

УДК 633.63:575.2.084

UDC 633.63:575.2.084

06.01.05 – Селекция и семеноводство  
(сельскохозяйственные науки)06.01.05 - Breeding and seed production  
(agricultural sciences)**ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ И  
РЕПРОДУКТИВНЫЕ ПРИЗНАКИ У  
САХАРНОЙ СВЕКЛЫ (*Beta vulgaris* L.)****EPIGENETIC FACTORS AND  
REPRODUCTIVE CHARACTERS IN SUGAR  
BEET (*Beta vulgaris* L.)**

Юданова Софья Станиславна  
к.б.н., научный сотрудник  
SPIN-код: 2871-2148, AuthorID: 92650  
ORCID iD <https://orcid.org/0000-0001-7547-0099>  
ФГБНУ Центральный сибирский ботанический  
сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия

Yudanova Sophia Stanislavna  
Cand.Biol.Sci., research fellow  
RSCI SPIN-code: 2871-2148, AuthorID: 92650  
ORCID iD <https://orcid.org/0000-0001-7547-0099>  
Central Siberian Botanic Garden SB RAS,  
Novosibirsk, Russia

Целью настоящего исследования было изучение влияния эпимутагена 5-азациитидина на сростноцветковые формы сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.). В работу были взяты две сростноцветковые линии сахарной свеклы: мужскостерильная СОАН-5 и фертильная СОАН-14. Изучался один из важнейших технологических признаков сахарной свеклы – раздельно-, сростноцветковость, который приводит к одно- и многоростковости посевных единиц. Обработка 5-азациитидином проводилась на прорастающих семенах: концентрация 0,5мМ, экспозиция – 24 часа, T=25°C. Влияние эпимутагена описывалась в двух смежных поколениях. После обработки эпимутагеном у растений обеих линий произошел статистически достоверный, P>0,99, сдвиг в сторону меньшего числа цветков в соцветии-клубочке: у СОАН-14 вариация цветковых метамеров в контроле составила от 3<sub>2</sub>-2<sub>3</sub> до 5<sub>4</sub>-4<sub>3</sub>, а после обработки – от 2<sub>1</sub>-2<sub>1</sub> до 3<sub>4</sub>-3<sub>2</sub>; у мСОАН-5 в контроле – от 3<sub>4</sub>-3<sub>2</sub> до 2<sub>1</sub>-2<sub>1</sub>, а после обработки – от 3<sub>2</sub>-3<sub>2</sub> до 1<sub>2</sub>-1<sub>2</sub>. Появились раздельноцветковые формы ≈7%. В следующем поколении после размножения опытных материалов нарастающая тенденция к снижению числа цветков в метамерах сохранилась. У СОАН-14 в потомстве опытных растений произошло расширение диапазона изменчивости за счет как возврата к многоцветковым формам по 4-5 цветков в клубочке ≈ 14%, так и появления раздельноцветковых форм ≈ 25%. У мСОАН-5 в следующем поколении после обработки эпимутагеном расширение диапазона изменчивости произошло за счет существенного увеличения доли раздельноцветковых фенотипов ≈76%. Таким образом, у сахарной свеклы 5-азациитидин достоверно повышает уровень раздельноцветковости (одноростковости)

