

## НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКА РАЗДЕЛЬНОЦВЕТКОВОСТИ У САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

С.И. Малецкий

**В статье рассматриваются различные интерпретации наследования РЦ-признака и его экспрессии в зависимости от происхождения линий сахарной свеклы. Вариация РЦ-признака в популяциях одностростковой свеклы объясняется как генетическим, так и эпигенетическим типом наследственности.**

**Генетика РЦ признака.** Одним из самых значительных событий в истории селекции семеноводства сахарной свеклы в XX в. стало обнаружение одностростковых форм и их использование в практической селекции. Работы с одностростковой свеклой начинались в США, в которых показано: а) у сахарной свеклы можно обнаружить растения с одностростковыми плодами (раздельноцветковость или РЦ признак); б) отбор по одностростковости в популяциях может быть эффективным (Townsend, 1915). Однако получить доноры РЦ признака для практического использования в селекции американским исследователям не удалось.

Впервые доноры РЦ признака были найдены в 1930-х гг. в ходе массового обследования семенных растений сахарной свеклы в Советском Союзе. Впервые гибридологический анализ наследования РЦ признака выполнила М.Г. Бордонос (1938), показавшая рецессивность и моногибридную природу сегрегации РЦ-СЦ признака в поколении  $F_2$ . Позже аналогичные опыты были повторены В.Ф. Савицким в США, в которых он использовал РЦ формы, найденные в американских популяциях. Рецессивный аллель локуса, контролирующего одностростковость, он обозначил буквой «*m*» (от термина «*monogerm*»), доминантный аллель буквой «*M*» (от термина «*multigerm*») (Savitsky, 1952; 1954).

В последующие годы были найдены другие доноры РЦ признака. Оказалось, что в подавляющем же большинстве случаев в гибридологических экспериментах получаются результаты, не соответствующие моногибридной схеме наследования, предложенной Бордонос и Савицким (Малецкий и др., 1998). Этот феномен в литературе по свекле можно обозначить как «нестабильность экспрессии РЦ признака».

В качестве одного из примеров, иллюстрирующих неоднозначность интерпретации наследования РЦ признака у свеклы, сошлемся на работу немецкого исследователя Э. Кнаппа (Knapp, 1967), показавшего, что РЦ доноры из разных стран имеют неодинаковый способ наследования. Им сделано заключение, что моногибридный тип сегрегации присущ исключительно американскому донору РЦ признака (линии SLC101 и SLC107), тогда как любые РЦ доноры из Европы (ФРГ, ГДР, Польша, СССР) сегрегировали по полигенной схеме наследования. Аналогичные выводы сделаны Р. Мельцером, показавшего, что доля растений РЦ фенотипа в поколении  $F_2$  напрямую зависит от источника РЦ донора. При использовании в опытах РЦ линий SLC101 и SLC107 (США) в  $F_2$  выщепляются около 15 % растений РЦ фенотипа, а РЦ доноров из ГДР лишь около 5 % растений РЦ фенотипа (Мельцер, 1984).

Нестабильность экспрессии РЦ признака в популяциях свеклы зависит от происхождения РЦ материалов: доля РЦ фенотипов в сортах популяциях варьировала от 87 % (Белоцерковская односемянная 42) до 21 % (Рамонская односемянная 9) (Малецкий, Шавруков, 1991). Следует учитывать, что оригинаторы этих сортов вели жесткую выбраковку растений СЦ фенотипа (СЦ - сростноцветковые формы) из популяций («ботаническая прополка»), так как отказ от выбраковки превращает одноростковые сорта в многоростковые. Процесс изменения фенотипов при репродукции популяций идет с высокой частотой и всегда в одном направлении РЦ-СЦ (от рецессивного фенотипа к доминантному). Изменить фенотипический код превращения растений РЦ фенотипа в растения СЦ фенотипа на обратный (СЦ-РЦ) до недавнего времени не удавалось никому из исследователей.

