

**СЕЛЕКЦИЯ, СЕМЕНОВОДСТВО
И БИОТЕХНОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ
(СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫЕ НАУКИ)**

Естественные науки. 2024. № 3 (16). С. 40–48.

Yestestvennye nauki = Natural Sciences. 2024; no. 3(16): 40–48 (In Russ.)

Научная статья

УДК 631.527.2

doi 10.54398/2500-2805.2024.16.3.004

**ПРОИЗВОДСТВО УДВОЕННЫХ ГАПЛОИДОВ
ОВОЩНЫХ КУЛЬТУР: ИСТОРИЯ И СОВРЕМЕННОСТЬ**

Александрова Анастасия Алексеевна[✉], Монахос Сократ Григорьевич

Российский государственный аграрный университет — МСХА
им. К. А. Тимирязева, г. Москва, Россия

a.alexandrova@rgau-msha.ru[✉]

Аннотация. Включение современных биотехнологических технологий с селекционный процесс позволяет значительно сократить время получения гибрида F₁. Культура изолированных микроспор считается более эффективным в получении удвоенных гаплоидов, однако не все культуры отзывчивы к ней. Культуру изолированных микроспор больше используют при получении удвоенных гаплоидов капустных культур. Для огурца, кабачка и свёклы более актуальна культура изолированных семязачатков. Несмотря на то, что технология удвоенных гаплоидов (ДН-технология) исследуется на протяжении почти ста лет, многие исследователи всё ещё сталкиваются с низкой отзывчивостью некоторых генотипов и ведут работу по модификациям протоколов. Статья содержит обзор основных направлений в исследованиях по повышению частоты эмбриогенеза у капустных культур, свеклы и тыквенных культур.

Ключевые слова: ДН-технология, андрогенез, гиногенез, удвоенные гаплоиды, культура изолированных микроспор

Для цитирования: Александрова А. А., Монахос С. Г. Производство удвоенных гаплоидов овощных культур: история и современность // Естественные науки. 2024. № 3 (16). С. 40–48. <https://doi.org/10.54398/2500-2805.2024.16.3.004>.

**THE PRODUCTION OF DOUBLED HAPLOIDS
OF VEGETABLE CROPS: HISTORY AND MODERNITY**

Alexandrova Anastasia A.[✉], Monakhos Socrat G.

Russian State Agrarian University — Moscow Timiryazev Agricultural
Academy, Moscow, Russia

a.alexandrova@rgau-msha.ru[✉]

© Александрова А. А., Монахос С. Г., 2024

Abstract. The incorporation of modern biotechnological techniques into the breeding process allows for a significant reduction in the time required to obtain the F1 hybrid. The culture of isolated microspores is considered to be more effective in obtaining doubled haploids, however not all cultures respond well to it. The culture of isolated microspores is more commonly used in obtaining doubled haploids in cabbage crops. For cucumber, zucchini, and beet, it is more relevant to obtain haploids in the culture of isolated ovules. Despite the fact that DH-technology has been under research for almost 100 years, many researchers still face low responsiveness in some genotypes and are working on protocol modifications. The article provides an overview of the main directions in research to increase the frequency of embryogenesis in cabbage, beet, and pumpkin crops.

Keywords: DH-technology, androgenesis, gynogenesis, doubled haploids, microspore culture

For citation: Aleksandrova A. A., Monakhos S. G. Production of doubled haploids of vegetable crops: history and modernity. *Yestestvennyye nauki = Natural Sciences*. 2024; 3 (16): 40–48. <https://doi.org/10.54398/2500-2805.2024.16.3.004>.

Введение. Овощные культуры являются ценным источником питательных веществ, витаминов и минералов в рационе человека. В последние годы потребление овощей в Российской Федерации на душу населения растёт. С 2004 по 2018 г. этот показатель вырос 85 до 107 кг/чел. в год [3]. Современная селекция овощных культур направлена на создание гетерозисных F₁ гибридов. Первым этапом в создании гибридов F₁ является создание гомозиготных линий, который при использовании классических методов занимает от 5 до 6 лет. Внедрение в селекционный процесс технологии удвоенных гаплоидов (DH-технологии) позволяет получить гомозиготные линии за одно поколение.

