

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ АГРАРНИХ НАУК УКРАЇНИ

ЕПІГЕНЕТИКА І СЕЛЕКЦІЯ РОСЛИН

Наукова доповідь
академіка Миколи РОЇКА
на загальних Зборах Національної академії
аграрних наук України
24 листопада 2022 року

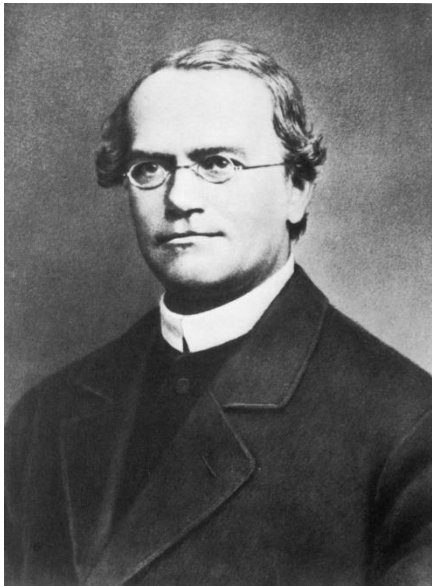
(Доповідь розміщена на сайті НААН)

Київ-2022

Епігенетика і селекція рослин

В останнє десятиріччя відбулися істотні зміни в розумінні природи спадковості. Поряд з генетичними розглядаються не генетичні форми спадковості. Розширене сприйняття природи спадковості міняє інтелектуальний ландшафт і в теорії селекції рослин. Появляються нові аспекти в теорії інбридінгу, теорії гетерозису, теорії гібридизації і насінництва рослин і т.д. Перед біотехнологією відкриваються нові можливості по напрацюванню методів селекції рослин. Мова, до речі, йде про епігенетичні способи регуляції репродукції рослин, особливо в період змін клімату і нових стресів.

В свій час перебування в м. Брно, тодішній Чехословаччині, вирішив покласти квіти на могилу Грегора Менделя, основоположника генетики. І яке було моє здивування, що в могилу Г. Менделя, були підзахоронення. Невже видатний дослідник не заслужив навіть окремої могили? Запитав у гіда, який мене супроводжував. Гід відповів, що Г. Мендель помер у 1884 році як звичайний монах, а дослідження які він проводив у 1856-1863 роки за його життя не були визнані, а до кінця XIX ст. забуті.



Грегор Йоганн Мендель (20 липня 1822, Гайнцендорф – 6 січня 1884, Брно) – католицький священник і моравський біолог та ботанік, засновник сучасної генетики.

Відкрив закони спадковості, названими пізніше його ім'ям. Закони Менделя – одні із найважливіших у сучасній генетиці. Значущість робіт Менделя не було визнано аж до початку XX ст. Повторне відкриття законів Менделя на зламі століття спричинило початок бурхливого розвитку молодого генетичної науки.

Не дивлячись на те, що Г. Мендель в 1865 р. доповів про результати своїх дослідів з горохом Брнському товариству натуралістів. Пізніше доповідь розіслали в бібліотеки університетів світу. Але на той час робота не викликала інтересу у сучасників. Карл Вільгельм фон Негелі (1817-1891) відомий швейцарський і німецький ботанік XIX сторіччя запропонував йому провести дослідження крім гороху і на других біологічних видах, в т.ч. на ястребинці (*Hieracium*), яка є найбільш поліморфна в світовій флорі. Г. Мендель провів серію досліджень, аналогічно як з горохом і з ястребинкою. Спостереження по успадкуванню кольору квіток у гібридів (*Hieracium*) не були аналогічними як у гороху, не співпадали результати і за іншими ознаками.

Характер прояву ознак кольору і морфології квіток у гібридів ястребинки визвало у Г. Менделя повне розчарування. Тобто закони, що працюють у гібридів гороху не працюють у гібридів ястребинки.

Отже, його закони, отримані на рослинах гороху не проявляються на інших культурах не є загальнобіологічними. Тому Г. Мендель прикоротив свої дослідження. Природа цих відмінностей залишалась невідомою ще довго. Лише на початку ХХ ст. було встановлено, що різниця в успадкуванні кольору квіток у *Pisum* і *Nieracium* зв'язані перш за все у відмінностях у репродуктивній біології цих двох ботанічних родів. Так, у гороху ембріони утворюються із зиготних клітин, отриманих шляхом подвійного запліднення, так і партенокарпічно. Ще одна обставина, що ускладнила роботу Г. Менделя – це те, що рід *Nieracium* представлений в природі цілою низкою високополіплоїдних видів (ди-, три-, тетра-, пента-, гекса-, окта-). Поліплоїдія повністю міняє пропорції гено- і фенотипів в гібридних поколіннях, тобто являється одним із варіантів внутрігеномної мінливості, коли сам процес поліплоїдизації клітинних ядер не змінює порядок послідовностей нуклеотидів в молекулах ДНК. Змінні морфологічні і фізіологічні ознаки у поліплоїдних гібридів широко використовуються в селекції.

Отже, цю форму мінливості у рослин можна розглядати як поширену в природі форму епігенетичної мінливості.

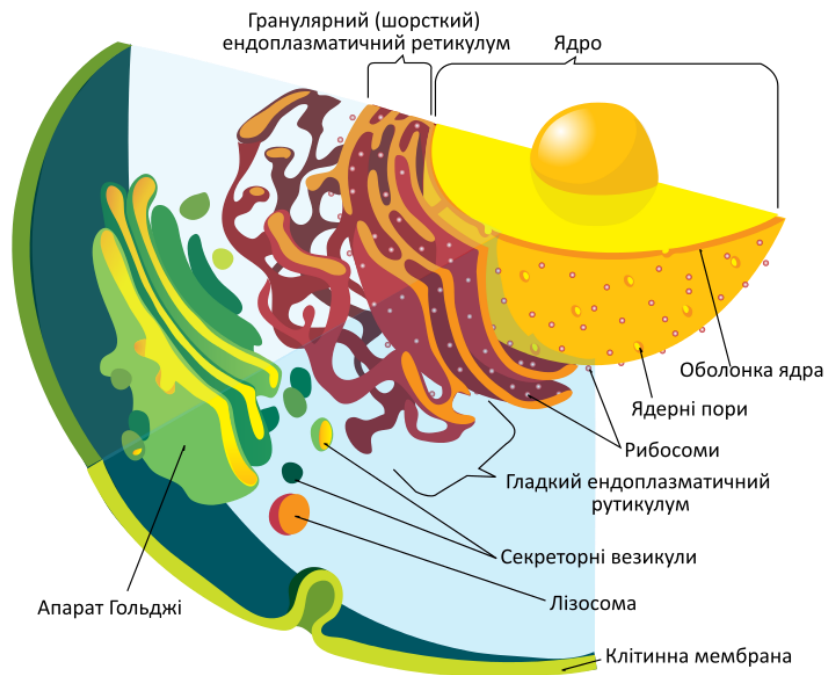
Як використати епігенетичну мінливість для селекції нових гібридів, адже механізм успадкування ознак трудно пояснити з позицій геноцентричної парадигми, яка почала домінувати після перевідкриття на початку ХХ століття законів Менделя (Де Фріз, Корренс, Чермак). Згідно геноцентричної парадигми – гени контролюють не тільки окремі ознаки, але і морфогенез, онтогенез і навіть основні тенденції еволюції.

