

УДК 561.143.6

## КЛІТИННА СЕЛЕКЦІЯ ПШЕНИЦІ НА СТІЙКІСТЬ ДО СТРЕСОВИХ ЧИННИКІВ ДОВКІЛЛЯ

О.В. ДУБРОВНА<sup>1</sup>, Б.В. МОРГУН<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України  
03022 Київ, вул. Васильківська, 31/17

<sup>2</sup>Інститут клітинної біології та генетичної інженерії Національної академії наук  
України  
03143 Київ, вул. Академіка Заболотного, 148

В огляді висвітлено досягнення вітчизняних і закордонних учених щодо клітинної селекції пшениці на стійкість до біотичних та абіотичних стресових чинників довкілля. Приділено увагу основним напрямам, методам добору та оцінювання *in vitro*, можливостям, перспективам, проблемам однієї з найважливіших галузей сучасної біотехнології рослин — клітинної селекції.

*Ключові слова:* *Triticum* L., клітинна селекція, біотичні та абіотичні стреси.

Біотехнологічні методи культури *in vitro* різних експлантатів (органів або частин органів, ізольованих від донорної рослини) нині широко використовують для вирішення прикладних завдань селекції цінних сільськогосподарських культур, зокрема м'якої пшениці — основного хлібного злаку [1, 26, 29]. Сучасні біотехнології істотно доповнюють і прискорюють селекційний процес зі створення нових високопродуктивних гібридних ліній та сортів, стійких до несприятливих чинників довкілля конкретного регіону вирощування.

Одним із найважливіших напрямів сучасної біотехнології, який вже отримав широке практичне застосування, є клітинна селекція як метод створення нових форм рослин шляхом виділення мутантних клітин і соматоклональних варіацій за селективних умов. Клітинна селекція є наче розвитком мутаційної селекції, проте реалізується на рівні поодиноких клітин із застосуванням техніки *in vitro*, що дає їй, з одного боку, ширші можливості, а з іншого — створює значні труднощі через необхідність регенерації з окремих клітин повноцінних рослин. Переваги клітинної селекції над традиційними методами полягають перш за все в економії місця та можливості працювати з великими вибірками генотипів; більшій швидкості скринінгу селекційного матеріалу; менших об'ємах матеріальних затрат; можливості контролю умов зовнішнього середовища. Крім того, частини тканин чи навіть окремі клітини можна тестувати окремо від рослини і тим самим уникати незручностей, пов'язаних із фізіологічними взаємодіями, зумовленими надходженням і виведенням речовин, оцінювати тільки реакції клітин за однакових умов живлення; генетичні зміни можна посилити створенням нових генетичних комбінацій, їх доборою і передачею регенерантам; нові комбінації ознак можуть виникати внаслідок соматоклональної мінливості або індукованого мутагенезу, також імовірно отримання стійкості до кількох стресових чинників [8, 13, 14, 18, 30, 49, 51, 52, 70].

Водночас не можна не зважати на певні труднощі на шляху до подальшого розвитку ефективних методів селекції *in vitro*, серед яких треба назвати такі: через дуже складний генетичний контроль або відсутність адекватних знань про генетичну детермінацію селективної ознаки важко або й неможливо знайти прийнятний для добору в культурі маркер; складно чи й неможливо вести селекцію ознак, що виявляються на рівні клітинної спеціалізації, клітинних зв'язків і цілої рослини; низький рівень або й неможливість регенерації рослин зі стійких культур; змінені клітинні лінії втрачають з часом здатність до регенерації, що є головною перешкодою для широкого впровадження цих методів; існує проблема кореляції між проявом селективної ознаки на рівні культури та інтактної рослини; легкість появи і нестабільності епігенетичних змін у культивованих клітинах, висока ймовірність їх селекції *in vitro*; господарсько-цінні ознаки регенерантів часто можуть бути зчеплені з небажаними; дія селективних чинників може залежати від фази розвитку клітинної популяції; під час добору накладається вплив фізіологічно активних речовин; генетична нестабільність у культурі та можливі порушення геному; оцінювання ведуть у штучних умовах, тому завжди є ризик, що бажані ознаки в польових умовах проявлятимуться інакше [3, 8, 13, 16, 23, 26, 30, 42, 51, 54, 70 ].

Слід зазначити, що отримати стійкі варіанти можна і без проведення клітинної селекції — тільки внаслідок соматональної мінливості, як наприклад, генотипи пшениці, стійкі до борошнистої роси [28], карликової сажки [51], гербіцидів [49]. Однак саме поєднання соматональної мінливості та селективного тиску є найефективнішим підходом до оцінювання й добору клітинних ліній та рослин-регенерантів, що характеризуються стійкістю до стресових чинників.

Незважаючи на певні труднощі, сьогодні у багатьох провідних країнах світу клітинна селекція є важливим компонентом селекційної роботи й доповнює класичні методи добору. Здебільшого селекцію *in vitro* застосовують для отримання форм рослин, зокрема пшениці, стійких до біотичних (патогени, токсини або їх аналоги) [2, 4, 8, 11, 13, 16, 40, 52] та абіотичних (екстремальні температури, водний та осмотичний стрес, засолення, токсичні метали, солі важких металів, гербіциди, ультрафіолетове опромінення) [25, 35, 39, 43, 44, 46, 48, 54, 55, 72] стресів.

**Клітинна селекція пшениці на стійкість до біотичних стресів.** Нині практично важливими, проте найскладнішими щодо здійснення й досягнення результативності є біотехнологічні системи отримання, добору та оцінювання рослин, стійких до біотичних стресів, зокрема спричинюваних грибними патогенами [50]. Ці труднощі пов'язані як із недостатністю знань щодо генетики збудника, так і з відсутністю чітких уявлень про фізіологічну основу взаємодії патогену і рослини-хазяїна та роль метаболітів, які виділяються ними під час контакту. Як наслідок, у біотехнологічних роботах цього напрямку виявляється складність добору селективних чинників і визначення їх сублетальних концентрацій на вибраних експлантатах для використання на різних етапах культивування.

Зазвичай у злаків клітинну селекцію на стійкість до біотичних стресів проводять на калусах, оскільки інші технології, зокрема протопластів, ембріокультури, культури пиляків, розроблені недостатньо [18]. За основу селекційної схеми беруть інгібування росту калусів культуральним фільтратом чи токсином, який вводиться в поживне середовище.

