

В.А. КУНАХ ¹, В.І. АДОНІН ¹,
С.П. ОЖЕРЄДОВ ², Я.Б. БЛЮМ ²

¹ Інститут молекулярної біології і генетики НАН України,
03143 Київ, вул. Акад. Заболотного, 150
E-mail: kunakh@imbg.org.ua

² Інститут клітинної біології і генетичної інженерії НАН України,
03143 Київ, вул. Акад. Заболотного, 148

МІКСОПЛОЇДІЯ У ДИКИХ ТА КУЛЬТИВОВАНИХ ВИДІВ ХРЕСТОЦВІТИХ, ЗДАТНИХ ДО ГІБРИДИЗАЦІЇ З РІПАКОМ *BRASSICA NAPUS*



Вивчали число хромосом в клітинах кореневої меристеми проростків диких та культивованих видів хрестоцвітих, здатних до гібридизації з ріпаком *Brassica napus*. У проростках *Brassica juncea*, *Diplotaxis tenuifolia* і *Raphanus raphanistrum* спостерігали лише диплоїдні метафази. У *B. napus* і *B. cretica* близько 5 % проростків були міксоплоїдними. У міксоплоїдів переважали диплоїдні клітини, але зустрічались також гіпо- і гіпердиплоїдні. Серед проростків *B. campestris* та *R. sativum* близько 20 % були міксоплоїдами, значну частину яких склали ди-тетраплоїдні химери. У *B. nigra* менше половини проростків були істинно диплоїдними, більшість рослин були міксоплоїдами. Серед них переважали проростки здебільшого з тетра- і триплоїдними клітинами. Обговорюються біологічне значення і можливі причини виявленої міксоплоїдії.

© В.А. КУНАХ, В.І. АДОНІН, С.П. ОЖЕРЄДОВ,
Я.Б. БЛЮМ, 2008

Вступ. Міксоплоїдія (полісоматія), тобто наявність та співіснування в одній тканині організму клітин з різними числами хромосом, — надзвичайно поширене у рослин явище. У нормі навіть в клітинних популяціях меристем більшості вивчених видів рослин завжди присутні клітини з різним числом хромосом. Вважається, що міксоплоїдія трапляється частіше і сягає вищого рівня у представників родин з дрібними хромосомами. Разом з цим є дані про те, що міксоплоїдія особливо характерна для гетерозисних гібридів. Вона здатна значно підвищувати адаптивний потенціал рослин, особливо в несприятливих умовах вирощування, збільшує вірогідність виникнення статевих клітин з різними числами хромосом, створюючи тим самим умови для виникнення поліплоїдів і гібридів, зміни способу насінневої продукції від зиготичного до апозиготичного тощо [1–3]. Можливо описані та ще невідомі позитивні ефекти, властиві міксоплоїдним формам, сприяють їх поширенню в природі, особливо в несприятливих умовах зростання, і тому міксоплоїдія притаманна багатьом високопродуктивним комерційним сортам [1].

Явище міксоплоїдії описане і для представників родини хрестоцвітих *Brassicaceae*, зокрема для деяких видів *Brassica* та *Raphanus*. Наприклад, в клітинах мезофілу листків капусти *B. oleraceae* кількість ДНК була у межах 2С–16С, а у редиски *R. sativus* сягала 32С. Найвищий рівень вмісту ДНК був у клітинах листків 2–3-го ярусів, проте в наймолодших листках її рівень був нижчим [4].

Для чотирьох сортів редиски *R. sativus* японської селекції описано високий рівень міксоплоїдії у всіх вивчених тканин за винятком зародків сухого насіння і кінчиків коренів рослин. Клітини із вмістом ДНК 4С, 8С, 16С та 32С у більшості тканин склали понад 50 %, найвищого рівня кількість ДНК досягала в клітинах тканин гіпокотилія (до 32С) і в диференційованих тканинах коренеплодів рослин (64С). Міжсорткових відмінностей за цією ознакою авторами не було виявлено [5].

