

УДК 602.6:58; 633/ 635:631.52

Н.К. Бишимбаева  
РГП «Институт биологии и биотехнологии растений», Казахстан, г. Алматы  
E-mail: gen\_jan@mail.ru

### **Сомаклональная вариабельность как источник получения новых форм пшеницы с ценными признаками**

На основе анализа данных литературы и собственных результатов сделано заключение о том, что сомаклональная вариабельность может быть использована для генетического улучшения сельскохозяйственных культур. Многие ценные сельскохозяйственные признаки сомаклональных вариантов, такие, как высокая урожайность, скороспелость, краснозерность, короткостебельность, сохраняются в последующих поколениях и усиливаются по сравнению с исходным сортом. Сомаклональные линии со стабильно сохраняющимися признаками могут служить исходным материалом для селекции новых сортов пшеницы.

**Ключевые слова:** биотехнология, культура клеток растений, селекция сельскохозяйственных культур, сомаклональная вариабельность, пшеница.

N.K. Bishimbaeva  
**Somaclonal variability as a source of generating new forms of wheat valuable signs**

On the base of the analysis of published data and authors results it was concluded that the somaclonal variability could be used for the genetic improvement of agricultural crops. Many of important agricultural traits of somaclonal variants - such as high yield, earliness, red colour of grain, short stem, are stable maintained in next generations and increased in comparison with the initial variety. The stable somaclonal lines could serve as a source of initial material for further breeding of new wheat varieties.

**Keywords:** biotechnology, plant cell culture, selection of agricultural crops, somaclonal variation, wheat.

Н.К. Бишимбаева  
**Сомаклонды вариабельділік құнды белгілері бар бидайдың жаңа формаларын алу көзі ретінде**

Әдебиеттегі және автор нәтижелерінің талдауы негізінде сомаклонды өзгергіштік құбылысын ауылшаруашылық өсімдіктерді генетикалық жағынан жақсарту үшін қолдануға болатыны туралы қорытынды жасалды. Жоғары өнімділік, тез пісіп жетілу, қызыл дән, қысқа сабақ сияқты сомаклонды варианттардың ауылшаруашылыққа маңызды қасиеттер келесі ұрпақтарда сақталатыны және бастапқы сортпен салыстырғанда күшейетіні анықталды. Құнды белгілері тұрақты сақталатын сомаклонды линияларды бидайдың жаңа сорттарының селекциясына бастапқы материал ретінде пайдалануға болады.

**Түйін сөздер:** биотехнология, өсімдік клеткаларының культурасы, ауылшаруашылық дақылдарының селекциясы, сомаклонды өзгергіштік, бидай.

В связи с наблюдающейся в настоящее время тенденцией обеднения генофонда важнейших сельскохозяйственных культур посевные площади начинают занимать, в основном, генетически гомогенные суперсорта, что приводит к сужению генофонда для селекции. С целью расширения генетического базиса селекции, ускорения и

повышения эффективности селекционного процесса в настоящее время активно используются биотехнологические методы генетической и клеточной инженерии. Однако, из-за важного продовольственного и экспортного значения пшеницы, настороженного отношения общественности к генетически модифицированным объектам ис-

пользование методов генетической инженерии для улучшения этой культуры в Казахстане ограничено.

Одним из дополнительным инструментом для традиционной селекции считается соматоклональная вариабельность – изменчивость, накапливаемая клетками в процессе культивирования *in vitro* и передающаяся полученным из них растениям-регенерантам [1, 2]. В основе соматоклональной вариабельности лежат как генетические изменения – хромосомные aberrации, точковые мутации ДНК [1], так и эпигенетические изменения, не затрагивающие изменения в нуклеотидной последовательности ДНК и связанные с активацией или замалчиванием генов [3]. Разнообразие механизмов, лежащих в основе соматоклональной вариабельности, обуславливает то, что фенотипические изменения, вызванные путем соматоклональной вариабельности, очень необычны [1, 2, 4]. Так, отмечены случаи появления соматоклональных вариантов, сочетающих признаки, которые невозможно или трудно соединить в одном генотипе традиционными селекционными методами: скороспелость и длиннозерность [5], скороспелость и устойчивость к пониженным температурам [4], скороспелость, устойчивость к болезням и высокая урожайность [6]. В данной работе на основе данных литературы и собственных исследований обсуждается вопрос о принципиальной возможности использования соматоклональной изменчивости в создании исходного материала для селекции.

