

УДК 633.111.1:581.143.6

Светлана Михайловна Ленивко*канд. биол. наук, доц., доц. каф. зоологии и генетики
Брестского государственного университета имени А. С. Пушкина***Svetlana Lenivko***Candidate of Biological Sciences, Associate Professor,
Associate Professor of the Department of Zoology and Genetics
at the Brest State A. S. Pushkin University**e-mail: zoology@brsu.brest.by*

ПРОРАСТАНИЕ ЗАРОДЫШЕЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ В КУЛЬТУРЕ IN VITRO ПОД ВЛИЯНИЕМ БРАССИНОСТЕРОИДОВ*

Выявлено новое направление действия ряда brassinosteroidов, связанное с их способностью изменять в условиях in vitro частоту прорастания зародышей мягкой пшеницы (Triticum aestivum L.) двух сортов (Дарья и Мунк) и ди гаплоидной линии Dh 67-17 при культивировании на питательных средах, приготовленных по прописи T. Murashige и F. Skoog. Также установлена существенная зависимость данного процесса от генотипа.

Ключевые слова: *эмбриокультура, Triticum aestivum L., brassinosteroidы.*

The Germination of Embryos Soft Wheat in Culture in Vitro Under the Effect of Brassynosteroids

A new direction of action of a number of brassinosteroids was revealed, associated with their ability to change the frequency germination of embryo of soft wheat (Triticum aestivum L.) of two the cultivar (Daria and Munk) and dihaploid line Dh 67-17 when cultivated on nutrient media to T. Murashige and F. Skoog. Also, a significant dependence of this process on the genotype has been established.

Key words: *embryoculture, Triticum aestivum L., brassinosteroids.*

Введение

Современные требования к развитию сельскохозяйственного производства невозможно реализовать без применения новых технологий. Во многих научно-исследовательских учреждениях мира ведется разработка и апробация методов культивирования растительных клеток и регенерации из них высокопродуктивных растений, устойчивых к абиотическим и биотическим стрессовым факторам, что позволяет получить значительный экономический эффект. Кроме того, разработка приемов повышения индукции процессов морфогенеза в культуре in vitro у важных сельскохозяйственных культур, в т. ч. числе и пшеницы (Triticum L.), расширяет возможность получения исходного материала для трансгенеза, поскольку злаки представляют труднейший объект с точки зрения экспериментальной биотехнологии. Проведенные исследования показали, что создание генетически модифицированных сортов является более удачным и коммерчески выгодным, если генетическая трансформация новых генов осуществляется непосредственно в адаптированные к местным условиям сорта пшеницы [1], однако элитные сорта редко обладают хорошей отзывчивостью в культуре клеток и тканей [2]. Одним из возможных направлений исследований повышения отзывчивости эксплантов пшеницы к условиям культивирования является оптимизация питательных сред путем включения в них brassinosteroidов (БС) – новых природных фитогормонов.

**Работа выполнена в рамках НИР «Оценка морфофизиологической и генетической активности brassinosteroidов и стероидных гликозидов для расширения спектра действия биорегуляторов растений стероидной природы» № ГР 20160577 от 01.04.2016 г. по заданию 3.15 ГПНИ «Химический синтез и продукты» (2016–2020 гг.).*

БС относят к классу растительных полигидроксистероидов и в зависимости от наличия алкильных групп при С–24 боковой цепи 5 α -холестанового углеродного скелета классифицируют как С–27-, С–28- и С–29-брасинолиды [3]. Освоение химического синтеза БС активизировало проведение исследований их биологических эффектов у различных видов растений. Различные способы биотестирования показали, что БС в низких концентрациях способны регулировать многие молекулярные и интегральные физиологические процессы, играющие существенную роль в развитии растений [4; 5]. Это указывает на расширение возможности их практического использования, в частности для повышения эффективности метода эмбриокультуры, основу которого составляют зародыши разного возраста, отличающиеся по способности реализации морфогенетической программы развития.

Цель исследования – оценка сортоспецифических реакций мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) по прорастанию изолированных зародышей в культуре *in vitro* под влиянием БС в различных концентрациях.

Материал и методы исследования

В качестве объектов исследования были отобраны два сорта – Дарья и Мунк и дигаплоидная линия Dh 67-16 мягкой пшеницы.

Сорт Дарья белорусской селекции получен методом индивидуально-семейственного отбора из гибридной популяции (81.5.1.2. Франция $\times$ Белорусская 80), отнесен к группе ценных по качеству зерна сортов яровой пшеницы, занесен в Государственный реестр сортов Республики Беларусь с 2000 г. [6; 7], а с 2006 г. включен в Реестр селекционных достижений Российской Федерации и получил широкое распространение в Центральном регионе России.

