

ГЕНЕТИКА

УДК 575.113.3:633.854.797

Т. В. Леус

ТИПЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ГЕНОВ ПРИ НАСЛЕДОВАНИИ
ОКРАСКИ ЦВЕТКОВ У САФЛОРА КРАСИЛЬНОГО

На данный момент единодушия в вопросе наследования окраски цветков сафлора красильного, пигменты из которых раньше использовались в качестве натуральных красителей, среди ученых нет. Целью исследований было выяснить характер взаимодействий генов при формировании окраски цветков. Опыты проводились с 2009 по 2015 г., в скрещиваниях участвовали 13 образцов коллекции ИМК НААН. Проанализировано 2 моногибридных, 11 дигибридных и 2 тригибридных скрещивания. Показано, что гены, кодирующие окраску цветков у сафлора, вступают в следующие взаимодействия: 1) гены *O* и *R* взаимодействуют комплементарно с образованием нового признака оранжевой окраски, каждый по отдельности имея собственное проявление в виде желтой и красной окраски цветка соответственно; 2) ген *C* вступает в отношения доминантного эпистаза с генами *O* и *R*, имея собственное проявление в виде желтой окраски цветка; 3) ген *Y* вступает в отношения рецессивного эпистаза с генами *C*, *O* и *R*, не имея собственного проявления. Рецессивная гомозигота по нему дает белую окраску цветка. Библиогр. 17 назв. Табл. 3.

Ключевые слова: доминантный эпистаз, рецессивный эпистаз, комплементарность, взаимодействие генов, окраска цветков, сафлор.

T. V. Leus

INTERALLELIC INTERACTIONS GENES' TYPES IN INHERITANCE
OF COROLLA COLOUR OF SAFFLOWER

Institute of oilseed crops of the National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine, 1, ul. Institutskaya, Solnechny village, Zaporozhie District, Zaporozhie Region, 70417, Ukraine; tatiana_leus@list.ru

Safflower is a minor oilseed crop. It has red, orange, yellow and white flowers which colouring agents used to be natural colour source. Nowadays there is no agreement between researchers about inheritance of corolla colour in safflower. Our aim was to find out interactions character of genes in generating corolla colour. The experiments were held in 2009–2015 with 13 samples of IOC NAAS collection. 2 monohybrid, 11 dihybrid and 2 trihybrid crosses were analysed. It was shown the genes coding corolla colour of safflower form interactions such as: 1) genes *O* and *R* interact complementarily forming new sign of orange corolla colour with individual manifestation of each of them of yellow and red colour accordingly; 2) gene *C* forms dominant epistatic interactions with genes *O* and *R* with individual manifestation of yellow corolla colour; 3) gene *Y* forms recessive epistatic interactions with genes *O*, *R* and *C* without individual manifestation. Recessive homozygote in it makes white corolla colour. Refs 17. Tables 3.

Keywords: dominant epistasis, recessive epistasis, complementation, gene interactions, corolla colour, safflower.

Т. В. Леус (tatiana_leus@list.ru): Институт масличных культур Национальной академии аграрных наук Украины, Украина, 70417, Запорожская обл., Запорожский р-н, пос. Солнечный, ул. Институтская, 1.

© Санкт-Петербургский государственный университет, 2016

Введение

Сафлор красильный (*Carthamus tinctorius* L.) — малораспространенная масличная культура семейства сложноцветных. Имеет красные, оранжевые, желтые и белые цветки, пигменты из которых раньше использовались в качестве натуральных красителей.

А. Hartman [1] выделил три основных пигмента в цветках сафлора: красный пигмент картамин, сафлор желтый и неопределенный желтый. Кроме того, он дополнительно выделял несколько типов желтой окраски и кремovou. Другие исследователи описывали белую, светло-желтую, желтую, светло-оранжевую и красно-оранжевую окраски [2]. Встречается также разделение в зависимости от стадии цветения. Мы в наших исследованиях оценивали окраску полностью раскрывшегося, но не увядающего цветка, и выделяли красную, оранжевую, желтую и белую окраски венчика.