Вопрос о том, может ли метод культуры клеток растений *in vitro* успешно использоваться для решения практических задач селекции, долгое время оставался открытым. Дело в том, что некоторыми авторами показано, что соматоклональные вариации генерируют большое соотношение линий с более низкими показателями по сравнению с исходным генотипом [7]. По заключению других авторов, у яровой пшеницы соматоклональная изменчивость не может привести к получению генотипов, превышающих по урожайности исходный сорт [8]. Многими авторами показано, что между родителями и регенерантами существуют незначительные различия [9, 10, 11, 12]. Не установлено различий между соматоклональными и донорными растениями и по электрофоретическому спектру запасных белков [13].

До сих пор трудно предсказать результаты селекции растений, основанной на соматоклональ-

ной вариабельности. Так, некоторыми исследователями указывается о существовании проблемы нестабильности сохранения признаков у соматоклонов в последующих поколениях [14, 15]. Так, Wenzel and Foroughi [16] сообщают, что признак устойчивости к грибу *Helminthosporium*, выявленный у соматоклональных линий R<sub>1</sub> поколения, не сохранился в последующих поколениях.

С другой стороны, в последние годы появляются сообщения о том, что культивирование *in vitro* может приводить к соматоклональной изменчивости широкого спектра с генетически наследуемыми показателями продуктивности и устойчивости, превышающими таковые у исходных генотипов.

Так, сообщается о получении генетически стабильных соматоклональных вариантов с последующей селекцией нескольких линий с ценными хозяйственными признаками у проса (*Eleusine coracana*): с высоким содержанием белка и безазотистых экстрактивных веществ; повышенным содержанием сахара; повышенной урожайностью семян и зеленой массы в сочетании с ускоренным прохождением основных фаз развития. Вегетационный период у скороспелой линии (от появления всхода до сбора урожая) оказался на 10-20 дней короче по сравнению с исходным вариантом [17, 18]. Результаты исследований позволили авторам рассматривать соматоклональную вариабельность как инструмент для создания новых сортов. Соматоклональная вариабельность использовалась как биотехнологический инструмент при получении новых линий сорго [19] и других представителей злаковых [20].

Получено несколько соматоклональных вариантов R<sub>3</sub>, R<sub>4</sub> поколения двух индийских сортов яровой пшеницы (HUW 206, HUW 234), отличающихся повышенной урожайностью [5], ранними сроками колошения и созревания, усиленной устойчивостью к листовой ржавчине и фузариозу [5] по сравнению с исходной формой. Превышение показателей двух соматоклональных вариантов было подтверждено в R<sub>5</sub> поколении при тестировании отобранных образцов в условиях традиционного посева и нулевой технологии. Анализ стабильности показал сохранение ценных признаков у этих двух соматоклонов при испытании в двенадцати регионах с различными почвенно-климатическими условиями. По мнению авторов, соматоклоны с наилучшими показателями могут быть использованы в качестве

исходных форм в селекционных программах, направленных на поздний посев пшеницы при севообороте с другими культурами [14].

