

УДК 631.52+165.3

Т.К. ТЕРНОВСКАЯ, Ж.В. ВДОВИЧЕНКО

Институт агроэкологии и биотехнологии УААН, Киев

ЗАВИСИМОСТЬ РЕЗУЛЬТАТОВ ГЕНЕТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА САМООПЫЛЯЮЩИХСЯ ВИДОВ ЗЛАКОВ ОТ ПРИРОДЫ КАРТИРУЮЩЕЙ ПОПУЛЯЦИИ



Обобщена имеющаяся в литературе информация о результатах генетического анализа некоторых видов самоопыляющихся злаков с привлечением в качестве объекта анализа растительных линий, включающих интрогрессивный генетический материал. Подчеркнуты ограничения, накладываемые спецификой исследуемого материала на возможное толкование полученных результатов, и внесены предложения относительно предварительного изучения интрогрессивного растительного материала перед его включением в эксперименты по генетическому анализу.

Гибридологический анализ — основной метод генетического анализа организмов с половым способом размножения. Гибридологический метод был и остается основным методом генетического анализа организмов с половым способом размножения. Закономерности поведения дискретно наследуемых единиц, контролирующих фенотип объекта по отдельному признаку (генов), установленные с привлечением модельных, по нашим представлениям, растительных и животных объектов, имели в своей основе центральное положение: аллели генов передаются независимо друг от друга, если они не сцеплены, т.е. не расположены достаточно близко на одной и той же хромосоме. Из этого постулата и выявленных типов межallelного и межгенного взаимодействия исходим мы до сих пор, приступая к генетическому анализу организма. Основной целью нашей статьи было показать, что одной из многих естественных причин, порождающих отклонение в расщеплениях от теоретически ожидаемых соотношений, является участие в контроле анализируемого признака чужеродной генетической информации, следствием чего может быть включение ряда механизмов, внешнее проявление чего мы воспринимаем как отклонение от теоретически ожидаемых менделевских соотношений расщепления (в лучшем случае) или допускаем неправильное толкование наблюдаемых фактов. Мы также попытались сделать некоторые обобщения относительно механизмов, могущих вызывать эти нарушения, для того, чтобы нащупать точки возникновения артефактов.

Генетический анализ организма по определенному признаку в качестве последовательных этапов выполнения включает: установление характера наследования признака, т.е. числа участвующих в контроле генов и типа межallelного и межгенного взаимодействия; хромосомную локализацию идентифицированных генов с установлением в дальнейшем местоположения гена на хромосоме. Реализуя первый этап анализа, мы должны твердо помнить, что полученная в конкретном эксперименте информация всегда относительна и полностью зависит от генотипов, выбранных для работы. Те гены, участвующие в контроле рассматриваемого признака, по которым компоненты скрещивания друг от друга не отличаются, идентифицированы не будут, поскольку главный инструмент идентификации — это расщепление по генотипу, регистрируемое на фенотипическом уровне. Приходится признать, что

АНЕУПЛОИДЫ (А)	ЭУПЛОИДЫ (Э)
МОНОСОМНЫЕ СЕРИИ [1]	ПОЧТИ-ИЗОГЕННЫЕ ЛИНИИ [6]
НУЛЛИ-ТЕТРАСОМНАЯ СЕРИЯ [2]	РЕКОМБИНАНТНО-ИНБРИДНЫЕ ЛИНИИ [7]
ТЕЛО- И ДИТЕЛОЦЕНТРИЧЕСКИЕ СЕРИИ [3]	ДИГАПЛОИДЫ [8]
СУБМЕТЕЧЕВЫЕ АНЕУПЛОИДЫ [4]	ТРАНСЛОЦИРОВАННЫЕ ЛИНИИ [9]
ЧУЖЕРОДНО ДОБАВЛЕННЫЕ ЛИНИИ [5]	ГЕНОМНО ЗАМЕЩЕННЫЕ ЛИНИИ [10]
	ГЕНОМНО ДОБАВЛЕННЫЕ ЛИНИИ [11]
ЭУПЛОИДЫ, СОЗДАННЫЕ НА ОСНОВЕ АНЕУПЛОИДОВ (ЭА)	
МЕЖСОРТОВЫЕ ХРОМОСОМНО-ЗАМЕЩЕННЫЕ ЛИНИИ [12]	
РЕКОМБИНАНТНО-ЗАМЕЩЕННЫЕ ЛИНИИ [13]	
ЧУЖЕРОДНО-ЗАМЕЩЕННЫЕ ЛИНИИ [14]	

Рис. 1. Типы растительного материала, используемого в генетическом анализе мягкой пшеницы. Курсивом выделен материал, имеющий в геноме чужеродный хроматин в разном объеме (интрогрессивные линии). В квадратных скобках — литературные источники, в которых описана методика создания линий

успешность генетического анализа уже на первом этапе зависит от двух факторов: 1) генетического полиморфизма в отношении рассматриваемого признака; 2) наличия условий, гарантирующих независимую (в пределах естественного сцепления, если оно имеет место) рекомбинацию генов, оказавшихся объектами исследования, как друг относительно друга, так и в отношении остальных членов данного генетического фона. Отсюда кажется очевидным, что адекватность результатов генетического анализа действительному положению дел зависит в наибольшей степени от того, насколько удачно выбран материал.

Типы растительного материала, используемого в генетическом анализе мягкой пшеницы. Аллогексаплоидная природа мягкой пшеницы, имеющая своим следствием частичную гомеологию между тремя парами хромосом в каждой из семи гомеологических групп, первые шаги на пути своего генетического анализа поставила в полную зависимость от наличия и правильного использования специального (цито)генетического материала (рис. 1). Использование материала типа А привело к разработке разновидности генетического анализа — анеуплоидного анализа, выполняемого на всех возможных представителях типа А [15–18]. Приемы проведения анеуплоидного анализа в сравнении с традиционным гибридологическим анализом диплоидов несколько специфичны и зависят от типа используемых анеуплоидов и характера исследуемого гена. Unrau [19] рассчитал и свел в таблицы теоретически ожидаемые рас-

щепления в потомствах дисомиков и критических-некритических моносомиков при разных типах межallelного и межгенного взаимодействия, имеющих место при анализе качественных признаков, и этими таблицами мы пользуемся и сегодня. Все исследования, связанные с моносомным анализом, сопряжены с подсчетом чисел хромосом, поскольку всегда нужно разделить растения с разными наборами хромосом. С этим связана трудоемкость моносомного анализа, которая усугубляется необходимостью поддержания моносомных серий и контроля отсутствия смены унивалента [17], что также осуществляется только цитологически. Тем не менее значение моносомного и других разновидностей анеуплоидного анализа для изучения генетики пшеницы переоценить трудно. Специфика любого типа анеуплоидного анализа такова, что одновременно с выявлением расщепляющегося гена выясняется, в какой хромосоме (или плече при использовании телосомных линий) он находится. Главнейшая роль в деле хромосомной локализации генов мягкой пшеницы и в дальнейшем других представителей *Triticinae* принадлежит серии нулли-тетрасомных линий, без которых до сих пор не обходятся при выполнении исследований, связанных с хромосомной локализацией генов. Однако моносомный метод не годится для определения величины рекомбинации между сцепленными генами, поскольку критическая хромосома находится в моносомном состоянии, а ее гены — в гемизиготном. Можно лишь установить расстояние между иден-

тифицированным геном и центромерой, используя телоцентрические линии. Правда, исследованиями последних лет показано, что использование телоцентриков для картирования ведет к определенным систематическим ошибкам при построении хромосомных карт [20]. В целом же для определения рекомбинации между генами используют генетический материал типа Э и ЭА. Для получения материала типа ЭА используют моносомные серии пшеницы (рис. 1).