Для м'якої пшениці найнебезпечнішою хворобою вважають фузаріоз колоса, основним збудником якої є гриб *Fusarium graminearum*

Schwabe. Ураження патогеном призводить до значного зниження урожаю та якості зерна, накопичення мікотоксинів, отруйність і канцерогенність яких зумовлює його непридатність для продовольчих і фуражних цілей [50]. Існує понад 200 штамів збудника з різним ступенем агресивності. Оскільки він постійно змінюється, вирішення цієї проблеми потребує нових донорів для селекції на стійкість до хвороби. У зв'язку з цим необхідна така біотехнологічна система, в якій можна було б моделювати умови отримання толерантних варіантів із кумулятивною стійкістю до різних за патогенністю штамів цього збудника, й робити це в коротші строки, ніж традиційна селекція. На думку Мазур та Ігнатової [27], найрезультативнішою біотехнологічною схемою *in vitro* для робіт у такому напрямі може бути багатоступенева, яка давала б змогу поступово — від експлантата до експлантата, на фоні селективного чинника, добирати кращі варіанти, накопичувати генетичні компоненти стійкості в клітинних популяціях. За розроблених умов добору і регенерації рослин у такій системі вірогідно отримати сприятливе поєднання стійкості з іншими бажаними ознаками.

Для оцінювання матеріалу в умовах *in vitro* на стійкість до фузаріозу толерантні форми добирають на рівні різних експлантів рослин із використанням різних біотехнологічних систем *in vitro*, де як селективний чинник можуть бути застосовані: очищені токсини (фузарієва кислота [20, 23, 24], токсини агаризованого середовища, на якому вирощували гриби [41], культуральні фільтрати (КФ) [4, 5, 13, 20, 21, 27, 40]), а також культури живого патогену [20].

Згідно з результатами деяких досліджень [8, 32], для грибів роду *Fusarium* та інших некротрофних патогенів непридатні системи скринінгу, що ґрунтуються на спільному культивуванні калюсів і патогенів через швидку колонізацію культур і загибель клітин. Через значні труднощі, пов'язані зі спільним вирощуванням фітопатогену й тканин рослини-хазяїна, більшість дослідників працюють із безклітинними селективними агентами. Зазвичай це культуральний фільтрат або очищений токсин, з яким пов'язаний розвиток хвороби. Не принципово, чи викликає токсин або культуральний фільтрат ті самі симптоми, які характерні для хвороби. Важливо, щоб між стійкістю до селективного агента в умовах *in vitro* та польовою стійкістю рослин до хвороби була відповідність. На жаль, хоча дослідження в цьому напрямі проводяться доволі тривалий час, у багатьох публікаціях не наводяться дані щодо польової стійкості регенерантів і механізмів успадкування цієї стійкості.

На сьогодні здатність викликати симптоми хвороби описана для небагатьох токсинів. Із літератури відомі успішні приклади клітинної селекції пшениці з використанням очищених токсинів *Fusarium* [20, 57, 73]. Перспективним напрямом селекції *in vitro* є метод гаплоїдії або культури пиляків [21], який дає змогу створювати стабільні форми подвоєних гаплоїдів на селективному фоні патогену, що має низку переваг [23, 24]. У праці Федел, Вензель [57] мікроспори пиляків восьми гібридів  $F_1$  озимої пшениці, чії батьківські форми мали різну стійкість до фузаріозу, були використані для проведення клітинної селекції на стійкість до токсину *Fusarium*. Зі стійких калюсних ліній, індукованих від інокульованих 242 тис. пиляків, було отримано загалом 375 зелених ліній, серед яких виявлено рослини з підвищеною толерантністю. Ці результати підтверджують можливість створення генного комплексу, відповідального за зменшення сприйнятливості до токсину *Fusarium*.

Для селекції на стійкість до тих патогенів, для яких токсини в чис- тому вигляді не виділені, доцільно застосовувати культуральні фільтрати. Комплекс метаболітів, що входять до складу культуральних фільтратів, може бути прямо пов'язаним із проявом патогенних властивостей. Так, показано зв'язок деоксиніваленолу (ДОН) — мікотоксину *F. graminearum* — з агресивністю цього патогену щодо пшениці [73]. Під час дослідження *Triticum aestivum* L. на стійкість до ДОН концентрацією  $0,6 \cdot 10^{-4}$  М було отримано кілька стійких ліній із потомств регенератів, індукованих зі стійких до мікотоксину калюсних ліній. У цих соматоклональних ліній були значно менші індекс розвитку хвороби, ураження колоса, нижчі рослини і кращі показники урожайності порівняно з відомим китайським сортом Sumai 3, стійким до фузаріозу колоса [73]. Серед ліній пшениці, відібраних на селективних середовищах з ДОН, отримано такі, що мали стійкість до фузаріозу у 5—7 разів більшу, ніж вихідні форми, причому частину таких ліній виділено від сприйнятливих донорів [66].

У результаті досліджень Волощука та співавт. [8] показано, що селективні середовища з додаванням КФ можна використовувати як тест-системи для оцінювання стійкості пшениці в культурі *in vitro* й добору стійких генотипів. Встановлено концентраційні та експозиційні інтервали впливу КФ [15], випробувано дві схеми селекції *in vitro*: на недиференційованих та на регенеруючих калюсах [10, 59]. Найтісніший кореляційний зв'язок ( $r = 0,79$ ) виявлено між польовою стійкістю виду і життєздатністю регенеруючих калюсів. Залежно від генотипу частота появи стійкіших варіантів на селективному середовищі була близько  $10^{-4}$  за добору з недиференційованих калюсів і  $10^{-3}$  за добору з регенеруючих форм [10]. Слід зазначити, що для оцінювання фітотоксичності метаболітів грибів, а також виявлення стійких до цих речовин генотипів, певні переваги має застосування гетерогенних суспензійних культур, які чутливіші до дії КФ, ніж калюси [6, 7]. Однак для пшениці використання суспензійних культур обмежується тільки можливістю оцінювання стійкості генотипів через дуже низьку частоту регенерації з них.

Генетичний аналіз стійкості до фузаріозу в рослин пшениці, регенерованих у культурі незрілих зародків [74], показав, що стійкість рослин  $R_2$ , отриманих з одиночного калюсу, пов'язана з успадкуванням кількісних ознак, як і стійкість у популяції рослин  $F_2$ . У рослин  $R_2$  прояв хвороби був слабкішим, ніж у рослин  $F_2$ , а відмінність дослідники пояснили стійкістю до проліферативної здатності гриба. Дані авторів вказують на можливість отримання стійких мутантів за низької концентрації гена (близько 1,8 %) у популяції  $R_2$ , такі рослини можна використовувати як джерела стійкості. Про складний генетичний контроль цієї ознаки у рослин, отриманих у культурі *in vitro*, свідчать і дослідження вітчизняних учених [10]. Аналіз польової стійкості II—IV поколінь потомств регенерантів, що були стійкими на стадії проростків, показав, що стійкість ліній мала в основному горизонтальний полігенний характер і успадковувалась переважно як кількісна ознака. Разом з тим успадкування стійкості до фузаріозу може бути нестабільним. Так, за клітинної селекції на стійкість пшениці до КФ *F. graminearum* та *F. culmorum* отримано 18 ліній  $R_1$ , 2 з яких були стійкішими, 1 — сприйнятливою за вихідний сорт, а решта не відрізнялися від донорних рослин [40]. Перевіркою  $R_3$  покоління рослин встановлено, що вже 35,7 % ліній були стійкішими, жодна не була сприйнятною, а в решті спостерігалась реакція, подібна до вихідних матеріалів.

