

(особенно в доминантно-короткостебельных сортах ржи) значительно влияет на объемы и жесткость отбора, а следовательно, на объемы производства семян элиты и, естественно, на темпы внедрения в производство новых сортов.

Таким образом, применение специально закладываемых питомников отбора дает возможность увеличить (в 5–6 раз) площадь для изучения каждого потомства в питомнике испытаний потомств первого и второго года, значительно сократить количество закладываемых потомств, ускорить выращивание высококачественных оригинальных семян и получать необходимое их количество с меньшими затратами труда и средств.

С одного гектара питомника размножения первого года можно получить не менее 30,0 ц кондиционных семян, которые передаются элитопроизводящим хозяйствам.

Применяемая схема семеноводства имеет то преимущество, что процесс получения оригинальных и элитных семян наиболее полно насыщен элементами селекционной работы. Он способствует поддержанию высокой гетерозиготности популяции, появлению новых ценных по комплексу признаков и свойств форм для эффективного отбора, формированию сбалансированной гетерозисной популяции, приспособленной к изменяющимся условиям среды.

Более 50 % посевных площадей озимой ржи в Беларуси приходится на долю тетраплоидных сортов. Нормальное оплодотворение и развитие завязи тетраплоидной ржи происходит в том случае, когда произошло опыление пыльцой внутри сорта или пыльцой других сортов тетраплоидной ржи. Существует генетический барьер несовместимости между тетраплоидной и диплоидной рожью.

Биологическое засорение при переопылении этих двух форм ржи не происходит, но увеличивается через зерница у тетраплоидной ржи, которая снижает урожайность. Наши исследования, проведенные в разные годы, показали, что сильное взаимное влияние обеих уровней

плоидности озимой ржи на оплодотворение наблюдается только при непосредственном соседстве растений. Уже на расстоянии 5 метров это влияние было слабым, а на расстоянии 10 метров – едва обнаруживалось.

Более опасно механическое смешивание семян диплоидных и тетраплоидных сортов, которое может быть при севе, сортировке, уборке и хранении зерна. Если в составе тетраплоидных сортов присутствует 10 % диплоидов, снижение урожая может достигать от 6,5 до 8,1 ц/га.

Семена диплоидных сортов при содержании их в смеси с тетраплоидными до 10 % можно отделить (как более мелкозерную фракцию) путем сортирования на решетках с размером ячеек 2,5 мм и выше, а для посева использовать крупную фракцию. Определение массы 1000 зерен показало, что со снижением озерненности колоса масса 1000 зерен возрастает. За счет более высокой крупности зерна полностью или в большей степени компенсируется потеря урожайности в результате снижения озерненности колоса. Пониженная озерненность тетраплоидной ржи, вызванная переопылением с диплоидными сортами, не наследуется в последующих поколениях.

Эти и другие исследования позволили внести предложение о снятии ограничений по пространственной изоляции между посевами диплоидной и тетраплоидной ржи в новой редакции «Инструкции по апробации сортовых посевов сельскохозяйственных культур».

Неспособность тетраплоидной ржи скрещиваться с диплоидной обеспечивает сохранность новых сортов и облегчает использование их в производстве.

Заключение

Строгое соблюдение научно обоснованных приемов выращивания семян в звеньях оригинального семеноводства, высокий уровень соблюдения технологических регламентов в звеньях элитного семеноводства способствуют ускоренному размножению семян новых сортов и быстрому внедрению их в производство.

Литература

1. Результаты испытаний сортов озимых, яровых зерновых, зернобобовых и крупяных культур на хозяйственную полезность Республики Беларусь за 2011–2013 гг. – Мн., 2014.
2. Государственный реестр сортов и кустарниковых пород, допущенных к использованию в Республике Беларусь / Отв. ред. В.А. Бейня. – Минск, 2014. – 204 с.
3. Урбан, Э.П. Озимая рожь в Беларуси: селекция, семеноводство, технология возделывания / Э.П. Урбан. – Минск: Беларус. навука, 2009. – 269 с.

УДК 633.63: 631.52

НАСЛЕДОВАНИЕ ОКРАСКИ ГИПОКОТИЛЕЙ В АПОЗИГОТИЧЕСКИХ ПОТОМСТВАХ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ (*BETA vulgaris* L.)