Проте поширеність міксоплоїдії в меристемі хрестоцвітих у нормі (в природі) за винятком міксоплоїдії, описаної для гібридів, особливо віддалених [6–8], практично не вивчена. Разом з тим знання про поширеність міксоплоїдії в природі дозволить адекватніше оцінити можливість і причини спонтанної гібридизації між

різними видами. Зокрема, виявлено спонтанні (без кастрації чи ручного запилення) гібриди між *B. napus* × *B. rapa*, *B. juncea* × *B. napus*, *B. nigra* × *B. napus*, *B. napus* × *Raphanus raphanistrum* та іншими видами за участю ріпака *B. napus*. Всі ці гібриди дали плодюче потомство [6]. Ці дані являють інтерес у зв'язку з побоюванням передачі трансгенних ознак від культивованих рослин їх диким близьким чи віддаленим родичам [9–11]. Важливо вивчити міксоплоїдію у диких і культурних видів, що зростають в Україні, у зв'язку з очікуваним дозволом на вирощування трансгенних олійних культур, зокрема ріпака, який прогнозовано може висіватись на мільйонах гектарів. У даній роботі наведено результати вивчення числа хромосом у меристемі проростків деяких видів таких рослин.

Матеріали і методи. Матеріалом дослідження слугували дикорослі та культурні види хрестоцвітних, що зустрічаються та вирощуються в Україні, які виявилися здатними до гібридизації з ріпаком *Brassica napus* [6, 9–11]. Із представників роду *Brassica* були вивчені диплоїдні види гірчиця чорна *B. nigra* ($2n = 16$), *B. cretica* ($2n = 18$), турнепс *B. campestris* (син. *B. rapa*) ($2n = 20$), а також алотетраплоїдні гірчиця сарептська *B. juncea* ($2n = 36$) та ріпак *B. napus* ($2n = 38$). Із представників роду *Raphanus* вивчали редьку посівну *R. sativum* ($2n = 18$) та редьку дику *R. raphanistrum* ($2n = 18$). Представником роду *Diplotaxis* слугував *D. tenuifolia* ($2n = 22$).

Насіння замочували і пророщували в чашках Петрі на фільтрувальному папері у водопровідній воді при 24–26 °С. Перед фіксацією частину проростків витримували при температурі 3–5 °С впродовж 10–12 год з метою накопичення метафаз та підвищення рівня компактизації хромосом. Матеріалом вивчення слугували кінчики корінців, які досягали розмірів 1–1,5 см за довжиною. Корінці фіксували в оцтовокислому спирті (1 : 3), фарбували в 1%-ному розчині орсеїну у 45%-ній оцтовій кислоті впродовж 24 год за кімнатної температури. З кінчиків корінців готували тимчасові давлені препарати у 45%-ній оцтовій кислоті. З кожного корінця готували окремий препарат. За необхідності препарати стандартним методом переводили в постійні. Цитологічний аналіз проводили під мікроскопом NU-2E «Carl Zeiss» з кінцевим збільшенням ×630–1000.

На кожному препараті аналізували лише ті метафазні пластинки, в яких було можливо достовірно підрахувати кількість хромосом. Типові метафази фотографували на плівку Мікрат-200, а також отримували комп'ютерне зображення за допомогою цифрової камери CCD Sac-410 PA, відеодрайвера Asus V 3000. Кількість хромосом підраховували під мікроскопом, на мікрофотографіях та комп'ютерних зображеннях. Проростки, в корінцях яких було знайдено менше п'яти метафаз з достовірно встановленим числом хромосом, вибраковували. Всього було вивчено не менше 20 проростків для кожного дослідженого виду. Понад 20 проростків вивчали у випадках значного рівня міксоплоїдії серед рослин даного виду.

Результати дослідження та їх обговорення. У представників вивчених видів рослин модальне число хромосом у меристемі кінчиків корінців проростків збігалось з диплоїдним числом, відомим з літератури, проте для багатьох рослин властивою була міксоплоїдія. У кожного виду було виявлено певні відмінності щодо стабільності числа хромосом, тому розглянемо отримані результати для кожного виду окремо.

Brassica napus var. napus ($2n = 38$). У ріпака із 20 вивчених проростків у 19 усі досліджені метафази мали 38 хромосом, 1 проросток був міксоплоїдним (табл. 1). У кореневій меристемі міксоплоїдного проростку із 7 метафаз 4 були з диплоїдним, 2 – з гіподиплоїдним і одна – з гіпердиплоїдним числом хромосом (табл. 2). Хромосоми різні за розмірами, проте дрібні, що ускладнює їх ідентифікацію рутинними методами (рис. 1, а).