The purpose of this study was to investigate the effect of epimutagen 5-azacytidine on the symflowered forms of sugar beet (*Beta vulgaris* L.). Two symflowered sugar beet lines were taken into the study: male sterile SOAN-5 and fertile SOAN-14. One of the most important technological characters of sugar beet chori- and symflowered were investigated. Due to this character plants forms mono- or multigerms seeds (sowing units) respectively. 5 azacytidine treatment was carried out on germinating seeds: concentration 0.5 mM, 24 hours exposure at 25°C. The effect of epimutagen is presented in two adjacent generations of the studied lines. statistically significant decrease of flower number in glomerate inflorescence was occur after epimutagen treatment in the both lines (P> 0.99). In SOAN-14 line, the variation in the control plants was from 3<sub>2</sub>-2<sub>3</sub> to 5<sub>4</sub>-4<sub>3</sub>, after treatment (experiment) - from 2<sub>1</sub>-2<sub>1</sub> to 3<sub>4</sub>-3<sub>2</sub>. The variability in flower metameris in the control plants msSOAN-5 was from 3<sub>4</sub>-3<sub>2</sub> to 2<sub>1</sub>-2<sub>1</sub>, after treatment (experiment) – from 3<sub>2</sub>-3<sub>2</sub> to 1<sub>2</sub>-1<sub>2</sub>. Choriflowered forms detected, ≈7%. Trend towards decrease of flower number in glomerate inflorescenc continued into the nest generation after reproduction of experimental materials. In SOAN-14 the variability range in the progeny of treated plants line extended due to both the return to high symflowered forms – 4-5 flowers per glomerate inflorescence (≈ 14%), and the appearance of choriflowered forms ≈ 25%. In msSOAN-5 the variability range in the progeny of treated plants extended due to a significant increase of share choriflowered phenotypes - 76%. Thus, 5-azacytidine significantly increases the level of choriflowered plants (monogerm) in sugar beet

Ключевые слова: САХАРНАЯ СВЕКЛА,  
ОДНОРОСТКОВОСТЬ,  
РАЗДЕЛЬНОЦВЕТКОВОСТЬ, СЕЛЕКЦИЯ  
РАСТЕНИЙ, ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ В  
НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

Keywords: SUGAR BEET, MONOGERM  
SOWING UNITS, UNIANTHY  
(CHORIFLOWERED) CHARACTER, PLANT  
BREEDING, EPIGENETIC INHERITANCE

<http://dx.doi.org/10.21515/1990-4665-165-018>

<http://ej.kubagro.ru/2021/01/pdf/09.pdf>

**Введение.** В экспериментальной биологии бурно развивается направление эпигенетических исследований, которые дополняют базовые положения общей теорией наследственности. Взгляды на наследственность с конца XIX в. постоянно менялись. На смену теории слитного наследования пришел менделизм и понятие «наследственный фактор», который в начале XX в. был заменен на более лаконичный термин «ген». Наука о наследственности до установления роли ДНК, формировалась как система знаний о связях между генами и признаками. Успехи в области молекулярной биологии и генетики позволили исследовать отдельные гены, углубив существовавшие взгляды на соотношение "ген – признак". Итогом развития менделизма является геноцентрическая парадигма, согласно которой в ДНК и РНК содержится информация, полностью определяющая любой генотип и генотипическую изменчивость признаков. Однако прямая связь "ген – признак" обнаружена лишь для относительно простых признаков. Менделевская сегрегация наблюдается не только по признакам, контролируемым отдельными генами, но и более крупными структурами: локусами хромосом с регуляторными и структурными участками; суперлокусами – участками, детерминирующими развитие репродуктивных признаков, например, гетеростилию цветков; целые хромосомы, контролирующие признаки, например, детерминацию пола цветков [1]; или целые геномы, как у энотер [2] и др. Установить связь между нуклеотидными последовательностями ДНК и репродуктивными признаками растений на сегодня нереально, поскольку «веществом наследственности у эукариот является не ДНК как таковая, а хроматин – сложный комплекс ДНК и ряда белков, в числе которых гистоны и их аналоги – негистоновые хроматиновые белки» [3, с. 404].

Репродуктивные признаки – сложные системы, поэтому часто наследуются эпигенетически, может иметь место альтернативное наследование: а) половой диморфизм, контролирующийся генами и

половых хромосом (XY), и аутосом; б) половой диморфизм, определяемый плоидностью (сем. *Rosaceae*); в) диморфизм строения цветков (дистилия), контролирующийся одним суперлокусом; г) "мультиаллельные" системы самонесовместимости, препятствующие инбридингу и др. Во всех примерах полиморфизма одновременно реализуются несколько альтернативных субпрограмм развития. При триморфизме по типам цветков в популяции одного морфотипа реализуется одна субпрограмма – формируются только гинецейные цветки, а у другого морфотипа – другая, формируются только андроцейные цветки, а у третьей группы реализуется одновременно обе субпрограммы, дающие обоеполые (гермафродитные) цветки.