Н.В. Роик, доктор с.-х. наук, О.А. Яцева, кандидат с.-х. наук,
Н.С. Ковальчук, зав. лаборатории цитогенетики
Институт биоэнергетических культур и сахарной свеклы, Украина
С.И. Малецкий, доктор биологических наук
Институт цитологии и генетики СО РАН, Россия

(Дата поступления статьи в редакцию 26.11.2014 г.)

Исследовали авто segregацию по признаку окраски гипокотилей в 31 апозиготическом потомстве сахарной свёклы. Доля неокрашенных (зеленых) проростков в изученных выборках варьировала от 0 до 26,5 %. Исследованные потомства распадаются на 7 сегрегационных групп, связанных с различиями в дозах доминантных и рецессивных аллелей локуса Pp, определяющие продукцию пигментов в тканях сахарной свёклы. Наибольшая доля неокрашенных проростков отмечена в потомствах растений с желтой мякотью корня, наименьшая – в потомствах корней с белой мякотью корня.

It was investigated the autosegregation on the basis of coloring of hypocotyls in 31 apomixis genitures of sugar beet. The part of unpainted (green) seedlings in the studied selections varied from 0 to 26,5 %. The studied genitures fall into 7 segregation groups, connected with distinctions in doses of prepotent and recessive alleles of a locus Pp defining production of pigments in fabrics of sugar beet. The greatest share of unpainted seedlings is marked out in genitures of plants with yellow pith of a root, the smallest – in root genitures with white pith of a root.

Введение

К популярным генетическим маркерам у свёклы, используемым в селекционно-генетических исследованиях, относится пигментная окраска корня и гипокотыля, которую детерминируют два локуса – *Y* (yellow) и *R* (red), каждый из которых представлен в популяциях свёклы сериями множественных аллелей [11, 14]. Окраска у свёклы связана с синтезом в клетках пигментов – беталаинов и бетаксантинов, контроль которых осуществляют доминантные аллели двух тесно сцепленных локусов (величина рекомбинации 7–8 %), один из которых (*Rr*) контролирует синтез бетацианинов, а другой (*Yy*) – бетаксантинов [11, 14, 15]. Оба локуса локализованы во II хромосоме [10]. Доминантные *Y*-аллели локуса (*rrYY*) определяют желтую окраску, рецессивные аллели (*yy*) этого локуса – белую окраску корня. Растения генотипа *RRyy* имеют красный гипокотиль и белую окраску корня (рисунок).

Позже был обнаружен третий локус (*Pp*), участвующий в контроле окраски корней свёклы. Шведский генетик Pederson скрещивал белую или бледно-желтую формы кормовой свёклы (сорт Gartons White Knight) с формами сахарной свёклы с белой окраской корня. Несмотря на то, что в скрещиваниях участвовали не пигментированные материалы, в потомствах появлялись растения, у которых мякоть корня была окрашена в красный цвет. Подобные наблюдения позволили предположить: необходим фактор “*P*” (production) для развития красной или желтой окраски корня. Он обнаружен в гомозиготном состоянии у большинства форм свёклы, но отсутствовал у сорта Gartons White Knight, чей генотип записывается как “*RRYYpp*” [12], т.е. рецессивные аллели “*p*” подавляют (супрессируют) синтез пигментов у растений сорта White Knight. Существование третьего локуса, контролирующего пигментирование тканей свекловичного растения, показано и в других исследованиях [12, 2]. Если Linde-Laurson [12] выявила третий локус, ингибирующий развитие окраски корней при гибридологическом эксперименте, скрещивая неокрашенные формы кормовой и сахарной свёклы, то в исследованиях Левитеса с соавт. [2] наличие третьего локуса следовало из анализа автосегрегации в апозиготических потомствах гибридов сахарной свёклы.

