

УДК 633.111.1:581.143.6

**С. М. Ленивко**

канд. биол. наук, доц., доц. каф. зоологии и генетики  
Брестского государственного университета имени А. С. Пушкина  
e-mail: [zoology@brsu.brest.by](mailto:zoology@brsu.brest.by)

**ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ КОНЦЕНТРАЦИЙ СТЕРОИДНЫХ СОЕДИНЕНИЙ  
НА ФОРМИРОВАНИЕ ПРОРОСТКОВ В ЭМБРИОКУЛЬТУРЕ  
МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ СОРТА «ВАСИЛИСА»\***

*Представлены экспериментальные данные по исследованию нового направления действия ряда brassinosteroidов и стероидных гликозидов на индукцию морфогенетических процессов в эмбриокультуре *Triticum aestivum* L. сорта «Василиса» в условиях *in vitro*. Выявлена способность стероидных соединений к изменению частоты прорастания зародышей мягкой пшеницы сорта «Василиса» на питательных средах, что представляется перспективным для регулирования этого процесса.*

**LENIVKO S. M.**

**THE EFFECTS OF VARIOUS CONCENTRATIONS OF STEROID COMPOUNDS  
ON THE FORMATION OF SEEDLINGS IN THE EMBRYO CULTURE OF SOFT WHEAT  
OF THE CULTIVAR «VASILISA»\***

*The article presents experimental data on the study of a new direction of action of a number of brassinosteroids and steroid glycosides on the induction of morphogenetic processes in the embryo culture of *Triticum aestivum* L. of the Cultivar «Vasilisa» *in vitro*. The ability of steroid compounds to change the frequency germination of embryo of soft wheat of the Cultivar «Vasilisa» on nutrient media is revealed, which seems promising for regulating this process.*

**Введение**

Метод эмбриокультуры – культивирование на питательных средах изолированных зародышей в условиях *in vitro* – успешно используется для регенерации растений селекционных линий и коммерческих сортов мягкой яровой и озимой пшеницы, для построения различных модельных систем, имитирующих природные стрессы на уровне растительных эксплантов, с целью отбора толерантных форм растений. Согласно представленным в литературе данным, соматические клетки развивающегося зародыша злаков дифференцируются достаточно рано, что сопровождается потерей их митотической активности и морфогенетической способности. Поэтому для индукции каллусогенеза и поддержания высокой скорости неорганизованного роста клеточных культур *in vitro* рекомендовано введение ауксинов в питательную среду [1].

Наиболее часто используют синтетический аналог индолил-3-уксусной кислоты – 2,4-дихлорфеноксиуксусную кислоту (2,4-Д). Ауксин 2,4-Д был определен лучшим гормоном для индукции и формирования морфогенного каллуса у мягкой пшеницы. Он усваивается медленнее, чем индолил-3-уксусная или  $\alpha$ -нафтил-уксусная кислоты, поэтому является более активным для поддержания морфогенетического состояния. Рекомендуемыми концентрациями 2,4-Д являются от 1,0 до 3,0 мг/л [2]. В работе Н. Н. Кругловой и А. А. Катасоновой [3] показано, что культивирование незрелых зародышей мягкой пшеницы сорта «Симбирка» на питательной среде без 2,4-Д приводило к их дегенерации,

*\*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.).*

а зрелые зародыши через 10–12 суток культивирования формировали неморфогенный каллус либо давали начало проросткам. При этом было отмечено, что концентрация 2,4-Д играет определенную роль в формировании морфогенного каллуса, хотя и не главенствующую. В связи с большой практической значимостью метода эмбриокультуры для развития селекционного процесса у злаковых культур актуальным остается совершенствование системы культивирования *in vitro* эксплантов, обладающих высоким морфогенным потенциалом. Цель исследования – сравнительный анализ влияния диапазона концентраций ( $10^{-6}$ ,  $10^{-7}$ ,  $10^{-8}$ ,  $10^{-9}$  %) ряда брассиностероидов (БС) и стероидных гликозидов (СГ) в составе двух типов питательных сред (на фоне 2,4-Д и без добавления 2,4 Д) на частоту формирования проростков у зародышей мягкой пшеницы сорта «Василиса».

