

Обзор / Review

<https://doi.org/10.18619/2072-9146-2025-6-49-59>
УДК: 635.33:581.162(048)

С.Л. Фролова*,
Л.П. Бондарева

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение "Федеральный научный центр овощеводства" (ФГБНУ ФНЦО) 143072, Россия, Московская область, Одинцовский район, п. ВНИИССОК, ул. Селекционная, д.14

*Автор для переписки:
svetlanaleonidova95@gmail.ru

Финансирование. Работа выполнена в рамках Государственного задания "ФГГФ-2024-0019 Создание конкурентноспособных гибридов капусты белокочанной с использованием методов биотехнологии (2024-2026 гг.)" в рамках ФНТП "Развитие сельского хозяйства Российской Федерации на 2017-2030 годы" подпрограммы "Развитие селекции и семеноводства овощных культур".

Вклад авторов: Фролова С.Л.: проведение исследований, формальный анализ, создание черновика рукописи. Бондарева Л.П.: руководство исследованием, концептуализация, методология, создание рукописи и её редактирование.

Конфликт интересов. Бондарева Л.П. является членом редакционной коллегии журнала «Овощи России» с 2008 года, но не имеет никакого отношения к решению опубликовать эту статью. Статья прошла принятую в журнале процедуру рецензирования. Об иных конфликтах интересов авторы не заявляют.

Для цитирования: Фролова С.Л., Бондарева Л.П. Анализ факторов, индуцирующих переход к генеративной фазе развития у представителей семейства Brassicaceae (обзор). Овощи России. 2025;(6):49-59.
<https://doi.org/10.18619/2072-9146-2025-6-49-59>

Поступила в редакцию: 27.10.2025
Принята к печати: 26.11.2025
Опубликована: 18.12.2025

Svetlana L. Frolova*,
Lyudmila L. Bondareva

FSBSI Federal Scientific Vegetable Center (FSBSI FSVC)
14, Selektionsnaya str., VNIISOK,
Odintsovo region, Moscow district, 143072, Russia

*Corresponding Authors: svetlanaleonidova95@gmail.ru

Funding. The work was carried out within the framework of the State Task "ФГГФ-2024-0019 Creation of competitive hybrids of white cabbage using biotechnology methods (2024-2026)" within the framework of the Federal Scientific and Technical Program "Development of Agriculture of the Russian Federation for 2017-2030" subprogram "Development of breeding and seed production of vegetable crops".

Authors' Contribution: Bondareva L.L.: investigation, conceptualization, methodology, writing – review & editing. Frolova S.L.: investigation, formal analysis, writing – original draft.

Conflict of interest. Bondareva L.L. has been a member of the editorial board of the Journal "Vegetable crops of Russia" since 2008, but had nothing to do with the decision to publish this manuscript. The manuscript passed the journal's peer review procedure. The authors declare no other conflicts of interest.

For citations: Frolova S.L., Bondareva L.L. Analysis of factors inducing the transition to the generative phase of development in the Brassicaceae family (review). Vegetable crops of Russia. 2025;(6):49-59. (In Russ.) <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2025-6-49-59>

Received: 27.10.2025
Accepted for publication: 26.11.2025
Published: 18.12.2025





Анализ факторов, индуцирующих переход к генеративной фазе развития у представителей семейства Brassicaceae (обзор)

РЕЗЮМЕ

Актуальность. В мировом растениеводстве капуста белокочанная (*Brassica oleracea* L. var. *capitata* L.) является одной из значимых овощных культур. Одной из приоритетных задач отечественной селекции капустных культур является создание высокопродуктивных гибридов. Наиболее трудоемким и продолжительным этапом в этом процессе является создание константных родительских линий.

Целью данного обзора является систематический анализ научных публикаций, посвященных процессу перехода от вегетативной к генеративной фазе развития у представителей семейства Капустные (Brassicaceae).

Результаты. В традиционной селекции инбредные линии капусты белокочанной получают посредством принудительного самоопыления в течение 6-12 поколений. Использование биотехнологического метода культуры изолированных микроспор *in vitro* позволяет достичь полной гомозиготности генома в течение одного генеративного цикла и способствует расширению спектра формообразования генетических рекомбинантных форм, в том числе с рецессивными признаками. Также в сочетании с технологией получения удвоенных гаплоидов и геномными подходами, такими как маркерная селекция, геномная селекция и редактирование генома, «Speed Breeding» позволяет повысить эффективность селекции за счёт сокращения времени селекционного цикла, обеспечивая раннюю фенотипическую оценку, эффективное использование ресурсов, повышая точность отбора и генетический прогресс. Несмотря на преимущества биотехнологических методов, применение линий удвоенных гаплоидов (DH) сопряжено с рядом практических сложностей, в частности, касающихся репродукции полученных растений. Дополнительной проблемой является отсутствие цветения у части DH-растений после прохождения яровизации, что может быть обусловлено рядом причин: не подходящие условиями яровизации для конкретных линий. Также отмечаются растения с нормальным вегетативным развитием, у которых, тем не менее, не происходит завязывание семян.

Заключение. В результате проведенного обзора мировой и отечественной практики изучены важные этапы яровизации: температура, продолжительность, освещение, стадии развития растения. Эти знания позволят увеличить процентную долю растений, переходящих в репродуктивную стадию развития.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА:

условия яровизации, капуста белокочанная, температурный режим, DH – технологии, линии удвоенных гаплоидов, гибридизация, репродуктивная фаза развития

Analysis of factors inducing the transition to the generative phase of development in the Brassicaceae family (review)

ABSTRACT

Relevance. In the global crop production, white cabbage (*Brassica oleracea* L. var. *capitata* L.) is one of the most important vegetable crops. One of the priorities of domestic cabbage crop breeding is the creation of highly productive hybrids. The most time-consuming and lengthy stage in this process is the creation of constant parent lines.

The purpose of this review was a systematic analysis of scientific publications devoted to the process of transition from the vegetative to the generative phase of development in representatives of the Cabbage family (Brassicaceae).

Results. In traditional breeding, inbred lines of white cabbage are obtained through forced self-pollination for 6-12 generations. The use of the biotechnological method of culture of isolated microspores *in vitro* ensures the achievement of complete homozygosity of the genome during one generative cycle and contributes to the expansion of the spectrum of formation of genetic recombinant forms, including those with recessive traits. Also, in combination with the technology of obtaining doubled haploids and genomic approaches such as marker breeding, genomic selection and genome editing, "Speed Breeding" allows to increase the efficiency of breeding by reducing the breeding cycle time, providing early phenotypic assessment, efficient use of resources, increasing the accuracy of selection and genetic progress. Despite the advantages of biotechnological methods, the use of double haploid (DH) lines is associated with a number of practical difficulties, in particular, concerning the reproduction of the obtained plants. An additional problem is the lack of flowering in some DH plants after undergoing vernalization, which may be due to a number of reasons: unsuitable vernalization conditions for specific lines. There are also plants with normal vegetative development, which, nevertheless, do not set seeds.

Conclusion. As a result of the conducted review of world and domestic practice, important stages of vernalization have been studied: temperature, duration, lighting, and stages of plant development. This knowledge will make it possible to increase the percentage of plants passing into the reproductive stage of development.

KEYWORDS:

vernalization conditions, white cabbage, temperature regime, DH technologies, doubled haploid lines, hybridization, reproductive phase of development.

Введение

Б мировом растениеводстве капуста белокочанная (*Brassica oleracea* L. var. *capitata* L.) является одной из значимых овощных культур. Возделываемые культуры, принадлежащие к роду *Brassica*, входят в топ-10 наиболее экономически важных овощных культур в мировом сельском хозяйстве и на рынках. Ее популярность объясняется комплексом биологических и хозяйствственно полезных свойств – содержанию клетчатки, минералов (кальция, фосфора и калия) и витаминов (C, K, A и фолиевой кислоты) [1, 2].

Одной из приоритетных задач отечественной селекции капустных культур является создание высокопродуктивных сортов и гибридов, характеризующихся выравненностью и устойчивостью к болезням. Наиболее сложным, трудоемким и продолжительным этапом в этом процессе является создание константных родительских линий [3]. Капуста белокочанная – перекрестноопыляемое растение с двулетним циклом развития, в традиционной селекции инбредные линии капусты белокочанной получают посредством принудительного самоопыления в течение 6-12 поколений [4]. В современной селекции активно используют различные методы, позволяющие ускорить селекционный процесс, в том числе биотехнологический метод культуры изолированных микроспор *in vitro*. Использование данного метода обеспечивает достижение полной гомозиготности генома в течение одного генеративного цикла и способствует расширению спектра формообразования генетических рекомбинантных форм, в том числе с рецессивными признаками. Получение стабильных гомозиготных линий из популяции облегчает поиск редких генотипов [5, 6, 7]. В настоящее время метод культуры изолированных микроспор используется в селекционных программах капустных культур по всему миру в качестве альтернативного или дополнительного к классическому методу производства гомозиготных линий *Brassica*: капуста белокочанная, брокколи, цветная, рапс, капуста пекинская, китайская и др. [8]. Это говорит об актуальности исследования в области получения удвоенных гаплоидов и необходимости комплексного подхода к этому вопросу в связи с множеством факторов, влияющих на успешность применения технологии. Ее основным преимуществом является не только скорость получения гомозиготного материала, а также сокращение площадей, необходимых для селекционных посевов и существенное снижение стоимости создаваемых сортов и гибридов [9]. Также в сочетании с технологией получения удвоенных гаплоидов [10, 11] и геномными подходами, такими как маркерная селекция, геномная селекция и редактирование генома, «Speed Breeding» (ускоренная селекция) позволяет повысить эффективность селекции за счёт сокращения времени селекционного цикла, обеспечивая раннюю фенотипическую оценку, эффективное использование ресурсов и повышая точность отбора и генетический прогресс [12].