В данной технологии у овощных культур используются два способа получения удвоенных гаплоидов. Первый способ — это андрогенез, в котором удвоенные гаплоиды получают путём изоляции пыльников либо микроспор. Ко второму относится гиногенез, где гаплоидные растения получают путём изоляции семяпочек или фрагментов завязей. Гиногенез используется в основном у таких культур, как огурец, дыня, кабачок и свекла. К культурам, у которых используют андрогенез, относятся капуста (белокочанная, пекинская, брокколи и цветная), перец, баклажан, морковь.

Технология удвоенных гаплоидов используется в селекционных программах уже не один десяток лет, однако до сих пор ведутся научные исследования, направленные на разработку новых и улучшение имеющихся протоколов получения удвоенных гаплоидов. Сильное влияние на выход удвоенных гаплоидов имеет генотип. Также исследователи выделяют ряд других факторов, влияющих на эффективность методов. К таким факторам относят условия выращивания донорных растений, стрессовые условия для индукции эмбриогенеза, осмотическое давление питательной среды, состав и pH питательной среды [1].

Историческая справка. В 1922 г. Д. Бергнер впервые описала спонтанно сформированные гаплоидные растения дурмана (*Datura stramonium*) [20]. Через два года А. Ф. Blakeslee и J. Belling сообщили о возможности получения из гаплоидного растения гомозиготной линии, что дало понимание о возможности практического применения гаплоидов [19]. Вскоре гаплоидные растения были обнаружены у пшеницы [23] и табака [22], а потом и многих других сельскохозяйственных культурах.

Впервые в условиях *in vitro* гаплоидные растения были получены только через 40 лет в культуре пыльников дурмана (*D. stramonium*) [27]. Важным этапом развития данной технологии стало создание в 1970-х гг. первого сорта рапса (*Brassica napus*) М. Naplona [32], а также в 1980-х гг. сорта ячменя Mingo (*Hordeum vulgare*) [29]. Самой эффективной в ДН-технологии считается культура изолированных микроспор, которая произошла от культуры пыльников, однако для многих овощных культур более распространено получение гаплоидных растений в культуре семязачатков [9].

Получение удвоенных гаплоидов капустных культур. У капустных культур технология удвоенных гаплоидов активно используется в селекционных программах уже много лет. В 1982 г. Lichter предложил использовать более эффективный по сравнению с культурой пыльников способ получения удвоенных гаплоидов — культуру изолированных микроспор, которую в 1990-х гг. стали активно использовать на капустных культурах [31].

Было показано, что эффективность создания удвоенных гаплоидов капусты белокочанной находится на уровне с рапсом [14]. Несмотря на разработанность технологии, исследователи сталкиваются с некоторыми проблемами при создании удвоенных гаплоидов в культуре изолированных микроспор даже на такой эталонной культуре для этой технологии, как рапс [5]. С использованием линий удвоенных гаплоидов, полученных в культуре изолированных микроспор, в 2017 г. создан гибрид F₁ ультраскороспелой белокочанной капусты Настя [2]. Также данная технология используется для создания гетерозисных гибридов капустных культур во ВНИИССОК и Тимирязевской академии [12]. Ведётся работа по созданию гибрида F₁ капусты пекинской на устойчивость к киле с использованием линий удвоенных гаплоидов [10].

Получение удвоенных гаплоидов тыквенных культур. Несмотря на всю эффективность у капустных, культура изолированных микроспор имеет сильные ограничения на использовании у других культур. У семейства *Cucurbitaceae* удвоенные гаплоиды получают в основном в культуре семязачатков [9]. Данная технология основана на гиногенезе, то есть в культуру вводят либо фрагменты завязей, либо изолированные семязачатки. Работы по разработке эффективного протокола ведутся с первого сообщения о получении гаплоидных растений в 1985 г. [21] и продолжаются до сих пор, хотя и получилось добиться определённых успехов в усовершенствовании технологии.

