. Raila, S.A. Rather and T. Tayeng // Alien Gene Transfer in Crop Plants (Pratap A. and Kumar J. (eds.) Vol.1. – Springer Science+Business Media – New York. – 2014. – P.143-164. DOI: 10.1007/978-1-4614-8585-8_6.

106. Chaudhary, H.K. Chromosome engineering for high precision crop improvement / H.K. Chaudhary, V. Kaila, S.A. Ratner et al. // Gene Pool Diversity and Crop Improvement (Rajpal V.R. et al. (eds.). – 2016. – P.291–323. DOI:10.1007/978-3-319-27096-8_10.

107. Choe, E. Improving *in vivo* maize doubled haploid production efficiency through early detection of false positives / E. Choe, C.H. Carbonero, K. Mulvaney, A.L. Rayburn, R.H. Mumm // Plant Breeding. – 2012. – Vol.131 (3). – P.399-401.

108. Chu, C.C. The N6 medium and its application to anther culture of cereal crops / C.C. Chu // Proceedings of symposium of plant tissue culture. – Beying, China: Science Press. – P.43-50.

109. Clement, C., Sangwan R.S., Sangwan B.S. Microspore embryo induction and development in higher plants: cytological and ultrastructural aspects // Nagata T., Lorz H., Idholm J.M.W. (eds) Biotechnology in agricultural and Forestry. Springer, Berlin, Heidelberg, – Tokio. – 2005. – Vol.56. – P.53-72.

110. Chuang, C.C. A set of potato media for wheat anther culture / C.C. Chuang, T.W. Ouyang, H. Chia H., S.M. Chou and C.K. Ching // Proceeding of the Peking Symposium. -Pitman, Boston, London, – Melbourn. – 1978. – P.51-55.

111. Davies, D.R. Chromosome elimination in interspecific hybrids / D.R. Davies // Heredity. – 1974. – Vol. 32. – P.267-270.

112. Dennet, A. Characteristics of Modern Triticale Quality: The Relationship Between Carbohydrate Properties, α-Amilase Activity, and Falling Number / A. Dennet, M. Wilkes, R. M. Trethowan // Cereal Chem., – 2013. – 90 (6), – P.594-600. DOI: 10.1094/ CCHEM-10-12-0129-R.

113. Detrez, C. Phenotypic and karyotypic status of *Beta vulgaris* plants regenerated from direct organogenesis in petiole culture / C. Detrez, R.S. Sangwan, B.S. Sangwan Norreel // Theor. Appl. Genet. – 1989. – Vol.77. – P.462-468.

114. Devaux, P., Haploids in the improvement of Poaceae / P. Devaux, R.A. Pickering //Palmer D., Keller W., Kasha K.J. (eds) Haploids in the crop improvement: Springer, Heidelberg. – 2005. – P.215-242.

115. Divashuk, M. The association between the allelic state of Vp-1B and pre-harvest sprouting tolerance in red-seeding hexaploid triticale / M. Divashuk, N. Mayer, P. Kroupin, V. Rubets, V. Pylnev, N.T.T. Lin., A. Soloviev, G. Karlov //Open Journal of Genetics. – 2012. – Vol.2. – P.51-55.

116. Dubas, E. Cell Structural Reorganization during induction of androgenesis in isolated microspore cultures of triticale / E. Dubas, M. Wedzony, B. Petrovska, J. Salaj, I. Zur. // Acta Biologica Cracoviensia. Series Botanica. – 2010. – Vol. 52(1). – P.73-86.

117. Ducic, T. Transport and detoxification of manganese and copper in plants / T. Ducic, A. Polle // Braz. J. Plant Physiol. – 2005. – Vol.17 (1). DOI: 10.1590/S1677-04202005000100009.

118. Dyachuk, T.I. Dynamics of physiological parameters during overwinter of triticale plants (Triticosecale Wittmack) in Povolzhje region /T.I. Dyachuk, A.V. Pominov, I.A. Kibkalo, O.V. Khomyakova, Yu.V. Italyanskaya, N.F. Safronova // Russian Agricultural Science. – 2015. – Vol.41. – №6. – P.415-418.

119. Eudes, F. Isolated microspore culture of Canadian 6x triticale cultivars / F. Eudes, E. Amundsen // Plant, Cell Tissue Organ Cult. – 2005. – Vol. 82. – P.233-241.

120. Eudes, F. An overview of triticale doubled haploids / F. Eudes, A. Chugh //Advances in haploid production in higher plants (Touraev A., Forster B.P., Jain S.M. (eds.). – Springer Science+Business Media. Dodrecht. – 2009. – P.87-113.

121. Filippis, L.F. Crop improvement through tissue culture / L.F. Fillips // Improvement of Crops in the Era of Climatic Changes (Ahmad et al. (eds.). – 2014. – Vol. 1. – P.289–346. DOI: 10.1007/978-1-4614-8830.

122. Gajecka, M. Plastid differentiation during microgametogenesis determines green plant regeneration in barley microspore culture / M. Gajecka, M. Marzec, B. Chmielewska // Plant Sci. – 2000. – Vol.291. – P.310-321.

123. Germana, M.A. Anther culture for haploid and doubled haploid production / M.A. Germana // Plant Cell Tissue Organ Cult. – 2011. – Vol. 104. – P.283-300.

124. Gill, R.S. Maize-induced haploid production from triticale x wheat crosses / R.S Gill, G.S. Dhinsa and N.S Bains // Indian J. Genet. – 2008. – Vol. 68(4). – P.387-390.

125. Gonzalez, J.M. Analysis of anther culture response in hexaploidy triticale / J.M. Gonzalez, I. Hernandes, and N. Jouve // Plant Breeding. – 1997. – V.116. – P.302-304.