В работах по инбридингу свеклы в конце 1960-х гг. мы полагали, что строгий инбридинг и отбор позволят получать гомозиготные РЦ линии (*mm*). В течение 1968-1988 гг. для самоопыления отбирали только растения РЦ фенотипа (100 % одиночных цветков на растении). Однако их потомства частично или полностью были представлены растениями СЦ фенотипа. Частота возникновения СЦ фенотипов в отдельных потомствах РЦ растений была очень высокой (иногда все потомство было представлено растениями СЦ фенотипа), а потому говорить о мутационном происхождении растений СЦ фенотипа в потомствах РЦ растений не приходилось. Если репродуцировать вновь возникшие СЦ формы, то в их потомствах не встречаются случаи возврата к РЦ фенотипам (необратимость реализации фенотипического кода РЦ а СЦ). Был сделан вывод, что нестабильность экспрессии РЦ признака (РЦ а СЦ) является нормой и присуща не только сортам-популяциям, но и гомозиготным инбредным линиям (Малецкий и др., 1988). Это означает, что менделевский подход, принятой для описания наследования РЦ-СЦ признака у свеклы (Бордонос, 1938; Savitsky, 1952), является неадекватным и потому бесперспективным.

**Эпигенетика РЦ признака.** Нестабильность РЦ признака присуща не только сортам популяциям и инбредным линиям сахарной свеклы, но и потомствам растений, репродуцируемым клонально (вегетативно). По данным проф. Р. Мельцера, СЦ фенотипы можно встретить среди гомозиготных РЦ генотипов (удвоенных гаплоидов). Каждый клон (потомство от одной яйцеклетки) был представлен массивом цветущих растений, составленным из сотен растений. В пределах отдельного клона наблюдалась полная выравненность по основным морфобиологическим признакам. Исключение составлял РЦ признак: клоны были гетерогенными по РЦ-СЦ признаку (от 30 до 40% растений в выборке имели СЦ фенотип). Эти наблюдения как бы противоречат общепринятому мнению о том, что клонирование дает всегда фенотипически идентичное потомство. По нашему мнению, в этих опытах наблюдали феномен псевдосегрегации: изменчивость по РЦ-СЦ признаку у генетически однородного потомства обусловлена эпигенетическим изменением экспрессии генов (Левитес и др., 1998; Maletskii, 1999). Изменчивость РЦ признака в популяциях одноростковой свеклы можно связать с эпигенетической формой наследственности. Вывод об эпигенетической природе наследования РЦ-СЦ признаков у свеклы сделан как на основе собственных экспериментальных наблюдений, так и при рассмотрении большого числа публикаций.

Эпигенетическими называют любые изменения в карио- и цитоплазме (идиоплазме) клеток, не связанные с изменениями в нуклеотидных последовательностях молекул ДНК. Подобные изменения в идиоплазме, не связанные с заменами или перестройками нуклеотидных последовательностей ДНК ядра и цитоплазмы и проявляющиеся на уровне отдельных признаков, обозначают термином *эпимутация*. Одна из форм возникновения эпимутаций - метилирование молекул цитозина в двуцепочечных структурах ДНК. Метилирование цитозина в нуклеотидных парах С-С не затрагивает кодирующие свойства генов. Передача эпигенетической информации в ряду клеточных поколений посредством метилирования цитозинов происходит при участии особых ферментов - *метилаз поддержания*. Метилирование в регуляторных сайтах приводит к репрессии генов, а их деметилирование - к активации. Процесс метилирования двуцепочечной ДНК напоминает процесс полуконсервативной ее репликации (Ванюшин, 2005).

Метилирование и деметилирование С-нуклеотидов - это не обычные метаболические реакции, аналогичные множеству других протекающих в ядрах клеток, а реакции, изменяющие информационное состояние генов и определяющие фенотипы растений по изучаемым признакам. Эпигенетические изменения активности генов, участвующих в наследовании того или иного признака, приводят к отклонениям от менделевских схем наследования.

