

И.М. ГОЛОЕНКО, О.Г. ДАВЫДЕНКО

Институт генетики и цитологии Национальной академии наук
Республики Беларусь, ул. Академическая 27, Минск 220072
e-mail: soyaport@home.by

НАРУШЕНИЕ МЕНДЕЛЕВСКОГО РАСЩЕПЛЕНИЯ. ЭФФЕКТЫ ГЕНОМОВ ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКИХ ОРГАНЕЛЛ



Обзор посвящен феномену нарушения законов менделевского расщепления у высших растений. Рассматриваются причины, приводящие к сдвигу расщепления по различным морфологическим и молекулярным маркерам в гибридных популяциях. Обсуждается роль взаимодействия ядерного и цитоплазматических геномов растительной клетки как фактора, направленно изменяющего частоту передачи определенных ядерных аллелей и влияющего на процессы эволюции и селекции.

© И.М. ГОЛОЕНКО, О.Г. ДАВЫДЕНКО, 2004

ISSN 0564-3783. Цитология и генетика. 2005. № 1

Введение

Нарушение равновероятного менделевского распределения и передачи доминантных и рецессивных аллелей в потомствах гетерозиготных организмов является общим феноменом среди эукариот. Примеры этого явления, известного также как «meiotic drive» или «segregation distortion» (SD), описаны у дрозофилы (SD-локус), мышей (t-система), многих видов растений (B-хромосома), грибов (spore-killer) и т.д. [1]. Несмотря на ряд общих черт многих SD-систем, в каждом конкретном случае действуют различные биологические и молекулярные механизмы [2—4].

У животных по сравнению с растениями этот феномен изучен глубже, выдвинуты конкретные гипотезы механизмов нарушения расщепления. Так, в одном из случаев у *Drosophila melanogaster* он вызывается группой генетических элементов, расположенных вблизи центromеры второй хромосомы. Известны два основных тесно сцепленных локуса, рекомбинация между которыми обычно супрессирована инверсиями: Sd — для генетического фактора, сдвигающего расщепление, и Rsp (responder) — для гена, по которому происходит сдвиг расщепления. Гетерозиготные самцы по Sd/Sd+ локусу передают предпочтительно Sd хромосомы сверх теоретически ожидаемой частоты в 50 %. Нехватка гомологичных Sd+ хромосом объясняется некоторыми аллельными взаимодействиями этого локуса, приводящими к дисфункции спермы [4]. Недавно стало известно, что первичный ген Sd, ответственный за нарушение трансмиссии Sd хромосомы, кодирует мутантный транспортный белок, который при этом не теряет ферментной активности, но изменяет свою локализацию в ядре [5].

У растений нарушение аллельных частот расщепления может возникать по различным физиологическим и генетическим причинам, проявляющимся в избирательной трансмиссии мужских или женских гамет, либо в постзиготической селекции. Чаще всего смещение расщепления появляется по причине отбора мужских гамет, вызванного влиянием среды или различной конкурентной способности генетически вариабельной пыльцы. Во многих случаях — это смещение расщепления по одному или более маркерным генам, которое объясняется их сцеплением с некоторыми генетическими факторами, влияющими на функции гамет [6].

Большое число работ, указывающих на смещение расщепления у растений, появилось в пос-

ледние полтора-два десятилетия, когда во многих направлениях генетических исследований стали использоваться различные молекулярные маркеры. Этот феномен наблюдался при исследовании популяций дигаплоидов [7—11] при анализе наследования устойчивости к различным факторам [12—16] при изучении тех или иных маркерных генов и мутаций [17—19]. Однако, как правило, этот феномен обнаруживался при картировании отдельных локусов или геномов и описан, таким образом, для многих гибридных популяций растений, полученных путем как внутри-, так и межвидовых скрещиваний для видов *Saccharum spontaneum* L. [20], *Beta vulgaris* L. [21], *Helianthus annuus* L. [22], *Solanum phureja* и *S. tuberosum* [23], *Medicago sativa* и *M. coerulea* [24], *Oryza sativa* [25], *Prunus persica* L. [26], *Triticum dicoccoides* [27] и многих других. Степень отклонения, измеряемая величиной χ^2 , варьирует от небольших достоверных величин на грани нормы до значительных [28]. Небольшие отклонения в расщеплении встречаются довольно часто, однако игнорируются исследователями. Вопрос, является ли слабый сдвиг в расщеплении скорее правилом, чем отклонением, остается пока нерешенным [3]. Доля признаков, по которым обнаружен сдвиг от их общего числа, также различна. Нередко она достигает 40 % и более [29—32]. В гибридной популяции от межвидовых скрещиваний *Lycopersicon esculentum* × *L. chmielewskii* [33] нарушение расщепления было обнаружено у 68,5 % из 70 изученных признаков (табл. 1).

В частности, например, для ячменя известен целый ряд фактов нарушения расщепления по морфологическим, биохимическим и молекулярным маркерам. В первых работах по молекулярному картированию генома изучалось расщепление RFLP-маркеров в популяциях дигаплоидов озимого и ярового ячменя. У полученных путем андрогенеза удвоенных гаплоидов ярового ячменя изучали расщепление 157 RFLP маркеров, из которых по 15 было обнаружено нарушение трансмиссии. Важно отметить, что сдвиг расщепления наблюдался, как правило, отдельными блоками, состоящими из трех или более близко расположенных локусов. В целом было обнаружено пять таких участков: два на 7HS(1), по одному на хромосомах 2HS, 1HL(5) и 6HL [54]. Расщепление семи локусов было сдвинуто

в сторону аллелей одного из родителей и восьми — в сторону другого.

Graner и соавт. [52] также наблюдали подобную «блочную» картину сдвига, однако для других участков генома озимого ячменя — на хромосомах 2H, 3H, 1H(5) и 5H(7). В отличие от Neun [54], они изучали популяцию дигаплоидов, полученных методом *Hordeum bulbosum*. В 44 % случаев из 144 изученных ими RFLP маркеров обнаружено нарушение расщепления, причем для 30 % сдвиг расщепления наблюдался в сторону аллелей материнского сорта. Интересно отметить, что в популяциях от межвидовых скрещиваний этими авторами наблюдалась иная картина расщепления: 10 % обнаруженных маркеров со сдвигом расщепления были распределены случайно по всему геному, не образуя отдельных блоков. Сдвиг расщепления отдельными сцепленными блоками отмечен также у ржи [69].

При построении карты с использованием 295 различных молекулярных, белковых и морфологических маркеров ячменя [53] наблюдалось как блочное, так и случайное у 17 % локусов нарушение расщепления. Отдельные группы от 4 до 8 маркеров с нарушением расщепления обнаружены на хромосомах 2H, 4H, 1H(5) и 5H(7). Эта популяция дигаплоидов использовалась также для изучения эффектов локусов количественных признаков (QTL) и средового взаимодействия у ячменя [70]. Можно отметить, что на всех хромосомах, за исключением 6-й, нарушение расщепления затрагивало молекулярные маркеры, сцепленные с целым рядом количественных признаков растения, в том числе и с устойчивостью к полеганию, датой колошения, активностью альфа-амилазы, урожайностью, высотой растения и т.д.