Brassica juncea ($2n = 36$). У гірчиці сарептської в усіх 20 досліджених проростках вивчені метафази (199 шт.) містили 36 хромосом (табл. 1). За морфологією більшість хромосом не відрізняються при аналізі рутинними методами, що ускладнює їх ідентифікацію (рис. 1, б).

Brassica campestris (син. *B. rapa*) ($2n = 20$). У турнепсу із 23 вивчених проростків 5 були міксоплоїдними, що складає близько 22 % (табл. 1). Серед міксоплоїдів були рослини з різними числами хромосом – окрім диплоїдних метафаз зустрічалися гіподиплоїдні (проросток № 1), гіпо- і гіпердиплоїдні (проросток № 3), гіпотетраплоїдні і тетраплоїдні (проростки № 2 і 4). Меристема проростка № 5 на 57 %

Таблиця 1

Кількість диплоїдних та міксплоїдних проростків у деяких видів рослин хрестоцвітних (*Brassicaceae* або *Cruciferae*)

Вид	Вивчені проростки, шт.	Проаналізовані метафази, шт.	Кількість проростків			
			диплоїдних		міксплоїдних	
			шт.	%	шт.	%
<i>Brassica napus</i> var. <i>napus</i> (2n = 38)	20	203	19	95 ± 4,9	1	5 ± 4,9
<i>Brassica juncea</i> (2n = 36)	20	199	20	100	—	—
<i>Brassica campestris</i> (2n = 20)	23	207	18	78,3 ± 8,6	5	21,7 ± 8,6
<i>Brassica cretica</i> (2n = 18)	20	183	19	95 ± 4,9	1	5 ± 4,9
<i>Brassica nigra</i> (2n = 16)	25	261	9	36 ± 9,6	16	64 ± 9,6
<i>Diploaxis tenuifolia</i> (2n = 22)	20	132	20	100	—	—
<i>Raphanus sativus</i> var. <i>niger</i> (2n = 18)	22	218	17	77,3 ± 8,9	5	22,7 ± 8,9
<i>Raphanus raphanistrum</i> (2n = 18)	20	189	20	100	—	—

Таблиця 2

Кількість хромосом у кінчиках корінців міксплоїдних проростків деяких видів рослин родини хрестоцвітних

Вид	№ проростка	Вивчені метафази, шт.	Виявлені числа хромосом	Модальне число	Кількість метафаз з модальним числом, %
<i>Brassica napus</i> var. <i>napus</i> (2n = 38)	1	7	32(1), 36(1), 38(4), 40(1)	38	57,1
<i>Brassica campestris</i> (2n = 20)	1	9	18(1), 20(8)	20	88,9
	2	10	20(8), 38(1), 40(1)	20	80,0
	3	8	18(1), 20(5), 22(2)	20	62,5
	4	12	20(6), 38(2), 40(4)	20	50,0
	5	7	20(3), 40(4)	40	57,1
<i>Brassica cretica</i> (2n = 18)	1	9	16(1), 18(7), 20(1)	18	77,8
<i>Brassica nigra</i> (2n = 16)	1	10	16(6), 24(2), 32(2)	16	60,0
	2	8	16(4), 32(3), 36(1)	16	50,0
	3	13	15(1), 16(6), 20(1), 24(5)	16	46,2
	4	8	16(3), 18(1), 20(1), 24(3)	16, 24	37,5; 37,5
	5	13	14(1), 16(4), 24(4), 32(4)	16, 24, 32	30,8; 30,8; 30,8
	6	8	16(2), 20(2), 24(3), 30(1)	24	37,5
	7	12	24(8), 26(2), 32(2)	24	66,7
	8	10	16(1), 24(8), 32(1)	24	80,0
	9	11	16(2), 30(3), 32(4), 36(2)	32	36,4
	10	8	16(2), 24(2), 30(1), 32(3)	32	37,5
	11	7	24(3), 32(4)	32	57,1
	12	7	16(3), 32(4)	32	57,1
	13	11	16(5), 32(6)	32	54,5
	14	5	16(2), 32(3)	32	60,0
	15	6	32(4), 36(2)	32	66,7
	16	9	30(2), 32(7)	32	77,8
<i>Raphanus sativus</i> var. <i>niger</i> (2n = 18)	1	7	18(5), 36(2)	18	71,4
	2	9	16(1), 18(6), 24(2)	18	66,7
	3	6	18(3), 34(1), 36(2)	18	50,0
	4	11	18(4), 24(1), 36(6)	36	54,5
	5	10	18(3), 32(1), 36(6)	36	60,0

Примітка. У дужках вказана кількість метафаз з даним числом хромосом.