Основные модификации протоколов заключаются в разработке оптимального состава питательных сред для культивирования семязачатков. Так, в 2002 г. была разработана индукционная питательная питательная среда

для тыквенных культур CBM (Cucumber Basal Medium) [24]. Не менее важным фактором считается гормональный состав среды. Многие авторы отмечают, что добавление гормона тидиазурона в индукционную питательную среду ускоряет развитие зародыша, однако необходимо подобрать оптимальную концентрацию для каждого генотипа [11; 24]. Некоторые исследователи отмечают повышение частоты образования эмбриоидов в культуре изолированных семязачатков при культивировании на индукционной питательной среде с повышенным содержанием ауксина 2,4-Д [15].

В 2014 г. Li et al. сообщили о получении положительных результатов (12,4 %) по частоте образования эмбриоидов у огурца в культуре изолированных семяпочек [30], а Шмыкова и Супрунова заявили об эффективности индукции эмбриогенеза у одного из изучаемых образцов в 62,9 % [16]. Полученные результаты свидетельствуют о перспективности дальнейших исследований данной технологии у тыквенных культур.

Получение удвоенных гаплоидов свёклы. Так же как и у семейства *Cucurbitaceae*, удвоенные гаплоиды получают в культуре изолированных семязачатков. Были попытки разработать протокол для культуры пыльников. В 1972 г. Н. Vanba и Н. Tanabe сообщили о том, что получили одно растение сахарной свёклы в культуре изолированных пыльников [17], а в 1981 г. М. Goska и J. H. Rogozinska также в культуре изолированных пыльников получили соматические клоны [26]. Были и другие попытки получения гаплоидов в культуре изолированных пыльников или микроспор, однако эти попытки не увенчались успехом [7; 25].

Было проведено очень много исследований по гиногенезу у сахарной и столовой свёклы. Исследователи отмечали зависимость эмбриогенеза от генотипа растения, способа выращивания донорных растений, гормонального состава индукционной среды и среды для регенерации эмбриоидов, температуры культивирования семязачатков, также влияния гелеобразователей [6; 13; 18; 34].

Основной проблемой в получении удвоенных гаплоидов свёклы остаётся диплоидизация полученных растений. Данные исследований о получении спонтанной диплоидизации сильно отличаются. В 2000 г. S. Gurel с соавторами сообщили, что только 5 % полученных растений-регенерантов были с диплоидным набором хромосом [28], в другом исследовании было показано, что 93,8 % подверглись спонтанной диплоидизации [33].

Заключение. Как в России, так и во всём мире ведётся активная работа по разработке протокола получения удвоенных гаплоидов овощных культур. Поскольку успех в получении растений-регенерантов во много зависит от генотипа донорного растения, исследователям приходится подстраивать протокол под каждый генотип отдельно. Основные работы по модификации протоколов ведутся в направлении подбора гормонального состава питательной среды, pH питательной среды, модификациям минерального состава питательной среды и подбора желирующего агента для твёрдых питательных сред.