Материал и методы исследований

В качестве материала использовали 31 семенное потомство от 6 мс-линий (линии с цитоплазматической мужской стерильностью) селекции Ялтушковской селекционной станции, репродуцированные апозиготически. В предыдущем поколении исходные линии имели корни с белой мякотью, но при апозиготической репродукции у них возникли корни с окрашенной мякотью (красные, розовые, желтые) [7]. Корни мс-линий, взятые в настоящее исследование, имели различную окраску мякоти: белую, белорозовую, розовую, красную и желтую. Апозиготические семена были высеяны в теплице на Ялтушковской селекционной станции (Винницкая область) осенью 2012 г., и визуально проведен учет окраски гипокотилей по каждому потомству. Окраска гипокотилей в исследованных потомствах была красной, розовой, желтой или зеленой (отсутствии окраски) (рисунок).

Теоретические модели автосегрегации. Автосегрегация – это вероятностное распределение генов в ходе мейотических делений в материнских клетках мегаспор (МКМ) у гетерозигот, претерпевших мейотическое деление

[3]. В настоящем сообщении рассматривается автосегрегация по локусу *Pp*, регулирующему окраску гипокотилей и корней у сахарной свёклы в апозиготических потомствах. Предполагается, что активность рецессивных аллелей локуса *pp* подавляет активность доминантных аллелей локусов *Rr* и *Yy*, тогда как наличие доминантных аллелей локуса *Pp* не препятствует экспрессии этих аллелей, детерминирующих окраску гипокотилей [12].

Автосегрегация генов – распределение генов в клетках диад и тетрад мегаспор, обусловленное расхождением хромосом и локализованных в них генов в ходе двух мейотических делений. В зависимости от уровня пloidности генома у гетерозигот с равным соотношением аллелей в отдельном локусе возможны следующие варианты автосегрегации: а) *моносомическая* гаметная автосегрегация – гетерозигота генотипа *Aa* производит мегаспоры и гаметы в пропорции 1*A* : 1*a*; б) *дисомическая* гаметная автосегрегация – тетраплоидная дуплекс гетерозигота генотипа *AAaa* производит мегаспоры и гаметы в пропорции 1*AA* : 4*Aa* : 1*aa* (хромосомный тип расщепления) или 3*AA* : 8*Aa* : 3*aa* (хроматидный тип расщепления). Указанные соотношения генотипов можно наблюдать и в поколении спорофитов, развившихся из партеногенетических эмбрионов: гаплоидных, дигаплоидных или полигаплоидных особей.

При одноклеточной (апозиготической) репродукции диплоидных растений свёклы клеточные ядра семенных потомств также имеют диплоидный набор хромосом, т. е. в семенных потомствах как бы отсутствует редукция числа хромосом. Это возможно, если в мейоз вступают либо тетраплоидные клетки МКМ с монохроматидными хромосомами, либо диплоидные клетки с двумя или большим числом хроматид в хромосомах (клетки с дупло- или квадруплохромосомами) [4]. Подобные семенные потомства являются дигаплоидными.

Одной из цитогенетических особенностей растений сахарной свёклы является нестабильность числа хромосом в соматических клетках [13, 8, 9, 5]. Например, колебания по массе ДНК на отдельные ядра в ткани проростков свёклы различаются на два порядка [13]. Можно допустить, что число гомологичных хроматид в интерфазе клеточного цикла может сильно варьировать, что определяется активностью клеток и тканей и связано с программой метаболизма клеток в конкретных условиях роста и развития. Множественность числа хроматид, наблюдаемая в ядрах соматических клеток, отсутствует в продуктах мейотических делений – в этих клетках происходит восстановление гаметического (соматического) числа хромосом. Вероятным механизмом стабилизации числа хромосом в мейотических клетках является, по-видимому, структурная



Окраска гипокотыля растений апозиготической сахарной свёклы

связь хроматид с ядерной мембраной [6]. Мембрана ядра структурирована, число мест прикрепления хромосом на мембране (число компартментов) ограничено и соответствует гаметическому (соматическому) числу хромосом в клеточных ядрах. Поэтому синтезируемые в интерфазных ядрах дополнительные хроматиды в ходе клеточных (мейотических) делений дезинтегрируются, а сам процесс формирования генотипа гамет носит стохастический характер. Этот механизм регуляции гено- и фенотипических пропорций мега- и микрогамет показан при анализе апоzigотических потомств сахарной свёклы по маркерным изоферментам [1]. Предположение о стохастической вариативности частоты генетических маркеров в клетках макроспор позволяют использовать гипергеометрическую модель распределения гомологичных хроматид в мейозе при описании процесса формирования их генотипов по исследуемому локусу [3].