Ефективнішим і доцільнішим виявилось застосування клітинної селекції за добору з гетерогенних за стійкістю до патогенів гібридних популяцій, отриманих від схрещування відносно стійких генотипів із середньосприйнятливими, оскільки поєднання комбінаційної й соматичної мінливості зі специфічним селективним чинником значно підвищує ймовірність отримання стійкіших генотипів [9].

**Септоріоз.** Можливість застосування клітинної селекції для добору форм пшениці, стійких до септоріозу листків (збудник *Septoria tritici* Rob ex Desm.) описано у багатьох працях [8, 16, 17, 19, 22, 64, 71]. Як селективний агент для добору стійких генотипів зазвичай використовують токсин і культуральні фільтрати. У разі застосування живих патогенів та агаризованих середовищ після культивування з *Septoria tritici* неможливо диференціювати відповідь калюсних культур м'якої пшениці через їх загибель [32].

Токсичні метаболіти грибів роду *Septoria* використовували в суспензійній культурі пшениці, виявлено сортоспецифічність реакції культури на токсин [17]. Отримано клітинні лінії, нечутливі до токсинів концентрацією 10 мг/л, причому встановлено кореляцію між стійкістю *in vitro* і стійкістю до патогену на рівні цілих рослин [19]. КФ *Septoria tritici* застосовували для виділення стійких калюсних ліній пшениці [16], регенеранти отримано, але щодо їхньої стійкості повідомлень нема.

Під час оцінювання  $R_1$  на стійкість до культурального фільтрату патогену на рівні проростків виявлено, що із 289 ліній, відібраних на середовищі з КФ, 29 (10,2 %) виявились стійкішими [8]. Одним із компонентів підвищеної стійкості регенерантів було уповільнення розвитку хвороби. Так, серед ліній, отриманих із сорту Fakta, виявлено лінії зі стійкістю до 8 балів [8]. У разі використання реципрокної гібридної комбінації стійкого сорту Fakta зі сприйнятливим сортом Миронівська 29 встановлено, що за дії КФ на проліферуючі калюси вища частота регенерації була у стійкішого батька [9]. Результати аналізу контрольних гібридних популяцій та їх батьківських форм підтвердили складний характер успадкування: в  $F_2$  — проміжний, а в  $F_3$  — навіть ближчий до менш стійкого з батьків. Такий характер успадкування стійкості очевидно пов'язаний із моногенним контролем ознаки у цього сорту. Відомо, що стійкість до септоріозу може контролюватись моно-, оліго- та полігенно, причому аналізом компонентів стійкості пшениці до *Septoria tritici* виявлено більшу роль адитивних ефектів [15]. Лише в окремих випадках може йтися про моногенний чи дигенний контроль стійкості [12].

**Кореневі гнилі.** Щодо збудників корневих гнилей є повідомлення про використання токсичних метаболітів різних патогенів — *Pseudocercospora herpotrichoides*, *Fusarium oxysporum*, *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*, *Helminthosporium sativum* [3, 33, 34, 53, 68, 69]. Для м'якої з озимим типом розвитку пшениці розроблено біотехнологію, яка забезпечує отримання подвоєних гаплоїдів для прискореного створення форм, стійких до фузаріозних корневих гнилей [23, 24]. Експериментально доведено, що ознака стійкості до фузарієвої кислоти калюсних тканин корелює зі стійкістю рослин, які вирощують на штучному інфекційному фоні з патогенами [23].

Токсин *Helminthosporium sativum* виявляє ефекти, подібні до КФ і викликає симптоми хвороби. У разі його використання встановлено істотну кореляцію між стійкістю калюсів *in vitro* та стійкістю рослин *in vivo* [53]. Неоднозначні дані наведено у праці Шоуела та Вензеля [68], де в результаті клітинної селекції за використання КФ *H. sativum* отримано

9 рослин пшениці, 7 з яких виявилися стійкими до патогену в умовах *in vitro*. В іншій праці ці ж автори [69] не виявили зв'язку між стійкістю пшениці до токсину на клітинному рівні та на рівні рослин-регенерантів, отриманих зі стійкого калюсу, що можна пояснити різними схемами селекції, а також малою вибіркою досліджуваного матеріалу. Для отримання стійких до певного патогену рослин пшениці та встановлення генетичного контролю ознаки бразильські дослідники використали 6 різних генотипів та їх гібридні покоління  $F_1$  і  $F_2$  [53]. Вони встановили, що генетичний контроль стійкості доволі складний через наявність генної взаємодії, проте припускається полігенне успадкування ознаки стійкості.

Водночас добір *in vitro* на стійкість до токсину й культурального фільтрату *Bipolaris sorokiniana* не підвищував частоту отримання стійких форм [31].

Культуральний фільтрат *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* використали для отримання калюсних ліній пшениці, стійких до метаболітів цього патогену [3]. Отримано стійкі клітинні лінії, з них індуковано рослини-регенеранти. Серед останніх виділено 9 стійких до офіобольозної кореневої гнилі. Їх підвищена толерантність підтверджена і в наступному поколінні рослин  $R_1$ .

Певну специфічність виявлено за дії КФ *Pseudocercospora herpotrichoides* на проліферуючі калюси пшениці [8, 12]. Під час оцінювання  $R_1$  на стійкість на рівні проростків встановлено, що із 358 ліній, відібраних на середовищі з КФ, 33 (9,2 %) були стійкими [8]. Ураження стебел кореневою гниллю в умовах штучного інфекційного фону в окремих ліній, отриманих зі стійкого сорту Roazon, було в 8,7 раза меншим порівняно зі стандартом. При цьому відсоток рослин із найвищим балом ураження в поколінні  $R_3$  був на порядок меншим. Однак за добору з  $F_2$  цей ефект був дещо слабкішим, ніж за добору з  $F_1$  або з батьківських генотипів, тобто генетична гетерогенність очевидно є суттєвою в разі селекції на клітинному рівні. Це, з одного боку, може означати, що для прояву ознаки стійкості до даного збудника потрібні спеціалізовані тканинні структури, з іншого — може бути пов'язано з більшою фітотоксичністю КФ цього патогену щодо клітинних культур, особливо до ембріодоподібних структур.