В современных исследованиях для определения сцепления между генами наиболее часто используют почти изогенные (NILs) [21–28], рекомбинантно-инбредные (RILs, РИЛ) [29–34] и рекомбинантно-замещенные линии пшеницы [35–40], а также набор линий-дигаплоидов [41–48]. Считается, что для целей генетического анализа годятся популяции РИЛ, начиная от F_5 [49, 50]. Каждая РИЛ оказывается зафиксированным блоком комбинаций родительских аллелей. Сцепление между отдельными генами определяется в такой популяции по результатам подсчета рекомбинантных по этим генам растений: когда два локуса сцеплены, аллели от одного и того же родителя появляются в потомстве чаще, чем можно было бы ожидать на основе независимой комбинации генов. Использование изогенных линий и РИЛ для картирования ограничено в основном длительностью их получения.

Рекомбинантно-замещенные линии создаются методом, предложенным Law [13]. В инициальное скрещивание вовлекаются две хромосомно-замещенные линии, имеющие на одном и том же генетическом фоне (чаще всего сорта Чайниз Спринг) пару замещенных хромосом от разных источников, контрастных по изучаемым признакам. По этим признакам замещенные линии должны отличаться и от сорта-реципиента хромосом. Линии, которые включают рекомбинантные хромосомы, состоящие из генетического материала двух донорных замещенных хромосом, получают при опылении моносомной по той же хромосоме, что оказалась замещенной, линии сорта-реципиента пыльцой F_1 от скрещивания двух контрастных замещенных линий. Потомство расщепляется по числу хромосом, и моносомики несут рекомбинантную хромосому в гемизиготном состоянии. Такие растения самоопыляются, и дисомики используют в экспериментах по картированию генов, контролирурующих изучаемые

контрастные признаки, с помощью молекулярных маркеров. Идеальный материал для генетического анализа этой хромосомы.

Дигаплоиды — результат удвоения числа хромосом у гаплоидных растений, получаемых из гибридов первого, как правило, поколения при скрещивании контрастных по изучаемым признакам родительских форм. Они представляют собой случайную выборку разных сочетаний генов в геноме [8, 51]. Интерес к этому типу растительного материала с самого начала был связан с попыткой его использования для оптимизации рекуррентной селекции за счет возможности быстрой и точной оценки разнообразных сочетаний генов в гомозиготном гибридном материале [52, 53]. Основной их особенностью является одномоментная гомозиготизация всех генов в условиях априорно произвольного их сочетания [54, 55], что сделало этот растительный материал весьма популярным для использования в генетических исследованиях.

Основным типом расщепляющейся популяции (расцвет работ по использованию молекулярных маркеров сделал более употребимым термин «картирующая популяция»), используемой в генетическом анализе растений-самоопылителей, всегда была F_2 . Сейчас положение изменилось. Из охарактеризованного нами растительного материала только почти изогенные линии служат основой для создания F_2 -картирующей популяции. Каждый из трех остальных типов линий образует картирующую популяцию просто набором линий, полученных от определенной начальной комбинации скрещивания. Как следствие своего происхождения, каждый из двух общих типов картирующих популяций имеет определенные особенности при использовании в генетическом анализе. Для картирующей популяции важно знать, сколько делений мейоза (потенциал рекомбинационных событий) имело место в процессе ее создания. Мы понимаем, что событие рекомбинации может порождать два следствия. 1. Если рекомбинация носит такой характер, какой ей предписывается нашими теоретическими представлениями о линейном расположении генов и функциональной зависимости частоты рекомбинации от линейных расстояний между генами, то чем больше мейотических делений произошло в процессе формирования картирующей популяции, тем более точными будут ре-

ультаты картирования. Теоретически этот вопрос рассмотрен в статье Burr et al. [56]. 2. Однако если мейоз протекает с какими-то нарушениями, обусловленными генотипическими особенностями компонентов, которые формируют исходную популяцию, если эти нарушения сказываются на результатах расщепления, искажение будет усугубляться с каждым мейозом. Поэтому картирующие популяции мы условно делим на две группы. МИП — гетерозигота от скрещивания исходных компонентов претерпевает только одно мейотическое деление, поэтому если мейоз и является источником искажения картины расщепления в картирующей популяции, то это искажение минимально. F_2 от внутривидовых скрещиваний, в частности от скрещивания почти изогенных линий, набор рекомбинантно-замещенных линий по этому признаку являются МИН-популяциями. МАКС — процесс создания картирующей популяции сопровождается несколькими мейотическими делениями. Если мейоз является источником систематического искажения картины расщепления, то результаты искажения усугубляются с каждым мейотическим событием, это набор РИЛ. Кроме того, по мнению Messmer et al. [62], использование РИ-линий в качестве картирующей популяции вместо F_2 снижает картирующую способность популяции, поскольку частота рекомбинации между двумя маркерами увеличивается от F_1 к более старшему гибриднему поколению. Набор дигамбидов на основе F_1 (что чаще всего и бывает) формально должен быть отнесен к группе МИН, поскольку в основе разнообразия линий лежит одно мейотическое деление. Практически по результатам многих работ на разных видах культурных растений [41, 44, 46] показано, что соотношение между отдельными генотипами в популяции дигамбидных линий может искажаться из-за того, что процесс формирования такой популяции зависит от генетических систем, ответственных за процесс индукции каллуса, регенерации растений и обеспечивающих процент зеленых регенерантов [41–43, 46, 58–60]. Длительная стадия каллуса может служить основой для возникновения и накопления хромосомных aberrаций [41, 42]. Из-за разной жизнеспособности различных сочетаний генов в популяции дигамбидных линий отсутствует часть изменчивости, которую потенци-

ально обеспечивают родительские растения гибрида F_1 [41]. Действительно, сравнение популяций дигамбидов, рекомбинантно-инбредных линий и линий, полученных методом пелитри, имеющих одинаковое гибридное происхождение, выявило меньшую генетическую изменчивость в первой популяции в сравнении с двумя другими [45]. Наверняка в некоторых случаях это обстоятельство будет искажать результаты картирования. Поэтому популяции дигамбидов нужно относить к картирующей популяции группы МАКС. Показано, что для дигамбидов гиногенетического происхождения отклонения от ожидаемых соотношений расщепления меньше, чем для дигамбидов андрогенного происхождения [41, 45], и это тоже нужно принимать во внимание при толковании результатов генетического анализа.

Вовлечение интрогрессивных линий в генетический анализ растительного вида. Образцы пшеницы, содержащие в своем геноме включения чужеродного генетического материала, подпадают в сферу приложения методов генетического анализа по двум причинам: 1) для увеличения полиморфизма в генетическом пуле мягкой пшеницы, ограниченность которого считается лимитирующим фактором для эффективного генетического анализа [61]; 2) из интереса к генетической основе рассматриваемого признака, когда он контролируется чужеродными генами, входящими в состав генома мягкой пшеницы [62–64]. Особенности генетического анализа будут зависеть прежде всего от типа источника интрогрессии (рис. 2). При использовании источников типа П есть основания полагать, что сегменты чужеродных хромосом будут включаться в геном пшеницы за счет рекомбинации при конъюгации гомологичных хромосом. В этом случае желательно убедиться, что мейоз у исследуемого образца протекает без нарушений и семенная фертильность не снижена существенно против нормы. Тогда мы имеем право ждать, что поведение чужеродного гена, наследование которого на генетическом фоне мягкой пшеницы мы изучаем, ничем не будет отличаться от поведения собственного пшеничного гена, и интерпретация результатов генетического анализа должна оставаться в рамках классических представлений о соотношении фенотипических классов в расщепляющихся популяциях при разных типах межгенного и межклеточного взаимодействия [64].