В таблице 1 представлены теоретически ожидаемые соотношения фенотипов по окраске гипокотилей в апоzigотических потомствах, которые связаны со случайным типом распределения аллелей локуса Pp в клетках мегаспор. Соотношения окрашенных и неокрашенных фенотипов (таблица 1) рассчитывалось из предположений: а) число гомологичных хроматид в клетках родительских растений варьирует от 2 до 7; б) число хроматид с рецессивным и доминантным аллелями в гомологичных хромосомах может быть как одинаковым, так и неодинаковым. Предполагается, что независимо от числа хроматид в хромосомах новые клетки, возникающие в ходе мейоза, диплоидны, т. е. содержат по две хромосомы (хроматиды) каждого гомолога. Расчет частот фенотипов проводили в соответствии с гипергеометрической моделью распределения вероятностей (формула 1), где a и b – числа двух типов хроматид в хромосомах (a – число копий хроматид с аллелем p , b – число копий хроматид с аллелем P). В правой части формулы (1) указано общее число или сумма различных генотипов в потомстве, а слева – частота каждого из трех генотипов, возникающих в ходе мейотических делений:

$PP\ pp$ (1)

$$\left(\frac{a}{2}\right)\left(\frac{b}{0}\right)PP + \left(\frac{a}{1}\right)\left(\frac{b}{1}\right)pP + \left(\frac{a}{0}\right)\left(\frac{b}{2}\right)pP = \left(\frac{a+b}{2}\right); (1)$$

В таблице 1 приведено 10 моделей, которые будут использованы в качестве «нуль гипотез», при обсуждении экспериментальных данных автосегрегации по окраске

гипокотилей в апоzigотических потомствах. Как следует из материалов таблицы 1, доля неокрашенных гипокотилей находится в зависимости от числа хроматид в хромосомах и может варьировать в рамках рассматриваемых моделей от 1 до 23 %.

Статистическая обработка. В качестве «нуль гипотезы» принято предположение, что в апоzigотических потомствах сегрегация по окраске описывается как автосегрегация аллелей по гетерозиготному локусу Pp в зависимости от дозы рецессивного или доминантного аллелей (таблица 1). Для статистической оценки пропорций фенотипов в апоzigотических потомствах и для описания гетерогенности выборочных данных использовали статистический критерий согласия G [16]. Полученные в эксперименте пропорции окрашенных и неокрашенных проростков сравнивали с нуль-гипотезой (теоретические модели таблицы 1). G -критерий является основным при сравнении нуль- гипотезы и эмпирического распределения при сегрегации признаков в генетических (менделевских) экспериментах [16]. Величину критерия G находили по формуле (2)

$$G = 2 \left(\sum_i f_i \ln \frac{f_i}{f_i^e} \right) = 2 \sum f_i (\ln f_i - \ln f_i^e) (2),$$

где f_i и соответственно эмпирические и теоретические частоты конкретных распределений по исследуемому признаку.

Цель настоящей статьи – анализ сегрегации по признаку окраски гипокотилей в 31 апоzigотическом потомстве сахарной свёклы.

Результаты исследований и их обсуждение

При проращивании семян проростки в возрасте 7–10 суток имели либо окрашенный гипокотиль (красный, розовый или желтый), либо неокрашенный (зеленый) – гипокотили не содержали пигмента и фиксировались как зеленые (рисунок и таблица 2). Доля неокрашенных (зеленых) гипокотилей очень сильно варьирует от потомства к потомству (от 0 до 26,5 %) (таблица 2) или, говоря другими словами, в экспериментальных выборках имеет место разнородный тип сегрегации по исследуемому признаку – окраске гипокотилей. В основном преобладало два фенотипа проростков – с пигментированным гипокотилем (розовый или красный) и с непигментированным – зеленым. В 4 из 31 потомства встречались гипокотили с желтой окраской. Отметим, что все эти случаи имели

Таблица 1 – Теоретически ожидаемое соотношение гено- и фенотипов при автосегрегации по окраске гипокотилей в семенных апоzigотических потомствах сахарной свёклы при различном соотношении аллелей локуса Pp