### Материал и методы

В качестве объекта исследования выбран районированный в Республике Беларусь сорт мягкой пшеницы «Василиса» (*Triticum aestivum* L.), включенный в Государственный реестр Республики Беларусь в 2010 г. [4]. Сорт «Василиса» белорусской селекции с яровым типом развития является среднеспелым сортом, характеризуется слабой восприимчивостью к грибным болезням, устойчивостью к полеганию, обладает высокими хлебопекарными качествами [5]. Все это обуславливает возможность использования его в качестве объекта исследования.

Культивирование изолированных зародышей проводили на модифицированных питательных средах, приготовленных по прописи Т. Murashige и F. Skoog (MS), с добавлением БС (эпибрассинолида – ЭБ, гомобрассинолида – ГБ, эпикастастерона – ЭК) и СГ (мелонгазида – МЗ, никотианогида – НЗ, рустикозида – РЗ) в определенной концентрации ( $10^{-6}$ ,  $10^{-7}$ ,  $10^{-8}$ ,  $10^{-9}$  %) на фоне 2,4-Д в концентрации 2,0 мг/л и без добавления 2,4 Д. Контролем служили два типа питательных сред без добавления стероидных соединений: MS + 2,4-Д и MS без 2,4-Д.

Два лабораторных эксперимента включали следующие варианты опыта:

- |                           |                             |
|---------------------------|-----------------------------|
| 1) MS + 2,4-Д (контроль); | 1) MS без 2,4-Д (контроль); |
| 2) MS + 2,4-Д + ЭБ;       | 2) MS без 2,4-Д + ЭБ;       |
| 3) MS + 2,4-Д + ГБ;       | 3) MS без 2,4-Д + ГБ;       |
| 4) MS + 2,4-Д + ЭК;       | 4) MS без 2,4-Д + ЭК;       |
| 5) MS + 2,4-Д + МЗ;       | 5) MS без 2,4-Д + МЗ;       |
| 6) MS + 2,4-Д + НЗ;       | 6) MS без 2,4-Д + НЗ;       |
| 7) MS + 2,4-Д + РЗ.       | 7) MS без 2,4-Д + РЗ.       |

Зародыши размером 1,5–2,0 мм выделяли на 15–16 сутки после опыления из предварительно простерилизованных 30 %-м раствором NaClO, а затем трехкратно промытых автоклавированной дистиллированной водой незрелых зерновок. Изолированные зародыши в каждом варианте опыта пассировали щитком вниз на питательную среду в асептических условиях ламинар-бокса LOGIC. Для получения сопоставимых данных эксперимент выполнялся по разработанному подходу, согласно которому одновременно на питательную среду эксплантировались зародыши как в контроле, так и вариантах эксперимента по одному из стероидных соединений. Культивирование проводили в термостате ТС-1/80 при  $+26^{\circ}\text{C}$  в темноте. В каждом варианте опыта было заложено по 6 повторностей и эксплантировано от 30 до 60 зародышей мягкой пшеницы. Влияние различных концентраций БС и СГ на частоту прорастания зародышей сорта мягкой пшеницы «Василиса» оценивали на 7-е сутки культивирования.

Статистическую обработку полученных результатов проводили согласно методам биологической статистики [6] 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 на 7-е сутки эксперимента результаты показали, что в контроле зародыши мягкой пшеницы сорта «Василиса», культивируемые в условиях *in vitro* на питательной среде MS + 2,4-Д, прорастали в среднем с частотой 59 %, а на MS без 2,4-Д – 55 %. Добавление в питательную среду, содержащую 2,4-Д, различных концентраций БС сказалось на изменении исследуемого показателя (рисунок 1).

ЭБ во всех исследуемых концентрациях на фоне 2,4-Д снижал частоту прорастания зародышей, причем с каждым последующим десятикратным разбавлением наблюдалось уменьшение прорастания от 6,8 до 16,1 % соответственно. Сходное проявление действия ЭБ отмечено и на питательной среде без добавления 2,4-Д, однако снижение прорастания зародышей сорта «Василиса» было менее значительным (от 3,3 до 13,3 %).