Несмотря на преимущества биотехнологических методов, применение линий удвоенных гаплоидов (DH) сопряжено с рядом практических сложностей, в частности, касающихся репродукции полученных растений [13].

Процесс развития растений-регенерантов от эмбриоидов до получения семенного потомства не

отработан, так как на многих растениях не удается достичь образования цветоноса. Поскольку для получения семян капусты белокочанной им необходимо пройти этап яровизации при низких положительных температурах в течение 3-4 месяцев [14]. Длительность этого периода отрицательно сказывается на практическом выходе линий – удвоенных гаплоидов, поскольку выживаемость регенерантов в процессе адаптации очень низкая и дополнительно необходимо учитывать индивидуальные условия роста и развития для каждого генотипа.

В ходе исследований была установлена вариабельность признака фертильности. Так, при культивировании пыльников пшеницы обнаружены различия между линиями по уровню фертильности растений R0 и R1. Также выявлены регенеранты R0, которые в R1-поколении расщеплялись по уровню фертильности [15]. Аналогичные результаты были получены ранее и на других культурах. Изменчивая фертильность была отмечена среди удвоенных гаплоидных растений, регенерированных из культуры пыльников ржи. В серии экспериментов в период с 1981 по 1991 годы, наблюдалась завязываемость семян у 48-53% растений-регенерантов после самоопыления. В других опытах отмечено влияние внешних условий на фертильность растений-регенерантов (R_0) 62% растений R0 завязывали семена после самоопыления в условиях защищенного грунта, тогда как регенеранты, которые были посажены непосредственно в поле для естественной яровизации, этот показатель не превышал 30% [16].

Пониженная фертильность была описана Lashermes и др. у DH-растений кофе robusta (*Coffea canephora*), полученных путем колхицинирования гаплоидов. Авторы связывают это с инбредной депрессией [17]. По данным Stipic и др. из 78 полученных в культуре пыльников растений-регенерантов R_0 капусты цветной и выращенных в поле, только 14 были фертильными и образовали семена [18]. В аналогичных исследованиях на культурах из семейства Капустные выявлена низкая завязываемость семян при гейтеногамном опылении полученных *in vitro* растений-регенерантов, которая варьировалась от 0 до 7 семян/стручок. При этом установлена зависимость данной особенности от генотипа [19-22]. Сниженная фертильность DH-линий может создать проблему использования их в качестве родителей при создании гибридов. Поэтому при включении в селекционный процесс нового исходного материала, необходима предварительная оценка семенной продуктивности растений удвоенных гаплоидов [13].

Дополнительной проблемой является отсутствие цветения у части DH-растений после прохождения яровизации, что может быть обусловлено рядом причин: не подходящие условия яровизации для конкретных линий (температурный режим, продолжительность, фотопериод, стадия онтогенеза растения и др.). Также отмечаются растения с нормальным вегетативным развитием, у которых, тем не менее, не происходит завязывание семян [23].

Целью данного обзора являлся систематический анализ научных публикаций, посвященных процессу перехода от вегетативной к генеративной фазе развития у представителей семейства Капустные (*Brassicaceae*). Анализ включил изучение причин

индукции цветения и методы управления данным процессом для их последующего практического применения в селекции удвоенных гаплоидных линий белокочанной капусты (*Brassica oleracea* L. convar. *capitata* L. var. *alba* DC.).

Особенности развития растений капусты белокочанной при двулетнем цикле развития

Белокочанная капуста (*Brassica oleracea* L. convar *capitata* L. var. *alba* DC.) относится к семейству Капустные (*Brassicaceae*), роду Капуста (*Brassica*) и является двулетним растением. В первый год капуста образует розетку прикорневых листьев и кочан, а во второй – цветонос и семена [24]. Второй год жизни связан с переходом растения из вегетативного состояния в репродуктивное [25, 26].

Опытами Джая Миллера было установлено, что переходу белокочанной капусты к цветению способствует выдерживание молодых растений при пониженных температурах [27]. Переход к образованию цветоноса сопровождается изменениями морфологического строения конуса нарастания почки, которые являются разностадийными и имеют различную реакцию на низкие температуры, так как нижерасположенные почки частично находятся в состоянии покоя и менее активны [28]. Так активность и восприятие яровизации воздействий верхушечной почки является результатом обильного снабжения питательными веществами через все сосудистопроводящие пучки, сосредоточенные возле почки [29].

В дальнейшем наблюдаются пять фаз, приводящих к полному формированию цветков. **Первая фаза** заключается в вытягивании конуса и расширении его основания вследствие появления в пазухах первого и третьего листьев и у основания конуса округлых боковых почек.

Во второй фазе боковые почки образуются в пазухах едва заметных листовых зачатков, конус нарастания покрывается большим количеством мелких бугорков, одни из которых являются зачатками листьев, другие почек. **В третью фазу** конус имеет ряд бугорков, листьев и почек, ниже располагаются зачатки значительно удлиненных листьев, в пазухах которых имеются почки, растущие, как верхушечная. **В четвертой фазе** ближайшие к вершине конуса нарастания почки начинают формироваться в цветки. Из пазухи листа образуется длинное междуузлие, на котором формируется цветок. **В пятой фазе** формируются тычинки и образуется пыльца. В то время как зачатки цветков превращаются в сформированный цветок, конус нарастания главной оси и боковых продолжает рост, в результате чего возникают новые зачатки цветков, что приводит к образованию соцветия (рис. 1).

Видовое разнообразие капустных культур по длительности яровизации можно разбить на 5 групп:

I. Формы с очень коротким периодом яровизации. Для них характерна способность проходить яровизацию в семенах и молодых растениях (возраст рассады). У взрослых растений в полевых условиях последовательные фазы морфолого-анатомических изменений в конусе нарастания при переходе его из вегетативного к генеративному состоянию быстро следуют одна за другой, заканчиваясь образованием зачаточного соцветия в поле или в начале хранения. К этой группе относятся некоторые итальянские ветвистые сорта капусты цветной (subsp. *Italica*), сорта капусты листовой из США, Аргентины, Индии, кольраби (subsp. *gongylodes*) – многие скороспелые сорта из Индии; ряд сортов капусты кочанной (subsp. *costata*) из Португалии, Испании, Италии. В эту же группу входит большинство форм азиатских видов капусты пекинской и китайской.

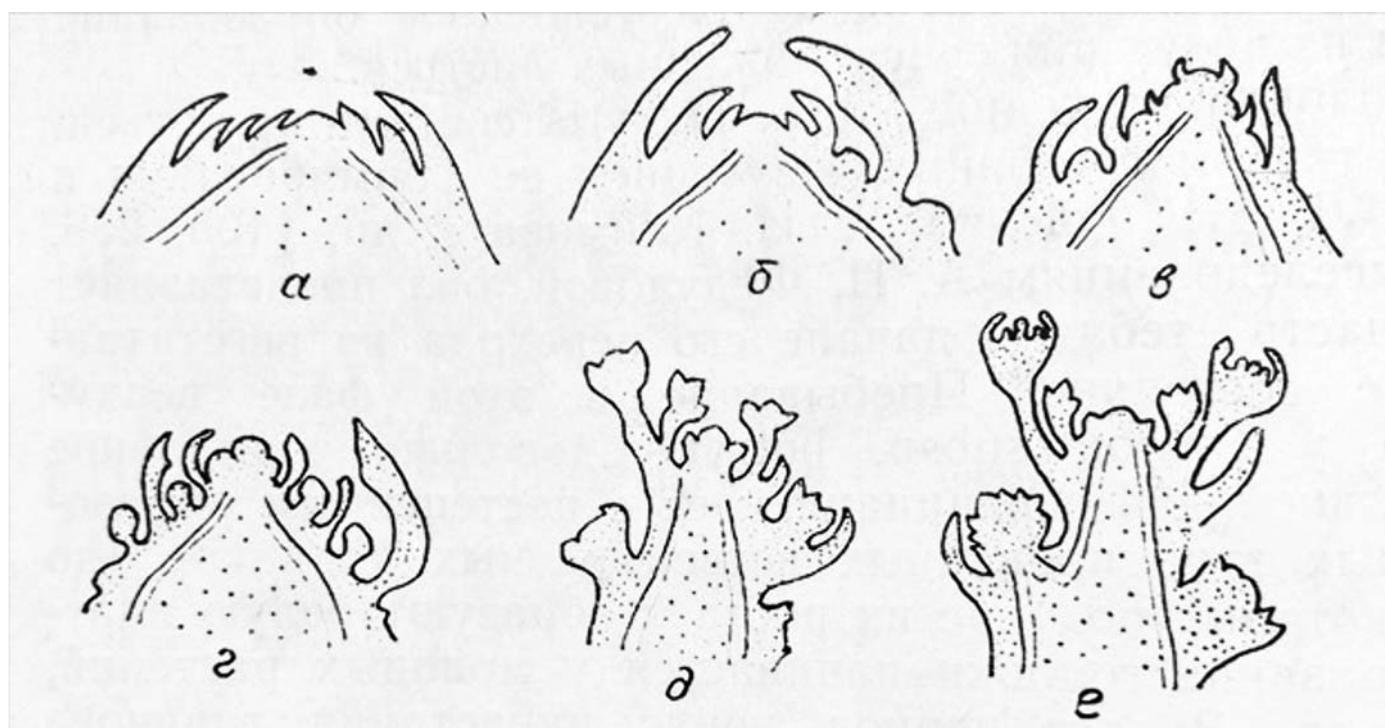


Рис. 1. Анатомо-морфологические изменения точки роста капусты в процессе перехода из вегетативного в генеративное состояние (увл. в 20 раз).