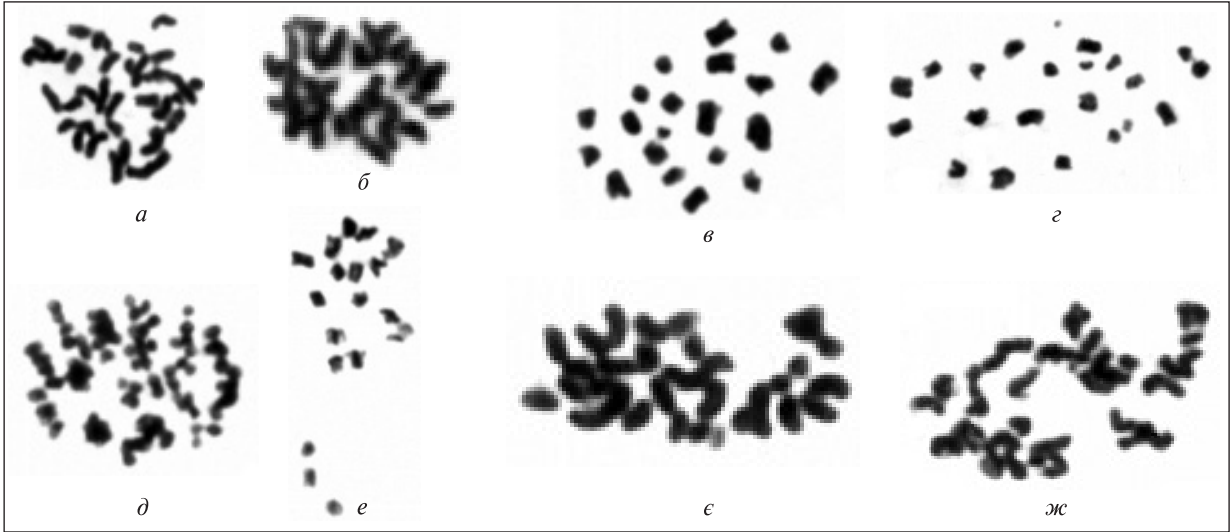


Рис. 1. Типові метафазні пластинки в кінчиках коренів проростків вивчених видів роду *Brassica*: а – *B. napus* ($2n = 38$) – 38 хромосом; б – *Brassica juncea* ($2n = 36$) – 36 хромосом; в–д – *B. campestris* ($2n = 20$) – 20, 22 та 40 хромосом відповідно; е – *B. cretica* ($2n = 18$) – 18 хромосом; є, ж – *B. nigra* ($2n = 16$) – 30 та 32 хромосоми відповідно. 36. 63 × 12,5

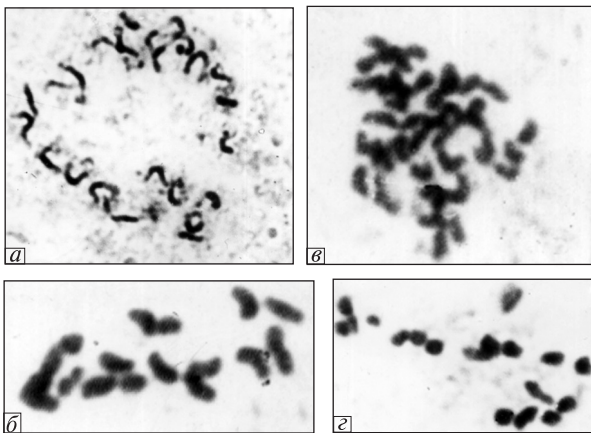


Рис. 2. Типові метафазні пластинки в кінчиках коренів проростків вивчених видів *Diplotaxis* (а) та *Raphanus* (б–д): а – *D. tenuifolia* ($2n = 22$) – 22 хромосоми; б, в – *R. sativus* ($2n = 18$) – 18 та 36 хромосом відповідно; г – *R. raphanistrum* ($2n = 18$) – 18 хромосом. 36. 63 × 12,5

складалась з тетраплоїдних метафаз, останні були диплоїдними (табл. 2). На рис. 1, в–д наведено типові із виявлених метафаз.

