

**ФОРМООБРАЗОВАТЕЛЬНЫЕ ПРОЦЕССЫ
В КУЛЬТУРЕ НЕЗРЕЛЫХ ЗАРОДЫШЕЙ TRITICUM AESTIVUM L.
И ИХ ВЗАИМОСВЯЗЬ****MORPHOGENETIC PROCESSES IN IMMATURE EMBRYO CULTURE
OF TRITICUM AESTIVUM L. AND THEIR RELATIONSHIP**

Ключевые слова: пшеница мягкая яровая, генотип, культура тканей, незрелый зародыш, каллус, морфогенез, соматический эмбриогенез, органогенез, ризогенез, регенерация растений, корреляция.

Изучена реакция 15 сортов яровой мягкой пшеницы на условия культивирования незрелых зародышей, а также сопряженность формообразовательных процессов *in vitro*. Выявлен полиморфизм сортов по способности к каллусо-, морфогенезу и регенерации растений. Частота каллусогенеза составила 94,3%, варьируя от 76,6 до 100% в зависимости от генотипа. Отмечен активный морфогенетический процесс в каллусных тканях у 72% тестируемых сортов. Уровень регенерации зависит от типа морфогенеза (эмбриоидо-, гемморизогенеза и ризогенеза). Он невысок и равен 97,9%, т.е. одна морфогенная линия продуцирует примерно одно растение. У 80,2% морфогенных каллусов процесс органогенеза не достигает стадии развития целого растения, а заканчивается образованием корней. По пути эмбриоидо- и гемморизогенеза регенерация растений идёт у 19,8% морфогенных каллусов. Предложены сорта (Спектр, Скала, Leones, Тулунская 10 и Жница), обладающие высоким регенерационным потенциалом, в качестве модельных объектов для изучения теоретических аспектов эмбриоидо- и органогенеза, а также генетической трансформации растений. Установлена положительная корреляция эмбриоидо-гемморизогенеза и регенерации растений ($r = 0,777$), свидетельствующая о существовании общей генетической системы, контролирующей эти события. При изменении факториального признака на 1% уровень результирующего (регенерация) возрастает на 3,59%. Между ризогенезом и уровнем регенерации отмечена обратная взаимосвязь ($r = -0,749$). Увеличение частоты ризогенеза на 1% ведет к снижению регенерации на 1,1%. Сопряженность каллусо- и морфогенеза отсутствует, т.е. они генетически независимы. Анализ множественных взаимосвязей между каллусо-, морфогенезом и регенерацией растений выявил доминирующий фактор (процесс образования эмбриоидов и побегов), определяющий выход регенерантов. Доля его в вариабельности уровня регенерации растений составляет 51%. Влияние ризогенеза равно 12%.

Keywords: spring common wheat, genotype, tissue culture, immature embryo, callus, morphogenesis, somatic embryogenesis, organogenesis, rhizogenesis, plant regeneration, correlation.

The response of 15 varieties of spring common wheat to the cultivation conditions of immature embryos as well as the contingency of morphogenetic processes *in vitro* was studied. Varietal polymorphism was revealed in relation to callusogenesis, morphogenesis and plant regeneration. The frequency of callusogenesis made 94.3% with variation from 76.6% to 100% depending on genotype. An active morphogenic process was revealed in 72% of the tested varieties. The regeneration level corresponded to the type of morphogenesis (embryoidogenesis, hemmorhizogenesis and rhizogenesis). It was not high and made 97.9%; that is one morphogenic line produced approximately one plant. Organogenesis process in 80.2% of morphogenic calluses did not reach the development stage of the whole plant and stopped with root production. Plant regeneration by embryoido- and hemmorhizogenesis occurred in 19.8% of morphogenic calluses. For the study of theoretical aspects of embryoido- and organogenesis and genetic plant transformation the varieties with high regeneration potential are proposed as model objects (Spektr, Skala, Leones, Tulunskaya 10 and Zhnitsa). Positive correlation of embryoido-, hemmorhizogenesis and plant regeneration is revealed ($r = 0.777$), and it proves that there is a common genetic system responsible for those processes. When factorial trait shifted by 1%, the resultant trait (regeneration) increases by 3.59%. Negative correlation was found between rhizogenesis and regeneration level ($r = -0.749$). The rise in rhizogenesis frequency by 1% results in regeneration decrease by 1.1%. There is no correlation of callus- and morphogenesis; that is they are genetically independent. The analysis of multiple correlations between callus-, morphogenesis and plant regeneration revealed the dominant factor determining regenerant output (the process of the development of embryoids and shoots). Its share in the variability of plant regeneration level is 51%. The effect of rhizogenesis makes 12%.