Сорт Мунк немецкой селекции внесен в группу ценных по качеству зерна сортов, используется в качестве стандарта хозяйственно-биологических характеристик. Районирован в Республике Беларусь с 1998 г. Исключен из Государственного реестра Республики Беларусь с 2014 г., однако является генетическим источником важных хозяйственно-ценных признаков, в частности высокой продуктивности [8], источником гена Lr 1 устойчивости к бурой ржавчине [9] и может быть включен в селекционный процесс новых сортов мягкой пшеницы.

Дигаплоидная линия Dh 67-16 создана методом культивирования *in vitro* пыльников межсортowego гибрида первого поколения мягкой пшеницы Безостая 1 $\times$ Миrowsкая 808. Дигаплоидная линия обладает важной чертой – гомозиготностью по всем генам с присущим ей свойством фенотипической однородности, что может обеспечить однозначность реакций растений на стрессовый фактор. Это позволяет рассматривать ее в качестве перспективного растительного тест-объекта в научных исследованиях [10].

Инокулированные на 14–16-е сутки после опыления зародыши, длина которых составляла около 1,5 мм, помещали в стерильных условиях ламинар-бокса LOGIC на питательные среды, приготовленные по прописи T. Murashige и F. Skoog (MS) [11] с добавлением брасиностероидов (эпибрасинолида – ЭБ, гомобрасинолида – ГБ, эпикастастерона – ЭК) в определенной концентрации (10–6, 10–7, 10–8 %) на фоне 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислоты (2,4-Д) в концентрации 2,0 мг/л. Контролем служила питательная среда MS без добавления брасиностероидов (MS + 2,4-Д). Культивирование проводили в термостате ТС-1/80 при + 26 °C в темноте. В каждом варианте опыта было заложено по 6 повторностей и эксплантировано от 60 до 90 зародышей пшеницы.

Статистическую обработку полученных результатов проводили согласно методам биологической статистики [12] с использованием программы Excel. Достоверность значимости различий между данными варианта опыта и контроля определяли по t-критерию

Стьюдента. Дисперсионный анализ применяли для комплексной оценки полученных средних значений по вариантам опыта, установления значимости и доли влияния факторов на их изменчивость.

Результаты исследования и их обсуждение

Полученные данные (рисунки 1, 2) показали, что прорастание зародышей в контроле у сорта Мунк и сорта Дарья происходило уже на 7-е сутки эксперимента с разной интенсивностью (33,3 и 25,0 % соответственно).

