

 pismavavilov.ru

DOI 10.18699/LettersVJ-2023-9-25

Оригинальное исследование

Создание фиолетовозерных гибридов в отдаленных скрещиваниях тритикале, мягкой пшеницы и полбы методом эмбриокультуры *in vitro*

Н.В. Петраш , П.И. Стёпочкин

Аннотация: В настоящее время в селекционном процессе, связанном с получением отдаленных гибридов, широко применяют биотехнологические подходы. Проблему неразвития эндосперма и гибели зародыша на ранних стадиях эмбриогенеза у гибридных зерновок можно решить с помощью метода культуры ткани. В данной работе представлены результаты получения гибридов в прямых и обратных скрещиваниях гексаплоидной тритикале (сортов Орден, Садко, линии ДТ-43 и селекционной линии Сиарс), мягкой пшеницы-донора фиолетовой окраски зерна (линия i:S29^{PF}) и фиолетовозерной полбы (линии 27-3/17 и 31/16) с использованием метода эмбриокультуры *in vitro*. Этот способ позволил получить в общей сложности 41 растение F₁ из 114 выделенных эксплантов. Получены фертильные растения F₂ из комбинаций с донорами фиолетовой окраски зерна Орден × i:S29^{PF}, i:S29^{PF} × Орден и Садко × 27-3/17, которые в дальнейшем будут включены в селекционный процесс. Таким образом, биотехнологические подходы играют важную роль в создании исходного селекционного материала и преодолении несовместимости родительских форм в отдаленных скрещиваниях пшеницы с тритикале.

Ключевые слова: мягкая пшеница; тритикале; полба; отдаленная гибридизация; эмбриокультура; фиолетовая окраска зерна.

Для цитирования: Петраш Н.В., Стёпочкин П.И. Создание фиолетовозерных гибридов в отдаленных скрещиваниях тритикале, мягкой пшеницы и полбы методом эмбриокультуры *in vitro*. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2023;9(4):218-223. DOI 10.18699/LettersVJ-2023-9-25

Благодарности: Работа поддержана бюджетным проектом ИЦиГ СО РАН № FWNR-2022-0037.

Original article

Development of purple-grain hybrids in distant crosses of triticale, bread wheat and emmer using the embryo culture

N.V. Petrash , P.I. Stepochkin

Abstract: Currently, in the breeding process associated with obtaining distant hybrids, biotechnological technics are widely used. The problem of non-development of the endosperm and death of the embryo at the early stage of embryogenesis in hybrid caryopses can be solved using the method of tissue culture. This paper presents the results of obtaining hybrids in forward and back crosses of hexaploid triticale (cultivars Orden, Sadko, and lines DT-43, Siars), common wheat – the donor of anthocyanin grain color (line i:S29^{PF}) and anthocyanin grain emmer (lines 27-3/17 and 31/16) using the *in vitro* embryo culture method. Using this method, we obtained a total of 41 F₁ plants from 114 isolated explants. Fertile F₂ plants were obtained from the combinations with donors of purple grain color Order × i:S29^{PF}, i:S29^{PF} × Order and Sadko × 27-3/17. They will be included in the breeding process in the future. Thus, biotechnological technics are of great importance in creating initial breeding material and overcoming parental incompatibility in distant crosses wheat with triticale.

Key words: bread wheat; triticale; emmer; distant hybridization; embryoculture; purple grain.

Сибирский научно-исследовательский институт растениеводства и селекции – филиал Федерального исследовательского центра Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, р.п. Краснообск, Новосибирская область, Россия
Siberian Research Institute of Plant Production and Breeding – Branch of the Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoobsk, Novosibirsk region, Russia

 pnv11@bionet.nsc.ru

 Петраш Н.В., Стёпочкин П.И., 2023

For citation: Petrash N.V., Stepochkin P.I. Development of purple-grain hybrids in distant crosses of triticale, bread wheat and emmer using the embryo culture. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2023;9(4):218-223. DOI 10.18699/LettersVJ-2023-9-25 (in Russian)

Acknowledgements: This work was supported by Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, budget project No. FWNR-2022-0037.