Багато гіпотез в генетиці, що базуються на ГЦП ще на початку ХХ століття находились і находяться в прямому протиріччі з селекційно-генетичною практикою. Так, виходячи із механізму трансгресій, запропонованих в рамках ГЦП ($AA_{vv} \times aa_{VV} = AaVv$) їх не можливо спрогнозувати в селекційнім процесі. Гіпотези, про механізми гетерозису, як накопичення домінантних аллелей і зверхдомінування, не дозволяє передбачити ефект гетерозису. Тому вся селекція на гетерозис ведеться «Методом проб і помилок», не дивлячись на те, що ефект гетерозису найважливіший важіль підвищення продуктивності для сільськогосподарських культур.

Гіпотеза про полігенну природу ознак продуктивності не використовується селекціонерами як інструментарій в селекційних технологіях.

Гіпотеза, що ґрунтується на «верховенстві» генів в управлінні онтогенезом і еволюцією організмів сформована давно, а в останні роки існує думка, що «всемогутність» генів – це метафора популярна в науковому світі.

Існує обґрунтована позиція, що одиниці відбору – зовсім не гени. Жива клітина представляє собою динамічну, лабільну систему, що включає не тільки гени хромосом і цитоплазми, а також десятки тисяч білків і багаточисельних малих молекул, що взаємодіють між собою на шляхах, які не визначаються генами. Розуміння основ життя повинно охоплювати уявлення не тільки про активність, комбінаторику і мінливість генів і признаков, але і про процеси, які відбуваються у функціональних модулях клітин.



Структура еукаріотичної клітини.

Одна молекула ДНК дуже довга (хромосоми мають різні розміри, але в середньому розмір іде у порядку сантиметрів/метрів) тоді, як середній радіус клітини – декілька десятків мікрометрів.

Отже, треба розмістити щось, що вимірюється у 10^0 м в чомусь, що вимірюється у довжину в 10^{-6} м: різниця в довжину у п'ять порядків. І це треба зробити крім того, що дуже компактно, ще і так, аби вся інформація не лежала мертвою вагою, а до неї можна було б дістатись і зчитати з неї РНК.

Тому природа і створила гістони – білки (Н1, Н1А, Н2В, Н3, Н4), що формують кулеподібну структуру, на яку намотується молекула ДНК – нуклеосому.



*Структура нуклеосом: ДНК, намотана на гістони.
(Ксенія Гулак. Епігенетика: нескінченна історія (у трьох томах), том 2.1)*

Згідно ГЦП ознаки і властивості обумовлюються тільки генами, але по суті вони виконують тільки інструментальну роль проявляють активність під дією зовнішніх сигналів і забезпечують реалізацію тих чи інших функцій клітини.

Таким чином, діє схема складних інтеграційних зв'язків між генами хромосом і цитоплазми, рецепторами внутрішніх і зовнішніх мембран клітин, а також інформаційними сигналами які поступають як із внутрішнього так із зовнішнього середовища, індукуючи розвиток ознак і властивостей організмів в онтогенезі.

Класифікація ознак рослин і епігенетика

Згідно з сучасними визначеннями, геномом називають специфічну послідовність нуклеотидів у ДНК (у деяких вірусів – у РНК), що визначає або нуклеотидну послідовність транспортних або рибосомних РНК, або послідовність амінокислот у білках (структурні гени). Як правило, гени складаються з лідерської та трейлерної областей, між якими знаходяться кодовані (екзони) і некодовані (інтрони) послідовності (17, с. 210). Геноцентрична парадигма (ГЦП) чітко розрізняє поняття «ген» і «ознака» – перше відноситься до молекулярної генетики, друге – до загальної біології. Така само чітко слід розділяти поняття «ознака» і «процес». Ознака – це будь-яка риса, особливість або властивість, присутня окремому індивідууму в даний момент часу, тоді як процес означає зміну наявних у часі, тобто сукупність послідовних дій для досягнення якогось результату (наприклад, онтогенез рослини – виробничий процес). Підкреслимо додатково, що онтогенез – процес, що йде вздовж осі часу, а мінливість будь-якої ознаки реєструється лише в один із моментів часу, тому розмах мінливості ознаки на різних етапах онтогенезу завжди ортогональний до часової осі.

Переходячи до класифікації ознак, відзначимо, що в рамках ГЦП розрізняють дискретні (перервні) і континуальні (неперервні) ознаки, які при проведенні вимірювань окремих частин і цілих рослин реєструються в межах числових

значень, віднесених або до арифметичних понять, або до понять тривимірної евклідової геометрії. У свою чергу, дискретні ознаки розпадаються на дві групи – на альтернативні та злічувані. Альтернативні ознаки мають декілька форм (два або більше: забарвлення квітів – біле, рожеве і червоне, множинні форми ферменту – ізоферменти та ін.) і, як впливає з численних спостережень, у рослин зазвичай наслідують закони Менделя. Злічувані ознаки характеризують кількість частин рослин або якого-небудь органа (наприклад, листів, суцвіть, насіння, плодів на рослинах, а також кількість структурних елементів у квітках та ін.). Змінність злічуваних ознак підкоряється біноміальному закону (закону Кетле) (47). На відміну від альтернативних ознак, у злічуваних успадкування, як правило, не підкоряється законам Менделя (крім таксономічних ознак, які ідентифікують род або вид; вони жорстко детерміновані генами і стабільні як у метамерах, так і в екологічних рядах).

В рамках епігенетичної парадигми спадковості (ЕГП) виділяють особливі групи ознак – морфогенетичні, репродуктивні та ін. До морфогенетичних можна віднести фрактальні ознаки, які формуються у рослин і тварин при морфогенезі і тому не можуть контролюватися генами безпосередньо. Наприклад, у рослин, до фрактальних відносять ознаки судинної системи (утворення ксилеми й флоєми), кореневої системи, ембріональні ознаки (49, 66). Процеси морфогенезу у рослин описуються деревовидними фракталами (66).