126. Gonzalez, J.M. Mapping of QTLs for androgenetic response based on a molecular genetic map of × *Triticosecale* Wittmack / J.M. González, L.M. Muniz, N. Jouve // Genome. – 2005. – Vol. 48. – P.999-1009.

127. Gosal, S.S. Cell and tissue culture approaches in relation to crop improvement / S.S. Gosal, S.H. Wani // Biotechnologies of Crop Improvement (Gosal S.S., Wani S.H. (eds.). – 2018. – Vol. 1. – P.1–42. DOI: 10.1007/978-3-319-78283-6_1.

128. Hampreys, D.G. Doubled Haploid Breeding in Cereals / D.G. Hampreys and R.E. Knox // 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.

129. Hassawi, D.S Effects of growth regulator and genotype on production of wheat and triticale polyhaploids from anther culture / D.S. Hassawi, J. Qi, G.H. Liang // Plant Breed. – 1990. – Vol. 104. – P.40-45.

130. Henry, Y. Genetic analysis of *in vitro* plant tissue culture responses and regeneration capacities / Y. Henry, P. Vain, J. De Buyser // Euphytica. – 1994. – Vol. 79. – P.45-58.

131. Inagaki, M.N. Use of pollen storage and detached pollen culture in wheat polyhaploid production through wide crosses / M.N. Inagaki, T. Nagamine, A. Mujeeb-Kazi // Cereal Research Com. – 1997. – Vol. 25. – P.7-13.

132. Indrianto, A. Tracking individual wheat microspores in vitro: identification of embryogenic microspores and body axis formation in the embryo / A. Indrianto, I. Barinova, A. Touraev, E. Heberle-Bors // Planta. – 2001. – Vol.212. – P.163-174.

133. Juzon-Sikora, K. Hormonal homeostasis associated with effective induction of triticale microspore embryogenesis / K. Juzoń-Sikora, A. Nowicka, L. Plačková, K. Doleža, I. Żur // Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC). – 2023. – Vol.152. – P.583–604. DOI:10.1007/s11240-022-02433-y.

134. Kapoor, C. Haploid induction efficiency of diverse Hymalayan maize (Zea mays) and cogon grass (Imperata cylindrica) gene pools inge the haploid and tetraploid wheats and triticale / C. Kapoor, H.K. Chaudhary, N.V. Manoy, K. Singh, P. Sharma // Cereal Res. Communications. – 2020. – Vol.48. – P.539-545. DOI: 10.1007/s42976-020-00055-8.

135. Karimi-Ashtiani, R. Centromere engineering as an Emerging Tool for Haploid Plant Production: Advances and challenges / R. Karimi-Ashtiani // Doubled Haploid Technology (Segui-Simarro J.M.ed.). Vol.3: Emerging Tools, Cucurbits, Trees, Other Species. – Springer Science+Business Media, LLC, Part of Springer Nature**.** – P.3-21. DOI:10**.**1007/978-1-0716-1331-3_1.

136. Karsai I. Effect of induction medium pH and maltose concentration of in vitro androgenesis of hehaploid winter triticale and wheat / I. Karsai, Z. Bedo and Hayes P.M. // Plant Cell, Tissue and Organ Culture. – 1994. – Vol.39. – P.49-53.

137. Kasha, K.J. High frequency haploid production in barley (*Hordeum vulgare* L) / K.J. Kasha and K.N. Kao // Nature. – 1970. – Vol. 225. – P.874-876.

138. Kishii, M. Haploid Production Technology: Fasten Wheat Breeding to meet Future Food Security / M. Kishii and S. Singh //Accelerated Plant Breeding. (Kishii M., Gosal S.S. and Wani S.H. (eds.). – Springer Nature Switzerland, – 2020. – Vol. 1. – P.139-165. DOI: 10.1007/978-3-030-41866-3_6.

139. Kishore, N., Relative efficiency of the maize-and *Imperata cylindrica*-mediated chromosome elimination approaches for induction of haploids in wheat-rye derivatives / N. Kishore, K.K. Chaudhari, R.F. Chahota // Plant Breed. – 2011. – Vol. 130. – P.192-194.

140. Kohl, A. The phytohormone crosstalk paradigm takes central stage in understanding how plants respond to abiotic stress /A. Kohli, N. Sreenivasulu, P. Lakshmanan, P.P. Kumar P.P // Plant Cell Rep. – 2013. – Vol. 32. – P.945-957. DOI: 10.1007/s00299-013-1461-y.

141. Komeda, N. Cytological evidence for chromosome elimination in wheat x Imperata cylindrical hybrids / N. Komeda, H.K. Chaudhary, G. Suzuki // Genes Genet. – 2007. – V 82. – P.241–248.

142. Krzewska, M. Quantitative trait loci associated with androgenetic responsiveness in triticale (×*Triticosecale* Wittm.) / M. Krzewska, I. Czyczylo-Mysza, E. Dubas, C. Golebiowska-Pikania, E. Golemiec, S. Stojalowski, M. Chrupek, I. Zur // Plant Cell Rep. – 2012. – Vol. 31. – P.2099-2108. DOI: 10.1007/s 00299-012-1320-2.

143. Krzewska, M. Identification of QTLs associated with albino plant formation and some new facts concerning green versus albino ratio determinants in triticale (*xTriticosecale* Wittm.) anther culture / M. Krzewska, I. Czyczyto-Mysza, E. Dubas, G. Golebiowska-Pikania, I. Zur I // Euphytica. – 2015. – Vol. 206. – P.263-278. DOI: 10.1007/s10681-015-1509-x.

144. Krzewska, M. Identification of proteins related to microspore embryogenesis responsiveness in anther cultures of winter triticale (× *Triticosecal*e Wittm.) / M. Krzewska, G. Golebiowska-Pikania, E. Dubas, M. Gawin, I. Zur // Euphytica. – 2017. – Vol. 213. – P.1-17. DOI:10.1007/s10681-017-1978-1.