Особо следует отметить полиморфизм в способах репродукции семян у растений. Например, в агамных комплексах существует полиморфизм по одно- и двуродительскому способам репродукции (перекрестное оплодотворение и агамоспермия), который связан с циклическим изменением числа хромосом: диплоиды – перекрестники, полиплоиды – апомикты. При этом «там, где полиплоидные апомикты *Taraxacum* сосуществуют вместе диплоидами, растениями, размножающимися половым способом, может легко происходить обмен генами между диплоидами, размножающимися половым путём, и полиплоидными апомиктами [1, p. 429].

В отличие от млекопитающих, растения не имеют клеток зародышевой линии, следующее поколение растений возникает из тех же стволовых клеток, которые продуцируют соматические ткани, обеспечивая передачу соматических событий следующему поколению. Именно из-за природы роста меристем, растения предрасположены к накоплению эпигенетических изменений. Понимание процесса, лежащего в основе эволюции эпигенома растения, позволит лучше манипулировать растениями без изменения последовательности ДНК. Это может быть

полезным для селекционных программ, где за элитной зародышевой плазмой кроется низкий уровень генетического разнообразия из-за многолетнего искусственного отбора [4].

В основе эпигенетических изменений лежат механизмы, одним из которых является метилирование ДНК, которое является частью сложной интегративной системы и участвует в регуляции вступления растений в фазу цветения. У многих растений, включая сахарную свеклу, показано влияние эпигенетических факторов на динамику цветения и стрелкования [5, 6].

В данной работе обсуждается один из важнейших технологических признаков сахарной свеклы – отдельно-сростноцветковость (или одно-мноростковость). На заре исследований этого признака было показано, что он рецессивный и наследуется по моногибридной схеме [7]. В дальнейшем другие авторы, на основе различных доноров РЦ признака, не смогли подтвердить этот факт, склоняясь к гипотезе многолокусного контроля признака [8, 9].

Многочисленные исследования этого признака привели к представлению о высокой нестабильности его экспрессии. В потомствах от самоопыления РЦ растений, которые должны быть рецессивными гомозиготами, с высокой частотой появлялись растения с доминантным СЦ фенотипом. Нестабильная экспрессия и несоответствие расщепления менделевским правилам наследования вызвало необходимость рассмотреть другую, эпигенетическую, парадигму наследования этого признака [10, 11].

**Цель работы:** изучить влияние эпимутагена 5-азацитидина (5-azaC) на высокосростноцветковые формы сахарной свеклы.

**Материал.** Материалом для исследования послужили две СЦ линии: СОАН-14 (пыльцефертильная), выделенная из сорта Первомайская 028 и мсСОАН-5 (пыльцестерильная). Обе линии сростноцветковые, в потомстве

которых за несколько десятилетий наблюдений не встречались раздельноцветковые формы. Для линии СОАН-14 характерны «соцветия-клубочки» по 3-5 цветков в кластере, а для мсСОАН-5 – 2-4 шт.

**Классификация растений по СЦ-РЦ фенотипам.** Основное влияние на семенную продуктивность оказывают цветки, формирующиеся на центральном побеге и побегах первого порядка. Используются следующие обозначения фенотипов растений в зависимости от количества цветков в соцветии-клубочке: запись  $3_4-3_2$  означает, что на центральном побеге преобладает фракция соцветий с тремя цветками, но встречаются также клубочки из четырех цветков ( $3_4$ ); на побегах первого порядка также преобладают цветковые метамеры с тремя цветками, но встречаются и двуцветковые метамеры ( $3_2$ ). Растения с цветковыми метамерами  $2_1-1_2$ ,  $1_2-1_2$ ,  $1_2-1$  и  $1-1$  относят к РЦ фенотипу, а растения с бóльшим числом цветков в метамерах,  $2-2$ ,  $2_3-2$  и выше к СЦ фенотипам (рис. 1) [10].