Сформуємо тріаду ознак (дискретні–континуальні–фрактальні) і з математичної точки зору розглядаємо їх подібність і відмінність. Ознаки отриманої тріади чітко відрізняються геометричною розмірністю D . У будь-якому геометричному об'єкті її можна розрахувати, виходячи з залежності збільшення розміру об'єкта S від збільшення його лінійних розмірів L : $D = \log(S)/\log(L)$. Для лінії $D = \log(2)/\log(2) = 1$, для площини $D = \log(4)/\log(2) = 2$; для об'єму $D = \log(8)/\log(2) = 3$. На відміну від фігури евклідової геометрії, фрактали – це геометричні об'єкти з дробовою розмірністю (67). Дискретні ознаки з геометричної точки зору одномірні, тоді як континуальні можуть бути одно-, дво- або тривимірними, а фрактальні – завжди мають дробову розмірність (66). Таким чином, репродуктивні ознаки рослин можуть бути кількісними (кількість квітів, насіння, плодів на рослинах) і фрактальними (ембріональні структури квітів та ін.). Кількісні таксономічні ознаки зазвичай знаходяться під жорстким контролем генів (кількість частин і окремі структури квітів). Змінність іншої групи кількісних ознак (кількість квітів, насіння і плодів на рослинах) контролюється зовнішніми сигналами (наприклад, густина розміщення рослин у фітоценозі), тобто вони скоріше є епігенетичними. Ембріональні ж ознаки і пов'язані з ними ознаки тканин

зародкового шляху відносяться до фрактальних і контролюються ходом морфогенезу (епігенетично).

Епігенетика й репродуктивна біологія рослин

У сучасній біології, в основному, досліджуються тільки генетичні управління системи в рамках ГЦП, хоча будь-яка білкова молекула або будь-який біохімічний цикл в клітині, здатні знаходитися в двох станах («+» або «-»), можуть передавати інформацію наступному поколінню молекули або клітини. Такі переключення в межах клітини здатні привести до епігенетичної форми мінливості й спадковості. Розвиток ЕГП виявив нові явища та механізми успадкування мінливості, один із чудових результатів цього напряму – виявлення нових ознак і властивостей, успадкування яких можливе лише в рамках ЕГП. Формування концепції ЕПГ сталося не одномоментно. На початку ХХ століття були описані довгі модифікації, поступово згасаючі в ряду поколінь. В 1927 році Б.Л. Астауров відкрив «третю мінливість» (19, 54). Достатньо давно розшифровані механізми епігенетичних феноменів – ацетилювання гістонів і метилювання ДНК (68). «Гістоновий код» являє собою набір модифікацій гістонових «хвостів» на поверхні нуклеосом, який можна цілеспрямовано змінювати, піддівати добору й передавати в спадок. Це основний епігенетичний механізм, контролюючий включення або виключення генів і передачу програми контролю від материнської клітини до дочірньої.

У рослинах з епігенетичною мінливістю пов'язані системи виробництва насіння і процеси морфогенезу. Апогамні види з теоретичної точки зору представляють особливий інтерес у тому відношенні, що функція пилку у цій групі не обов'язково пов'язана з донорством батьківського геному і передачею генів потомству від батька. З одного боку, у апогамних (агамоспермних) і рідних гамоспермних видів квітки за морфологією не відрізняються. З іншого боку, пилкові зерна й трубки у апогамних видів можуть виступати не донорами батьківського геному, а сигналами (індукторами), що активують запуск партеногенетичного розвитку ембріонів, тобто виконувати роль «статевого партнера» (69). Поняття «статевий партнер» вказує, що у агамних видів добре виражена прогамна фаза запліднення (пилкок потрапляє на приймочки квіток, проростає, але не стається запліднення) і відсутня гаметогамна фаза (злиття чоловічих і жіночих гамет), проте насіння у таких рослин утворюється у великій кількості.

Відмінності у способах відтворення насіння у гороху і яструбинок (відповідно дво- та однобатьківське успадкування) ілюструють поліморфізм репродуктивних стратегій у двох ботанічних родів (15) і ніяк не обумовлені активністю або неактивністю «специфічних генів партеногенезу» у *Hieracium*. На нашу думку, партеногенетичний розвиток ембріонів відноситься до епігенетичної

форми спадковості та мінливості і пов'язане з отриманням клітинами зародкових мішків або насінневих бруньок квітки зовнішніх або внутрішніх сигналів, які дозволяють перейти від однієї програми розвитку до іншої.

У ботанічній літературі є досить велика кількість описів для систем репродукції насіння, що відрізняються від таких і у гороху, і у яструбинок (70). Цілком імовірно, що рослини можна класифікувати за репродуктивними стратегіями (вони можуть бути схожими або відмінними від відомих у гороху та яструбинок), які розгортаються в онтогенезі, а не визначаються активністю окремих олігогенів (або «генних блоків» і тим більше «генних мереж»). Репродуктивні ознаки й процеси цілком потрапляють у коло проблем біології розвитку, що охоплюються гомологічною мінливістю у рослин за Н.І. Вавіловим (71). Все це вказує не на специфічність генів, які нібито присутні у тих чи інших видів рослин і управляють партеногенезом, а на відмінності в онтогенетичних програмах і пов'язане з циклічністю методів статевої репродукції насіння. Переліче вище дозволяє ставити вкрай важливе в теоретичному відношенні питання: яким шляхом еволюціонують системи репродукції насіння у рослин – генетичним (мутаційним та рекомбінаційним) чи епігенетичним?

Для ілюстрації множинності способів репродукції насіння коротко опишемо системи їхньої репродукції у деяких видів рослин (*Beta vulgaris* L., *Cannabis sativa* L., *Rasa canina* L. та видів роду *Fragaria* L.). Вони широко відомі в ботанічній літературі, причому одночасно і схожі, і не схожі на такі у *Pisum sativum* і *Hieracium*, тобто у них еволюційно склалися типи репродукції насіння, відмінні від таких як у гороху і яструбинок. У названих вище видів у гібридних потомствах реалізуються інші кількісні пропорції генотипів, ніж відкриті Г. Менделем щодо гороху. Більш того, можна експериментально регулювати способи репродукції насіння, змінюючи сигнали із зовнішнього або внутрішнього середовища, тобто здійснювати епігенетичну регуляцію розмноження.

Система репродукції насіння у Beta vulgaris L. (In = 18).

Введена в культуру наприкінці XVIII століття німецьким фізико-хіміком Ф. Ахардом (F.C. Achard) (72). Вважається, що рослинам буряків притаманне перехресне запилення (73, 74). Численними спостереженнями встановлено, що основна частина рослин у популяціях буряків самостерильні (самонесумісні), тобто не утворюють зигот після самозапилення. При попаданні пилку на рильце власної квітки, розвиток пилкової трубки, що почався, незабаром уповільнюється, і протягом 8-9 діб вона не встигає прорости по всій довжині пестика (74). При перехресному ж запиленні пилкові трубки досягають мікропіле і запліднення відбувається вже до кінця 1-ї доби після розкривання квіток. Вважається, що всі

самонесумісні рослини відтворюють насіння завдяки пилку, принесеному з інших рослин.

Модифікувати процес репродукції насіння у буряків вдалося при зміні температурного режиму: при 10-13 °С аутостерильні рослини стають частково аутофертильними (псевдосумісність). Для отримання насіння від самоzapліднення квітконосні рослини культивували до цвітіння при температурі 12-13°C, лише короткочасно підвищуючи її до 15-17°C (75). Система репродукції у цукрових буряків також змінюється, якщо вирощувати рослини у високогірних умовах із помірною середньодобовою температурою (67, 76).