Brassica cretica (син. *B. taurica*) ($2n = 18$). У брасіки таврійської із 20 проростків один був міксоплоїдним (табл. 1). У цього проростка серед дев'яти вивчених метафаз одна була гіподиплоїдною (16 хромосом), одна – гіпер-

диплоїдною (20 хромосом), решта (7 шт.) були диплоїдними (табл. 2, рис. 1, е).

Brassica nigra ($2n = 16$). У гірчиці чорної майже дві третини проростків були міксоплоїдними – серед 25 вивчених кінчиків корінців 16 (64 %) містили клітини з числом хромосом, відмінним від диплоїдного (табл. 1). Розмах мінливості за числом хромосом у різних проростків був різним (від 14 до 36 хромосом), модальне число у багатьох випадках також було різним. Зокрема, лише у трьох міксоплоїдів клітини з диплоїдним числом хромосом склали 46 % і більше, у п'яти рослин модальний клас у меристемі становили клітини, що містили 24 хромосоми, і у восьми проростків переважали клітини з тетраплоїдним набором (табл. 2, рис. 1, є, ж).

Diplotaxis tenuifolia ($2n = 22$). У 20 рослин диплотаксиса усі 132 вивчені метафази містили 22 хромосоми (табл. 1, рис. 2, а), тобто коренева меристема всіх рослин була диплоїдною.

Raphanus sativus var. *niger* ($2n = 18$). У редиски серед 22 вивчених проростків п'ять були міксоплоїдними, що становить понад 22 % (табл. 1). У трьох міксоплоїдів 50 % і більше склали диплоїдні метафази, решта клітин містили від 16 до 36 хромосом. Ще два проростки на 55–60 % склалися з тетраплоїдних клітин,

решта клітин містили 18 та 24 або 18 та 32 хромосоми (табл. 2, рис. 2, б, в).

Raphanus raphanistrum ($2n = 18$). Усі вивчені рослини редьки дикої були диплоїдними – серед 189 метафаз у меристемі 20 проростків не було знайдено жодної, яка б містила відмінне від диплоїдного число хромосом (табл. 1, рис. 2, з).

Отримані дані дозволяють розділити вивчені види рослин на чотири групи.

1. Види, в яких у кореневій меристемі проростків не виявлено клітин з числом хромосом, відмінним від диплоїдного. Це гірчиця сарептська *B. juncea*, диплотаксис *D. tenuifolia* і редька дика *R. raphanistrum*.

2. Види з низькою частотою міксоплоїдних проростків. Це ріпак *B. napus* і брассіка таврійська *B. cretica* (*B. taurica*), у яких міксоплоїди зустрічаються порівняно рідко, з частотою близько 5 %, і у міксоплоїдів переважають клітини з диплоїдним набором хромосом. Серед клітин з відмінним від диплоїдного числа хромосом переважають клітини з анеуплоїдними (гіпо- і гіпердиплоїдними) наборами.

3. Види, у яких міксоплоїдні проростки складають близько 20 %. Це турнепс *B. campestris* (*B. rapa*) та редиска *R. sativus* var. *niger*, у яких серед міксоплоїдів значну частину склали ди-тетраплоїдні химери.

4. До окремої групи ми відносимо гірчицю чорну *B. nigra*, у якої менше половини вивчених проростків були істинно диплоїдними. Більшість рослин були міксоплоїдними, серед яких переважали проростки, що містили у кореневій меристемі переважно триплоїдні і тетраплоїдні клітини. Із 261 метафаз, вивченої у 25 проростках цього виду, 106 метафаз ($40,6 \pm 3,0$ %), знайдених у 16 проростках, містили число хромосом, відмінне від диплоїдного. У цілому серед усіх метафаз диплоїдними були 155 ($59,4 \pm 3,0$ %), триплоїдними – 38 ($14,6 \pm 2,2$ %), тетраплоїдними – 47 ($18,0 \pm 2,4$ %), решта клітин ($8,0 \pm 1,7$ %) були анеуплоїдними.