Список литературы

1. Байдина, А. В. Оптимизация культуры изолированных микроспор и оценка комбинационной способности линий удвоенных гаплоидов капусты белокочанной / А. В. Байдина. — Москва, 2018. — 178 с.
2. Байдина, А. В. Настя — новый гибрид капусты / А. В. Байдина, Г. Ф. Монахос, С. Г. Монахос // Картофель и овощи. — 2017. — № 11. — С. 32.
3. Байдина, А. В. Селекция капусты на базе удвоенных гаплоидов / А. В. Байдина, С. Г. Монахос // Картофель и овощи. — 2015. — № 11. — С. 39–40.
4. Бондарев, Н. С. Аналитическое исследование потребления овощей в регионах Российской Федерации / Н. С. Бондарев, Г. С. Бондарева, Е. Е. Хазиева // Вестник аграрной науки. — 2020. — № 3 (84). — С. 83–92.
5. Вишнякова, А. В. Факторы прямого прорастания микроспорогенных эмбрионов *Brassica Napus* L / А. В. Вишнякова, А. А. Александрова, С. Г. Монахос // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. — 2022. — № 6. — С. 43–53.
6. Григолава, Т. Р. Влияние гелеобразователя питательной среды на эмбрио- и каллусогенез в культуре изолированных семязачатков свеклы столовой (*Beta vulgaris* L.) / Т. Р. Григолава и др. // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. — 2021. — № 6. — С. 32–41.
7. Григолава, Т. Р. Движение к культуре изолированных микроспор свеклы столовой / Т. Р. Григолава, А. В. Вишнякова, С. Г. Монахос // Картофель и овощи. — 2022. № 5. — С. 37–40. — doi: 10.25630/PAV.2022.18.81.007.
8. Григолава, Т. Р. Методические подходы создания удвоенных гаплоидов сахарной и столовой свеклы (*Beta vulgaris* L.) / Т. Р. Григолава и др. // Вавиловский журнал генетики и селекции. — 2021. — Т. 25, № 3. — С. 276–283.
9. Домблидес, Е. А. Получение удвоенных гаплоидов огурца (*Cucumis sativus* L.) / Е. А. Домблидес и др. // Овощи России. — 2019. — № 5. — С. 3–14. — doi: 10.18619/2072-9146-2019-5-3-14.
10. Заставнюк, А. Д. Генотипирование устойчивости к киле и оценка комбинационной способности капусты пекинской / А. Д. Заставнюк и др. // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. — 2022. — № 5. — С. 77–91.
11. Осминина, Е. В. Факторы индукции гиногенеза огурца (*Cucumis sativus* L.) в культуре семязачатков / Е. В. Осминина и др. // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. — 2024. — Т. 1, № 3. — С. 63–77.
12. Пивоваров, В. Ф. Основные направления и результаты селекции семеноводства капустных культур во ВНИИССОК / В. Ф. Пивоваров, Л. Л. Бондарева // Овощи России. — 2015. — № 3. — С. 4–9.
13. Подвигина О. А. Теоретическое обоснование и приемы использования методов биотехнологии в селекции сахарной свеклы / О. А. Подвигина. — Воронеж : Воронежский гос. аграрн. ун-т им. императора Петра I, 2003.
14. Сеницына, А. А. Сравнительная оценка выхода удвоенных гаплоидов *Brassica oleracea* var. *capitata* L. и *Brassica napus* L. в культуре изолированных микроспор / А. А. Сеницына, А. В. Вишнякова, С. Г. Монахос // Картофель и овощи. — 2022. — № 4. — С. 37–40.
15. Соловьева, Ю. А. Факторы индукции эмбриогенеза в культуре изолированных семязачатков кабачка (*Cucurbita pepo* L.) / Ю. А. Соловьева, Е. В. Осминина, А. В. Вишнякова и др. // Достижения науки и техники АПК. — 2024. — Т. 38, № 6. — С. 16–21. — doi: 10.53859/02352451_2024_38_6_16.
16. Шмыкова, Н. А. Индукция гиногенеза в культуре in vitro неопыленных семяпочек *Cucumis sativus* L. / Н. А. Шмыкова, Т. П. Супрунова // Гавриш. — 2009. — № 4. — С. 40–44.

17. Banba H. A study of anther culture in sugar beets / H. Banba, H. Tanabe // Bulletin Sugar Beet Results (Tensai Kenkyu Hokaku) Suppl. — 1972. — Vol. 14. — P. 9–16.

18. Barański, R. In vitro gynogenesis in red beet (*Beta vulgaris* L.): effects of ovule culture conditions / R. Barański // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. — 1996. — Vol. 65, № 1–2. — С. 57–60.

19. Belling, J. The configurations and sizes of the chromosomes in the trivalents of 25-chromosome *Daturas* / J. Belling, A. F. Blakeslee // Proceedings of the National Academy of Sciences. — 1924. — Vol. 10, № 3. — P. 116–120.

20. Blakeslee, A. F. A haploid mutant in the jimson weed *Datura stramonium* / A. F. Blakeslee et al. // Science. — 1922. — Vol. 55, № 1433. — P. 646–647.