Насіння можна відтворювати і апозиготичним способом: партеногенез у цукрових буряків вперше описав Н.В. Фаворський ще 1920-х роках (77) – співробітник Білоцерківської селекційної станції в Україні. Інформація про партеногенез у буряків з неясних причин довгий час ніким не була затребувана, і статтю Н.В. Фаворського почали цитувати лише в 1970-ті роки. Українські біологи, повторивши досліди Н.В. Фаорського виявили у буряків нуцелярну ембріонію – додаткові зародки, що виникають з клітин нуцеллюсу і проростають у зародкові мішки (73, 78, 79). Незабаром ці дослідження в СРСР розширилися, і окрім українських біологів (70), роботи з партеногенезу у буряків почали проводити казахські (80, 81) і російські (82) вчені.

Експерименти з партеногенетичної репродукції дозволили змінити уявлення про механізми відтворення насіння у *B. vulgaris*: рослинам буряків притаманні обидва способи – як одно-, так і двобатьківський (83). В даний час одnobатьківський спосіб репродукції у буряків позначають як партеногенетичний або безпилковий. З цією метою для отримання насіння стали вирощувати не пилкофертильні, а пилкостерильні рослини буряків – поміщаючи їх під ізолятори, або вирощуючи на ізольованих ділянках. Роботи з отримання насіння в безпилковому режимі вже виконані на обширному матеріалі протягом багатьох поколінь репродукції (83-85). Відзначено, що пилкостерильні рослини буряків дають досить велику кількість насіння (причому кращої якості) саме при партеногенетичній репродукції (86). Найбільш несподіваною, на перший погляд, виявилася та обставина, що при безпилковій репродукції відбувається розщеплення за будь-якими маркерними ознаками (автосегрегація) (40, 83, 84, 87-89).



Рис. Епігенетична мінливість по забарвленню поверхні та м'якоті коренеплодів в апозиготичному поколінню цукрових буряків.

Приклад подібного розщеплення – фенотипова різноманітність забарвлення шкірки і м'якоті коренеплоду в одному апозиготичному потомстві рослини з білим забарвленням кореня (рис.). Апозиготичну репродукції насіння у цукрових буряків супроводжують епігенетичні зміни в геномі. Зокрема, від материнської рослини з білим корінням виникли рослини, коріння яких має червоне (рожеве) або жовте забарвлення. Аналіз автосегрегації за ознаками забарвлення показав, що спостережуваний феномен, ймовірно, пов'язаний з активацією локусу *Pp*, що контролює синтез пігментів у різних форм буряків. Це означає, що у апозиготичному потомстві відбулася активація генів забарвлення, тобто має місце епігенетична мінливість (70, 90), яка у статевих потомствах не виявлялася. Якщо в менделівських розщеплення на гороху за моногенно успадкованою маркерною ознакою виникають пропорції генотипів 1AA:2Aa:1aa (або 3:1), то в апозиготичних потомствах у буряків ми маємо справу зі співвідношенням 3AA:8Aa:3aa (83, 84). Отже, отримання насіння у буряків включає як систему репродукції, аналогічну тій що для гороху (двобатьківський спосіб), так і характерну для яструбинок (партеногенетичний спосіб). Прикладів подібного поліморфізму в способах відтворення насіння рослин, ймовірно, існує безліч.

Успадкування і регуляція статі квіток у конопель (*Cannabis sativa* L., $2n = 20$).

Коноплі посівні (сім. *Cannabiaceae*) – дводомна рослина, у якої стать квіток визначається статевими хромосомами: у XX-рослин квітки пестичні (гінецейні) (матірка), а у XY-рослин вони тичинкові (андроцейні) (поскінь). «У звичайних посівах у коноплі співвідношення чоловічих і жіночих рослин близьке до 1:1, що

вважається результатом гетерогаметності однієї статі» (91, с. 7). У нормі, коноплям властивий сингамний спосіб детермінації статі квіток (хромосомне визначення статі реалізується в момент злиття чоловічих і жіночих гамет), але можлива епігенетична детермінація.

Регуляція статі квіток у ході розвитку рослини позначається як епігамне визначення статі: каріотипно ідентичні фітомери формують або тичинкові, або маточкові, або обох статей. «У конопель ми спостерігаємо різку й різноманітну зміну квітки під впливом зовнішніх умов. Під впливом укороченого дня, при вирощуванні в теплиці, а також при травматичних пошкодженнях у конопель з'являються інтерстатеві квітки та квітки протилежної статі як на чоловічих, так і жіночих рослинах. Чоловічі та жіночі рослини можуть виробляти квітки протилежної статі та обох статей. Це говорить про те, що в селекційній роботі травматичні пошкодження та фотоперіоди можуть бути використані як провокаційний метод для виявлення ступеня однодомності» (91, с. 8). Умови середовища (сигнали), як впливає з експериментів Н.М. Гришка і співробітників (91), дозволили регулювати як стать квіток, так і систему репродукції насіння конопель, зберігши статус статевих хромосом у геномі. Якщо в нормі у конопель реалізується виключно перехресне запліднення і насіння відтворюється тільки на рослинах з жіночими квітками, то, модифікуючи квітки (стрес пошкодження) у рослин обох статей, вдається репродукувати насіння не тільки у жіночих, а й у чоловічих рослин (91, 92).



Рис. Цвітіння рослин конопель (*Cannabis sativa* L.)

Дослідження, виконані українськими біологами, призвели до революційних змін у селекції конопель: було отримано однодомні форми, які можна піддати самозапиленню. Це дозволило, зокрема, створити сорти конопель без каннабіоїдів, чого фактично неможливо було зробити у дводомних конопель (93).

Система репродукції насіння у рослин суниці (під *Fragaria L.*) (сім. *Rosaceae*)

Беручи до уваги той факт, що в роді *Fragaria* є кілька роздільностатевих видів, прийнято вважати, що репродукція насіння у суниці здійснюється при перехресному заплідненні. Двостатеві (гермафродитні) квітки зустрічаються лише у диплоїдних видів (94), а в популяціях поліплоїдних видів, поряд з рослинами, що формують квітки обох статей, є рослини як з чисто гінецейними, так і з чисто андроцейними квітками (рис.). У суниці до того ж зустрічається мультівідуальна мінливість – «є сорти крупноплідної суниці, що мають на одному суцвітті всі три типи квіток» (94, с. 107).



*Рис. Квіти суниці (під *Fragaria*) – андроцейний, гінецейний і гермафродитний (зліва направо)*

Тим часом статевий (гамоспермний) спосіб репродукції насіння у суниці може, як і у буряків, наприклад, поєднуватися з агамоспермним, тобто у рослині роду *Fragaria* спостерігається як одно- так і двобатьківський тип репродукції насіння. У суниці не описаний автономний партеногенез, але відомий індукційний (ембріогенез викликається чужим запиленням, тобто нанесенням на гінецейні квітки пилку від інших видів суниці або інших родів сімейства *Rosaceae*).