Komatsuda и соавт. [71] в работе по маркированию локусов одного из количественных признаков наблюдали нарушение расщепления по шести маркерным локусам из десяти исследуемых на хромосомах 2H, 4H и 6H. Для всех локусов сдвиг в расщеплении наблюдался с преобладанием аллелей материнского сорта. Для маркерного гена шестирядности «*vrs*», детерминированного на хромосоме 2H, и нескольких сцепленных с ним локусов нарушение расщепления описано также Shin и соавт. [72] при частичном картировании генома с использованием RFLP-марке-

Нарушение расщепления в гибридных популяциях растений (цит. по Jenczewski [77])

Виды	Расщепляющаяся популяция		Маркеры		Проц. локусов со смещением расщепления	Ссылки	
	природа	количество	природа	общее количество			
<i>Apium graveolens</i> var. <i>rapa-ceum</i> × × <i>A. graveolens</i> var. <i>seca-linum</i>	F ₂		RFLP	33	9	—	Yang and Quiros (1995) [34]
			RAPD	128	10	—	Yang and Quiros (1995) [34]
<i>Arabidopsis thaliana</i>	RI(F8)	150	RAPD	292	43,0	—	Reiter et al. (1992) [32]
<i>Arachis stenoderma</i> × <i>Arachis cardenasii</i>	F ₂	87	RFLP	132	25,0	—	Halward et al. (1993) [35]
<i>Avena atlantica</i> × <i>A. hirtula</i>	F ₃	194	RFLP	194	19,0	C(2)	O'Donoghue et al. (1992) [36]
<i>Beta vulgaris vulgaris</i>	F ₂	96	RFLP	117	15,4	C(5)	Pillen et al. (1992) [37]
<i>Beta vulgaris</i> ssp. <i>vulgaris</i> var. <i>altissima</i>	F _{1c}	49	RAPD	50	18,0	C(4)	Barzen et al. (1995) [21]
	F ₁		RFLP	248			19,0
<i>Brassica rapa pekinensis</i> × <i>B. rapa italica</i>	F ₂	95	RFLP	273	3,0	nc	Song et al. (1991) [38]
<i>Brassica oleracea italica</i> × × <i>B. oleracea capitata</i>	F ₂	96	RFLP	258	6,5	nc	Slocum et al. (1990) [39]
<i>Brassica oleracea</i> (collard × × ssp. <i>botrytis</i>)	F ₂	60	RFLP	41	9,7	nc	Kianian and Quiros (1992) [30]
<i>Brassica oleracea</i> (collard × × ssp. <i>italica</i>)	F ₂	60	Isozyme	57	5,2	nc	Kianian and Quiros (1992) [30]
<i>Brassica oleracea</i> (wild kale × × ssp. <i>botrytis</i>)	F ₂	60		58	12,0	C(3)	Kianian and 5 cQmros (1992) [30]
<i>Brassica oleracea</i>	F ₂	90+F ₁	RFLP	201	12,0	C(2)	Landry et al. (1992) [40]
<i>Brassica napus</i> ssp. <i>oleifera</i>	F ₂	90	RFLP	120	21,0	C(3)	Landry et al. (1991) [41]
<i>Brassica rapa</i>	F ₂	104	RFLP	360	23,6	C(6)	Chyi et al. (1992) [42]
<i>Brassica oleracea</i> × <i>B. insularis</i>	F ₂	52	RFLP	71	59,1	C(4)	Kianian and Quiros (1992) [30]
<i>Capsicum annuum</i>	DH	18	RFLP	57	17,0	C	Lefebvre et al. (1994) [43]
(<i>Citrus paradisi</i> × <i>Poncirus trifoliata</i>) × <i>Citrus sinensis</i> × <i>Poncirus trifoliata</i>)	F ₃	60	RFLP	37	24,3	C(3)	Jarrell et al. (1992) [44]
<i>Citrus paradisi</i> × [<i>C. reticulata</i> × × <i>C. paradisi</i>]	BC		RFLP	42	28,5		Durham et al. (1992) [45]
<i>Poncirus trifoliata</i> × [<i>C. grandis</i> × × <i>C. trifoliata</i>]	BC		RFLP	57	36,8		Durham et al. (1992) [45]
<i>Citrus grandis</i> × [<i>C. reshni</i> × × <i>Poncirus trifoliata</i>]	F ₁	52	RFLP	51	39,2	C	Luro et al. (1994) [46]
			RAPD	46	37,0		Luro et al. (1994) [46]
<i>Cryptomeria japonica</i> D. Don	F ₂	73	RAPD	33	21,0	C(4)	Mukai et al. (1995) [47]
<i>Eucalyptus grandis</i> × <i>E. urophylla</i>	F ₁	62	RAPD	272	3,6	nc	Grattapaglia and Sederoff (1994)
				286	3,5		[48]
<i>Glycine max.</i> (L) Merr. × <i>G. soja</i> (Seib et Zucc.)	F ₂	60	RFLP	150	13,3		Keim et al. (1990) [49]
<i>Helianthus annuus</i>	F ₂	289	RFLP	234	9,8	C(4)	Berry et al. (1995) [22]
<i>Helianthus anomalus</i>	F ₁	56	RAPD	161	13,6	C	Rieseberg et al. (1993) [50]
<i>Helianthus annuus</i> × [<i>H. argophyllus</i> × × <i>H. annuus</i>]	BC	133	RAPD	48	23,0		Quillet et al. (1995) [51]
<i>Hordeum vulgare</i> × <i>H. spontaneum</i>	F ₂	135	RFLP	160	10,0		Graner et al. (1991) [52]