Единодушия в вопросе наследования окраски цветков сафлора среди исследователей также нет. Изучая наследования окраски цветков сафлора в 1986 г., авторы работы [3] описали гены *C*, *O*, *R* и *Y*, формирующие, согласно их исследованиям, белую, оранжевую, красную и желтую окраски венчика соответственно. Позднее был добавлен ген *P*, ответственный за пурпурную окраску [4]. Однако дальнейшие исследования показали, что наследование окраски цветков сафлора не определяется простым доминированием [5–7]. Ранее было доказано, что белая окраска наследуется по типу рецессивного эпистаза, наследование желтой окраски в большинстве случаев обусловлено доминантным геном [6–9].

По мнению авторов работы [5], рецессивный аллель гена *Y* не всегда приводит к подавлению окраски, однако описанный в статье эксперимент и представленные данные вызывают сомнения в надежности результатов. В целом ситуация с выяснением характера наследования окраски цветков сафлора такова, что данные разных статей и выводы из них не дают полного представления о схеме эксперимента, а также во многом противоречат друг другу, включая источники одних и тех же авторов.

В наших исследованиях мы ставили задачу выяснить характер взаимодействия генов при формировании окраски цветков у сафлора красильного.

Материал и методика

Для сафлора характерно в основном самоопыление; доля перекрестного опыления обычно не превышает 10 %, хотя факторы окружающей среды могут увеличить эту долю до 50 %. Он имеет мелкие трубчатые цветки, желтые, оранжевые или красно-оранжевые, реже белые, с пятизубчатым венчиком и пять тычинок, спаянных в трубку. Опыление происходит в тот момент, когда рыльце пестика пробивает пыльцевую трубку. Неопыленные рыльца остаются восприимчивыми к пыльце в течение нескольких дней. Обычно перекрестное опыление осуществляется насекомыми. Опыление ветром играет очень незначительную роль [10, 11]. Также разные линии сафлора могут быть в большей или меньшей степени склонны к перекрестному опылению, что может существенно влиять на результат [12].

Исследования проводились на базе Института масличных культур НААН на материале лаборатории генетических ресурсов с 2009 по 2015 г. Участвовало

13 образцов коллекции с красной, оранжевой, желтой и белой окрасками венчика цветка (табл. 1). Образцы были получены путем самоопыления в течение нескольких лет.

Таблица 1. Участвовавшие в исследовании родительские линии, ИМК НААН

№	Сокращенное обозначение	Название	Номер UE	Окраска венчика
1	БПК2	БПК2	UE0900049	Красная
2	63/2	Розочка	UE0900038	Красная
3	47/1	Огонек	UE0900040	Оранжевая
4	129/к	129/к	UE0900045	Красная
5	149/2.5	Рассвет	UE0900042	Красная
6	Курчавый	Курчавый	UE0900044	Оранжевая
7	149/3.1	Медовый	UE0900039	Желтая
8	149/3.3	Медовый 1	–	Желтая
9	91/1	Салют	UE0900051	Желтая
10	157/1	157/1	UE0900046	Желтая
11	152	Белоцветковый неколючий	UE0900035	Белая
12	152Б	Белоцветковый неколючий 1	–	Белая

В исследованиях применялся гибридологический метод, использованы результаты свободного опыления и скрещиваний. Нами было проанализировано 2 моногибридных, 11 дигибридных и 2 тригибридных скрещивания, 3 из 15 гибридов получены в результате свободного опыления.

Для кастрации материнских растений были использованы две методики.

Методика, используемая для массовой кастрации цветков, применяется в Индии [10]. При этом на растении выбираются 5–10 хорошо развитых корзинок на 4–5 ветках и изолируются полиэтиленовыми изоляторами. Остальные ветви обрезаются. Повышенная температура и влага внутри изолятора предотвращает самоопыление. Когда зацветает половина цветков, производят опыление, для более успешного результата процедуру проводят три дня подряд. Чтобы избежать загнивания и возникновения заболеваний, в конце цветения полиэтиленовые изоляторы заменяют бумажными или тканевыми. Данная методика была использована нами в измененном виде: оставшиеся свободными ветви не обрезались, а использовались как отцовские растения. Полиэтиленовый изолятор заменяли тканевым через 1–2 дня после начала вытягивания пестиков, дожидались высыхания влаги и проводили опыление в течение 2–3 дней.

Вторая использованная методика смыва пыльцы разработана нами. Созревший бутон вскрывается за 1–2 дня до цветения, после чего верхняя часть цветка вместе с пыльниками разрывается тонкой иглой. Когда все цветки таким образом вскрыты, корзинка прополаскивается в стакане с водой. После этого цветки накрывают изоляторами и 1–2 дня ждут вытягивания пестиков. Опыление производят несколько дней подряд до полного отцветания корзинки [13–15].

