

ЭКСПРЕССИЯ И НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКА РАЗДЕЛЬНОПЛОДНОСТИ У ГАММА-ЛИНИЙ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ (*BETA VULGARIS L.*)

М.А. Богомолов

Экспериментально показано, что признак раздельноплодности у гамма-индуцированных линий передается по материнской линии. Поддержание раздельноплодности на высоком уровне осуществляется отбором. Инбридинг же дает прямо противоположный эффект, так как комплекс минор-генов, обеспечивающих гомеостаз этого признака, рассыпается, а доминантные ингибиторные аллели локуса I-I с сильным эффектом отсутствуют. Это нашло свое подтверждение в данной работе при изучении влияния инбридинга как на материалы, полученные в результате применения традиционных методов селекции, так и на материалы, созданные в результате гамма-индуцированных скрещиваний.

Раздельноплодность является одним из наиболее важных признаков у сахарной свеклы, так как позволяет вести эффективную технологию выращивания этой культуры без затрат ручного труда.

Впервые работы по получению раздельноплодных форм сахарной свеклы были сделаны американскими исследователями еще в начале XX века (Townsend, 1905). Полученные в этой работе формы монокарпической свеклы не нашли в то время практического применения в США. В нашей стране раздельноплодные растения были выделены в начале 30-х годов (Орловский, 1937, 1957; Бордонос, 1938, 1939). Среди 22 миллионов обследованных растений были выявлены 109 с частичной раздельноплодностью (10–90%), позволившие в дальнейшем осуществить технологический прорыв в свекловодстве – были созданы сорта однострочковой сахарной свеклы: Белоцерковская односемянная, Ялтушковская односемянная.

Высказывались сомнения (Fruwirt, 1923; Nelson, 1952) по поводу генетической обусловленности этого признака в связи с сильной его изменчивостью под влиянием внешней среды. Однако, О. Гейниш (Heinisch, 1955) для обоснования мутационного возникновения раздельноплодных форм в популяциях свеклы использовал закон гомологичных рядов. Позднее М.Г. Бордонос (1941) и В.Ф. Савицкому (Savitsky, 1950) удалось выделить раздельноплодные мутанты. Мутации, приводящие к раздельноплодности, индуцированы также И.Ф. Голевым (1972, 1977).

В США исследования по раздельноплодности возобновились лишь в 1940 г. (Brewbaker e.a., 1947), было выделено два генетически разных источника раздельноплодности.

Изучение наследования признака раздельноплодности выполнялось в свое время украинскими генетиками М.Г. Бордонос в 1938 году и В.Ф. Савицким в 1952 году (Savitsky, 1952). В обоих исследованиях была показана рецессивность и однолокусность наследования данного признака. Если бы однолокусная модель наследования признака раздельноплодности соответствовала всей полноте наблюдаемых фактов, то у селекционеров и

было бы проблемой с этим признаком. Однолокусная схема наследования признака раздельноплодности относится к числу элементарных и удобных схем для использования в практической работе. Многолетний опыт свидетельствует, что наследование признака раздельноплодности не соответствует однолокусной модели, предложенной М.Г. Бордонос и В.Ф. Савицким. При работе с одностростковыми сортами и формами свеклы во всех селекционных учреждениях в период цветения в потомстве от раздельноплодных растений постоянно осуществляется массовая браковка растений сростноплодного фенотипа (ботаническая прополка). Отказ от выбраковки растений сростноплодного фенотипа ведет к исчезновению раздельноплодного признака в одностростковых популяциях, превращая их в многоплодные.

Если по вопросу рецессивного характера раздельноплодности ученые придерживаются единого мнения, то по вопросу генетической природы этого признака взгляды исследователей расходятся. Одни считают, что признак контролируется одним локусом с множественной серией аллелей (Savitsky, 1958; Sedlmayer, 1964; Малецкий и др., 1988, 1991; Малецкий, 2005), другие склоняются к гипотезе «полигенного» контроля этого признака (Bandlov, 1967; Herzog, 1973; Мельцер, 1984; Голев, 1972, 1977, 1990).