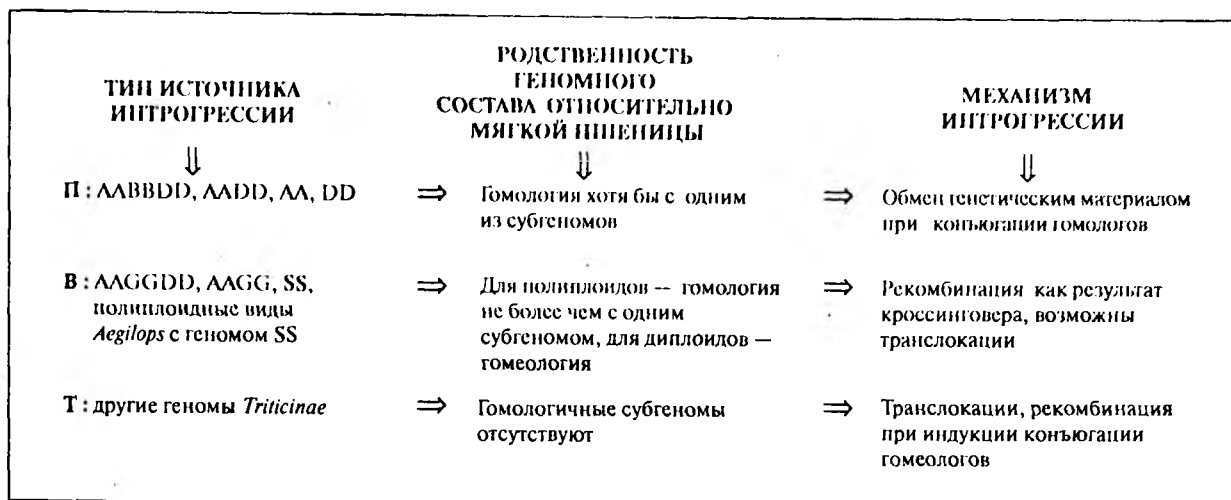


Рис. 2. Механизмы интрогрессии в зависимости от типа источника чужеродного генетического материала (классификация по типам источников интрогрессии предложена Jiang et al. [65]): П — первичные; В — вторичные; Т — третичные

На первых этапах вовлечения чужеродной изменчивости в генетический анализ исследователи имели дело с чужеродно-добавленными и чужеродно-замещенными линиями пшеницы, созданными в своем большинстве на основе типов источников интрогрессии В и Т (рис. 2). Именно эти линии позволили соотнести хромосомы разных геномов видов подтрибы *Triticinae* с гомеологическими группами хромосом, установленными на геномах А, В и D *Triticum aestivum* [66, 67]. И это однозначно определяло хромосомную локализацию интересующих исследователя генов, когда устанавливалась их локализация в чужеродной хромосоме, добавленной или замещенной. Строго говоря, генетическим анализом эти работы назвать нельзя. Современными исследованиями показано, что сходство между членами гомеологической группы хромосом может прерываться по протяженности хромосомы из-за разного рода их перестроек друг относительно друга, и одна хромосома может быть гомеологична членам двух-трех гомеологических групп [57, 68–77]. И мы понимаем, что осложнения при сопоставлении результатов хромосомной локализации генов, полученных ранее, и тех, что будут получены с использованием современных методов локализации генов, неизбежны. Однако чужеродно-замещенные линии, полученные из источников типа П, стали основой для создания рекombинантно-замещенных линий, и получаемые с их использованием картирующие популяции харак-

теризуется исследователями как практически безупречный генетический материал [36, 39, 40, 78].

В литературе есть примеры успешного использования также и РИЛ, для создания которых привлекались интрогрессивные линии пшеницы. Но при этом источник интрогрессии всегда относится к типу П. Популяция, состоящая из 59 РИЛ, которые получены от скрещивания мягкой пшеницы сорта Опата и гексаплоидного синтетика Altar84/*T. tauschii* [79], использована для картирования на хромосомах пшеницы районов — носителей консервативных мотивов NBS LRR (см. обзор [80]), которые было бы рационально исследовать на присутствие в них аналогов генов устойчивости (RGA, [81]). Использование молекулярно-генетических маркеров на картирующей популяции из 226 РИЛ от скрещивания мягкой пшеницы и *T. spelta* L. подтвердило феномен кластеризации маркеров в центромерных районах и низкий полиморфизм для хромосом D [57]. Однако привязывали группы сцепления к хромосомам авторы при помощи нулли-тетрасомных линий, считая, что использование РИ-линий в качестве картирующей популяции вместо F₂ снижает ее разрешающую способность [57]. Тот же растительный материал был использован для идентификации QTLs устойчивости к мучнистой росе, причем на хромосоме 7В мягкой пшеницы локализован известный ген *Pm5*, а другой, не известный ранее *Pm*, на хромосоме 5А спельты [82]. На этом же материале идентифицировано девять

QTLs, связанных с устойчивостью пшеницы к полеганию, при этом семь из них являются QTLs, контролирующими количественные морфологические признаки, которые связаны с этой устойчивостью [83].

Вместе с тем не утратил своего значения материал типа А и ЭА при адекватной постановке целей и задач эксперимента. Приложение современных методов молекулярной детекции к такому материалу дает иногда очень информативные результаты. Использование RFLP-маркеров для сравнительного изучения сорта мягкой пшеницы, двух образцов *Ae. ventricosa*, дисомной чужеродно-добавленной линии и полученной из нее добавленной линии с делецией XM^* -del, замененной линии $XM^*(6D)$ и пшеничной линии с транслокацией хромосомы XM^* позволило установить, что чужеродная хромосома XM^* транслоцирована относительно пшеничных хромосом. Большая часть ее гомеологична хромосомам 6-й группы, небольшой сегмент — хромосомам 2-й группы (короткого плеча). Пшеничная линия с транслокацией включает часть чужеродной хромосомы в хромосоме 2А [77]. Обращает на себя внимание количество линий, подобранных для выполнения эксперимента, а ведь эти линии должны были быть вначале созданы. Другой интересный для нас пример. Физическое картирование хромосомы пшеницы, включающей транслокацию пырейной хромосомы с геном устойчивости *Lr19*, было выполнено сочетанием методов *in situ* гибридизации и RFLP-зондирования на специально созданном цитогенетическом материале. Имелись две чужеродно-замещенные линии разного происхождения с хромосомами *Agropyron elongatum*: 7D замещена хромосомой $7el_1$ или $7el_2$. Эти хромосомы нормально конъюгируют. Из замещения $7el_1/7D$ было получено несколько транслокаций с помощью радиации, а из замещения $7el_2/7D$ — с использованием мутанта *ph1b* или 5В-нулли-5D-тетрасомиков. Результаты показали, что все линии с транслокациями отличаются друг от друга строением транслоцированной хромосомы. Теперь этот материал представляет большую ценность для исследования соотношений рекомбинационных и физических карт сцепления, а также представляет материальную основу для выбора интрогрессивной линии, наиболее подходящей в качестве донора гена *Lr19* в линии пшеницы селекционного предназначения [84].

Рассмотрение тех немногих попыток выполнить генетический анализ линий пшеницы с включениями чужеродного генетического материала в линиях типа Э и ЭА, полученных с использованием чужеродных источников типа В и Т, что отражены в литературе, показывает, что такой анализ — задача непростая [62, 85–93]. Правильная интерпретация соотношений расщепления, имеющих место в F_2 от скрещивания линий — носителей чужеродного гена, связана с необходимостью учитывать структуру генома анализируемого генотипа в отношении объема и характера чужеродного включения [85–87, 90]. Игнорирование особенностей цитогенетической структуры материала, напротив, ведет к получению результатов, вызывающих сомнение [62, 91–93].