Виды	Расщепляющаяся популяция		Маркеры		Проц. локусов со смещением расщепления		Ссылки
	природа	количество	природа	общ. количество			
<i>Hordeum vulgare</i>	DH	71	RFLP		44,0	C(4)	Graner et al. (1991) [52]
<i>Hordeum vulgare</i>	DH	150	RFLP	295	14,0	C(4)	Kleinhofs et al. (1993) [54]
<i>Hordeum vulgare</i>	DH	113	RFLP	157	9,5	C(5)	Heun et al. (1991) [54]
<i>Lactuca sativa</i>	F ₂	66	RFLP	53	17,0		Landry et al. (1987) [55]
<i>Lens culinaris</i> × <i>Lens orientalis</i>	F ₂	66	RFLP	34	26,5	C	Havey and Muchbauer (1989) [56]
<i>Lens culinaris</i> × <i>Lens odemensis</i>	F ₂		isoz	13	46,1	C	Tadmor et al. (1987) [31]
<i>Lens culinaris</i> × <i>Lens erroides</i>	F ₂	107	isoz	19	47,4		Tadmor et al. (1987) [31]
<i>Lycopersicon hirsutum glabratum</i> f. × × <i>L. esculentum</i>	F ₂	50	RFLP	50	34,0		Helentjaris et al. (1986) [57]
<i>Lycopersicon esculentum</i> × <i>L. chmielewskii</i>	BC	237	RFLP	70	68,5		Paterson et al. (1988) [33]
<i>Medicago sativa</i> (CADL)	BC		RFLP	102	34,3	C(4)	Eht et al. (1993) [58]
			RAPD	80	36,2		Eht et al. (1993) [58]
<i>Medicago sativa</i> (CADL) × × <i>M. coerulea</i>	F ₂	86	RFLP	108	47,2	C	Brummer et al. (1993) [24]
<i>Medicago coerulea</i> × <i>M. quasifalcata</i>	F ₂	138	RFLP	89	49,4	C	Kiss et al. (1993) [29]
<i>Musa acuminata</i>	F ₂	92	RFLP	58	38,0	C(3)	Faure et al. (1993) [59]
			RAPD	28	28,5		Faure et al. (1993) [59]
<i>Oryza sativa</i> [<i>O. sativa</i> × <i>O. longistamina</i>]	BC	113	RFLP	588	16,0	C	Causse et al. (1994) [25]
<i>Oryza sativa indica</i> × <i>O. sativa javanica</i>	F ₁	50	RFLP	135	18,5	C	McCough et al. (1988) [60]
<i>Phaseolus vulgaris</i>	BC		RFLP	224	8,4	C(3)	Vallejos et al. (1992) [61]
<i>Phaseolus vulgaris</i>	F ₁	75	RFLP	152	9,0	C(4)	Nodari et al. (1993) [62]
<i>Pinus pinaster</i>	Mgam.	62	RAPD	263	2,6		Plomion et al. (1995) [63]
<i>Prunus persica</i> Batsch	F ₂	96	RAPD	99	17,2		Chaparro et al. (1994) [26]
<i>Saccharum spontaneum</i>	F ₁	88	RAPD	279	25,0	C	Al-Janabi et al. (1993) [20]
<i>Secale cereale</i>	S ₁ (x5)	25—48 each	RFLP	60	34,3	C	Philipp et al. (1994) [64]
			RAPD				Philipp et al. (1994) [64]
<i>Solanum tuberosum</i>	BC	67	RFLP	263	25,5		Gebhard et al. (1989) [65]
<i>Solanum phureja</i> (Juz. et Buz.) × <i>S. tuberosum</i>	F ₁	65	RFLP	134	24,0	C(6)	Bonierbale et al. (1988) [23]
<i>Stylosanthes scraba</i> × <i>S. hamata</i>	F ₂	60	RAPD	73	24,6		Kazan et al. (1993) [66]
(<i>Vaccinium darrowi</i> Champ. × <i>V. elliotii</i> Champ.) × <i>V. elliotii</i> Champ.	F ₈	38	RAPD	89	1,0	nc	Rowland and Levy (1994) [67]
<i>Vicia faba</i>	F ₂	20	RFLP		Ns	nc	Torres et al. (1993) [68]
	F ₂	44	RAPD				Torres et al. (1993) [68]
<i>Zea mays</i>	F ₁	50	RFLP	50	12,0		Helentjaris et al. (1986) [57]

Примечания. Mgam. — макрогаметофит; DH — дигаплоиды; R1 — рекомбинантные инбредные линии; C(nc) — наблюдались (не наблюдались) кластеры маркеров с нарушением расщепления.

ров, полимеразной цепной реакции, белковых и морфологических маркерных локусов.

Сильный сдвиг расщепления по одному из маркерных локусов был обнаружен при сравнительном картировании генома ячменя у мужских и женских дигаплоидных популяций. Важно отметить, что данный сдвиг в расщеплении наблюдался только в мужской популяции дигаплоидов, где уровень рекомбинаций был на 18 % выше, чем в женской [73].

Возможные механизмы нарушения расщепления

Несмотря на огромное количество фактов нарушения менделевских законов расщепления у растений, конкретные механизмы этого явления пока не описаны, хотя имеются гипотезы и предположения. Одна из наиболее теоретически обоснованных гипотез рассматривает действие конверсионной силы между двумя аллелями одного гена. Гетерозиготы, несущие один нормальный аллель и один аллель с делецией в несколько пар оснований, часто продуцируют больше нормальных аллелей, чем ожидается теоретически из соотношения 1:1. Этот эффект связан с уклоном в конверсионном процессе, благоприятствующем более протяженному аллелю [3, 74]. С теоретической точки зрения данный сдвиг в конверсионном процессе противодействует молекулярному повреждению генома [75, 76]. В целом нет оснований полагать, что конверсионный процесс функционирует одинаково во всех организмах. Основываясь на данной гипотезе, Bengtsson [3] был проведен интересный эксперимент, в котором изучался сдвиг в расщеплении по двум мутантным локусам «waxy» восковидного эндосперма ячменя в разные годы и в различных геномах. Исследования подтвердили, что нарушение расщепления наблюдается в сторону более длинного немутантного аллеля, однако величина сдвига не зависела от типа мутантного локуса и его генетического окружения, но сильно зависела от года испытаний.

Нарушение расщепления в зависимости от степени загрязнения радионуклидами, года испытаний и скорости аллеля изофермента установлено Рубанович и Кальченко [28] в исследованиях некоторых изоферментов в эндоспермах семян сосны. В хронически облучаемых популяциях сосны обыкновенной по ряду локусов наб-

людался гаметический отбор против «быстрого» аллеля f. Эти данные также подтверждают гипотезу конверсионного сдвига, так как быстрый аллель изофермента, как правило, кодируется более коротким аллельным геном.

Jenczewski и соавт. [77] провели анализ величин геномов родительских линий и сортов 58 гибридных популяций, в которых было обнаружено нарушение расщепления. Они предполагают, что доля маркерных локусов со сдвигом расщепления прямо зависит от различий в величине генома родителей.

По мнению Коваля [78], отклонения от расщепления могли быть вызваны совместным действием мутантных аллелей на жизнеспособность генотипов ячменя на какой-либо из стадий онтогенеза.

Вероятно, существуют различные причины сдвига расщепления, так как сам процесс передачи генов является многоэтапным и обусловлен рядом факторов, в том числе и генетических, например, таких как пре- и постсингамные селективные аллельные комбинации, рецессивные аллели с делециями; аллели самонесовместимости или даже структурные перестройки генома [77].

Цитоплазматические эффекты

Влияние цитоплазмы как возможного фактора, изменяющего трансмиссию хромосом, впервые, вероятно, продемонстрировано Sirks [79] в экспериментах с *Vicia faba*. Было показано, что ядерные аллели хлорофиллдефектности у *V. faba* нормально трансмиссируются в плазмоне подвида *typica*, в то время как в плазмоне подвида *variegata* трансмиссируется только рецессивный, а в плазмоне *subtypica* — только доминантный аллель. Кроме того, обнаружено, что при скрещивании двух подвида на цитоплазме одного из них полностью исчезают рецессивные гомозиготы по серии сцепленных аллелей, что было объяснено летальными эффектами, обусловленными взаимодействием между хромосомами одних и цитоплазмами других форм.