Перенос пыльцы с отцовского растения на материнское осуществлялся мягкой кисточкой. Отбор гибридов F_1 от свободного опыления проходил следующим образом.

Поскольку искусственное опыление у сафлора представляет определенные трудности, нами были учтены также результаты свободного опыления. От нескольких растений материнской линии, не накрытых изоляторами, были взяты и высеяны семена. Полученные из них растения проверялись на сходство с материнской линией по таким морфологическим признакам, как окраска цветков и наличие колючек. Растения, отличавшиеся от материнской линии, были признаны гибридными, остальные считались материнскими формами. Гибридные растения отбирались для последующего анализа в качестве гибридов F_1 .

Гибриды F_2 были получены путем самоопыления гибридов F_1 .

Подсчет статистической достоверности велся с применением критерия χ^2 [16].

Результаты и обсуждение

Как было показано ранее, за появление белых или окрашенных цветков отвечает ген Y . Доминантный аллель гена C отвечает за формирование желтой окраски венчика. Разные комбинации двух оставшихся генов обуславливают формирование желтой, красной и оранжевой окрасок венчиков цветков сафлора. Мы объединили в табл. 2 данные предыдущих исследователей по наследованию окраски цветков у сафлора.

Таблица 2. Генотипы растений согласно данным предыдущих исследователей

Генотип	По B. N. Narkhede A. B. Deokar [3]	По P. Golkar, A. Arzani, A. M. Rezaei [6]	По Т. В. Леус, Е. В. Ведмедевой [7–9]
<i>ccoorryu</i>	–	Белый	Белый
<i>C-oorryu</i>	Белый	Белый	Белый
<i>C-ooR-yu</i>	Белый	–	Белый
<i>C-O-rryu</i>	Белый	–	Белый
<i>C-O-R-yu</i>	Белый	–	Белый
<i>C-oorrY-</i>	Красный	Желтый	Желтый
<i>C-O-rrY-</i>	Желтый	–	Желтый
<i>C-O-R-Y-</i>	Желтый	–	Желтый
<i>ccoorrY-</i>	–	Оранжевый	–

Как видно из данной табл. 2, в случае рецессивной гомозиготы по гену Y все цветки получаются белыми независимо от других комбинаций генов. Другие виды окраски проявляются, если имеется доминантный аллель этого гена. Доминантный аллель гена C дает, согласно этим данным, желтую окраску, а рецессивная гомозигота по остальным трем генам, кроме гена Y , — оранжевую. Согласно нашим исследованиям [8, 9], ген C полностью подавляет действие генов O и R .

Также нужно отметить, что генотип *C-oorrY-* у двух групп исследователей соответствует разным фенотипам. По результатам [3], растения с таким фенотипом имеют красные цветки, а по итогам исследований [6] — желтые. Наши исследования показали, что растения с этим генотипом имеют желтые цветки [8, 9]. Кроме

того, в литературе не описаны фенотипы растений при комбинациях генов *ccO-rrY-*, *ccooR-Y-*, *ccO-R-Y-*.

Из результатов наших исследований, представленных в табл. 3, видно, что чаще всего встречается ситуация, когда количество растений с оранжевой окраской цветков преобладает над количеством растений с красной (скрещивание 86/2012, 114/2012, 128-130/2012). Реже встречается обратная ситуация, когда количество растений с красными цветками преобладает над количеством растений с оранжевыми. Мы предположили [17], что один из генов, *O*, обуславливает формирование желтой окраски, другой — ген *R* — красной, в то время как их сочетание дает оранжевую окраску венчика цветка. Оранжевая окраска также получается в случае рецессивной гомозиготы по всем трем генам — *C*, *O* и *R*.

Рассмотрим скрещивания по группам.

В скрещиваниях 119/2014 и 226/2015 при скрещивании растения с красными цветками и растения с оранжевыми цветками в первом поколении все растения имели оранжевые цветки, а во втором наблюдалось расщепление по схеме 3:1. Это говорит о том, что здесь оранжевая окраска венчика доминирует над красной.