Селективная ценность гена на разных этапах его включения в расщепляющуюся популяцию — первоисточник искажений ожидаемых соотношений расщепления. Схематично путь от родительских растений до взрослого организма, у которого оценивается тот или иной признак, можно представить так: мейоз (I) → гаметы (II) → оплодотворение (зигота) (III) → организм (IV) [94]. Чтобы в расщепляющейся популяции сформировалось теоретически ожидаемое соотношение особей с определенными фенотипами нужно: а) образование гибридом гамет с разными аллелями, А или а, должно быть равновероятным (этап I); б) разные гаметы должны обладать одинаковой жизнеспособностью и конкурентоспособностью при оплодотворении (этап II); в) оплодотворение должно носить случайный характер (этап III); г) зиготы с разными генотипами должны иметь одинаковую жизнеспособность на всем пути до достижения стадии фенотипической оценки растения (этап IV); д) проявление генотипа не должно зависеть от внешних условий (полная пенетрантность и экспрессивность, этап IV) и е) от генотипа в целом (взаимодействие генов, этап IV). Понятно, что эта идеальная ситуация вряд ли когда-нибудь реализуется, но среди перечисленных условий есть такие, какие можно вычленить и учесть, когда уже имеется некоторый объем информации об объекте генетического анализа. Это условия д) и е). Условия а)–г) трудно поддаются контролю и оценке и, видимо, поэтому часто остаются вне поля зрения исследователя, занимающегося генетическим анализом. Нарушения условий а)–г) связаны с отрицательным

отбором против определенного гена, мишенью которого становятся гаметы на этапах I и II, зиготы на этапе III, а в конечном счете — организм, фенотип которого оценивается по изучаемому признаку (этап IV). Поскольку оценке подвергается совокупность организмов на этапе IV, мы обязательно столкнемся с последствием отрицательного отбора, на каком бы этапе он не происходил. Полный или неполный отбор против гена оборачивается полным или частичным исключением гамет из их популяции. Отсюда отклонение от ожидаемого расщепления не только по гену — мишени отбора, но и по другим, с ним сцепленным.

Этапы возникновения предпосылок для искажения соотношения фенотипических классов в расщепляющейся популяции и возможности корректировки теоретических расщеплений. Мы выделяем четыре этапа формирования расщепляющейся популяции, на которых могут действовать факторы, препятствующие попаданию в популяционный пул аллелей *A* и *a* в соотношении 1:1.

I. Мейоз — элиминация определенных хромосом.

II. Формирование жизнеспособных гамет, включая их конкурентоспособность — отрицательный отбор гамет с нарушенным набором хромосом, общим (по количеству хромосом) или специфическим (отсутствие гаметоцидной хромосомы, если она принимает участие в скрещивании); положительный отбор гамет с гаметоцидной хромосомой.

III. Формирование жизнеспособных зигот — элиминация зигот с несбалансированными геномами как по количеству хромосом, так и по качественному их составу (например, нуллисомик — двойной моносомик), взаимодействие зародыш — эндосперм (элиминация зигот связана не с их геномом, а с невозможностью формирования полноценного эндосперма).

IV. Успешное преодоление пути от зиготы до времени оценивания растения по фенотипу — элиминация растений может иметь место от прорастания зерна до момента оценки растения.

В таблице мы попытались проиллюстрировать наши рассуждения примерами из литературных источников, чтобы показать, какая существует взаимосвязь между типом картирующей популяции и этапами наиболее вероятного возникновения предпосылок для нарушения соотношений расщепления. Из таблицы видно, что этап I яв-

ляется обязательным источником искажения ожидаемых расщеплений, когда критический ген входит в состав транслоцированной хромосомы. Практически, это популяции F_2 от скрещивания линий типа Э или ЭА. Причина очень проста и знакома любому цитогенетику: если в метафазе хромосомы не конъюгируют и представлены унивалентами, вероятность утраты любой из них достаточно высока. Предложен гипотетический механизм, объясняющий процесс потери унивалентов в мейозе [100, 101], и показано, что вероятность этого события для отдельных хромосом находится под генетическим контролем [102].

Отклонения в мейозе, сопровождающиеся потерей хромосом, имеют своим обязательным следствием нарушения на этапах II–IV, и эти нарушения обязательно отразятся на составе популяций РИЛ и F_2 (таблица). Поскольку в первую очередь элиминируют гаметы и зиготы с нехваткой хромосом [103, 104], а именно хромосомы с чужеродным генетическим материалом входят в состав пары неконъюгирующих хромосом и утрачиваются в мейозе [105], в расщепляющейся популяции будут иметь место отклонения от ожидаемого расщепления при фенотипической оценке растений по признаку, который контролируется геном, находящимся в хромосоме с повышенным риском элиминации.

Нахождение чужеродного гена, участвующего в контроле рассматриваемого признака, в составе чужеродной транслокации имеет место, как правило, при использовании в генетическом анализе материала, связанного происхождением с источником типа В. Почти 50-летний опыт работы с образцами пшеницы, которые включают чужеродные транслокации, обобщенный Friebe et al. [106], свидетельствует о том, что подавляющее их большинство — терминальные или робертсоновские транслокации: 11 из 58 пшенично-чужеродных спонтанных и индуцированных транслокаций были идентифицированы как перенос целых плеч, 45 как терминальные сегменты и только 2 как интеркалярные транслокации — инсерции чужеродных сегментов. Если для анализа берется линия, ведущая происхождение от В-источника интрогрессии, можно попытаться доказать, что изучаемый ген передан не в составе транслокации. Самое простое — показать, что в анализируемой линии чужеродная транслокация не детектируется.

Сопоставление разных картирующих популяций по источникам (этапам формирования растения) возникновения потенциальных ошибок в результатах генетического анализа