ГБ в концентрациях  $10^{-6}$  и  $10^{-7}$  % на фоне 2,4-Д повышал частоту прорастания зародышей на 8,0 и 5,2 % соответственно. Последующее десятикратное разбавление ГБ приводило к снижению частоты прорастания зародышей на 4,3 и 14,8 % в ряду концентраций  $10^{-8}$  и  $10^{-9}$  %. ЭК на фоне 2,4-Д снижал частоту прорастания зародышей сорта «Василиса» на 13,4 % по сравнению с контролем только в концентрации  $10^{-9}$  %. Остальные исследуемые концентрации ЭК ( $10^{-6}$ ,  $10^{-7}$  и  $10^{-8}$  %) приводили к увеличению частоты прорастания зародышей мягкой пшеницы, причем наибольшее превышение данных контроля (на 11,0 %) было отмечено под влиянием самой высокой концентрации. В семи вариантах эксперимента с использованием питательной среды MS без 2,4-Д при добавлении ГБ и ЭК в диапазоне концентраций ( $10^{-6}$ ,  $10^{-7}$ ,  $10^{-8}$ ,  $10^{-9}$  %) наблюдалось уменьшение частоты прорастания зародышей. Наиболее значительное достоверное снижение частоты прорастания на 18,4 % отмечено под влиянием  $10^{-9}$  % ЭК.

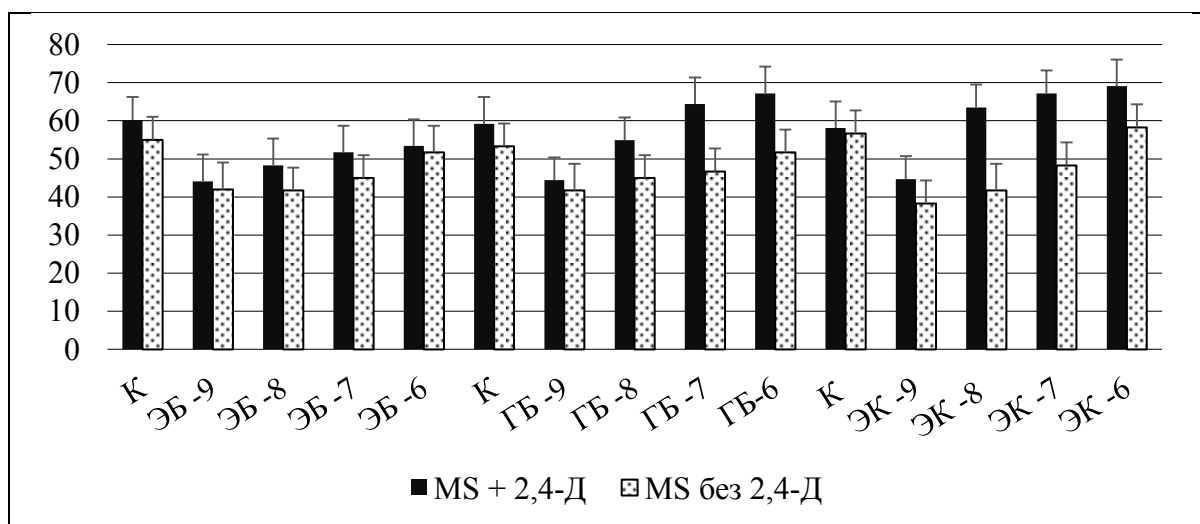


Рисунок 1. – Влияние БС на частоту прорастания зародышей сорта «Василиса» мягкой пшеницы, %

Сравнительный анализ данных экспериментов по исследованию влияния различных концентраций БС на индукцию морфогенетических процессов у зародышей пшеницы сорта «Василиса» на гормональной (с добавлением 2,0 мг/л 2,4-Д) и безгормональной (без добавления 2,0 мг/л 2,4-Д) питательной среде MS в условиях *in vitro* показал, что из двенадцати вариантов эксперимента в восьми вариантах наблюдался сходный эффект, и только в четырех вариантах – противоположное действие. Причем

малые концентрации всех испытанных БС на двух типах питательных сред проявили снижение частоты формирования проростков у зародышей мягкой пшеницы сорта «Василиса». Однонаправленные ответные реакции зародыши пшеницы сорта «Василиса» продемонстрировали на действие всех концентраций ЭБ на двух типах питательных сред.

Для статистического выяснения закономерностей изменчивости частоты прорастания зародышей мягкой пшеницы сорта «Василиса» в системе «концентрация исследованных БС – тип питательной среды» был проведен двухфакторный дисперсионный анализ, результаты которого представлены в таблице 1.