Скрещивания 86/2012, 114/2012 и 128-130/2012 имеют одинаковую схему расщепления во втором поколении — 12:3:1, где 12 — количество частей растений с желтыми цветками, 3 — с красными и 1 — с оранжевыми. В первом поколении гибриды имели желтые цветки. Материнские растения во всех трех случаях имели красные цветки, в скрещивании 128-130/2012 отцовские растения имели желтые цветки, в номерах 86/2012 и 114/2012 отцовская форма неизвестна. Таким образом, здесь наследование окраски происходит по схеме доминантного эпистаза: доминантный аллель гена желтой окраски полностью подавляет действие гена, обуславливающего окраску другого типа. Когда этот ген находится в рецессивном состоянии, появляется возможность проявления красной и оранжевой окраски. В данном случае в отсутствие гена желтой окраски красная окраска доминирует над оранжевой.

Также одинаковую схему расщепления имеют скрещивания 123/2012, 105/2014, 109/2014, 115/2014, 125-126/2014 и 220-221/2015. Здесь в трех скрещиваниях родительские растения имели красные и желтые цветки, в двух — желтые и оранжевые, и в одном материнские растения имели оранжевые цветки при неизвестной отцовской форме. В первом поколении все гибриды имели желтые цветки. Во втором поколении наблюдалось расщепление по схеме 12:3:1 на растения с желтыми, оранжевыми и красными цветками соответственно. Таким образом, в данном случае мы также наблюдаем доминантный эпистаз, где доминантный аллель гена желтой окраски подавляет проявление других генов. Однако в отличие от скрещиваний 86/2012, 114/2012 и 128-130/2012 здесь в отсутствие гена-ингибитора оранжевая окраска доминирует над красной.

В скрещивании 211-213/2015, как и в двух вышеописанных, образец с оранжевой окраской венчика скрещивается с образцом, имеющим желтую окраску. Однако наблюдаемая схема расщепления в данном случае не 12:3:1, а 51:10:3. Это тригибридное скрещивание, схема которого складывается из расщепления 3:1 по гену *C* и 10:3:3 по генам *O* и *R*. Схема 10:3:3, в свою очередь, складывается из расщепления 9 *O-R-*, дающих оранжевую окраску венчика цветка, 3 *ooR-*, дающих красную окраску венчика, 3 *O-rr*, дающих желтую окраску венчика и 1 *oorr*, дающих также

Таблица 3. Наследование окраски цветков сафлора, 2009–2014 гг., ИМК НААН

№/год	Материнское растение		Отцовское растение		Окраска/ генотип F ₁	Окраска F ₂				Сумма	Схема	χ ²
	Обозначение	Окраска/ генотип	Обозначение	Окраска/ генотип		Ж	Ор	Кр	Б			
119/2014	149/2.5	Кр/сsooRRY	47/1	Ор/ссоORRY	Ор/ссоORRY	–	188	65	–	253	3:1	0,06
226/2015	149/2.5	Кр/сsooRRY	47/1	Ор/ссоORRY	Ор/ссоORRY	–	325	107	–	432	3:1	0,01
86/2012	БПК2	Кр/сsooRRY	N	Ж/ССooRRY*	Ж/СсоoRrY	114	6	29	–	149	12:3:1	1,26
114/2012	63/2	Кр/сsooRRY	N	Ж/ССooRRY*	Ж/СсоoRrY	105	8	26	–	139	12:3:1	0,06
123/2012	47/1	Ор/ссоORRY	N	Ж/ССooRRY*	Ж/СсоoRrY	169	38	16	–	223	12:3:1	0,67
128-130/2012	129/к	Кр/сsooRRY	91/1	Ж/ССooRRY	Ж/СсоoRrY	46	8	11	–	65	12:3:1	4,09
105/2014	63/2	Кр/сsooRRY	149/3.3	Ж/ССooRRY	Ж/СсоoRrY	128	42	13	–	183	12:3:1	2,56
109/2014	149/3.1	Ж/ССooRRY	47/1	Ор/ссоORRY	Ж/СсоoRrY	225	45	23	–	293	12:3:1	3,12
115/2014	149/2.5	Кр/сsooRRY	157/1	Ж/ССooRRY	Ж/СсоoRrY	130	38	5	–	173	12:3:1	4,07
123/2014	152	Б/ссоORRY	63/2	Кр/сsooRRY	Ор/ссоORRY	–	252	91	101	444	9:3:4	1,64
124/2014	152	Б/ссоORRY	149/3.3	Ж/ССooRRY	Ж/СсоoRrY	236	67	–	102	405	9:3:4	1:35
125-126/2014	149/3.1	Ж/ССooRRY	47/1	Кр/ссоORRY	Ж/СсоoRrY	156	42	13	–	211	12:3:1	0,18
220-221/2015	149/2.5	Кр/сsooRRY	157/1	Ж/ССooRRY	Ж/СсоoRrY	127	32	3	–	162	12:3:1	5,35
115-116/2013	152Б	Б/сsooRRY	149/3.3	Ж/ССooRRY	Ж/СсоoRrY	175	49	10	87	321	36:9:3:16	2,76
211-213/2015	Курчавый	Ор/ссоORRY	Салют	Ж/ССooRRY	Ж/СсоoRrY	274	44	14	–	332	51:10:3	1,69