Введение

Тритикале (*x Triticosecale* Wittmack) – искусственно созданный вид, сочетающий ценные свойства пшеницы и ржи и все чаще применяемый как продовольственная и кормовая культура. Основой селекционного процесса любой культуры служит расширение генетического разнообразия с целью выявления желаемых сочетаний признаков (Белан и др., 2021). Генетический потенциал отдельных видов по ряду хозяйственно ценных признаков уже в значительной степени исчерпан. Применение отдаленной гибридизации позволяет расширить генофонд исходного материала и дает возможность создания новых форм с уникальным сочетанием признаков. Опыт мировой селекционной практики показывает, что отдаленная гибридизация имеет важное значение для дальнейшего прогресса в селекции зерновых. Перспективным направлением обогащения пшеницы является создание сортов с повышенным содержанием антоцианов – веществ с высокой биологической активностью, которые повышают устойчивость растений к стрессам и положительно влияют на здоровье человека (Khoo et al., 2017).

Сложности создания отдаленных гибридов обусловлены барьерами несовместимости при скрещивании растений разных таксонов. В отдаленной гибридизации успех оплодотворения зависит от совместимости мужского и женского растения. Гибель образовавшегося в результате оплодотворения зародыша вызвана как нарушениями в клетках самого зародыша, так и отрицательным влиянием на его рост аномально развивающегося эндосперма и тканей зародышевого мешка. Как правило, это проявляется в нарушении формирования эндосперма или полном его отсутствии, что приводит к гибели зародыша. С целью преодоления постгамной несовместимости во многих экспериментах по созданию отдаленных гибридов растений успешно применяют метод культуры зародышей *in vitro*, или эмбриокультуры.

Эмбриокультуру широко используют как в фундаментальных (Kumlehn et al., 1998), так и прикладных (Котлярова и др., 2007; Дьячук и др., 2011; Бунцевич и др., 2014; Коваленко, Поливар, 2014) исследованиях. Эта технология особенно актуальна в спасении эмбрионов при отдаленных скрещиваниях в сельском хозяйстве и плодоводстве. Кроме того, культуру незрелых зародышей применяют в активно развивающемся направлении *speed breeding* (ускоренная селекция), когда гибридный зародыш в возрасте ~21 дня дает проросток на питательной среде, минуя созревание и период покоя (Haslam, Yeung, 2011; Zheng et al., 2013; Wang et al., 2021). Для эмбриокультуры в основном используют базовые питательные среды для культивирования клеток и тканей растений, такие как среды Уайта, Нитчей, Гамборга (B5), Мурасиге–Скуга.

Скрещивание гексаплоидной пшеницы ($2n = 6x = 42$, AABBDD) с гексаплоидной тритикале ($2n = 6x = 42$, AABBRR)

характеризуется постгамной несовместимостью с нарушением эбрио- и эндоспермогенеза (Гордей, 1992; Alikina et al., 2016). Семена лишены эндосперма, поэтому для получения проростков требуется обязательное культивирование зародышей на питательной среде *in vitro*. По данным В.Н. Акининой, завязываемость гибридных зерновок в скрещиваниях пшеницы с формами тритикале, при которых материнской формой служит мягкая пшеница, составляет 52%, однако жизнеспособность таких зародышей составляет всего 37.1% (Акинина и др., 2020). Метод эмбриокультуры помогает преодолеть постгамную несовместимость при создании межвидовых гибридов, тем самым позволяет сохранить генотип и расширить генетическое разнообразие исходного селекционного материала.

Цель представленной работы заключалась в создании исходного селекционного материала с фиолетовой окраской зерна в отдаленных скрещиваниях тритикале с мягкой пшеницей и полбой методом эмбриокультуры.

Материалы и методы

В отдаленную гибридизацию были включены образцы гексаплоидной тритикале (*x Triticosecale* Wittmack), фиолетово-зерной полбы (*Triticum dicoccum* Schuebl [Schrank]) и мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.). Использованы сорта тритикале Орден, Садко и селекционные линии ДТ-43, Сиарс. Линии фиолетовозерной полбы 27-3/17 и 31/16 получены ранее на основе сложных скрещиваний сорта голозерной полбы Гремме, безостой полбы (к-25516, Чувашия, Россия) из мировой коллекции ВИР и эфиопской пшеницы *T. aethiopicum* Jakubz. (TRI 15744) – донора фиолетовой окраски перикарпа зерна из коллекции ИПК (Gatersleben, Германия). Донором фиолетовой окраски также была мягкая пшеница *i:S29Pp-D1Pp3^{PF}* (сокращенно *i:S29^{PF}*). Изогенная линия пшеницы *i:S29^{PF}* имеет антоциановую окраску колеоптиле и перикарпа зерна (Gordeeva et al., 2020). Она получена на основе сорта Саратовская 29, донором служила селекционная линия Purple Feed (к-49426, Канада) (Arbuzova et al., 1998).