При изучении продуктивности и качества зерна соматональных линий и биотипов двух сортов яровой мягкой пшеницы (Саратовская 29, Ершовская 32) выявлены соматональные линии, превосходящие исходные сорта по продуктивности, выходу зерна в биологическом урожае и реологическим свойствам теста, которые могут быть использованы в программах селекции [21]. Частота встречаемости соматональных линий, превышающих по урожаю исходный сорт, достигала 12,5%. От 0,8 до 15,9% линий формировало более высококачественное по сравнению с исходным сортом зерно. Статистически доказанная соматональная изменчивость проявлялась в отдельные годы по количеству продуктивных колосьев, массе зерна с колоса, массе 1000 зерен, натурной массе зерна, 8В8-критерию, тестообразующей способности, сопротивляемости и разжижению теста, валориметрической оценке (Кз, Кд, Кз - Е32), количеству продуктивных колосьев, выходу зерна в биологическом урожае - Кхоз (ПЭГ20 - Е32), натурной массе зерна (ПЭГ20, АЗТ25 - Е32), натурной массе зерна и разжижению теста (АЗТ25 - С55). В спектре глиадины соматональных линий сорта Ершовской 32 выявлены два новых биотипа с частотой встречаемости 7,1 и 29,2%. Установлено, что разнообразие соматональных линий по урожаю и качеству зерна зависит в основном от исходного генотипа [21].

В целом, несмотря на наличие выше перечисленных проблем, существует достаточно много работ по селекции новых сортов зерновых злаков, в ходе которых использовалась соматональная изменчивость в качестве источника новых признаков. Отбор соматональных вариантов в условиях *in vitro* с последующей их идентификацией, включением в селекционный процесс и оценкой улучшения их полезных признаков в условиях *in vivo* позволяет получать новые сорта с более высоким агрономическим потенциалом. На основе соматональной изменчивости были улучшены сорта риса и получены формы, устойчивые к засухе [22], низким температурам [23] и засолению [24, 25].

Нами также получены данные в пользу более оптимистичного отношения к использованию соматональных форм в селекционном процессе. В ходе

разработки биотехнологических методов генетического улучшения важнейших сельскохозяйственных культур в лаборатории клеточной биологии ИББР разработана технология длительной регенерации растений, позволяющая значительно расширить спектр и размах изменчивости пшеницы [26]. Проведены морфологическое изучение, анализ элементов структуры урожая и  $R_0$ ,  $R_1$ ,  $R_2$  и  $R_3$  поколений растений-регенерантов, полученных из длительно культивируемых эмбриогенных каллусов пятого пассажа. Морфологический анализ растений-регенерантов первых поколений –  $R_0$ ,  $R_1$ , не выявил существенных отличий от исходного сорта. В то время как в последующих  $R_2$  и  $R_3$  поколениях растений-регенерантов наблюдали заметное повышение фенотипической изменчивости [26].

Следует заметить, что характер изменений признаков у изученных нами соматональных форм находится в существенной зависимости от исходного генотипа и значительно различается у разных сортов и гибридов [26], что согласуется с литературными данными [2, 4]. Так, у соматональных форм сорта Отан наблюдалась тенденция к выщеплению короткостебельных и карликовых форм. У соматональных форм сорта Целинная-3С, напротив, в  $R_2$  поколении обнаружены высокорослые линии, которые характеризовались скороспелостью. У с. Казахстанская-25 получены  $R_2$  соматональные формы с антоциановой окраской ушка. У гибрида Г-4 в  $R_2$  поколении выщепились остистые формы. Общей тенденцией было появление соматональных вариантов с крупным и озерненным колосом, с изменением формы окраски зерна, и колосковых чешуй.

О широком спектре изменчивости количественных признаков можно судить на примере соматональных форм сорта Отан [26]. Так, размах варьирования признака «высота растений» у соматональных форм сорта Отан  $R_3$  поколения существенно расширяется до 42,0 см по сравнению с исходным сортом (9,4 см), преимущественно, за счет нижней границы значения показателя появляются короткостебельные и карликовые формы.

Размах варьирования по признаку «длина главного колоса» у соматональных форм расширился до 5,1 см по сравнению с контролем (1,2 см) за счет изменения значения показателей как в большую, так и в меньшую сторону. Наблюдали появление линий как с удлинёнными (Отан 17 №5), так и с укороченными колосьями (Отан 2 №12; Отан 12 №4).