145. Kurtar**,** E.S. Induction of haploid embryo and plant regeneration via irradiated pollen technique in pimkin (*Cucurbita moschata* Duechesne ex. Poir) / E.S. Kurtar, A. Balkaya, M. Ozbakin, T. Ofluoglu // African Journal of Biotechnology. – 2009. – Vol.8. – №21 – P.5944-5951.

146. Kwiatek, M. Spike morphology alternations in androgenetic progeny of hexaploid triticale (*xTriticosecale* Wittmack) caused by nullisomy of 2R and 5R

chromosomes / M. Kwiatek, Z. Banaszak, R. Skowroriska, D. Kurasiak-Popowska, S. Mikotajczyk, J. Niemann, A. Tomkowiak, D. Weigt, J. Nawracata // *In vitro* Cellular and Developmental Biology Plant. – 2020. – Vol. 56. – P.150-158. DOI: 10.1007/s11627-019-10021-7.

147. Lantos, C. Comparative analysis of *in vitro* anther-and isolated microspore culture in hexaploid Triticale *(xTriticosecale* Wittmack) for androgenesis parameters / C. Lantos, L. Bona, K. Boda, J. Pauk // Euphytica. – 2014. – Vol. 197. – P.27-37. DOI: 10.1007/s10681-013-1031-y.

148. Lantos, C. Induction of in vitro androgenesis in anther and isolated microspore culture of different spelt wheat (Triticum spelta L.) genotypes / C. Lantos, L. Bona, E. Nagy, J. Pauk // Plant Cell Tissue organ Culture. – 2018. – Vol. 133(3). – P.385-393. DOI:10.1007/s11240-018-1391-z.

149. Lazar, M.D. Immature embryo and anther culture of chromosome addition lines of rye in “Chines Spring” wheat / M.D. Lazar, T.H. Chen, G.J. Scoles, K.K. Kartha // Plant Sci. – 1987. – Vol. 51. – P.77-81.

150. Lehman, C. Experiments on haploid production from tetraploid triticales by the *Hordeum bulbosum* system and anther culture / C. Lehman, K.D. Krolov // Cereal Res. Com. – 1991. – Vol. 19. – P.283-290.

151. Liu, D. Distant hybridization: a tool for interspecific manipulation of chromosomes / D. Liu, H. Zxang, L. Zxang, Z. Yuan, M. Hao, Y. Zheng // Pratap A., Kumar J. (eds.). Alien Gene Transfer in Crop Plants. – 2014. – Vol. 1. – P.25–42. DOI:10.1007/978-1-4614-8585-8_2.

152. Losert, D. Phenotypic and genotypic analyses of diversity and breeding progress in Europen triticale (*xTriticosecale* Wittmack) / D. Losert, H.P. Mauer, J. Marulanda, T. Wurschum // Plant Breed. – 2017. – Vol. 136. – P.18-27. DOI: 10:1111/pbr.12433.

153. Lukaszevski, A. Cytogenetic engineered rye chromosomes 1R to improve bread-making quality of hexaploid triticale / A. Lukaszevski // Crop Science. – 2006. – Vol. 46. – P.2183-2194.

154. Lulsdorf, M. Methods and role of embryo rescue technique in alien gene transfer / M. Lulsdorf, A. Ferrie, S.M.H. Slater, H. Yuan // Alien Gene Transfer in Crop Plants (Pratap, J. Kumar (eds.). – 2014. – Vol. 1. – P.77–103. DOI:10.1007/978-1-4614-8585-8_4.

155. Mael, A. Comparative Pollination Efficiency of Freshly Harvested Pollen of *Imperata cylindrical* and *Zea mays* for Haploid Induction in bread wheat / A. Mael, H.K. Chaudhary, A. Badiyal, N.S. Jamwai // Cereal Res. Com. – 2015. – Vol. 44(1). – P.1-10. DOI: 10.1556/086.43.2015.042.

156. Machczynska, J. DNA methylation changes in triticale due to *in vitro* culture plant regeneration and consecutive reproduction / J. Machczynska,R. R. Orlowska, D.R. Mankowski, J. Zimny, P.T. Bednarek // Plant Tissue Organ Cult. – 2014. DOI: 10.1007/s11240-014-0533-1.

157. Malaga, S. Involvement of homocastasterone, salicylic and abscisic acids in the regulation of drought and freezing tolerance in doubled haploid lines of winter barley / S. Malaga, A. Janeczko, F. Janowiak, P.Waligorski, J. Oklestkova, E. Dubas, M. Krzewska, A. Nowicka, E. Surowska, M. Rapacz, M. Wojcik-Jagla // Plant Growh Regul. – 2020. – Vol.90(1). – P.173-188.

158. McGregor, L.J. The influence of various cultural factors on anther culture of four cultivars of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) / L.J McGregor. and A. McHughen //Can.J. of Plant Sci. – 1990. – Vol.70. – P.183-192.

159. Marciniak, K. Effect of genotype, medium and sugar on titicale (×Triticosecale Wittm.) anther culture response / K. Marciniak, Z. Banaszak, M. Wedzony // Cereal Res. Com. – 1998. – Vol. 26. – P.145-151.

160. Mergoum, M. Triticale (×*Triticosecale* Wittmack) Breeding / M. Mergoum, S. Sapkota, A. ElFatih, S.M. Naraghi, S. Pirseyedi, M.S. Alami and W. Abu Hammad // Advances in Plant Breeding Strategies: Cereals M. Al-Khayri et al (eds.).: – Springer Nature Switzerland. – 2019. – P.405-451. DOI: 10.1007/978-3-030-23108-8_11.