α – вегетативное состояние точки роста; б – 1-я фаза; в – 2-я фаза; г – 3-я фаза; д – 4-я фаза; е – 5-я фаза [30]

Fig. 1. Anatomical and morphological changes in the growing point of cabbage during the transition from the vegetative to the generative state (magnified by 20 times).

α – vegetative state of the growing point; b – 1st phase; c – 2nd phase; d – 3rd phase; e – 4th phase; f – 5th phase [30]

II. Формы с коротким периодом яровизации. Яровизация в семенах у этих форм обычно не заканчивается, а яровизация молодых растений сортов двулетних видов вызывает образование цветения на 20-100%. У взрослых растений в полевых условиях начальные морфолого-анатомические изменения конуса нарастания (I, II фазы) обнаруживаются в середине осеннеого периода. Дальнейшие фазы его изменения следуют достаточно быстро одна за другой, лишь несколько продолжительнее вторая фаза (особенно у цветной капусты), а иногда и третья. К этой группе относятся скороспелые сорта капусты цветной, многие сорта капусты листовой и савойской, позднеспелые сорта кольраби, ряд скороспелых и среднеспелых сортов кочанной капусты центрально-европейских сортотипов.

III. Формы со средней длительностью периода яровизации. У этих форм яровизация в семенах обычно не заканчивается, яровизация рассады не вызывала цветения или они образовывались менее, чем у 20% биотипов сорта. У взрослых растений начальные морфолого-анатомические изменения конуса нарастания обнаруживаются в поле к концу вегетации, а вторая, иногда и третья морфолого-анатомические фазы протекают при хранении растений и имеют достаточно большую длительность.

К этой группе относятся некоторые северные сорта капусты листовой и у кочанной – многие скороспелые белокочанные сорта и некоторые среднеспелые краснокочанные сорта.

IV. Формы с длительным периодом яровизации. Отсутствие ускорения развития при яровизации семян и молодых растений. Начальные морфолого-анатомические изменения в конусе нарастания растений в полевых условиях не обнаруживаются, а начинаются в процессе хранения растений – в начале ноября, при этом вторая фаза очень продолжительна. Эта группа представлена кочанной капустой – позднеспелые белокочанные и краснокочанные сорта, позднеспелые сорта капусты савойской.

V. Формы с очень длительным периодом яровизации. Так же, как и в предыдущей группе, отсутствие ускорения развития растений под влиянием яровизации семян и молодых растений. Начальные морфолого-анатомические изменения в конусе нарастания растений в полевых условиях наблюдаются только в процессе хранения растений, при длительной второй фазе. При этом у растений некоторых сортов в конусах нарастания четвертая фаза не обнаруживалась до весны. К этой группе относятся наиболее позднеспелые сорта капусты кочанной [30].

Сортам, относящимся к четвертой и пятой группам, свойственна хорошая и высокая лежкость кочанов в период зимнего хранения [31].

Переход от вегетативной к репродуктивной стадии развития

Регуляцию перехода растения от образования цветоноса к цветению с помощью возрастных изменений в самом развивающемся организме называют возрастным контролем зацветания. Возрастной контроль зацветания имеет двоякий смысл. С одной стороны, очень молодые растения, еще не достигшие оптимальных для данного вида и данных внешних условий веге-

тативной мощи, строения и степени дифференцировки, не должны цветти, так как они дадут плохое потомство. С другой стороны, каждое отдельное растение должно не слишком долго вегетировать и в определенное время переходить к цветению и плодоношению. Возрастная регуляция зацветания проявляется у разных видов в различной степени, наиболее хорошо выражена у многолетних растений, особенно у древесных, и проявляется в том, что растение может образовывать первые цветки только по достижении определенного минимального возраста.

Экспериментальное изучение яровизации впервые проведено немецким исследователем Г. Гасснером. Он проводил опыты на двулетних растениях (свекла, капуста, морковь и т. д.) и получал семена в первый год жизни, при предварительном воздействии на них пониженными температурами в течение определенного периода времени. Г. Гасснер исследовал также влияние яровизации на скорость перехода к колошению озимой пшеницы, ржи и ячменя [32, 33].

Яровизация растений капусты зависит от многих факторов: температурного режима, возраста растений, подвида и сроков созревания капусты [34, 35].

Растения могут проходить яровизацию в разном возрасте от наклонувшихся семян до ювенильных растений в фазе сформировавшихся двух-трех настоящих листьев [36]. Инициация цветения может произойти до фазы образования кочана или после нее, в зависимости от температуры и/или фотопериода в течение вегетации [14]. Процесс яровизации капусты наиболее интенсивно осуществляется при температуре 5...6°C, но он может протекать и при 10...18°C [30]. Так, у растений капусты цветной яровизация проходит при 13...18°C [37]. В исследованиях на пекинской капусте отмечено, что чувствительность к яровизации начиналась с появлением всходов и оставалась постоянной с увеличением возраста растения при 5...8°C в течение 3 недель [38].

Длительность периода прохождения яровизации растений капусты белокочанной также зависит от группы спелости. Для раннеспелой капусты достаточно 50-65 суток, для средней – от 110-120, а для поздней 180-190 суток [39, 40].

Технология получения семенного потомства растений капусты белокочанной при разных способах яровизации

Условия роста и развития маточных растений являются одним из важнейших факторов, предопределяющих развитие семенных растений, количество и качество получаемых семян. При наличии технических возможностей более предпочтительным является использование климатических камер с контролируемыми условиями, при отсутствии таких используют зимние и/или весенние теплицы, а также открытый грунт.

Во «ВНИИ риса» были проведены исследования по семеноводству гибридов F₁. Целью работы являлось определение оптимальных сроков посева для родительских линий, относящихся к различным группам спелости, при их культивировании в необогреваемой пленочной теплице в беспересадочной культуре.

Используя такой способ получения семян, встречается ряд сложностей, так как погодные условия в осенне-

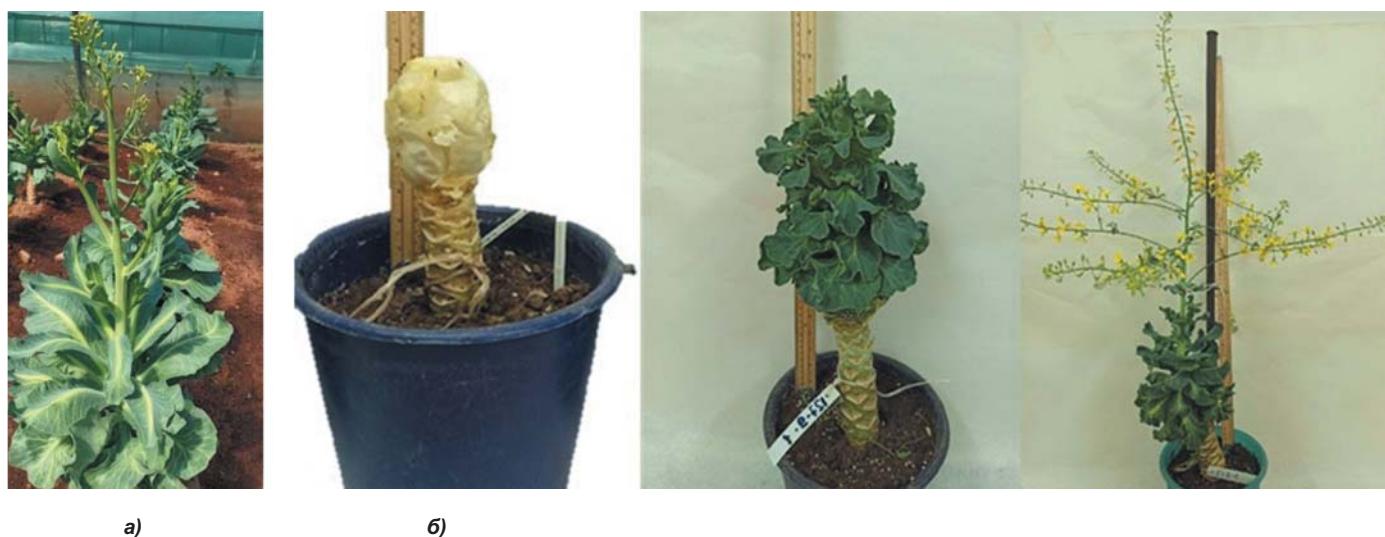


Рис. 2. Выращивание маточников: а) в условиях защищенного грунта; б) в камерах искусственного климата (фото автора)
Fig. 2. Growing mother plants: a) in protected ground conditions; b) in artificial climate chambers

зимний период различаются по годам, что вносит корректизы в процесс прохождения яровизации растениями и влияет на сроки цветения. Влияние внешней среды, а именно, температуры воздуха и почвы, играет важнейшую роль в сроках цветения инбредных линий капусты белокочанной.

