

УДК 633.11:631.527:57.085.2

Е.Д. Никитина<sup>1</sup>, Л.П. Хлебова<sup>2</sup>, Р.Д. Пронина<sup>2</sup>**СОМАКЛОНАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ *IN VITRO*  
КАК ИСТОЧНИК СОЗДАНИЯ ИСХОДНОГО МАТЕРИАЛА  
ДЛЯ СЕЛЕКЦИИ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ**<sup>1</sup>Алтайский научно-исследовательский институт сельского хозяйства,Барнаул, Россия, E-mail: [aniizis@ab.ru](mailto:aniizis@ab.ru)<sup>2</sup>Алтайский государственный университет, Барнаул, РоссияE-mail: [hlebova61@mail.ru](mailto:hlebova61@mail.ru)

Сомаклональная изменчивость является эффективным инструментом создания генетического разнообразия растений альтернативным классическим методам, основанным на скрещивании и использовании мутагенов *in vivo*. В статье представлены данные оценки количественных и качественных признаков соматклонов первого поколения (SC<sub>1</sub>), полученных в культуре незрелых зародышей от 11 сортов яровой мягкой пшеницы различного эколого-географического происхождения. Установлены фенотипические отклонения от родительских форм у 28,7% растений-регенерантов. Среди них более 46% растений формировали стерильные колосья или очень щуплое зерно, 17% соматклонов отличались повышенной кустистостью (до 8–17 побегов), что приводило к образованию большого числа продуктивных стеблей. Изменение окраски колоса характеризовало десятую часть изученных растений. Приблизительно в равных долях (6,0–7,8%) встречались регенеранты-карлики, безостые формы и растения с укороченным колосом, содержащим редуцированные колоски. С минимальной частотой – не превышающей 2,8% – выщеплялись фенотипы с изогнутым стеблем, измененной окраской стебля и скверхедной формой колоса. Частота измененных форм и спектр изменчивости были специфичными для регенерантов каждого сорта. Варьирование составило от 20,0 (Целинная 20) до 56,6% (Ботаническая 2). Количество варьирующих признаков изменялось от 2 до 8 в зависимости от донорного сорта. Выделены генотипы с широким спектром варьирования признаков, представляющие наибольший интерес для получения измененных форм (Скала, Спектр, Жница). Отмечено, что на проявление признаков влияет не только генотип, но изменения, происходящие на клеточном уровне в процессе культивирования *in vitro*. Установлены существенные различия среди соматклонов, полученных из одного каллуса.

*Ключевые слова:* мягкая пшеница, незрелые зародыши, соматклональная изменчивость, регенерант, хозяйственно-биологические признаки, частота и спектр изменчивости.

E.D. Nikitina<sup>1</sup>, L.P. Khlebova<sup>2</sup>, R.D. Pronina<sup>2</sup>**IN VITRO SOMACLONAL VARIATION AS INITIAL MATERIAL  
FOR BREAD WHEAT BREEDING**<sup>1</sup>*Altai Research Institute of Agriculture, Barnaul, Russia*E-mail: [aniizis@ab.ru](mailto:aniizis@ab.ru)<sup>2</sup>*Altai State University, Barnaul, Russia*E-mail: [hlebova61@mail.ru](mailto:hlebova61@mail.ru)

Somaclonal variation is an effective tool for creating genetic diversity of plants, an alternative method to classical ones based on crossing and using mutagens. The article presents the evaluation of quantitative and qualitative characteristics of the first generation somaclones (SC<sub>1</sub>) derived from immature embryo culture of 11 spring bread wheat varieties of different geographical origin. Phenotypic differences in 28.7 percent of regenerants compared with their donor parents were found. Among them, more than 46% of the plants have formed sterile ears or very frail grain, 17 percent of somaclones have increased tillering (up to 8-17 shoots) which led to the formation of a large number of productive stems. About 10% of the studied plants have changed ear color. Dwarfs, awnless forms and plants with short spikes containing reduced spikelets were discovered approximately equal amount (6.0–7.8 percent). Phenotypes with a curved stem, the changed stem color and a square-headed ear with the compressed apical part have segregated with a minimum frequency not exceeding 2.8 percent. The frequency of changed forms and spectrum of variation were specific to each cultivar. The variation ranged from 20.0 (Tselinnaya 20) to 56.6 percent (Botanicheskaya 2). A number of variable traits ranged from 2 to 8 depending on a donor. The genotypes with a wide spectrum of variable features which could be of great interest for producing new forms were revealed. It is noted that the display of traits affected not only a genotype, but changes occurring at the cellular level during *in vitro* cultivation. Significant differences among somaclones derived from a callus were stated.

*Key words: bread wheat, immature embryos, somaclonal variation, regenerant, agronomic and biological traits, variation frequency, variation spectrum.*

## ВВЕДЕНИЕ

Создание и распространение адаптивных сортов, способных обеспечить стабильное производство высококачественного зерна в Алтайском крае, является приоритетным направлением селекции. Успешное осуществление генетико-селекционных программ сельскохозяйственных культур во многом определяется генетическим разнообразием исходных популяций. Биотехнологические подходы, базирующиеся на возможностях культивирования растительных клеток в условиях *in vitro*, предлагают новый инструмент расширения генетической вариабельности, что позволяет сочетать классические и инновационные методы в селекции растений (Rai *et al.*, 2011). С разработкой техники регенерации растений из каллусной ткани появилась возможность получать новые формы, отличающиеся по различным признакам от исходных растений. Такое разнообразие среди клеточных линий и растений-регенерантов получило название «сомаклоны», а само явление «сомаклональная изменчивость» (Larkin, Scowcroft, 1981).