Гибридологический анализ позволяет наблюдать процесс переноса единиц наследственности от родителей к потомкам, но не затрагивает проблему становления и реализации признаков в онтогенезе гибридных растений (Гришко, Делоне, 1938). Очевидно, что при рассмотрении способов наследования любого признака следует рассматривать как генетическую, так и эпигенетическую формы наследования, что в полной мере относится к РЦ признаку у сахарной свеклы.

**Эпимутаген 5-азацитидин.** Один из эффективных способов получения эпимутаций изменение уровня метилирования цитозина в молекулах ДНК. С этой целью нами был использован эпимутаген (5-азацитидин), ингибирующий фермент метилтрансферазу. Этот эпимутаген изменяет многие биологические признаки и свойства свеклы, включая морфогенетические (ветвление побегов), приводящие к снижению числа цветков в частных соцветиях (Maletskaya et al., 2002; Малецкий, 2004). Показано, что на цветоносных побегах под влиянием эпимутагена снижается число цветков в пазухах прилистников, возрастает число ветвей первого и третьего порядков, что полностью меняет архитектуру цветоносных побегов. Новый фенотип с обильным ветвлением цветоносных побегов (поколение *AoAz<sub>0</sub>*), возникший под влиянием эпимутагена, сохраняется (наследуется) и в дочернем поколении *A\Az* (Малецкая и др., 2006 а). Архитектура цветоносов у эпимутантных растений резко отличаются: у контрольных растений на ветвях второго порядка в пазухах прицветников закладываются цветочные почки, а у эпимутантов - ветви третьего порядка. Формирование множества дополнительных побегов третьего порядка, вместо соцветий, меняет метамеризацию побегов. Практически все фитомеры, формирующиеся на ветвях третьего порядка, имеют одиночные цветки, т. е. вместо сложных метамеров (2-4 цветка в соцветии) формируются простые метамеры с одним цветком в пазухах прилистников.

Первоначально 5-азациитидин использовался для селекции сахарной свеклы с нестабильной экспрессией РЦ признака, у которых резко снижалась доля растений СЦ фенотипов при репродукции (Малецкий, 2004; Малецкая и др., 2006 а, б). Особый интерес представляла обработка 5-азациитидином растений СЦ фенотипа (СЦ линии мсСОАН-5 из лабораторной коллекции ИЦиГ СО РАН). Эта линия является стерильным аналогом СЦ линии СОАН-5 (выделена из сорта Верхняяцкая 38 в 1968 г.), которая прошла более 10 поколений строгого инбридинга (Малецкий и др., 1970; Малецкий, Малецкая, 1996). Получение семян от пыльцестерильных растений (мс-растения) как в контроле, так и в опыте, производили апозиготическим способом. На участке высаживали мс-растения, на которых семена формировались партеногенетическим путем (Малецкий, Малецкая, 1996). Апозиготический способ репродукции семян обозначали буквой  $A$ , а индекс  $i$  внизу указывает на номер поколения.

Воздействию эпимутагеном подвергали наклюнувшиеся семена. Эксперименты выполнялись в 2002-2007 гг. Каждое растение характеризовали цветковым фенотипом: определяли типы цветков и соцветий на центральном побеге и на побегах первого порядка (Малецкий и др., 1983). Первое число указывает на доминирующую фракцию цветков на побеге первого порядка (нижний индекс - на субдоминантную фракцию), второе число указывает на доминирующую фракцию цветков на побеге первого порядка (нижний индекс - на субдоминантную фракцию) (таблицы 1- 3). Влияние 5-азациитидина на фенотип побегов у СЦ линии сахарной свеклы мсСОАН-5 в поколении  $Az_0$  приведено в таблице 1.