При создании гибридов F_1 на основе самонесовместимости и с использованием линий с ЦМС необходимо учитывать сочетаемость родительских линий по синхронности цветения и принимать во внимание сроки начала цветения, массового цветения и конец цветения линий. Температурные условия в теплице зависят от наружного воздуха и регулирования вентиляцией, в пасмурные дни температура в теплице будет выше на 1-2 градуса, в солнечные – на 4-5 градусов. Сумма яровизирующих температур в зависимости от года может быть достаточной для раннеспелой и среднепоздней групп, но недостаточной для поздних, что способствует накоплению вегетативной массы.

Одним из факторов для успешного производства семян гибридов F_1 является синхронность цветения родительских линий. При изучении влияния контрастных погодных условий в период яровизации линий капусты белокочанной, выращиваемых в беспересадочной культуре в неотапливаемой теплице, была выявлена различная реакция генотипов по срокам цветения. Поэтому для селекционной практики в таких условиях необходимо подбирать линии с аналогичной нормой реакции растений на изменения погодных условий [41].

Одним из способов по ускорению этапов селекционной работы с капустой является использование камер искусственного климата, с заданными световым и температурным режимами, установлены особенности их использования, позволяющие в 2 раза сократить селекционный процесс, отработаны отдельные элементы технологии получения и размножения семян селекционных образцов разных разновидностей капусты [42].

В камерах искусственного климата растения капусты проходят такие этапы развития, как яровизация, переход в репродуктивную стадию развития (образование цветоноса), цветение семенного растения (в этот период проводится гибридизация), образование стручков, созревание и уборка семян. После того, как маточ-

ные растения выкопали в поле их высаживают в вегетационный сосуд с питательной смесью и устанавливают в холодильную камеру с установленной температурой 4...6°C. В зависимости от группы спелости сорта маточники проходят яровизацию от 1,5 до 2 месяцев и более. При выращивании в открытом грунте маточники капусты проходят эти этапы за 9-10 месяцев, в т.ч. на яровизацию уходит до 5 месяцев, а остальное время – на рост и развитие растений капусты второго года жизни.

В камерах искусственного климата эти же этапы роста и развития растения капусты проходят значительно быстрее (за 3,5-4 месяца) за счет регулирования температурного режима и относительной влажности воздуха [43]. Выращивание растений в камере искусственного климата позволяет исключить влияние неблагоприятных внешних факторов: климатических условий, наличие патогенов и насекомых для нежелательного переопыления. Такие технологические приемы позволяют повысить эффективность получения семенного потомства двулетней культуры за один год и значительно снизить затраты на создание гетерозисных гибридов с заданными параметрами [44].

Существенные недостатки при выращивании маточных растений в условиях защищенного и открытого грунта это отсутствие контроля над дневными температурами, выше риск поражения вредителями, болезнями, ограниченный период использования. В контролируемых условиях климатической камеры с регулируемыми температурой, влажностью воздуха и фотопериодом это дает возможность непрерывного селекционного процесса, не привязываясь к погодным условиям.

Яровизация семенного материала

Яровизация в виде проращивания семян не является решением для капусты кочанной [45]. Группой ученых из Новой Зеландии был проведен опыт по яровизации семян капусты. Праймированные семена подвергали яровизации в темноте при постоянной температуре 4°C ($\pm 0,5^{\circ}\text{C}$). Длительность яровизации варьировалась от 0 до 12 недель. В конце периода отбора образцы капусты, прошедшие самую длительную яровизацию, были preparedованы под микроскопом, чтобы определить, произошло ли флоральное развитие апикальной меристе-

мы. Цветение не наступило ни у одного растения капусты с любой продолжительностью яровизации. Можно предположить, что это связано с тем, что проросшие семена не чувствительны к яровизации.

Другими учеными изучалась реакция на яровизацию набухших семян капусты, моркови, свеклы, а также райграца пастбищного в качестве контроля в течение 0–12 недель при температуре 4°C. Сухие семена не поддаются яровизации, в то время как набухшие семена многих видов восприимчивы к ней [46]. У свеклы и райграца пастбищного наблюдалась положительная реакция на яровизацию: цветение у свеклы происходило в течение 4–12 недель, а у райграца пастбищного – в течение всего периода, тогда как растения капусты, которые яровизировали в течение 0–12 недель остались без видимых признаков репродуктивных изменений [47].

Растения капусты белокочанной не реагируют на пониженные температуры в фазе семян и во время прорастания, так как они обладают хорошо выраженной фазой ювенильности [8].

Яровизация на стадии штеклинга

Штеклинги – стадия растения, которое еще не сформировало продуктный орган. (розеточное растение).

По данным ученых установлено, что переход из вегетативной фазы развития в генеративную сопровождается накоплением растением минимального количества пластических веществ, т. е. растения должны достичь определенных размеров, а наиболее благоприятные температуры для успешного прохождения яровизационного процесса – 5–6°C. Таким образом, установлено, что яровизация зависит не от возрастного состояния растений, а от площади сформированных листьев растением [5]. В дополнение к этому, японские ученые установили, что капуста воспринимает яровизирующие температуры, когда диаметр подсемядольного колена достигает 6 мм. Такое состояние соответствует фазе 6–7 настоящих листьев. Влияние низких положительных температур влечет за собой морфологические изменения в конусе нарастания, что приводит к образованию соцветия. Однако, воздействие повышенных температур (более 12°C) на молодые растения в период яровизации приостанавливает дифференциацию, что может привести к деяровизации. Это зависит от возраста растений, представленной экспозиции и от ювенильной стадии развития (рис. 3) [5].

Другими учеными проводилось исследование в фазу 10–13 настоящих листьев и толщиной стебля 9–12 мм растения капусты в фазе штеклингов (розеточных растений) устанавливали в камеру искусственного климата. В течение 55 суток температурный режим в камере поддерживался в диапазоне 6,0–6,5°C, при котором растения проходили яровизацию, затем сосуды со штеклингами переносили в вегетационную камеру, для постепенной адаптации.

Использование в качестве маточников розеточных растений (штеклингов) представляет возможность сокращения двулетнего цикла развития за счет ускоренного прохождения фенологических фаз роста [44].

Многие авторы отмечают перспективу использования маточников – штеклингов и даже растений в фазе 5–6 настоящих листьев. Одним из основных преимуществ данной технологии является возможность автоматизации многих процессов: выращивания, хранения, транспортировки и посадки не полновозрастных растений. Самым сложным вопросом при семеноводстве через штеклинги является

регулирование процесса перехода их в репродуктивную фазу. Исследуемые линии капусты белокочанной различались по длительности перехода от вегетативной стадии к репродуктивной на три группы: коротко-стадийные, промежуточные, длинностадийные, требующие для завершения яровизации более длительного периода воздействия пониженными положительными температурами. Возраст маточных растений оказывал влияние на рост и развитие, на прохождение стадий яровизации, а также на формирование семенного куста и его продуктивность. Высокий процент прохождения яровизации имели штеклинги в возрасте 105 суток всех изученных линий.

Также в 1991 году рядом ученых было запатентовано изобретение, целью которого являлось повышение семенной продуктивности растений капусты. Для прохождения яровизации закладывали растения с не менее 15 развернувшимися листьями и диаметром наружной кочерыги не менее 2 см.

В один полиэтиленовый мешок укладывали растения, предварительно удалив с них развернувшиеся листья, помещали в контейнеры вертикально, которые затем устанавливали в холодильные камеры с температурой +1...3°C. За две недели до высадки повышали температуру до 5...6°C. Режим хранения штеклингов (1...3°C выше нуля) обеспечивают высокую сохранность, при этом отходы составляют 5–6%. Повышение температуры ведет к увеличению порчи растений, так при температуре 5...10°C гибель растений составляет 60–80%. При определении урожайности было установлено, что наибольшее количество семян формировали семенники, полученные из штеклингов с количеством листьев – 15 шт. и диаметром наружной кочерыги 2,0–3,0 см, тогда как семенная продуктивность стандартных маточников была ниже на 15% [48].

Учеными из Приднестровского НИИСХ установлена возможность получения семян этой культуры из розеточных растений (штеклингов), где важное значение для перехода растений от вегетативного к репродуктивному периоду онтогенеза имеет их возраст и количество листьев. По результатам выявлено, что растения в возрасте 90 дней с хорошо развернутыми листьями (14–17 шт.) и диаметром наружной кочерыги 2,3–3,0 см, имели наибольшую сохранность во время яровизации. Повышенная жизнеспособность растений этого срока посева объясняется большим накоплением пластических веществ в них, которые обеспечили интенсивное образование корневой системы, отрастание розетки листьев и интенсификацию процессов фотосинтеза. Дальнейшее развитие семенников также было взаимосвязано с возрастом розеточных растений – более развитые семенники по габитусу куста [49].

Большинство представителей семейства Капустные (Brassicaceae) можно яровизировать после того, как они достигнут стадии зрелости, при которой стебель имеет диаметр не менее 10 мм, предпочтительно 15 мм. До этого этапа растение может не реагировать на понижение температуры.