Таблица 1. – Двухфакторный дисперсионный анализ изменчивости частоты прорастания зародышей сорта мягкой пшеницы «Василиса» в зависимости от концентрации БС и присутствия 2,4-Д в питательной среде MS

Источник вариации	SS	df	MS	F	F <sub>05</sub>	Доля влияния фактора, %
Концентрация	1 129,36	11	102,67	4,27	2,82	56,42
Тип питательной среды	608,03	1	608,03	25,31	4,84	30,38
Случайные отклонения	264,29	11	24,03			13,20
Общее	2 001,68	23				

Проведенный двухфакторный дисперсионный анализ показал достоверность различий по влиянию на частоту формирования проростков у зародышей мягкой пшеницы сорта «Василиса» варианта эксперимента (концентрации испытанных БС) с вероятностью  $P \leq 0,01$ . Достоверным оказалось и влияние двух типов питательных сред MS (гормональной и безгормональной). Оценка относительной роли концентрации испытанных БС и типа питательной среды в изменчивости параметра «частота побегообразования» в культуре зародышей пшеницы сорта «Василиса» показала, что в большей степени она зависит от концентрации и вида БС, доля влияния которых в варьировании данного показателя составила 56,42 %. Доля влияния типа питательной среды составила 30,38 %.

Полученные на 7-е сутки эксперимента результаты показали, что добавление в питательную среду, содержащую 2,4-Д, различных концентраций СГ сказалось на изменении исследуемого показателя следующим образом (рисунок 2).

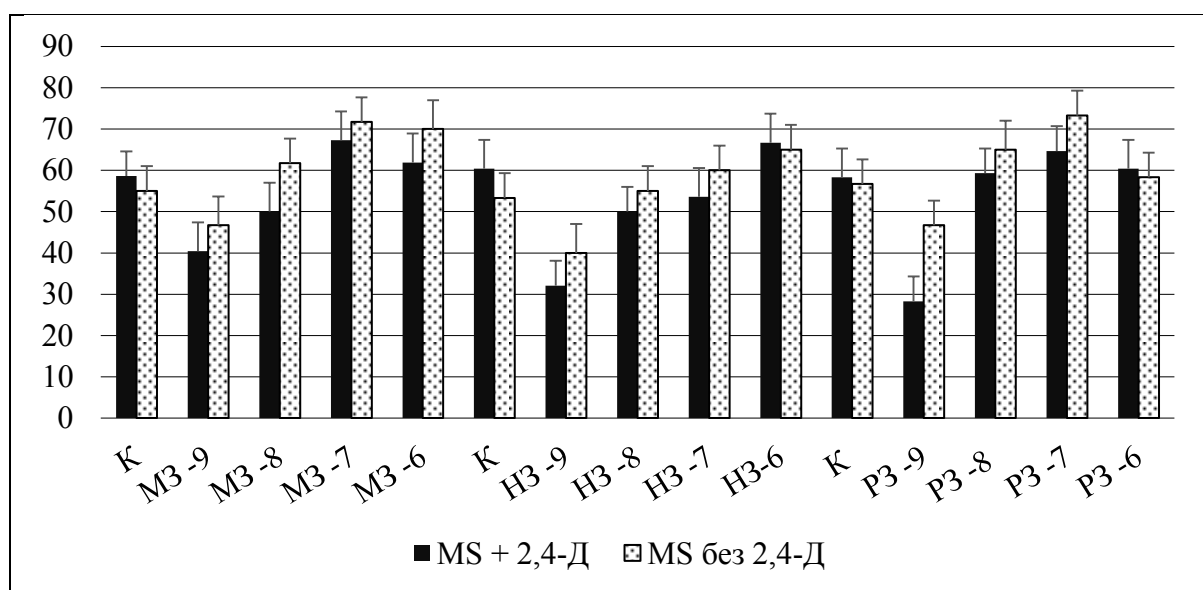


Рисунок 2. – Влияние СГ на частоту прорастания зародышей сорта мягкой пшеницы «Василиса», %

МЗ в концентрациях  $10^{-6}$  и  $10^{-7}$  % повышал частоту прорастания зародышей на 3,3 и 8,7 % соответственно. Уменьшение концентрации МЗ сказалось на снижении частоты прорастания зародышей, в частности, концентрация  $10^{-8}$  % уменьшала на 8,6 %, а концентрация  $10^{-9}$  % понижала на 18,2 % прорастание зародышей сорта «Василиса».