№ модели	Соотношение двух аллелей (P и p)		Соотношение маркированных хроматид в МКМ после самоудвоения		Теоретически ожидаемое отношение генотипов гамет клеточной популяции 3М по локусу Pp			Соотношение гено- и фенотипов при автосегрегации ($Pp+pp$): PP	Доля неокрашенных фенотипов в потомствах, %
			соотношение хроматид в гомологичных хромосомах						
1	4p	4P	8p	8P	28pp	64Pp	28PP	92:28	22,33
2	3p	3P	6p	6P	15pp	36Pp	15PP	51:15	22,72
3	P	P	2p	2P	pp	4pP	PP	5:1	16,70
4	3p	2P	6p	4P	15pp	24Pp	6PP	39:6	13,33
5	4p	2P	8p	4P	28pp	32Pp	6PP	10:1	9,09
6	2p	P	4p	2P	6pp	8pP	PP	14:1	6,7
7	3p	P	6p	2P	15pp	12pP	PP	27:1	3,6
8	4p	P	8p	2P	28pp	16pP	PP	44:1	2,2
9	5p	P	10p	2P	45pp	20pP	PP	65:1	1,5
10	6p	P	12p	2P	66pp	24pP	PP	90:1	1,1

место в потомствах корней с окрашенной в красный цвет мякотью. Желтые гипокотили не отмечены ни в одном из 5 потомств, выращенных из корней с желтой мякотью корня (таблица 2). Низкая частота встречаемости проростков с желтой окраской гипокотилей связана, вероятно, с тем, что ткань гипокотилия на свету быстро зеленеет (увеличивается число хлоропластов в ткани проростков)

и различить зеленые и желтые проростки становится невозможным.

Представленные результаты соотношений окрашенных и неокрашенных гипокотилей иллюстрируют новый тип изменчивости, связанный: а) с нестабильностью числа копий хроматид и хромосом в интерфазных ядрах, когда в соматических клетках активны гены исследуемого

Таблица 2 – Распределение апозиготических потомств по сегрегационным группам (тест на гетерогенность)

№ п/п	Группы	Обозначение потомства	Окраска корня	Окраска гипокотилей		Всего	% неокрашенных	Тест на гетерогенность (критерий G)
				окрашенные ¹	неокрашенные			
1	I	12-136мс-140	желтый	105	44	149	29,5	1,2 (df=1) (0,30 < P > 0,10)
2		12-198мс-113	желтый	117	36	153	23,5	
		Итого		222	80	302	26,5	2,3 (df=3) (0,50 < P > 0,30)
3	II	12-198мс-114	красный	166	37	203	18,2	
4		12-311мс-136	розовый	74	(10з+5ж) ²	89	16,9	
5		12-1573-10-5мс-146	белый	108	21	129	16,3	
6		12-301мс126	белый	57	15	72	20,8	
		Итого		405	88	193	17,8	5,0 (df=4) (0,30 < P > 0,10)
7	III	12-301мс-125	красный	65	(0+10ж)	75	13,3	
8		12-311мс-135	красный	80	(0+8ж) ²	88	9,1	
9		12-136мс-142	розовый	62	9	71	12,7	
10		12-200мс-121	белый	94	12	106	11,3	
11		12-198мс-115	бело-розовый	125	19	144	13,2	
		Итого		426	58	484	12,0	7,7 (df=8) (0,30 < P > 0,10)
12	IV	12-200мс-120	белый	130	8	138	5,8	
13		12-301мс-122	белый	27	2	29	6,9	
14		12-198мс-106	желтый	113	10	123	8,1	
15		12-198мс-108	желтый	165	8	173	4,6	
16		12-1573-10-5мс-144	желтый	193	10	203	4,9	
17		12-198мс-107	красный	144	12	156	7,7	
18		12-301мс-124	красный	174	11	185	5,9	
19		12-316мс-139	красный	51	5	56	8,9	
20		12-316мс-138	красный	269	(3з+10ж) ²	282	4,6	
		Итого		1266	79	1345	5,9	4,4 (df=3) (0,30 < P > 0,10)
21	V	12-200мс-116	бело-розовый	88	4	92	4,3	
22		12-200мс-117	бело-розовый	189	8	197	4,1	
23		12-136мс-141	белый	380	15	395	3,8	
24		12-200мс-118	красный	145	6	151	4,0	
		Итого		802	33	835	3,9	3,6 (df=2) (0,30 < P > 0,10)
25	VI	12-1573-10-5мс-147	красный	128	3	131	2,3	
26		12-136мс-122	белый	119	2	121	1,7	
27		12-200мс-122	бело-розовый	149	2	151	1,3	
		Итого		396	7	403	1,7	2,6 (df=3) (0,70 < P > 0,50)
28	VII	12-198мс-111	белый	105	0	105	0,0	
29		12-1573-10-5мс-145	белый	493	4	497	0,8	
30		12-316мс-143	белый	290	2	292	0,7	
31		12-200мс-119	белый	233	2	235	0,9	
		Итого		1121	8	1129	0,7	