Некоторые авторы утверждают, что у капусты процесс яровизации под влиянием пониженной температуры (3...10°C) идет лишь в растениях в возрасте не менее двух месяцев, при этом воздействие указанными пониженными температурами требуется в течение 60 дней. Такие условия больше подходят для скороспелых сортов [30].

У всех способов ускорения основной упор ложится на размножение семенного потомства, минуя стадию получе-



Рис. 3. Растение капусты белокочанной на стадии штеклинга (фото автора)
Fig. 3. White cabbage plant at the steckling stage (author's photo)

ния товарного органа, по которому ведется отбор [50, 51]. Поэтому данный метод может использоваться только для размножения линейного материала без оценки на хозяйственном ценности признаки.

Яровизация после формирования кочана

При производстве маточников ставят задачу вырастить типичные для сорта здоровые, не поврежденные вредителями и болезнями растения, с хорошо развитыми, но не проросшими кочанами, способными перенести длительное (до шести месяцев) зимнее хранение при температуре от -1 до +1°C и относительной влажности воздуха 90-95%.

За две-три недели до посадки маточники очищают от загнивших листьев и подгнивших мелких корней, отбраковывают с поврежденной кочерыгой и составляют «Акт весеннего отбора маточников». Кочан срезают на конус (для кочанных разновидностей капусты) вручную или используют для этого специальные станки. За одну-полторы недели до посадки кочерыги укладывают для «освещения», которое необходимо особенно для плотнокочанных сортов, чтобы завершилась дифференциация верхушечных почек у кочерыг, их укладывают в штабеля высотой до 1,5 м, корнями внутрь, присыпая корни влажным торфом, и корни начинают отрастать. Температуру в хранилище поддерживают не выше +5...+7°C и усиливают искусственное освещение, чтобы листья, окружающие почку, позеленели, что позволит избежать ожогов и угнетения семенников после посадки их в поле. Такие семенники хорошо приживаются (рис. 4) [44, 51, 52].

Яровизация растений в культуре *in vitro* при получении DH-линий

Ускорение селекционного процесса на основе методов «Speed Breeding» позволяет создавать сорта сельскохозяйственных культур в более короткие сроки. Этого можно достичь в контролируемых климатических условиях. По сравнению с классической селекцией технология «Speed Breeding» позволяет за год получить до 5 репродукций яровых культур [53, 54, 55]. К факторам, которыми можно манипулировать, относятся фотопериод, интенсивность освещения, температура и влажность воздуха, влажность



Рис. 4. Подготовка маточного растения капусты к высадке. (<https://prokrolik.ru/koreshok/kapustiy/>)
Fig. 4. Preparing the cabbage mother plant for planting

и питание почвы, плотность посадки, которая в данном случае будет высокой, а также концентрация углекислого газа. С помощью регулировки этих факторов стимулируется раннее цветение и завязывание семян [12].

Применение технологии SB позволяет не только получить несколько поколений за год, но и способно решить проблемы, связанные с адаптацией к условиям окружающей среды, способствует достижению генетического разнообразия и повышению эффективности использования ресурсов [54].

В лаборатории генетики и биотехнологии растений ФГБОУ ВО Вавиловский университет ведутся исследования по ускорению выращивания сортообразцов озимой пшеницы и тритикале на основе сочетания технологии «Speed Breeding» и «Embryo culture». Дополнительное сокращение периода вегетации может быть достигнуто яровизацией растений, полученных из зародышей и культивируемых *in vitro* (метод «Embryo culture»).

В качестве материала для исследований использовали 4 генотипа пшеницы озимой и 8 генотипов тритикале, из которых 4 предположительно являются двуручками. Растения яровизировали при температуре +4°C в течение 20, 30, 40, 50 или 60 суток, а затем высаживали в гидропонную систему в фитотронно-тепличный комплекс. В процессе исследований было установлено, что для двух из четырех генотипов озимой пшеницы продолжительность *in vitro*-яровизации составляла не менее 50 суток. У растений после 50 и 60 суток яровизации продуктивная кустистость и масса зерна с колоса достоверно не различались.

У озимых форм тритикале период эффективной *in vitro*-яровизации также составлял не менее 50 суток, при этом, устойчивое колошение (более 50% растений) отмечено наблюдалось только после 60 суток яровизации. В вариантах с разной продолжительностью яровизации растения не различались по продуктивной кустистости и массе зерна с колоса.

Таким образом, проведенные исследования показали, что для эффективной яровизации растений, полученных из зародышей в культуре *in vitro*, продолжительность периода пониженных температур должна составлять не менее 50 суток, за исключением некоторых сортов-двуручек, для яровизации которых достаточно 20 суток в данных усло-



Рис. 5. Яровизация в условиях *in vitro*: а) растения в условиях *in vitro* в холодильной камере; б) растение-регенерант после прохождения яровизации (фото автора)

Fig. 5. Vernalization in vitro: a) plants in vitro in a refrigerated chamber; b) regenerated plant after vernalization (author's photo)

виях. Общую продолжительность генерации не удалось снизить менее чем до 150 суток [56, 57].

С помощью культуры ткани можно быстро получить семена у скороспелых форм кочанной капусты, если подвергнуть их яровизации в условиях *in vitro*. Чтобы растения достигли определенного уровня вегетативного роста и накопили достаточное количество питательных веществ, необходимых для яровизации двулетнего растения, следует не менее 50 дней проводить их подращивание в условиях высокой световой интенсивности при 25-27°C. За это время у растений в культуре *in vitro* успевают сформироваться 6-10 листьев. При более длительном подращивании растения израстают, междуузлия вытягиваются, стебель становится длинным, жестким.

В стадии 50-60 дней растения капусты в пробирках способны яровизоваться при воздействии низкой положительной температуры (1...2°C) и подсвечивания светом низкой интенсивности (1,5-3 тыс. лк). В ходе яровизации число листьев на растении увеличивается. При более высокой температуре происходит интенсивное дыхание и растения погибают.

Яровизация продолжается 3,5-4 месяца, после чего растения адаптируют к нестерильным условиям.

Семенные растения, полученные из пробирок, уступают обычным семенникам по мощности куста. Метод яровизации в пробирках следует применять только в селекционных целях при необходимости получения семенного потомства или проведения гибридизации с размножаемыми в культуре тканями.

Использование условий *in vitro* для яровизации растений является перспективным методом для практической селекции, однако для его применения ряд этапов нуждается в адаптации под каждую культуру и даже для отдельных генотипов (рис. 5) [58].

Выводы

Таким образом, яровизация является важным этапом в онтогенезе двулетних культур. Знание технологии яровизации позволит увеличить процент растений, образовавших

цветонос, важными элементами которой являются: температура, продолжительность, освещение, стадия развития растения.

Существенное влияние на развитие семенных растений, а также на количественные и качественные показатели семенной продуктивности оказывают условия культивирования маточников. Выращивание маточных растений в условиях защищённого и открытого грунта сопряжено с рядом лимитирующих факторов: отсутствием контроля над суточными температурами, повышенным риском поражения вредителями, болезнями, а также ограниченный период для проведения работ. В противоположность этому, использование климатических камер с регулируемыми параметрами температуры, влажности воздуха и фотопериода обеспечивает возможность непрерывного ведения селекционного процесса, независимо от внешних климатических условий.

Капуста белокочанная характеризуется отсутствием реакции на пониженные температуры на стадии семян и их прорастания, что обусловлено наличием выраженной ювенильной фазы. Традиционная методика яровизации на стадии сформированного кочана гарантирует высокий процент приживаемости маточных растений.

Самым актуальным направлением в настоящее время в селекции является метод «Speed Breeding», который позволяет создавать сорта сельскохозяйственных культур в более короткие сроки.

Использование ранних стадий развития для прохождения яровизации на стадии штеклинга и в культуре *in vitro*, является перспективным методом для практической селекции, однако для его применения ряд этапов нуждается в адаптации под каждую культуру и даже для отдельных генотипов. У всех способов ускорения основная цель – получение семенного потомства, минуя стадию получения товарного органа растения, по которому ведется отбор. Поэтому они могут использоваться только для размножения линейного материала с последующим переводом на двулетний цикл развития, чтобы оценить хозяйственno ценные признаки.