Генетическая природа и механизмы возникновения сомаклональной изменчивости являются на протяжении последних десятилетий предметом пристального внимания и изучения. Цитогенетический анализ регенерантов выявил наличие таких интенсивных перестроек хромосом как транслокация, инверсия, субхроматидный обмен, частичная утрата хромосом. Это является доказательством того, что большая часть фенотипических изменений обусловлена генетическими механизмами. Кроме сомаклональной вариабельности, связанной с наследуемыми перестройками генома, отмечены фенотипические изменения («эпигенетические»), которые могут стабильно передаваться дочерним клеткам, но не проявляться в растениях-регенерантах или их половом потомстве (Kaerler *et al.*, 2000).

Исследования, направленные на выявление факторов, индуцирующих сомаклональные вариации, позволили установить зависимость их возникновения от генетической гетерогенности соматических клеток исходного экспланта, генетической и эпигенетической изменчивости, индуцируемой условиями культивирования *in vitro* (Никитина, Хлебцова, 2015; Miguel *et al.*, 2011), прежде всего составом питательных сред и уровнем концентрации солей и регуляторов роста растений (Rakoczy-Trojanowska, 2002), а также от генотипа (Hussain *et al.*, 2001).

К настоящему моменту доказано, что сомаклональные варианты могут существовать как генетически стабильные формы и передавать по наследству определенные признаки (Larkin *et al.*, 1984). Сомаклональную изменчивость можно проследить и на молекулярном уровне, оценивая тонкие перестройки генома методами маркирования посредством ПЦР амплификации ДНК (Abouzied, 2011; Miyao *et al.*, 2012; Zhang *et al.*, 2014).

Высокая степень изменчивости растений-регенерантов по ряду показателей, имеющих селекционное значение, установлена у пшеницы (Abouzied, 2011; Akhtar *et al.*, 2012), кукурузы (Долгих, 2005), риса (Ковалевская и др., 2011; Miyao *et al.*, 2012; Udomchalothorn *et al.*, 2014; Zhang *et al.*, 2014), проса (Баер и др., 2007),

сои, рапса (Рожанская, 2007) и др. культур. В частности, были получены соматоклональные варианты пшеницы, отличающиеся высокой урожайностью, повышенной устойчивостью к заболеваниям и более ранними сроками созревания (Arup *et al.*, 2003), устойчивостью к засухе (Ерещенко и др., 2014; 2015; Никитина и др., 2013; 2014; Mahmood *et al.*, 2014), избыточному засолению (Akhtar *et al.*, 2012), тяжелым металлам (Хлебова, Шлецер, 2007; Никитина и др., 2013).

Таким образом, соматоклональную вариабельность можно рассматривать как эффективный инструмент создания генетического разнообразия растений, альтернативный классическим методам, основанным на скрещивании и использовании мутагенов *in vivo*. Широкое вовлечение соматоклонов в селекционный процесс при создании сортов сельскохозяйственных культур предполагает наличие достоверной информации о спектре и частоте появления подобных вариаций, начиная с ранних поколений регенерантов, а также стабильности измененных хозяйственно ценных признаков в половых потомствах.

Цель настоящего исследования – провести оценку количественной и качественной изменчивости регенерантов первого поколения (SC<sub>1</sub>) яровой мягкой пшеницы, полученных в культуре незрелых зародышей *in vitro*.

### **МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ**

Материалом для исследования служили регенеранты, полученные от 11 сортов яровой мягкой пшеницы различного эколого-географического происхождения: Алтайская 50 (Алт.), Скала (Ск.), Жница (Жн.), Целинная 20 (Ц.20), Целинная 60 (Ц.60), Зарница (Зар), Тулунская 10 (Тул), Ботаническая 2 (Бот.), Спектр (Сп.), Вега (Вега), Леонас (Leo).

Для индукции каллуса использовали незрелые зародыши размером 1,3-1,5 мм, пассированные на среду Линсмайер и Скуга (RM-64), содержащую 0,8% агара, 3% сахарозы, 2 мг/л 2,4-Д. Клеточные культуры выращивали в темноте при температуре 26±1°C, пересаживая каждые 30-35 дней на дифференцирующую среду, содержащую 0,5 мг/л 2,4-Д и 0,5 мг/л кинетина. Выявленные зоны морфогенеза переносили на среду для регенерации, содержащую 0,2 мг/л индолилуксусной кислоты. Проростки, достигшие 5–7 см, высаживали в сосуды с почвой и доращивали до созревания в климатической камере Memmert при температуре 12°C ночью, 17°C днем с 16-ти часовым фотопериодом.

В ходе исследования проводили описание различных морфобиологических признаков соматоклонов. Кроме того, определяли ряд показателей, составляющих структуру урожая сельскохозяйственных растений: продуктивная кустистость, длина главного колоса, число колосков и зерен главного колоса, масса зерна с главного колоса и растения, масса 1000 зерен, высота растения. Количественную изменчивость оценивали с использованием коэффициента вариации. Статистическую обработку данных проводили с использованием программы Microsoft Excel 2010.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Пассирование 8800 эксплантов яровой мягкой пшеницы обеспечило регенерацию 24800 растений – соматклонов первого поколения. Семенное потомство дали 40,7% (10100 шт.) регенерантов. У 37,3% растений не удалось получить семена из-за отсутствия в онтогенезе генеративной фазы или полной стерильности. Столь серьезные отклонения от нормального развития связаны, по-видимому, с крупными хромосомными перестройками или анеуплоидией. Остальные регенеранты погибли вследствие плохой приживаемости при пересадке в почву.