Наиболее вероятные этапы возникновения нарушений, ведущие к искажению соотношений фенотипических классов	Параметры, которые можно учесть и использовать для расчета теоретически ожидаемых соотношений расщепления
<i>F₂ от аутбридизированного скрещивания</i>	
I: в гибриде F₁ от скрещивания с участием чужеродно замещенной линии неизбежна элиминация унивалентов [93] II–III: разная жизнеспособность гамет и зигот (растений) с разным генотипом [74, 95]	• Изучение мейоза по возможности установить частоту возникновения анеуплоидных гамет • Установить, на каком именно этапе имеется отрицательный отбор, и оценить его эффективность (возможности оценки обсуждаются в тексте)
<i>F₂ от изогенных линий</i>	
I: misdivision в мейозе, элиминация унивалентов [96] I: редукция рекомбинации в мейозе F₁ с участием почти изогенной линии по сравнению с гибридом между сортом-донором и сортом-реципиентом [97] I: в разных изогенных линиях с геном <i>Pm6</i> имеются участки разной длины, включающие этот ген, что нарушает конъюгацию критических хромосом [27] II–III: разные изогенные линии по одному гену могут по-разному отличаться от сорта-реципиента и друг от друга. Источник ошибки — генетически разные наборы гамет и зигот, в то время как мы их считаем одинаковыми [27]	• Учет хромосомного компонента каждого растения • Сравнение рекомбинации среди потомков F₂ от F₁, полученных от скрещивания сорта-реципиента с сортом-донором или изогенной линией • Установление в геноме изогенной линии размера чужеродного фрагмента, включающего критический ген • Использование только одного растения первого поколения для создания картирующей популяции
<i>Набор рекомбинантно-инбредных линий</i>	
II–III: отрицательный отбор против гамет и (или) зигот с определенными генотипами у некоторых из хромосом [32, 34] II–III: отбор на гетерозиготность при беккроссировании в процессе создания линий, высокий процент отклонений расщепления по генам-маркерам от 1:1 [33] IV: исходная популяция F₂ содержала 500 растений, популяция РИЛ — 150 растений [98]	• Данные об отрицательном отборе против определенных генотипов нужно учитывать в расчетах, связанных с генетическим анализом этого материала. Лучшим методом выявления отбора есть проверка расщепления по молекулярным маркерам • В расчетах сцепления критического гена с молекулярными маркерами учитывать возможность отбора против гомозигот • Выявить хромосомы, против которых идет отбор, установить эффективность отбора [96]
<i>Набор рекомбинантно-замещенных линий</i>	
Из числа известных нам случаев использования рекомбинантно-замещенных линий, созданных на гибридах <i>aestivum</i> × <i>aestivum</i>, <i>durum</i> × <i>dicoccoides</i>, <i>spelta</i> × <i>aestivum</i>, ни в одном не было информации об отклонении в расщеплении по молекулярным маркерам от ожидаемого 1:1 [35–40, 78]	
<i>Набор дигаплоидов от одного гибрида</i>	
I: нарушения по числу и нативности хромосом у растения F₁, дающего пыльцу II: снижение жизнеспособности гамет [99] II: разная жизнеспособность гамет и разная их способность к реализации каждого из трех этапов на пути формирования дигаплоидов: способность к индукции каллуса (1), к регенерации (2) зеленого (3) проростка [42–48] II: разная способность мужских и женских гамет к успешной реализации трех этапов формирования дигаплоида [41]	• Изучение мейоза у гибрида F₁ и митоза в клетках каллуса • Для правильного учета последствий отбора гамет нужно знать, из какого гибридного поколения получены дигаплоиды [47]. Для конкретной пары родителей, дающих гибрид F₁, устанавливать влияние генотипа на каждый из трех факторов успеха гаплопродукции (1), (2), (3) [42–45, 48]. • Использовать данные по нарушению передачи молекулярных маркеров по каждой хромосоме [46] • Учитывать происхождение дигаплоидов — андрогенное или гиногенное [41]

Это можно сделать как цитологически, используя гибридизацию *in situ*, исследование хромосомных конфигураций в метафазе I мейоза, дифференциальное окрашивание хромосом, так и с помощью некоторых хромосомных молекулярных маркеров, среди которых наиболее информативным, видимо, нужно считать на сегодняшний день RFLP или AFLP. Если наличие транслокации будет установлено, потребуется выяснить, находится ли исследуемый ген в составе этой транслокации и если да, не является ли она менделирующей благодаря своему небольшому размеру и отсутствию неблагоприятного влияния на содержащиеся в ней гаметы. Если ответ на последний вопрос положительный, генетический анализ в этом случае ничем не будет отличаться от анализа с участием собственного пшеничного гена. Именно с такой ситуацией, по-видимому, мы сталкиваемся, имея дело с наборами рекомбинантно-замещенных линий, полученных с привлечением П источников интрогрессии (таблица). В противном случае предстоит выяснить, как сказывается нахождение гена в составе неменделирующей чужеродной транслокации на соотношение расщепления по изучаемому признаку в разных расщепляющихся популяциях и какие факторы могут быть учтены для введения поправок для расчета теоретически ожидаемого расщепления, которое и должно сравниваться с соотношением фактическим.

По нашим данным, всхожесть гибридных семян F_2 от скрещивания чужеродно-замещенной линии пшеницы с сортом-реципиентом чужеродной хромосомы не имела никакой статистически значимой связи с показателями цитологической нестабильности и фертильностью ($r = -0,09 \pm 0,16$; $t = 0,53$) [107]. Это значит, что отбор нежизнеспособных организмов заканчивается на уровне образования и выживания зигот до формирования зародыша и эндосперма, хотя, на наш взгляд, в зависимости от конкретно изучаемого генетического материала на этапах II–IV могут возникать разные варианты нарушений. Отделить друг от друга события, ведущие к нарушению расщепления, на этапах II–IV можно, используя следующие приемы. 1. Сравнить результаты реципрокных скрещиваний гибридов F_1 хотя бы с одним из родителей, лучше с тем, который не является носителем интрогрессии. Они

будут одинаковы, если все гаметы имеют одинаковую жизнеспособность. Если нет, это проявится в снижении фертильности при опылении гибридов первого поколения собственной пыльцой (получение F_2) по сравнению с опылением тех же гибридов пыльцой каждого из родителей. 2. Разная жизнеспособность зигот проявится в снижении озерненности колоса, которая должна тщательно учитываться в работах по генетическому анализу интрогрессивных линий. 3. Разная жизнеспособность растений на разных стадиях развития должна быть выявлена, поэтому обязателен учет живых растений несколько раз после получения всходов. Пункты 2 и 3 должны быть реализованы не только в отношении расщепляющейся популяции, но также в отношении самой интрогрессивной линии и ее гибридов F_1 , которые составляют основу расщепляющейся популяции. Эти приемы, очень несложные и всегда доступные, помогут исследователю по-новому взглянуть на результаты генетического анализа и их интерпретацию во всех тех случаях, когда в скрещивании принимает участие линия, несущая в каком-то объеме своего генома чужеродный генетический материал. В первую очередь это касается тех исследований, которые проводятся с априорной уверенностью, что исследуемый признак контролируется генами чужеродного происхождения, как это часто бывает с генами устойчивости к болезням.

SUMMARY. The available in literature information as for results of genetic analysis of several self-pollinating cereal species involving the use of plant lines with alien genetic material as the object of analysis is summarized. The restrictions caused by specificity of the investigated material as for the possible explanation of the obtained results are emphasized. Several suggestions concerning the preliminary study of introgressive plant lines before their including into experimental programs on genetic analysis are made.