Гибридизацию проводили в полевых условиях. На 16–23-е сут после опыления завязавшиеся зерновки выделяли из колоса и предварительно стерилизовали в 70% спирте, затем в асептических условиях погружали в 1% раствор моющего средства с гипохлоритом натрия на 10 мин, после чего выполняли трехкратное промывание в стерильной дистиллированной воде. Выделение зародыша из зерновки проводили в стерильных условиях под стереоскопическим микроскопом «Альтами СМ0655» (ООО «Альтами», Россия). Зародыши инокулировали щитком вниз на питательную среду Гамборга (B5) (Gamborg, Eveleigh, 1968) с добавлением сахарозы и агара в концентрациях 30 и 5 г/л соответственно. В дальнейшем зародыши культивировали под освещением. Хорошо развитые растения вынимали из пробирок, тща-



Рис. 1. Зерновки пшеницы изогенной линии $i:S29^{PF}$ (слева) и гибридная зерновка $F_1 i:S29^{PF} \times$ гексаплоидная тритикале (справа)

Fig. 1. Wheat grains of the near isogenic line $i:S29^{PF}$ (left) and hybrid grains $F_1 i:S29^{PF} \times$ hexaploid triticale (right)

тельно отмывали корни от питательной среды, пересаживали в вегетационные сосуды с грунтом и выращивали до полной зрелости.

Результаты и обсуждение

Получение новых отдаленных гибридов тритикале с пшеницей и полбой обогащает генофонд новыми ценными признаками. Одним из таких признаков является антоциановая окраска зерна. Экспериментально подтверждено, что антоцианы и их метаболиты обладают антиоксидантными, противовоспалительными, гипогликемическими, антимутагенными, антидиабетическими, противораковыми и нейропротекторными свойствами, а также полезны для здоровья глаз (Юдина и др., 2021).

Семена отдаленных гибридов тритикале с донорами фиолетовой окраски зерна лишены эндосперма, поэтому требуется проводить спасение незрелых зародышей на питательных средах. Необходимость спасения зародышей подтвердилась при доведении до созревания гибридных зерновок $F_1 i:S29^{PF} \times$ гексаплоидная тритикале. Зерна щуплые, невыполненные, эндосперм отсутствует (рис. 1, справа). Такие зерновки не имеют всхожести, и генотип будет утрачен, тогда как материнская линия $i:S29^{PF}$ имеет выполненные всхожие семена (см. рис. 1, слева).

Проведены скрещивания по семи комбинациям, завязываемость зерновок варьировала от 18.2 до 76.0 % (таблица). Для получения регенерантов по прямому пути (проростки получают из экспланта-зародыша) на безгормональную питательную среду выкладывали зародыши на 16–23-й день после опыления. Согласно периодизации эмбриогенеза, предложенной Н.Н. Кругловой, такой зародыш сформирован и способен развиваться в нормальное растение на безгормональной питательной среде (Круглова, 2014, 2023). В настоящей работе при отдаленной гибридизации отмечено не только нарушение развития эндосперма, но и самого

зародыша. Многие гибридные зерновки имели оболочку, но не имели зародыша (рис. 2, а), либо зародыш развивался аномально и представлял собой небольшое скопление пролиферируемых клеток, которые в дальнейшем не развивались на питательной среде; такие зародыши не учитывали в опыте. В случае самоопыления зерновка пшеницы к 15–17-му дню развития имеет правильно развивающийся эндосперм и зародыш (см. рис. 2, в). Экспланты-зародыши, выделенные из зерновок без эндосперма, визуально выглядели как сформированные зародыши (см. рис. 2, б) и были перенесены на питательную среду.