Различная трансмиссия ядерных генов и хромосом в зависимости от направления скрещивания как одного из критериев влияния цитоплазмы была описана для картофеля (*Solanum chacoense*) [10], гибридов тритикале и пшеницы [80], ячменя [81–86], *Aegilops tauschii* [87].

Избирательная передача хромосом в зависимости от цитоплазмы довольно часто наблюдается при межвидовой гибридизации и продемонстрирована в исследованиях с аллоплазматическими линиями пшеницы, в которых также показана избирательная смертность определенных ядерно-плазменных комбинаций на уровне гамет или зигот [88—90].

Имеются также данные об изменении характера расщепления в зависимости от направления скрещивания у форм в пределах вида. Так, у арахиса наблюдался различный характер расщепления по признакам, характеризующим тип роста растений в зависимости от цитоплазмы, на которой это расщепление происходило: на одном из цитоплазматических фонов продемонстрировано расщепление, характерное для комплементарного взаимодействия генов, а на другом — соотношение классов соответствовало аддитивному взаимодействию. Автор объяснил этот феномен изменением способа взаимодействия неаллельных ядерных генов под влиянием цитоплазмы [80].

Изменения в расщеплении в зависимости от чужеродных цитоплазм по признаку мужская стерильность были обнаружены при тестировании цитоплазм на способность подавлять экспрессию рецессивных ядерных генов *ms* [91, 92]. Всего было протестировано 30 цитоплазм. Оказалось, что, хотя все тестируемые цитоплазмы не препятствовали экспрессии генов *ms*, некоторые из них давали высокодостоверные отклонения по численным соотношениям расщепления.

При скрещивании остистых и безостых линий пшеницы, выделенных из одного и того же сорта Мироновская 808 [93, 94], наблюдали изменение степени доминирования численных соотношений в расщеплении по данному признаку в зависимости от направления скрещивания.

В межвидовых реципрокных скрещиваниях тетраплоидной пшеницы была установлена почти полная или предпочтительная передача пяти из 20 молекулярных ядерных маркеров с одним из родителей, которая была связана, по мнению авторов, с цитоплазмой. Установлено, что *Ncc* гены, контролирующие ядерно-цитоплазматическую совместимость, являются также генетическими факторами, влияющими на жизнеспособность зигот, жизненную силу растений, мужскую фертильность у гибридов и вызывают

предпочтительную или полную трансмиссию *Ncc*-несущих хромосом [95, 96].

Ядерно-цитоплазматическое взаимодействие могло быть одной из причин нарушения расщепления в трех отдельных участках хромосомы 5D из семи идентифицируемых у *Aegilops tauschii*. Наибольший сдвиг расщепления наблюдался в тех популяциях, где гибриды F₁ использовались в качестве отцовских родителей в реципрокных беккроссных скрещиваниях [87].

В зависимости от направления скрещивания отмечалось нарушение менделевского наследования отдельных маркерных локусов ячменя. Так, нарушение расщепления для аллелей эстеразных локусов *Est1*, *Est2* и *Est4* на хромосоме 3Н наблюдалось только в том случае, когда растения F₁ использовались как отцовские [81]. Передача аллелей *B-AMY-1* и *WSP-3* на хромосоме 4Н изменялась как в зависимости от направления скрещивания, так и от обработки гаплоидных растений колхицином [82].

Изменение частоты фенотипов в зависимости от цитоплазмы отмечалось у реципрокных гибридов сои. На протяжении трех поколений частота маркерного признака «коричневые семена» была достоверно ниже теоретически ожидаемой, в то время как в обратном скрещивании сортов сои Грибская 30 и Маркер 599 частота данного фенотипа в течение трех поколений соответствовала теоретически ожидаемой [91].

Эффект цитоплазм на передачу ядерных маркеров может носить локус- и хромосомоспецифичный характер. Анализ частоты маркерных фенотипов у пяти пар реципрокных гибридов пшеницы показал, что одни и те же цитоплазмы различным образом влияют на трансмиссию хромосомных локусов или хромосом разного происхождения. Реципрокные гибридные популяции аллоплазматических линий значительно различались между собой как по частоте маркерных признаков, так и по полевой всхожести [91].

Изучение влияния плазмона на передачу ядерных маркерных генов проводилось с использованием определенной схемы скрещиваний, позволяющей проанализировать отклонения в расщеплении под влиянием той или иной цитоплазмы и связать эти отклонения с отбором мужских либо женских гамет у конкретных ядерно-плазменных комбинаций. Для этого гибриды F₁ между изоплазматическими линия-

ми и тестерной линией скрещивали реципрокно с тестерной линией и проводили сравнительный анализ реципрокных потомств Fa [83].

Всего было изучено наследование 12 рецессивных, 8 доминантных маркерных аллелей и одного SSR маркерного локуса, локализованных на разных хромосомах в 18 реципрокных и 9 F₂ расщепляющихся популяциях ячменя [83–86]. Анализ расщепления в Fa от прямых скрещиваний обнаружил нарушение соотношения 1:1 в восьми гибридных популяциях с цитоплазмами KM1192, HVS 91/76, Жодинский 5; W10, W8. В гибридных популяциях Fa от обратных скрещиваний также обнаружено нарушение равновероятной трансмиссии мутантных и нормальных аллелей в шести популяциях с цитоплазмой Жодинский 5; W3, W5, L2, W8, Роланд. Кроме того, был обнаружен сдвиг в расщеплении в потомствах F₂ от самоопыления гибридов F₁. Результаты анализа расщепления обнаружили нарушение расщепления на цитоплазмах W3, W8 и Роланд. Сдвиг менделевского расщепления доминантных фенотипов к рецессивным наблюдался как в одну, так и в другую сторону, однако предпочтительное наследование гораздо чаще наблюдалось для доминантных аллелей. Доминантные аллели одних генов имели преимущественное наследование лишь в присутствии «своих» цитоплазм. В то же время доминантные аллели других генов получали преимущество как в присутствии своих цитоплазм, так и в присутствии цитоплазм маркерных линий. Некоторые цитоплазмы нарушали трансмиссию маркерных аллелей, передаваемых как с женскими, так и мужскими гаметами, в то время как другие влияли на трансмиссию аллелей, передаваемых только с мужскими или только женскими гаметами (табл. 2).