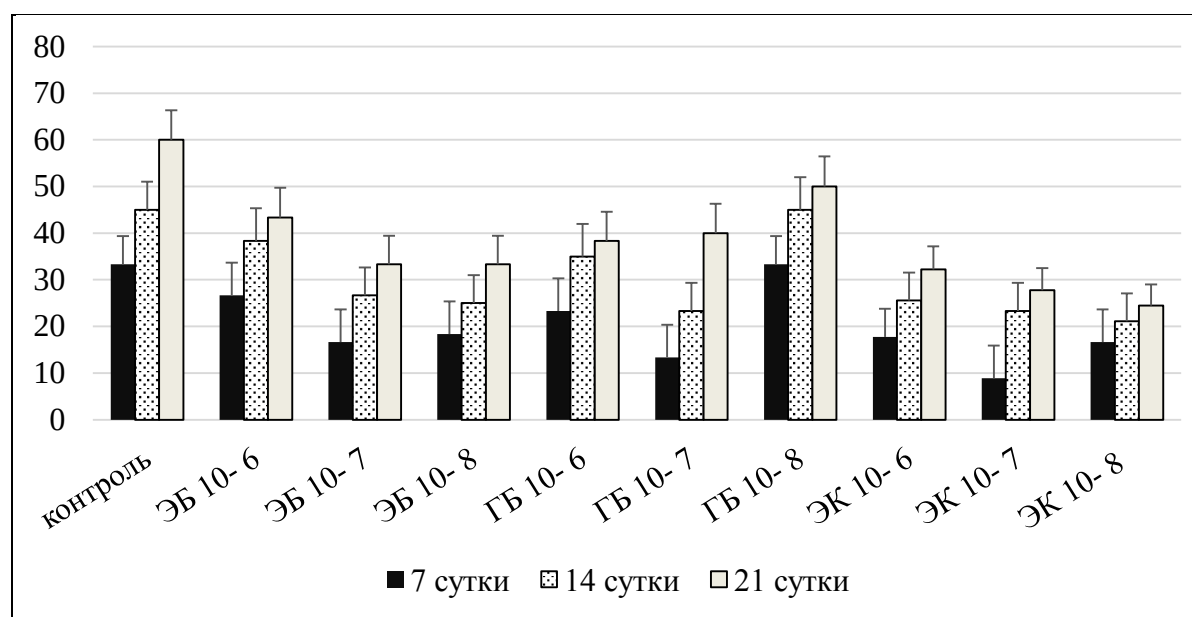


Рисунок 1. – Влияние БС на частоту прорастания зародышей мягкой пшеницы сорта Мунк, %

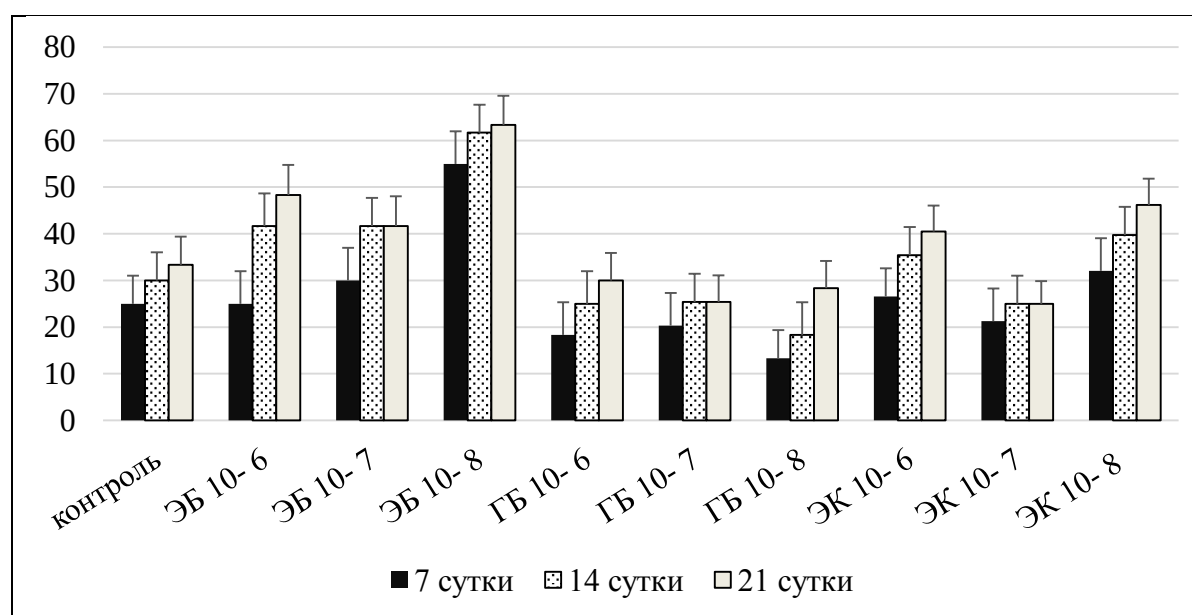


Рисунок 2. – Влияние БС на частоту прорастания зародышей мягкой пшеницы сорта Дарья, %

Генотипическая обусловленность данного показателя проявлялась и в последующие сутки эксперимента. Максимальное значение признака (60,0 %) получено у сорта Мунк на 21-е сутки эксперимента, т. е. более чем каждый второй зародыш проявлял способность к прорастанию, что снижает эффективность использования метода эбриокультуры. Добавление в питательную среду БС снижало прямое прорастание зародышей у сорта Мунк во всех вариантах опыта, за исключением добавления ГБ в концентрации 10–8 % на 7-е и 14-е сутки эксперимента, где полученные результаты оказались на уровне данных контроля (таблица 1).

Таблица 1. – Отклонение от контроля по частоте прорастания зародышей пшеницы сорта Мунк под влиянием БС в различные сутки эксперимента, %

Соединение (концентрация)	Время эксперимента		
	7-е сутки	14-е сутки	21-е сутки
ЭБ (10 ⁻⁶ %)	–6,6	–6,7	–16,7
ЭБ (10 ⁻⁷ %)	–16,6*	–18,3*	–26,7**
ЭБ (10 ⁻⁸ %)	–15,0	–20,0*	–26,7**
ГБ (10 ⁻⁶ %)	–10,0	–10,0	–21,7*
ГБ (10 ⁻⁷ %)	–20,0**	–21,7*	–20,0*
ГБ (10 ⁻⁸ %)	0	0	–10,0
ЭК (10 ⁻⁶ %)	–15,5*	–19,4*	–27,8**
ЭК (10 ⁻⁷ %)	–24,4**	–21,7**	–32,2**
ЭК (10 ⁻⁸ %)	–16,6*	–23,9**	–35,6**

Примечание – * – достоверно при $P \leq 0,05$; ** – достоверно при $P \leq 0,01$.