• Литература

1. Солдатенко А.В., Иванова М.И., Бондарева Л.Л., Тареева М.М. Капустные зеленые овощи. М., 2022. 296 с. ISBN 978-5-901695-89-0. <https://www.elibrary.ru/unsafi>
2. Tons M.M. World Cabbage Production, 2015-2019.
3. Пивоваров В.Ф., Старцев В.И. Капуста, её виды и разновидности (разнообразие и способы выращивания). М.: ВНИИССОК. 2006. 192с. <https://www.elibrary.ru/qkxxur>
4. Taiz L., Zeiger E. Plant Physiology. Sunderland: Sinauer Associates Inc. 2010.
5. Dunwell J.M. Haploids in flowering plants: origins and exploitation. *J. Plant Biotech.* 2010;8:377-424. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2009.00498.x>
6. Минейкина А.И., Бондарева Л.Л., Шумилина Д.В., Домбладес Е.А., Солдатенко А.В. Усовершенствование методов создания гибридов капусты белокочанной. *Овощи России.* 2019;(4):3-7. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2019-4-3-7> <https://www.elibrary.ru/faxajs>
7. Минейкина А.И., Стебницкая К.С., Фомичева М.Г., Бондарева Л.Л., Домбладес А.С., Домбладес Е.А. Оптимизация этапов технологии получения DH-растений капусты белокочанной. *Вавиловский журнал генетики и селекции.* 2025;29(4):517-529. <https://doi.org/10.18699/vjgb-25-55> <https://www.elibrary.ru/gzdtco>
8. Монахос С.Г. Создание чистых линий – удвоенных гаплоидов капусты в культуре изолированных микроспор и селекция F1-гибридов на основе современных методов биотехнологии: методические рекомендации. М.: Изд-во РГАУ – МСХА имени К.А. Тимирязева, 2014. 44 с.
9. Никитин М.А. Использование технологии удвоенных гаплоидов в современной селекции капустных культур. *Естественные науки.* 2024;(4).
10. Вишнякова А.В., Александрова А.А., Монахос С.Г. Факторы прямого прорастания микроспорогенных эмбриоидов *Brassica napus* L. *Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии.* 2022;(6):43-53. <https://doi.org/10.26897/0021-342X-2022-6-43-53> <https://www.elibrary.ru/bifbsl>
11. Синицына А.А., Вишнякова А.В., Монахос С.Г. Сравнительная оценка выхода удвоенных гаплоидов *Brassica oleracea* var. *capitata* L. и *Brassica napus* L. в культуре изолированных микроспор. *Картофель и овощи.* 2022;(4):37-40. <https://doi.org/10.25630/PAV.2022.29.31.008> <https://www.elibrary.ru/hafnfc>
12. Čeran M., Miladinović D., Đorđević V., et al. Genomics-assisted speed breeding for crop improvement: present and future. *Front. Sustain. Food Syst.* 2024;(8):1383302. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2024.1383302>
13. Заблоцкая Е.А., Минейкина А.И., Домбладес Е.А., Паслова Т.О., Бондарева Л.Л. Завязываемость семян у растений-регенерантов капусты брокколи различных генотипов при гейтеногамном опылении. *Овощи России.* 2020;(2):43-46. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2020-2-43-46> <https://www.elibrary.ru/hakswx>
14. Suge H. Re-examination on the role of vernalization and photoperiod in the flowering of *Brassica* crops under controlled environment. *Jpn. J. Breeding.* 1984;(34):171-180.
15. Осадчая Т.С., Трубачеева Н.В., Кравцова Л.А., Белан И.А., Россеева Л.П., Першина Л.А. Изучение фертильности и цитогенетической изменчивости у андрогенных растений (R0 и R1) аллоплазматических интргрессивных линий мягкой пшеницы. *Вавиловский журнал генетики и селекции.* 2016;20(3):370-377. <https://doi.org/10.18699/VJ16.165> <https://www.elibrary.ru/wlvkih>
16. Deimling S., Flehinghaus-Roux T. Haploidy in rye. In: Mohan Jain S., Sopory S.K., Veilleux R.E. (eds) *In vitro haploid production in higher plants: Volume 4: Cereals.* Kluwer Academic Publ, Dordrecht, The Netherlands, 1997. P. 181–204.
17. Guo Y., Pulli S. Isolated microspore culture and plant regeneration in rye (*Secale cereale* L.). *Plant Cell Reports.* 2000;(19):875-880. <https://doi.org/10.1007/s002990000194>
18. Lashermes P., Couturon E., Charrier A. Doubled haploids of *Coffea canephora*: development, fertility and agronomic characteristics. *Euphytica.* 1993;(74):149–157. <https://doi.org/10.1007/BF00033781>
19. Stipic M., Campion, B. An improved protocol for androgenesis in cauliflowers (*Brassica oleracea* var. *botrytis*). *J. Plant Breeding.* 1997;116(2):153-157.
20. Chauvin J.E., Yang Q., LeJeune B., Herve Y. Obtention d'embryons par culture d'anthers chez le chou-fleur et le brocoli et evalution des potentialites du materiel obtenu pour la creation varietale. *Agronomie.* 1993;(13):579-590.
21. Kamiński P., Dyki B., Krzyzanowska D., Gyrecka K. Diversity of diploid androgenic Brussels sprout plants of R₀ and R₁ generations. *J. of Applied Genetics.* 2005;46(1):25-33.
22. Kaminski P. Gametoclonal and somaclonal variation among head cabbage androgenic lines of R1 and R2 generations obtained from Jaguar F1 hybrid. *J. of Agricultural Science.* 2011;2(2):119-128. <https://doi.org/10.5539/jas.v2n2p119>
23. Заблоцкая Е.А., Бондарева Л.Л., Шмыкова Н.А. Особенности завязывания семян у линий удвоенных гаплоидов капусты брокколи в разных поколениях. *Овощи России.* 2016;4(33):56-59. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2016-4-56-59> <https://www.elibrary.ru/xvrufn>
24. Бартенев И.И., Гаврин Д.С., Нечаева О.М., Сенютин А.А. Разнородность популяции семенных растений и качественные показатели семян сахарной свёклы. *Сахар.* 2018;(10):46-49. <https://www.elibrary.ru/yoxutr>
25. Лизгунова Т.В. Капуста. Овощные культуры и кормовые корнеплоды. Л.: Колос, 1948. 245 с.
26. Ahn J.-Y., Subburaj S., Yan F., Yao J., Chandrasekaran A., Ahn K.-G., Lee G.-J. Molecular Evaluation of the Effects of FLC Homologs and Coordinating Regulators on the Flowering Responses to Vernalization in Cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata*) Genotypes. *Genes.* 2024;(15):154. <https://doi.org/10.3390/genes15020154>
27. Alessandro M.S., Galmarini C.R.. Inheritance of vernalization requirement in carrot. *Journal of the American Society for Horticultural Science.* 2007;132:525-529.
28. Miller J.C. Louisiana Copenhagen cabbage: methods of breeding and description. 1934.
29. Васильевская В.К., Лизгунова Т.В. Некоторые особенности стадийного развития сортов капусты. *Труды по прикл. бот., ген. и сел.* 1951;29(1).
30. Sheen T.F. Cabbage seed production in the subtropics. 1982.
31. Лизгунова Т.В. Культурная флора СССР. Т. XI. Капуста. Л.: Колос. Ленингр. отд-ние. 1984. 328 с.
32. Воронова А.Ф., Гринберг Е.Г., Доманская М.К. Биохимическая оценка коллекции овощных культур. Науч.-технол. Бюл. Сиб. НИИ растениеводства и селекции. 1978;(4).
33. Gassner G. Beiträge zur physiologischen Characteristik sommer- und winterannueller Gewachse, insbesondere der Getreidepflanzen. *Bot. Ztg.* 1918.
34. Кузнецов Вл.В., Дмитриева Г.А. Физиология растений. М.: Высшая школа, 2006. 742 с.
35. Black A., Moot D., Lucas R. Development and growth characteristics of Caucasian and white clover seedlings, compared with perennial ryegrass. *Grass and Forage Science.* 2006;(61):442-453. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.2006.00553.x>
36. Monks D.P., SadatAsilan K., Moot D.J. Cardinal temperatures and thermal time requirements for germination of annual and perennial temperate pasture species. *Agronomy New Zealand.* 2009;(39):95-110. <https://doi.org/10.13140/2.1.1455.4242>
37. EL-Eslamboly A.A.S.A., Hamed H.H. New techniques to induce flowering and produce seeds of foreign cabbage varieties as a main step for a superior hybrids production. *Int. J. Environ.* 2021;10(1):66-82. <https://doi.org/10.36632/ije/2021.10.1.6>
38. McCormick J.I., Goodger R.A., Chynoweth R.J. Cardinal temperatures and vernalisation requirements for a selection of vegetables for seed production. 2014. P.1-83.
39. Elers B., Wiebe H.J. Flower formation of Chinese cabbage. I. Response to vernalization and photoperiods. *Scientia horticulturae.* 1984;22(3):219-231.
40. Китаева И.Е. Капуста. Московский рабочий. 1977. С. 57-61.
41. Лизгунова Т.В. Культурная флора СССР. Т. VI.
42. Шулляк Н.В., Королева С.В. Реакция инбрюдных линий белокочанной капусты на погодные условия в период яровизации. Приоритетные направления научного обеспечения отраслей агропромышленного комплекса России и стран СНГ. Материалы Международной научно-практической конференции с элементами школы молодых ученых. Краснодар, 2018. С 135-141. <https://www.elibrary.ru/bcdiok>
43. Бондарева Л.Л., Колесников И.М. Селекция скороспелых гибридов капусты белокочанной. *Научные труды по селекции и семенооводству.* 1995;(2):150-152.
44. Бондарева Л.Л., Разин О.А. Использование камер искусственного климата при селекции капусты. *Овощи России.* 2014;(4):37-39. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2014-4-37-39> <https://www.elibrary.ru/tjalbt>
45. Бондарева Л.Л., Минейкина А.И. Ускоренное размножение