В целом для исследования влияния цитоплазмы на трансмиссию ядерных генов было проанализировано наследование 21-го генетического маркерного локуса на семи хромосомах ячменя. Эффект цитоплазм наблюдался по 18 ядерным генам: *Iks2*, *nud*, *brh*, *vrs*, *lig*, *wst4*, *aim*, *yhd*, *trd*, *rob*, *raw*, *Lga*, *Hsh*, *Kap*, *Pub*, *Srh*, *Pre2*, *Blp* и SSR маркерному локусу (*EB mac 0824*). Чаше других смещение расщепления отмечалось по генам 6H хромосомы: *rob* — оранжевая лемма и *lga* — короткие наружные ости колосковой чешуи, локализованным на разных хромосомных плечах [83–86].

Суммируя изложенные факты, можно прийти к заключению, что цитоплазматические геномы способны оказывать значительное влияние на частоту определенных ядерных аллелей, возможно, за счет влияния на процессы мутирования, рекомбинации, преимущественного участия в оплодотворении гамет, несущих те или иные комбинации. Это помогает понять, почему, исходя из законов классической генетики, селекционерам сложно объяснить феномен различий в количестве трансгрессивных форм в гибридных популяциях в зависимости от направления скрещивания исходных родительских сортов (A × B или B × A). Поэтому при подборе родительских сортов в селекционном процессе необходимо учитывать подобные эффекты цитоплазматических геномов, поскольку известно также, что приспособленность и продуктивность растений зависит от взаимодействия ядерных и цитоплазматических генов [97].

Таблица 2

Маркерные признаки ячменя, проявляющие достоверные отклонения в расщеплении в зависимости от направления скрещивания и цитоплазмы родителей

Цитоплазма	Женские гаметы	Мужские гаметы
Жодинский-5	alm (3HS)	trd (1HL)lks2, nud (7HL), vrs1 (2HL), (4HL), rob (6HS)
yhd		Kap(4HS)
W8	Lga(6H4)	
HVS 91/76	trd(1HL)	
KM 1192	brh, lks2 (7HL), trd (1HL)	
W10	raw (5HL)	
L2		Iks2 (7HL)
W5		rob (6HS)
W3		Pre2(2HL), Srh(5HL)

Примечание. *lks2* — короткая ость колоса (в скобках дана нумерация хромосом ячменя), *nud* — голозерность, *vrs1* — шестирядный колос, *trd* — третья наружная колосковая чешуя и узел, *rob* — оранжевая лемма и ось колоса, *yhd* — желтая лемма, *alm* — альбиносная лемма и узел, *Lga* — короткие наружные ости колосовой чешуи; *Kap* — фуркатная ость; *Pre2* — красная лемма и перикарпий; *brh* — брахитик; *Srh* — опушенная рацилла.
 □ цитоплазмы, влияющие на трансмиссию женских гамет,
 ■ цитоплазмы, влияющие на трансмиссию женских и мужских гамет,
 □ цитоплазмы, влияющие на трансмиссию мужских гамет.

Небольшие отклонения в соотношении расщепления во многих случаях могут игнорироваться. Однако некоторые долговременные эволюционные процессы сильно зависимы даже от малых изменений в расщеплении [3]. Это следует учитывать при оценке мутационного груза, который уменьшается или увеличивается в зависимости от значимости этих малых изменений в конверсионной силе [76].

Нарушение менделевского расщепления по отдельным генетическим локусам ядерного генома представляет собой, таким образом, как практический, так и фундаментальный интерес: во-первых, с точки зрения эволюции генетической структуры популяций, во-вторых, трансмиссии отдельных локусов, сцепленных с продуктивностью растений. Накоплено большое количество фактов различного рода нарушения расщепления генов. Дальнейшее изучение тонких механизмов этого феномена позволит не только понять его роль в процессах эволюции, но и использовать в практической селекции.

SUMMARY. Factors disturbing equiprobable transmission of marked alleles in the plant hybridization process are discussed in the review. Nuclear and cytoplasmic genomes interaction of plant cell is considered as the probable cause of the preferred alleles transmission. These alleles determine marked morphological and molecular traits influencing the processes of mutation, recombination, preferred fertilization of gametes with definite gene combinations.

РЕЗЮМЕ. Обговорюються фактори, що порушують рівноможливу передачу маркерних алелів при гібридизації рослин. Взаємодія ядерного та цитоплазматичного геномів клітини обговорюється як одна з причин переважної трансмісії різних алелів, що детермінують морфологічні та молекулярні маркерні ознаки шляхом впливу на процеси мутування, рекомбінації, а також переважної участі у заплідненні гамет, що несуть ті чи інші комбінації генів.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Taylor D.R., Ingvarsson P.K. Common features of segregation distortion in plants and animals // *Genetica*. — 2003. — 117, № 1 — P. 27—35.
2. Werren J.H., Nur U., Wu C.I. Selfish genetic elements // *Trends Ecol. and Evol.* — 1989. — 3. — P. 297—302.
3. Frykman I., Bengtsson B.O. The segregation ratio in waxy-heterozygous barley plants // *Genet. Res.* — 1992. — 60. — P. 159—164.
4. Lamb B. The properties of meiotic gene conversion important in its effects on evolution // *Heredity*. — 1984. — 53. — P. 113—138.
5. Kusano A., Staber C., Chan H.Y. et al. Closing the (Ran)GAP on segregation distortion in *Drosophila* // *Bioessays*. — 2003. — 25, № 2. — P. 108—115.
6. Wendel F.J., Edwards M.D., Stuber W.C. Evidence for multilocus genetic control of preferential fertilisation in maize // *Heredity*. — 1987. — 58. — P. 297—301.
7. Maheswaran M., Subudhi P., Nandi S. et al. Polymorphism, distribution and segregation of AFLP markers in a doubled haploid rice population // *Theor. Appl. Genet.* — 1997. — 94. — P. 39—45.
8. Yamagishi M., Yano M., Fukuta Y. et al. Distorted segregation of RFLP markers in regenerated plants derived from anther culture of an F₁ hybrid of rice // *Genes and Genet. Syst.* — 1996. — 71. — P. 37—41.
9. Xu Y., Zhu L., Xiao J. et al. Chromosomal regions associated with segregation distortion of molecular markers in F₁, backcross, doubled haploid, and recombinant inbred populations in rice (*Oryza sativa* L.) // *Mol. Gen. Genet.* — 1997. — 253. — P. 535—545.
10. Rivard S., Saba-El-Leil M., Landry B. RFLP analyses and segregation of molecular markers in plants produced by in vitro anther culture, selfing, and reciprocal crosses of two lines of self-incompatible *Solanum chacoense* // *Genome*. — 1994. — 37. — P. 775—783.
11. Foisset N., Delourme R. Segregation distortion in androgenic plants // *Current plant science and biotechnology in agriculture, 23 In vitro haploid production in higher plants*. — Dordrecht; Boston, 1996. — 2. — P. 189—201.
12. Sari-Gorla M., Rampoldi L., Binelli G. et al. Identification of genetic factors for Alachlor tolerance in maize by molecular markers analysis // *Mol. Gen. Genet.* — 1996. — 251. — P. 551—555.
13. Schachermayr O., Messmer M., Feuillet C. et al. Identification of molecular markers linked to the Agropyron elongatum-derived leaf rust resistance gene Lr24 in wheat // *Theor. Appl. Genet.* — 1995. — 90. — P. 982—990.
14. Ritter E., Debener T., Barone A. et al. RFLP mapping on potato chromosomes of two genes controlling extreme resistance to potato virus X(PVX) // *Mol. Gen. Genet.* — 1991. — 227. — P. 81—85.
15. Kharbotly E., Schippers L., Huigen D. et al. Segregation analysis and RFLP mapping of the RI and R3 alleles confer race-specific resistance to *Phytophthora infestans* in progeny of dihaploid potato parents // *Mol. Gen. Genet.* — 1994. — 242, № 6. — P. 749—754.
16. Wang Z.Y., Zheng F.Q., Guo X.L. et al. Occurrence and partial characterization of RNA species in rice // *Plant Sci.* — 1989. — 61. — P. 227—234.
17. Vongs A., Kakutani T., Martienssen R. et al. Arabidopsis thaliana DNA methylation mutants // *Science*. — 1993. — 260. — P. 1926—1928.
18. Grini P., Schnittger A., Schwarz A. et al. Isolation of ethyl methanesulfonate-induced gametophytic mutants in *Arabidopsis thaliana* by a segregation distortion assay using the multimarker chromosome 1 // *Genetics*. — 1999. — 151. — P. 849—863.
19. Willis J. Genetic analysis of inbreeding depression caused by chlorophyll-deficient lethals in *Mimulus guttatus* // *Heredity*. — 1992. — 69, № 6. — P. 562—572.