161. Mishra, A.K. Doubled Haploid Production and Its Application in Crop Improvement /A.K. Mishra, S. Saini and K.N. Tiwari //Agricultural Biotechnology:

Latest Research and Trends (eds Shrivastava D.K. et al.): – Springer, 2021. – P.75-103 DOI:101007/978-981-16-2339-4_4.

162. Moulett, O. Pyramiding wheat pre-harvest sprouting resistance genes in triticale breeding /O. Moulett, G.D. Bermudez, D. Fossati, C. Brabant, F. Mascher, A. Schori // Mol. Breeding. – 2022. – Vol. 42. – P.60.

163. Mozgova, G. Structural changes in chloroplast genome accompanying albinism in anther culture of wheat and triticale / G. Mozgova, O. Zaitseva, V. Lemesh // Cereal Res. Com. – 2012. – Vol. 40. – P.467-475. DOI: 10.1556/CRC.2012.0007.

164. Mukai, Y. The D-genome plays a critical role in the formation of haploid *Aegilops tauschii* through *Imperata cylindrica* mediated uniparental chromosome elimination / Y. Mukai, G. Okamoto, S. Kiryu et al. // Nucleus. – 2015. – Vol. 58(3) – P.199-206.

165. Niazian, M. *In vitro* doubled haploid production: recent improvements / M. Niazian, M. Shariatpanahi // Euphytica. – 2020 – V.216. – P.69. DOI: 10.1007/s10681-020-02609-7.

166. Niedziela, A. The genetic diversity of triticale genotypes involved in Polish breeding programs / A. Niedziela, R. Orlowska, J. Machezynska, P.T. Bednarek // Springerplus. – 2016. – Vol. 5. – P.355. – DOI: 10.1186/s40064-016-1997-8.

167. Ochatt, J. Analysis of Ploidy in Haploids and Doubled Haploids / J. Ochatt and J.M. Segui-Simarro // Doubled Haploid Technology: Volume 1. General Topics, Alliaceae, Cereals. – Springer Science+Business Media, LLC, part of Springer Nature. – 2021. – P.105-125. DOI:10.1007/978-1-0716-1315-3_4.

168. Oleszezuk, S. Direct embryogenesis and green plant regeneration from isolated microspores of hexaploid triticale (×*Triticosecale* Wittmack) cv. Bogo / S. Oleszezuk, S. Sova, J. Zimny // Plant Cell Rep. – 2004. – Vol. 22. – P.885-893. DOI: 10.1007/s00299-004-0796-9.

169. Oleszezuk, S. Aneuploidy among androgenic progeny of hexaploid triticale (×*Triticosecale* Wittmack) / S. Oleszezuk, J. Rabiza-Swidet, A.J. Lukaszewski // Plant Cell Rep. – 2011. – Vol. 30. – P.575-586.

170. Oleszezuk, S. The origin of clones among androgenetic regenerants of hexaploid triticale / S. Oleszezuk, M. Tyrka, J. Zimny J. // Euphytica. – 2014. – Vol. 198. – P.325-336. DOI:10.1007/s10681-014-1109.

171. Pachota, K.A. Medium composition affects the tissue culture-induced variation in triticale regenerants / K.A. Pachota, R. Orłowska, P. Bednarek // Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC). – 2022. – Vol. 151. – P.35–46. DOI: 10.1007/s11240-022-02327-z.

172. Patial, M._Doubled Haploidy Techniques in Wheat (Triticum aestivum L.): an Overview /M. Patial, D. Pal, A. Thakur, R.S. Bana, S. Patial // Proc. Nat. Acad. Sci., Sect. B. Biol. Sci. – Jan-Mar – 2019. – Vol. 89(1). – P.27-41. DOI 10.1007/s40011-017-0870-z.

173. Pratap, A. Relative efficiency of different Graminea genera for haploid induction in triticale and triticale × wheat hybrids through the chromosome elimination technique / A. Pratap, G.S. Sethi and H.K. Chaudhary // Plant Breed. – 2005. – Vol. 124. – P.147-153.

174. Pratap, A. Relative efficiency of anther culture and chromosome elimination techniques for haploid induction in triticale x wheat and triticale x triticale hybrids /A. Pratap, S.G. Singh, H.K. Chaudhary // Euphytica. – 2006. – Vol. 150. – P.339-345.

175. Raina, S.K., Irfan S. High frequency embryogenesis and plantlet regeneration from isolated microspores of Indian rice. Plant Cell Reports. – 1998. – Vol.17. – P.957-962.

176. Randhava, H.S. Triticale Breeding – progress and prospect / H.S. Randhava, L. Bona and R.J. Graf // Triticale (Eudes F. (ed.) – 2015. – P.15-32. DOI: 10.1007/978-3-319-22551-7_2.

177. Rather, S.A. Proportional contribution and potential of maternal and paternal genotypes for polyhaploid production induction in wheat x *Imperata cylindrical* chromosome elimination approach / S.A. Rather, Chaudhary K., Kaila V. // Cereal Res. Com. – 2014. – Vol. 42(1). – P.19-26. DOI: 10.1556/CRC2013.2038.

178. Redha, A. Improvement of green plant regeneration by manipulation of anther culture induction medium of hexaploidy wheat /A. Redha, A. Talaat // Plant Cell Tissue Organ Cult. – 2008. – Vol.92. – P.141-146.

179. Ren, J. Nowel technologies in doubled haploid line development / J. Ren., B. Trampe, X. Tian, Lubberstedt, S. Chen // Plant Biotechnology J. – 2017. –Vol.15. – P.1361-1370.

180. Rogalska, S.M. Induction of haploid in triticale (× *Triticosecale* Wittm.) by W.K. crossing it with maize (*Zea mays* L.) / S.M. Rogalska, W. Mikulski, P.H. Guedes P. H. // Triticale: Today and Tomorrow (Carnide V.P. (ed.). – 1996. – Vol. 5. – P.379–382.