Нестабильность экспрессии признака раздельноплодности присуща не только сортам-популяциям и гомозиготным инбредным линиям, но и растениям, репродуцируемым клонально (вегетативно). Большой процент (до 30-40 %) растений сростноплодного фенотипа можно встретить среди клонированных *in vitro* удвоенных гаплоидов (Малецкий, 2005). Генетическая природа нестабильности признака раздельноплодности в популяциях одностростковой свеклы до последнего времени оставалась неясной, и только открытие множественных рецессивных аллелей М-т – локуса позволило отчасти понять природу нестабильности признака раздельноплодности в популяциях одностростковой свеклы (схема 1).

Обозначение аллелей	Первоисточник, где ген выделен
mm	Раздельноцветковая инбредная линия SLC-101
M'M'	Одно-двухцветковая инбредная линия SLC-100
M'MP	Двухцветковая инбредная линия GW-4821, получена из Great Western Sugar Company
M'M	Ген, детерминирующий образование большого числа цветков в кластерах, выделен из сорта Kleinwanzleben ZZ. Этот ген может встречаться во многих растениях свеклы.

Схема 1 – Проявление множественных аллелей М-т-локуса, по Савицкому, 1954

Автором установлено следующее: а) все изученные популяции одностростковой свеклы полиморфны по М-т – локусу, т.е. в популяциях поддерживается несколько раздельноплодных аллелей; б) на реализацию раздельноплодного-сростноплодного фенотипа заметное влияние оказывают условия выращивания (это, прежде всего, относится к растениям, гетерозиготным по m-m аллелям) (Малецкий, Шавруков, Мглинец, 1988). Иначе говоря, нестабильность признака раздельноплодности обязана полиморфиз-

му M-m генов, который поддерживается в популяциях свеклы, размножаемых перекрестно. Но данный факт становится непригодным для описания нестабильности признака раздельноплодности в условиях контролируемых родственных скрещиваний или в инбредных линиях. В частности, полиморфизм рецессивных раздельноплодных аллелей M-m – локуса никак не может быть причиной высокой частоты встречаемости растений сростноплодного фенотипа в потомствах от самоопыления раздельноплодных растений. Нестабильность признака раздельноплодности в инбредных потомствах позволяет переформулировать ее в проблему генетического контроля сростноплодного признака. В соответствии с представлениями В.Ф. Савицкого (Savitsky, 1954), сростноплодные растения являются носителями одного из четырех доминантных аллелей множественного локуса M^1 , M^{Pr} , M , M^r , тогда как раздельноплодные растения должны быть гомозиготами по рецессивному аллелю данного локуса (генотип mm). Это не согласуется с массовым появлением сростноплодных растений в потомствах от самоопыления раздельноплодных растений. Каким же образом при рецессивности раздельноплодности возникает сростноплодное потомство?

С.И.Малецкий в соавторстве (1991) предлагает дигенную гипотезу наследования признака раздельноплодности, представленную двумя локусами: структурным (M-m) и регуляторным (I-i) с множественной серией аллелей по каждому локусу. Дигенная гипотеза наследования раздельноплодности, учитывающая взаимодействие множественных рецессивных аллелей структурного и регуляторного локусов, позволяет искать разумные объяснения скрытого генетического полиморфизма раздельноплодных фенотипов.

В основу дигенной гипотезы положено представление, согласно которому растения раздельноплодного фенотипа кроме рецессивного локуса должны иметь в одной или двух дозах доминантный (ингибиторный) аллель. Предполагается также, что генотип MmII в зависимости от условий выращивания может быть представлен как раздельноплодным, так и сростноплодным фенотипом. Реальная картина будет выглядеть более сложной, так как включается полиморфизм аллелей M-m-локуса как доминантных, так и рецессивных, а также полиморфизм регуляторного локуса. При ожидаемом соотношении фенотипов кроме величины сцепления локусов будут оказывать влияние и условия выращивания, так как растения генотипа MmII в зависимости от условий выращивания могут формировать как раздельноплодные, так и сростноплодные фенотипы. Введение второго (регуляторного) локуса, детерминирующего у сахарной свеклы mm-MM фенотип, мало отражается на отношении фенотипов в F_2 , но уже в F_3 ожидаемые частоты гено- и фенотипов будут заметно отличаться от таковых при моногибридном расщеплении. Следует отметить, что в новой генетической модели наследования mm-MM признака внимание было сосредоточено на основных (базисных) генах, однако на формирование признака раздельноплодности могут оказывать действие и множество других генов, каждый из которых в отдельности оказывает слабое влияние на признак. Существование таких генов свидетельствует об эффективности отбора по признаку раздельноплодности (Коломиец, 1960; Лободин, 1971; Корниенко, Орлов, 2002 и др.).