У  $R_3$  поколения соматоклонов с. Отан наблюдается усиление изменчивости по признакам «число зерен в колосе» и «масса зерен с колоса» (таблица 1). Так, у соматоклонов  $R_3$  с. Отан происходит существенное расширение размаха варьирования признаков «число зерен с колоса» – до 45, «масса зерна с колоса» – до 1,8 по сравнению с исходным сортом (19,2 и 0,84, соответственно).

Также выявлены значительные вариации соматоклонов по качественным признакам. У соматоклонов  $R_3$  с. Отан выявили формы с темно-красным и дымчатым зерном. Таким образом, выявлено значительное расширение спектра генетической изменчивости у соматоклонов  $R_2$ ,  $R_3$  поколений по сравнению с исходным сортом – по срокам созревания, по количественным (высоте растений, длине главного колоса, числу зерен в колосе, массе зерен с колоса, продуктивной кустистости) и качественным признакам (окраска зерен, форме и окраске колосовых чешуй).

В результате, в сотрудничестве с КазНИИЗР отобраны линии соматоклонных вариантов с рядом ценных хозяйственно-биологических признаков (скороспелостью, короткостебельностью, высокой массой и числом зерен с колоса, высокой продуктивной кустистостью, краснозерностью, белым крупным зерном).

Поскольку необходимым условием для вовлечения соматоклонных форм в селекционный процесс является стабильность ценных признаков в потомстве от их самоопыления, то далее мы изучали особенности их сохранения в последующих поколениях [27].

У соматоклонных линий с. Отан изучали *стабильность сохранения* таких признаков, как короткостебельность, масса зерна в главном колосе, окраска зерна. *Признак «короткостебельности»* изучали на примере соматоклонных линий с. Отан 1№5 и 5№5. Показано, что высота соломины этих линий в  $R_4$  поколении, как и в предыдущем  $R_3$  поколении, оказалась ниже контроля (исходный сорт Отан). Сделано заключение о сохранении признака короткостебельности соматоклонных линий  $R_3$  поколения в  $R_4$  поколении.

*Признак «масса зерна в главном колосе»* изучали на примере соматоклонных линий с. Отан  $R_3$  поколения 1№4; 1№5; 1№12; 2№23; 15№12. Установлено, что масса зерен некоторых сома-

клональных линий в 2005г. (1№12; 2№23) возросла (с  $1,28 \pm 0,34$  до  $2,28 \pm 0,3$ ; с  $1,23 \pm 0,3$  до  $1,74 \pm 0,2$  гр.) как по сравнению с контролем (с. Отан, 2005 г.), так и по сравнению со значениями этого признака у линий 1№12; 2№23 урожая 2004г. Следовательно, можно сделать вывод не только о сохранении определенных значений признака «масса зерна» у отобранных соматоклонных линий, но и об усилении этого признака в  $R_4$  поколении.

*Признак «окраска зерна».* Соматоклонные линии (2№23) с. Отан  $R_3$  поколения характеризовались стекловидными зернами темно-красного цвета. В следующем,  $R_4$  поколении наблюдалась вариабельность признака темно-красной окраски зерна в пределах линии и одного колоса. В некоторых растениях было показано появление «мозаичности» колоса с различной окраской зерен. В то же время отобранные линии, сохраняющие красную окраску зерен. Признак «окраски зерна» в соматоклонных линиях наследовался в тех случаях, если он изначально равномерно проявлялся у всех семян колоса, а если он изначально был мозаичным, то продолжал далее расщепляться. Отмечено полное сохранение в  $R_4$  поколений белой окраски (линия 2№14) и серой окраски (линия 10№7) зерен, появившихся равномерно во всех колосьях в  $R_3$  поколении.