Как следует из данных опытов, эпимутаген, с одной стороны, уменьшил число цветков в соцветиях у большинства растений в выборке, а с другой, привел к появлению четырех растений РЦ фенотипа ( $2_1-1_2$  и  $1_2-1_2$ ). Отметим, что многолетние наблюдения линии СОАН-5 и ее стерильного аналога не позволили зафиксировать ни одного случая появления в их потомствах растений РЦ фенотипа в течение всего срока работы с этой линией (с 1968 г.). Статистическую оценку распределения фенотипов проводили с помощью  $G$ -критерия. В качестве нуль гипотезы принято предположение, что распределение фенотипов цветоносов не зависит от воздействия на семена эпимутагена. Величина  $G = 21,59$  ( $P > 0,99$ ) означает, что распределение растений по фенотипам метамеров на цветоносах в опыте и контроле не случайно и это различие высоко достоверно (табл. 1).

**Таблица 1— Распределение растений с различными фенотипами цветоносных побегов в контроле и в опыте (поколении  $A_0Az_0$ ) у линии мс СОАН-5, 2003 г.**

Варианты	Фенотипы побегов							Итого
	$3_3-3_2$	$3_2-3_2$	$3_2-2_1$	$2_1-2$	2-2	$2_1-1_2$	$1_2-1_2$	
Контроль	2	8	27	16	15			68
Опыт		2	12	10	27	1	3	55
Итого растений	2	10	39	26	42	1	3	123

Для анализа наследования типа метамеров в следующем поколении ( $A_1Az_1$ ) случайным образом из предыдущего поколения мс СОАН-5 было

выбрано одно растение СЦ фенотипа (2<sub>1</sub>-2<sub>1</sub>) и два растения РЦ фенотипов (2<sub>1</sub>-1<sub>2</sub> и 1<sub>2</sub>-1<sub>2</sub>). Результаты наблюдений по типам метамеризации побегов по РЦ-СЦ фенотипам в поколении *AiAzi* приведены в табл.2. Независимо от фенотипа материнских растений во всех потомствах часть растений формируют как на центральном, так и на боковых побегах, сложные метамеры.

Как и при сравнении контрольных и опытных растений в поколении *A<sub>1</sub>A<sub>2</sub>* различие в характере метамеризации в сравниваемых вариантах в поколении *A<sub>1</sub>A<sub>2</sub>* высоко достоверно ( $G=112, 23; P > 0.999$ ). Доля растений РЦ фенотипа возросла до 78,5 %, что на порядок превышает долю РЦ фенотипов в предыдущем поколении. В табл.3 проведено сравнение опытных выборок линии мсСОАН-5 по типам метамеров на цветоносах, относящиеся к трем смежным поколениям. Как следует из представленных данных, доля растений РЦ фенотипа в поколении *A<sub>1</sub>A<sub>2</sub>* возросла примерно в 10 раз по сравнению с аналогичной долей в предыдущем поколении (различие между выборками высоко достоверно) ( $G = 66, 75; P > 0,999$ ).

**Таблица 2 — Распределение растений с различных фенотипов в контроле и в опыте (поколении *AoAzo*) линии мс СОАН-5 (поколение *AAz*), 2004 г.**

Варианты	Фенотипы цветковых метамеров на побегах									Итого
	3,3,	3,-3,	3,-2,	2,-2	2,-2,	2,-2,	2,-1,	1,-1,	1,-1	
	СЦ фенотипы					РЦ фенотипы				
Контроль	3	10	23	9	15	19				79
Опыт			1		5	3	8	10	15	42
Итого	3	10	24	9	20	22	8	10	15	121

В 2007 г. были продолжены наблюдения по наследованию РЦ-СЦ признака в эпимутантных потомствах. Доля РЦ растений в поколении *A<sub>1</sub>A<sub>2</sub>* снизилась по сравнению с поколением *A<sub>1</sub>A<sub>2</sub>* и составила 11,5%. Таким образом, пересевая семена, полученные от растений, подвергнутых обработке эпимутагеном, РЦ растения сохраняются в эпимутантной популяции мсСОАН-5 в течение трех лет репродукции. Потомства эпимутантных растений, описываемых в настоящем опыте, напоминают потомства РЦ растения, выделяемые из одноростковых популяций: обоим группам растений присуща нестабильность экспрессии РЦ признака.