Никитина Елизавета Давыдовна, к.с.-х.н., доцент, учёный секретарь, Алтайский НИИСХ Россельхозакадемии, г. Барнаул. Тел. (3852) 49-63-62. E-mail: aniizis@ab.ru.

Nikitina Yelizaveta Davydovna, Cand. Agr. Sci., Assoc. Prof., Scientific Secretary, Altai Research Institute of Agriculture of Rus. Acad. of Agr. Sci., Barnaul. Ph.: (3852) 49-63-62. E-mail: aniizis@ab.ru.

Введение

Для эффективного использования пшеницы *in vitro* важным фактором является природа экспланта. Наилучшие результаты получены при введении в культуру 10-16-дневных незрелых зародышей, представляющих собой сложную интегрированную систему, состоящую из структурных элементов, между которыми существуют строго определенные морфофизиологические корреляции [1-4]. При изолировании незрелого зародыша и помещении его на питательную среду, содержащую 2,4-дихлорфеноксиуксусную кислоту (2,4-Д), происходит нарушение упорядоченности делений, ингибируется апикальное доминирование, формируется каллусная культура, основным свойством которой является ее структурная и функциональная гетерогенность [5]. Неоднородность каллусных клеток обуславливает их разные пути морфогенеза. Воспроизведение растений может идти по двум направлениям. Согласно исследованиям Грина [6], Шимады [7] и Мэддока [8] с соавторами, регенерацию растений можно достичь путем гемморизогенеза, т.е. сопряженного развития почек и корней. По данным других авторов [9-12], формирование растений идет через соматический эмбриогенез (эмбриоидогенез) – процесс развития зародышеподобной биполярной структуры (эмбриоида), образующейся асексуально из соматической и половой клеток. Однако большинство исследователей [13-16], в том числе и мы, наблюдали одновременное развитие из морфогенного каллуса как соматических эмбриоидов, так и гемморизогенных структур, полученных в процессе органогенеза.

Несмотря на то, что соотношение между образованием каллусов, почек, корней и растений считается важным показателем при использовании культуры незрелых зародышей пшеницы, до сих пор эта проблема недостаточно изучена. Поэтому **целью представленных исследований** являлось изучение реакции сортов яровой мягкой пшеницы на условия *in vitro*, связей между варьирующими признаками культуры незрелых зародышей и выявление значимых из них для процесса регенерации.

Объекты и методы исследований

Материалом для исследования служили 15 сортов мягкой яровой пшеницы: Алтайская 81, Алтайская 50, Алтайская 88, Вега, Барнаульская 83, Целинная 20, Целинная 60, Скала, Зарница, Жница, Тулунская 10, Ботаническая 2, Спектр, Россиянка, Leones (Аргентина).

Для индукции каллуса использовали незрелые зародыши размером 1,3-1,5 мм, которые пассировали на среду Линсмайер и Ску-

га (RM-64), содержащую 0,8% агара, 3% сахарозы, 2 мг/л 2,4-Д [17]. Клеточные культуры выращивали в темноте при температуре $26 \pm 1^\circ\text{C}$, пересаживая каждые 30-35 дней на дифференцирующую среду с гормональным составом: 2,4-Д (0,5 мг/л) и кинетин (0,5 мг/л). Выявленные зоны морфогенеза переносили на среду, содержащую 0,2 мг/л индолилуксусной кислоты. Проростки, достигшие 5-7 см, высаживали в сосуд с почвой и дорастивали до созревания в климатической камере при температуре 12°C ночью, 17°C днем с 16-часовым фотопериодом. Эксперимент выполнен в 4 повторениях по 60 зародышей на генотип. Статистический анализ данных проводили с использованием пакета прикладных программ ВИУА.

Результаты исследований и их обсуждение

Тотипотентность культивируемых клеток, т.е. способность перейти к выполнению программы развития, определяется в первую очередь генотипическими особенностями исходной формы. Поэтому исследования были начаты с изучения реакции сортов на условия культивирования *in vitro*.

По нашим наблюдениям все тестируемые сорта обладали достаточно высокой способностью к инициации клеточных линий (табл.).

В среднем частота каллусогенеза составила 94,3%, варьируя от 76,6 до 100% в зависимости от генотипа. Данные дисперсионного анализа подтвердили сортоспецифичность интенсивности каллусогенеза ($F_{\text{ф.}} = 6,5 > F_{\text{т.}} = 2,6$).