НЗ в концентрации  $10^{-6}$  % повышал частоту прорастания зародышей на 6,3 %. Последующее десятикратное разбавление НЗ приводило к снижению частоты прорастания зародышей в ряду концентраций  $10^{-7}$ ,  $10^{-8}$  и  $10^{-9}$  % на 6,8, 10,4 и 24,6 %, причем полученные данные по влиянию самой малой концентрации оказались достоверными. РЗ в концентрации  $10^{-9}$  % также статистически достоверно уменьшал частоту формирования проростков у зародышей сорта «Василиса» на 30,0 %, в остальных исследованных концентрациях показано незначительное увеличение прорастания зародышей.

При культивировании зародышей мягкой пшеницы сорта «Василиса» на безгормональной питательной среде MS с добавлением МЗ частота прорастания в диапазоне концентраций от  $10^{-6}$  до  $10^{-8}$  % оказалась выше, чем в контроле. При этом, как и на питательной среде MS + 2,4-Д, наибольший эффект наблюдался под влиянием концентрации  $10^{-7}$  % – превышение по отношению к контролю составило 16,7 %. Напротив,  $10^{-8}$  % концентрация МЗ на фоне 2,4-Д проявила ингибирование роста проростков, а на безгормональной среде стимулировала прорастание зародышей на 6,7 % по сравнению с данными контроля. МЗ в концентрации  $10^{-9}$  % проявил ингибирование, выраженное в сдерживании прорастания зародышей пшеницы сорта «Василиса» на 8,3 % по сравнению с контролем на питательной среде MS без 2,4-Д. Добавление в безгормональную питательную среду MS различных концентраций НЗ повлияло на изменение исследуемого показателя следующим образом. В концентрации  $10^{-6}$  % наблюдалось стимулирование прорастания зародышей на 11,7 %, а в концентрации  $10^{-9}$  % наблюдалось ингибирование формирования проростков у зародышей сорта «Василиса» на 13,3 %. Так, самая высокая и самая низкая из исследованных концентраций НЗ продемонстрировали сходный эффект на двух типах питательных сред. Концентрации  $10^{-7}$  и  $10^{-8}$  % НЗ на безгормональной питательной среде проявили противоположный эффект, а именно стимулировали прорастание зародышей на 6,7 и 1,7 % по сравнению с контролем. На введение в безгормональную питательную среду MS различных концентраций РЗ зародыши пшеницы сорта «Василиса» показали сходную с вариантами эксперимента по культивированию на фоне гормона 2,4-Д ответную реакцию. Так, только в самой малой исследуемой концентрации  $10^{-9}$  % РЗ уменьшал частоту формирования проростков у зародышей сорта «Василиса» на 10,0 %. В вариантах эксперимента с десятикратным повышением концентрации РЗ ( $10^{-8}$ ,  $10^{-7}$  %) наблюдалось увеличение прорастания зародышей на 8,3 и 16,6 % соответственно. В вариантах эксперимента с использованием РЗ в концентрации  $10^{-6}$  % зарегистрировано незначительное увеличение прорастания зародышей сорта «Василиса» на 1,6 % по сравнению с контролем.

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа изменчивости частоты прорастания зародышей мягкой пшеницы сорта «Василиса» в системе «концентрация исследованных СГ – тип питательной среды» представлены в таблице 2.

Таблица 2. – Двухфакторный дисперсионный анализ изменчивости частоты прорастания зародышей мягкой пшеницы сорта «Василиса» в зависимости от концентрации СГ и присутствия 2,4-Д в питательной среде MS

Источник вариации	SS	df	MS	F	F <sub>05</sub>	Доля влияния фактора, %
Концентрация	3008,27	11	273,48	18,45	2,82	87,72
Тип питательной среды	258,07	1	258,07	17,41	4,84	7,53
Случайные отклонения	163,04	11	14,28			4,75
Общее	3429,39	23				

Проведенный двухфакторный дисперсионный анализ показал достоверность различий по влиянию на частоту формирования проростков у зародышей мягкой пшеницы сорта «Василиса» концентрации стероидных гликозидов с вероятностью  $P \leq 0,001$  и достоверность различий на изменение исследуемого показателя в зависимости от наличия в питательной среде гормона 2,4-Д с вероятностью  $P \leq 0,05$ . Доля влияния фактора «концентрация испытанного СГ» в изменчивости исследованного показателя составила 87,72 %. Доля влияния фактора «тип питательной среды» составила 7,53 %. В связи с этим можно отметить, что присутствие в питательной среде MS гормона 2,4-Д оказывает определенное влияние на процесс формирования проростков у зародышей, хотя и не основное.