21. Chambonnet D., Vaulx R. D. Obtention of embryos and plants from in vitro culture of unfertilized ovules of *Cucurbita pepo*. — URL: <https://www.degruyter.com/document/doi/10.1515/9783110871944-048/html>.

22. Clausen, R. E. Inheritance in *Nicotiana tabacum*: V. Occurrence of haploid plants in interspecific descendants / R. E. Clausen, M. K. Mann // Proceedings of the National Academy of Sciences USA. — 1924. — Vol. 10 (4). — P. 121–124. — doi: 10.1073/pnas.10.4.121.

23. Gaines, E. F. A haploid wheat plant / E. F. Gaines, H. C. Aase // American Journal of Botany. — 1926. — Vol. 13. — P. 373–385.

24. Gémes-Juhász, A. Effect of optimal stage of female gametophyte and heat treatment on in vitro gynogenesis induction in cucumber (*Cucumis sativus* L.) / A. Gémes-Juhász et al. // Plant Cell Reports. — 2002. — Vol. 21. — P. 105–111.

25. Górecka, K. Powstawanie zarodków w kulturach mikrospor i pylników buraka czerwonego (*Beta vulgaris* L. subsp. *vulgaris*) / K. Górecka et al. // Journal of Central European Agriculture. — 2017. — Vol. 18, № 1. — P. 185–195.

26. Goska, M. Recent results on obtaining beet haploids through in vitro culture of anthers / M. Goska, J. H. Rogozinska // Biuletyn Inst. Hodowli i Aklimatyzacji Roslin. — 1981. — Vol. 145. — P. 141–143.

27. Guha, S. In vitro production of embryos from anthers of *Datura* / S. Guha, S. C. Maheshwari // Nature. — 1964. — Vol. 204, № 4957. — P. 497–497.

28. Gürel, S. Doubled haploid plant production from unpollinated ovules of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) / S. Gürel, E. Gürel, Z. Kaya // Plant Cell Reports. — 2000. — Vol. 19. — P. 1155–1159.

29. Ho, K. M. Mingo barley / K. M. Ho, G. E. Jones // Canadian Journal of Plant Science. — 1980. — Vol. 60, № 1. — P. 279–280.

30. Li, J. W. Thidiazuron and silver nitrate enhanced gynogenesis of unfertilized ovule cultures of *Cucumis sativus* / J. W. Li et al. // Biologia plantarum. — 2013. — Vol. 57, № 1. — P. 164–168.

31. Lichter, R. Efficient yield of embryoids by culture of isolated microspores of different Brassicacea species / R. Lichter // Plant Breeding. — 1989. — Vol. 103. — P. 119–123.

32. Thompson, K. F. Superior performance of two homozygous diploid lines from naturally occurring polyhaploids in oilseed rape (*Brassica napus*) / K. F. Thompson // Euphytica. — 1979. — Vol. 28, № 1. — P. 127–135.

33. Tomaszewska-Sowa, M. Cytometric analyses of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) plants regenerated from unfertilized ovules cultured in vitro / M. Tomaszewska-Sowa // Electronic Journal of Polish Agricultural Universities. — 2010. — Vol. 13, № 4.

34. Weich, E. W. Doubled haploid production of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) // Doubled haploid production in crop plants / E. W. Weich, M. W. Levall. — Dordrecht : Springer Netherlands, 2003. — P. 255–263.