В целом, признаки, выявленные у соматоклонных линий с. Отан  $R_3$  поколения, такие, как короткостебельность, высокая масса зерна, удлиненный колос, полностью наследуются и усиливаются в  $R_4$  поколении, что ведет к существенному увеличению размеров колоса и появлению двухколосковых цветков. Для дальнейшего изучения и внедрения в селекционный процесс отобранные соматоклонные линии с. Отан  $R_4$  поколения со стабильно наследуемыми ценными признаками – короткостебельные (1№5, 5№5), короткостебельные краснозерные формы (2№23), выравненные формы с удлиненным колосом и большой массой зерна в главном колосе (1№12), с белой (2№14) и серой (10№7) окраской зерна.

У соматоклонных линий сорта Целинная-3С изучали стабильность сохранения таких признаков, как «высокорослость», «крупное зерно» и «большое число зерен». *Признак «высокорослости».* Для исследования были взяты 28 линий

высокорослых скороспелых соматональных вариантов  $R_2$  поколения с. Целинная-3С №6№7. Высокорослые линии склонны к полеганию. Поэтому для последующих исследований были отобраны высококорослые неполегающие формы с увеличенной толщиной соломины. Установлено, что признак “высокорослости”, наблюдаемый в соматональных линиях Целинная-3С №6№7 в  $R_2$  поколении, сохраняется лишь у некоторых линий в  $R_3$  поколении (в 6-ти из 28).

*Признаки «крупное зерно» и «большое число зерен»* у высокопродуктивных соматональных линий  $R_2$  поколения сорта Целинная-3С с понижающим колосом (№6№7) наследуются, а в некоторых случаях даже усиливаются в следующем  $R_3$  поколении. Для дальнейшего изучения у сорта Целинная 3С отобраны линии со стабильно наследуемыми ценными признаками: высококорослая, неполегающая и скороспелая линия с. Целинная-3С №6№7 и две крупнозерновые линии (Целинная-3С №6№7 №18, Целинная-3С №6№7 №19).

Полученные данные свидетельствуют о сохранении некоторых изменений, вызванных условиями культивирования *in vitro*, в последующем поколении соматональных вариантов пшеницы и возможности отбора среди них исходных форм с хозяйственно-ценными признаками для вовлечения в селекционный процесс.

Результаты изучения соматональной изменчивости потомства растений-регенерантов наглядно демонстрируют, что разработанная нами технология длительной регенерации растений позволяет значительно расширить спектр генетической изменчивости пшеницы и может служить источником получения новых исходных форм с ценными хозяйственно-биологическими признаками.

Изучение соматональных вариантов, полученных нами из длительно культивируемых каллусных тканей, показало, что они отличаются от прототипа не только моногенными признаками (окраска зерен, колосковых чешуи, остистость), но и признаками полигенными (высота растения, сроки колошения, продуктивность), что согласуется с литературными данными [1, 2]. Наличие таких нетипичных фенотипических изменений обусловлено тем, что в основе соматональной изменчивости, наряду с генетической изменчивостью, может лежать явление эпигенетической

изменчивости. Эпигенетическая изменчивость заключается в способности «молчащих» генов и целых блоков генов (подпрограмм) «включаться» под действием факторов окружающей среды (в данном случае, условия культивирования *in vitro*) без изменения нуклеотидной последовательности ДНК и передаваться в активном состоянии по наследству, что может приводить к появлению принципиально новых форм с повышенными показателями продуктивности или устойчивости. Так, на основе эпигенетической изменчивости, индуцированной никотиновой кислотой (витамин Р и НАД), получены новые высокопродуктивные исходные формы пшеницы, которые стабильно сохраняют свои признаки в течение 57 поколений и в настоящее время активно вовлекаются в селекционный процесс [28].

В отличие от имеющихся в стране и за рубежом работ, в которых соматональная изменчивость пшеницы изучена в основном для растений, полученных из каллусов нулевого, 1-ого и 2-ого пассажей [2, 13], нами были изучены соматональные варианты, полученные из каллусов длительного срока пассирования (5-ый пассаж) [26]. Степень соматональной изменчивости зависела от длительности субкультивирования и усиливалась с увеличением количества пассажей, что согласуется с литературными данными [1]. Так, степень фенотипического проявления изменений соматоналов из каллусов 8-ого пассажа была выше, чем у соматоналов 5-ого пассажа (данные не представлены).