**Рисунок 1.**

- А. Сростноцветковый фенотип растения (СЦ),
- Б. Раздельноцветковый фенотип растения (СЦ).

**Обработка эпимутагеном:** промывка семян перед посевом в проточной воде (2 сут.); проращивание в термостате ( $T=25^{\circ}\text{C}$ ); наклюнувшиеся семена помещают на 24 часа в 0,5мМ раствор 5-азацитидина (5-azaC) – опыт, а контрольные семена оставляют в дистиллированной воде.

**Размножение исследуемых материалов.** После обработки 5-azaC (опыт) фертильную линию СОАН-14 размножали на изолированном участке путем свободного переопыления, стерильную линию СОАН-5 размножали путем однородительской репродукции в беспыльцевом режиме. Для создания беспыльцевого режима на изолированном участке в течение всего срока цветения ежедневно удаляют появляющиеся фертильные и полуфертильные (мс 2) растения, оставляя растения с полностью дефектной пылью – фенотипы мс0, мс1 по классификации Оуэна [12]. Обозначения потомств:  $A_0$  – исходные линии СОАН-5 или СОАН-14 (контроль),  $Az_0$  – растения после обработки эпимутагеном,  $Az_1$  – потомство растений обработанных эпимутагеном (fp – потомство от свободного переопыления, sr – потомство от саморепродукции (однородительского размножения)).

**Статистическая обработка данных.** Для оценки влияния эпимутагена на метамерную структуру цветоносных побегов свеклы использовали статистический критерий G для многопольных таблиц – аналог критерия  $\chi^2$ , который используется в случае методических ограничений критерия  $\chi^2$  [13]. Для расчета критерия G используется следующая формула:

$$G = 2 \left( \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^k z_{ij} \ln z_{ij} - \sum_{i=1}^s \left( \sum_{j=1}^k z_{ij} \right) \ln \left( \sum_{j=1}^k z_{ij} \right) - \sum_{j=1}^k \left( \sum_{i=1}^s z_{ij} \right) \ln \left( \sum_{i=1}^s z_{ij} \right) \right) + n \ln n,$$

где k – число столбцов в многопольной таблице, s – число строк в этой же таблице,  $z_{ij}$  – дискретное число в многопольной таблице, ln – натуральный логарифм, n – общее число растений в опыте.

**Результаты.** Результаты идентификации контрольных и опытных растений линий СОАН 5 и СОАН 14 по РЦ-СЦ фенотипам показаны в таблице 1. Обе линии ростноцветковые, РЦ фенотипы у них не отмечались ни разу за длительную историю наблюдений. СОАН-14 – высоко ростноцветковая линия с фенотипами контрольных растений от  $3_2$ – $2_3$  до

5<sub>4</sub>–4<sub>3</sub> (табл. 1, п/п 1). После обработки эпимутагеном (опыт) у растений этой линии РЦ фенотипы не появились, однако произошел существенный сдвиг в сторону меньшего числа цветков в соцветии-клубочке: вариация составила от 2<sub>1</sub>–2<sub>1</sub> до 3<sub>4</sub>–3<sub>2</sub> (табл. 1, п/п 2). У контрольных растений линии мсСОАН 5 наблюдается изменчивость по типам цветковых метамеров от 3<sub>4</sub>–3<sub>2</sub> до 2<sub>1</sub>–2<sub>1</sub> (табл. 1, п/п 4). Обработка прорастающих семян 5-azaC, также, как и в предыдущем случае, сдвинула шкалу изменчивости в сторону меньшего числа цветков в цветковых кластерах: вариация составила от 3<sub>2</sub>–3<sub>2</sub> до 1<sub>2</sub>–1<sub>2</sub> (табл. 1, п/п 5). Кроме того появились несколько РЦ-форм (≈7%). Отсутствие в опыте у одной линии РЦ-фенотипов и появление их в опыте у другой связано с их изначально разным уровнем сростноцветковости: У линии СОАН 14 в норме встречается до 5 цветков в кластере, а у мсСОАН 5 – до 3.