Примечание – ¹ Проростки с красным или розовым гипокотилем; ² первое число в скобках указывает на число зеленых проростков в выборке, второе – число желтых.

Таблица 3 – Сравнение экспериментальных и теоретически ожидаемых распределений по окраске гипокотилей в апозиготических потомствах сахарной свёклы

№ п/п	Окраска родительского корня	Число потомств	Число проростков и их окраска			зеленых, %	сегрегационная модель (табл. 1)	Теоретически ожидаемая пропорция фенотипов			Величина критерия G
			окрашенный	зеленый	итого			окрашенный	зеленый	итого	
1	желтый	2	222	80	302	26,5	1	231,5	70,5	302	1,67 (0,30<P<0,10)
2	красный, розовый, белый	4	405	88	493	17,8	3	410,8	82,2	493	0,49 (0,50<P<0,30)
3	красный, розовый, белый	5	426	58	484	12,0	4	419,5	64,5	484	0,75 (0,50<P<0,30)
4	желтый, белый	9	1266	79	1345	5,9	6	1255,3	89,7	1345	1,37 (0,30<P<0,10)
5	белый, красный, розовый	4	802	33	835	3,9	7	805,2	29,8	835	0,35 (0,70<P<0,50)
6	белый, красный	3	386	7	403	1,7	9	395,9	6,1	396	0,06 (0,95<P<0,90)
7	белый	4	1121	8	1129	0,7	10	1116,6	12,4	1129	1,58 (0,30<P<0,10)

локуса; б) со стабильностью числа хромосом, присущей гаметическим клеточным ядрам. Для фено- и генотипической идентификации (классификации) наблюдаемых пропорций по окраске гипокотилей был использован критерий разнородности [16], позволивший 31 потомство отнести к 7 сегрегационным группам. В пределах каждой группы различия в пропорциях окрашенных и неокрашенных гипокотилей находятся в пределах выборочной ошибки (таблица 2).

Наибольшая доля неокрашенных проростков обнаружена в двух апозиготических потомствах, полученных от растений с желтой мякотью корня: доля неокрашенных (зеленых) проростков в этих потомствах составила 26,5 %. Другие апозиготические потомства, полученные от трех других корней с желтой мякотью, попали в IV группу – средняя доля неокрашенных проростков в этой группе составила лишь 4,9 %.

В отличие от потомств, полученных от корней с желтой мякотью, потомства от корней с белой мякотью корня имеют наименьшую долю окрашенных проростков: 0,7 % – VII группа, 1,7 % – VI группа, 4,9 % – IV группа.

Материалы по каждой из групп могут быть объединены и представлены в виде отдельной таблицы, которые можно сравнивать с теоретическими моделями. Как следует из материалов таблицы 3, все потомства, отнесенные к 7 группам, формируют статистически достоверные различия в пропорциях окрашенных и неокрашенных проростков, определяемых аллелями локуса *Pp*.

Заключение

Таким образом, при исследовании автосегрегации по признаку окраски гипокотилей в 31 апозиготическом потомстве сахарной свёклы доля неокрашенных (зеленых) проростков в изученных выборках варьировала от 0 до 26,5 %.