Регенеранты SC<sub>1</sub> характеризовались замедленным ростом на начальных этапах развития. Сравнительный анализ по комплексу морфобиологических признаков выявил их существенное отличие от исходных родительских форм. Отклонения касались как фенотипа колоса, так и стебля. На рис. 1 представлен спектр и частота выщепления растений определенного фенотипа, отличного от исходных растений – доноров эксплантов.

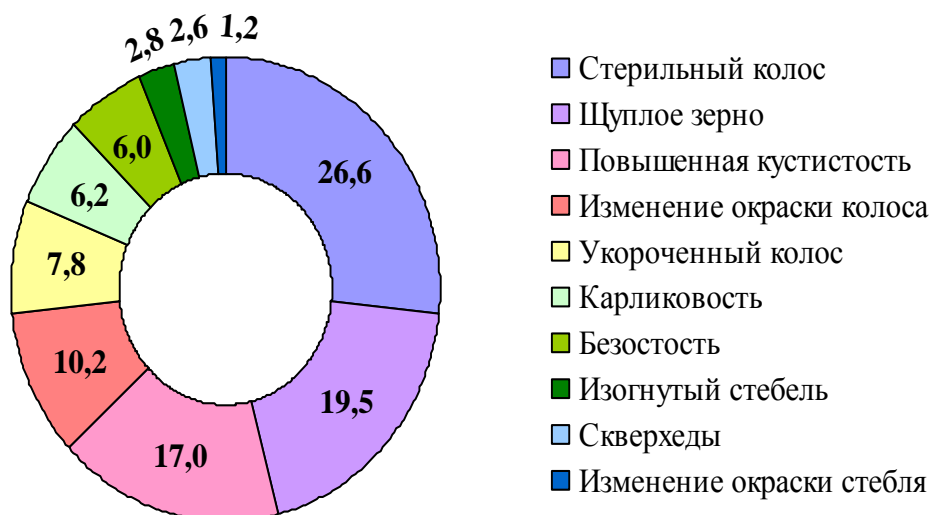


Рис. 1. Спектр и частота измененных признаков у растений-регенерантов SC<sub>1</sub> мягкой яровой пшеницы, %

Около трети (28,7%) регенерантов имели фенотипические отклонения от исходных сортов. Среди них более 46% растений формировали стерильные колосья или очень щуплое зерно, которое в дальнейшем характеризовалось низкой всхожестью. Семнадцать процентов соматклонов отличались повышенной кустистостью, что приводило к образованию большого числа стеблей, в том числе продуктивных, несущих полноценные колосья. Изменение окраски колоса (красно- или белоколосость) сопровождало примерно десятую часть изученных растений. Приблизительно в равных долях (6,0–7,8%) встречались регенеранты-карлики, безостые формы и растения с укороченным

колосом, содержащим редуцированные колоски. С минимальной частотой – не превышающей 2,8% – выщеплялись фенотипы с изогнутым стеблем, измененной окраской стебля и специфической формой колоса, называемой скверхедной. Последний тип отличается булавовидной формой с уплотненным расположением колосков в апикальной части колоса. Подобный морфотип описан в работах по отдаленной гибридизации пшеницы в потомстве гибридов межвидовых скрещиваний (Григорьева, 1988; 2006).

Частота измененных форм и спектр изменчивости были специфичными для регенерантов каждого сорта. Варьирование составило от 20,0 (Целинная 20) до 56,6% (Ботаническая 2), а количество варьирующих признаков колебалось от 2 до 8 в зависимости от донорного сорта (рис. 2). Так, если у сорта *Целинная 60* наблюдалось лишь два варьирующих признака, то у регенерантов *Спектра* их отмечено восемь, *Жницы* – 7, а у *Скалы* и *Ботанической 2* – по 6. Как отмечалось выше, растения  $SC_1$  зачастую характеризовались такими признаками как стерильность, щуплое зерно и повышенная кустистость (до 8–17 побегов). В то же время некоторые морфологические особенности характерны только для отдельных генотипов. Так, изогнутый стебель встречался у регенерантов сортов *Спектр* и *Leones*, антоциановая окраска стебля и колоса – *Жница* и *Вега*. Частота признака «стерильный колос» варьировала от 0,0 до 25,9% в зависимости от исходного сорта. Максимальные его значения имели соматклоны сортов *Целинная 60* и *Ботаническая 2*. Также довольно высокий процент (79,6) составляли растения с щуплым зерном, полученные от сортов *Целинная 60*, *Тулунская 10*, *Скала* и *Жница*.