РЕЗЮМЕ. Узагальнено наявну в літературі інформацію про результати генетичного аналізу деяких видів самозайплених злаків із залученням як об'єкту аналізу рослинних ліній, які включають інтрогресивний генетичний матеріал. Підкреслено обмеження, що накладаються специфікою досліджуваного матеріалу на можливе тлумачення отриманих результатів, і внесено пропозиції щодо попереднього вивчення інтрогресивного рослинного матеріалу перед його включенням в експерименти з генетичного аналізу.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Sears E.R.* The aneuploids of common wheat // *Missouri Agr. Exp. Sta. Res. Bull.* — 1954. — 572. — P. 1–59.
2. *Sears E.R.* Nullisomic-tetrasomic combinations in hexaploid wheat // *Chromosome manipulation and plant genetics* / Eds R. Riley, K.R. Lewis. — London: Oliver and Boyd, 1966. — P. 29–45.
3. *Sears E.R., Sears L.M.S.* The telocentric chromosomes of common wheat // *Proc. 5th Int. Wheat Genet. Symp.*, 1978. — P. 389–407.
4. *Roder M.S., Korzun V., Gill B.S., Ganal M.W.* The physical mapping of microsatellite markers in wheat // *Genome*. — 1998. — 41. — P. 278–283.
5. *O'Mara J.G.* Cytogenetic studies on *Triticale*. 1. A method for determining the effects of individual *Secale* chromosomes on *Triticum* // *Genetics*. — 1940. — 25. — P. 401–408.
6. *Коваль С.Ф., Коваль В.С., Шуман В.П.* Изотетные линии пшеницы. — Омск, 2001. — 148 с.
7. *Cox M.C., Qualset C.O., Rains D.W.* Genetic variation for nitrogen assimilation and translocation in wheat. 1. Dry matter and nitrogen accumulation // *Crop Sci.* — 1985. — 25. — P. 430–435.
8. *Snape J.W.* A theoretical comparison of diploidized haploid and single seed descent populations // *Heredity*. — 1976. — 36. — P. 275–277.
9. *Sears E.R.* The transfer of leaf-rust resistance from *Aegilops umbellulata* to wheat // *Brookhaven Symp. Biol.* — 1956. — 9. — P. 1–22.
10. *Zhirov E.G., Ternovskaya T.K.* Substitution of D-genome in wheat // *European Wheat Aneuploid Co-operative Newsletter*. — Agricultural Res. Inst. of the Hungarian Acad. Sci., Martonvashar and Inst. of Plant Sci. Res. Cambridge Lab. — 1987. — P. 60–65.
11. *Zhirov E.G., Ternovskaya T.K.* Transfer of D genome from common wheat to durum wheat // *Wheat Inform. Serv.* — 1988. — № 65. — P. 4–6.
12. *Kuspira J., Unrau J.* Determination of the number and dominance relationships of genes on substituted chromosomes in common wheat, *Triticum aestivum* L. // *Can. J. Plant Sci.* — 1958. — 38. — P. 199–205.
13. *Law C.N.* The location of genetic factors affecting a quantitative character in wheat // *Genetics*. — 1966. — 53. — P. 487–498.
14. *Jenkins B.C.* A systematic substitution of rye chromosomes in winter wheat // *Proc. Int. Genet. Symp.*, 1956 (Cytology Suppl.). — 1957. — P. 298–299.
15. *Unrau J.* The use of monosomes and nullisomes in cytogenetic studies of common wheat // *Sci. Agr.* — 1950. — 30. — P. 66–89.
16. *Sears E.R.* Nullisomic analysis in common wheat // *Amer. Natur.* — 1953. — 87. — P. 245–252.
17. *Person C.* Some aspects of monosomic wheat breeding // *Can. J. Bot.* — 1956. — 34. — P. 60–70.
18. *Kuspira J., Unrau J.* Theoretical rations and tables to facilities genetic studies with aneuploids // *Can. J. Genet. Cytol.* — 1959. — 2. — P. 267–312.
19. *Unrau J.* Genetic analysis of wheat chromosomes 1. Description of proposed methods // *Can. J. Plant Sci.* — 1958. — 38. — P. 415–418.
20. *Dubcovsky J., Tranquilli G., Khan I.A.* Comparisons of recombination frequencies in hybrids involving telocentric and bibrachial wheat chromosomes // *Theor. Appl. Genet.* 2000. 100. P. 308–314.
21. *Kaeppeler S.M., Phillips R.L., Kim T.S.* Use of near-isogenic lines derived by backcrossing or selfing to map qualitative traits // *Theor. Appl. Genet.* — 1993. — 87. — № 1/2. — P. 233–237.
22. *Hartl L., Weiss F.J., Zeller F.J., Jahoor A.* Use of RFLP markers for the identification of alleles of the *Pm3* locus conferring powdery mildew resistance in wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Theor. Appl. Genet.* — 1993. — 6, № 8. — P. 959–963.
23. *Ma Z.Q., Sorrells M.E., Tanksley S.D.* RFLP markers linked to powdery mildew resistance genes *Pm1*, *Pm2*, *Pm3* and *Pm4* in wheat // *Genome*. 1994. 37. P. 871–875.
24. *Sun G.J., Fahima T., Korol A.B., Turpeinen T., Grama A., Ronin Y.I., Nevo E.* Identification of molecular markers linked to the Yr15 stripe rust resistance gene of wheat obligated in wild emmer wheat, *Triticum dicoccoides* // *Theor. Appl. Genet.* — 1997. — 95. — P. 622–628.
25. *Naik S., Gill K.S., Prakasa Rao V.S., Gupta V.S., Tamhankar S.A., Pujar S., Gill B.S., Ranjekar P.K.* Identification of a STS marker linked to the Aegilops speltoides-derived leaf rust resistance gene Lr22 in wheat // *Theor. Appl. Genet.* — 1998. — 97. — P. 535–540.
26. *Venter E., Botha A.-M.* Development of markers linked to *Diuraphis noxia* resistance in wheat using a novel PCR-RFLP approach // *Theor. Appl. Genet.* — 2000. — 100. — P. 965–970.
27. *Tao W., Liu D., Liu J., Feng Y., Chen P.* Genetic mapping of the powdery mildew resistance gene *Pm6* in wheat by RFLP analysis // *Theor. Appl. Genet.* — 2000. — 100. — P. 564–568.
28. *Liu J. et al.* Molecular marked facilitated pyramiding of different genes for powdery mildew resistance in wheat // *Plant Breed.* — 2000. — 119. — P. 21–24.
29. *Blanco A., Bellomo M.P., Cenci A., De Giovanni C., D'Ovidio R., Jacono E., Laddomada B., Pagnotta M.A., Porceddu E., Sciancalepore A., Simeone R., Tanzarella O.A.* A genetic linkage map of durum wheat // *Theor. Appl. Genet.* — 1998. — 97. — P. 721–728.
30. *Snape J.W., Flavell R.B., O'Dell M., Hughes W.G., Payne P.I.* Intrachromosomal mapping of the nuclear organizer region relative to three marker loci on chromosome 1B of wheat (*Triticum aestivum*) // *Theor. Appl. Genet.* — 1985. — 69. — P. 263–270.
31. *Parker G.D., Chalmers K.J., Rathjen A.J., Langridge P.* Mapping loci associated with flour color in wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Theor. Appl. Genet.* — 1998. — 97. — P. 328–345.
32. *Portyanko V.A., Hoffman D.L., Lee M., Holland J.B.* A linkage map of hexaploid oat based on grass anchor DNA clones and its relationship to other oat maps // *Genome*. — 2001. — 44. — P. 249–265.
33. *Pena R.C. de la, Smith K.P., Capellini F.* Quantitative trait loci associated with resistance to *Fusarium* head blight and kernel discoloration in barley // *Theor. Appl. Genet.* — 1999. — 99. — P. 561–569.