Как показали наши наблюдения, при инбридинге раздельноплодных растений данный признак становится нестабильным. Возникают растения, у

к которым на цветоносных побегах формируются 2 – 4-плодные кластеры (табл. 1).

Поддержание раздельноплодности на высоком уровне осуществляется именно отбором, инбридинг же дает прямо противоположный эффект, так как комплекс минор-генов, обеспечивающих гомеостаз этого признака, расщепляется, а доминантные ингибиторные аллели локуса I-I с сильным эффектом отсутствуют.

Таблица 1 – Влияние инбридинга на проявление многоплодных кластеров в потомстве, 2002-2004 гг.

Потомство	Количество семян, шт.			
	всего	1 - плодных	2 - плодных	многоплодность
МС-505, I ₁	306	306	-	-
МС-505-7, I ₂	244	-	208	36
МС-505-14, I ₃	332	-	32	300
МС-505-15, I ₃	580	-	27	553
В.ср.,2000, I ₁	110	110	-	-
В.ср.,2000, I ₂	65	8	57	-
В.ср.,2000, I ₃	1188	-	1023	165
В.ср.,2000, I ₃	2260	40	1905	315

Это нашло свое подтверждение и в данной работе при изучении влияния инбридинга как на материалы, полученные в результате применения традиционных методов селекции, так и на материалы, полученные в результате гамма-индуцированных скрещиваний (табл. 2).

Таблица 2 – Влияние инбридинга на проявление признака раздельноплодности у линий, 2000-2005 гг.

Материал	Количество растений, шт.	Получено семян, шт.	Раздельноплодность, %
БЦ одн.34, I ₁	1	267	100,0
БЦ одн.34, I ₂	6	537	100,0
БЦ одн.34, I ₂	5	469	< 95,0
БЦ одн.34, I ₃	1	1267	98,1
МС - 2085, I ₁	1	467	100,0
МС - 2085, I ₂	5	2546	100,0
МС - 2085, I ₂	3	810	> 95,0
МС - 2085, I ₂	13	9814	< 95,0
МС - 2085, I ₃	1	3590	99,8
МС - 2085, I ₃	1	1724	75,6
у-МС - 70, I ₁	1	687	92,6
у-МС - 70, I ₂	2	5890	100,0
у-МС - 70, I ₃	1	6428	100,0

В результате проведенных исследований при изучении признака плодности А.В. Корниенко (2002) выдвигает новую гипотезу, согласно которой предполагается, что плодность у сахарной свеклы детерминируется тремя генами: М, С и К, по каждому из которых может быть серия множественных

аллелей (m_1, m_2, m_n и т. д.; c_1, c_2, c_n и т. д.). Аллели каждого гена отличаются по силе действия и влияния на проявление признака плодности.

Для описания межаллельной комплементации А.В.Корниенко (1990) предлагает метод, в основе которого лежит тест на выявление элементарных функций генотипа. Этот метод, называемый функциональным тестом на аллелизм, имеет усиленный вариант, именуемый цис-транс-тестом. Функциональный тест на аллелизм мутаций плодности осуществляется следующим образом. Скрещивают две особи, гомозиготные по двум рецессивным мутациям раздельноплодности. Если это мутации разных генов, то в первом гибридном поколении получается гетерозигота $mm \times cc = mc$, а поскольку мутации были рецессивны, то ожидается дикий фенотип, свойственный по плодности нераздельноплодному растению (двух-, трех- и т.д.) плодности. Если же эти мутации затрагивают один ген, то в первом гибридном поколении образуется так называемый компаунд, несущий обе мутантные аллели одного гена ($m^1 m^1 \times m^1 m^1 = m^1 m^1$ или $m^1 m^1 \times m^2 m^2 = m^1 m^2$), и должен ожидаться мутантный (раздельноплодный) фенотип. Согласно функциональному тесту на аллелизм, аллельны, то есть затрагивают структуру одного гена, мутации, которые при сочетании в первом гибридном поколении обеспечивают мутантный фенотип (раздельноплодность), а неаллельны, то есть затрагивают структуру разных генов, мутации, которые при сочетании в гибриде первого поколения обеспечивают дикий фенотип (сросноплодность).