На 2–10-й день культивирования в зависимости от степени автономности и сформированности выделенных эксплантов отмечено несколько вариантов развития: прорастание зародышей по типу зрелого зародыша с образованием проростка и корней, развитие одного корня, развитие листа без пазушных почек и отсутствие роста зародыша с его последующей дегенерацией. Жизнеспособными считали зародыши, которые формировали растение с побегом и корнем.

В таблице представлены результаты гибридизации образцов тритикале, пшеницы, полбы и культивирования незрелых зародышей на питательной среде *in vitro*. Завязываемость гибридных зерновок в скрещиваниях пшеницы и тритикале, при которых материнской формой служила мягкая пшеница, составила 60.4 %, в обратных – 22.8 %. Однако частота жизнеспособных зародышей в прямом скрещивании была ниже, составив 27.5 %, из которых удалось получить одно (12.5 %) растение, а в обратных скрещиваниях – 100 %, из которых получено 15 (83 %) растений. Эти результаты согласуются с данными, полученными при отдаленной гибридизации в трибе Triticeae О.А. Орловской и коллегами (2010).

В скрещивании тритикале на полбу формировались жизнеспособные зародыши с частотой 79.4 %, из которых 20 (74.1 %) развились в зеленые проростки. Отмечено, что

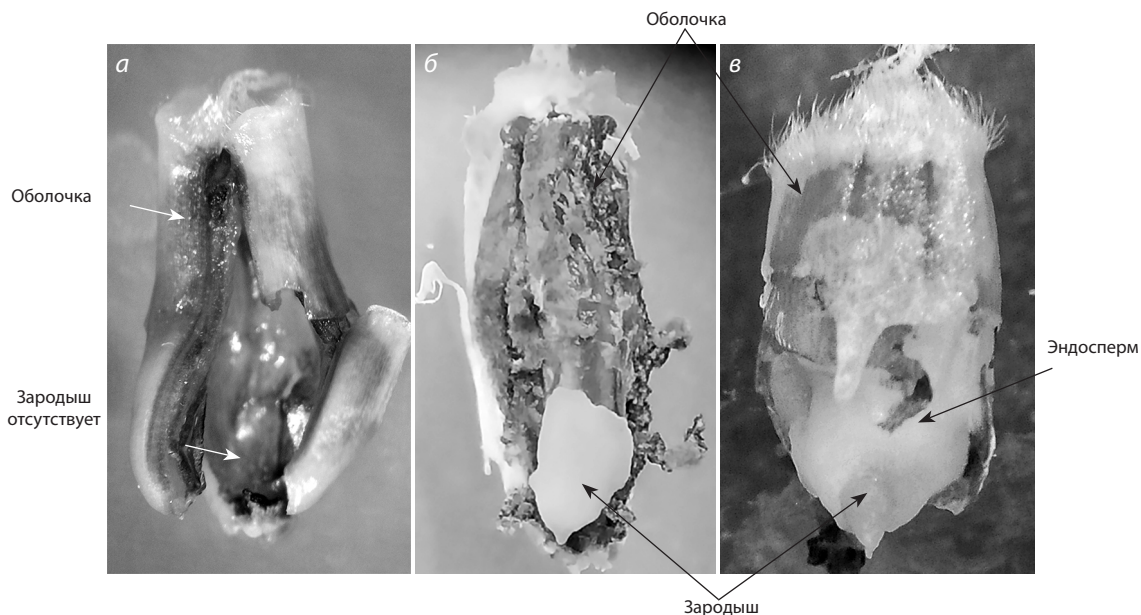


Рис. 2. Стереомикроскопические снимки развития зерновок и зародышей: а, б – гибридная зерновка (пшеницы × тритикале), 20-й день после опыления; в – зерновка пшеницы, 15–17-й день после самоопыления

Fig. 2. Stereomicroscopic images of the development of grains and embryos: а, б – hybrid grain (wheat × triticale), 20 days from pollination; с – wheat grains 15–17 days from self-pollination

Результаты гибридизации образцов тритикале, пшеницы, полбы и культивирования незрелых зародышей на питательной среде *in vitro*