20. Al-Janabi S., Honeycutt R., McClelland M. et al. A genetic linkage map of *Saccharum spontaneum* L. «SES 208» // *Genetics*. — 1993. — **134**. — P. 1249–1260.
21. Barzen E., Mechelke W., Ritter E., Schulte-Kappert E., Salamini F. An extended map of the sugar beet genome containing RFLP and RAPD loci // *Theor. Appl. Genet.* — 1995. — **90**. — P. 189–193.
22. Berry S.T., Leon A.J., Hanfrey C.C., Challis N., Burkholz A., Barnes S.R., Rufener G.K., Lee M., Caligari P.D.S. Molecular marker analysis of *Helianthus annuus* L. 2. Construction of an RFLP linkage map for cultivated sunflower // *Theor. Appl. Genet.* — 1995. — **91**. — P. 195–199.
23. Bonierbale M., Plaisted R., Tanksley S. RFLP maps based on a common set of clones reveal modes of chromosomal evolution in Potato and Tomato // *Genetics*. — 1988. — **120**. — P. 843–855.
24. Brummer E., Bounton J., Kochert G. Development of an RFLP map in diploid alfalfa // *Theor. Appl. Genet.* — 1993. — **86**. — P. 329–332.
25. Causse M.A., Fulton T.M., Cho Y.G., Ahn S.N., Chunwongse J., Wu K., Xiao J., Yu Z., Ronald P.C., Harrington S.E., Second G., McCough S.R., Tanksley S.D. Saturated molecular map of the rice genome based on an interspecific backcross population // *Genetics*. — 1994. — **138**. — P. 1251–1274.
26. Chaparro J.X., Werner D.J., O'Malley D., Sederoff R.R. Targeted mapping and linkage analysis of morphological, isozyme, and RAPD markers in peach // *Theor. Appl. Genet.* — 1994. — **87**. — P. 805–815.
27. Peng J., Korol A., Fahima T. et al. Molecular Genetic Maps in Wild Emmer Wheat, *Triticum dicoccoides*: Genome-Wide Coverage, Massive Negative Interference, and Putative Quasi-Linkage // *Genome Res.* — 2000. — **10**. — P. 509–1531.
28. Рубанович А.В., Кальченко В.Ф. Нарушение сегрегации в хронически облучаемых популяциях *Pinus sylvestris*, произрастающих в зоне аварии на Чернобыльской АЭС // *Генетика*. — 1994. — **30**. — С. 126–128.
29. Kiss G., Csanadi G., Kalman K., Kalo P., Okresz L. Construction of a basic genetic map for alfalfa using RFLP, RAPD, isozyme and morphological markers // *Mol. Gen. Genet.* — 1993. — **238**. — P. 129–137.
30. Kianian S., Quiros C. Generation of a *Brassica oleracea* composite RFLP map: linkage arrangements among various populations and evolutionary implications // *Theor. Appl. Genet.* — 1992. — **84**. — P. 544–554.
31. Tadmor Y., Zamir D., Ladizinsky G. Genetic mapping of an ancient translocation in the genus *Lens*. // *Theor. Appl. Genet.* — 1987. — **73**. — P. 883–892.
32. Reiter R.S., Williams J.G.K., Feldmann K.A., Rafalski J.A., Tingey S.V., Scolnik P.A. Global and local genome mapping in *Arabidopsis thaliana* by using recombinant inbred lines and random amplified polymorphic DNAs // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. — 1992. — **89**. — P. 1477–1481.
33. Paterson A.H., Lander E.S., Hewitt J.D., Peterson S., Lincoln S.E., Tanksley S.D. Resolution of quantitative trait into Mendelian factors by using a complete linkage map of restriction fragment length polymorphisms // *Nature*. — 1988. — **35**. — P. 721.
34. Yang X., Quiros C.F. Construction of a genetic linkage map in celery using DNA-based markers // *Genome*. — 1995. — **38**. — P. 36–44.
35. Halward T., Stalker H.T., Kochert G. Development of an RFLP linkage map in diploid peanut species // *Theor. Appl. Genet.* — 1993. — **87**. — P. 379–384.
36. O'Donoghue L.S., Wang Z., Roder M., Kneen B. An RFLP-based linkage map of oats based on a cross between two diploid taxa (*Avena atlantica* × *A. hirtula*) // *Genome*. — 1992. — **35**. — P. 765–771.
37. Pillen K., Steinrücken G., Wricke G., Herrmann R.G., Jung C. A linkage map of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) // *Theor. Appl. Genet.* — 1992. — **84**. — P. 129–135.
38. Song K.M., Suzuki J.Y., Slocum M.K., Williams P.H., Osborn T.C. A linkage map of *Brassica rapa* (synkampestris) based on restriction fragment length polymorphism loci // *Theor. Appl. Genet.* — 1992. — **82**. — P. 296–304.
39. Slocum M.K., Figdore S.S., Kennard W.C., Suzuki J.Y., Osborn T.C. Linkage arrangement of restriction fragment length polymorphism loci in *Brassica oleracea* // *Theor. Appl. Genet.* — 1990. — **80**. — P. 57–64.
40. Landry B.S., Hubert N., Crete R., Chang M.S., Lincoln S.E., Etoh T. A genetic map for *Brassica oleracea* based on RFLP markers detected with expressed DNA sequences and mapping of resistance genes to race 2 of *Plasmodiophora brassicae* (Woronin) // *Genome*. — 1992. — **35**. — P. 409–420.
41. Landry B.S., Hubert N., Etoh T., Harada J.J., Lincoln S.E. A genetic map for *Brassica napus* based on restriction fragment length polymorphisms detected with expressed DNA sequences // *Genome*. — 1991. — **34**. — P. 543–552.
42. Chyi Y.S., Hoenecke M.E., Sernyk J.L. A genetic linkage map of restriction fragment length polymorphism loci for *Brassica rapa* (sin. campestris) // *Genome*. — 1992. — **35**. — P. 746–757.
43. Lefebvre V., Palloix A., Caranta C., Pochard E. Construction of an intraspecific integrated map of pepper using molecular markers and doubled-haploid progenies // *Genome*. — 1994. — **38**. — P. 112–121.
44. Jarrell D.C., Roose M.L., Traugh S.N., Kupper R.S. A genetic map of citrus based on segregation of isozymes and RFLP in an intergenic cross // *Theor. Appl. Genet.* — 1992. — **84**. — P. 49–56.
45. Durham R.E., Liou P.C., Gmitter F.G. Jr, Moore G.A. Linkage of restriction fragment length polymorphisms and isozymes in Citrus // *Theor. Appl. Genet.* — 1992. — **84**. — P. 39–48.
46. Luro F., Lorieux M., Lagret F., Bove J.M., Ollitrault P. Cartographie du genome des agrumes a l'aide des marqueurs moleculaires et distorsions de segregation // *Techniques et utilisations des marqueurs moleculaires (Les Colloques no. 72) / A. Berville, M. Tersac*. — INRA, 1994. — P. 69–82.
47. Mukai Y., Suyama Y., Tsumura Y., Kawahara T., Yoshimaru H., Kondo T., Tomaru N., Kuramoto N., Murai M. A linkage map for sugi (*Cryptomeria japonica*) based on RFLP,