«При віддалених схрещуваннях (як у *Fragaria*, так і інших родів) дуже часто виникають рослини материнського типу з тим самим числом хромосом, що й у материнської форми. Вивчення показало, що обов'язкова умова виникнення матроклинних сіянців – запилення. Відповідно до С.С. Хохлова, псевдогамія [механізм індукції партеногенезу, у якому спермій запліднює центральне ядро зародкового мішка, а яйцеклітина розвивається партеногенетично; при псевдогамії

пилковий партнер не є батьківським батьком, оскільки передача генів від гамети (спермія) до яйцеклітини (апозиготи) не відбувається – прим. авт.] зустрічається в 6 з 14 родів *Rosaceae*, для яких відомий апоміксис» (31, с. 88). «Октоплоїди східної суниці запилювали: пилком диплоїдної лісової суниці (*F. vesca*, $2n = 14$), індукованих автотетраплоїдів лісової суниці (*F. vesca*, $2n = 28$), диплоїдної лісової полуниці (*F. collina*, $2n = 14$) полуниці (*F. colina*, $2n = 28$), гексаплоїдної садової полуниці (*F. moschata*, $2n = 42$), великоплідної суниці (*F. ananassa*, $2n = 56$), а також сумішшю пилку східної суниці (*F. orientalis*, $2n = 28$) та 16-плоїдної великоплідної суниці. У всіх випадках зав'язуваність плодів і насіння була практично однаковою, за винятком комбнацій № 20-3 x *F. collina* $2n$ та № 25 x *F. collina* $2n$. У цих комбінаціях плоди значно перевершували за величиною плоди, що розвинулися при вільному запиленні. Сіянци були дуже нетипові для віддалених гібридів. Сіянци від вільного запилення октоплоїдів і від схрещування їх з різними видами перевершують як октоплоїди, так і східну тетраплоїдну суницю за розмірами й облистненістю. У більшості сіянтів квітконоси вищі за листя і число їх більше, ніж у $4n$ і $8n$ східної суниці. Плодючість сіянтів вища, ніж у вихідних октоплоїдів, і в ряді випадків вища, ніж у $4n$ східної суниці. Цитологічний аналіз показав, що незалежно від варіанта запилення на індукованих октоплоїдах східної суниці, рослини, отримані з насіння, що зав'язалися на індукованих октоплоїдів, мали $2n = 28$ замість очікуваних 56, 21, 35, 84 і т.д. Пояснити появу тетраплоїдних сіянтів при пиленні октоплоїдів *F. orientalis* пилком різних видів є можливим лише за допомогою апоміксису» (31, с. 93-94). Д.Ф. Петров із співробітниками виконали великий обсяг робіт з запилення автотетраплоїдної суниці (*F. vesca*, $2n = 28$) пилком інших видів суниці з різною плоїдністю клітинних ядер (31). Підсумок всіх запилень був той самий – індуція розвитку у *F. vesca* партеногенетичного насіння (гібридні в досвіді ніколи не виникали).

В інших аналогічних експериментах при запиленні квіток крупноплідної суниці *F. ananassa* L. пилком віддаленого виду гусячого перстачу (*Potentilla anserine* L.) у насінневих потомствах, одержуваних за рахунок псевдогамного запліднення, спостерігається автосегрегація за базовими репродуктивними ознаками – за статтю квіток та ремонтантністю. Це означає, що партеногенетичні насінневі потомства, отримані від чужозапилення та псевдогамного запліднення, розвинулися з генеративних клітин зародкових мішків, що пройшли мейоз. В силу поліплоїдного геному *F. ananassa* ($2n = 8x = 56$) сегрегація за маркерними ознаками здійснюється за полісомічним типом (95, 96) і аналогічна тій, що описана при автосегрегації у цукрових буряків (71).

Система репродукції насіння в Rosa canina L.

$(2n = 5x = 35, \text{ сім. } Rosaceae)$

Шипшина *R. canina*, або собача троянда (рис. 7), – пентаплоїдний вид, тобто один із видів з непарною поліплоїдією. Незважаючи на пентаплоїдність геному, насіння у *R. canina* відтворюється за допомогою подвійного запліднення, але внесок материнського та батьківського батьків у геномний склад потомства неоднаковий. Спосіб формування макро-і мікроспор у *R. canina* відрізняється від такого у більшості рослин як із сімейства *Rosaceae*, і з інших сімейств з парним числом геномів на клітину.

У роботах шведських цитогенетиків А. Густафсона, А. Хаконсена й Ф. Фагерланда (A. Gustafsson, A. Hakonsson, F. Fagerland) (97, 98) було показано, що у *R. canina* в мейотичному розподілі беруть участь не всі хромосоми, а лише 14 з 35. Ці 14 хромосом утворюють при кон'югації 7 пар бівалентів, причому кон'югація гомологів у клітинах материнських мегаспор та батьківських мікроспор однакова. Інші хромосоми (21 шт.) у мейозі участі не беруть і на препаратах представлені унівалентами. Після закінчення першого поділу мейозу 28 хромосом розташовуються на мікропілярному кінці, а решта 7 – на іншому кінці клітини. Другий поділ мейозу протікає нормально, і в результаті виникають лінійні тетради з мега-і мікроспор (по дві клітини з 28 та 7 хромосомами). Одна з 28-хромосомних мегаспор перетворюється на функціональний зародковий мішок. У пиляках, навпаки, функціональними виявляються лише пилкові зерна з 7 хромосомами, а клітини з 28 хромосомами дегенерують. При перехресному заплідненні 28-хромосомні яйцеклітини зливаються з 7-хромосомними сперміями, відновлюючи стан ядра до пентаплоїдного ($2n = 5x = 35$).



Рис. Квіти пентаплоїдної шипшини Rosa canina, що формує анізогамні мега- та мікроспори

Таким чином, у гетерогаметної шипшини *R. canina* внесок пилкової та материнської форми в геном насінневого потомства становить, відповідно 20 та

80%. Подібні випадки анізогамії позначають у літературі термінами «сегментний партеногенез» або «сегментна агамоспермія». Очевидно, що схема розщеплень і числові пропорції генотипів за рядом ознак у шипшини *R. canina* можуть як відповідати правилам Менделя, відкритим для гороху (для однієї частини геному), так і кардинально від них відрізнятись (для іншої частини геному).

На закінчення, підбиваючи короткий підсумок обговоренню двох парадигм спадковості, мінливості та розвитку, відзначимо, що у межах геноцентричної парадигми, що у ХХ столітті, основне джерело спадкової мінливості у популяціях рослин і тварин пов'язують із мутаціями і рекомбінаціями генів у геномах. Вперше правила успадкування ознак у рослин були сформульовані Г. Менделем в 1865 на основі експериментів з горохом посівним (*Pisum sativum*). Ці дослідження призвели до народження на початку ХХ століття нової науки – генетики, яка сильно вплинула на весь хід розвитку досліджень зі спадковості та мінливості протягом усього ХХ століття. Логічними вершинами розвитку ідеї Г. Менделя про спадкові фактори стали хромосомна теорія спадковості Т. Моргана (1915) і відкриття хімічного коду молекул нуклеїнових кислот Дж. Уотсоном (J. D. Watson) і Ф. Криком (F. Crick) (1953).