Results of hybridization of samples of triticale, wheat, emmer and *in vitro* immature embryo culture

| Комбинация | Опылено цветков, шт. | Завязалось зерновок | | Сформировалось зародышей | | Получено растений F ₁ | | Получено фертильных растений, шт. | |
|---|-----------------------------|---------------------|-----|--------------------------|---------------|----------------------------------|----------------|-----------------------------------|------|
| | | шт. | % | шт. | % от зерновок | шт. | % от зародышей | | |
| <i>Triticosecale</i> × <i>T. aestivum</i> | Орден × i:S29 ^{PF} | 70 | 18 | 22.8 | 18 | 100.0* | 15 | 83.0* | 5 |
| <i>T. aestivum</i> × <i>Triticosecale</i> | i:S29 ^{PF} × Орден | 48 | 29 | 60.4 | 8 | 27.5 | 1 | 12.5 | 1 |
| <i>Triticosecale</i> × <i>T. dicoccum</i> | Садко × 27-3/17 | 96 | 34 | 35.4 | 27 | 79.4 | 20 | 74.1* | 1 |
| | 31/16 × Садко | 83 | 43 | 51.8 | 20 | 46.51 | 4 | 20.0 | 0 |
| <i>T. dicoccum</i> × <i>Triticosecale</i> | 27-3/17 × ДТ-43 | 66 | 12 | 18.2 | 7 | 58.3 | 1 | 14.28 | 0 |
| | 31/16 × Сиарс | 46 | 35 | 76.0* | 20 | 57.14 | 0 | 0 | 0 |
| | 27-3/17 × Сиарс | 132 | 40 | 30.3 | 14 | 35.0 | 0 | 0 | 0 |
| Всего | | 541 | 211 | 39.0 | 114 | 54.03 | 41 | 35.96 | 7 |
| Среднее значение | | | | 42.13 | | 57.69 | | 29.13 | 1.75 |
| Стандартное отклонение | | | | 21.24 | | 25.21 | | 34.65 | |

* Достоверное отличие от среднего значения

для комбинации «полба × тритикале» зародыши замирали на ранних стадиях эмбриогенеза и к моменту их переноса на среду являлись нежизнеспособными: из 61 зародыша только 5 развились в растения. В случае когда отцовской формой служила селекционная линия тритикале Сиарс, все зародыши были нежизнеспособными.

Дальнейшее выращивание растений F₁ показало, что основная часть колосьев были стерильны вследствие нарушений мейоза, вызванных взаимодействием разных геномов. Лишь у некоторых растений наблюдалась частичная фертильность, завязывалось от одного до трех зерен на колос. Из них в искусственных условиях получены фертиль-



Рис. 3. Колосья и зерно родительских форм и гибридов F_2 . Слева направо: тритикале сорта Орден, линия пшеницы i:S29^{PF} и гибрид F_2 (Орден \times i:S29^{PF})

Fig. 3. Ears and grains of parental forms and F_2 hybrids. From left to right: triticale variety Orden, wheat line i:S29^{PF} and hybrid F_2 Orden \times i:S29^{PF}

ные растения F_2 (рис. 3). Колосья растений F_2 отличаются от родительских форм, колос типа мягкой пшеницы, более рыхлый, чем колос тритикале, имеет небольшие остевидные отростки. Фиолетовая окраска зерна унаследована от линии пшеницы. В дальнейшем планируется проводить размножение и изучение полученных гибридов по элементам структуры урожая и качества зерна.

Выводы

Проведена отдаленная гибридизация, в которую были вовлечены тритикале, мягкая пшеница и полба. Завязываемость гибридных зерновок была наибольшей в комбинации «полба \times тритикале» (до 76 %), при которой материнской формой служила линия полбы 31/16, однако жизнеспособность зародышей была низкой. В скрещивании тритикале на полбу завязывалось меньше зерновок (35.4 %), но жизнеспособность зародышей была выше (74.1 %), чем в обратном скрещивании. В комбинации тритикале на пшеницу наблюдались низкая завязываемость зерновок (22.8 %) и высокая жизнеспособность зародышей (83 %), тогда как в обратном скрещивании завязываемость была выше (60.4 %), а жизнеспособность ниже (12.5 %). Использование метода эмбриокультуры (*in vitro*) позволило сохранить в общей сложности 41 растение F_1 из 114 выделенных эксплантов. Таким обра-

зом, биотехнологические подходы играют важную роль в создании исходного селекционного материала и преодолении постгамной несовместимости в отдаленных скрещиваниях мягкой пшеницы и полбы с тритикале.