Дигетерозиготы могут находиться или в фазе сцепления (coupling), когда обе мутантные аллели получены от одного родителя (при инбридинге), или в фазе отталкивания (repulsion), когда мутантные аллели получены от разных родителей (при скрещивании).

Для получения новых одностростковых материалов селекционеры прибегали к поиску новых путей их получения: естественные мутации (Омельченко, 1965), скрещивания путем беккроссирования одностростковой и многостростковой свеклы (Юрко, 1968), использование межвидовой гибридизации сахарной свеклы с дикими видами (Вагоска, 1966), применение экспериментального мутагенеза (Голев, 1977, 1985).

С теоретической и практической точек зрения значительный интерес представляет изучение проявления признака раздельноплодности при индукции новых форм растений сахарной свеклы при опылении одностростковых мужскостерильных растений гамма-облученной пылью сросноплодных диких форм и маркированного сросноплодного тестера культурной свеклы. В своих исследованиях в качестве материнской формы использовали мужскостерильные растения со 100 % -ной раздельноплодностью. Согласно генетическим законам Г. Менделя в растениях, полученных из семян Mg_1 в процессе онтогенеза формируется генотип, в котором должно проявиться доминирование признака сросноплодности. Однако под влиянием гамма-индуцированных опылений этот процесс изменился (табл. 3).

Так, в контрольном варианте (опыление без облучения) процент раздельноплодных растений оказался невысоким и варьировал от 56,2 при опылении пылью маркированной свеклы Red tester до 69,5 при использовании в качестве опылителя пыльцы дикого вида *Beta corolliflora*. В ходе проведенных экспериментов нами обнаружено повышение количества раздельноплодных растений у потомств от опыления дикой свеклой *B. corolliflora* в дозе 1000 Гр.

Таблица 3 — Изменчивость признака плодности в потомстве Mg_1 индуцированных опылений

Комбинации скрещиваний, дозы облучения	Изучено растений, шт.	Из них		Одноплодных, * %
		1-плодных	2-плодных	
MC x R.t. контр.	1282	721	561	56,2
MC x R.t. 1000.	565	462	103	81,8
MC x R.t. 1500.	256	183	73	71,5
MC x B.cor. 1000	1128	946	182	83,9
MC x B.cor. 1500	669	498	171	74,4
MC x B.trig. кон.	294	189	105	64,3
MCx B.trig. 1000	194	151	43	77,8
MCx B.trig. 1500	127	89	38	70,1

Примечание. *) растения с раздельноплодностью > 90 %

С увеличением дозы облучения пыльцы всех трех видов опылителей до 1500 Гр наблюдается снижение количества раздельноплодных растений от 74,4 до 70,1 %. Данное явление можно объяснить тем, что в облученной пыльце происходят изменения цитофизиологических процессов, которые в одних случаях ослабевают наследственную передачу отцовских признаков, а в других, наоборот, усиливают, что находит свое подтверждение в работах многих исследователей (Дрягина, 1969, 1976; Жукова, Остапенко, 1984; Семин, 1961, 1970, 1988 и др.).

Проведенные нами исследования показали, что во всех изученных нами вариантах наблюдается увеличение доли материнского признака раздельноплодности, что свидетельствует о стимулирующем эффекте применяемых доз. Дальнейшее увеличение дозы облучения пыльцы до 1500 Гр ведет к увеличению проявления признака отцовского родителя, в данном случае — многоплодности.

При формировании гомозиготных гамма-линий, полученных в результате индуцированных скрещиваний, был проведен отбор потомств с высокой степенью раздельноплодности. Следует отметить, что в выделенные группы растений отбирали только односемянные клубочки, двусемянные и многосемянные браковали. В результате проведенных нами исследований выявлено, что, признак раздельноплодности при индуцированных скрещиваниях у различных материалов проявляется по-разному (табл.4).