Из литературы известно, что изменение паттерна метилирования ДНК не затрагивает кодирующие функции молекул ДНК, так как метилированные и деметилированные молекулы ДНК контролируют синтез одних и тех же полипептидов. Поэтому наблюдаемая изменчивость в популяциях свеклы по типам цветковых метамеров (РЦ и СЦ признаки) никак не может быть связана с мутациями каких-либо генов, контролирующих морфогенез цветоносных побегов свеклы под влиянием 5-азациитидина. Высокая частота встречаемости изменений по морфогенетическому признаку - структуре цветковых метамеров, вызванная обработкой семян эпимутагеном, свидетельствует о том, что в данном случае речь идет об эпигенетической, а не мутационной изменчивости морфогенеза цветоносных побегов. Это значит, что вариация РЦ - СЦ признаков в популяциях свеклы носит эпигенетический характер.

**Таблица 3 — Распределение растений различных фенотипов побегов в контроле и в опыте у линии мсСОАН-5 (поколения  $A_0Az_0$ ,  $A_1Az_1$ ,  $A_2Az_2$ ), 2004-2007 гг.**

Поколения	Фенотипы цветковых метамеров на побегах							Итого
	3,-3 <sub>0</sub>	3,-2 <sub>0</sub>	2,-2 <sub>1</sub>	2,-2 <sub>0</sub>	2,-1 <sub>2</sub>	1,-1 <sub>2</sub>	1,-1 <sub>1</sub>	
	СЦ фенотипы				РЦ фенотипы			
$A_0Az_0$	2	12	10	27	1	3		55
$A_1Az_1$		1	5	3	8	10	15	42
$A_2Az_2$ (12-1)		4	77	34	7	3	3	128
2 (21-21)	2	31	180	68	8	4	1	294
Итого	4	48	272	162	24	20	19	547

Выполненные эксперименты позволяют утверждать, что вариация РЦ признака в популяциях однострочковой свеклы имеет как генетическую, так и эпигенетическую природу. Один из результатов воздействия эпимутагена (5-азацитидина) на геном свеклы - это обильное ветвление побегов, что приводит к снижению числа цветков в соцветиях. Сделано предположение, что, по-видимому, РЦ растениям в норме присущ более низкий уровень метилирования генома, чем СЦ растениям. Вероятно, что РЦ «мутанты», выделенные в 1930-е гг. украинскими генетиками и селекционерами, затрагивали локусы, контролирующие синтез метилтрансфераз с пониженной активностью или специфичностью. Как следует из приведенных материалов, эпимутанты по РЦ признаку можно получать экспериментально, но они спонтанно могут возникать и в популяциях. По нашему мнению, примером спонтанной эпимутации является линия СОАН-22, выделенная нами ранее из сорта Рамонская односемянная 9.

**Линия СОАН-22.** Наши исследования по инбридингу в 1970-1980-х годах, с одной стороны, и анализ диаллельных схем скрещивания между РЦ линиями различного происхождения, с другой, привели к неожиданному результату: была выделена линия СОАН-22 с необычными свойствами (Малецкий и др., 1988, Малецкий, Шавруков, 1991; Maletskii, 1999). Это позволило углубить наше понимание наследственной природы РЦ признака у свеклы. Во-первых, в отличие от множества других линий, линия СОАН-22 стабильно воспроизводила РЦ признак при репродукции в себе: на цветоносных побегах все 100 % ее цветков были одиночными. Во-вторых, в отличие от РЦ доноров как отечественной, так и зарубежной селекции, результаты сегрегации по РЦ признаку в поколении  $F_2$  с участием линии СОАН-22 отличались от результатов гибридологических экспериментов с участием других РЦ доноров и зависела от выбора СЦ партнера (Малецкий, Шавруков, 1991; Maletskii, 1999). Нередко все потомство в поколении  $F_1$  было представлено только растениями РЦ фенотипа («доминирование» РЦ фенотипа), а в поколении  $F_2$ , у таких гибридов также отсутствовало расщепление - все потомство было представлено только растениями РЦ фенотипа (табл. 4). Например, все потомства с участием СЦ линии СОАН-28 и СЦ гибрида (СОАН-23 x СОАН-28) в поколениях  $F_1$  и  $F_2$  представлено исключительно растениями РЦ фенотипа, причем преобладали растения, у которых на цветоносных побегах все 100 % цветков были одиночными. В работе участвовала также СЦ линия СОАН-92, формирующая на цветоносах 3-4 - цветковые соцветия. У гибрида (СОАН - 22 x СОАН-92) в поколении  $F_1$  все потомство имело РЦ фенотип, а в  $F_2$  в одном потомстве все потомство представлено растения-