181. Rybka, K. An approach to identification of rye chromosome affecting the preharvest sprouting in triticale / K. Rybka // J.Appl.Genet. – 2003. – Vol.44. – P.491-496.

182. Salmanowicz, B.P. Identification and characterization of high-molecular-weight glutenin genes in Polish triticale cultivars by PCR-based DNA markers / B.P. Salmanowicz, M. Dylewicz // Journal of Applied Genetics. – 2007. – Vol.4. – P.347-357.

183. Sanie, M. Loss of centromeric histone H3 (CENH3) from centromeres precedes uniparental chromosome elimination in interspecific barley hybrids / M. Sanie, R. Pickering R, K. Kumke // Proc. Nat. Acad. Sci. – 2011. – Vol. 108. –P.498–505.

184. Sarma, M. In vitro Techniques in Plant Breeding / M.K. Sarma, A.A. Sharma, K. Samantara and S.H. Wany // Advanced Crop Improvements. Vol.1 (eds Raina A. et al.): – Springer Nature Switzerland. – 2023. – P.185-214. DOI:10.1007/978-3-031-28146-4_8.

185. Satpathy P. Generation of doubled haploid barley by interspecific pollination with *Hordeum bulbosum* / P. Satpathy, S.A. de la Fuente, V. Ott, A. Muller, H. Buchner, D.E.S. Daghma and J. Kumlehn // Doubled Haploid Technology (Segui-Simarro ed): Vol.1: General Topics, Alliaceae, Cereals. Methods in Molecular Biology: – Springer Science+Business Media LLC, Part of Springer Nature. – 2021. – P.215-226. DOI;10.1007/978-1-0716-1315-3_10.

186. Sattler, M.C. The polyploidy and its key role in plant breeding / M.C. Sattler, C.R. Carvalho, W.K. Clarindo // Planta. – 2016. – Vol.243. – P.281-296. DOI: 10.1007|s00425-015-2450-x.

187. Scott P. Metabolism of maltose and sucrose by microspore isolated from barley (*Hordeum vulgare* L.) / P.Scott, R.L., Lyne, T. ap Rees // Planta. – 1995. – Vol.197. – P.435-441. DOI: 10.1007/BF00196664.

188. Segui-Simarro, J.M. Androgenesis revisited / J.M. Segui-Simarro // Bot. Rev. – 2010. – Vol. 76. – P.377- 404. DOI: 10.1007/s12229-010-9056-6.

189. Segui-Simarro, J.M. Overview of *in vitro* and *in vivo* doubled haploid Technologies / J.M. Segui-Simarro, M.A. Jacquier, and T. Widier. / /Doubled Haploid Technology (J.M. Segui-Simarro (ed.): Volume1: General Topics. Alliaceae. Cereals. Methods in Molecular Biology: – Springer+Business Media, Part of Springer Nature. – 2021. – P.3-22. DOI: 10.1007/978-1-0716-1315-3_1.

190. Segui-Simarro, J.M. Species with Haploid or Doubled Haploid Production / J.M. Segui-Simarro, J.B. Moreno, M.G. Fernandes and R. Mir // Doubled Haploid Technology (J.M. Segui-Simarro (ed.)): Volume 1: General Topics. Alliaceae. Cereals. Methods in Molecular Biology: – Springer+Business Media. Part of Springer Nature. – 2021. – P.41-103. DOI:10.1007/978-1-0716-1315-3_3.

191. Shariatpanahi, M.E. Efficient embryogenesis and regeneration in freshly isolated and cultured wheat (*Triticum aestivum* L.) microspores without stress pretreatment / M.E. Shariatpanahi, K. Belogradova, L. Hessamvaziri // Plant Cell Reports. – 2006. – Vol. 25. – P.1294-1299. DOI: 10.1007/s00299-006-0205-7.

192. Shariatpanahi, M.E. Methods for chromosome doubling /M.E. Shariatpanahi, M. Niazian. and B. Ahmadi // Doubled Haploid Technology (J.M. Segui-Simarro (ed.): Vol.1. General Topics. Alliaceae. Cereals: – Springer+Business Media. – 2021. – P.127-148. DOI: 10.1007/978-1-0716-1315-3_5.

193. Skowronska, R. Molecular identification of slow rusting resistance *Lr46/Yr29* gene locus in selected triticale (× *Triticosecale* Wittmack) culltivars / J. Scowronska, A. Tomkowiak, J. Nawracata, M. Kwiatek// Journal of Applied Genetics. – 2020. – Vol.61. – P.359-366. DOI: 10.1007/s13353-020-00562-8.

194. Slusarekiewicz-Jarzina, A. Improved production of doubled haploids of winter and spring triticale hybrids via combination of colchicines treatments of anthers and regenerated plants / A. Slusarekiewicz-Jarzina, Pudelska, J. Wozna, T. Pniewski // J. Appl. Genetics. – 2017. – Vol. 58. – P.287-295. DOI: 10.1007/s13353-016-0387-9.

195. Smykal, P. Pollen embryogenesis – the stress mediated switch from gamethophytic to sporophitic development – current status and future prospects // Biol. Plant. – 2000. – Vol. 43. – P.481-489.

196. Snape, J.W. Criteria for the selection and use of doubled haploid systems in plant breeding /J.W. Snape, E. Simpson, B.B. Parker //Genetic Manipulation in Plant Breed (Horn W. (ed.). – 1986. – P.217-229.

197. Soriano, M., li H., Boutiler K. Microspore embryogenesis establishment of embryo identity and pattern in culture. Plant Reprod. – 2013. – Vol.26. – P.181-196. DOI: 10.1007/s00497-013-0226-7.