- родительских линий капусты белокочанной с использованием штеклингов и камер искусственного климата. *Овощи России.* 2024;(5):26-30. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2024-5-26-30>
46. Лизгунова Т.В., Федулова А.П. О яровизации капусты в семенах. *Труды по прикл. бот., ген. и сел.* 1954;(31):1.
47. Michaels S.D., Amasino R.M. Memories of winter: vernalization and the competence to flower. *Plant, Cell & Environment.* 2000;23(11):1145-1153. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00643.x>
48. Петрищев А.В. Использование контейнерного способа выращивания штеклингов при гибридном семеноводстве капусты белокочанной: специальность 06.01.05 "Селекция и семеноводство сельскохозяйственных растений". Москва, 2006. 156 с. <https://www.elibrary.ru/nnusjv>
49. Зведенюк А.П., Казаку В.И. Выращивание семян капусты белокочанной из розеточных растений. *Овощи России.* 2013;(3):40-42. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2013-3-40-42>
50. Конышбеков К., Бастаубаева Ш., Елназарқызы Р., Табынбаева Л., Мусагоджаев, Н. Выращивание штеклингов новых гибридов сахарной свеклы в тепличном комплексе. *Земледелие, агрономия, кормопроизводство, агрозоология.* 2021;3(91):103-111. <https://doi.org/10.37884/3-2021/12>
51. Логвинов А.В., Шевченко А.Г., Логвинов В.А., Мищенко В.Н., Кошкин С.С., Моисеев В.В., Батракова Н.В. Особенности технологических приемов выращивания корнеплодов-штеклингов маточной сахарной свеклы на орошении. *Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета.* 2020;(159):334-347. <https://doi.org/10.21515/1990-4665-159-023>.
52. Пивоваров В.Ф. Селекция и семеноводство овощных культур. М.: ВНИИССОК, 2007. 816 с. <https://www.elibrary.ru/qkymcp>
53. Бондарева Л.Л., Фролова С.Л. Особенности роста и развития семенных кустов сортов и родительских линий капустных культур. *Известия ФНЦО.* 2021;(3-4):13-19 <https://doi.org/10.18619/2658-4832-2021-3-4-13-19>
54. Schoen A. et al. Reducing the generation time in winter wheat cultivars using speed breeding. *Crop Science.* 2023;63(4):2079-2090. <https://doi.org/10.1002/csc2.20989>
55. Зеленина А.С., Яновский А.С., Бизякина Д.О., Нагамова В.М., Рубец В.С., Блинков А.О., Коробкова В.А., Юркина А.И., Беспалова Л.Ю., Карлов Г.И., Дивашук М.Г. Методические рекомендации по выращиванию твердой пшеницы в условиях спидридинга (speed breeding) для решения селекционных задач. *Биотехнология в растениеводстве, животноводстве и сельскохозяйственной микробиологии.* 2024. С. 27-28. <https://doi.org/10.48397/l9911-9447-6788-e>
56. Watson A. et al. Speed breeding is a powerful tool to accelerate crop research and breeding. 2018;4(1):23-29. <http://dx.doi.org/10.1038/s41477-017-0083-8>
57. Сайфетдинов Е.А. Влияние сроков яровизации *in vitro* на вегетацию озимой пшеницы и тритикале в условиях фитотронно-тепличного комплекса. Материалы XXIV конференции молодых ученых с международным участием, посвященной биотехнологии в растениеводстве, животноводстве и сельскохозяйственной микробиологии ХХIV. Москва: Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии», 2024. С.116-117. <https://doi.org/10.48397/w4265-2672-9751-v>
58. Попова А.И., Тренихина М.М. Актуальные вопросы современной селекции, биотехнологии и ботаники. Сборник докладов всероссийской студенческой научно-практической конференции. Москва, 2024. 184 с. <https://www.elibrary.ru/hkacoz>
- References
1. Soldatenko A.V., Ivanova M.I., Bondareva L.L., Tareeva M.M. Cabbage green vegetables. M., 2022. 296 p. (In Russ.) ISBN 978-5-901695-89-0. <https://www.elibrary.ru/unsaf>
 2. Tons M.M. World Cabbage Production, 2015-2019.
 2. Пивоваров В.Ф., Старцев В.И. Капуста, её виды и разновидности (разнообразие и способы выращивания). М.: ВНИИССОК. 2006. 192 с. <https://www.elibrary.ru/qkxxur>
 3. Taiz L., Zeiger E. Plant Physiology. Sunderland: Sinauer Associates Inc. 2010.
 4. Dunwell J.M. Haploids in flowering plants: origins and exploitation. *J. Plant Biotech.* 2010;8:377-424. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2009.00498.x>
 5. Mineykina A.I., Bondareva L.L., Shumilina D.V., Domblides E.A., Soldatenko A.V. Improvement of methods of creating hybrids of cabbage. *Vegetable crops of Russia.* 2019;(4):3-7. (In Russ.) <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2019-4-3-7> <https://www.elibrary.ru/faxajs6>.
 6. Mineykina A.I., Stebnitskaia K.S., Fomicheva M.G., Bondareva L.L., Domblides A.S., Domblides E.A. Optimization of technology steps for obtaining white cabbage dh-plants. *Vavilov journal of genetics and breeding.* 2025;29(4):517-529. <https://doi.org/10.18699/vjgb-25-55> <https://www.elibrary.ru/gzdtco>
 7. Monakhos S.G. Creation of pure lines – doubled haploids of cabbage in the culture of isolated microspores and selection of F1 hybrids based on modern biotechnology methods: methodological recommendations. M.: Publishing house RGAU - Moscow Agricultural Academy named after K.A. Timiryazev. 2014. 44 p. (In Russ.)
 8. Nikitin M.A. The use of doubled haploid technology in modern cabbage crop breeding. *Natural sciences.* 2024;(4). (In Russ.)
 9. Vishnyakova A.V., Alexandrova A. A., Monakhos S. G. Factors of direct germination of microsporogenic embryos *Brassica napus* L. *Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy.* 2022;(6):43-53. (In Russ.) <https://doi.org/10.26897/0021-342X-2022-6-43-53> <https://www.elibrary.ru/bifbsl>
 10. Sinicina 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 isolated microspore culture. *Potato and vegetables.* 2022;(4):37-40. (In Russ.) <https://doi.org/10.25630/PAV.2022.29.31.008> <https://www.elibrary.ru/hafnfc>
 11. Čeran M., Miladinović D., Đorđević V., et al. Genomics-assisted speed breeding for crop improvement: present and future. *Front. Sustain. Food Syst.* 2024;(8):1383302. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2024.1383302>
 12. Zablotskaya E.A., Mineykina A.I., Domblides E.A., Paslova T.O., Bondareva L.L. Broccoli various genotypes regenerated plants (R_0) seed set after geitonogamy. *Vegetable crops of Russia.* 2020;(2):43-46. (In Russ.) <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2020-2-43-46> <https://www.elibrary.ru/hakswx>
 13. Suge H. Re-examination on the role of vernalization and photoperiod in the flowering of *Brassica* crops under controlled environment. *Jpn. J. Breeding.* 1984;(34):171-180.
 14. Osadchaya T.S., Trubacheva N.V., Kravtsova L.A., Belan I.A., Rosseeva L.P., Pershina L.A.. Study of fertility and cytogenetic variability in androgenic plants (R_0 and R_1) of allotplasmic introgression lines of common wheat. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding.* 2016;20(3):370-377. (In Russ.) <https://doi.org/10.18699/VJ16.165> <https://www.elibrary.ru/wlvkih>
 15. Deimling S., Flehinghaus-Roux T. Haploidy in rye. In: Mohan Jain S., Sopory S.K., Veilleux R.E. (eds) *In vitro* haploid production in higher plants: Volume 4: Cereals. Kluwer Academic Publ, Dordrecht, The Netherlands, 1997. P. 181–204.
 16. Guo Y., Pulli S. Isolated microspore culture and plant regeneration in rye (*Secale cereale* L.). *Plant Cell Reports.* 2000;(19):875-880. <https://doi.org/10.1007/s002990000194>
 17. Lashermes P., Couturon E., Charrier A. Doubled haploids of *Coffea canephora*: development, fertility and agronomic characteristics. *Euphytica.* 1993;(74):149-157. <https://doi.org/10.1007/BF00033781>
 18. Stipic M., Campion, B. An improved protocol for androgenesis in cauliflowers (*Brassica oleracea* var. *botrytis*). *J. Plant Breeding.* 1997;116(2):153-157.
 19. Chauvin J.E., Yang Q., LeJeune B., Herve Y. Obtention d'embryons par culture d'anthers chez le chou-fleur et le brocoli et evaluation des potentialites du materiel obtenu pour la creation varietale. *Agronomie.* 1993;(13):579-590.
 20. Kamiński P., Dyki B., Krzyzanowska D., Gyrecka K. Diversity of diploid androgenic Brussels sprout plants of R_0 and R_1 generations. *J. of Applied Genetics.* 2005;46(1):25-33.
 21. Kamiński P. Gametoclonal and somaclonal variation among head cabbage androgenic lines of R_1 and R_2 generations obtained from Jaguar F1 hybrid. *J. of Agricultural Science.* 2011;2(2):119-128. <https://doi.org/10.5539/jas.v2n2p119>
 22. Zablotskaya E.A., Bondareva L.L., Shmykova N.A. Features of seed formation in double haploid lines of broccoli in different genera-