За використання реципрокних гібридних комбінацій сорту Roazon зі сприйнятливим — Миронівською 808 доведено, що частота регенерації в гібридів  $F_2$  була меншою, ніж у  $R_2$ , що, швидше за все обумовлено генетичною гетерогенністю популяції  $R_2$  за стійкістю. Результати аналізу контрольних гібридних популяцій і батьківських форм підтвердили, що успадкування стійкості в  $F_2$  та  $F_3$  мало проміжний характер, ближчий до стійкішого з батьків (тобто стійкість швидше за все була домінантною). Сорт Roazon отримано з потомства лінії м'якої пшениці VPM 1, стійкість якої до церкоспорельозу контролює довге плече хромосоми 7D [9], в якій локалізований один домінантний ген *PcNL*. Результати Волощука та співавт. [9] також доводять домінантний характер ознаки стійкості до хвороби у сорту, що проявлялась у гібридних комбінаціях як на клітинному, так і на організменому й популяційному рівнях.

Крім стійкості до збудників грибних хвороб проводиться клітинна селекція і на стійкість до збудників бактеріальних хвороб. Зокрема, в культурі незрілих зародків із використанням сирингоміцину (неспецифічний токсин) отримано 5 ліній пшениці  $R_1$  з підвищеною стійкістю до *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* [67]. Хоча ці рослини за стійкістю неіс-

тотно різнилися від контролю, результати дослідів переконують у перспективності подібного підходу.

Клітинну селекцію *in vitro* використовують також і для створення форм пшениці, стійких до шкідників. Земетра та спіавт. [75] застосували екстракт отрути, яку вводять у рослини російська попелиця (*Diuraphis noxia*), як селективний чинник для отримання стійких форм. Із калюсних культур надчутливого сорту Стефенс виділено соматоклональні варіанти, в яких стійкість до попелиці спостерігалась як у рослин  $R_2$ , так і в поколінні  $R_3$ . Крім того, вони були стійкими до скручування та хлорозу листків.

**Клітинна селекція пшениці на стійкість до абіотичних стресів.** Посуха — один із найголовніших обмежувальних чинників довкілля, які знижують продуктивність рослин. Стійкість до посухи є дуже складною ознакою, що знаходиться під контролем багатьох генів. На сьогодні ще не з'ясовано, що важливіше для стійкості — морфологічні ознаки чи фізіологічні аспекти. Зроблено кілька спроб отримати стійкі до посухи форми пшениці в культурі *in vitro* [30, 35, 40, 44, 46, 47, 58, 60, 65]. Як стресовий чинник використовували високомолекулярний (6 000—10 000) поліетиленгліколь (ПЕГ), який імітує водний стрес, діючи як осмотичний агент, або маніт.

Вивчаючи ефекти різних концентрацій ПЕГ (10, 20 і 30 %) на життєздатність культури тканин пшениці, Кондік-Спіка та Зесек [65] встановили, що ці концентрації є летальними для калюсної культури. Галовік та спіавт. [58] довели, що 5 %-ва концентрація високомолекулярного ПЕГ може бути селективним агентом, оскільки виявлено як істотні відмінності між генотипами, так і скорочення приросту маси калюсів на 50 % і більше. Проведеним ними аналізом рівня посухостійкості 13 генотипів озимої пшениці, 1 ярого та 3 сортів тритикале різного географічного походження виявлено, що в різних за стійкістю формах маса калюсу знижується неоднаково. Найменше маса сирової речовини відносно контролю знижувалась у стійкого генотипу Rozofskaja (14,4 %), найбільше — в нестійкого сорту Miranovska (58,4 %), що може не тільки свідчити про рівень стійкості до посухи, а й застосовуватись як лабораторний тест [58].

Соматоклональна варіабельність була використана як джерело мінливості для поліпшення посухостійкості генотипів твердої пшениці (*Triticum durum* Desf.) [44, 60]. Рослини-регенеранти  $R_0$  з підвищеною стійкістю до посухи отримано після клітинної селекції з високомолекулярним ПЕГ. Застосування осмотичного стресу під час фази регенерації виявилось найефективнішим [60]. Із 30 отриманих рослин 13 мали підвищену стійкість. Стійкість успадковувалась як у потомстві  $R_1$ , так і в рослин  $R_2$ — $R_4$ . Батьківські сорти і стійкі лінії різнилися між собою за витоком електроліту, флюоресценцією хлорофілу ( $F_v/F_m$ ), провідністю продихів та за зменшенням числа діб до колосіння [46]. Отже, соматоклональна мінливість зумовлює широкий діапазон модифікацій серед індивідуальних компонентів механізмів стійкості до посухи. Ці ознаки можуть бути цінними, успадковуватись і використовуватись на практиці.

Єгипетські дослідники [35] аналізували ріст і регенерацію калюсів за різних концентрацій маніту (осмотичні потенціали дорівнювали 0; 0,6; 0,9; 1,2 МПа) й порівнювали будь-які відмінності в їх рості з ростом рослин та врожайністю в полі. Встановлено чітку позитивну кореляцію між стійкістю сорту й виживаністю калюсів на селективних середовищах і життєздатністю цих генотипів у польових умовах. Отримані дані підтвердили можливість добору стійких форм у лабораторних умовах.

Активация генов за дії екологічних стресів відіграє надзвичайно важливу роль в адаптації рослин і зумовлює появу певних стресових білків. Деякі групи білків можна використовувати як маркери для непрямого добору на стійкість до посухи в культурі *in vitro*. Так, за різних концентрацій ПЕГ (5, 10, 20 %) у стійких генотипів з'являлись білки з молекулярними масами 120, 84 і 38 кД. Крім того, виявлялися гліадини з молекулярними масами 80, 38, 25 і 8 кД [36, 37].

**Засолення.** Протягом останніх 30 років неодноразово намагалися отримати стійкі до засолення форми пшениці методами культури *in vitro* [30, 38, 42, 43, 48]. Як стресовий чинник застосовували хлорид і сульфат натрію або солі морської води.

Ембріогенні калюси 4 сортів пшениці використали для клітинної селекції на солестійкість із застосуванням як селективного чинника хлориду натрію [48]. Згідно з результатами дослідження, ступінчаста селекція на стійкість до NaCl ефективніша для регенерації, ніж пряма. Встановлено, що стійкі лінії мали вірогідно більший приріст маси за наявності NaCl порівняно з контролем і накопичували значно більше проліну. Стійкі калюси накопичували також значну кількість іонів  $\text{Na}^+$  і  $\text{Cl}^-$  порівняно з контролем за більшості рівнів засолення, тоді як нестійкі лінії на тому ж рівні засолення істотно збільшували вміст іонів  $\text{K}^+$ .