Для статистического выяснения зависимости изменчивости частоты прорастания зародышей мягкой пшеницы сорта «Василиса» в системе «концентрация – тип стероидного соединения» на питательных средах MS, дополненных 2,4-Д (таблица 3), и без 2,4-Д (таблица 4) был проведен двухфакторный дисперсионный анализ, результаты которого представлены в таблицах 5 и 6.

Таблица 3. – Сравнение влияния стероидных соединений на частоту прорастания зародышей мягкой пшеницы сорта «Василиса» на питательной среде MS с 2,4-Д, %

Параметры сравнения	Концентрация			
	$10^{-9}$ %	$10^{-8}$ %	$10^{-7}$ %	$10^{-6}$ %
ЭБ	44,1 ± 6,5	48,3 ± 6,5	51,7 ± 6,5	53,4 ± 6,5
ГБ	44,4 ± 7,4	54,9 ± 7,0	64,4 ± 6,2	67,2 ± 6,2
ЭК	44,7 ± 8,1	63,5 ± 6,7	67,2 ± 6,2	69,1 ± 6,2
МЗ	40,4 ± 6,8	50,0 ± 6,6	67,3 ± 6,3	61,9 ± 7,5
НЗ	32,1 ± 6,6	50,0 ± 7,1	53,6 ± 6,7	66,7 ± 6,6
РЗ	28,3 ± 5,8	59,3 ± 6,4	64,7 ± 6,7	60,4 ± 7,1
Контроль	59,1 ± 6,6			

Таблица 4. – Сравнение влияния стероидных соединений на частоту прорастания зародышей мягкой пшеницы сорта «Василиса» на питательной среде MS без 2,4-Д, %

Параметры сравнения	Концентрация			
	$10^{-9}$ %	$10^{-8}$ %	$10^{-7}$ %	$10^{-6}$ %
ЭБ	42,0 ± 7,0	41,7 ± 6,4	45,0 ± 6,4	51,7 ± 6,6
ГБ	41,7 ± 6,4	45,0 ± 6,4	46,7 ± 6,4	51,7 ± 6,5
ЭК	38,3 ± 6,3	41,7 ± 6,4	48,3 ± 6,5	58,3 ± 6,4
МЗ	46,7 ± 7,0	61,7 ± 6,4	71,7 ± 6,4	70,0 ± 6,6
НЗ	40,0 ± 6,4	55,0 ± 6,5	60,0 ± 6,4	65,0 ± 6,4
РЗ	46,7 ± 6,4	65,0 ± 6,4	73,3 ± 6,5	58,3 ± 6,3
Контроль	55,0 ± 6,4			

Проведенный двухфакторный дисперсионный анализ показал высокую достоверность различий с вероятностью  $P \leq 0,001$  по влиянию на частоту формирования проростков у зародышей мягкой пшеницы сорта «Василиса» концентраций исследованных стероидных соединений в питательных средах MS как на фоне 2,4-Д, так и без 2,4-Д.

Таблица 5. – Двухфакторный дисперсионный анализ изменчивости частоты прорастания зародышей мягкой пшеницы сорта «Василиса» в зависимости от концентрации и типа стероидного соединения в питательной среде MS на фоне 2,4-Д

Источник вариации	SS	df	MS	F	F <sub>05</sub>	Доля влияния фактора, %
Стероидное соединение	390,72	5	78,14	2,57	2,90	12,91
Концентрация	2179,74	3	726,58	23,91	3,29	72,03
Случайные отклонения	455,79	15	30,39			15,06
Общее	3023,25	23				

Таблица 6. – Двухфакторный дисперсионный анализ изменчивости частоты прорастания зародышей мягкой пшеницы сорта «Василиса» в зависимости от концентрации и типа стероидного соединения в питательной среде MS без 2,4-Д

Источник вариации	SS	df	MS	F	F <sub>05</sub>	Доля влияния фактора, %
Стероидное соединение	1213,90	5	242,78	7,95	2,90	45,23
Концентрация	1011,44	3	337,14	11,04	3,29	37,69
Случайные отклонения	458,26	15	30,55			17,08
Общее	2683,59	23				