Примечание. Ж — желтая окраска цветка, Ор — оранжевая, Кр — красная, Б — белая; N — неизвестная отцовская форма при свободном опылении; * — предполагаемые генотипы и фенотипы отцовских растений. $\chi^2_{0,05} (df=1) = 3,84$; $\chi^2_{0,05} (df=2) = 5,99$; $\chi^2_{0,05} (df=3) = 7,81$.

оранжевую окраску венчика цветка. Вероятно, в то время как доминантные аллели генов *O* и *R* усиливают производство соответствующего пигмента, в их отсутствие в цветке желтые и красные пигменты вырабатываются в равной степени.

Рассмотрим также три скрещивания, где в качестве материнских растений были взяты растения с белой окраской венчика. Ранее уже было показано, что белая окраска наследуется по принципу рецессивного эпистаза, что создает некоторые сложности для генанализа, поскольку белая окраска подавляет любую другую окраску цветка.

В потомстве 123/2014 при скрещивании растения с белыми цветками и растения с красными цветками в первом поколении наблюдались оранжевые цветки, а во втором произошло расщепление по схеме 9:3:4 на растения с оранжевыми, красными и белыми цветками соответственно. Здесь снова оранжевая окраска цветков доминирует над красной.

В скрещивании 124/2014 отцовское растение имело желтую окраску венчика, и в первом поколении наблюдались желтые цветки. Схема расщепления во втором поколении 9:3:4 на желтые, оранжевые и белые соответственно. Здесь опять желтая окраска доминирует над оранжевой.

Потомство 115-116/2013 получено от тригибридного скрещивания. Здесь от скрещивания растения с белыми цветками и растения с желтыми цветками во втором поколении наблюдается расщепление по схеме 36:9:3:16. Данная схема получена путем совмещения схем 12:3:1 для доминантного эпистаза и 3:1 для рецессивного. Здесь мы наблюдаем проявление белой окраски в результате рецессивного эпистаза, желтой — в результате доминантного и доминирование оранжевой окраски над красной.

Следовательно, при формировании окраски цветков сафлора наблюдаются следующие взаимодействия неаллельных генов: комплементарность, доминантный и рецессивный эпистаз.

Выводы

Таким образом, гены, кодирующие окраску цветков у сафлора, вступают в следующие взаимодействия:

1) гены *O* и *R* взаимодействуют комплементарно с образованием нового признака оранжевой окраски, каждый по отдельности имея собственное проявление в виде желтой и красной окраски цветка соответственно; при рецессивной гомозиготе по обоим генам желтые и красные пигменты в цветке вырабатываются в равной степени;

2) ген *C* вступает в отношения доминантного эпистаза с генами *O* и *R*, имея собственное проявление в виде желтой окраски цветка;

3) ген *Y* вступает в отношения рецессивного эпистаза с генами *C*, *O* и *R*, не имея собственного проявления; рецессивная гомозигота по нему дает белую окраску цветка.