References

1. Baydina, A. V. *Optimizatsiya kultury izolirovannykh mikrospor i otsenka kombinatsionnoy sposobnosti liniy udvoennykh gaploidov kapusty belokochannok = Optimization of isolated microspore culture and assessment of combining ability of doubled haploid lines of white cabbage*. Moscow; 2018: 178 p.
2. Baydina, A. V., Monakhos, G. F., Monakhos, S. G. Nastya – a new cabbage hybrid. *Kartofel i ovoshchi = Potatoes and vegetables*. 2017; 11: 32.
3. Baydina, A. V., Monakhos, S. G. Cabbage breeding based on doubled haploids. *Kartofel i ovoshchi = Potatoes and vegetables*. 2015; 11: 39–40.
4. Bondarev, N. S., Bondareva, G. S., Haziya, E. E. Analytical study of vegetable consumption in the regions of the Russian Federation. *Vestnik agrarnoy nauki = Bulletin of Agrarian Science*. 2020; 3 (84): 83–92.
5. Vishnyakova, A. V., Aleksandrova, A. A., Monakhos, S. G. Factors of direct germination of microsporogenous embryoids of *Brassica napus* L. *Izvestiya Timiryazevskoy selskokhozyaystvennoy akademii = News of the Timiryazev Agricultural Academy*. 2022; 6: 43–53.
6. Grigolava, T. R. et al. Influence of the nutrient medium gelling agent on embryo- and callusogenesis in the culture of isolated table beet ovules (*Beta vulgaris* L.). *Izvestiya Timiryazevskoy selskokhozyaystvennoy akademii = News of the Timiryazev Agricultural Academy*. 2021; 6: 32–41.
7. Grigolava, T. R., Vishnyakova, A. V., Monakhos, S. G. Movement towards a culture of isolated table beet microspores. *Kartofel i ovoshchi = Potatoes and vegetables*. 2022; 5: 37–40. doi: 10.25630/PAV.2022.18.81.007.
8. Grigolava, T. R. et al. Methodological approaches to creating doubled haploids of sugar and table beet (*Beta vulgaris* L.). *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021; 25 (3): 276–283.
9. Domblides, E. A. et al. Obtaining doubled haploids of cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Ovoshchi Rossii = Vegetables of Russia*. 2019; 5: 3–14. doi: 10.18619/2072-9146-2019-5-3-14.
10. Zastavnyuk, A. D. et al. Genotyping of resistance to clubroot and assessment of combining ability of Chinese cabbage. *Izvestiya Timiryazevskoy selskokhozyaystvennoy akademii = News of the Timiryazev Agricultural Academy*. 2022; 5: 77–91.
11. Osminina, E. V. et al. Factors of induction of gynogenesis of cucumber (*Cucumis sativus* L.) in ovule culture. *Izvestiya Timiryazevskoy selskokhozyaystvennoy akademii = News of the Timiryazev Agricultural Academy*. 2024; 1 (3): 63–77.
12. Pivovarov, V. F., Bondareva, L. L. Main directions and results of selection and seed production of cabbage crops in VNISSOK. *Ovoshhi Rossii = Vegetables of Russia*. 2015; 3: 4–9.
13. Podvigina, O. A. *Teoreticheskoe obosnovanie i priemy ispolzovaniya metodov biotekhnologii v seleksii sakharnoy svekly = Theoretical substantiation and techniques for using biotechnology methods in sugar beet breeding*. Voronezh: Voronezh State Agrarian University named after Emperor Peter I; 2003.
14. Sinitsyna, A. A., Vishnyakova, A. V., Monakhos, S. G. Comparative assessment of the yield of doubled haploids of *Brassica oleracea* var. *capitata* L. and *Brassica napus* L. in the culture of isolated microspores. *Kartofel i ovoshchi = Potatoes and vegetables*. 2022; 4: 37–40.
15. Soloveva, Yu. A., Osminina, E. V., Vishnyakova, A. V. et al. Factors inducing embryogenesis in the culture of isolated zucchini ovules (*Cucurbita pepo* L.). *Dostizheniya nauki i tekhniki APK = Achievements of science and technology in the agro-industrial complex*. 2024; 38 (6); 16–21. doi: 10.53859/02352451_2024_38_6_16.
16. Shmykova, N. A., Suprunova, T. P. Induction of gynogenesis in in vitro culture of unpollinated seed-buds of *Cucumis sativus* L. *Gavrish*. 2009; 4: 40–44.