Калюсні культури, отримані зі стійкого до засолення генотипу м'якої пшениці LU-26S і чутливого Potohar, використано для дослідження механізмів солестійкості [61–63]. В обох типів калюсів виявлено зростання загального вмісту розчинних білків, вільних амінокислот і вуглеводів зі збільшенням концентрації NaCl. Автор дійшов висновку, що стійкий генотип накопичує більше органічних речовин у тканинах калюсу. Подальшими дослідженнями виявлено, що калюс стійкого сорту характеризується більшим скороченням водних та осмотичних потенціалів і меншим — тургорного порівняно з чутливим генотипом. Калюси стійкого генотипу також накопичували більше іонів  $\text{Na}^+$  і  $\text{Cl}^-$ , ніж чутливі. Дослідженням ефекту підвищення рівня засолення (0; 0,6 і 0,9 г морської солі) на ріст і біохімічні показники калюсів *Triticum aestivum* L. [42] виявлено пряму залежність між вмістом загального азоту, співвідношенням K/Na у клітинних культурах та збільшенням дози морської солі.

Отже, як показали ці та попередні дослідження, механізми солестійкості у пшениці на рівні калюсів/клітинному рівні пов'язані з високим тургорним потенціалом і високим вмістом іонів  $\text{Na}^+$  та  $\text{Cl}^-$ .

Для добору стійких до засолення форм пшениці може бути корисним і мутагенез *in vitro*, оскільки збільшує частоту та спектр мутацій у поєднанні зі швидшим отриманням рослин. Гамма-опромінення дозою 40, 80 та 120 Гр застосовували для добору стійких генотипів із використанням 0,9 та 1,2 % NaCl [56]. Доведено, що солестійкі лінії накопичували у 8–9 разів більше проліну за рівня засолення 1,2 %. Максимальне накопичення спостерігали за дози опромінення 120 Гр і засолення 1,2 %. Електрофоретичним аналізом у поліакриламідному гелі виявлено 28 груп білків різних молекулярних мас — від 234 до 15 кД, серед яких 11 були поліморфними. Вивченням 4 ферментів — естерази, поліфенолоксидази, кислої фосфатази і пероксидази встановлено генетичні ефекти гамма-променів за дії засолення. Зокрема, аналізом поліфенолоксидази виявлено 11 ізоформ, 3 з яких були поліморфними. Під час дослідження кислої фосфатази ідентифіковано 12 ізоформ, 3 з яких з'являлися тільки після опромінення. Під дією засолення серед 10 ізоформ пероксидази виявле-



но 2 нові ізоформи, поява яких пов'язана з мутаціями, спричиненими гамма-опроміненням. Відмінні групи білків і нові ізоформи можуть бути використані як біохімічні маркери на засолення в культурі *in vitro*.

**Екстремальні температури.** Для отримання стійких до високотемпературного стресу форм озимої пшениці Вонг та співавт. [72] застосували кількаразову обробку калюсів температурою 48 °С. Обробка високою температурою клітинних ліній призвела до елімінації частини хромосом та утворення політенних хромосом, геномних перебудов, збільшення частоти екстрахромосомної ДНК. Аналізом за допомогою міченого <sup>35</sup>S-метіоніну доведено, що стійкі лінії підтримували синтез більшості нормальних білків за температури 40 °С протягом 4 год, разом з тим синтезувалося кілька унікальних низькомолекулярних білків теплового шоку. Результати проведених досліджень підтвердили, що стійкі до високої температури клітинні лінії можна отримати *in vitro*, і що це явище може бути пов'язане із синтезом певних білків.

Дорфлінг та співавт. [54], скориставшись як селективним чинником гідроксипроліном, отримали лінії озимої пшениці з підвищеною толерантністю до морозу і збільшеним вмістом проліну. Дослідженням успадкування цих ознак виявлено, що потомства F<sub>1</sub>, отримані від запилення регенерантів пилом дикого типу, мали вищу стійкість до морозу (нижче LT<sub>50</sub>) й вищі рівні проліну порівняно як з рослинами-регенерантами, так і рослинами дикого типу [55]. В F<sub>2</sub> спостерігалось розщеплення *Нур*-ліній у співвідношенні 3 : 1. Як вважають автори, мутація відбулася в одному гені з неповним домінуванням. Крім того, стійкість до морозу зберігалась у рослин покоління F<sub>3</sub>, а в одного з відібраних мутантів спостерігалась і в F<sub>4</sub>. Ці результати переконливо підтверджують успадкування ознак морозостійкості та збільшеного вмісту проліну і можливість значного підвищення морозостійкості методами селекції *in vitro*.

**Стійкість до іонів алюмінію.** Клітинна селекція з використанням іонів алюмінію — один зі способів поліпшення стійкості зернових культур до іонів токсичних металів. Встановлено, що ступінь токсичності й ефективність селекції до цього стресора залежить від його концентрації і способу дії. Так, у культурі пиляків та отриманих від них структур після однічної обробки (0,6 та 1,6 мМ Al) відібрано стійкі лінії подвоєних гаплоїдів [45]. Повторна обробка впливала на поділ мікроспор летально навіть у найменшій дозі — 0,6 мМ. Хоча стінки пиляка затримували появу ознак токсичності, цитологічні зміни, подібні до виявлених у клітинах коренів (затримка клітинного поділу, інтенсивна вакуолізація, виникнення мікроядер і потовщення клітинної стінки), були і в мікроспорах. Згідно з результатами, ембріогенез у культурі мікроспор можна використати не тільки для підвищення стійкості пшениці, а й для дослідження цитологічних ефектів дії алюмінію.

**Стійкість до дії УФ-Б-радіації.** Вплив ультрафіолетової ділянки спектра сонячної радіації (УФ-радіації), яка досягає поверхні Землі, на рослинні об'єкти привертає пильну увагу вчених у зв'язку із змінами стану озонового шару атмосфери. Значне його стоншення призводить до того, що на поверхні Землі збільшується рівень опромінення у діапазоні довжин хвиль 280—320 нм, що належить до ультрафіолетової ділянки спектра. Ультрафіолетове опромінення, діючи на ДНК, спричинює багато хромосомних аберацій у клітинах рослин, що призводить до підвищення рівня мутацій і негативно позначається на збереженні генофонду живих організмів. У зв'язку з цим дослідження дії УФ-Б-радіації на рослинні

об'єкти й отримання стійких форм до цього чинника має важливе господарське значення. На прикладі двох генотипів ярої м'якої пшениці *T. aestivum* (сорт Тайожная і лінія Фотос) досліджено можливість отримання методами культури *in vitro* клітин з підвищеною стійкістю до середньохвильового ультрафіолетового опромінення в діапазоні довжини хвиль 280—320 нм (УФ-Б) [25]. У результаті індивідуального добору за ознакою приросту маси виділено кілька клітинних ліній, здатних зберігати високий рівень приросту за дії УФ-Б-опромінення. Життєздатність калюсів великою мірою залежала від інтенсивності й тривалості впливу цього стресового чинника.