Так, у номера 231 при опылении облученной пыльцой многоплодного опылителя *B. corolliflora* в потомстве Mg_2 из 10 высаженных растений было отобрано 2 растения: 231-1 и 238-8 с раздельноплодностью 92,5 и 95,8 % соответственно. При размножении и индивидуальной изоляции каждого из 30 высаженных растений наблюдалось сильное варьирование признака раздельноплодности: от 6,8 % у номера 231-1-8 до 99,1 % у номера 231-1-26.

Аналогичная картина наблюдалась и у растения 231-8, где раздельноплодность колебалась от 0,6 % у номера 231-8-15 до 98,9 % у номера 231-8-2.

Как отмечается в работе А.В.Корниенко (1990), плодность в геноме разных растений может детерминироваться одним или тремя разными генами

с серии множественных аллелей по каждому гену. Фенотипическое проявление плодности обусловлено межаллельным или межгенным взаимодействием. И.Ф.Голев (1990) считает, что нестабильность признака раздельноплодности объясняется реверсией моногенных рецессивных признаков раздельноплодности в доминантный полигенный признак сростноплодности, что обусловлено многообразием аллелей, контролирующих моногенно признак раздельноплодности. Индивидуальные отборы типичных раздельноплодных семенных растений, проведение постоянных негативных браковок сростноплодных генотипов позволит нам стабилизировать признак раздельноплодности и увеличить долю раздельноплодных растений с 48,6 % до 99,1 % у линии g - РФ - 62 и с 66,0 % до 100,0 % у линии g - РФ - 68 (табл.5).

Таблица 4 – Оценка потомств по раздельноплодности

Полевые номера	Происхождение	Проанализировано плодов		
		всего, шт.	в том числе <i>mm</i> *	
			шт.	%
231	МС-1586-3 x В.сog., 1000 Гр	20	18	90,0
231-1	40	37	92,5
231-8	48	46	95,8
231-1-3	МС-1586-3 x В.сog., 1000 Гр	5338	5211	97,6
231-1-5	1084	718	66,0
231-1-8	1228	84	6,8
231-1-9	243	190	78,2
231-1-10	16	7	43,7
231-1-15	387	304	78,5
231-1-16	13	4	30,8
231-1-26	2819	2795	99,1
231-1-27	3813	3360	88,1
231-8-2	187	185	98,9
231-88-7	100	80	80,0
231-8-13	27	25	92,6
231-8-15	500	3	0,6
231-8-21	1080	139	12,8
231-8-22	225	217	96,4
231-8-23	302	164	54,3
231-8-24	453	276	60,9

Примечание. *) *mm*- раздельноплодные семена

Постепенное возрастание доли раздельноплодных растений в потомствах Mg_1 - Mg_5 гамма-линий свидетельствует в пользу полигенной гипотезы наследования признака раздельноплодности и подтверждает сделанные ранее выводы Н. Rostel, (1962), К. Герцога (1984), И.Ф. Голева (1990).

При изучении наследования признака раздельноплодности у гибридов первого и второго поколений, созданных с участием гамма-МС-линий, оказалось, что данный признак наследуется по материнской линии (рис. 1).

Так, количество растений с раздельноплодностью 96-100 % у g-МС-линии составляет 63,3%. В гибридных комбинациях первого и второго поколений количество таких растений также находится на уровне 62,6 - 59,0 %.

соответственно. в ходе проведенных отборов и бравок селекционных материалов от сросноцветковых генотипов нам удалось выделить линии, устойчиво сохраняющие раздельноплодность в потомстве на уровне 100 %: g-РФ-154, g-РФ-498, g-РФ-2113, g-МС-107, g-МС-94-13, g-МС-94-24.

Таблица 5 — Стабилизация признака раздельноплодности у гамма-индуцированных линий сахарной свеклы, 1996-2005 гг.