Таблица 1. Влияние обработки эпимутагеном на изменчивость признака РЦ-СЦ у двух сростноцветковых линий сахарной свеклы СОАН-14 и мсСОАН-5 в двух смежных поколениях

п/п	Вариант опыта	СЦ						РЦ			ВСЕГО
		5-4	4-3	3 <sub>4</sub> -3 <sub>2</sub>	3 <sub>2</sub> -2 <sub>3</sub>	2-2	2 <sub>1</sub> -2 <sub>1</sub>	2 <sub>1</sub> -1 <sub>2</sub>	1 <sub>2</sub> -1 <sub>2</sub>	1 <sub>2</sub> -1	
Линия СОАН-14											
1	A <sub>0</sub>	5	6	3	2						16
2	Az <sub>0</sub>			6	14	6	7				33
3	Az <sub>1</sub> , fp*	1	3	2	9	5	1	6	1		28
Линия мсСОАН-5											
4	A <sub>0</sub>			10	27	16	15				68
5	Az <sub>0</sub>			2	12	10	27	1	3		55
6	Az <sub>1</sub> , sr**			1	5	1	2	8	10	15	42

\*fp – свободное переопыление (free pollination).

\*\*sr – саморепродукция (self reproduction), однопородительское размножение.

Линия СОАН-14 фертильная и опытный материал (поколение Az<sub>0</sub>) размножали свободным переопылением на изолированном участке. В потомстве этих растений (Az<sub>1</sub>) в среднем сохранился тот же уровень сростноцветковости, но произошло расширение диапазона изменчивости: появились как многоцветковые кластеры (до 5 цветков), так и РЦ формы,

которых не было сразу после обработки эпимутагеном (табл. 1 п/п 3). Стерильная линия мсСОАН 5 размножалась в беспыльцевом режиме (однородительская репродукция). Отсутствие пыльцы может запускать агамоспермное размножение. Наметившаяся тенденция снижения числа цветков в метамерах в поколении  $Az_0$  (опыт) сохранилась и в дочернем поколении  $Az_1$ . Доля РЦ фенотипов в поколении  $Az_1$  увеличилась (табл. 1, п/п б): если в поколении обработки ( $Az_0$ ) их было 7,69% (4 из 52), то в поколении  $Az_1$  – 76,2% (32 из 42).

Проведено статистическое сравнение вариантов опыта: между исходной линией ( $A_0$ , контроль), растениями после обработки эпимутагеном ( $Az_0$ ) и их потомством ( $Az_1$ ). Результаты сравнения свидетельствуют, что во всех случаях различия статистически достоверны  $P > 0,99$  (табл. 2).

Таблица 2. Статистическое сравнение различий между вариантами опыта

Сравнение поколений	G	P	Критерий G
СОАН 14			
$A_0$ и $Az_0$	75,99	$P > 0,999$	$G_{0,999}=20,5$ при $k = 6$ и $s = 2$ , $df = 5$
$Az_0$ и $Az_1$	29,77	$P > 0,999$	$G_{0,99} = 18,5$ при $k = 8$ и $s = 2$ , $df = 7$
$A_0$ и $Az_1$	23,66	$P > 0,99$	$G_{0,99} = 18,5$ при $k = 8$ и $s = 2$ , $df = 7$
мсСОАН 5			
$A_0$ и $Az_0$	20,79	$P > 0,999$	$G_{0,999}= 20,5$ при $k = 6$ и $s = 2$ , $df = 5$
$Az_0$ и $Az_1$	66,73	$P > 0,999$	$G_{0,999}= 22,5$ при $k = 7$ и $s = 2$ , $df = 6$
$A_0$ и $Az_1$	91,93	$P > 0,999$	$G_{0,999}= 22,5$ при $k = 7$ и $s = 2$ , $df = 6$