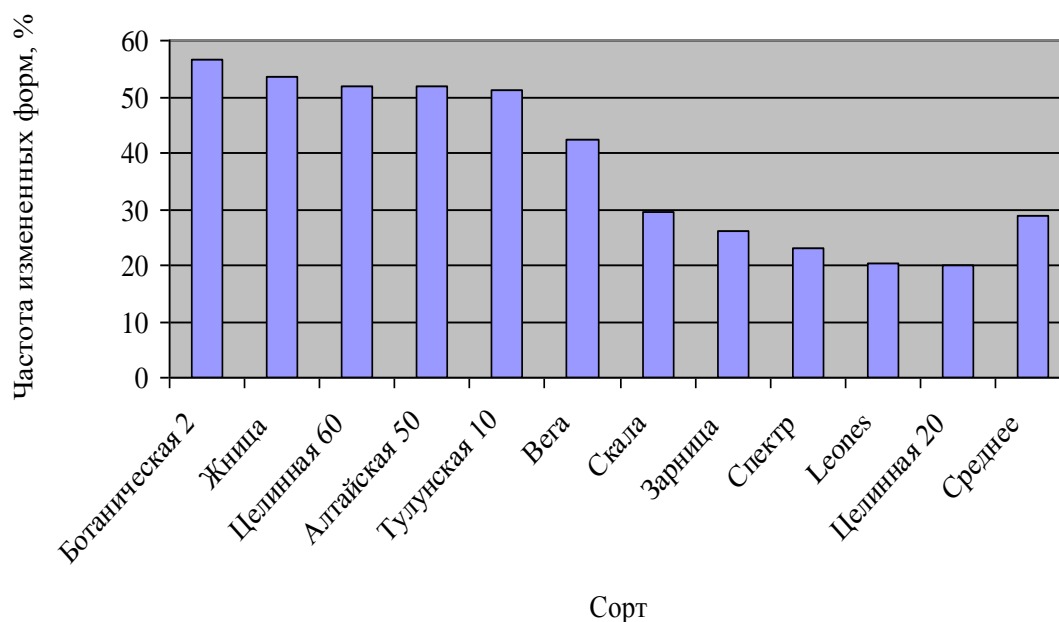


Рис. 2. Частота растений с измененными признаками среди регенерантов  $SC_1$  яровой мягкой пшеницы, %

Регенеранты 5-ти исходных сортов (364 шт.) были проанализированы по хозяйственно-биологическим признакам, составляющим структуру урожая (табл. 1). Представленные данные свидетельствуют, что частота измененных признаков существенно различается в зависимости от генотипа донора эксплантов. Соматклоны, полученные из незрелых зародышей сортов *Ботаническая 2* и *Зарница*, менее вариабельны по всем тестируемым признакам, за исключением продуктивной кустистости и числа зерен главного колоса.

**Таблица 1. Хозяйственно-биологическая характеристика соматклонов первого поколения яровой мягкой пшеницы**

Сорт, кallус	Признак							
	Высота растения, см	Продук- тивная кустис- тость, шт.	Длина колоса, см	Число колосков в колосе, шт.	Озернен- ность колоса, шт.	Масса 1000 зерен, г	Масса зерна колоса, г	Масса зерна растения, г
Ск.	<u>49,9</u>	<u>1,9</u>	<u>4,6</u>	<u>6,3</u>	<u>12,9</u>	<u>34,0</u>	<u>0,6</u>	<u>0,5</u>
36.6	29,7	57,9	18,0	25,6	30,1	16,9	52,7	67,3
Ск.,.	<u>65,0</u>	<u>2,2</u>	<u>5,5</u>	<u>10,2</u>	<u>18,2</u>	<u>35,2</u>	<u>0,7</u>	<u>1,1</u>
3.6	16,6	49,5	14,4	12,7	33,0	18,5	45,5	39,5
Ск.,	<u>66,8</u>	<u>4,0</u>	<u>6,1</u>	<u>8,3</u>	<u>21,0</u>	<u>33,1</u>	<u>0,9</u>	<u>2,2</u>
2.4	34,2	22,3	35,0	35,3	38,8	7,1	54,2	77,8
Ск.,	<u>60,9</u>	<u>2,4</u>	<u>5,3</u>	<u>8,6</u>	<u>16,9</u>	<u>32,9</u>	<u>0,6</u>	<u>1,3</u>
6.3	18,4	32,5	25,9	37,9	48,6	9,9	50,0	78,6
Ск.,	<u>76,4</u>	<u>3,4</u>	<u>7,2</u>	<u>12,6</u>	<u>24,2</u>	<u>41,7</u>	<u>1,0</u>	<u>2,7</u>
40.4	7,2	64,4	16,0	16,4	13,8	7,7	22,5	88,8
Ск.,	<u>81,0</u>	<u>4,0</u>	<u>7,8</u>	<u>12,6</u>	<u>28,8</u>	<u>51,1</u>	<u>1,1</u>	<u>3,4</u>
37.3	10,5	39,5	18,9	17,5	24,6	29,7	19,6	47,7
Ск.	<u>67,3</u>	<u>3,4</u>	<u>6,3</u>	<u>10,3</u>	<u>20,2</u>	<u>36,0</u>	<u>0,8</u>	<u>1,9</u>
	22,3	72,8	27,2	30,1	47,8	23,1	57,5	92,7
Сп.,	<u>59,1</u>	<u>2,9</u>	<u>5,5</u>	<u>8,5</u>	<u>15,7</u>	<u>40,9</u>	<u>0,7</u>	<u>1,3</u>
32.1	4,1	50,0	13,5	10,8	8,0	4,9	37,1	27,7
Сп.,	<u>30,5</u>	<u>1,8</u>	<u>2,8</u>	<u>4,2</u>	<u>5,0</u>	<u>67,4</u>	<u>0,3</u>	<u>0,5</u>
18.4	17,0	41,7	41,4	41,0	56,4	56,1	110,0	108,0
Сп.,	<u>46,7</u>	<u>2,9</u>	<u>4,6</u>	<u>6,8</u>	<u>12,0</u>	<u>44,4</u>	<u>0,5</u>	<u>1,2</u>
	36,5	62,7	42,4	43,8	69,8	37,3	75,5	100,0
Бот. 2	<u>66,9</u>	<u>3,1</u>	<u>6,8</u>	<u>11,6</u>	<u>21,8</u>	<u>41,9</u>	<u>1,0</u>	<u>2,2</u>
	13,4	40,0	15,7	16,6	57,2	14,8	56,9	58,2
Зар.	<u>68,1</u>	<u>3,0</u>	<u>7,5</u>	<u>10,3</u>	<u>19,4</u>	<u>42,2</u>	<u>0,9</u>	<u>4,0</u>
	17,5	59,0	21,2	30,7	51,6	25,0	39,5	66,8
Жн.	<u>72,8</u>	<u>3,5</u>	<u>8,5</u>	<u>11,5</u>	<u>23,0</u>	<u>57,2</u>	<u>1,2</u>	<u>3,7</u>
	42,3	68,0	35,3	45,7	62,2	46,0	70,0	58,2