Підсумовуючи викладене, слід зазначити, що для селекційного процесу технології клітинної селекції мають великі перспективи. Завдяки цим біотехнологіям отримано численні генетично марковані клітинні лінії та рослини пшениці, які широко використовують як вихідний матеріал для різних прикладних досліджень. Методи клітинної селекції поступово вдосконалюють, спектр різних мутантів, отриманих *in vitro*, з року в рік розширюється. Подальший прогрес у клітинній селекції пшениці залежатиме не тільки від розвитку клітинних технологій, а й від глибшого пізнання молекулярних механізмів регуляції та експресії генів. На цій підставі будуть запропоновані нові схеми добору й селективні чинники для виділення *in vitro* цінних мутантів.

1. Анапиев Б.Б. Культура микроспор и гаплоидная биотехнология пшеницы. — Алматы: Гылым, 2001. — 220 с.
2. Анапиев Б.Б., Рсалиев Ш.Т., Сарбаев А.Т. Ускоренная селекция на устойчивость к биотическим факторам окружающей среды *Triticum aestivum* L. методом гаплоидной биотехнологии // Докл. Рос. акад. с.-х. наук. — 2002. — № 4. — С. 15—17.
3. Бавол А.В., Дубровна О.В., Лялько І.І. Добір та цитологічний аналіз стійких до культурального фільтрату *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* клітинних ліній пшениці та регенерантів з них // Вісн. Укр. тов-ва генетиків і селекціонерів. — 2008. — 6, № 2. — С.191—200.
4. Безденежных М.Е., Иванов Г.И., Давоян Р.О. Использование культуры *in vitro* для получения дигаплоидных линий озимой мягкой пшеницы, устойчивых к токсинам *Fusarium graminearum* // Биология клеток растений *in vitro*, биотехнология и сохранение генофонда: Тез. докл. VII Междунар. конф. (Москва, 25—28 ноября, 1997).— Москва, 1997.— С. 358.
5. Веденеева А.М., Маркелова Т.С., Кириллова Т.В., Аникеева Н.В. Биотехнологические методы в селекции болезнестойчивых сортов пшеницы // Науч. материалы I Всерос. конф. по иммунитету пшеницы к болезням и вредителям (Санкт-Петербург, 2002). — СПб, Пушкино, 2002. — С. 157—158.
6. Волощук Г.Д., Волощук С.И., Гирко В.С. Оценка устойчивости пшеницы к *Fusarium graminearum* по параметрам роста суспензионной культуры в присутствии культурального фильтрата // Докл. Рос. акад. с.-х. наук. — 2001. — № 2. — С. 9—10.
7. Волощук Г.Д. Оцінка стійкості пшениці до грибних патогенів в суспензійній культурі // Захист рослин. — 1998. — № 11. — С. 10.
8. Волощук С.І., Волощук Г.Д., Гірко В.С. Використання клітинних технологій *in vitro* в селекції озимої пшениці на стійкість до грибних патогенів // Генетика і селекція в Україні на межі тисячоліть. — К.: Логос, 2001. — Т. 1. — С. 625—634.
9. Волощук С.І., Волощук Г.Д., Гірко В.С. Добір *in vitro* на стійкість до некротрофних грибних патогенів з гібридних популяцій пшениці // Там само. — С. 610—614.
10. Волощук С.И., Волощук Г.Д., Гирко В.С. Скрининг *in vitro* генотипов пшеницы на устойчивость к патогенным грибам // Физиология и биохимия культ. растений.— 1999.— 31, № 6.— С. 453—460.
11. Волощук С.І., Волощук Г.Д., Гірко В.С. Створення вихідного матеріалу озимої пшениці, стійкого до грибних патогенів, методами клітинної селекції // Захист рослин. — 1998. — № 8. — С. 4—5.
12. Волощук С.И., Гирко В.С. Наследование индуцированной в культуре *in vitro* устойчивости пшеницы к грибным патогенам // Цитология и генетика. — 1999. — 33, № 4. — С. 25—32.
13. Волощук С.І. Клітинна селекція пшениці на стійкість до *Fusarium graminearum* Schwabe: Автореф. дис. ... канд. с.-г. наук. — К., 2006. — 16 с.