Список литературы / References

- Акинина В.Н., Дьячук Т.И., Жилин С.В., Калашникова Э.В. Методы культуры ткани *in vitro* для создания исходного материала для селекции тритикале в Поволжье. *Зерновое хозяйство России*. 2020;1(67):64-68. DOI 10.31367/2079-8725-2020-67-1-64-68 [Akinina V.N., Diyachuk T.I., Zhilin S.V., Kalashnikova E.V. *In vitro* fabric culture methods to develop the initial material for triticale breeding in the Volga region. *Zernovoe Hozhaystvo Rossii = Grain Economy of Russia*. 2020;1(67):64-68. DOI 10.31367/2079-8725-2020-67-1-64-68 (in Russian)]
- Белан И.А., Россеева Л.П., Блохина Н.П., Григорьев Ю.П., Мухин Я.В., Трубачеева Н.В., Першина Л.А. Ресурсный потенциал сортов пшеницы мягкой яровой для условий Западной Сибири и Омской области (аналитический обзор). *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2021;22(4):449-465. DOI 10.30766/2072-9081.2021.22.4.449-465 [Belan I.A., Rosseeva L.P., Blokhina N.P., Grigoriev Yu.P., Mukhina Ya.V., Trubacheeva N.V., Pershina L.A. Resource potential of soft spring wheat varieties for the conditions of Western Siberia and Omsk region (analytical review). *Agrarnaya Nauka Euro-Severo-Vostoka = Agricultural Science Euro-North-East*. 2021;22(4):449-465. DOI 10.30766/2072-9081.2021.22.4.449-465 (in Russian)]
- Бунцевич Л.Л., Захарченко В.В., Беседина Е.Н., Костюк М.А. Эмбриокультура в селекции вишни и черешни. *Плодоводство и виноградарство Юга России*. 2014;27(3):23-29