34. Mingeot D., Jacquemin J.M. Mapping of RFLP probes characterized for their polymorphism on wheat // Theor. Appl. Genet. — 1999. — 98. — P. 1132–1137.
35. Araki Y., Miura H., Sawada S. Identification of genetic loci affecting amylose content and agronomic traits on chromosome 4A of wheat // Theor. Appl. Genet. — 1999. — 98. — P. 977–984.
36. Kato K., Miura H., Sawada S. Mapping QTLs controlling grain yield and its components on chromosome 5A of wheat // Theor. Appl. Genet. — 2000. — 101. — P. 1114–1121.
37. Chevre A.M. et al. Assessment of interspecific hybridization between transgenic oilseed rape and wild radish under normal agronomic conditions // Theor. Appl. Genet. — 2000. — 100. — P. 1233–1239.
38. Kawahara T., Taketa S. Fixation of translocation 2A–4B infers the monophyletic origin of Ethiopian tetraploid wheat // Theor. Appl. Genet. — 2000. — 101. — P. 705–710.
39. Kato K., Miura H., Sawada S. QTL mapping of genes controlling ear emergence time and plant height on chromosome 5A of wheat // Theor. Appl. Genet. — 1999. — 98. — P. 472–477.
40. Du C., Hart G.E. *Triticum turgidum* L. 6A and 6B recombinant substitution lines: extended linkage maps and characterization of residual background alien genetic variation // Theor. Appl. Genet. — 1998. — 96. — P. 645–653.
41. Powell W., Borrino E.V., Allison M.J. et al. Genetic analysis of microspore derived plants of barley // Theor. Appl. Genet. — 1986. — 72. — P. 619–626.
42. Ekiz H., Konzak C.F. Nuclear and cytoplasmic control of anther culture response in wheat. 2. Common wheat crosses // Crop Sci. — 1991. — 31. — P. 1432–1436.
43. Ekiz H., Konzak C.F. Nuclear and cytoplasmic control of anther culture response in wheat. 1. Analyses of alloplasmic lines // Crop Sci. — 1991. — 31. — P. 1421–1427.
44. Marhic A., Antoine-Michard S., Bordes J. et al. Genetic improvement of anther culture response in maize: relationships with molecular, Mendelian and agronomic traits // Theor. Appl. Genet. — 1998. — 97. — P. 520–525.
45. Inagaki M.N., Varughese G., Rajaram S., van Ginkel M., Mujeeb-Kazi A. Comparison of bread wheat lines selected by doubled haploid, single-seed descent and pedigree selection methods // Theor. Appl. Genet. — 1998. — 97. — P. 550–556.
46. Manninen O.M. Association between anther-culture response and molecular markers on chromosomes 2H, 3H and 4H of barley (*Hordeum vulgare* L.) // Theor. Appl. Genet. — 2000. — 100. — P. 57–62.
47. Snape J.W., Simpson E. The genetical expectation of doubled haploid lines derived from different filial generations // Theor. Appl. Genet. — 1981. — 60. — P. 123–128.
48. Sherran J.D., Fenwick A.L., Namuth D.M., Lapan N.L.V. A barley RFLP map: alignment of three barley maps and comparisons to *Gramineae* species // Theor. Appl. Genet. — 1995. — 91. — P. 681–690.
49. Cowen N.M. The use of replicated progenies in marker-based mapping of QTLs // Theor. Appl. Genet. — 1988. — 75. — P. 857–862.
50. Nair S., Prasada Rao U., Bennett J., Mohan M. Detection of highly heterozygous locus in recombinant inbred lines of rice and its possible involvement in heterosis // Theor. Appl. Genet. — 1995. — 91. — P. 978–986.
51. Laurie D.A., Snape J.W. The agronomic performance of wheat doubled haploid lines derived from wheat × maize crosses // Theor. Appl. Genet. — 1990. — 79, № 6. — P. 813–816.
52. Gallais A. A method of line development using doubled haploids: the single doubled haploid descent recurrent selection // Theor. Appl. Genet. — 1988. — 75. — P. 330–332.
53. Gallais A. Optimization of recurrent selection on the phenotypic value of doubled haploid lines // Theor. Appl. Genet. — 1989. — 77. — P. 501–504.
54. Jensen C.J. Chromosome doubling techniques in haploids // Haploid in higher plants — Advances and potential / Ed. K.J. Kasha. — Univ. Guelph, Canada, 1974. — P. 153–190.
55. Jensen C.J. Barley monophloids and doubled monophloids: Techniques and experience // Barley Genetics III Proc. Third Intl. Barley Genet. Symp. — Munchen, 1976. — P. 316–345.
56. Burr B., Burr F.A. Recombinant inbreds for molecular mapping in maize: theoretical and practical considerations // Trends in Genetics. — 1991. — 7, № 2. — P. 55–60.
57. Messmer M.M., Keller M., Zanetti S., Keller B. Genetic linkage map of a wheat × spelt cross // Theor. Appl. Genet. — 1999. — 98 — P. 1163–1170.
58. Iazar M.D., Buenziger P.S., Schaeffer G.W. Combining abilities and heritability of callus formation and plantlet regeneration in wheat (*Triticum aestivum* L.) anther cultures // Theor. Appl. Genet. — 1984. — 68. — P. 131–134.
59. Cherkaoui S., Lamsaouri O., Chlyan A., Chlyan H. Durum wheat X maize crosses for haploid wheat production: Influence of parental genotypes and various experimental factors // Plant Breed. — 2000. — 119. — P. 31–36.
60. Tai G.C.C., Seabrook J.E.A., Aziz A.N. Linkage analysis of anther-derived monophloids showing distorted segregation of molecular marker // Theor. Appl. Genet. — 2000. — 101. — P. 126–130.
61. Bryan G.J., Collins A.J., Stephenson P. et al. Isolation and characterization of microsatellites from hexaploid bread wheat // Theor. Appl. Genet. — 1997. — 94. — P. 557–563.
62. Hsam S.L., Zeller F.J. Evidence of allelism between genes *Pm8* and *Pm17* and chromosomal location of powdery mildew and leaf rust resistance genes in the common wheat cultivar «Amigo» // Plant Breed. — 1997. — 116. — P. 119–122.
63. Цаценко Л.В. Генетическая детерминация супрессирующего действия *Ae. speltoideus* Tausch. и *Ae. sharonensis* Eig. на систему *Ph* пшеницы // Сб. науч. тр. Краснодар. НИИСХ. — 1988. — С. 75–85.
64. Терновская Т.К. Геном D мягкой пшеницы. Наследование некоторых признаков морфологии колоса // Цитология и генетика. — 1997. — 31, № 4. — С. 11–18.
65. Jiang J., Friebe B., Gil B.S. Recent advances in alien gene transfer in wheat // Euphytica. — 1994. — 73. — P. 199–212.
66. Okamoto M. Identification of the chromosomes of common wheat belonging to the A and B genomes // Can. J. Genet. and Cytol. — 1962. — 4. — P. 31–37.