Наибольшей способностью к индукции морфогенных линий отличались сорта Leones, Скала, Спектр, Ботаническая 2, Целинная 20 и Целинная 60. Однако, несмотря на активный морфогенетический процесс в каллусных тканях, у большинства сортов получено незначительное количество регенерантов. Так, сорта Алтайская 81, Алтайская 50, Алтайская 88, Россиянка и Целинная 60 продуцировали от 2 до 12 растений на 100 морфогенных каллусов. Связано это с тем, что процесс органогенеза у них не достигает организменного уровня (развития целых растений), а заканчивается образованием корней (частота ризогенеза в среднем по сортам составила 80,2%). И лишь 19,8% морфогенных линий регенерируют растения путем эмбриоидо- и гемморизогенеза.

Реализация конкретного пути морфогенеза детерминированна, т.е. в значительной степени определяется генетическими и физиологическими характеристиками индивида [18]. Оценка влияния генотипического разнообразия исходных сортов на образовательные процессы в культуре незрелых зародышей показала его значимость при $P < 0,01$.

Характеристика сортов мягкой яровой пшеницы по каллусо-, морфогенной и регенерационной способности в культуре незрелых зародышей

Сорта	Каллусогенез, %	Морфогенез, %	Эмбриоидо-, гемморизогенез, %	Ризогенез, %	Частота регенерации растений*, %
Скала	81,8	88,9	68,8	31,2	356,3
Спектр	84,8	78,6	29,5	70,5	402,3
Ботаническая 2	97,6	73,7	32,9	67,1	94,3
Leones	95,3	91,2	27,4	72,6	146,2
Тулунская 10	92,7	28,4	24,1	75,9	157,1
Вега	98,2	70,8	11,8	88,2	73,5
Целинная 20	100	75,2	10,5	89,5	23,5
Жница	76,6	63,9	39,1	60,9	117,4
Зарница	86,0	43,2	25	75,0	29,7
Барнаульская 83	100	61,5	12,5	87,5	43,8
Алтайская 81	98,4	52,6	7,5	92,5	12,5
Алтайская 50	86,6	69,0	1,7	98,3	5,2
Алтайская 88	100	56,1	3,3	96,7	3,3
Целинная 60	100	82,1	1,5	98,5	1,7
Россиянка	100	67,9	1,8	98,2	1,8
Среднее	94,3	66,9	19,8	80,2	97,9
НСР _{0,05}	8,9	17,9	13,3	13,3	50,1

* Отношение числа регенерантов к числу морфогенных линий.

Стабильная регенерация растений является необходимым условием использования культуры ткани. В среднем ее уровень равен 97,9%, т.е. от одной морфогенной линии удалось получить примерно одно растение. Регенерационный потенциал в зависимости от генотипа сильно варьирует (достоверно при $P < 0,01$). Так, у сортов Спектр, Скала, Leones, Тулунская 10 и Жница он достаточно высок и изменяется в пределах от 117 до 402%. Эти сорта можно использовать в качестве модельных объектов для изучения теоретических аспектов эмбриоидо- и органогенеза, а также в методах генетической трансформации растений.

Таким образом, тестирование сортов показало, что клеточные культуры незрелых зародышей, являясь гетерогенными системами с определенными морфофизиологическими взаимодействиями, обуславливают специфику развития отдельных органов.

Как известно, процесс получения регенерантов в культуре незрелых зародышей многоступенчатый и состоит из индукции и пролиферации каллуса, морфогенеза и регенерации растений. Каждый предыдущий этап определяет возможность последующего. Но нет оснований считать, что повышение уровня одного из них неизбежно приведет к увеличению другого. Поэтому необходима оценка сопряженности образовательных процессов и ее статистической значимости. Результаты оценки представлены в виде рисунка, где отражены процессы получения регенерантов и их взаимосвязь.

Существенная положительная корреляция установлена между частотой эмбриоидо-гемморизогенеза и регенерацией растений ($r = 0,777$) (рис.).

Этот факт свидетельствует, возможно, о наличии общей генетической системы, кон-

тролирующей образование эмбриоидов, побегов и растений в каллусах. Поэтому оптимизация эмбриоидо- и гемморизогенеза будет способствовать увеличению частоты регенерации растений. Из уравнения прямой регрессии ($y = 221,3 + 3,59x$, где y – частота регенерации растений; x – частота эмбриоидо-гемморизогенеза) видно, что при изменении факториального признака (x) на 1% уровень результативного (y) возрастает на 3,59%.