Статистически достоверное уменьшение частоты формирования проростков у зародышей сорта Мунк на фоне различного содержания БС показано на 7-е сутки – в пяти, на 14-е сутки – в шести, а на 21-е сутки – в семи вариантах эксперимента. На 7-е сутки эксперимента наибольший ингибирующий эффект проявили БС в концентрации 10–7 % в ряду ЭК > ГБ > ЭБ. В последующие сутки эксперимента влияние ЭБ и ЭК по сдерживанию частоты прорастания зародышей у сорта Мунк усиливалось с каждым последующим десятикратным разбавлением их концентраций. ГБ проявил противоположное действие: на 21-е сутки эксперимента желаемый эффект усиливался с повышением концентрации.

Проведенный двухфакторный дисперсионный анализ показал достоверность различий по влиянию на частоту формирования проростков у зародышей мягкой пшеницы сорта Мунк варианта эксперимента (БС в определенной концентрации) с вероятностью $P \leq 0,01$ (таблица 2). Достоверным оказалось и влияние продолжительности эксперимента. Оценка относительной роли испытанных БС в определенной концентрации и времени регистрации результатов в изменчивости параметра «частота побегообразования» в культуре зародышей пшеницы сорта Мунк показала их примерно равный вклад (49,43 и 45,57 % соответственно).

Таблица 2. – Двухфакторный дисперсионный анализ изменчивости частоты прорастания зародышей мягкой пшеницы сорта Мунк под влиянием БС в определенной концентрации в различные сутки эксперимента

Источник вариации	SS	df	MS	F	F ₀₅	Доля влияния фактора, %
БС в определенной концентрации	1332,67	8	166,58	19,79	2,59	49,43
Продолжительность эксперимента	1228,69	2	614,35	72,98	3,63	45,57
Случайные отклонения	134,68	16	8,42			5,0

Таким образом, статистически достоверно установлено усиление влияния БС в определенной концентрации на торможение прорастания зародышей пшеницы сорта Мунк с увеличением времени воздействия. Наибольшее влияние оказал ЭК в концентрациях 10^{-8} , 10^{-7} и 10^{-6} %, ЭБ в концентрациях 10^{-8} и 10^{-7} %.

Эффективным, хотя и статистически недостоверным, по подавлению преждевременного прорастания незрелых зародышей у сорта Дарья оказалось использование лишь ГБ во всех испытанных концентрациях (таблица 3). Добавление ЭК в концентрации 10^{-7} % в питательную среду MS также супрессировало процесс прямого прорастания зародышей у сорта Дарья по сравнению с контролем на протяжении всего эксперимента.

Таблица 3. – Отклонение от контроля по частоте прорастания зародышей пшеницы сорта Дарья под влиянием БС в различные сутки эксперимента, %

Соединение (концентрация)	Время эксперимента		
	7-е сутки	14-е сутки	21-е сутки
ЭБ (10^{-6} %)	0	+11,7	+15,0
ЭБ (10^{-7} %)	+5,0	+11,7	+8,4
ЭБ (10^{-8} %)	+30,0**	+31,7**	+30,0**
ГБ (10^{-6} %)	-6,7	-5,0	-3,3
ГБ (10^{-7} %)	-4,7	-4,6	-7,9
ГБ (10^{-8} %)	-11,7	-11,7	-5,0
ЭК (10^{-6} %)	+1,6	+5,4	+7,2
ЭК (10^{-7} %)	-3,8	-5,0	-8,3
ЭК (10^{-8} %)	+7,1	-9,7	+12,9

Примечание – ** – достоверно при $P \leq 0,01$.

В остальных вариантах эксперимента отмечено увеличение частоты прорастания зародышей сорта Дарья под влиянием БС по сравнению с контролем, причем ЭБ в концентрации 10^{-8} % достоверно с вероятностью $P \leq 0,01$ способствовал повышению побегообразования на 30,0 %.

Оценка относительной роли испытанных концентраций БС и продолжительности их влияния в изменчивости параметра «частота побегообразования» в культуре зародышей пшеницы сорта Дарья показала, что в большей степени данный показатель зависит от БС в определенной концентрации, доля влияния которого в варьировании составила 81,68 %. Доля влияния продолжительности эксперимента составила 14,58 % (таблица 4).