Линии	Раздельноплодность, %				
	М у1	М у2	М у3	М у4	М у5
γ- РФ - 62	48,6	45,2	64,8	87,0	99,1
γ- РФ - 68	66,0	83,7	90,6	100,0	100,0
γ- РФ - 69	66,0	73,4	83,7	90,7	99,5
γ- РФ - 70	72,6	73,9	94,3	92,6	99,8
γ- РФ - 90	80,6	83,4	88,2	94,7	98,8
γ- РФ - 94	79,2	84,6	94,9	99,7	100,0
γ- РФ - 109	92,0	81,4	93,0	98,7	100,0
γ- РФ - 154	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
γ- РФ - 159	83,3	90,7	97,4	100,0	100,0
γ- РФ-2093	92,6	96,0	99,4	100,0	100,0
γ- РФ-2113	99,6	100,0	100,0	100,0	100,0
γ- РФ - 498	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
γ- МС - 95	89,2	90,2	99,4	99,2	99,7
γ- МС-107	92,0	98,2	100,0	100,0	100,0
γ-МС-90-47	95,1	96,2	96,0	98,9	99,5
γ-МС-90-67	90,4	96,4	98,3	99,1	99,8

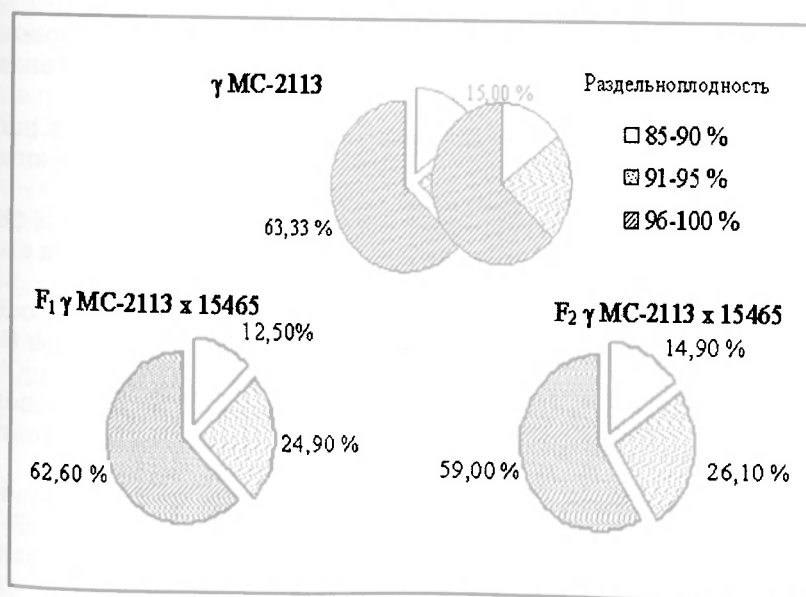


Рисунок 1 — Наследование признака раздельноплодности, 2003-2005 гг.

Таким образом, проведенные исследования по изучению наследования признака раздельноплодности при гамма-индуцированных опылениях мужско-стерильных раздельноплодных растений сахарной свеклы подтверждают предположение А.В. Корниенко (1990, 2002) о том, что фенотипическое проявление плодности обусловлено межallelным и межгенным взаимодействием. Стабилизация признака раздельноплодности у гамма-линий сахарной свеклы возможна при проведении постоянных браковок сростноплодных генотипов до цветения семенных растений.

Таким образом, множественность аллелей в структурном и регуляторном локусах, с одной стороны, и множество генов-модификаторов, влияющих на формирование раздельноплодности-сростноплодности, с другой, а также взаимодействие генетических факторов с условиями произрастания растений создают в совокупности сложную и противоречивую экспрессию признака раздельноплодности. Становится ясно, что только проведение жесткого отбора по признаку раздельноплодности на любых материалах, с любыми методами их создания будет способствовать сохранению этого важного признака в потомствах.