- [Buncevich L.L., Zaharchenko V.V., Besedina E.N., Kostyuk M.A. Embryoculture in cherry breeding. *Plodovodstvo i vinogradarstvo Yuga Rossii = Fruit Growing and Viticulture of South Russia*. 2014;27(3):23-29 (in Russian)]
- Гордей И.А. Тритикале. Генетические основы создания. Минск: Наука и техника, 1992
[Gordej I.A. Triticale. Genetic basis of creation. Minsk: Nauka i Tekhnika Publ., 1992 (in Russian)]
- Дьячук Т.И., Хомякова О.В., Акинина Н., Итальянская Ю.В., Сафронова Н.Ф., Медведева Л.П. Клеточные биотехнологии и создание материала для селекции тритикале. *Вестник Российской академии сельскохозяйственных наук*. 2011;(4):32-34
[Diyachuk T.I., Homyakova O.V., Akinina N., Italiyanskaya Yu.V., Safronova N.F., Medvedeva L.P. Cellular biotechnologies and production of material for triticale breeding. *Vestnik Rossijskoj Akademii Sel'skhozajstvennyh Nauk = Vestnik of the Russian Agricultural Science*. 2011;(4):32-34 (in Russian)]
- Коваленко Н.Н., Поливарова Н.В. Эмбриокультура в селекции косточковых плодовых и декоративных культур. *Субтропическое и декоративное садоводство*. 2014;(51):200-206
[Kovalenko N.N., Polivara N.V. Embryoculture in selection of stone fruit and ornamental crops. *Subtropicheskoe i Dekorativnoe Sadovodstvo*. 2014;(51):200-206 (in Russian)]
- Котлярова Е.Б., Жидкова Е.Н., Подвигина О.А. Применение методов *in vitro* для получения межвидовых и межродовых гибридов растений семейства *Brassicaceae* (Обзор). *Вестник Воронежского государственного университета. Серия: Химия. Биология. Фармация*. 2007;(2):64-70
[Kotlyarova E.B., Zhidkova E.N., Podvigina O.A. The application of methods *in vitro* for production interspecific and intergeneric hybrids of the plants of family *Brassicaceae* (Review). *Proceedings of Voronezh State University. Series: Chemistry. Biology. Pharmacy*. 2007;(2):64-70 (in Russian)]
- Круглова Н.Н. Выявление автономности зародыша пшеницы как этап разработки экспресс-диагностической биотехнологии получения засухоустойчивых образцов. *Пермский аграрный вестник*. 2014;1(5):38-43
[Kruglova N.N. Identification of the autonomy of the wheat germ as a stage in the development of express diagnostic biotechnology for obtaining drought-resistant samples. *Perm Agrarian Journal*. 2014;1(5):38-43 (in Russian)]
- Круглова Н.Н. Выявление критических стадий раннего онтогенеза как методологический подход в изучении биологии развития растений в биотехнологических целях. *Экобиотех*. 2023;6(1):24-34. DOI 10.31163/2618-964X-2023-6-1-24-34
[Kruglova N.N. Distinguishing of the critical stages of early ontogenesis as a methodological approach in the study of plant development biology for biotechnological purposes. *Ecobiotech*. 2023;6(1):24-34. DOI 10.31163/2618-964X-2023-6-1-24-34 (in Russian)]
- Орловская О.А., Корень Л.В., Хотылева Л.В. Цитологическая характеристика гибридов пшеницы, созданных при отдаленной гибридизации в трибе *Triticeae*. *Вест. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. бйял. навук*. 2010;(4):50-54
[Orlovskaya O.A., Koren' L.V., Hotyleva L.V. Cytological characteristics of wheat hybrids created by distant hybridization in the *Triticeae* tribe. *Vesti Natsyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*. 2010;(4):50-54 (in Russian)]
- Юдина Р.С., Гордеева Е.И., Шоева О.Ю., Тихонова М.А., Хлесткина Е.К. Антоцианы как компоненты функционального питания. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2021;25(2):178-189. DOI 10.18699/VJ21.022
[Yudina R.S., Gordeeva E.I., Shoeva O.Yu., Tikhonova M.A., Khlestkina E.K. Anthocyanins as functional food components. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;25(2):178-189. DOI 10.18699/VJ21.022 (in Russian)]
- Alikina O., Chernobrovkina M., Dolgov S., Miroshnichenko D. Tissue culture efficiency of wheat species with different genomic formulas. *Crop. Breed. Appl. Biotechnol.* 2016;16(4):307-314. DOI 10.1590/1984-70332016v16n4a46
- Arbuzova V.S., Maystrenko O.I., Popova O.M. Development of near-isogenic lines of the common wheat cultivar 'Saratovskaya 29'. *Cereal Res. Commun.* 1998;26(1):39-46. DOI 10.1007/BF03543466
- Gamborg O.L., Eveleigh D.E. Culture methods and detection of glucanases in suspension cultures of wheat and barley. *Can. J. Biochem.* 1968;46(5):417-421. DOI 10.1139/o68-063
- Gordeeva E., Shamanin V., Shoeva O., Kukoeva T., Morgounov A., Khlestkina E. The strategy for marker-assisted breeding of anthocyanin-rich spring bread wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars in Western Siberia. *Agronomy*. 2020;10(10):1603. DOI 10.3390/agronomy10101603
- Haslam T.M., Yeung E.C. Zygotic Embryo Culture: An Overview. In: Thorpe T., Yeung E. (Eds.). *Plant Embryo Culture. Methods in Molecular Biology*. Vol. 710. Humana Press, 2011;3-15. DOI 10.1007/978-1-61737-988-8_1
- Khoo H.E., Azlan A., Tang S.T., Lim S.M. Anthocyanidins and anthocyanins: Colored pigments as food, pharmaceutical ingredients, and the potential health benefits. *Food Nutr. Res.* 2017;61(1):1361779. DOI 10.1080/16546628.2017.1361779
- Kumlehn J., Lörz H., Kranz E. Differentiation of isolated wheat zygotes into embryos and normal plants. *Planta*. 1998;205:327-333. DOI 10.1007/s004250050327
- Wanga M.A., Shimelis H., Mashilo J., Laing M.D. Opportunities and challenges of speed breeding: A review. *Plant Breed.* 2021;140(2):185-194. DOI 10.1111/pbr.12909
- Zheng Z., Wang H.B., Chen G.D., Yan G.J., Liu C.J. A procedure allowing up to eight generations of wheat and nine generations of barley per annum. *Euphytica*. 2013;191:311-316. DOI 10.1007/s10681-013-0909-z

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 06.09.2023. После доработки 12.10.2023. Принята к публикации 20.10.2023.