Тим часом результати робіт Г. Менделя (1869) з вивчення успадкування забарвлення квіток у рослин роду *Hieracium* виявилися по суті протилежними отриманим ним на *Pisum sativum*. Однак ці спостереження Г. Менделя, за нашими уявленнями, не менш значущі для розуміння природи спадкової мінливості, ніж дослідження на посівному гороху. Мінливість у гібридних поколіннях у рослин яструбинки виявилася пов'язаною не лише з дискретними факторами забарвлення квіток у схрещуваних форм, як це зазначалося у гороху, але також була зобов'язана структурі ядра клітин (поліплоїдія) та способу репродукції насіння – одно- або двобатьківському. Оцінити у повному обсязі складність і важливість відкритих їм у видів яструбинки закономірностей успадкування Г. Мендель не зміг, але в даний час ці результати фактично знаходяться в руслі досліджень епігенетичної спадковості і мінливості (99-101).

ЕГП не менш популярна серед сучасних біологів, ніж ГЦП у ХХ столітті. Експерименти на багатьох біологічних об'єктах протягом ХХ століття призвели до розуміння обмеженості ГЦП, що не дозволяє пояснити багато фактів спадкової мінливості у рослин і тварин. Наприклад, мінливість числа геномів в ядрах рослинних клітин (поліплоїдія) абсолютно не зачіпає будову генів та їх розташування в хромосомах, але у поліплоїдних рослин спостерігаються дуже сильні відмінності від диплоїдів і значуща мінливість за будь-якими морфологічними, фізіологічними та біохімічними ознаками.

Одним із найважливіших етапів становлення ЕГП було відкриття Б.Л. Астауровим у 1927 році третьої («асиметричної») мінливості, що отримала пізніше позначення епігенетичної. Виникнення уявлень про цей тип мінливості слід, ймовірно, віднести до початку ХІХ століття і Ж.Б. Ламарку (J.-B. Lamarck) з його концепцією про успадкування набутих ознак, яку наприкінці життя був змушений визнати і Ч. Дарвін.

Отже, з третім, епігенетичним типом мінливості у рослин пов'язані системи відтворення насіння та морфогенетичні процеси, особливо виникнення різних типів симетрії та фрактальних структур (як відомо, вони реалізуються у вигляді самоорганізації і контролюються безпосередньо генами). Розгляд способів утворення насіння в різних видів і родів свідчить, що репродуктивні ознаки рослин здебільшого важко віднести до Менделєвського, а їх успадкування, як правило, має епігенетичну природу. Відмінності у способах репродукції насіння у гороху (подвійне запліднення) і яструбинок (апогамія) ілюструють поліморфізм репродуктивних стратегій у двох ботанічних родів і ніяк не пов'язані з активністю чи неактивністю специфічних «генів партеногенезу». На нашу думку, партеногенетичний розвиток ембріонів у рослин відноситься до епігенетичної мінливості і пов'язаний із отриманням клітинами зародкових мішків або насінневої бруньки квітки зовнішніх або внутрішніх сигналів, що дозволяє перейти від однієї програми розвитку до іншої. Множинність способів репродукції насіння у ряду рослинних видів (*Beta vulgaris* L., *Cannabis sativa* L., *Rosa canina* L. та роду *Fragaria* L.) ілюструє як схожість, так і відмінності у їх спадкових системах.

Таким чином подальше підвищення урожаю сільськогосподарських культур в значній мірі залежить від покращення селекційних технологій – назріла нова стратегія біологізації рослинництва в рамках епігенетичної парадигми.

Отже, будь яка ознака продуктивності рослин являється не тільки продуктом дії генів, а є результатом взаємодії лімітуючих факторів зовнішнього середовища з набором продуктів генів в клітині – еколого-генетична організація кількісних ознак рослин. Селекціонерам необхідно в своїх програмах враховувати епігенетичний фактор.

ЛІТЕРАТУРА

1. Докинз Р. Эгоистичный ген (пер. с англ.). Москва, 1993.
2. Липтон Б. Умные клетки: биология убеждений. Как мышление влияет на гены, клетки и ДНК. Москва, 2011.
3. Buss L.W. Evolution, development and units of selection. PNAS USA, 1983, 80: 1387-1391.
4. Hartwell L.H., Hopfield J.J., Leibler S., Murray A.W. From molecular to modular cell biology. Nature, 1999, 402: 47-52.
5. Hurd P.J. The era of epigenetics. Brief. Funct. Genomics, 2010, 9(5-6): 425-428.
6. Драгавцев В.А. Уроки эволюции генетики растений. Биосфера, 2012, 4(2): 245-256.
7. Малецкий С.И., Мелентьева С.А., Татур И.С., Юданова С.С., Малецкая Е.И. Сохранение гибридной мощности в апозиготических потомствах сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.). Вести НАН Беларуси (серия аграрных наук), 2013, 1: 65-72.
8. Bastow R., Mylue J.S., Lister C., Lippman Z., Martienssen R.A., Dean C. Vernalization requires epigenetic silencing of FLC by histone methylation. Nature, 2004, 427: 164-167.
9. Sung S., Amasino R.M. Vernalization and epigenetics: how plants remember winter. Curr. Opin. Plant Biol., 2004, 7: 4-10.
10. Спенсер Г. Наследственность. Основания биологии. Санкт-Петербург, 1870: 173-187.
11. Rieger R., Michaelis A., Green M.M. Glossary of genetics. Classical and molecular. Berlin-Heidelberg-NY-London etc., Springer-Verlag, 1991.
12. Тимирязев К.А. Наследственность. Москва, 1939 (соч., т. 6): 164-195.
13. Fisher R.A. The correlation between relatives on the supposition of mendelian inheritance. Royal Society of Edinburgh, 1918, 52: 399-433.
14. Малецкий С.И. Семантическая структура понятий «наследственность» и «эволюция». Информационный вестник ВОГиС, 2009, 13(4): 820-852.
15. Bateson W. Mendel's principles of heredity. London, Cambridge, NY, 1909.
16. Вавилов Н.И. Менделизм и его значение в биологии и агрономии. Грегор Мендель. Опыты над растительными гибридами. Москва, 1965: 98-106.
17. Картель Н.А., Макеева Е.Н., Мезенко А.М. Генетика (энцикл. слов.). Минск, 2011.
18. Nogler G.A. The lesser-known Mendel: his experiments on *Hieracium*. Genetics, 2006, 172: 1-6.
19. Астауров Б.Л. Исследование наследственного изменения галтеров у *Drosophila melanogaster*. Журн. эксп. биол., 1927, 3(1-2): 1-61; 3(3-4): 199-201.