Таблица 4. – Двухфакторный дисперсионный анализ изменчивости частоты прорастания зародышей мягкой пшеницы сорта Дарья под влиянием БС в определенной концентрации в различные сутки эксперимента

Источник вариации	SS	df	MS	F	F ₀₅	Доля влияния фактора, %
БС в определенной концентрации	3698,97	8	462,37	43,70	2,59	81,68
Продолжительность эксперимента	660,10	2	330,05	31,20	3,63	14,58
Случайные отклонения	169,27	16	10,58			3,74

Таким образом, БС оказали разнонаправленное влияние на частоту прорастания зародышей мягкой пшеницы сорта Дарья, которое не зависело от продолжительности эксперимента. Незначительное торможение формирования проростков у зародышей вызывал ГБ во всех испытанных концентрациях и ЭК в концентрации 10^{-7} %.

Интенсивность прорастания зародышей дигаплоидной линии пшеницы Dh 67-17 в контроле на 7-е сутки эксперимента составила 12,0 %, что в 2 и 2,5 раза меньше частоты прорастания зарегистрированной у сортов Дарья и Мунк соответственно. Максимальное значение показателя у линии Dh 67-17 составило 21,0 % на 21-е сутки, т. е. только каждый пятый зародыш проявлял способность к прорастанию (рисунок 3).

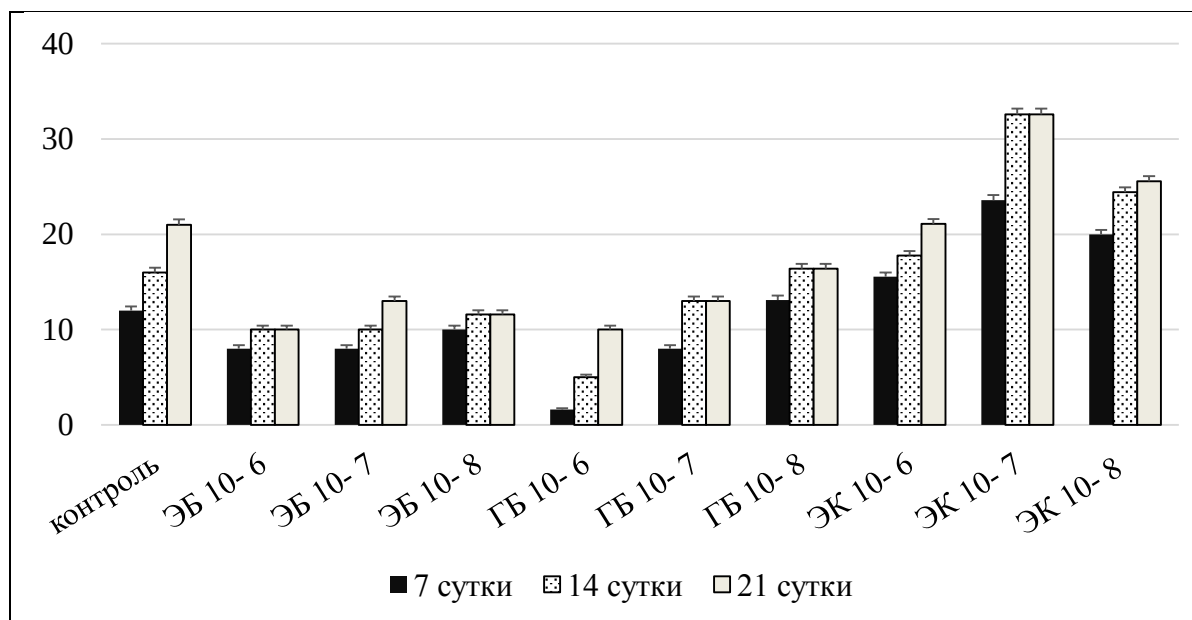


Рисунок 3. – Влияние БС на частоту прорастания зародышей дигаплоидной линии пшеницы Dh 67-17, %

При добавлении в питательную среду MS ЭБ во всех испытанных концентрациях и ГБ в концентрациях 10^{-6} и 10^{-7} % наблюдалось достоверное снижение прямого прорастания зародышей у дигаплоидной линии пшеницы Dh 67-17 (таблица 5).