17. Banba, H., Tanabe, H. A study of anther culture in sugar beets. *Bull. Sugar Beet Res. (Tensai Kenkyu Hokaku) Suppl.* 1972; 14: 9–16.
18. Barański, R. In vitro gynogenesis in red beet (*Beta vulgaris* L.): effects of ovule culture conditions. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae.* 1996; 65 (1–2): 57–60.
19. Belling, J., Blakeslee, A. F. The configurations and sizes of the chromosomes in the trivalents of 25-chromosome *Daturas*. *Proceedings of the National Academy of Sciences.* 1924; 10 (3): 116–120.
20. Blakeslee, A. F. et al. A haploid mutant in the jimson weed, *Datura stramonium*. *Science.* 1922; 55 (1433): 646–647.
21. Chambonnet, D., Vault, R. D. *Obtention of embryos and plants from in vitro culture of unfertilized ovules of Cucurbita pepo.* Available at: <https://www.degruyter.com/document/doi/10.1515/9783110871944-048/html>.
22. Clausen, R. E., Mann, M. K. Inheritance in *Nicotiana tabacum*: V. Occurrence of haploid plants in interspecific descendants. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA.* 1924; 10 (4): 121–124. doi: 10.1073/pnas.10.4.121.
23. Gaines, E. F., Aase, H. C. A haploid wheat plant. *American Journal of Botany.* 1926; 13: 373–385.
24. Gémes-Juhász, A. et al. Effect of optimal stage of female gametophyte and heat treatment on in vitro gynogenesis induction in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Plant Cell Reports.* 2002; 21: 105–111.
25. Górecka, K. et al. Powstawanie zarodków w kulturach mikrospor i pylników buraka czerwonego (*Beta vulgaris* L. subsp. *vulgaris*). *Journal of Central European Agriculture.* 2017; 18 (1): 185–195.
26. Goska, M., Rogozinska, J. H. Recent results on obtaining beet haploids through in vitro culture of anthers. *Biuletyn Inst. Hodowli i Aklimatyzacji Roslin.* 1981; 145: 141–143.
27. Guha, S., Maheshwari, S. C. In vitro production of embryos from anthers of *Datura*. *Nature.* 1964; 204 (4957): 497–497.
28. Gürel, S., Gürel, E., Kaya, Z. Doubled haploid plant production from unpollinated ovules of sugar beet (*Beta vulgaris* L.). *Plant Cell Reports.* 2000; 19: 1155–1159.
29. Ho, K. M., Jones, G. E. Mingo barley. *Canadian Journal of Plant Science.* 1980; 60 (1): 279–280.
30. Li, J. W. et al. Thidiazuron and silver nitrate enhanced gynogenesis of unfertilized ovule cultures of *Cucumis sativus*. *Biologia plantarum.* 2013; 57 (1): 164–168.
31. Lichter, R. Efficient yield of embryoids by culture of isolated microspores of different Brassicacea species. *Plant Breeding.* 1989; 103: 119–123.
32. Thompson, K. F. Superior performance of two homozygous diploid lines from naturally occurring polyhaploids in oilseed rape (*Brassica napus*). *Euphytica.* 1979; 28 (1): 127–135.
33. Tomaszewska-Sowa, M. Cytometric analyses of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) plants regenerated from unfertilized ovules cultured in vitro. *Electronic Journal of Polish Agricultural Universities.* 2010; 13 (4).
34. Weich, E. W., Levall, M. W. Doubled haploid production of sugar beet (*Beta vulgaris* L.). *Doubled haploid production in crop plants.* Dordrecht: Springer Netherlands; 2003: 255–263.

Информация об авторах

Александрова А. А. — аспирант, младший научный сотрудник;
Монахос С. Г. — доктор сельскохозяйственных наук, профессор, заведующий кафедрой.

Information about the authors

Aleksandrova A. A. — postgraduate student, junior research fellow,
Monakhos S. G. — Doctor of Agricultural Sciences, Professor, Head of the Department.

Вклад авторов

Все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Contribution of the authors

The authors contributed equally to this article.
The authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 27.08.2024; одобрена после рецензирования 03.09.2024; принята к публикации 05.09.2024.

The article was submitted 27.08.2024; approved after reviewing 03.09.2024; accepted for publication 05.09.2024.