**Обсуждение.** 5-Азациитидин (5-azaC) – неметилируемый аналог цитозина, который давно используется в исследованиях для снижения уровня метилирования генома у растений. В ряде работ показано, что фенотипические проявления гипометилирования у растений, вызванного азациитидином, могут наследоваться в последующих поколениях. Как следует из представленных наблюдений, у сахарной свеклы этот эпимутаген не только снизил число цветков в метамерах в год обработки, но и привел к появлению четырех раздельноцветковых растений у линии СОАН 5 с фенотипами  $2_1-1_2$  и  $1_2-1_2$  (табл. 1, п/п 5). Отметим, что в течение



многолетнего наблюдения за репродукцией линии СОАН-5 и ее стерильного аналога мСОАН-5 не было зафиксировано ни одного случая появления в их потомствах РЦ растений. Наметившаяся тенденция снижения числа цветков в соцветиях-клубочках после обработки эпимутагеном ( $Az_0$ ) сохранилась и в дочернем поколении (поколение  $Az_1$ ). Доля растений РЦ фенотипа в поколении  $Az_1$  статистически достоверно возросла. У линии СОАН 14 обработка эпимутагеном так же привела к снижению числа цветков в цветочных кластерах, а следующем поколении после обработки произошло расширение изменчивости, что привело как к возвращению к высокоцветковым цветочным кластерам, так и к появлению растений РЦ фенотипа. Справедливости ради следует упомянуть, что спонтанное возникновение РЦ-фенотипа в СЦ-популяциях все-таки возможно, но встречается с очень низкой частотой  $5 \times 10^{-6}$  [14].

Известно, что «при гиперметилировании эффективность генной экспрессии уменьшается, а часто экспрессия вообще не происходит. И наоборот, активное состояние генов обычно сочетается с отсутствием метилирования или понижением степени метилирования в тех же самых сайтах. При этом изменения паттерна метилирования ДНК генома никак не затрагивает саму структуру молекул ДНК» [15, с.140]. Поэтому изменчивость по типам цветковых метамеров никак не может быть связана с возможными мутациями генов, контролирующими морфогенез.

Другие исследования также свидетельствуют, что некоторые аспекты развития растений контролируются именно эпигенетически. Например, показано, что 5-azaC оказывает влияние на скорость прорастания семян и рост корневой системы, увеличивает фенотипическую пластичность в ответ на различные условия освещения, положительно влияет на индукцию соматического эмбриогнеза *in vitro* [16-19]. Дальнейшие исследования в этой области могут выявить взаимосвязь между генетической и эпигенетической изменчивостью, особенностями

жизненного цикла и реакцией на особые условия окружающей среды. Хотя исследователи еще далеки от полного понимания роли эпигенетических изменений в реакции организма на среду, эта работа имеет решающее значение для понимания того, как естественные популяции будут адаптироваться по мере того, как наш мир претерпевает быстрые изменения климата.