Таблица 5. – Отклонение от контроля по частоте прорастания зародышей дигаплоидной линии пшеницы Dh 67-17 под влиянием БС в различные сутки эксперимента, %

Соединение (концентрация)	Время эксперимента		
	7-е сутки	14-е сутки	21-е сутки
ЭБ (10^{-6} %)	-4,0**	-6,0**	-11,1**
ЭБ (10^{-7} %)	-4,0**	-6,0**	-8,0**
ЭБ (10^{-8} %)	-2,0**	-4,4**	-9,4**
ГБ (10^{-6} %)	-10,4**	-11,0**	-11,0**
ГБ (10^{-7} %)	-4,0**	-3,0**	-8,0**
ГБ (10^{-8} %)	+1,1	+0,4	-4,61**
ЭК (10^{-6} %)	+3,6**	+1,8*	+0,1
ЭК (10^{-7} %)	+11,6**	+16,6**	+11,6**
ЭК (10^{-8} %)	+8,0**	+8,4**	+4,6**

Примечание – * – достоверно при $P \leq 0,05$; ** – достоверно при $P \leq 0,01$.

ГБ в концентрации 10^{-8} % проявил статистически значимое ингибирование формирования проростков только на 21-е сутки эксперимента. Наибольший эффект по торможению прорастания зародышей, на 11,1 % по сравнению с контролем, отмечен в варианте эксперимента с ЭБ в концентрации 10^{-6} % на 21-е сутки эксперимента. ГБ в концентрации 10^{-6} % на протяжении всего эксперимента также проявлял выраженный высо-

кий ингибирующий эффект. Снижение образования проростков составило 10,4 % на 7-е сутки и 11,0 % на 14-е и 21-е сутки. ЭК во всех концентрациях проявлял способность к усилению процесса прорастания зародышей дигамплоидной линии пшеницы Dh 67-17, причем наиболее выраженный эффект наблюдался под влиянием концентрации 10^{-7} %.

Двухфакторный дисперсионный анализ установил, что влияние БС в определенной концентрации в изменчивости параметра «частота прорастания зародышей» у дигамплоидной линии пшеницы Dh 67-17 больше и составляет 89,51 %. Доля влияния продолжительности эксперимента составила 7,85 % (таблица 6).

Таблица 6. – Двухфакторный дисперсионный анализ изменчивости частоты прорастания зародышей дигамплоидной линии пшеницы Dh 67-17 под влиянием БС в определенной концентрации в различные сутки эксперимента

Источник вариации	SS	df	MS	F	F ₀₅	Доля влияния фактора, %
БС в определенной концентрации	1392,55	8	174,07	67,69	2,59	89,51
Продолжительность эксперимента	122,07	2	61,04	23,73	3,63	7,85
Случайные отклонения	41,15	16	2,57			2,64

Таким образом, полученные нами данные показали, что БС проявили различное влияние на частоту прорастания зародышей дигамплоидной линии пшеницы Dh 67-17, которое, как и у мягкой пшеницы сорта Дарья, не зависело от продолжительности эксперимента. Однако в отношении линии Dh 67-17 установлена возможность использования испытанных концентраций ЭБ и ГБ для статистически достоверного снижения процесса нежелательного преждевременного прорастания зародышей на питательной среде MS. Экспериментальные данные указывают на возможность использования БС в качестве фактора, регулирующего частоту прорастания зародышей у мягкой пшеницы.

Проведенные эксперименты по оценке влияния различных концентраций БС на прорастание зародышей дигамплоидной линии Dh 67-17 и двух сортов яровой мягкой пшеницы также показали высокую зависимость ответных реакций от генотипа. Для статистического выяснения зависимости изменчивости частоты прорастания зародышей мягкой пшеницы в различные сутки эксперимента в системе «БС в определенной концентрации – генотип» был проведен двухфакторный дисперсионный анализ (таблицы 7–9).

Проведенный дисперсионный анализ показал достоверное влияние генотипа с вероятностью $P \leq 0,01$ в варьировании частоты прорастания зародышей пшеницы на протяжении всего эксперимента. Доля влияния генотипа в изменчивости формирования проростков возрастала с увеличением времени проведения эксперимента. Так, на 7-е сутки эксперимента доля влияния генотипа составляла 33,71 %, на 14-е сутки – 41,35 %, на 21-е – 52,06 %. Увеличение доли влияния генотипа происходило за счет снижения доли влияния как БС в определенной концентрации, так и случайных отклонений. Высокий процент случайных отклонений в общей изменчивости параметра «частота прорастания зародышей» указывает на наличие других факторов.