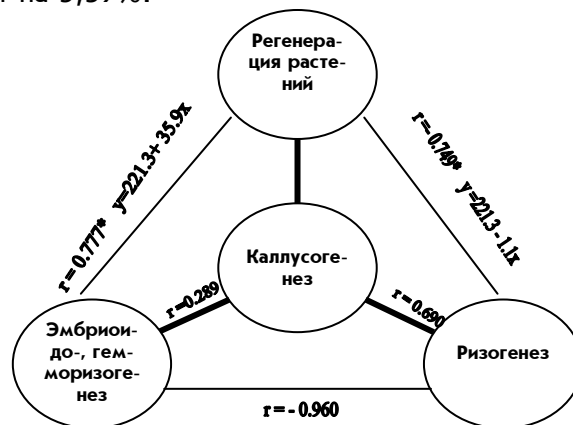


Рис. Взаимосвязь каллусогенеза, типов морфогенеза и регенерации растений в культуре незрелых зародышей *Triticum aestivum* (* существенно при $P < 0,01$)

Рядом исследователей установлено отсутствие сопряженности между частотой индукции каллуса и морфогенетических клеточных линий [15, 19]. Это позволяет считать, что каллусогенез генетически независим от морфогенеза. Сходные результаты получены в настоящем исследовании (рис.). Исключе-

ние составляет зависимость между каллусо- и ризогенезом ($r = 0,690$). Учитывая, что все признаки в культуре ткани в различной степени взаимосвязаны, то при исследовании их методом парной корреляции можно считать доказанной лишь ту связь, механизм которой биологически понятен. В данной ситуации между факторами существует не причинная взаимосвязь, а совместная, определяемая общим третьим параметром. Для индукции каллуса, а также корней необходимо присутствие в питательной среде гормона ауксиновой природы, который, вероятно, определяет эту взаимосвязь.

Установлена отрицательная корреляция между эмбриоидо-гемморизогенезом и ризогенезом. Коэффициент корреляции очень высок и равен $-0,960$. Увеличение частоты образования корней неизбежно приведет к уменьшению эмбриогенных и гемморизогенных линий, что, в свою очередь, будет снижать выход регенерантов. Доказательством этого является наличие существенной обратной взаимосвязи между ризогенными процессами и уровнем регенерации ($r = -0,749$). Данные, полученные в уравнении прямолинейной регрессии ($y = 221,3 - 1,1x$), показывают, что при увеличении частоты ризогенеза на 1% регенерация снижается на 1,1%.

Для выявления полной структуры связей в данном комплексе признаков, а также доминантных, наиболее тесно сопряженных между собой, провели анализ множественных взаимосвязей. Множественный коэффициент корреляции существенен и равен $0,797$. Из уравнения регрессии: $y = 221,3 - 2,06x_1 + 1,3x_2 + 3,6x_3 - 1,1x_4$ (y – частота регенерации; x_1 – каллусогенез; x_2 – морфогенез; x_3 – эмбриоидо-гемморизогенез; x_4 – ризогенез, * влияние значимо) следует, что уровень регенерационного потенциала культуры определяется совокупностью морфогенных процессов (эмбриоидо-, гемморизогенезом и ризогенезом). Доминирующим фактором в вариативности зависимой переменной (y) является частота образования эмбриоидов и побегов, доля которой составляет 51%. Влияние ризогенеза равно 12%. Поэтому, согласно полученным данным, необходимо создавать условия культивирования незрелых зародышей, обеспечивающих проявление доминантных коррелятивных связей.

Выводы

1. Выявлен полиморфизм среди 15 сортов мягкой яровой пшеницы по способности к каллусо-, морфогенезу и регенерации растений в культуре незрелых зародышей.
2. Выделены сорта (Спектр, Скала, Leones, Тулунская 10 и Жница) с высоким выходом растений – регенерантов и рекомендованы для биотехнологических исследований.

3. Показано, что формообразовательные процессы в культуре незрелых зародышей взаимосвязаны. Найдена положительная корреляция эмбриоидо-, гемморизогенеза и регенерации растений, свидетельствующая о возможном существовании общей генетической системы, контролирующей эти события. Между ризогенезом и уровнем регенерации отмечена обратная взаимосвязь. Сопряженность каллусо- и морфогенеза не установлена, т.е. они генетически независимы.