198. Srivastava, P. Acceleration wheat breeding: doubled haploids and rapid generation advance /P.Srivastava, N.B. Singh // Biotechnologies of Crop Improvement (S.S. Gosal S.S.,Wani S.H. (eds.). – 2018. – Vol. 1. – P.437-461. DOI: 10.1007.978-3-319-78283-6_3.

199. Study of the relationship between pre-harvest sprouting and grain color by quantitative trait loci analysis in a white and red grain bread-wheat cross /C. Groos, G. Gay, M.R. Perretant, L. Gervais, M. Bernald, F. Dedryver, G. Charmet // Theor. Appl. Genet. – 2002. – Vol.104. – P.39-47.

200. Tams S.H. Genetic diversity in European winter triticale determined with SSR markers and coancestry coefficient / S.H. Tams, E. Bauer, G. Oettler and A.E. Melchinger // Theor. Appl. Genet. – 2004. – Vol. 108. – P.1385-1391.

201. Tayeng, T. Enhancing doubled haploid production efficiency in wheat *(Triticum aestivum L.)* by *in vivo* colchicines manipulation in Imperata cylindrica-mediated chromosome elimination approach / T. Tayeng, H.K. Chaudhary, N. Kishore // Plant Breed. – 2012. – Vol. 131. – P.263-266.

202. Thiemt, E.M. Agronomic performance of anther-derived doubled haploid and single seed descent lines in crosses between primary and secondary winter triticale /

E.M. Thiemt, G. Oettler // Plant Breed. – 2008. – Vol. 127. – P.476-479. DOI: 10.1111/j.1439-0523.2008.01498.x.

203. Thomas, T.D. Production of triploid plants of mulberry (*Morus alba* L.) by endosperm culture /T.D. Thomas, A.K. Bhatnagar, S.S. Bhojwani // Plant Cell Reports. – 2000. – Vol.19(4). – P.395-399. DOI:10.1007/s002990050746.

204. Thomas, W.T.B. Doubled haploids in breeding / W.T.B Thomas., B.P Forster // Doubled Haploid Production in Crop Plants. Maluszynski M., Kasha K.J., Forster B.P., Szareiko I. (eds): Springer, Dodrecht. – 2003 – P.337-350.

205. Touraev, A. Stress as the major signal controlling the developmental of tobacco microspores: towards a unified model of induction of microspore/pollen embryogenesis / A. Touraev, A. Ilham, O. Vicente, E. Heberle-Bors // Planta. – 1996. – Vol. 200. – P.144-152.

206. Touraev, A. Initiation of embryogenesis by stress / A. Touraev, O. Vicente E. Heberle-Bors // Trends Plant Science. – 1997. – Vol. 2(8). – P.297-303.

207. Trebichalsky, A. Detection of genetic diversity of triticale by microsatellite markers / A.Z. Trebichalsky, Z. Balazova, Z. Galova // J. Microbiol Biotechnol Food Sci. – 2013. – Vol. 2. – P.1898-1906**.** //www.jstor.org/stable/23790063.

208. Tuvesson, S. Triticale anther culture /S. Tuvesson, R. von Post, A. Ljungberg // Maluszynski M., Kasha K.J., Forster B.P. (eds). Doubled Haploid Production in Crop Plants: – Springer, Dodrecht. – 2003. – P.117-121. DOI: 10.1007/978-94-017-1293-4_18.

209. Varnier, A.L. Programmed cell death and microspore embryogenesis / A. L.Varnier, C.Jacquard, C. Clement // Advances in haploid production in higher plants (Touraev a., Forster B.P., Jain S.M. (eds): – Springer. Dortrecht. – 2009. – P.147-154.

210. Wang, X. The effect of Potato 2 medium for triticale anther culture / X. Wang, H. Hu //Plant Sci Letters. – 1984. – Vol. 36. – P.237-240.

211. Wang, S. Centromere histone H3- and phospholipase-mediated haploid induction in plants /S. Wang, J.W. Weiwei, and K. Wang // Plant Methods. – 2019. – Vol.15. – P.42. doi.org/10.1186/s13007-019-0429-5.

212. Watts, A. *In vivo* Haploid production in Crop Plants: Methods and Challenges/ A. Watts, V. Kumar, R.K. Raipuria, R.C. Bhattacharya R.C. // Plant

Molecular Biology Reporter. – 2018. – V.36. – P.685-594. DOI: 10.1007/s11105-018-1132-9.

213. Wasek, I. Quantitative trait loci and candidate genes associated with freezing tolerance of winter triticale ((× *Titicosecale)* /I. Wasek, M. Dyda, G. Goleblowska, M. Tyrka, M. Rapacz, M. Szechynska-Hebda, M. Wedzony // Qurnal of Applied Genetics. – 2022. – Vol.63. – P.15-33. DOI:10. 1007/s13353-021-00660-1.

214. Wedzony, M. Production of doubled haploids in triticale (× *Titicosecale* Wittm.) by means of crosse with maize (*Zea mays* L.) using picloram and dicamba / M.Wedzony, I. Marcinska, A. Ponitka A. et al // Plant Breed. – 1998. – Vol. 117. – P.211–215.

215. Wedzony, M. Progress in Doubled Haploid Technology in Higher Plants / M. Wedzony, B.P., I. Zur I, E. Golemiec, M. Szechynska-Hedda, E. Dubas and G. Gotebiowska // Advances in Haploid Production in Higher Plans (Touraev et al. (eds.): Springer Science+Business Media. – 2009. – P.1-32.

216. Wedzony, M. Doubled Haploids in Triticale /M. Wedzony, I. Zur, M. Krzewska, E. Dubas, M. Szechynska-Hebda and I. Wasek // Triticale Eudes (ed.): Springer International Publishing Switzerland. – 2015. – P.111-128. DOI 10.1007/978-3-319-22551-7_6.