Примечание: числитель – среднее значение признака; знаменатель – коэффициент вариации.

Поэтому, возможно, наибольший интерес для получения измененных форм будут представлять сорта с широким спектром варьирования, такие как *Скала*, *Спектр* и *Жница*. Согласно приведенным коэффициентам вариации, большая часть представленных показателей у регенерантов, полученных от этих сортов, относилась к рангу «высоко варьлируемых».

Следует отметить, что на проявление признаков у растений влияет не только исходный генотип донора, но и собственно изменения, происходящие на клеточном уровне в процессе культивирования *in vitro*. Об этом свидетельствуют различия среди соматклонов, полученных из одного каллуса.

Так у сорта *Скала*, среди 10-ти регенерантов одного каллуса, встречаются растения высотой от 29 до 75 см. То есть, из одного зародыша можно получить как длинностебельные, так и карликовые формы. Кроме того, уровень variability растений и выраженность признака меняется в зависимости от каллуса, полученного из эксплантов одного и того же сорта.

Так, коэффициент вариации высоты растений у регенерантов сорта *Скала* составил от 7,2 (слабая вариация) до 34,9% (сильная вариация). Продуктивная кустистость менялась от 1,9 до 4,0 стеблей на растение, а масса зерна с растения достигала 7-кратных различий у регенерантов, происходящих от разных эксплантов (табл. 1).

При изучении хозяйственно-биологических признаков особое внимание было обращено на массу 1000 зерен. Этот признак используют в селекции на продуктивность в силу тесного сопряжения с ней. Кроме того, он обладает невысокой модификационной изменчивостью. Ларкин с соавт. (Larkin *et al.*, 1984), изучая изменения урожайности, массы 1000 зерен и др. признаков в трех последовательных поколениях растений-регенерантов, подтвердили их генетическую природу.

В табл. 2 приведены данные по массе 1000 зерен регенерантов 10-ти исходных сортов, из которых следует, что размах варьирования признака между сортами меньше, чем в пределах одного сорта. Средние значения признака в зависимости от исходного генотипа составили от 30,1 (*Скала*) до 42,5 г (*Алтайская 50*). Тогда как у *Спектра* встречаются растения с массой 1000 зерен от 7 до 66 г.

У других сортов различия между экстремумами менее выражены, о чем свидетельствуют коэффициенты вариации, значения которых изменяются в зависимости от сорта от 14,4 (*Целинная 20*) до 38,5% (*Вега*).

Анализ изменчивости признака среди регенерантов одного каллуса показал значительное его варьирование. Размах изменчивости составил от 23,2 до 40,3% у сорта *Спектр* и от 14,2 до 45,0% у сорта *Скала*.



**Таблица 2. Масса 1000 зерен у растений-регенерантов SC<sub>1</sub>, полученных в культуре незрелых зародышей *T. aestivum***

Сорт, номер каллуса	Число изученных растений	Масса 1000 зерен, г (варьирование)	Коэффициент вариации, %
Спектр	501	40,1 ± 0,2 (7–24)	83,3
Спектр, 2.5	20	43,5 ± 0,8 (32–66)	27,0
Спектр, 1.2	28	45,0 ± 0,7 (30–60)	32,8
Спектр, 2.10	22	35,5 ± 0,8 (21–50)	40,3
Спектр, 1.12	20	35,3 ± 0,8 (23–47)	34,0
Спектр, 19.	22	41,0 ± 0,4 (10–54)	23,2
Спектр, 4.7	24	30,3 ± 0,6 (21–39)	29,5
Спектр, 3.2	29	37,9 ± 0,7 (25–51)	33,4
Спектр, 4.5	55	42,5 ± 0,9 (32–52)	23,3
Скала	465	30,1 ± 0,1 (20–40)	34,5
Скала, 6.5	21	25,8 ± 0,7 (14–17)	45,0
Скала, 6.2	17	34,2 ± 0,7 (26–43)	24,9
Скала, 16.6	24	33,0 ± 0,7 (21–45)	35,1
Скала, 19.1	24	32,2 ± 0,7 (20–35)	38,7
Скала, 13.3	37	29,7 ± 0,5 (21–40)	27,8
Скала, 16.1	20	30,0 ± 0,7 (19–41)	37,0
Скала, 1.7	23	35,5 ± 0,5 (31–41)	14,2
Скала, 4.6	16	37,4 ± 0,7 (32–42)	14,7
Зарница	26	39,4 ± 0,6 (28–51)	28,5
Жница	25	34,0 ± 0,6 (24–44)	29,0
Тулунская 10	18	33,7 ± 0,7 (25–42)	25,5
Ботаническая 2	22	37,0 ± 0,7 (25–49)	32,3
Leones	33	30,3 ± 0,5 (23–39)	25,5
Целинная 20	84	39,0 ± 0,6 (33–45)	14,4
Вега	37	30,4 ± 0,9 (19–42)	38,5
Алтайская 50	7	42,5 ± 0,9 (36–49)	14,7