Явище онтогенетичної поліплоїдії описане для переважної більшості вивчених видів рослин. Вважається, що ендополіплоїдія є одним із способів прояву диференціації клітин. При цьому плоїдність спеціалізованих клітин, у тому числі і у представників хрестоцвітних, може зростати внаслідок повторної реплікації ДНК без наступного мітозу (ендоредуплікації)

до $32n-64n$ [4, 5], а в деяких випадках і до вищого рівня [1, 12]. Наслідком поліплоїдизації клітин є зростання продуктивності клітинного метаболізму: збільшується транскрипція, трансляція, секреторна активність тощо. Проте поліплоїдизація таких диференційованих соматичних клітин і, як наслідок, полісоматія, як правило, не впливає на плоїдність статевих клітин, оскільки останні формуються у рослин на певній стадії онтогенезу з меристемами, яка, як вважається, є диплоїдною. Разом з тим є дані, які свідчать про те, що міксоплоїдія меристемних тканин не є рідкісним явищем. Найбільш властивою вона є для рослин з переважно вегетативним типом розмноження, у тому числі й для апоміктів. Особливо поширена міксоплоїдія у гібридів і поліплоїдів [12].

Враховуючи викладені вище, у тому числі і у вступі, а також інші дані, що є в літературі [1–3, 7, 8, 13], причини виявленої нами високої частоти міксополіплоїдії однозначно назвати не можна. Високий рівень міксоплоїдії може бути свідченням як високої пластичності геному, що підвищує адаптивність рослин, так і наслідком спонтанної гібридизації. Можливо, що ці явища є тісно пов'язаними і приводять до підвищеної пристосовуваності рослин до несприятливих умов зростання. Це може бути особливо притаманним для бур'янів, до яких належить гірчиця чорна *B. nigra* з найвищим рівнем міксоплоїдії і найширшим розмахом мінливості міксоплоїдів за числом хромосом. Підвищена нестабільність геному може спричинювати підвищену здатність до гібридизації (у тому числі віддаленої) і поліплоїдизації [1–3, 13], які у свою чергу викликають каскад наступних геномних перебудов, перш за все епігеномних [2, 3], у тому числі можуть призводити до епігенетичного сайленсингу [14]. Ці перебудови можуть підвищувати адаптивну здатність рослин, перш за все адаптивність певних популяцій, особливо дикорослих, у тому числі бур'янів.

V.A. Kunakh, V.I. Adonin, S.P. Ozheredov, Ya.B. Blume
MIXOPLOIDY IN WILD AND CULTIVATED
CRUCIFERAE SPECIES ABLE TO HYBRIDIZE
WITH *BRASSICA NAPUS*

Chromosome numbers in root meristem cells of the seedlings of wild and cultivated *Cruciferae* species able to

hybridize with *Brassica napus* have been studied. The seedlings of *Brassica juncea*, *Diplotaxis tenuifolia* and *Raphanum raphanistrum* showed exclusively diploid metaphases. Up to 5 % of *B. napus* and *B. cretica* seedlings were mixoploids. Diploid cells prevailed among the mixoploids, but hypo- and hyperdiploid ones were observed as well. Nearly 20 % of *B. campestris* and *R. sativum* seedlings were mixoploid, and di-tetraploid chimeras constituted considerable proportion of them. Less than a half of *B. nigra* seedlings were diploid, while the rest of plants were mixoploid. Among them the seedlings bearing preferentially tetra- and triploid cells dominated. Biological implications and presumable reasons underlying the discovered mixoploidy are discussed.