217. Weyen, J. Application of Doubled Haploids in Plant Breeding and Applied Research / J. Weyen // Doubled haploid Technology (ed. Segui-Simarro J.M.). Vl.1. General Topics Alliaceae. Cereals: Springer+Buisiness Media. – 2021. – P.23-39. DOI: 10.1007/978-1-0716-1315-3_2.

218. Wojnarowie, Z. G. Influence of copper sulfate on anther culture in barley (*Hordeum vulgare* L) / G. Wojnarowiez, C. Jacquard, P. Devaux // Plant Sci. – 2002. – Vol.162. – P.843-847.

219. Wurschum, T. Improved efficiency of doubled haploid generation in hexaploid triticale by *in vitro* chromosome doubling / T. Wurschum, M.R Tucker, H.P. Maurer // BMC Plant Biology. – 2012. – Vol. 12. – P.109. http://www.biomedcentral.com/1471-2229/12/109.

220. Wurschum, T. Stress influence efficiency of microspore embryogenesis and green plant regeneration in hexaploid triticale / T. Wurschum, M.R. Tucker, H.P. Maurer // In vitro Cell Dev. Biol. – 2014. – Vol. 50. – P.143-148. DOI: 10.1007/s11627-013-9539-3.

221. Zhao, J.P. Induction of embryogenesis with colchicine instead of heat in microspores of *Brassica napus* L. Cv. Topas / J.P. Zhao, D.H. Simmonds, W. Newcomb // Planta. – 1996. – Vol. 198. – P.433-439.

222. Zhou, H. Osmotic potential of media affecting green plant percentage in wheat anther culture / H. Zhou, Y. Zheng, C.F. Konzak // Plant Cell Reports. – 1991. – Vol.10. – P.63-66.

223. Zoriniants, S. The role of stress in the induction of haploid microspore embryogenesis / S. Zoriniants, A.S. Tashpulatov, E. Heberle-Bors, A. Touraev A. // Haploids in Crop Improvement Ⅱ (Palmer D., Keller W, Kasha K. (eds.): Springer-Verlag. Berlin. – 2005. – Vol. 56. – P.35-52.

224. Zur, I. Stress-induced changes important for effective androgenic induction in isolated microspore culture of triticale (×*Triticosecale* Wittm.) / I. Zur, E. Dubas, E. Golemiec, M. Szechynska-Hebda, F. Janowiak, M. Wędzony // Plant Cell Tissue Organ Cult. – 2008. – Vol. 94. – P.319-328. DOI 10.1007/s11240-008-9360-6.

225. Zur, I. Antioxidant activity and ROS tolerance in triticale (×*Triticosecale* Wittm) anthers affect the efficiency of microspore embryogenesis / I. Zur, E. Dubas, M. Krzewska, F. Janoviak, K. Hura, E. Pociecha, R. Baczek-Kwinta, A. Plazek A // Plant Cell Tissue Organ Cult. – 2014. – Vol. 119. – P.79-94. DOI:10.1007/s11240-014-0515-3.

226. Zur, I. Hormonal requirements for effective induction of microspore embryogenesis in triticale (×Triticosecale Wittmack) anther culture / I. Zur, E. Dubas, M. Krzewska, P. Waligorski, M. Dziurka, F. Janoviak // Plant Cell Rep. – 2015. – Vol.34. – P.47-62. DOI: 10.1007/s00299-014-1686-4.

227. Zur, I. Glutathione provides antioxidative defense and promotes microspore-derived embryo development in isolated microspore cultures of triticale (× *Triticosecale*

Wittm.) / I. Zur, E. Dubas, M. Krzewska, K. Zielinski, J. Fodor, F. Janowiak // Plant Cell Reports. – 2019. – Vol. 38. – P.195-209. DOI: 10.1007/s00299-018-2362-x.

228. Zur I. Albino Plant Formation in Androgenic cultures: An Old Problems and New Facts / I. Zur, M. Gajecka, E. Dubas, M. Krzewska. and I. Szareiko // Doubled Haploid Technology (J.M. Segui-Simarro (ed.): Vol.2. Hot Topics. Apiaceae, Brassicaceae, Solanaceae: – Springer+Business Media., LLS, part of Springer Nature. – 2021. – P.3-23. DOI: 10.1007/978-1-0716-1335-1_.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение А

УТВЕРЖДАЮ:
Проректор по НИР
ФГБОУ ВО Вавиловский университет
_____ К.Е. Денисов
«18» февраля 2025 г.

Акт
о внедрении результатов диссертационного исследования Жилина С.В. на тему «Получение удвоенных гаплоидов тритикале и их селекционная ценность в условиях Нижнего Поволжья» в научный и образовательный процесс ФГБОУ ВО Вавиловский университет

В федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Саратовский государственный университет генетики, биотехнологии и инженерии им. Н.И. Вавилова» на кафедре «Растениеводство, селекция и генетика» внедрены результаты диссертационного исследования научного сотрудника лаборатории «Клеточная селекция» ФГБНУ «ФАНЦ Юго-Востока» Жилина С.В. по теме «Получение удвоенных гаплоидов тритикале и их селекционная ценность в условиях Нижнего Поволжья» в научно-исследовательскую работу кафедры и образовательный процесс:

- результаты исследований используются при чтении курса лекций по дисциплине «Сельскохозяйственная биотехнология» для обучающихся по направлению 35.03.04 Агрономия направленностям (профилям) Агрономия, Селекция и семеноводство сельскохозяйственных культур, Защита растений и фитосанитарный контроль, а также по дисциплине «Биоинженерия» для обучающихся по направлению 35.04.04 Агрономия направленностям (профилям) «Инновационные технологии в селекции и семеноводстве» и «Генетика и селекция растений»;

- разработанная технология получения гаплоидов была применена при выполнении впускных квалификационных работ обучающихся Сайфетдинова Е.А., Шляпниковой К.С., Смирнова А.О.;

- применение состава индукционных питательных сред, рекомендуемых С.В. Жилиным, позволило повысить эффективность получения гаплоидных растений тритикале в селекционном процессе, реализуемом кафедрой.