Таким образом, соматональная изменчивость *in vitro* – это реально существующее явление, которое может использоваться как эффективный источник повышения генетического разнообразия и улучшения сельскохозяйственных культур [1, 2, 3]. Анализ литературы и собственных результатов позволяет считать, что явление соматональной изменчивости наряду с генетической инженерией, оперирующей только одиночными генами, может внести определенный вклад в генетическое улучшение растений: во-первых, путем изменения признаков, находящихся под полигенным генетическим контролем; во-вторых, путем «необычного» сочетания в соматоналах признаков, которые невозможно или трудно соединить в одном генотипе методами традиционной селекции.

## Литература

- 1 Larkin P.J., Scowcroft W.R. Somaclonal variation – a novel source of variability from cell culture for plant improvement // *Theor. and Appl. Genet.* – 1981. – Vol. 60, №4. – P. 197-214.
- 2 Сидоров В.А. Биотехнология растений. Клеточная селекция / Отв. Ред. Глеба Ю.Ю. – Киев: Наукова Думка, 1990. – 280 с.
- 3 Kaeppler S.M., Kaeppler H.F., Rhee Y. Epigenetic aspects of somaclonal variation in plants // *Plant Molecular Biology.* – 2000. – Vol. 43. – P. 179-188.
- 4 Муромцев Г.С., Бутенко Р.Г., Тихоненко Т.И., Прокофьев М.И. Основы сельскохозяйственной биотехнологии. – Москва: ВО «Агропромиздат», 1990. – 384 с.
- 5 Кучеренко Л. Индуцированный морфогенез в культуре тканей риса и его использование для создания исходного селекционного материала / В кн.: Культура клеток растений и биотехнология. – М.: Наука, 1986. – С.211-214.
- 6 Arun B., Joshi A.K., Chand R., Singh B. D. Wheat somaclonal variants showing earliness, improved spot blotch resistance and higher yield // *Euphytica.* – 2003. – Vol. 132. – P. 235 - 241.
- 7 Karp A. Somaclonal variation as a tool for crop improvement // *Euphytica.* – 1995. – Vol. 85. – P. 295-302.
- 8 Hucl P., McHughen A., Hughes G.R. Field performance of Neepawa somaclonal variants // *Univ. of Saskatchewan Crop Dev. Centr. Rep.* – 1993. – P. 14.
- 9 Ahlowalia B.S., Shewrington J. Transmission of somaclonal variation in wheat // *Euphytica.* – 1985. – Vol. 34. – P. 525-537.
- 10 Carver B.F., Johnson B.B. Partitioning of variation derived from tissue culture of winter wheat // *Theor. Appl. Genet.* . – 1989. – Vol. 78. – P. 405-410.
- 11 Qureshi J.A., Pierre H., Kartha K.K. Is somaclonal variation reliable tool for spring wheat improvement // *Euphytica.* – 1992. – Vol. 60. – P. 221-228.
- 12 Hanson K., Hucl P., Baker R.J. Comparative field performance of tissue culture-derived lines and breeder lines of HY320 spring wheat // *Plant Breed.* – 1994. – Vol. 112. – P. 183-191.
- 13 Рахимбаев И.Р., Кушнаренко С.В. Соматоклональная изменчивость регенерантов в культуре тканей пшеницы // *Актуал. пробл. современной биологии.* – Алма-Ата, 1991. – С. 20-21.
- 14 Cheng X.Y., Gao M.W., Liang Z.Q., Liu G.Z., Hu T.C. Somaclonal variation in winter wheat: genetic and cytogenetic characterization of alcohol dehydrogenase I mutants // *Theor. Appl. Genet.* – 1992. – Vol. 72. – P. 644-653.