### Цитируемая литература

1. Richards, A.J. Plant breeding system/ A.J. Richards.– London: Chapman&Hall, 1997.– 529 P.
2. Cleland, R.E. Oenothera cytogenetics and evolution / R.E. Cleland. – N.Y.: Acad. Press, 1972. –370 P.
3. Лавров, С.А. Эпигенетическое наследование признаков и его возможная роль в микроэволюции растений / С.А. Лавров, Е.В. Мавродиев // Журн. общ. биологии. – 2003, 64(5). – С. 403-420.
4. Minow, M.A.A.Does variable epigenetic inheritance fuel plant evolution? / M.A.A. Minow, J. Colasanti // Genome – 2020. V. 63(5). – P. 253–262. doi.org/10.1139/gen-2019-0190
5. Hébrard C. Epigenomics and bolting tolerance in sugar beet genotypes / C. Hébrard, D.G. Peterson, G. Willems, A. Delaunay, B. Jesson, M. Lefèbvre, S. Barnes, S. Maury // J. Exp. Botany – 2016. – V. 67(1) – P. 207–225. doi.org/10.1093/jxb/erv449
6. Chen, C. Bolting, an Important Process in Plant Development, Two Types in Plants / C. Chen, W. Huang, K. Hou, W. Wu // J. Plant Biol. – 2019. – V. 62. – P. 161–169. doi.org/10.1007/s12374-018-0408-9
7. Savitsky, V.F. A genetic study of monogerm characters in beet / V.F. Savitsky // Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol. – 1952. – V.7. – P.331-338.
8. Мельцер, Р. Наследование признака раздельноплодности у сахарной свеклы / Р. Мельцер // В кн.: Генетика сахарной свеклы. Новосибирск: Наука, 1984. – С.60-65.
9. Maletskii, S. Genotypic polymorphism of monogerm character in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) / S. Maletskii, R. Krysinski // Genet. Pol. – 1994. – V.35(1-2). – P. 43-51.
10. Малецкий, С.И. Генетический контроль раздельно-сростноцветковости / С.И. Малецкий, Ю.Н. Шавруков // В кн.: Генетический контроль размножения сахарной свёклы. Новосибирск: Наука, 1991. – С.50-113.
11. Maletskii, S.I. Epigenetical variability of the unianthy and synanthy expression in sugar beet / S.I. Maletskii // Sugar Tech. – 1999. – V.1(1&2). – P. 23-29.
12. Owen, F.V. Cytoplasmically inherited male sterility in sugar beet / F.V. Owen // Agric.Res. – 1945. – V.71(10). – P. 423-440.
13. Weber, E. Test zum Prüfen der Unabhängigkeit diskreter Zufallgrößen / E. Weber // In: Grundriss der Biologischen Statistik. Stuttgart: Gustav Fisher Verlag, 1986. – P.200-219.
14. Орловский, Н.И. Односемянная сахарная свёкла / Н.И. Орловский // Вестник с.-х. науки – 1957. – №11. – С.7-13.
15. Сингер, М. Метилирование ДНК. / М. Сингер, П. Берг // В кн: Гены и геномы, Т.2. М.: Мир, 1998. –С.140-148.
16. Ступак, Е.Э. Влияние 5-азациитидина на развитие проростков и продуктивность яровой мягкой пшеницы / Е.Э. Ступак, С.И. Ступак, В.И. Никонов, Г.Х. Вафина // Экобиотех – 2018. – Т. 1(4). – С. 241-247.

17. Kottler, E.J. Experimental Treatment with a Hypomethylating Agent Alters Life History Traits and Fitness in *Brassica rapa* / E.J. Kottler, A. Van Wallendael, S.J. Franks // Journ. Botany – V. 2018. doi.org/10.1155/2018/7836845
18. Kang, D. Morphological Variation of Five Cut Chrysanthemum Cultivars Induced by 5-Azacytidine Treatment / D. Kang, S. Dai, K. Gao, F. Zhang, H. Luo // HortScience – 2019. V. 54 (7). – P. 1208–1216. doi.org/10.21273/HORTSCI14012-18
19. Osorio-Montalvo, P. 5-Azacytidine: A Promoter of Epigenetic Changes in the Quest to Improve Plant Somatic Embryogenesis / P. Osorio-Montalvo, L. Sáenz-Carbonell, C. De-la-Pena // Int. J. Mol. Sci., 2018. – Vol. 19(10). – P. 3182 doi: 10.3390/ijms19103182