14. Гирко В.С., Волощук С.И. Действие химических и физических мутагенных факторов в культуре ткани озимой пшеницы // Физиология и биохимия культ. растений. — 1999. — 31, № 3. — С. 220—226.
15. Гирко В.С., Волощук С.И., Залиский А.А., Руденко Т.П. Оценка устойчивости пшеницы к действию культуральных фильтратов некоторых грибных патогенов в культуре незрелых зародышей // С.-х. биология. — 1993. — № 1. — С. 62—70.
16. Джос Л., Калашикова Е. Клеточная селекция пшеницы на устойчивость к септориозу // С.-х. биотехнология: Избр. работы / Под ред. В.С. Шевелухи. — М.: Евразия+, 2000. — С. 61—71.
17. Исханов С.К., Карабаев М.К. Изучение устойчивости суспензионной культуры клеток пшеницы к токсину септориоза // Материалы Всесоюз. науч. конф. по с.-х. биотехнологии.— Целиноград, 1991.— С. 89—90.
18. Калашикова Е.А. Биологические основы клеточной селекции растений // Докл. ТСХА. — 2003. — № 275.— С.110—112.
19. Карабаев М.К., Джардемалиев Ж.К. Культивированные клетки пшеницы и кукурузы. Морфогенез и толерантность // Физиология растений. — 1994.— 41, № 6.— С. 807—814.
20. Клековская Е., Игнатова С., Слеченко А. Селекция in vitro генотипов пшеницы с комплексной устойчивостью к фузариозу злаков // Биология клеток растений in vitro, биотехнология и сохранение генофонда: Тез. докл.VII Междунар. конф. (Москва, 25—28 ноября, 1997).— М., 1997. — С. 372.
21. Корня Т.М., Игнатова С.А. Вивчення селективних властивостей фільтрату культуральної рідини *Fusarium graminearum* Schwabe в культурі піяків м'якої пшениці // Вісн. Харків. аграр. ун-ту. Сер. Біологія. — 2008. — Вип. 3 (15). — С. 99—106.
22. Лаврова Н.В. Биотехнологические методы в клеточной селекции пшеницы на устойчивость к септориозу, вызываемому возбудителем *Septoria nodorum* // Актуальные проблемы науки в АПК. — Кострома: Изд-во Костром. с.-х. академии, 2002. — Т.1. — С. 33—35.
23. Лаврова Н.В. Разработка и применение биотехнологий для получения устойчивых к фузариозу растений озимой пшеницы (гаплоидная) и огурца (меристемная, каллусная и микроспорогенная): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М., 2006. — 46 с.
24. Лаврова Н.В. Селекция пшеницы in vitro на устойчивость к фузариозу // Актуальные проблемы науки в АПК. — Кострома: Изд-во Костром. с.-х. академии, 2002. — Т.1. — С. 36—38.
25. Лапшин П.В., Бутенко Р.Г., Шевелуха В.С. Клеточная селекция яровой мягкой пшеницы на устойчивость к действию УФ-Б-радиации // Изв. ТСХА. — 2001.— № 2. — С.136—144.
26. Лутова Л.А. Биотехнология высших растений. — СПб.: Изд-во Санкт-Петербург. ун-та, 2003. — 227 с.
27. Мазур А.Л., Игнатова С.А. Определение сублетальных концентраций фильтрата *Fusarium graminearum* Schwabe для получения устойчивых форм мягкой пшеницы в культуре in vitro// Фактори експериментальної еволюції організмів: Зб. наук. праць. — К.: Логос, 2006. — Т. 3. — С. 63—67.
28. Моргунов В.В., Логвиненко В.Ф. Мутационная селекция пшеницы. — Киев: Наук. думка, 1995.— 627 с.
29. Рахимбаев И.Р., Тивари Ш., Бишимбаева Н.К., Кушнаренко С.В. Биотехнология зерновых культур. — Алма-Ата: Гылым, 1992. — 240 с.
30. Сидоров В.А. Биотехнология растений. Клеточная селекция — Киев: Наук. думка, 1990. — 280 с.
31. Тарышкин Л.Г. Генетика устойчивости соматональных вариантов пшеницы и ячменя к болезням // Тез. докл. 2 съезда ВОГиС (Санкт-Петербург, 1—5 февраля, 2000). — Т. 1. — СПб., 2000. — С. 325.
32. Трошина Н.Б., Асфандиярова Р.Р., Максимов И.В. Заселение клеток каллуса растений пшеницы при совместном культивировании с грибами *Fusarium graminearum* Schwabe и *Septoria nodorum* Berk //Микология и фитопатология. — 1998.— 32, № 5.— С. 76—78.
33. Шахметов И.Ф., Асфандиярова Р.Р. Использование метода культуры тканей в повышении устойчивости пшеницы к корневым гнилям // Тез докл. 9 Всесоюз. совещ. по иммунитету растений к болезням и вредителям. — Минск, 1991. — Т. 2. — С. 204—205.
34. Шевелуха В.С., Рогинская В.А., Хижняк С.В. Перспективы использования токсинов возбудителя обыкновенной корневой гнили зерновых в клеточной селекции // С.-х. биология. Сер. Биология растений. — 1992. — Вып. 3. — С. 45—51.
35. Abdel-Ghany H., Nawar A., Ibrahim M. et al. Using tissue culture to select for drought tolerance in bread wheat // New Directions for a Diverse Planet: Proceedings of the 4th Intern. Crop Sci. Congr. — Brisbane, Australia (26 Sep. — 1 Oct.), 2004. — P. 345.
36. Abdel-Hady M., El-Sayed O., Solaiman E. et al. Genetic detection of protein markers in some drought tolerant wheat cultivars regeneration from somatic embryogenesis // J. Agr. Sci. — 2001. — 26, N 10. — P. 5981—5997.

37. *Abdel-Hady M., Hoda M., El-Naggar H.* Wheat genotypic variation and protein markers in relation with in vitro selection for drought tolerance // *J. Appl. Sci. Res.* — 2007. — 3, N 10. — P. 926—934.
38. *Abdel-Hady M.* Wheat plants production via shoot tips under salinity stress // *J. Agr. Sci.* — 2001. — 26, N 8. — P. 4841—4857.
39. *Ahmed A.* Response of immature embryos in vitro regeneration of some wheat (*T. aestivum*) genotypes under different osmotic stress of mannitol // *Ibid.* — 1999. — 30, N3. — P. 25—34.
40. *Ahmed K., Mesterhazy A., Bartok T., Sagi F.* In vitro techniques for selecting wheat (*Triticum aestivum* L.) for *Fusarium*-resistance. II. Culture filtrate technique and inheritance of *Fusarium*-resistance in the somaclones // *Euphytica.* — 1996. — 91, N 3. — P. 341—349.
41. *Ahmed K., Mesterhazy A., Sagi F.* In vitro techniques for selecting wheat *Triticum aestivum* L. for *Fusarium*-resistance. I. Double-layer culture technique // *Ibid.* — 1991. — 57, N 3. — P. 251—257.
42. *Aly M., Sabry S., Abdelfatah O., Elgharbawy H.* In vitro screening for the effect of sea water salinity stress on growth and biochemical characteristics of wheat *Triticum aestivum* L. // *Int. J. of Appl. Agr. Res.* — 2007— 2, N 1. — P. 1—11.
43. *Arzani A., Mirodjagh S.* Response of durum wheat cultivars to immature embryo culture, callus induction and in vitro salt stress // *Plant Cell, Tissue Organ Cult.* — 1999. — N 58. — P. 67—72.
44. *Bajji M., Lutts S., Kinet J.* Physiological changes after exposure to and recovery from polyethylene glycol induced water deficit in callus cultures issued from durum wheat (*Triticum durum*) cultivars differing in drought resistance // *J. Plant Physiol.* — 2001. — 156. — P. 75—83.
45. *Bakos F., Darky Ы., Ascough G. et al.* A cytological study on aluminium-treated wheat anther cultures resulting in plants with increased Al tolerance // *Plant Breed.* — 2008. — 127, N1. — P.236—240.
46. *Barakat M., Abdel-Latif T.* In vitro selection for drought tolerant lines in wheat. 1. Effect of polyethylene glycol on the embryogenic cultures // *J. Agr. Res.* — 1995. — 40, N 1. — P. 97—112.
47. *Barakat M., Abdel-Latif T.* In vitro selection for drought-tolerant lines in wheat. II. In vitro characterization of cell lines and plant regeneration // *Ibid.* — N 1. — P. 167—190.
48. *Barakat M., Abdel-Latif T.* In vitro selection of wheat callus tolerant to high levels of salt and plant regeneration // *Euphytica.* — 1996. — 91, N 2. — P. 127—140.
49. *Bozorgipour R., Snape J.* An assessment of somaclonal variation as a breeding tool for generating herbicide tolerant genotypes in wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Ibid.* — 1997. — 94, N 3. — P. 335—340.
50. *Bruins M.B.M.* *Fusarium* Head Blight Resistance in Wheat. — Wageningen, 1998. — 131 p.
51. *Chaunau R.S., Singh B.M.* Induction of somaclonal variants from different explants of bread wheat for resistance to karnal buut (*Neovossia indica*) // *Proc. Indian Nat. Sci. Acad. Part. B. Biol. Sci.* — 1995.— 61, N 6. — P. 479—486.
52. *Crino P.* Culture filtrate as selective agent of resistance to phytopathogenic fungi // *Toxins in Plant Disease Development and Evolving Biotechnology* / R.K. Upadhyay, K.G. Mukerji (eds). — Enfield, New Hampshire: Sci. Publ. Inc., 1997. — P. 183—208.
53. *De Cristaldo R., De Carvalho F., Barbieri R. et al.* Response of different subcultures of wheat callus to toxic filtrates of *Helminthosporium sativum* // *J. Genet. Breed.* — 1997. — 51, N1. — P. 39—43.
54. *Dörffling K., Dörffling H., Lesselich G. et al.* In vitro selection of winter wheat callus tolerant to frost // *J. Plant Physiol.* — 1993.— 142. — P. 222—225.
55. *Dörffling K., Dörffling H., Lesselich G. et al.* Heritable improvement of frost tolerance in winter wheat by in vitro-selection of hydroxyproline-resistant proline overproducing mutants // *Euphytica.* — 1997. — 93, N 1.— P. 1—10.
56. *EI-Sayed O., Rizkalla A., Sabri S.* In vitro mutagenesis for genetic improvement of salinity tolerance in wheat // *Research J. of Agriculture and Biol. Sci.* — 2007. — 4, N 5. — P. 377—383.
57. *Fadel F., Wenzel G.* In vitro selection for tolerance to fusarium in F<sub>1</sub> microspore populations of wheat // *Plant Pathol.* — 1994. — 43. — P. 644—650.
58. *Galovic V., Kotaranin Z., Dencic S.* In vitro assessment of wheat tolerance to drought // *Genetika.* — 2005. — 37, N 2. — P. 165—171.
59. *Girko V.S., Voloshchuk S.L., Voloshchuk A.D.* The scheme of in vitro selection of winter wheat genotypes for resistance to some fungal pathogens // *Abstracts II Intern. Symp. on Plant Biotechnol.* (Kyiv, 4—8 Oct., 1998). — Kyiv, 1998. — P. 144.
60. *Hsissou D., Bouharmont J.* In vitro selection and characterization of drought-tolerant plants of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) // *Agronomie.* — 1994. — N 2. — P.65—70.
61. *Javed F.* In vitro salt tolerance in wheat I: Growth and ion accumulation // *Int. J. Agr. Biol.* — 2002. — 4, N 4. — P. 458—461.
62. *Javed F.* In vitro salt tolerance in wheat II. Organic solute accumulation in callus// *Ibid.* — P. 462—464.
63. *Javed F.* In vitro salt tolerance in wheat. III. Water relations in callus // *Ibid.* — P. 465—467.
64. *Keller B., Winzeler H., Winzeler M., Fried P.M.* Differential sensitivity of wheat embryos against extracts containing toxins of *Septoria nodorum*: first steps towards in vitro selections // *J. Phytopathol.* — 1994. — 14. — P. 233—240.