Директор Института генетики
и агрономии, канд. с.-х. наук Н.В. Рязанцев

Заведующая кафедрой «Растениеводство,
селекция и генетика»,
канд. с.-х. наук, доцент О.В. Ткаченко

Приложение Б

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Государственная комиссия Российской Федерации
по испытанию и охране селекционных достижений»

ПАТЕНТ

НА СЕЛЕКЦИОННОЕ ДОСТИЖЕНИЕ

№ 13994

Тритикале озимая
X Triticosecale Wittm. ex A. Camus

КС 1

Патентообладатель
ФГБНУ 'ФЕДЕРАЛЬНЫЙ АГРАРНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР ЮГО-ВОСТОКА'

Авторы -
АКИНИНА ВИКТОРИЯ НИКОЛАЕВНА
БАРНАШОВА ЕКАТЕРИНА КОНСТАНТИНОВНА
ДЬЯЧУК ТАИСИЯ ИВАНОВНА
ЖИЛИН СТЕПАН ВЛАДИМИРОВИЧ
КАЛАШНИКОВА ЭЛЛА ВЯЧЕСЛАВОВНА
КУЛИКОВА ВЕРОНИКА ПАВЛОВНА
ХОМЯКОВА ОЛЕСЯ ВИКТОРОВНА

ВЫДАН ПО ЗАЯВКЕ **№ 7853157** С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА **29.10.2021 г.**
ОПИСАНИЕ, ОПРЕДЕЛЯЮЩЕЕ ОБЪЕМ ОХРАНЫ, ПРИЛАГАЕТСЯ
ЗАРЕГИСТРИРОВАНО В ГОСУДАРСТВЕННОМ РЕЕСТРЕ ОХРАНЯЕМЫХ СЕЛЕКЦИОННЫХ ДОСТИЖЕНИЙ 30.06.2025 г.

Врио председателя ***Д.В. Бутусов***

Приложение В

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Государственная комиссия Российской Федерации
по испытанию и охране селекционных достижений»

АВТОРСКОЕ СВИДЕТЕЛЬСТВО

№ 84752

Тритикале озимая

КС 1

выдано в соответствии с решением Государственной комиссии Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений от **30.06.2025**

ПО ЗАЯВКЕ **№ 7853157** С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА **29.10.2021**

Патентообладатель(и)
ФГБНУ 'ФЕДЕРАЛЬНЫЙ АГРАРНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР ЮГО-ВОСТОКА'

Автор(ы) : **ЖИЛИН СТЕПАН ВЛАДИМИРОВИЧ**
АКИНИНА В.Н., БАРНАШОВА Е.К., ДЬЯЧУК Т.И., КАЛАШНИКОВА Э.В., КУЛИКОВА В.П., ХОМЯКОВА О.В.

Зарегистрировано в Государственном реестре охраняемых селекционных достижений

Врио председателя ***Д.В. Бутусов***

Приложение Г

ФГБУ "ГОСУДАРСТВЕННАЯ КОМИССИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ ПО ИСПЫТАНИЮ И ОХРАНЕ СЕЛЕКЦИОННЫХ ДОСТИЖЕНИЙ"

ул.Садовая-Спасская, 11/1, Москва, 107078
Тел.:+7(495) 604-82-66,+7(495)411-83-66; E-mail: gsk@gossortrf.ru

УВЕДОМЛЕНИЕ О ПРИЕМЕ ЗАЯВКИ

Кому : ФГБНУ 'ФЕДЕРАЛЬНЫЙ АГРАРНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР ЮГО-ВОСТОКА'
Адрес : 410010, Г.САРАТОВ, УЛ.ТУЛАЙКОВА, Д.7

Культура **Тритикале озимая**
Сорт / Гибрид **ТАЙЧА**

Ваша заявка на выдачу патента прошла процедуру предварительной экспертизы.

Заявке присвоен № **92173 / 7553816** Дата регистрации **05.09.2024**
Планируемый год начала испытаний 2025 Дата приоритета **05.09.2024**

Решение по Вашей заявке будет принято после:

- оценки на ООС по результатам испытаний на ГСУ. Вы должны выслать в указаные ниже пункты испытаний с отметкой "идентификация" необходимое количество посадочного материала:

		кг семян	колосьев
ИПАТОВСКИЙ	356630, СТАВРОПОЛЬСКИЙ КРАЙ, ИПАТОВСКИЙ РАЙОН, Г. ИПАТОВО, УЛ. БАКИНСКАЯ, 31	3	180
КУЗЬМИНИЧСКИЙ	249517, КАЛУЖСКАЯ ОБЛАСТЬ, КУЙБЫШЕВСКИЙ РАЙОН, П/О КУЗЬМИНИЧИ, Д. КУЗЬМИНИЧИ, УЛ. МОЛОДЕЖНАЯ, 4	3	180

В установленные сроки Вам необходимо оплатить соответствующие госпошлины и выслать копии платежных поручений в отдел Регистрации Госкомиссии. Размер пошлин указан в рублях:

		руб.
4	Экспертиза селекционного достижения на новизну	330
5	Испытание селекционного достижения на отличимость, однородность и стабильность	5280

Пошлины принимаются на прилагаемый счет.

Платеж производится отдельно по каждому заявленному селекционному достижению В платежном поручении необходимо указать код госпошлины в соответствии с положением о патентных госпошлинах на селекционные достижения, культуру и название сорта (гибрида), за который производится платеж.

03.10.2024

Зам. нач. отд. регистрации, госреестров, международного взаимодействия и методики — Н.В. Булатова

Исп.: Данилова А.А.