Таблица 7. – Двухфакторный дисперсионный анализ влияния БС в определенной концентрации и генотипа на изменчивость частоты прорастания зародышей пшеницы на 7-е сутки эксперимента

Источник вариации	SS	df	MS	F	F ₀₅	Доля влияния фактора, %
БС в определенной концентрации	426,15	8	53,27	0,55	2,59	14,39
Генотип	997,99	2	499,0	5,20	3,63	33,71
Случайные отклонения	1536,51	16	96,03			51,90

Таблица 8. – Двухфакторный дисперсионный анализ влияния БС в определенной концентрации и генотипа на изменчивость частоты прорастания зародышей пшеницы на 14-е сутки эксперимента

Источник вариации	SS	df	MS	F	F ₀₅	Доля влияния фактора, %
БС в определенной концентрации	341,28	8	42,66	0,32	2,59	8,01
Генотип	1762,38	2	881,19	6,53	3,63	41,35
Случайные отклонения	2158,01	16	134,88			50,64

Таблица 9. – Двухфакторный дисперсионный анализ влияния БС в определенной концентрации и генотипа на изменчивость частоты прорастания зародышей пшеницы на 21-е сутки эксперимента

Источник вариации	SS	df	MS	F	F ₀₅	Доля влияния фактора, %
БС в определенной концентрации	272,05	8	34,01	0,27	2,59	5,65
Генотип	2505,53	2	1252,77	9,85	3,63	52,06
Случайные отклонения	2035,29	16	127,21			42,29

Заключение

Проведенное обобщение полученных результатов по оценке генотипических реакций мягкой пшеницы на примере двух сортов и одной дигамплоидной линии по прорастанию зародышей в культуре *in vitro* под влиянием БС в определенной концентрации позволило установить статистически достоверное влияние генотипа. При этом показано, что использование гомозиготного дигамплоидного материала позволяет получить статистически достоверные результаты в большинстве вариантов эксперимента в отличие от использования генетически гетерогенного сортового материала. Установить направление ответной реакции генотипа по прорастанию зародышей в вариантах эксперимента при введении в питательный субстрат определенной концентрации БС по отклонению от данных контроля можно по результатам краткосрочного эксперимента (на 7-е и 14-е сутки). В отношении пшеницы сорта Мунк установлена возможность использования ЭК в концентрациях 10^{-8} , 10^{-7} и 10^{-6} %, ЭБ в концентрациях 10^{-8} и 10^{-7} %, в отношении дигамплоидной линии Dh 67-17 – испытанных концентраций ЭБ и ГБ для статистически достоверного снижения процесса нежелательного преждевременного прорастания зародышей на питательной среде MS. Обнаруженное нами новое явление способности БС снижать процесс прямого прорастания зародышей в условиях *in vitro* у пшеницы согласуется с ранее полученными результатами по ингибированию экзогенным ЭБ роста гипокотыля у *Arabidopsis thaliana* L. в темноте [13].

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Jones, H. D. Wheat transformation: current technology and applications to grain development and composition / H. D. Jones // J. of Cereal Science. – 2005. – Vol. 41. – P. 137–147.
2. Bhalla, P. L. Wheat transformation – an update of recent progress / P. L. Bhalla, H. N. Ottonhof, M. B. Singh // Euphytica. – 2006. – Vol. 149, Nr 3. – P. 353–366.
3. Bajguz, A. The chemical characteristic and distribution of brassinosteroids in plants / A. Bajguz, A. Tretyn // Phytochemistry. – 2003. – Vol. 62. – P. 1027–1046.
4. Хрипач, В. А. Брассиностероиды / В. А. Хрипач, Ф. А. Лахвич, В. Н. Жабинский. – Минск : Наука и техника, 1993. – 287 с.
5. Shamsul, H. Brassinosteroids: A class of plant hormone / H. Shamsul, A. Aqil. – Springer, 2011. – 476 p.