## КЛЕТОЧНАЯ СЕЛЕКЦИЯ ПШЕНИЦЫ

65. Kondic-Špika A., Šesek S. Korišćenje kalusne kulture za ispitivanje tolerantnosti genotipova pšenice prema suši // Selekcija i semenarstvo. — 2000. — 7, N1-2. — P. 57—59.
66. Lu W., Zhou M., Zhang X. Studies and improvement of wheat breeding for scab resistance using biotechnology // Wheat Improvement for Scab Resistance: Proc. Intern. Symp. (5—11 May, 2000). — Sunghou and Nanjing, China, 2000. — P. 151—156.
67. Pauly M.H., Shane W.W., Gengenbach B.G. Selection for bacterial blight phytotoxin resistance in wheat tissue culture // Crop. Sci. — 1987. — 27, N 2. — P. 340—344.
68. Shawla H.S., Wenzel G. In vitro selection of barley and wheat for resistance against *Helminthosporium sativum* // Theor. Appl. Genet. — 1987. — 74. — P. 841—845.
69. Shawla H.S., Wenzel G. Resistant wheat plants against *Helminthosporium sativum* from embryo derived callus culture // Wheat Inf. Serv. — 1989. — 69, N 1. — P. 8—12.
70. Sigurbjornsson E. Application of in vitro mutation techniques for crop improvement // Euphytica. — 1995. — 85. — P. 303—315.
71. Svabova S.A., Lebeda L. In vitro selection for improved plant resistance to toxin-producing pathogens // J. Phytopathol. — 2005. — 153. — P. 52—64.
72. Wang W., Shang X., Yücel M., Nguyen H. Selection of cultured wheat cells for tolerance to high temperature stress // Crop. Sci. — 1993. — 33. — P. 315—320.
73. Yang Z., Yang X., Huang D. Studies on somaclonal variants for resistance to scab in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) through in vitro selection for tolerance to deoxynivalenol // Euphytica. — 2006. — 101, N 2. — P. 213—219.
74. Yu Y., Liao P., Pu Z., Yu F. Genetic analysis of resistance to scab of regenerated plants (R<sub>2</sub>) from wheat immature embryo culture // Acta Genet. Sinica. — 1990. — 17, N 6. — P. 461—468.
75. Zemetra R., Schotzko D., Smith S., Lauver M. In vitro selection for Russian wheat aphid (*Diuraphis noxia*) resistance in wheat (*Triticum aestivum*) // Plant Cell Rep. — 1993. — 12, N 6. — P. 312—315.

Отримано 20.05.2009

## КЛЕТОЧНАЯ СЕЛЕКЦИЯ ПШЕНИЦЫ НА УСТОЙЧИВОСТЬ К СТРЕССОВЫМ ФАКТОРАМ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

О.В. Дубровная<sup>1</sup>, Б.В. Моргун<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины, Киев

<sup>1,2</sup>Институт клеточной биологии и генетической инженерии Национальной академии наук Украины, Киев

В обзоре изложены достижения отечественных и зарубежных ученых в области клеточной селекции пшеницы на устойчивость к биотическим и абиотическим стрессовым факторам окружающей среды. Уделено внимание основным направлениям, методам отбора и оценки *in vitro*, возможностям, перспективам, проблемам одной из важнейших отраслей современной биотехнологии растений — клеточной селекции.

## CELLULAR SELECTION OF WHEAT FOR RESISTANCE TO STRESS FACTORS OF ENVIRONMENT

O.V. Dubrovna<sup>1</sup>, B.V. Morgun<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine  
31/17 Vasylykivska St., Kyiv, 03022, Ukraine

<sup>1,2</sup>Institute of Cell Biology and Genetic Engineering, National Academy of Sciences of Ukraine  
148 Acad. Zabolotny St., Kyiv, 03143, Ukraine

In the review achievements of home and foreign scientists in the field of cellular selection of wheat for resistance to biotic and abiotic stress factors of environment have been observed. The attention have been paid to the basic directions, methods of selection and estimation *in vitro*, to possibilities, prospects and problems of one of the major branches of modern biotechnology of plants — cellular selection.

*Key words:* *Triticum* L., cellular selection, biotic and abiotic stresses.