Таким образом, значительное разнообразие среди регенерантов SC<sub>1</sub> мягкой яровой пшеницы, полученных в культуре незрелых зародышей *in vitro*, свидетельствует о возможности получения форм, измененных по хозяйственно-биологическим признакам, что позволяет их использовать в качестве исходного материала в селекции данной культуры.

### СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Баер Г.Я., Емец А.И., Стадничук Н.А., Рахметов Д.Б., Блюм Я.Б. Соматоклональная вариабельность как источник для создания новых сортов пальчатого проса *Eleusine coracana* (L.) Gaertn. // Цитология и генетика. – 2007. –

№ 4 – С. 9–14.

Григорьева Л.П. Роль генотипической и модификационной изменчивости в интрогрессивной гибридизации *Triticum durum* Desf. x *Triticum timopheevii* Zhuk: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Новосибирск, 1988. – 16 с.

Григорьева Л.П. Формообразовательный процесс в первых поколениях межвидовых гибридов пшеницы *Triticum durum* Desf. x *Triticum timopheevii* Zhuk. // Известия Алтайского государственного университета. – 2006. - №3. – С. 61–63.

Долгих Ю.И. Соматональная изменчивость растений и возможности ее практического использования (на примере кукурузы): автореф. ... д-ра биол. наук. – М., 2005. – 45 с.

Ерещенко О.В., Никитина Е.Д., Хлебова Л.П. Оценка эффективности различных схем клеточной селекции яровой пшеницы на устойчивость к осмотическим стрессам // Технологии и оборудование химической, биотехнологической и пищевой промышленности: материалы VII Всероссийской научно-практической конференции студентов, аспирантов и молодых ученых с международным участием (21-23 мая 2014 г., г. Бийск). – Бийск: Изд-во Алт. гос. техн. ун-та, 2014. – С. 220–224.

Ерещенко О.В., Хлебова Л.П., Розова М.А. Оценка регенерационного потенциала яровой твердой пшеницы для создания засухоустойчивого селекционного материала // Биотехнология и общество в XXI веке: сборник статей. – Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2015. – С. 341–345.

Ковалевская В.А., Змеева В.Н., Лысаковская С.С., Журавлев Ю.Н., Селецкая Л.Д., Шубина А.В., Музарок Т.И. Оценка и отбор линий с улучшенными хозяйственно ценными признаками в популяциях соматоклонов риса // Сельскохозяйственная биология. – 2011. – № 5. – С. 91–95.

Никитина Е.Д., Хлебова Л.П. Особенности морфогенеза яровой мягкой пшеницы в культуре *in vitro* в зависимости от условий произрастания // Ульяновский медико-биологический журнал. – 2015. – №2. – С. 125–131.

Никитина Е.Д., Хлебова Л.П., Ерещенко О.В. Разработка отдельных элементов технологии клеточной селекции яровой пшеницы на устойчивость к абиотическим стрессам // Известия Алтайского государственного университета. – 2014. – Т. 2. – № 3. – С. 50–54.

Никитина Е.Д., Хлебова Л.П., Соколова Г.Г. Создание источников устойчивости яровой пшеницы к воздействию никеля методами клеточной селекции *in vitro* // Известия Алтайского государственного университета. – 2013а. – №3/1. – С. 088–090.

Никитина Е.Д., Хлебова Л.П., Соколова Г.Г., Ерещенко О.В. Создание стрессоустойчивого материала яровой мягкой пшеницы с использованием клеточной селекции *in vitro* // Известия Алтайского государственного университета. – 2013б. – № 3-2 (79). – С. 95–98.

Рожанская О.А. Создание исходного материала для селекции кормовых культур в условиях Сибири с помощью методов биотехнологии: автореф. дис.... д.б.н. – Новосибирск, 2007. – 35 с.