линии СОАН-22, а во втором наблюдалось появление небольшого числа растений СЦ фенотипа (около 13 %). В качестве донора СЦ признака была взята также линия СОАН-14, которая формирует на цветоносных побегах 5-цветковые соцветия. У гибрида (СОАН - 22 x СОАН-14) в  $F_1$  часть потомков имело РЦ фенотип (4 растения), вторая СЦ фенотип (5 растений). От потомства из поколения  $F_1$  дано в  $F_2$  все РЦ растения (17 растений), а во втором потомстве наблюдали моногибридную сегрегацию ( $G = 1, 1; P > 0,70$ ).

В рамках высказанной выше гипотезы, весьма вероятно, что линия СОАН-22 должна иметь мутантную метилтрансферазу, а уровень экспрессии этой метилазы должен быть ниже, чем у растений СЦ фенотипа. «Доминирование» РЦ фенотипов у гибридов  $F_1$  и  $F_2$  (с участием линии СОАН-22) позволяет думать, что состояние гипометилирования сохраняется и в гетерозиготных генотипах. Это предположение не противоречит приведенным выше данным о воздействии 5-азацитидина на растения свеклы: РЦ признак сохраняется при репродукции растений в течение трех поколений.

Наши наблюдения по экспрессии РЦ признака позволили сделать выводы: а) реальная схема наследования РЦ-СЦ признаков более сложная, чем это следует из классических работ по наследованию РЦ признака М.Г. Бордонос и В.Ф. Савицкого; б) если РЦ доноры различного происхождения при репродукции частично или полностью превращаются в растения СЦ фенотипа, то скрещивание таких материалов с линией СОАН-22 позволяет получать полностью потомства РЦ фенотипа (СЦ  $\rightarrow$  РЦ); в) линия СОАН-22 - это новый донор одностростковости, способный стабилизировать признак одностростковости в популяциях (СЦ и РЦ); г) результаты гибридологического анализа с участием линии СОАН-22 зависят от происхождения СЦ линий, используемых в экспериментах.

Наблюдения РЦ признака у линий и гибридов с участием линии СОАН-22 позволили сделать вывод, что наследование РЦ признака у линии СОАН-22 не соответствует менделевским правилам сегрегации, а имеет эпигенетическую природу, не связанную с мутациями в *Mt* локусе (Maletskii, 1999; Малецкий, 2004).

**Таблица 4 — Эпигенетическая форма сегрегации РЦ-СЦ признаков у гибридов свеклы с участием линии СОАН-22 (Малецкий, Шавруков, 1991)**

Обозначение гибридов	Поколения	Число растений	Из них	
			РЦ	СЦ
(СОАН-22xСОАН-28)	F1	18	18	0
	F2	217	217	0
(СОАН-28 x СОАН-23) x СОАН-22	F1	42	42	0
	F2	405	405	0
(СОАН-22xСОАН-92)	F1	9	9	0
	F2	206	206	0
	F2	113	97	16
(СОАН - 22 x СОАН-14)	F1	9	4	5
	F2	17	17	0
	F2	334	92	242