67. Chapman V., Riley R. The allocation of the chromosomes of *Triticum aestivum* to the A and B genomes and evidence on genomic structure // Can. J. Genet. and Cytol. — 1966. — 8. — P. 57–63.
68. Devos K.M., Dubcovsky J., Dvorak J., Chinoy C.N., Gale M.D. Structural evolution of wheat chromosomes 4A, 5A and 7B and its impact of recombination // Theor. Appl. Genet. — 1995. — 91. — P. 282–288.
69. Dvorak J., Resta P., Kota R.S. Molecular evidence on the origin of wheat chromosomes 4A and 4B // Genome. — 1990. — 33, № 1. — P. 30–39.
70. Badaeva E. D., Jiang J., Gill B.S. Detection of intergenomic translocations with centromeric and noncentromeric breakpoints in *Triticum araraticum*: mechanism of origin and adaptive significance // Genome. — 1995. — 38. — P. 976–981.
71. Namuth D.M., Lapitan N.L.V., Gill K.S., Gikk B.S. Comparative RFLP mapping of *Hordeum vulgare* and *Triticum tauschii* // Theor. Appl. Genet. — 1994. — 89. — P. 865–872.
72. Devos K.M., Atkinson M.D., Chinoy C.N., Francis H.A., Harcourt R.L., Koebner R.M.D., Liu C.J., Masojc P., Xie D.X., Gale M.D. Chromosomal rearrangements in the rye genome relative of that of wheat // Theor. Appl. Genet. — 1993. — 85. — P. 673–680.
73. Friebe B., Tuleen N., Jiang J., Gill B.S. Standard karyotype of *Triticum longissimum* and its cytogenetic relationship with *T.aestivum* // Genome. — 1993. — 36. — P. 731–742.
74. Boyko E.V. et al. A high-density genetic linkage map of *Aegilops tauschii*, the D-genome progenitor of bread wheat // Theor. Appl. Genet. — 1999. — 99. — P. 16–26.
75. Heslop-Harrison J.S. Comparative genome organization in plants: from sequence and markers to chromatin and chromosomes // Plant Cell. — 2000. — 12. — P. 617–635.
76. Zhang H., Reader S.M., Liu X. et al. Comparative genetic analysis of the *Aegilops longissima* and *Ae. sharonensis* genomes with common wheat // Theor. Appl. Genet. — 2001. — 103. — P. 518–525.
77. Bonhomme A., Gale M.D., Koebner R.M.D., Nicolas P., Jahier J., Bernard M. RFLP analysis of an *Aegilops ventricosa* chromosome that carries a gene conferring resistance to leaf rust (*Puccinia recondita*) when transferred to hexaploid wheat // Theor. Appl. Genet. — 1995. — 90. — P. 1042–1048.
78. Chen Z., Devey M., Tuleen N.A., Hart G.E. Use of recombinant substitution lines in the construction of RFLP-based genetic maps of chromosomes 6A and 6B of tetraploid wheat (*Triticum turgidum* L.) // Theor. Appl. Genet. — 1994. — 89. — P. 703–712.
79. Spielmeier W., Robertson M., Collins N., Leister D. et al. A superfamily of disease resistance gene analogs is located on all homoeologous chromosome groups of wheat (*Triticum aestivum*) // Genome. — 1998. — 41. — P. 782–788.
80. Martin G. Functional analysis of plant disease resistance genes and their downstream effectors // Curr. Biol. — 1999. — 2. — P. 277–279.
81. Seah S., Sivasithamparum K., Kurakousis A., Lagudath E.S. Cloning and characterization of a family of disease resistance gene analogs from wheat and barley // Theor. Appl. Genet. — 1998. — 97. — P. 937–945.
82. Keller M., Keller B., Schachermayr G., Winzeler M., Schmid J.E., Stamp P., Messmer M.M. Quantitative trait loci for resistance against powdery mildew in a segregating wheat x spelt population // Theor. Appl. Genet. — 1999. — 98. — P. 903–912.
83. Keller M., Kurutz Ch., Schmid J.E., Stamp P., Winzeler M., Keller B., Messmer M.M. Quantitative trait loci for lodging resistance in a segregating wheat x spelt population // Theor. Appl. Genet. — 1999. — 98. — P. 1171–1182.
84. Kim N.-S., Armstrong K., Knott D.R. Molecular detection of *Lophopyrum* chromatin in wheat-*Lophopyrum* recombinants and their use in the physical mapping of chromosome 7D // Theor. Appl. Genet. — 1993. — 85. — P. 561–567.
85. Driscoll C.J., Jensen N.F. A genetic method for detecting induced intergeneric translocations // Genetics. — 1963. — 48. — P. 459–468.
86. Driscoll C.J., Jensen N.F. Characteristics of leaf rust resistance transferred from rye to wheat // Crop Sci. — 1964. — 4. — P. 372–374.
87. Sears E.R., Rodenhiser H.A. Nullisomic analysis of stem-rust resistance in *Triticum vulgare* var. Timstein // Genetics. — 1948. — 33. — P. 123–124.
88. Koo F.K.S., Ausermus E.R. Inheritance of reaction to stem rust in crosses of Timstein with Thatcher, Newthatch, and Mida // Agr. J. — 1951. — 43. — P. 194–201.
89. Luig N.H. Different transmission of gametes in wheat // Nature. — 1960. — 185. — P. 636–637.
90. Жиров Е.Г., Бессараб К.С. Использование анеуплоидов в цитогенетических исследованиях мягкой пшеницы // Селекция и генетика пшеницы. — Краснодар, 1982. — С. 160–184.
91. Бабаянц Л.Т., Васильев А.А., Новицкий И.А. Генетическая основа устойчивости межвидовых гибридов пшеницы к *Puccinia recondita* Rob. Ex Desm. f. sp. *tritici* // Цитология и генетика. — 1998. — 32, № 6. — С. 20–26.
92. Бабаянц Л.Т., Симоненко Л.К., Симоненко В.К. Интрогрессивная устойчивость пшеницы к возбудителю мучнистой росы (*Blumeria graminis* D.C. Speer f.sp. *tritici*), переданная от агроитрикум, и ее генетическая основа // Цитология и генетика. — 1999. — 33, № 2. — С. 49–54.
93. Пухальский В.А., Иорданская И.В., Бадеева Е.Д., Лапочкина И.Ф., Билинская Е.Н. Генетический анализ признака «отсутствие воскового налета на колосе» у линии мягкой пшеницы // Генетика. — 1999. — 35, № 9. — С. 1223–1227.
94. Тихомирова М.М. Генетический анализ. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1990. — 280 с.
95. Faris J.D., Laddomada B., Gill B.S. Molecular mapping of segregation distortion loci in *Aegilops tauschii* // Genetics. — 1998. — 149. — P. 319–327.
96. Schachermayr G.M., Messmer M.M., Feuillet C., Winzeler H., Winzeler M., Keller B. 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.
97. Brunner S., Keller B., Feuillet C. Molecular mapping of the *Rph7g* rust resistance gene in barley (*Hordeum vulgare* L.) // Theor. Appl. Genet. — 2000. — 101. — P. 783–788.

98. Fu J.B. Effectiveness of bulking procedures in measuring population-pairwise similarity with dominant and co-dominant genetic markers // Theor. Appl. Genet. — 2000. — 100. — P. 1284–1289.
99. Wang Y., Hu H. Gamete composition and chromosome variation in pollen-derived plants from octoploid triticales × common wheat hybrids // Theor. Appl. Genet. — 1993. — 85. — P. 681–687.
100. Жарков Н.А. Анеуплоидная модель механизмов мейотических преобразований у пшеницы. 1. Механизм перехода хромосом от митоза к мейозу // Цитология и генетика. — 2001. — 35, № 4. — С. 18–24.
101. Жарков Н.А. Анеуплоидная модель механизмов мейотических преобразований у пшеницы. 2. Предотвращение синапсиса гомеологов // Цитология и генетика. — 2001. — 35, № 4. — С. 25–32.
102. Силкова О.Г., Шапова А.И., Потапова Т.А., Кравцова Л.А. Причины, обуславливающие различия в частоте передачи через гаметы двух разных гомеологичных унивалентных хромосом пшенично-ржаного ди-моносомы // Генетика. — 1999. — 35, № 6. — P. 784–790.
103. Жиров Е.Г., Терновская Т.К. Наследование хромосом генома D в потомстве пентаплоидов пшеницы. 1. Анализ беккроссов // Генетика. — 1979. — 15, № 1. — С. 120–130.
104. Терновская Т.К., Жиров Е.Г. Наследование хромосом генома D в потомстве пентаплоидов пшеницы. 2. Анализ плотности эндосперма семян с разным числом хромосом // Генетика. — 1979. — 15, № 4. — С. 701–707.
105. Жиров Е.Г., Терновская Т.К. Передача пшенице *Triticum aestivum* L. хромосомы *Aegilops sharonensis* Eig., придающей ей устойчивость к мучнистой росе // Генетика. — 1993. — 29, № 4. — С. 639–645.
106. Friebe B., Jiang J., Raupp W.J., McIntosh R.A., Gill B.S. Characterization of wheat-alien translocations conferring resistance to diseases and pests: current status // Euphytica. — 1996. — 91. — P. 59–87.
107. Вдовиченко Ж.В., Терновская Т.К., Антонык М.З. Цитогенетическое изучение интрогрессивных линий мягкой пшеницы, устойчивых к мучнистой росе // Агроэкология та біотехнологія : Зб. наук. пр. Ін-ту агро-екології та біотехнології. — Київ, 1999. — Вип. 3. — С. 70–78.

Поступила 18.01.03