## References

1. Richards, A.J. Plant breeding system/ A.J. Richards.– London: Chapman&Hall, 1997.– 529 P
2. Cleland, R.E. Oenothera cytogenetics and evolution / R.E. Cleland. – N.Y.: Acad. Press, 1972. –370 P
3. Lavrov, S.A. Epigenetic inheritance and its possible role in the evolution of plant species / S.A. Lavrov, E.V. Mavrodiev // Journ. General Biology. – 2003. V. 64(5). C. 403-420.
4. Minow, M.A.A. Does variable epigenetic inheritance fuel plant evolution? / M.A.A. Minow, J. Colasanti // Genome – 2020. V. 63(5). – P. 253–262. doi.org/10.1139/gen-2019-0190
5. Hébrard C. Epigenomics and bolting tolerance in sugar beet genotypes / C. Hébrard, D.G. Peterson, G. Willems, A. Delaunay, B. Jesson, M. Lefèbvre, S. Barnes, S. Maury // J. Exp. Botany – 2016. – V. 67(1) – P. 207–225. doi.org/10.1093/jxb/erv449
6. Chen, C. Bolting, an Important Process in Plant Development, Two Types in Plants / C. Chen, W. Huang, K. Hou, W. Wu // J. Plant Biol. – 2019. – V. 62. – P. 161–169. doi.org/10.1007/s12374-018-0408-9
7. Savitsky, V.F. A genetic study of monogerm characters in beet / V.F. Savitsky // Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol. – 1952. – V.7. – P.331-338.
8. Melzer, R. Nasledovanie priznaka razdelnoplodnostip u sakharnoi svekly / R. Melzer // In: Genetika sakharnoi svekly. Novosibirsk: Nauka, 1984. – P.60-65.
9. Maletskii, S. Genotypic polymorphism of monogerm character in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) / S. Maletskii, R. Krysinski // Genet. Pol. – 1994. – V.35(1-2). – P. 43-51.
10. Maletskii, S.I. Geneticheskii kontrol p razdelno-, srostonosvetkovosti / S.I. Maletskii, Yu.N. Shavrukov // V kn.: Geneticheskii kontrol razmnozheniyasakharnoy svekly. Novosibirsk: Nauka, 1991. – P.50-113.
11. Maletskii, S.I. Epigenetical variability of the unianthy and synanthy expression in sugar beet / S.I. Maletskii // Sugar Tech. – 1999. – V.1(1&2). – P. 23-29.
12. Owen, F.V. Cytoplasmically inherited male sterility in sugar beet / F.V. Owen // Agric.Res. – 1945. – V.71(10). – P. 423-440.
13. Weber, E. Test zum Prüfen der Unabhängigkeit diskreter Zufallgrößen / E. Weber // In: Grundriss der Biologischen Statistik. Stuttgart: Gustav Fisher Verlag, 1986. – P.200-219.
14. Orlovsky, N.I. Odnosemiannaya sakharnaya svekla / N.I. Orlovsky // Vestnik of the Russian Agricultural Science. – 1957. – №11. – C.7-13.
20. Singer, M. DNA Methylation / Singer M. Berg P. // In: Genes And Genomes. California: Univ. Sci. Book. Mill Valley, 1991. – P 601-612.
15. Stupak, E.E., The effect of 5-azacytidine on the development of seedlings and the productivity of spring bread wheat / Stupak S.I., Nikonov V.I., Vafina G.Kh. // Ecobiotech – 2018. – V. 1(4). – P. 241-247.

16. Kottler, E.J. Experimental Treatment with a Hypomethylating Agent Alters Life History Traits and Fitness in *Brassica rapa* / E.J. Kottler, A. Van Wallendael, S.J. Franks // Journ. Botany – V. 2018. doi.org/10.1155/2018/7836845

17. Kang, D. Morphological Variation of Five Cut Chrysanthemum Cultivars Induced by 5-Azacytidine Treatment / D. Kang , S. Dai, K. Gao, F. Zhang, H. Luo // HortScience – 2019. V. 54 (7). – P. 1208–1216. doi.org/10.21273/HORTSCI14012-18

18. Osorio-Montalvo, P. 5-Azacytidine: A Promoter of Epigenetic Changes in the Quest to Improve Plant Somatic Embryogenesis / P. Osorio-Montalvo, L. Sáenz-Carbonell, C. De-la-Pena // Int. J. Mol. Sci., – 2018. Vol. 19(10). – P. 3182 doi: 10.3390/ijms19103182