В.А. Кунах, В.И. Адонин,
С.П. Ожередов, Я.Б. Блюм

МИКСОПЛОИДИЯ У ДИКИХ И КУЛЬТИВИРУЕМЫХ ВИДОВ КРЕСТОЦВЕТНЫХ, СПОСОБНЫХ К ГИБРИДИЗАЦИИ С РАПСОМ *BRASSICA NAPUS*

Изучали число хромосом в клетках корневой меристемы проростков диких и культивируемых видов крестоцветных, способных к гибридизации с рапсом *Brassica napus*. В проростках *Brassica juncea*, *Diplotaxis tenuifolia* и *Raphanus raphanistrum* наблюдали только диплоидные метафазы. У *B. napus* и *B. cretica* около 5 % проростков были миксоплоидными, у миксоплоидов преобладали диплоидные клетки, но также встречались гипо- и гипердиплоидные. Среди проростков *B. campestris* и *R. sativum* около 20 % были миксоплоидами, значительную часть которых составляли ди-тетраплоидные химеры. У *B. nigra* менее половины проростков были истинно диплоидными, большинство растений были миксоплоидными. Среди них преобладали проростки преимущественно с тетра- и триплоидными клетками. Обсуждаются биологическое значение и возможные причины выявленной миксоплоидии.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Кунах В.А. Биотехнология лекарственных растений. Генетичні та фізіолого-біохімічні основи. — К.: Логос, 2005. — 730 с.
2. Малецкий С.И. Эпигенетические и синергические формы наследования репродуктивных признаков у покрытосеменных растений // Журн. общ. биологии. — 2004. — 65, № 2. — С. 116–135.
3. Малецкий С.И. Иерархия единиц наследственности, изменчивость, наследование признаков и видообразование у растений // Эпигенетика растений : Сб.

науч. тр. Ин-та цитологии и генетики СО РАН. — Новосибирск, 2005. — С. 7–53.

4. Damsz B., Luchniak P. Nuclear DNA endoreplication and plastid index in mesophyll of some dicotyledonous species // Acta Soc. Bot. Pol. — 1988. — 57, № 3. — P. 303–316.
5. Kudo N., Kimura Y. Flow cytometric analysis for system in development of radish (*Raphanus sativum* L.) // Plant Biotechnol. — 2002. — 19, № 1. — P. 45–52.
6. Li Z., Liu J., Heneen W.K. Production and cytogenetics of the intergeneric hybrids *Brassica juncea* (*Orychophragmus violaceus*) and *B. carinata* (*B. violaceus*) // Theor. and Appl. Genet. — 1998. — 96, № 2. — P. 251–265.
7. Li Zai-yun, Ge Xian-hong. Unique chromosome behavior and genetic control in *Brassica* (*Orychophragmus*) wide hybrids: a review // Plant Cell Rep. — 2007. — 26, № 6. — P. 701–710.
8. Овчаренко О.О., Рудас В.А., Кучук М.В. Соматична гібридизація у родині *Brassicaceae* // Вісн. Харків. нац. аграр. ун-ту. Сер. біол. — 2006. — Вип. 1(8). — С. 7–20.
9. Евтушенко Ю.В., Кунах В.А., Блюм Я.Б. Оценка риска вертикального переноса генов при культивировании генетически модифицированных сортов рапса в Украине // Биотехнология в растениеводстве, животноводстве и ветеринарии : Материалы II Международ. науч. конф. (Москва, 18–19 окт. 2000 г.). — М., 2000. — С. 144–145.
10. Новожилов О.В., Блюм Я.Б. Критерії оцінки екологічного ризику вертикального переносу генів при використанні трансгенних рослин // Генетика і селекція в Україні на межі тисячоліть / Під ред. В.В. Моргуна. — К.: Логос, 2001. — Т. 1. — С. 501–519.
11. Радчук В.В., Блюм Я.Б. Успехи и проблемы генетической трансформации растений семейства крестоцветных // Цитология и генетика. — 2005. — 39, № 3. — С. 13–29.
12. Кунах В.А. Геномная изменчивость соматических клеток растений. 2. Изменчивость в природе // Биополимеры и клетка. — 1995. — 11, № 6. — С. 5–40.
13. Snowdon R.J. Cytogenetics and genome analysis in *Brassica crops* // Chromosome Res. — 2007. — 15. — P. 85–95.
14. Sheid O.M., Jakovleva L., Afsar K., Maluszynska J., Paszkowski J. A change of ploidy can modify epigenetic silencing // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. — 1996. — 93 — P. 7114–7119.

Надійшла 09.11.07