Список литературы

1. Бордонос М.Г. К изучению наследственности односемянности у свеклы / М.Г. Бордонос // Основные выводы научно-исследовательских работ ВНИС за 1937 г. - М.-Л.: Пищепромиздат. - 1939.
2. Бордонос М.Г. Односемянные формы сахарной свеклы / М.Г. Бордонос // Доклады ВАСХНИЛ. - 1941. - № 11. - С. 3 - 4.
3. Герцог К. Итоги работ с раздельноплодной свеклой в ГДР / К. Герцог // Генетика сахарной свеклы. - Новосибирск: Наука. - 1984. - С. 65-70.
4. Голев И.Ф. Исследование методов селекции генетически новых форм раздельноплодной сахарной свеклы: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук / И.Ф. Голев // . - К.:1972. - 36с.
5. Голев И.Ф. Исследование методов селекции генетически новых форм раздельноплодной сахарной свеклы: Тез. докл. ВНИС / И.Ф. Голев. - К.: ВНИС.- 1972. - С. 27-28.
6. Голев И.Ф. Селекция раздельноплодной свеклы на основе радиационных мутантов // Использование биофизических методов в генетико-селекционном эксперименте. - Кишинев.- 1977. - С.16.
7. Голев И.Ф. Раздельноплодные мутанты сахарной свеклы и факторы интенсификации их отбора в процессе селекции: Автореф. ... д-ра с.-х. наук / И.Ф. Голев // . - К.: 1991. - 48с.
8. Дрягина И.В. Использование ионизирующей радиации в селекции садовых растений (краткий литературный обзор) / И.В. Дрягина // Вестник МГУ.- Сер. Биология, почвоведение. - 1)69. - № 6. - С. 62-83.
9. Дрягина И.В. Использование ионизирующей радиации в селекции яблони / И.В. Дрягина // Биология и селекция яблони. -М.: Изво-во МГУ, 1976. - С. 54-84.
10. Ковалевская М.Ф. К вопросу экспериментального получения мутаций свеклы / М.Ф. Ковалевская // Тр. ВНИС. - 1939. - Т. 24. - С. 367-369.
11. Ковалевская М.Ф. О действии X-лучей на свеклу / М.Ф. Ковалевская // Тр. ВНИС. - 1940. - Т. 24. - С. 261-263.
12. Коломиец О.К. Односемянная сахарная свекла / О.К. Коломиец // Сахарная свекла. - М.- 1956. - № 7.

13. Коломиец О.К. Селекция и методика работ, применяемых при выведении сортов сахарной свеклы с односемянными плодами на Белоцерковской опытно-селекционной станции / О.К. Коломиец // Односемянная сахарная свекла. - М., 1960. - С. 22-44.
14. Корниенко А.В. Закономерности проявления признака растительного организма / А.В. Корниенко, С.Д. Орлов. – Рамонь. - 2002. – 80 с.
15. Лободин О.К. Наследование признака односемянности у сахарной свеклы и значение промежуточных по числу плодов форм в процессе селекции на односемянность: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук / О.К. Лободин. - К.: 1971. - 28с.
16. Малецкий С.И. Одноростковость свеклы (эмбриология, генетика, селекция / С.И. Малецкий, Ю.Н. Шавруков, С.Г. Вепрев, Е.И. Малецкая, А.И. Бутенко, О.А. Кудрявцева, А.В. Мглинец, М.А. Костыря. - Новосибирск: Наука. - 1988. - 168с.
17. Малецкий С.И. Слитное наследование (новая парадигма) / С.И. Малецкий. – Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР. - 1991. – 45 с.
18. Малецкий С.И. Иерархия единиц наследственности, изменчивость, наследование признаков и видообразование у растений / С.И. Малецкий // Эпигенетика растений. – Новосибирск: ИЦиГ СО РАН. - 2005. – С. 5 – 55.
19. Орловский Н.И. Односемянная сахарная свекла / Н.И. Орловский // Вестник сельскохозяйственной науки. – 1957. - № 12. – С. 7 – 13.
20. Орловский Н.И. Односемянная сахарная свекла в СССР / Н.И. Орловский, О.К. Коломиец, А.В. Попов // Вестник с.-х. науки. - 1957. - № 12. - С. 65-74.
21. Попов А.В. Результаты работ Ялтушковского селекционного пункта по выведению и изучению односемянной сахарной свеклы / А.В. Попов // Односемянная сахарная свекла. – М.: МСХ СССР. - 1960. – С. 45 – 73.
22. Семин В.С., Кондратьев В.Д., Маслов В.Я. Облученная пыльца - стимулятор оплодотворения при отдаленной гибридизации плодовых культур / Бюл. научно-техн. информ Молдав. НИИ садоводства, виноградарства и виноделия. - 1961. - № 4 (13). - С. 14-18.
23. Семин В.С. Применение ионизирующих излучений в селекции винограда / В.С. Семин, Г.М. Караджи, Л.М. Якимов. – Кишинев: Штиинца, 1970. – С.77.
24. Семин В.С. Применение облученными ионизирующими излучениями пыльцы в селекции винограда / В.С. Семин // Цитология и генетика. - 1988. - Т. 22. - № 2. - С. 73-76.
25. Юрко В.С. Влияние отбора и условий выращивания на изменение раздельноплодности у сахарной свеклы: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук / В.С. Юрко. - К.: 1968. - 20с.
26. Bandlow G. Untersuchungen über die Genetik monokarper Zuckerruben Aufgrund einer Kreuzung monokarp x dikarp / G. Bandlow // Der Züchter. - 1967. - Bd.37, № 2. - S.62-64.
27. Barocka K.H. Die Variabilität des Fruchtmerkmals Mehrblütigkeit von *Beta vulgaris* L. / K.H. Barocka // Züchter Pflanzenzucht.- 1966. - S.377-389.
28. Filutowitz A. Results of monogerm sugar beet breeding in Poland / A. Filutowitz // Report of the I.I.R.B. 26-th Winter Congress. - 1963. - P.223-227.
29. Fruwirth C. Die Züchtung von Mais, Futterrube und anderen Ruben, Ölpflanzen und Grasern / C. Fruwirth // . – Berlin, 1924. – 225 s.