20. Богданова Е.Д. Морфогенетическая изменчивость пшеницы, индуцированная никотиновой кислотой. Алма-Ата, 1984.
21. Богданова Е.Д., Махмудова К.Х. Эпигенетика мягкой пшеницы. Алматы, 2012.
22. Малецкий С.И. Иерархия единиц наследственности. В сб.: Эпигенетика растений. Новосибирск, 2005: 7-54.
23. Durrant A. The environmental induction of heritable change in *Linum*. *Heredity*, 1962, 17(1): 431-439.
24. Мендель Г. Опыты над растительными гибридами (1865). Москва, 1965: 7-48.
25. Хржановский В.С. Род ястребинок – *Hieracium*. Курс общей ботаники. Москва, 1976: 327.
26. Ostenfeld C.H. Experiments on the origin of species in the genus *Hieracium* (apogamy and hybridism). *New Phytologist*, 1912, 11(9): 347-354.
27. Род *Hieracium*. В кн.: Хромосомные числа цветковых растений. Ленинград, 1969: 111-114.
28. Ostenfeld C.H. Further studies on the apogamy and hybridization of the *Hieracia*. *Zeitschrift fur Inductive Abstammungs und Vererbungshre*, 1910, 3(1): 241-285.
29. Хохлов С.С. Апомиксис: классификация и распространение у покрытосеменных. В сб.: Успехи современной генетики. Москва, 1967, т. 1: 43-105.
30. Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г. Выявление апомиктических растений во флоре цветковых растений СССР. Саратов, 1978.
31. Петров Д.Ф., Санкин Л.С., Сухарева Н.Б., Лукина Л.А. О редуцированной псевдогамии у автополиплоидной восточной земляники. В сб.: Проблемы апомиксиса у растений и животных. Новосибирск, 1973: 88-95.
32. Холодковский Н.А. Биологические очерки. Москва-Петроград, 1923.
33. Малецкий С.И., Левитес Е.В., Батулин С.О., Юданова С.С. Репродуктивная биология растений. Генетический словарь. Новосибирск, 2004.
34. Smith J. Notice of plant produced seeds without any apparent action of pollen. *Transaction of the Linn. Society (Meeting of June 18th 1839)*. London, 1841: 509-512.
35. Мендель Г. Письма к К. Негели (1866-1873). В кн.: Опыты над растительными гибридами. Москва, 1965: 57-96.
36. Rosenberg O. Cytological studies on the apogamy in *Hieracium*. *Sv. Bot. Tidskr.*, 1907, 7: 918-919.
37. Петров Д.Ф. Апомиксис в природе и опыте. Новосибирск, 1988.
38. Haldane J.R.S. Theoretical genetics of autopolyploids. *J. Genet.*, 1930, 22: 359-372.

39. Лутков А.Н. Полиплоидия в эволюции и селекции растений. В сб.: Экспериментальная полиплоидия в селекции растений. Новосибирск, 1966: 7-34.
40. Левите с Е.В., Овечки на О.Н., Малецкий С.И. Авто- и эписегрегация по признакам окраски в агамоспермных потомствах свеклы (*Beta vulgaris* L.). Генетика, 1999, 35(8): 1086-1092.
41. Hanna W.W. Use of apomixes in cultivar development. Adv. Agronomy, 1995, 54: 333-350.
42. Kindiger B., Sokolov V. Progress in the development of apomictic maize. Trends in Agronomy, 1997, 7: 75-94.
43. Savidan Y. Apomixis and agamic complex: from theory to practice. In: Species complex, gene flow and plant genetic resources. Paris, 1992: 291-300.
44. Петров Д.Ф. Генетические основы апомиксиса. Новосибирск, 1979.
45. Richards A.J. Agamospermy. In: Plant breeding system. London-Weinheim-NY-Melburne-Madras, 1997: 396-450.
46. Клименко В.В. Партеногенез: прошлое, настоящее и будущее. Биология в школе, 2006, 4: 3-12; 7: 3-7.
47. Филипченко Ю.А. Индивидуальная изменчивость. В кн.: Изменчивость и методы ее изучения. Основы биологической вариационной статистики. Ленинград, 1926: 5-32.
48. Кэксер Г. Кинетические модели развития и наследственности. В кн.: Моделирование в биологии. Москва, 1963: 42-64.
49. Батыгина Т.Б. Теоретические основы репродукции растений. От микроспоры к сорту. Москва, 2010: 12-74.
50. Драгавцев В.А., Литун П.П., Шкель Н.М., Нечипоренко Н.Н. Модель эколого-генетического контроля количественных признаков растений. ДАН СССР, 1984, 274(3): 720-723.
51. Яблонка Е., Лэмб М. Эпигеном в эволюции: за пределами современного синтеза. Вісник Укр. тов-ва генетиків і селекціонерів, 2008, 6(2): 337-355.
52. Савельев С.В. Изменчивость и гениальность. Москва, 2012.
53. Голубовский М.Д. Век генетики: эволюция идей и понятий. Научно-исторический очерк. Санкт-Петербург, 2000.
54. Астауров Б.Л. Исследование наследственных нарушений билатеральной симметрии в связи с изменчивостью одинаковых структур в пределах организма. Наследственность и развитие (избр. тр.). Москва, 1974: 54-109.
55. Бабков В.В. Принцип Астаурова: автономная изменчивость признаков. В кн.: Московская школа эволюционной генетики. Москва, 1985: 59-72.

56. Струнников В.А., Вышинский И.М. Реализационная изменчивость у тутового шелкопряда. В кн.: Проблемы генетики и теория эволюции. Новосибирск, 1991: 99-114.
57. Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. Феногенетическая изменчивость и правило Б.Л. Астаурова. В кн.: Феногенетическая изменчивость и методы ее изучения. Екатеринбург, 2007: 8-18.
58. Golubev A.G. Genes at work in random bouts. Prospects & Overviews. Bioessays, 2012, 34: 311-319.
59. Урманцев Ю.А. Симметрия природы и природа симметрии. Москва, 1974.
60. Ригер Р., Михаэлис А. Генетический и цитогенетический словарь. Москва, 1967.
61. Иоганнсен В. Элементы точного учения об изменчивости и наследственности с основами биологической вариационной статистики. Ленинград, 1933.
62. Тимофеев-Ресовский Н.В. О фенотипическом проявлении генотипа. I. Геновариации *radius incompletus* у *Drosophila funebris*. Журн. эксп. биол. (сер. А), 1925, 1(3-4): 93-142.
63. Арин штейн А.И. Переделка двудомных форм конопли в однодомные. В кн.: Наследственность и изменчивость растений, животных и микроорганизмов. Т. 2. Москва, 1959: 104-110.
64. Струнников В.А. Третья изменчивость. Природа, 1989, 2: 17-27.
65. Turing A.M. The chemical basis of morphogenesis. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, 1952, 237(641): 37-72.
66. Мандельброт Б. Фрактальная геометрия природы. Москва-Ижевск, 2002.
67. Малецкий С.И., Денисова Э.В., Лутков А.Н. Получение самоопыленных линий у самонесовместимых растений сахарной свеклы. Генетика, 1970, 6: 180-184.
68. Holliday R., Pugh J.D. DNA modification mechanisms and gene activity during development. Science, 1975, 187: 226-232.
69. Urbanska K.M. Pollen, mating and paternity in agamosperous angiosperms. Plant Species Biology, 1994, 9: 57-67.
70. Роик Н.В., Ковальчук Н.С., Яцева О.А., Малецкий С.И. Окраска корнеплодов в апозиготических потомствах сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.). Сахарная свекла, 2012, 9: 85-93.
71. Малецкий С.И., Малецкая Е.И., Юданова С.С. Апозиготический способ репродукции семян в системе рода *Beta* (*Chenopodiaceae*) и гомологические ряды Н.И. Вавилова. Вавиловский журнал генетики и селекции, 2011, 15(1): 66-80.