- Хлебцова Л.П., Шлецер И.А. Создание клеточных линий пшеницы, устойчивых к воздействию ионов никеля // Известия Алтайского государственного университета. – 2007. – № 3. – С. 31–33.
- Abouzied H.M. Assessment of genetic diversity among wheat somaclonal variants lines using morphological traits and molecular markers // Afr. J. Biotechnol. – 2011. – V. 1(66). – P. 1451–1486.
- Akhtar S., Niaz M., Rahman S., Asif M. Study of somaclonal variation in wheat for the induction of salinity tolerance // J. Agric. Res. – 2012. – V. 50(2). – P. 165–176.
- Arun B., Joshi A.K., Chand R., Singh B.D. Wheat somaclonal variants showing earliness, improved spot blotch resistance and higher yield // Euphytica. – 2003. – V. 132. – P. 235–241.
- Hussain M., Khan G.S., Shaheen M.S., Ahmad M. Somaclonal variation in regenerated plants of ten wheat genotypes. // J. Agric. Res. – 2001. – V. 39. – № 1. – P. 1–7.
- Kaepler S.M., Kaepler H.F., Rhee Y. Epigenetic aspects of somaclonal variation in plants // Plant. Mol. Biol. – 2000. – V. 43. – P. 179–188.
- Larkin P.J., Ryan S.A., Brettel R.I. Heritable somaclonal variation in wheat // TAG. – 1984. – V. 67. – № 2. – P. 443–445.
- Larkin P.J., Scowcroft W.R. A novel source of variability from cell cultures for plant improvement // TAG. – 1981. – V. 60. – N. 4. – P. 97–214.
- Mahmood I., Razaq A., Rasheed M., Qayyum A., Ahmad M. Employment of immature embryo culture for in vitro selection of drought tolerant somaclones of wheat // Bulg. J. Agric. Sci. – 2014. – V. 20. – P. 155–161.
- Miguel C., Marum L. An epigenetic view of plant cells cultured in vitro: somaclonal variation and beyond // Journal of Experimental Botany. – 2011. – V. 62. – № 11. – P. 3713–3725.
- Miyao A., Nakagome M., Ohnuma T., Yamagata H., Kanamori H., Katayose Y., Takahashi A., Matsumoto T., Hirochika H. Molecular spectrum of somaclonal variation in regenerated rice revealed by whole-genome sequencing // Plant Cell Physiol. – 2012. – V. 53(1). – P. 256–264.
- Rai M.K., Kalia R.K., Singh R., Gangola M.P., Dhawan A.K. Developing stress tolerant plants through in vitro selection – An overview of the recent progress // Environ. Exp. Bot. – 2011. – V. 71. – P. 89–98.
- Rakoczy-Trojanowska M. The effect of growth regulators on somaclonal variation in rye (*Secale cereale* L.) and selection of somaclonal variants with increased agronomic traits // Cell Mol. Biol. – 2002. – V. 7. – P. 1111–1120.
- Udomchalothorn T., Plaimas K., Comai L., Buaboocha T., Chadchawan S. Molecular karyotyping and exome analysis of salt-tolerant rice mutant from somaclonal variation // The Plant Genome. – 2014. – V. 7. – № 3. – P. 1–11.
- Zhang D., Wang Z., Wang N., Gao Y., Liu Y. et al. Tissue culture-induced heritable genomic variation in rice, and their phenotypic implications. – 2014. PLoS ONE 9(5): e96879. doi:10.1371/journal.pone.0096879.

**REFERENCES**

- Abouzied, H.M. (2011). Assessment of genetic diversity among wheat somaclonal variants lines using morphological traits and molecular markers. *Afr. J. Biotechnol.* 1(66), 1451–1486.
- Akhtar, S., Niaz, M., Rahman, S., Asif, M. (2012). Study of somaclonal variation in wheat for the induction of salinity tolerance. *J. Agric. Res.* 50(2), 165–176.
- Arun, B., Joshi, A.K., Chand, R., Singh, B.D. (2003). Wheat somaclonal variants showing earliness, improved spot blotch resistance and higher yield. *Euphytica.* 132, 235–241.
- Baer, G.Ya., Emec, A.I., Stadnichuk, N.A., Rahmetov, D.B., Blyum, Ya.B. (2007). Somaklonal'naya variabel'nost' kak istochnik dlya sozdaniya novyh sortov pal'chatogo prosa *Eleusine coracana* (L.) Gaertn. *Citologiya i genetika.* 4, 9–14.
- Dolgih, Yu.I. (2005). Somaklonal'naya izmenchivost' rastenij i vozmozhnosti ee prakticheskogo ispol'zovaniya (na primere kukuruzy). Avtoref. dokt. biol. nauk. Moscow.
- Ereshchenko, O.V., Hlebova, L.P., Rozova, M.A. (2015). Ocenka regeneracionnogo potenciala yarovoj tvrdoj pshenicy dlya sozdaniya zasuhoustojchivogo selekcionnogo materiala. In: *Biotekhnologiya i obshchestvo v XXI veke: sbornik statej.* Barnaul.
- Ereshchenko, O.V., Nikitina, E.D., Hlebova, L.P. (2014). Ocenka ehffektivnosti razlichnyh skhem kletочноj selekcii yarovoj pshenicy na ustojchivost' k osmoticheskim stressam. In: *Tekhnologii i oborudovanie himicheskoy,*