- tions. *Vegetable crops of Russia*. 2016;(4):56-59. (In Russ.) <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2016-4-56-59> <https://www.elibrary.ru/xvrufn>
23. Bartenev I.I., Gavrin D.S., Nechaeva O.M., Senyutin A.A. Heterogeneity of the seed plant population and qualitative indicators of sugar beet seeds. *Sugar*. 2018;(10):46-49. (In Russ.) <https://www.elibrary.ru/yoxutr>
24. Lizgunova T.V. Cabbage. Vegetable crops and forage roots. L: Ear. 1948. 245 p. (In Russ.)
25. Ahn J.-Y., Subburaj S., Yan F., Yao J., Chandrasekaran A., Ahn K.-G., Lee G.-J. Molecular Evaluation of the Effects of FLC Homologs and Coordinating Regulators on the Flowering Responses to Vernalization in Cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata*) Genotypes. *Genes*. 2024;(15):154. <https://doi.org/10.3390/genes15020154>
26. Alessandro M.S., Galmarini C.R.. Inheritance of vernalization requirement in carrot. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 2007;132:525-529.
27. Miller J.C. Louisiana Copenhagen cabbage: methods of breeding and description. 1934.
28. Vasilevskaya V.K., Lizgunova T.V. Some features of the stage development of cabbage varieties. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 1951;29(1).
29. Sheen T.F. Cabbage seed production in the subtropics. 1982.
30. Lizgunova T.V. Cultivated flora of the USSR. L: Ear. 1984;9:328. (In Russ.)
31. Voronova A.F., Grinberg E.G., Domanskaya M.K. Biochemical evaluation of a collection of vegetable crops. *Scientific and Technical Bulletin of the Siberian Research Institute of Plant Growing and Breeding*. 1978;(4). (In Russ.)
32. Gassner G. Beitrage zur physiologischen Characteristik sommer- und winterannueller Gewachse, insbesondere der Getreidepflanzen. - Bot. Ztg, 1918, 10.
33. Kuznetsov V.V., Dmitrieva G.A. Plant physiology. M.: Graduate School. 2006. 742 c.
34. Black A., Moot D., Lucas R. Development and growth characteristics of Caucasian and white clover seedlings, compared with perennial ryegrass. *Grass and Forage Science*. 2006;(61):442-453. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.2006.00553.x>
35. Monks D.P., SadatAsilan K., Moot D.J. Cardinal temperatures and thermal time requirements for germination of annual and perennial temperate pasture species. *Agronomy New Zealand*. 2009;(39):95-110. <https://doi.org/10.13140/2.1.1455.4242>
36. EL-Eslamboly A.A.S.A., Hamed H.H. New techniques to induce flowering and produce seeds of foreign cabbage varieties as a main step for a superior hybrids production. *Int. J. Environ.* 2021;10(1):66-82. <https://doi.org/10.36632/ije/2021.10.1.6>
37. McCormick J.I., Goodger R.A., Chynoweth R.J. Cardinal temperatures and vernalisation requirements for a selection of vegetables for seed production. 2014. P.1-83.
38. Elers B., Wiebe H.J. Flower formation of Chinese cabbage. I. Response to vernalization and photoperiods. *Scientia horticulturae*. 1984;22(3):219-231.
39. Kitaeva I. E. Moscow worker. 1977. P. 57-61. (In Russ.)
40. Lizgunova T.V. Cultivated flora of the USSR.T. VI. (In Russ.)
41. Shulyak N.V., Koroleva S.V. Response of inbred lines of white cabbage to weather conditions during vernalization. Priority areas of scientific support for the agro-industrial complex of Russia and the CIS countries. Proceedings of the International Scientific and Practical Conference with Elements of the School of Young Scientists. Krasnodar, 2018. pp. 135-141. In Russ.) <https://www.elibrary.ru/bcdiok>
42. Bondareva L.L., Kolesnikov I.M. Selection of early-ripening hybrids of white cabbage. Scientific works on selection and seed production. 1995;(2):150-152. (In Russ.)
43. Bondareva L.L., Razin O.A. Use of growth chambers for cabbage breeding. *Vegetable crops of Russia*. 2014;(4):37-39. (In Russ.) <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2014-4-37-39> <https://www.elibrary.ru/tjalbt>
44. Bondareva L.L., Mineykina A.I. Accelerated reproduction of the parental lines of white cabbage using rosette plants (steckling) and artificial climate chambers. *Vegetable crops of Russia*. 2024;(5):26-30. (In Russ.) <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2024-5-26-30> <https://www.elibrary.ru/mpabmg>
45. Lizgunova T.V. Fedulova A. P. On the vernalization of cabbage in seeds. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 1954;31(1). (In Russ.).
46. Michaels S.D., Amasino R.M. Memories of winter: vernalization and the competence to flower. *Plant, Cell & Environment*. 2000;23(11):1145-1153. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00643.x>
47. Petrishchev A.V. Using container growing of stecklings in hybrid seed production of white cabbage. Moscow. 2006. 156 p. <https://www.elibrary.ru/nnusjv> (In Russ.)
48. Zvedenyuk A.P., Kazaku V.I. White head cabbage seeds growing from rosette plants. *Vegetable crops of Russia*. 2013;(3):40-42. (In Russ.) <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2013-3-40-42> <https://www.elibrary.ru/rbjtoj>
49. Konybekov K., Bastaubaeva Sh., Elnazarkyzy R., Tabynbaeva L., Musagodzhaev N. Growing new sugar beet hybrid stecklings in a greenhouse complex. Izdenister Natigeler. 2021;3 (91):103-111. (In Russ.) <https://doi.org/10.37884/3-2021/12>.
50. Logvinov A.V., Shevchenko A.G., Logvinov V.A., Mishchenko V.N., Kosikhin S.S., Moiseev V.V., Batrakova N.V. Peculiarities of technological methods of growing crops-shmeklings of mother sugar beet on irrigation. *Polythematic online scientific journal of Kuban state agrarian university*. 2020;(159):334-347. (In Russ.) <https://doi.org/10.21515/1990-4665-159-023>. <https://www.elibrary.ru/fpwgvk>
51. Pivovarov V.F., Breeding and seed production of vegetable crops. M.: VNIISOK, 2007. 816 p. (In Russ.) <https://www.elibrary.ru/qkymcp>
52. Bondareva L.L., Frolova S.L. Features of growth and development of seed bushes of varieties and parental lines of cabbage crops. *News of FSVC*. 2021;(3-4):13-19. (In Russ.) <https://doi.org/10.18619/2658-4832-2021-3-4-13-19> <https://www.elibrary.ru/reneek>
53. Schoen A. et al. Reducing the generation time in winter wheat cultivars using speed breeding. *Crop Science*. 2023;63(4):2079-2090. <https://doi.org/10.1002/csc2.20989>
54. Zelenina A.S., Yanovskii A.S., Bizyakina D.O., Nagamova V.M., Rubets V.S., Blinkov A.O., Korobkova V.A., Yurkina A.I., Bespalova L.Yu., Karlov G.I., Divashuk M.G. Methodological recommendations for growing durum wheat under speed breeding conditions to solve breeding problems. Biotechnology in crop production, animal husbandry and agricultural microbiology. 2024. P. 27-28. (In Russ.) <https://doi.org/10.48397/19911-9447-6788-e> <https://www.elibrary.ru/sjyaeb>
55. Watson A. et al. Speed breeding is a powerful tool to accelerate crop research and breeding. 2018;4(1):23-29. <http://dx.doi.org/10.1038/s41477-017-0083-8>
56. Saifetdinov, E. AThe influence of in vitro vernalization timing on the vegetation of winter wheat and triticale in a phytotron-greenhouse complex. Proceedings of the 24th Conference of Young Scientists with International Participation, Dedicated to Biotechnology in Plant Production, Animal Husbandry, and Agricultural Microbiology. Moscow: Federal State Budgetary Scientific Institution "All-Russian Research Institute of Agricultural Biotechnology". 2024. P.116-117. (In Russ.) <https://doi.org/10.48397/w4265-2672-9751-v> <https://www.elibrary.ru/loklyt>
57. Popova A.I., Trenikhina M.M. Current issues of modern breeding, biotechnology and botany. Collection of reports of the All-Russian student scientific and practical conference. M.: Russian State Agrarian University. 2024. 184 p. (In Russ.) <https://www.elibrary.ru/hkacoz>

Об авторах:

Светлана Леонидовна Фролова – младший научный сотрудник лаб.

Молекулярно-иммунологических исследований,
<https://orcid.org/0000-0002-2680-9938>, SPIN-код: 6089-4491,
автор для переписки, svetlanaleonidovna95@gmail.ru

Людмила Леонидовна Бондарева – доктор с.-х. наук,
зав. лаб. селекции и семеноводства капустных культур,

<https://orcid.org/0000-0002-0912-5913>,

SPIN-код: 6679-0168,
lyuda_bondareva@mail.ru

About the Authors:

Svetlana L. Frolova – Junior Researcher

of the Laboratory of Molecular Immunological Research.,
<https://orcid.org/0000-0002-2680-9938>,

SPIN-code: 6089-4491,
Corresponding Author, svetlanaleonidovna95@gmail.ru

Lyudmila L. Bondareva – Dr. Sci. (Agriculture), Head of Laboratory Cole Crop Breeding and Seed Production,

<https://orcid.org/0000-0002-0912-5913>,
SPIN-code: 6679-0168, lyuda_bondareva@mail.ru