- RAPD, and isozyme loci // *Theor. Appl. Genet.* — 1995. — **90**. — P. 835–840.
48. Grattapaglia D., Sederoff R. Genetic linkage maps of *Eucalyptus grandis* and *Eucalyptus urophylla* using a pseudoestcross: mapping strategy and RAPD markers // *Genetics*. — 1994. — **137**. — P. 1121–1137.
 49. Keim P., Diers B.W., Olson T.C., Shoemaker R.C. RFLP mapping in soybean: association between marker loci and variation in quantitative traits // *Genetics*. — 1990. — **126**. — P. 735–742.
 50. Rieseberg L.H., Choi H., Chan R., Spore C. Genomic map of a diploid hybrid species // *Heredity* — 1993. — **70**. — P. 285–293.
 51. Quillet M.C., Madjidian N., Griveau Y., Serieys H., Tersac M., Lorieux M., Berville A. Mapping genetic factors controlling pollen viability in an interspecific cross in *Helianthus* sect. *Helianthus* // *Theor. Appl. Genet.* — 1995. — **91**. — P. 1195–1202.
 52. Graner A., Jahoor A., Schondelmaier J., Siedler H., Pillen K., Fischbeck G., Wenzel G., Herrmann R.G. Construction of an RFLP map of barley // *Theor. Appl. Genet.* — 1991. — **83**. — P. 250–256.
 53. Kleinhofs A., Kilian A., Saghai-Maroo M.A., Biyashev R.M., Hayes P., Chen F.Q., Lapitan N., Fenwick A., Blake T.K., Kanazin V., Ananiev E., Dahleen L., Kudrna D., Bollinger J., Knapp S.J., Liu B., Sorrells M., Heun M., Franckowiak J.D., Hoffman D., Skadsen R., Steffenson B.J. A molecular, isozyme and morphological map of the barley (*Hordeum vulgare*) genome // *Theor. Appl. Genet.* — 1993. — **86**. — P. 705–712.
 54. Heun M., Kennedy A.E., Anderson J.A., Lapitan N.L.V., Sorrells M., Tanksley S.D. Construction of a restriction fragment length polymorphism map of barley (*Hordeum vulgare*) // *Genome*. — 1991. — **34**. — P. 437–447.
 55. Landry B.S., Kesseli R.V., Farrara B., Wichelmore R.W. A genetic map of Lettuce (*Lactuca sativa* L.) with restriction fragment length polymorphism, isozyme, disease resistance and morphological markers // *Genetics*. — 1987. — **116**. — P. 331–337.
 56. Havery M.J., Muchbauer F.J. Linkages between restriction fragment length, isozyme and morphological markers in lentil // *Theor. Appl. Genet.* — 1989. — **77**. — P. 705–712.
 57. Helentjaris T., Slocum M., Wright S., Schaefer A., Nienhuis J. Construction of genetic linkage maps in maize and tomato using restriction fragment length polymorphisms // *Theor. Appl. Genet.* — 1986. — **72**. — P. 761–769.
 58. Echt C.S., Kidwell K.K., Knap S.J., Osborn T.C., McCoy T.J. Lineage mapping in diploid alfalfa (*Medicago sativa*) // *Genome*. — 1993. — **37**. — P. 61–71.
 59. Faure S., Noyer J.L., Horry J.P., Bakry F., Lanaud C., Gonzalez de Leon D. A molecular marker-based linkage map of diploid bananas (*Musa acuminata*) // *Theor. Appl. Genet.* — 1993. — **87**. — P. 517–526.
 60. McCough S.R., Kochert G., Yu Z.H., Wang Z.H., Khush G.S., Coffman W.R., Tanksley S.D. Molecular mapping of rice chromosomes // *Theor. Appl. Genet.* — 1988. — **76**. — P. 815–829.
 61. Vallejos C.E., Sakiyama N.S., Chase C.D. A molecular marker-based linkage map of *Phaseolus vulgaris* L. // *Genetics*. — 1992. — **131**. — P. 733–740.
 62. Nodari R.O., Tsai S.M., Gilbertson R.L., Gepts P. Toward an integrated linkage map of common bean 2. Development of an RFLP-based linkage map // *Theor. Appl. Genet.* — 1993. — **85**. — P. 513–520.
 63. Plomion C., O'Malley D.M., Durel C.E. Genomic analysis in Maritime Pine (*Pinus pinaster*). Comparison of two RAPD maps using selfed and open-pollinated seeds of the same individual // *Theor. Appl. Genet.* — 1995. — **90**. — P. 1028–1034.
 64. Philipp U., Wehling P., Wricke G. A linkage map of rye // *Theor. Appl. Genet.* — 1994. — **88**. — P. 243–248.
 65. Gebhard C., Ritter E., Debener T., Schachtschabel U., Walkemeier B., Uhrig H., Salamini F. RFLP analysis and linkage mapping in *Solanum tuberosum* // *Theor. Appl. Genet.* — 1989. — **78**. — P. 65–75.
 66. Kazan K., Manners J.M., Cameron D.F. Inheritance of random amplified polymorphic DNA makers in an interspecific cross in the genus *Stylosanthes* // *Genome*. — 1993. — **36**. — P. 50–56.
 67. Rowland L.J., Levi A. RAPD-based genetic linkage map of blueberry derived from a cross between diploid species (*Vaccinium darrowi* and *V. elliotii*) // *Theor. Appl. Genet.* — 1994. — **87**. — P. 863–868.
 68. Torres A.M., Weeden N.F., Martin A. Linkage among isozyme RFLP and RAPD markers in *Vicia faba* // *Theor. Appl. Genet.* — 1993. — **85**. — P. 937–945.
 69. Senft P., Wricke G. An extended genetic map of rye (*Secale cereale* L.) // *Plant Breed.* — 1996. — **115**. — P. 508–510.
 70. Hayes P.M., Liu B.H., Knapp S.J. et al. Quantitative trait locus effects and environmental interaction in a sample of North American barley germ plasm // *Theor. Appl. Genet.* — 1993. — **87**. — P. 392–401.
 71. Komatsuda T., Annaka T., Oka S. Genetic mapping of a quantitative trait locus (QTL) that enhances the shoot differentiation rate in *Hordeum vulgare* L. // *Theor. Appl. Genet.* — 1993. — **86**. — P. 713–720.
 72. Shin J.S., Chao S., Corpuz L. A partial map of the barley genome incorporating restriction fragment length polymorphism, polymerase chain reaction, isozyme, and morphological marker loci // *Genome*. — 1990. — **33**. — P. 803–810.
 73. Devaux P., Kilian A., Kleinhofs A. Comparative mapping of the barley genome with male and female recombination-derived, doubled haploid populations // *Mol. Gen. Genet.* — 1995. — **249(6)**. — P. 600–608.
 74. Lamb B. The properties of meiotic gene conversion important in its effects on evolution // *Heredity*. — 1984. — **53**. — P. 113–138.
 75. Bengtsson O. Biased conversion as the primary function of recombination // *Genet. Res.* — 1985. — **47**. — P. 77–80.
 76. Bengtsson O. The effect of biased conversion on the mutation load // *Genet. Res.* — 1990. — **55**. — P. 183–187.
 77. Jenczewski E., Gherardi M., Bonnin I. et al. Insight on segregation distortions in two intraspecific crosses between annual species of *Medicago* (*Leguminosae*) // *Theor. Appl. Genet.* — 1997. — **94**. — P. 682–691.