30. Heinisch O. Ein Beitrag zur Qualitätsbeurteilung von Rubenmonogermis gut / O. Heinisch // Z. Zuckerindustrie. – 1955. – № 5. – S. 225 – 230.
31. Herzog K. Möglichkeiten der züchterischen Verbesserung von Samen- und Saatkugelerzeugung Saatguteigenschaften bei monokarper Zuckerruben und deren Einfluss auf Leistung und Schoresistenz / K. Herzog // Diss. Kleinwanzleben, "1973. – 241 S.
32. Savitsky V.F. Embryology of mono- and multigerm fruits in the genus *Beta* L. / V.F. Savitsky // Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol. - 1950. - V.4, № 6. - P.161-164.
33. Savitsky V.F. A genetic study of monogerm characters in beets / V.F. Savitsky // Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol. - 1952. - V.7. - P.331-338.
34. Ravitsky V.F. Inheritance of flowers in flowers clusters of *Beta vulgaris* L. / V.F. Savitsky // Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol. – 1954. – Vol. 8. – P. 3 – 15.
35. Savitsky V.F. Genetische Studien und Zuchtungsverfahren bei monogermen Zuckerruben / V. F. Savitsky // Z. Pflanzenzucht. - 1958. - Bd 40 - S.1-36.
36. Sedlmayer K. Monogermige Zuckerruben, ihre Genetik Züchtung und Bedeutung für den Zuckerrubenanbau / K. Sedlmayer // Der Züchter. 194. - Bd.2, № 34. - S.45-51.
37. Townsend C.O. The development of single-germ beet seed / C.O. Townsend, E.E. Rittue // USDA Bureau Plant Indust. Bui. - 1905. - № 7. - P.9-26.

Анотація

Експериментально показано, що ознака роздільноплідності у гамма-індукованих ліній передається материнськими лініями. Підтримка роздільноплідності на високому рівні здійснюється відбором. Інбредінг дає протилежний ефект, тоді як комплекс міноргенів, що забезпечує гомеостаз цієї ознаки, розсипається, а домінуючі інгібіторні алелі локуса 1-1 з сильним ефектом відсутні. Це знайшло своє підтвердження в цій роботі при вивченні впливу інбридингу як на матеріали, отримані в результаті застосування традиційних методів селекції так і на матеріали, створені в результаті гамма-індукційних схрещувань.

Annotation

Experiments have shown that monogermity trait of gamma-induced lines is inherited from mother parent. Maintenance of monogermity at high level is realized exactly through selection. Inbreeding has just the opposite effect since the complex of minor-genes ensuring homeostasis of this trait disintegrates, and dominant inhibitory alleles of the locus 1-1 with strong effect are absent. It has been confirmed in the given work when studying inbreeding influence upon materials obtained as a result of using both conventional breeding methods and gamma-induced crosses.