4. Выявлен доминирующий фактор (процесс образования эмбриоидов и побегов), определяющий уровень регенерации растений.

Библиографический список

1. Гапоненко А.К., Мунтян М.А. Регенерация растений различных генотипов пшеницы *Triticum aestivum* L. in vitro // Доклады АН СССР. – 1984. – Т. 278. – № 5. – 1231 с.
2. Хамула П.В., Солодовниченко В.Д., Базько Л.В. Влияние генотипа и размера зародыша мягкой пшеницы на частоту каллусообразования // Селекционно-генетические аспекты повышения продуктивности зерновых культур. – Миროновка, 1987. – С. 45-48.
3. Круглова Н.Н., Катасонова А.А. Незрелый зародыш пшеницы как морфогенетический компетентный эксплант // Физиология и биохимия растений. – 2009. – Т. 41. – № 2. – Р. 124-131.
4. Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. Прикладные аспекты эмбриологии. Автономность зародыша и эмбриокультура цветковых растений // Ботанический журнал. – 1987. – 72. – № 2. – С. 155-161.
5. Гамбург К. Биохимия ауксина и его действие на клетки растений. – Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. 1976. – С. 310.
6. Green C.E., Phillips R.L. Plant regeneration from tissue cultures of maize // Crop Science. – 1975. – V. 15. – P. 417-421.
7. Shimada T, Jamada J. Wheat plants regeneration from embryo cell cultures // Japan. J. Genetics. – 1979. – V. 54. – № 5. – P. 379-385.
8. Maddock S.E., Lancaster V.A., et.al. Plant regeneration from cultured immature embryos and inflorescences of 25 cultivars of wheat (*T. aestivum*) // J.Exp.Bot. – 1983. – V. 34. – № 144. – P. 915-926.
9. Ozias-Akins P., Vasil I.K. Plant regeneration from cultured immature embryos and inflorescences of *Triticum aestivum* (wheat): Evidence for somatic embryogenesis // Protoplasma. – 1982. – V. 110. – № 2. – P. 95-105.
10. Ozias-Akins P., Vasil I.K. Improved of somatic embryogenesis in *T. aestivum* (wheat) // Protoplasma. -1983. – V. 117. – № 1. – P. 40-44.
11. Magnusson J., Bornman C.H. Anatomical observation on somatic embryogenesis from

scutellar tissue immature zygotic embryos of *Triticum aestivum* // *Physiol. Plant.* – 1985. – V. 63. – P. 137-145.

12. Eudes F., Acharya S., Laroche A., Selinger L. B. and Cheng K.J. A novel method to induce direct somatic embryogenesis, secondary embryogenesis and regeneration of fertile green cereal plants // *Plant Cell, Tissue and Organ Culture.* – 2003. – V. 73. – P. 147-157.

13. Vasil I. K. Advantages of embryogenic cell cultures of Graminea // *Nucl. Techn. And in vitro Cult. Plant Impruv. Proc. Int. Symp. Vienna, 19-23 Aug., 1985.* – Vienna, 1986. – P. 71-76.

14. Chen T.H., Lasar M.D., et.al. Somaclonal variation in a population of winter wheat // *Physiol. Plant.* – 1987. – V. 130. – № 1. – P. 27-36.

15. Hong-jun Liu, Shuij Misoo, Osamu Kamijima. Effect of genotype of the response in immature embryos culture of Japanese and Chinese wheat // *Sci. Rept. Fac. Age. Kobe. Univ.* – 1989. – V. 18. – P. 165-172.

16. Никитина Е.Д., Ковальчук В.В. Особенности каллусообразования и регенерации растений в культуре незрелых зародышей пшеницы // *Селекция и генетика на Алтае: сб. науч. тр. / ВАСХНИЛ СО. АНИИЗиС.* – Новосибирск, 1990. – С. 24-31.

17. Linsmaier E., Skoog F. Organic growth factor requirements of tobacco tissue culture // *Physiol. Plant.* – 1965. – V. 18. – № 1. – P. 100-127.

18. Батыгина Т.Б. Хлебное зерно: атлас. – Л.: Наука, 1987. – 103 с.

19. Maddock S.E., Risiott R., Parmar S. Somaclonal variation in the gliadin patterns of grains of regenerated wheat plants // *J. Exp. Bot.* – 1985. – V. 36. – № 173. – P. 1976-1984.