### Список литературы

1. Борлонос М.Г. Характер расщепления и некоторые особенности свекловичных высадок с одноцветковыми семенами // Селекция и семеноводство. - 1938. - № 6. - С.24-27.
2. Занюшин Б.Ф. Энзиматическое метилирование ДНК - эпигенетический контроль за генетическими функциями клетки // Биохимия. - 2005. - Т. - 70. - № 5. - С.598-611.
3. Глишко Н.Н., Делоне Л.Н. Курс генетики. - М.: Сельхозгиз, 1938. - 354 с.
4. Левитес Е.В., Шкутник Т., Овечкина О.Н., Малецкий С.И. Псевдосегрегация в агамоспермных потомствах пыльцестерильных растений сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) // Докл. АН. - 1998. - Т. 362. - № 3. - С. 430-434.
5. Малецкая Е.И., Юданова С.С., Малецкий С.И. Влияние эпимутагена 5-азациитидина на строение метамеров цветоносных побегов сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) // Генетика, 2006 а. Т. 42. - №7. - С.939-946.
6. Малецкая Е.И., Юданова С.С., Малецкий С.И. Влияние 5-азациитидина на ветвление цветоносных побегов сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) // Цитология и генетика, 2006 б. Т. 40. - №6. - С.16-22.
7. Малецкий С.И. О терминологии и классификации растений по признаку одно-, многоростковости // Одноростковость свеклы. Эмбриология, генетика, эмбриология. - Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. - 1988. - С.5-12.
8. Малецкий С.И. Эпигенетическая изменчивость признака раздельно-, сростноцветковости у сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) // Фактори експериментальної еволюції організмів // Збірник наукових праць. Т.1. К.: КВІЦ. - 2004. - С.242-248.
9. Малецкий С.И., Малецкая Е.И. Самофертильность и агамоспермия у сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) // Генетика. - 1996. т.32. - №12. - С. 1643-1650.
10. Малецкий С.И., Денисова Э.В., Лутков А.Н. Получение самоопыленных линий у самонесовместимых растений сахарной свеклы // Генетика. - 1970. Т. 6. - №6. - С.180-184.
11. Малецкий С.И., Шавруков Ю.Н. Генетический контроль раздельно-сростноцветковости // Генетический контроль размножения сахарной свеклы. - Новосибирск: Наука. - 1991. - С.50-113.
12. Малецкий С.И., Шавруков Ю.Н., Мглинец А.В. Наследование признака раздельно- сростноцветковости // Одноростковость свеклы. Эмбриология, генетика, селекция. - Новосибирск: Наука. - 1988. С. - 79-131.
13. Мельцер Р. Наследование признака раздельноплодности у сахарной свеклы // Генетика сахарной свеклы. - Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние. - 1984. - С.60-65.
14. Knapp E. Die genetischen Grundlagen die Einzelfruchtigkeit (Monokarpie) bei *Beta vulgaris* L. // Tag. Ber. Deutsch. Acad. Landwirtsch. Wiss. DDR, 1967. Bd.89. S.I 89-213.
15. Maletskaya E.I., Yudanov S.S., Maletskii S.I. Epigenetic and epiplastome variability in apozygotic progenies of sugar beet with 5-azacytidine // Sugar Tech. 2002. V. 4 (1/2). P. 52-56.
16. Maletskii S.I. Epigenetical variability of the variability and synanthly expression in sugar beet // Sugar Tech, 1999. V.I. No.I&2. P.23-29.
17. Savitsky V.F. A genetic study of monogerm characters in beet // Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol., 1952. Vol.7. P.331-338.

18. Savitsky V.F. Inheritance of the number of flowers in flower clusters of *Beta vulgaris* L // Ibid. 1954. Vol.8. №2. P. 3-15.

19. Townsend C.O. Single germ beet seed // Heredity. 1915. Vol. 6. P. 351-354

#### **Анотація**

В статті розглядаються різні інтерпретації наслідування РЦ ознаки і її експресії залежно від походження ліній цукрових буряків. Варіація РЦ ознаки в популяціях одноросткових буряків пояснюється як генетичним, так епігенетичним типом наслідування.

#### **Annotation**

The article deals with different interpretations of inheritance of unianthy character and its expression depending on the origin of sugar beet lines. Variation of unianthy character in populations of monogerm sugar beet is explained by both genetical and epigenetical type of heredity.