Литература

1. Hartman A. Inheritance of corolla color in safflower (*Carthamus tinctorius* L.). Davis: Univ. of California, 1967. 76 p.
2. Urage E., Weyessa B. Genetic diversity of Ethiopian safflower collections // Proceedings Second International Safflower Conference (January, 9–13, 1989) / ed. by V. Ranga Rao, M. Ramachandran. Hyderabad: Indian Society of Oilseeds Research, Directorate of Oilseeds Research. 1991. P. 175–178.
3. Narkhede B. N., Deokar A. B. Inheritance of corolla colour in safflower // Journal of Maharashtra Agricultural Universities. 1986. Vol. 11. P. 278–281.
4. Narkhede B. N., Deokar A. B., Patil A. M. Genetics of Corolla Colour in Safflower // Abstracts Second International Safflower: Abstracts Second International Safflower Conference (January 9–13, 1989). Hyderabad, 1989. P. 26.
5. Pahlavani M. H., Mirlohi A. F., Saeidi G. Inheritance of flower color and spininess in safflower // The Journal of Heredity. 2004. Vol. 95. P. 265–267.
6. Golkar P., Arzani A., Rezaei A. M. Inheritance of flower colour and spinelessness in safflower (*Carthamus tinctorius* L.) // J. of Genetics. 2010. Vol. 89, N 2. P. 259–262.
7. Леус Т. В., Ведмедева Е. В. Наследование признака белой окраски цветков у некоторых образцов сафлора красильного // Вісник харківського національного аграрного університету. Серія «Біологія». 2012. Вип. 1, № 25. С. 92–95.
8. Леус Т. В. Наследование окраски цветков у сафлора красильного // Матеріали VIII міжнародної конференції молодих учених «Біологія: від молекули до біосфери». Харків, 2013. С. 96–97.
9. Леус Т. В. Наследование желтой окраски у сафлора красильного // Вавилонский журнал генетики и селекции. 2015. Т. 19, № 1.
10. Dajue L., Mündel H.-H. Safflower. *Carthamus tinctorius* L. Promoting the conversation and use of underutilized and neglected crops. Rome: IPGRI, 1996. 83 p.
11. Claassen C. E. Natural and controlled crossing in safflower *Carthamus tinctorius* // Agronomy J. 1950. Vol. 42. P. 381–384.
12. Rubis D. D., Levin M. D., McGregor S. E. Effects of honey bee activity and cages on attributes of thin-hull and normal safflower lines // Crop science. 1966. Vol. 6. P. 11–14.
13. Леус Т. В., Ведмедева Е. В. Усовершенствование методики кастрации цветков сафлора // Збірник тез. V Міжнародної науково-практичної конференції молодих вчених «Інноваційно-інвестиційний розвиток рослинницької галузі — стан та перспективи». Харків, 2012. С. 51–52.
14. Леус Т. В., Ведмедева К. В. Спосіб схрещування сафлора красильного. Патент № 84640 від 25.10.2013 // Промислова власність. Офіційний бюлетень. 2013. № 20.
15. Леус Т. В., Ведмедева Е. А. Методика селекції сафлора. [Саарбрюккен]: LAP LAMBERT Academic Publishing, 2014. 52 с.
16. Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.
17. Леус Т. В. Наследование четырех типов окраски цветков у сафлора красильного *Carthamus tinctorius* Linnaeus, 1753 // XXI международная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2014»; секция «Биология». М., 2014. С. 92–93.

Для цитування: Леус Т. В. Типы взаимодействия генов при наследовании окраски цветков у сафлора красильного // Вестник СПбГУ. Серия 3. Биология. 2016. Вып. 4. С. 108–116.
DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.408

References

1. Hartman A. *Inheritance of corolla color in safflower (Carthamus tinctorius L.)*. Davis, Univ. of California, 1967. 76 p.
2. Urage E., Weyessa B. Genetic diversity of Ethiopian safflower collections. *Proceedings Second International Safflower Conference* (January, 9–13, 1989). Eds V. Ranga Rao, M. Ramachandran. Hyderabad, Indian Society of Oilseeds Research, Directorate of Oilseeds Research, 1991, pp. 175–178.
3. Narkhede B. N., Deokar A. B. Inheritance of corolla colour in safflower. *Journal of Maharashtra Agricultural Universities*, 1986, vol. 11, pp. 278–281.
4. Narkhede B. N., Deokar A. B., Patil A. M. Genetics of Corolla Colour in Safflower. *Abstracts Second International Safflower: Abstracts Second International Safflower Conference (January 9–13, 1989)*. Hyderabad, 1989, p. 26.