78. Коваль В.С., Коновалов А.А. Нарушение расщепления маркерных генов у ячменя (*Hordeum vulgare* L.) // Докл. АН. — 1996. — 348. — С. 279—281.
79. Grun P. Cytoplasmic genetics and evolution. — Columbia: Univ. press, 1976. — P. 435.
80. Lukaszewski A.J., Gustafson J.P., Apolinarska B. Transmission of chromosomes through the eggs and pollen of Triticale × Wheat F1 hybrids // Theor. Appl. Genet. — 1982. — 63. — P. 49—55.
81. Yano Y. Effect of the Ga2 gene on segregation distortion in barley // Barley-Genetics-Newsletter. — 1991. — 21. — P. 77—79.
82. Thompson D.M., Chalmers K., Waugh R. et al. The inheritance of genetic markers in microspore-derived plants of barley *Hordeum vulgare* L. // Theor. Appl. Genet. — 1991. — 81. — P. 487—492.
83. Голоенко И.М., Давыденко О.Г., Шимкевич А.М. Нарушение расщеплений маркерных ядерных генов у алло- и изоплазматических линий ячменя // Генетика. — 2002. — 38. — С. 791—795.
84. Давыденко О.Г., Сычева И.М., Кнатько Е.В. Изоплазматические линии ячменя. Эффект цитоплазм на расщепление // Изогенные линии и генетические коллекции: Тез. докл. 2-го совещания. — Новосибирск, 1993. — С. 49—52.
85. Sychjova I.M., Aksjonova H.A., Davydenko O.G. The effect of intraspecific cytoplasmic substitution on the frequency of chiasmata and sister chromatid exchanges and on marker gene segregation // Current Topics in Plant Cytogenetics Related to Plant Improvement / Ed. T. Lelley. — Wien: WUV-Universitätsverlag, 1998. — P. 168—174.
86. Голоенко И.М. Эффект цитоплазм на экспрессию количественных признаков, трансмиссию и рекомбинацию ядерных маркерных генов у алло- и изоплазматических линий ячменя (*Hordeum vulgare*, *Hordeum spontaneum*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Минск, 2003.
87. Faris J.D., Laddomada B., Gill B.S. Molecular mapping of segregation distortion loci in *Aegilops tauschii* // Genetics. — 1998. — 149. — P. 319—327.
88. Endo T. Selective gametocidal action of a chromosome of *Aegilops cylindrica* in cultivar of common wheat // Wheat. Inform. Service. — 1979. — 50. — P. 24—28.
89. Matsubara S., Ohtsuka I. Transmission of D genome chromosome in alloplasmic polyploid wheat // Wheat. Inf. Serv. — 1981. — 52. — P. 34—36.
90. Tsuji S., Maan S. Differential fertility and transmission of male and female gametes in alloplasmic wheat hybrid // Can. J. Genet. Cytol. — 1981. — 3. — P. 337—348.
91. Давыденко О.Г., Лугинин Н.В., Крепок И.М. Взаимодействие ядра и цитоплазмы. Трансмиссионные и рекомбинационные эффекты // Проблемы генетики. — Минск: Наука и техника, 1994. — С. 22—34.
92. Давыденко О.Г., Векшин С.Р. Наследование признака мужская стерильность у двух независимо полученных мутантов пшеницы // Вести АН БССР. — 1984. — 6. — С. 46—50.
93. Молчан И.М., Гуляев В.Г., Лезжова Т.В. Генетика остистости и воспроизведения сорта озимой пшеницы. 2. Изучение характера доминирования степени выраженности остей в колосе // Генетика. — 1980. — 16. — С. 501—508.
94. Молчан И.М., Лезжова Т.В. Генетика остистости и воспроизведения сорта озимой пшеницы. 3. Характер расщепления при скрещивании форм, различающихся по степени выраженности остистости в колосе // Генетика. — 1981. — 17. — С. 1842—1849.
95. Manabe M., Ino T., Kasaya M., Nakamura C. Segregation distortion through female gametophytes in interspecific hybrids of tetraploid wheat as revealed by RAPD analysis // Hereditas. — 1999. — 131. — P. 47—53.
96. Asakura N., Nakamura C., Ohtsuka I. Homoeoallelic gene *Ncc-tmp* of *Triticum timopheevii* conferring compatibility with the cytoplasm of *Aegilops squarrosa* in the tetraploid wheat nuclear background // Genome. — 2000. — 43. — P. 503—511.
97. Давыденко О.Г. Роль цитоплазматической изменчивости в эволюции и селекции растений // Цитология и генетика. — 1989. — 23. — С. 66—76.

Поступила 07.06.04