- 15 Arun B., Singh B.D., Sharma S., Paliwal R., Joshi A.K. Development of somaclonal variants of wheat (*Triticum aestivum L.*) for yield traits and disease resistance suitable for heat stressed and zero-till conditions // *Field Crops Research.* – 2007. – Vol. 103. – P. 62-69.
- 16 Wenzel G., Foroughi W. B. Progeny tests of barley, wheat and potato regenerated from cell cultures after in vitro selection for disease resistance // *Teor. Appl. Genet.* – 1990. – Vol. 80. – P. 359-365.
- 17 Baer G.Ya., Yemets A.I., Stadnichuk N.A., Rakhmetov D.B., Blume Ya.B. Somaclonal Variability as a source for creation of new varieties of finger millet (*Eleusine coracana L. Gaertn.*) // *Cytology and Genetics.* – 2007. – Vol. 41. – №4. – P. 204-208.
- 18 Баер Г.Я., Рахметов Д.Б., Стадничук Н.А., Емец А.И., Блюм Я.Б. Соматоклональная вариабельность в культуре in vitro как источник получения селекционного материала пальчатого проса *Eleusine coracana L. Gaerth.* // *Физиология и биохимия культ. растений.* – 2009. – Т. 41. – С. 140-145.
- 19 Maralappanavar M. S., Kuruvinishetti M.S., Harti C.C. Regeneration, establishment and evaluation of somaclones in *Sorghum bicolor* (L.) Moencli // *Euphytica.* – 2000. – Vol. 115. – P. 173-180.
- 20 Painaik J., Sahoo S., Debata B.K. Somaclonal variation in cell suspension culture-derived regenerants of *Cymbopogon martinii* (Roxb.) Wats var. *motia* // *Plant Breed.* – 1999. – Vol. 118. – P. 351-354.
- 21 Еременко Л.В. Продуктивность и качество зерна соматоклональных линий и биотипов яровой мягкой пшеницы. – Автореферат канд. дисс., 2002. – 30 с.
- 22 Adkins S.W., Kunanuvatchaidach R., Goodwin I.D. Somaclonal variation in rice – drought tolerance and other agronomic characters // *Aust. J. Bot.* – 1995. – Vol. 43. – P. 201-209.
- 23 Bertin P., Kinet J.M., Bouharmont J. Heritable chilling tolerance improvement in rice through somaclonal variation and cell line selection // *Aust. J. Bot.* – 1996. – Vol. 44. – P. 91-105.
- 24 Zhang G.Y., Guo Y., Chen S.L., Chen S.Y. RFLP tagging of a salt tolerance gene in rice // *Plant Sci.* – 1995. – Vol. 110. – P. 227-234.
- 25 Winicov I. Characterization of rice (*Oryza sativa L.*) plants regenerated from salt-tolerant cell lines // *Plant Sci.* – 1996. – Vol. 113. – P. 105-111.
- 26 Бишимбаева Н.К., Амирова А.К., Беглов Р.Б., Оразалы М.К., Рахимбаев И.Р. Расширение спектра генетической изменчивости пшеницы на основе клеточной технологии длительной регенерации растений in vitro // *Доклады НАН РК.* – 2005. – № 5. – С. 71-76.
- 27 Бишимбаева Н.К., Исакова Г.А., Беглов Р.Б., Кали А., Амирова А.К., Богданова Е.Д., Рахимбаев И.Р. Изучение стабильности сохранения ценных признаков у соматоклональных линий пшеницы // *Материалы Международной научно-практической конференции «Достижения и перспективы земледелия, селекции и биологии сельскохозяйственных культур», посвященной 75-летию со дня основания КазНИИ земледелия и растениеводства – Алматы, 2010.* – С. 73-75.
- 28 Богданова Е.Д. Эпигенетическая изменчивость, индуцированная никотиновой кислотой у *Triticum aestivum L.* // *Эпигенетика растений. Сборник научных трудов.* Новосибирск, 2005. – С. 176-184.