References

1. Gaponenko A.K., Muntyan M.A. Regeneratsiya rastenii razlichnykh genotipov pshenitsy *Triticum aestivum* L. in vitro // *Doklady AN SSSR.* – 1984. – T. 278. – № 5. – 1231 s.

2. Khamula P.V., Solodovnichenko V.D., Baz'ko L.V. Vliyanie genotipa i razmera zarodysha myagkoi pshenitsy na chastotu kallusoobrazovaniya // *Seleksionno-geneticheskie aspekty povysheniya produktivnosti zernovykh kul'tur.* – Mironovka, 1987. – S. 45-48.

3. Kruglova N.N., Katasonova A.A. Nezrelyi zarodysh pshenitsy kak morfogeneticheskii kompetentnyi eksplant // *Fiziologiya i biokhimiya rastenii.* – 2009. – T. 41. – № 2. – S. 124-131.

4. Batygina T.B., Vasil'eva V.E. Prikladnye aspekty embriologii. Avtonomnost' zarodysha i embriokul'tura tsvetkovykh rastenii // *Botanicheskii zhurnal.* – 1987. – 72. – № 2. – S. 155-161.

5. Gamburg K. Biokhimiya auksina i ego deistvie na kletki rastenii. – Novosibirsk: Nauka, Sibirskoe otdelenie, 1976. – S. 310.

6. Green C.E., Phillips R.L. Plant regeneration from tissue cultures of maize // *Crop Science.* – 1975. – V. 15. – P. 417-421.

7. Shimada T., Jamada J. Wheat plants regeneration from embryo cell cultures // *Japan. J. Genetics.* – 1979. – V. 54. – № 5. – P. 379-385.

8. Maddock S.E., Lancaster V.A., et.al. Plant regeneration from cultured immature embryos and inflorescences of 25 cultivars of wheat (*T. aestivum*) // *J. Exp. Bot.* – 1983. – V. 34. – № 144. – P. 915-926.

9. Ozias-Akins P., Vasil I.K. Plant regeneration from cultured immature embryos and inflorescences of *Triticum aestivum* (wheat): Evidence for somatic embryogenesis // *Protoplasma.* – 1982. – V. 110. – № 2. – P. 95-105.

10. Ozias-Akins P., Vasil I.K. Improved somatic embriogenesis in *T. aestivum* (wheat) // *Protoplasma.* – 1983. – V. 117. – № 1. – P. 40-44.

11. Magnusson J., Bornman C.H. Anatomical observation on somatic embryogenesis from scutellar tissue immature zygotic embryos of *Triticum aestivum* // *Physiol. Plant.* – 1985. – V. 63. – P. 137-145.

12. Eudes F., Acharya S., Laroche A., Selinger L. B. and Cheng K. J. A novel method to induce direct somatic embryogenesis, secondary embryogenesis and regeneration of fertile green cereal plants // *Plant Cell, Tissue and Organ Culture.* – 2003. – V. 73. – P. 147-157.

13. Vasil I.K. Advantages of embryogenic cell cultures of Graminea // *Nucl. Techn. and in vitro Cult. Plant Improv. Proc. Int. Symp. Vienna, 19-23 Aug., 1985.* – Vienna, 1986. – P. 71-76.

14. Chen T.H., Lasar M.D., et.al. Somaclonal variation in a population of winter wheat // *Physiol. Plant.* – 1987. – V. 130. – № 1. – P. 27-36.

15. Hong-jun Liu, Shuij Misoo, Osamu Kamijima. Effect of genotype of the response in immature embryos culture of Japanese and Chinese wheat // *Sci. Rept. Fac. Age. Kobe. Univ.* – 1989. – V. 18. – P. 165-172.

16. Nikitina E.D., Koval'chuk V.V. Osobennosti kallusoobrazovaniya i regeneratsii rastenii v kul'ture nezrelykh zarodyshei pshenitsy // *Selektsiya i genetika na Altae: Sb. nauch.tr./ VASKhNIL. SO. ANIIZiS.* – Novosibirsk, 1990. – S. 24-31.

17. Linsmaier E., Skoog F. Organic growth factor requirements of tobacco tissue culture // *Physiol. Plant.* – 1965. – V. 18. – № 1. – P. 100-127.

18. Batygina T.B. Khlebnoe zerno: Atlas. – L.: Nauka, 1987. – 103 s.

19. Maddock S.E., Risiott R., Parmar S. Somaclonal variation in the gliadin patterns of grains of regenerated wheat plants // *J. Exp. Bot.* – 1985. – V. 36. – № 173. – P. 1976-1984.