Исследованные потомства распадаются на 7 сегрегационных групп, связанных с различиями в дозах доминантных и рецессивных аллелей локуса *Pp*, определяющие продукцию пигментов в тканях сахарной свёклы. Наибольшая доля неокрашенных проростков отмечена в потомствах растений с желтой мякотью корня, наименьшая – в потомствах корней с белой мякотью корня.

Литература

1. Левитес, Е.В. Сахарная свёкла как модельный объект при исследовании кодирования наследственной информации / Е.В. Левитес // Энциклопедия рода *Beta*. Биология, генетика, селекция. – Новосибирск, изд-во «Сова», 2010. – С. 302–317.
2. Левитес, Е.В. Авто- и эписегрегация по признакам окраски в агамоспермных потомствах свёклы (*Beta vulgaris* L.) / Е.В. Левитес, О.В. Овечкина, С.И. Малецкий // Генетика. – 1999. – Т. 35, №8. – С. 1086–1092.
3. Малецкий, С.И. Сцепленное и несцепленное наследование в партеногенетических потомствах растений / С.И. Малецкий // Генетика. – 1997. – Т. 33 № 10. – С. 1333–1340.
4. Малецкий, С.И. Самофертильность и агамоспермия у сахарной свёклы (*Beta vulgaris* L.) / С.И. Малецкий, Е.И. Малецкая // Генетика. – 1996. – Т. 32, № 12. – С. 1643–1650.
5. Малецкая, Е.И. Цитологический анализ микроспоидии клеточных популяций в апозиготических потомствах гаплоидных растений сахарной свёклы / Е.И. Малецкая, С.С. Юданова // Факторы экспериментальной эволюции организмов. – Киев, Логос, 2013 (в печати).
6. Мосолов, А.Н. Новый подход к решению проблемы пространственного расположения хромосом в интерфазном ядре (полярная модель интерфазного ядра) / А.Н. Мосолов // Цитология. – 1972. – Т. 14, № 5. – С. 542–552.
7. Роик, Н.В. Окраска корнеплодов в апозиготических потомствах сахарной свёклы / Н.В. Роик [и др.] // Сахарная свёкла. – 2012. – №10. – С. 10–13.
8. Юданова, С.С. Микроспоидия клеточных популяций сахарной свёклы и ее связь с репродуктивными признаками / С.С. Юданова: дис. ... канд. биол. наук. – С.-Пб., Всероссийский НИИ растениеводства, 2004. – 126 с.
9. Юданова, С.С. Микроспоидия клеточных популяций у сахарной свёклы / С.С. Юданова // Энциклопедия рода *Beta*. Биология, генетика, селекция. – Новосибирск, изд-во «Сова», 2010. – С. 63–87.
10. Butterfass, Th. Die Zuordnung der Lokus R der Zuckerrübe (*Hypokotylfarbe*) zum Chromosomen II / Th. Butterfass // Theoretical and Applied Genetics. – 1968. – V. 38. – P. 348–350.
11. Keller, W. Inheritance of some major color types in beets / W. Keller // J. Agric. Res. – 1936. – V. 52, № 1. – P. 27–38.
12. Linde-Laursen, I. A new locus for colour formation in beet, *Beta vulgaris* L. / I. Linde-Laursen // Hereditas. – 1972. – V. 70, № 10. – P. 105–112.
13. Maletskaya, E.I. The nuclear DNA mass variability in embryo root cells of sugarbeet / E.I. Maletskaya, S.S. Maletskaya // Sugar Tech. – 1999. – V. 1, № 1/2. – P. 30–36.
14. Owen, F.V. Some mendelian characters in *Beta vulgaris* and linkages observed in the Y-R-B group / F.V. Owen, G.K. Ryser // J. of Agric. Res. – 1942. – V. 65, № 3. – P. 155–171.
15. Pedersen, A. The colours of beets (*Beta vulgaris* L.) / A. Pedersen / K.Vet.-og Landbohøjsk. Arsskr. – 1944. – P. 60–111.
16. Sokal, R.R. Introduction of test for good of fit / R.R. Sokal, F.J. Rohlf // In: Biometry the principles and practice of statistics in biological research. – N. Y.: W. H. Freeman and Company, 1995. – P. 685–696.