72. Aschard F.C. Ausführliche Beschreibung der Methode nach welcher bei der Kultur der Runkelrube verfahren werden muß, um ihren Zuckerstoff nach Möglichkeit zu vermehren: Reprint. Berlin, Akademie-Verlag, 1984, Bd. 63.

73. Зайковская Н.Э. Биология цветения, цитология и эмбриология сахарной свеклы. В сб.: Биология и селекция сахарной свеклы. Москва, 1968: 137-207.

74. Харечко-Савицкая Е.И. Цитология и эмбриология сахарной свеклы. Т. 1. Свекловодство. Киев, 1940: 453-550.

75. Харечко-Савицкая Е.И. Метод получения семян при самоопылении аутостерильных рас свеклы. Доклады АН СССР, 1938, 18: 469-474.

76. Oldemeyer R.K., Smith P.B. Importance of sugar beet hybrid development. J. Int. Inst. Res. Beet, 1965, 1: 16-27.

77. Фаворский Н.В. Материалы по биологии и эмбриологии сахарной свеклы. Труды научного института селекции, вып. II (Киев), 1928: 3-11.

78. Ширяева Э.И., Ярмолюк Г.И., Кулик А.Г. Апомиксис у сахарной свеклы. В сб.: Цитогенетические и цитоэмбриологические исследования в селекции сахарной свеклы. Киев, 1988: 28-38.

79. Ширяева Э.И., Ярмолюк Г.И., Кулик А.Г., Червякова В.А. Апомиксис у самоопыленных линий сахарной свеклы и использование его в селекции на гетерозис. Цитология и генетика, 1989, 24(3): 39-44.

80. Сеилова Л.Б. Апомиксис у сахарной свеклы и его использование в практической селекции. Автореф. док. дис. Алматы, 1996.

81. Сеилова Л.Б. Эмбриология агамоспермии у линейных форм сахарной свеклы. В сб.: Энциклопедия рода: биология, генетика и селекции свеклы. Новосибирск, 2010: 158-163.

82. Богомоллов М.А. Индуцированный апомиксис и использование его в селекции сахарной свеклы. В сб.: Энциклопедия рода: биология, генетика и селекции свеклы. Новосибирск, 2010: 504-513.

83. Малецкий С.И., Малецкая Е.И. Самофертильность и агамоспермия у сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.). Генетика, 1996, 32(12): 1643-1650.

84. Малецкий С.И. Биномиальные распределения в генетических исследованиях на растениях. Новосибирск, 2000.

85. Юданова С.С., Малецкая Е.И. Связь эпигеномной изменчивости с семенной продуктивностью при апозиготическом способе размножения сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.). Досягнення і проблеми генетики, селекції та біотехнології. Киев, 2007, Т. 2: 221-225.

86. Цильке Р.А., Позняк С.И., Малецкая Е.И., Юданова С.С., Малецкий С.И. Завязываемость плодов у гибридов сахарной свеклы при апозиготической

репродукции в контрастных условиях выращивания. Вестник НГАУ (Новосибирск), 2010, 5(3): 19-25.

87. Левитес Е.В., Малецкий С.И. Авто- и эписегрегация по репродуктивным признакам в агамоспермных потомствах свеклы (*Beta vulgaris* L.). Генетика, 1999, 35(7): 939-948.

88. Левитес Е.В., Шахова И.С., Кирикович С.С. Повторный цикл яровизации и цветения как фактор эпигенетической изменчивости у сахарной свеклы. Новосибирск, 2001.

89. Левитес Е.В., Шкутник Т., Овечкина О.Н., Малецкий С.И. Псевдосегрегация в агамоспермных потомствах пыльцестерильных растений сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.). Доклады РАН, 1998, 362(3): 430-432.

90. Роїк М.В., Ковальчук Н.С., Яцева О.А., Малецкий С.І. Що до генетичної регуляції експресії забарвлення коренеплодів цукрових буряків (*Beta vulgaris* L.). Вісник аграрної науки УААН (Київ), 2012, 10: 42-48.

91. Гришко Н.Н. Новое в селекции конопли. Доклады ВАСХНИЛ, 1935, 3(1): 5-14.

92. Гришко Н.Н., Делоне Л.Н. Курс генетики. Москва, 1938.

93. Вировиц В.Г., Лайко И.М., Ситник В.П. и др. Однодомні посівні коноплі (*Cannabis sativa* L.) як приклад реверсної зволюції організмів. Фактори експериментальної еволюції організмів. Київ, 2006, Т. 3: 18-22.

94. Федорова Н.Я. Межвидовая и внутриродовая гибридизация земляники и ее значение для селекции. Социалистическое растениеводство, 1935, 15: 101-110.

95. Батурин С.О., Сухарева Н.Б., Малецкий С.И. Использование апомиксиса для изучения наследования ремонтантности у земляники крупноплодной (*Fragaria ananassa* Duch.). Генетика, 1995, 31(10): 1418-1424.

96. Малецкий С.И., Сухарева Н.Б., Батурин С.О. Наследование пола у апомиктических семян земляники крупноплодной (*Fragaria ananassa* Duch.). Генетика, 1994, 30(2): 237-243.

97. Fagerland F. Die bastarde der Canina rosen, ihre Syndese und Formbildungsverhältnisse. Act. Hort. Berg., 1945, 14: 9-37.

98. Gustafsson A., Hakonsson A. Meiosis in some rose hybrids. Botanical Nature Hist., 1942: 331-342.

99. Thomas P.T. Reproductive versatility in *Rubus*. II. The chromosome and development. J. Genet., 1940, 40: 119-128.

100. Роїк Н.В., Ковальчук Н.С., Яцева О.А. Апоміксис у цукрових буряків. Вісник аграрної науки УААН (Київ), 2010, 9: 19-22.

101. Кунах В.А. Онтогенетическая пластичность генома как основа адаптивности растений. (Жебраковские чтения III). Минск, 2011.