5. Pahlavani M. H., Mirlohi A. F., Saeidi G. Inheritance of flower color and spininess in safflower. *The Journal of Heredity*, 2004, vol. 95, pp. 265–267.
6. Golkar P., Arzani A., Rezaei A. M. Inheritance of flower colour and spinelessness in safflower (*Carthamustinctorius* L.). *J. of Genetics*, 2010, vol. 89, no. 2, pp. 259–262.
7. Leus T. V., Vedmedeva C. V. Nasledovanie priznaka beloї okras̄ki tsvetkov u nekotorykh obraztsov saflora krasil'nogo [Inheritance of white color of flowers at some lines of safflower]. *Visnik kharkivs'kogo natsional'nogo agrarnogo universitetu. Seriiia «Biologiiia»* [Bulletin of Kharkov national agrarian University. Series “Biology”], 2012, issue 1, no. 25, pp. 92–95. (In Russian)
8. Leus T. V. Nasledovanie okras̄ki tsvetkov u saflora krasil'nogo [Inheritance of the flower colour in safflower]. *Materiali VIII mizhnarodnoi konferentsii molodikh uchenikh «Biologiiia: vid molekuli do biosferi»* [Materials of the VIII international conference of young scientists “Biology: from molecule to biosphere”. Kharkov, 2013, pp. 96–97. (In Russian)
9. Leus T. V. Nasledovanie zheltoj okras̄ki u saflora krasil'nogo [The Inheritance of the Yellow Color in the Safflower *Carthamus tinctorius* L.]. *Vavilovskii zhurnal genetiki i selekcii* [Russian Journal of Genetics: Applied Research], 2016, vol. 6, no. 1, pp. 34–38. (In Russian)
10. Dajue L., Mündel H.-H. *Safflower. Carthamus tinctorius L. Promoting the conservation and use of underutilized and neglected crops*. Rome, IPGRI, 1996. 83 p.
11. Claassen C. E. Natural and controlled crossing in safflower *Carthamus tinctorius*. *Agronomy J.*, 1950, vol. 42, pp. 381–384.
12. Rubis D. D., Levin M. D., McGregor S. E. Effects of honey bee activity and cages on attributes of thin-hull and normal safflower lines. *Crop science*, 1966, vol. 6, pp. 11–14.
13. Leus T. V., Vedmedeva C. V. Uovershenstvovanie metodiki kastratsii cvetkov saflora [The improvement of the safflower emasculation method]. *Zbirnik tez. V Mizhnarodnoi naukovopraktichnoi konferentsii molodikh vchenikh «Innovatsiino-investitsiinii rozvitok roslinnits'koi galuzi — stan ta perspektivi»* [Abstracts of the V International scientific-practical conference of young scientists “Innovative investment development of plant industry — state and prospects”]. Kharkov, 2012, pp. 51–52. (In Russian)
14. Leus T. V., Vedmedeva C. V. Sposib skhreshchuvannia saflora krasil'nogo. Patent № 84640 vid 25.10.201 [The method of safflower hybridization. Patent N 84640 of 25.10.2013]. *Promislova vlasnist'. Ofitsiinii biuletin'* [Industrial property. The official bulletin], 2013, no. 20. (In Ukrainian)
15. Leus T. V., Vedmedeva C. V. *Metodika selekcii saflora* [The method of safflower breeding]. [Saarbrücken], LAP LAMBERT Academic Publ., 2014. 52 p. (In Russian)
16. Lakin G. F. *Biometriia* [Biometry]. Moscow, Vysshaya Shkola Publ., 1990. 352 p. (In Russian)
17. Leus T. V. Nasledovanie chetyreh tipov okras̄ki cvetkov u saflora krasil'nogo *Carthamus tinctorius* Linnaeus, 1753 [The inheritance of the four types of flower colour in safflower *Carthamus tinctorius* Linnaeus, 1753]. *XXI mezhdunarodnaia konferentsiia studentov, aspirantov i molodyh uchenykh «Lomonosov-2014». Sektsiia «Biologiiia»* [XXI international conference of students, postgraduates and young scientists “Lomonosov-2014”. Section “Biology”]. Moscow, 2014, pp. 92–93. (In Russian)

For citation: Leus T. V. Interallelic interactions genes' types in inheritance of corolla colour of safflower. *Vestnik SPbSU. Series 3. Biology*, 2016, issue 4, pp. 108–116. DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.408

Статья поступила в редакцию 30 января 2016 г.;
принята в печать 10 июня 2016 г.

Сведения об авторе:

Леус Татьяна Викторовна — научный сотрудник

Leus Tatiana V. — Researcher