6. Государственный реестр сортов и декоративно-кустарниковых пород [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://sorttest.by/gosudarstvennyy-reyestr-sortov-2017-1>.
7. Описание сортов растений. Зерновые. Пшеница мягкая яровая [Электронный ресурс] / Гос. инспекция по испытанию и охране сортов растений. – Минск, 2011. – Режим доступа: <http://sorttest.by/f/pshenica-myagkaya-yarovaya.pdf>.
8. Гриб, С. И. Научная кооперация по селекции яровой пшеницы для условий Беларуси и Нечерноземья России / С. И. Гриб // Вест. Нац. акад. наук Беларуси. – 2013. – № 3. – С. 35–39.
9. Долматович, Т. В. Молекулярная идентификация генов устойчивости к бурой ржавчине в сортах яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) / Т. В. Долматович, А. А. Булойчик // Докл. Нац. акад. наук Беларуси. – 2015. – Т. 59, № 3. – С. 66–70.
10. Ленивко, С. М. Применение дигамплоидных линий как растительных тест-систем в научных исследованиях / С. М. Ленивко // От классических методов генетики и селекции к ДНК-технологиям (к 95-летию со дня рождения академика Н. В. Турбина) : материалы 3-й Междунар. науч. конф. – Минск : Право и экономика, 2007. – С. 51.
11. Murashige, T. A revised medium for rapid growth and bio assays with tobacco tissue cultures / T. Murashige, F. Skoog // *Physiol. Plantarum*. – 1962. – Vol. 15. – P. 473–497.
12. Рокицкий, П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий. – 3-е изд., испр. – Минск : Выш. шк., 1973. – 320 с.
13. CYP72B1 inactivates brassinosteroid hormones: an intersection between photomorphogenesis and plant steroid signal transduction / E. M. Turk [et al.] // *Plant Physiol*. – 2003. – Vol. 133. – P. 1643–1653.

REFERENCES

1. Jones, H. D. Wheat transformation: current technology and applications to grain development and composition / H. D. Jones // *J. of Cereal Science*. – 2005. – Vol. 41. – P. 137–147.
2. Bhalla, P. L. Wheat transformation – an update of recent progress / P. L. Bhalla, H. N. Ottonhof, M. B. Singh // *Euphytica*. – 2006. – Vol. 149, Nr 3. – P. 353–366.
3. Bajguz, A. The chemical characteristic and distribution of brassinosteroids in plants / A. Bajguz, A. Tretyn // *Phytochemistry*. – 2003. – Vol. 62. – P. 1027–1046.
4. Khripach, V. A. Brassinosteroidy / V. A. Khripach, F. A. Lakhvich, V. N. Zhabinskij. – Минск : Nauka i tekhnika, 1993. – 287 s.
5. Shamsul, H. Brassinosteroids: A class of plant hormone / H. Shamsul, A. Aqil. – Springer, 2011. – 476 p.
6. Gosudarstviennyj rejestr sortov i diekorativno-kustarnikovykh porod [Elektronnyj resurs]. – Rezhim dostupa: <http://sorttest.by/gosudarstvennyy-reyestr-sortov-2017-1>.
7. Opisanije sortov rastenij. Ziernovyje. Pshenica miagkaja jarovaja [Elektronnyj resurs] / Gos. inspiekcija po ispytaniju i okhrane sortov rastenij. – Minsk, 2011. – Rezhim dostupa: <http://sorttest.by/f/pshenica-myagkaya-yarovaya.pdf>.
8. Grib, S. I. Nauchnaja kooperacija po sielekcii jarovoj pshenicy dlja uslovij Bielarusi i Niechiernoziem'ja Rossii / S. I. Grib // Вест. Нац. акад. наук Беларуси. – 2013. – № 3. – С. 35–39.
9. Dolmatovich, T. V. Moliekuliarnaja identifikacija gienov ustojchivosti k buroj rzhavchinie v sortakh jarovoj miagkoj pshenicy (*Triticum aestivum* L.) / T. V. Dolmatovich, A. A. Bulojchik // Dokl. Nac. akad. nauk Bielarusi. – 2015. – T. 59, № 3. – S. 66–70.
10. Lienivko, S. M. Primienienije digaploidnykh linij kak rastitel'nykh test-sistiem v nauchnykh issliedovaniyakh / S. M. Lienivko // Ot klassichieskikh mietodov gienetiki i siielekcii k DNK-tekhnologijam (k 95-lietiju so dnia rozhdienija akadiemika N. V. Turbina) : matierialy 3-j Miezhhdunar. nauch. konf. – Minsk : Pravo i ekonomika, 2007. – S. 51.

-
11. Murashige, T. A revised medium for rapid growth and bio assays with tobacco tissue cultures / T. Murashige, F. Skoog // *Physiol. Plantarum*. – 1962. – Vol. 15. – P. 473–497.
 12. Rokickij, P. F. *Biologichieskaja statistika* / P. F. Rokickij. – 3-ye izd., ispr. – Minsk : Vysh. shk., 1973. – 320 s.
 13. CYP72B1 inactivates brassinosteroid hormones: an intersection between photomorphogenesis and plant steroid signal transduction / E. M. Turk [et al.] // *Plant Physiol.* – 2003. – Vol. 133. – P. 1643–1653.

Рукапіс наступіў у рэдакцыю 15.01.2021