- biotekhnologicheskoy i pishchevoj promyshlennosti: Proceed. VII Stud. Conf. Bijsk.
- Grigor'eva, L.P. (1988). Rol' genotipicheskoy i modifikacionnoj izmenchivosti v introgressivnoj gibridizacii *Triticum durum* Desf. x *Triticum timopheevii* Zhuk. Avtoref. dis. kand. biol. nauk. Novosibirsk.
- Grigor'eva, L.P. (2006). Formoobrazovatel'nyj process v pervyh pokoleniyah mezhhvidovyh gibridov pshenicy *Triticum durum* Desf. x *Triticum timopheevii* Zhuk. Izvestiya Altajskogo gosudarstvennogo universiteta. 3, 61–63.
- Hlebova, L.P., Shlecer, I.A. (2007). Sozdanie kletochnyh linij pshenicy, ustojchivyh k vozdeystviyu ionov nikelya. Izvestiya Altajskogo gosudarstvennogo universiteta. 3, 31–33.
- Hussain, M., Khan, G.S., Shaheen, M.S., Ahmad, M. (2001). Somaclonal variation in regenerated plants of ten wheat genotypes. J. Agric. Res. 39, 1, 1–7.
- Kaepler, S.M., Kaepler, H.F., Rhee, Y. (2000). Epigenetic aspects of somaclonal variation in plants. Plant. Mol. Biol. 43, 179–188.
- Kovalevskaya, V.A., Zmeeva, V.N., Lysakovskaya, S.S., Zhuravlev, YU.N., Seleckaya, L.D., Shubina, A.V., Muzarok, T.I. (2011). Ocenka i otbor linij s uluchshennymi hozyajstvenno cennymi priznakami v populyaciyah somaklonov risa. Sel'skohozyajstvennaya biologiya. 5, 91–95.
- Larkin, P.J., Ryan, S.A., Brettel, R.I. (1984). Heritable somaclonal variation in wheat. TAG. 67 (2), 443–445.

- Larkin, P.J., Scowcroft, W.R. (1981). A novel source of variability from cell cultures for plant improvement. *TAG*. 60 (4), 97–214.
- Mahmood, I., Razzaq, A., Rasheed, M., Qayyum, A., Ahmad, M. (2014). Employment of immature embryo culture for in vitro selection of drought tolerant somaclones of wheat. *Bulg. J. Agric. Sci.* 20, 155–161.
- Miguel, C., Marum, L. (2011). An epigenetic view of plant cells cultured in vitro: somaclonal variation and beyond. *Journal of Experimental Botany*. 62 (11), 3713–3725.
- Miyao, A., Nakagome, M., Ohnuma, T., Yamagata, H., Kanamori, H., Katayose, Y., Takahashi, A., Matsumoto, T., Hirochika, H. (2012). Molecular spectrum of somaclonal variation in regenerated rice revealed by whole-genome sequencing. *Plant Cell Physiol.* 53(1), 256–264.
- Nikitina, E.D., Hlebova, L.P. (2015). Osobennosti morfogeneza yarovoj myagkoj pshenicy v kul'ture in vitro v zavisimosti ot uslovij proizrastaniya. *Ul'yanovskij mediko-biologicheskij zhurnal*. 2, 125-131.
- Nikitina, E.D., Hlebova, L.P., Ereshchenko, O.V. (2014). Razrabotka ot del'nyh ehlementov tekhnologii kletochnoj selekcii yarovoj pshenicy na ustojchivost' k abioticheskim stressam. *Izvestiya Altajskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2 (3), 50–54.
- Nikitina, E.D., Hlebova, L.P., Sokolova, G.G. (2013a). Sozdanie istochnikov ustojchivosti yarovoj pshenicy k vozdejstviyu nikelya metodami kletochnoj

- selekcii in vitro. Izvestiya Altajskogo gosudarstvennogo universiteta. 3 (1), 088–090.
- Nikitina, E.D., Hlebova, L.P., Sokolova, G.G., Ereshchenko, O.V. (2013b). Sozdanie stressoustojchivogo materiala yarovoj myagkoj pshenicy s ispol'zovaniem kletочноj selekcii in vitro. Izvestiya Altajskogo gosudarstvennogo universiteta. 3-2 (79), 95–98.
- Rai, M.K., Kalia, R.K., Singh, R., Gangola, M.P, Dhawan, A.K. (2011). Developing stress tolerant plants through in vitro selection – An overview of the recent progress. Environ. Exp. Bot. 71, 89-98.
- Rakoczy-Trojanowska, M. (2002). The effect of growth regulators on somaclonal variation in rye (*Secale cereale* L.) and selection of somaclonal variants with increased agronomic traits. Cell Mol. Biol., 7, 1111–1120.
- Rozhanskaya, O.A. (2007). Sozdanie iskhodnogo materiala dlya selekcii kormovykh kul'tur v usloviyah Sibiri s pomoshch'yu metodov biotekhnologii. Avtoref. dis. dokt. biol. nauk. Novosibirsk.
- Udomchalothorn, T., Plaimas, K., Comai, L., Buaboocha, T., Chadchawan, S. (2014). Molecular karyotyping and exome analysis of salt-tolerant rice mutant from somaclonal variation. The Plant Genome, 7, 3, 1–11.
- Zhang, D., Wang, Z., Wang, N., Gao, Y., Liu, Y. et al. (2014). Tissue culture-induced heritable genomic variation in rice, and their phenotypic implications. PLoS ONE 9(5): e96879. doi:10.1371/journal.pone.0096879.

Поступила в редакцию 08.10.2015

**Как цитировать:**

Никитина, Е.Д., Хлебова, Л.П., Пронина, Р.Д. (2015). Соматональная изменчивость *in vitro* как источник создания исходного материала для селекции мягкой пшеницы. *Acta Biologica Sibirica*, 1 (3-4), 171-186.

**crossref** <http://dx.doi.org/10.14258/abs.v1i3-4.920>

© Никитина, Хлебова, Пронина, 2015

Users are permitted to copy, use, distribute, transmit, and display the work publicly and to make and distribute derivative works, in any digital medium for any responsible purpose, subject to proper attribution of authorship.



This work is licensed under a [Creative Commons Attribution 3.0 License](https://creativecommons.org/licenses/by/3.0/)