Доля влияния фактора «концентрация» в изменчивости исследованного показателя на среде MS с 2,4-Д составила 72,03 %, на среде MS без 2,4-Д – 37,69 %. Оценка относительной роли величины концентраций позволила установить эффективность самой малой ( $10^{-9}$  %) концентрации, в которой все испытанные стероидные соединения подавляли нежелательное преждевременное прорастание культивируемых зародышей пшеницы сорта «Василиса» на питательных средах MS как на фоне 2,4-Д, так и без 2,4-Д. Выявленный положительный эффект снижался с повышением концентрации, при этом уменьшалось число стероидных соединений, подавляющих прорастание зародышей. Так, на среде MS с 2,4-Д в концентрации  $10^{-8}$  % четыре (ЭБ, ГБ, МЗ, НЗ) из шести стероидных гликозидов продемонстрировали возможность уменьшать частоту прорастания зародышей. В концентрации  $10^{-7}$  % только два (ЭБ и НЗ) стероидных гликозида, а в концентрации  $10^{-6}$  % только ЭБ сохранили способность к снижению частоты прорастания зародышей. На среде MS без 2,4-Д в концентрациях  $10^{-8}$  и  $10^{-7}$  % три (ЭБ, ГБ, ЭК) из шести стероидных гликозидов оказались способными уменьшать частоту прорастания зародышей, а в концентрации  $10^{-6}$  % только два (ЭБ и ГБ) сохранили способность к снижению частоты прорастания зародышей.

### Заключение

Сравнительный анализ данных экспериментов по исследованию влияния различных концентраций СГ на индукцию морфогенетических процессов у зародышей пшеницы сорта «Василиса» на гормональной (с добавлением 2,4-Д в концентрации 2,0 мг/л) и безгормональной (без добавления 2,4-Д) питательной среде MS в условиях *in vitro* показал, что из двенадцати вариантов эксперимента в девяти вариантах наблюдался сходный эффект, и только в трех вариантах – противоположное действие. Причем малые концентрации всех испытанных СГ на двух типах питательных сред проявили снижение частоты формирования проростков у зародышей мягкой пшеницы сорта «Василиса». Однонаправленные ответные реакции зародыши пшеницы сорта «Василиса» продемонстрировали на действие большинства исследованных концентраций РЗ и МЗ. Таким образом, выявлено новое направление действия ряда БС и СГ, связанное с их способностью изменять частоту прорастания зародышей мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L.

Проведенное обобщение полученных результатов по оценке частоты прорастания зародышей мягкой пшеницы сорта «Василиса» на питательных средах с различным

содержанием БС и СГ позволило рекомендовать малую концентрацию  $10^{-9}$  % как эффективную в отношении подавления формирования проростков в эмбриокультуре мягкой пшеницы на примере сорта «Василиса». Также при использовании питательной среды MS без 2,4-Д целесообразно учитывать тип стероидного соединения. В частности, обнаружено, что БС по сравнению со СГ в более широком диапазоне концентраций проявляют желаемый эффект при регулировании процесса прорастания зародышей в культуре *in vitro*.

#### СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Калинин, Ф. Л. Методы культуры тканей в физиологии и биохимии растений / Ф. Л. Калинин, В. В. Сарнацкая, В. Е. Полещук. – Киев : Наук. думка, 1980. – 488 с.
2. Авксентьева, О. А. Роль генотипа, состава среды и типа экспланта в формировании первичного каллюса изогенных линий пшеницы / О. А. Авксентьева, В. А. Петренко // Вісн. Харків. нац. ун-ту ім. В. Н. Каразіна. Сер. «Біологія». – 2009. – Вип. 9. – С. 56–62.
3. Круглова, Н. Н. Незрелый зародыш пшеницы как морфогенетически компетентный эксплант / Н. Н. Круглова, А. А. Катасонова // Физиология и биохимия культурных растений. – 2009. – Т. 41, № 2. – С. 124–131.
4. Государственный реестр сортов и древесно-кустарниковых пород [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://sorttest.by/gosudarstvennyy-reyestr-sortov-2017-1>.
5. Описание сортов растений. Зерновые. Пшеница мягкая яровая [Электронный ресурс] / ГУ «Государственная инспекция по испытанию и охране сортов растений». – Минск, 2011. – Режим доступа: <http://sorttest.by/f/pshenica-myagkaya-yarovaya.pdf>.
6. Рокицкий, П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий. – 3-е изд., испр. – Минск : Выш. шк., 1973. – 320 с.

*Рукапіс паступіў у рэдакцыю 23.06.2020*