

УДК 575.2

В. А. Кунах

Геномная изменчивость соматических клеток растений.

2. Изменчивость в природе

Сделан обзор литературных данных о геномной изменчивости соматических клеток интактных растений в норме и после различных воздействий. Проанализированы явления встречаемости, причины появления и биологическое значение химерных и миксоплоидных форм, особенности геномной изменчивости гибридов, гаплоидов и полиплоидов, изменчивость при ранении, прививках и других стрессовых воздействиях. Особое внимание уделено анализу возможных причин, механизмов и путей регуляции этой изменчивости. Обосновывается ключевая роль гормональной системы в контроле и регуляции уровня и направленности геномной изменчивости соматических клеток растений, генетической структуры клеточных популяций организма.

Введение. Изменчивость генома — фундаментальное свойство организмов (см., например, [1—3]). Накоплено много экспериментальных данных и по изменчивости генома растений, прежде всего числа хромосом, установлены основные факторы эволюции их кариотипа [4—6]. Показано, что эволюция растительных форм идет в значительной мере путем смены уровней пloidности на основе процессов полиплоидизации и деплоиплоидизации в пределах биологически оптимального уровня пloidности (см., например, [7]). Наряду с фактом видового постоянства числа хромосом широко известна изменчивость их числа в онтогенезе, обнаруженная в ряде случаев и в меристематических тканях [8]. Происходит активное накопление данных о геномной изменчивости клеток интактных растений на молекулярном уровне, начат критический анализ биологического значения изменчивости различных последовательностей ДНК (см. [9—11]).

В предыдущей работе [8] был представлен обзор литературных данных об особенностях геномной изменчивости соматических клеток в онтогенезе высших растений, функциональное значение, возможные причины и механизмы этой изменчивости. В настоящем обзоре приведен краткий анализ работ по геномной изменчивости соматических клеток различных растений в норме и после различных воздействий, сделана попытка установления возможных причин и природы этой изменчивости.

Результатом геномной изменчивости, происходящей в соматических клетках, может быть возникновение организмов, в которых эта изменчивость проявляется по-разному. Соответственно к таким организмам применяются разные термины — мозаики или химеры. Однако у растений без генетического анализа определить принадлежность организма к той или иной группе далеко не всегда просто, вследствие чего нередко происходит путаница в терминах (см., например, [12]). В данной работе использована установившаяся для растений терминология, а именно:

х и м е р ы — организмы, состоящие из идиотипически разных клеток или клеточных систем; они бывают периклиналинные (гапло-, ди-, трикламидные и т. д.), мериклиналинные и секториальные;

мозаики — организмы, содержащие наряду с нормальными генетически отличающимися клетки и ткани, у которых они как бы перемешаны;

миксоплоиды — организмы, у которых смешаны полиплоидные и неполиплоидные клетки (ткани). Частный случай мозаиков. К этому термину близок по смыслу термин **полисоматия** — одновременное наличие диплоидных и полиплоидных клеток у одной особи (см. [13]).

Химеры. Вопросам химерности растений посвящен ряд фундаментальных монографий и обзоров (см. [12, 14, 15]), в которых весьма детально проанализировано это явление, встречающееся как в природе, так и после экспериментальных воздействий. Поэтому мы остановимся лишь на некоторых, по нашему мнению, наиболее показательных примерах, иллюстрирующих этот феномен, его встречаемость, причины появления и биологическое значение.

Химерные растения возникают в природе в результате спонтанных мутаций, а в опыте — после обработки мутагенами, колхицином, других воздействий, приводящих к появлению мутаций в соматических клетках, а также среди растений-регенерантов и в результате прививок.

Прививочным химерам, состоящим из клеток привоя и подвоя, посвящен ряд обзоров и сводок (см. [12, 14, 16, 17]), с момента публикации которых представления о таких химерах изменились мало. Поэтому мы детально на них останавливаться не будем, рекомендуя в случае необходимости обращаться к названным фундаментальным работам.

Естественные (спонтанные) хромосомные секториальные химеры впервые были описаны М. С. Навашиным. В частности, он выявил в природе ди-тетраплоидную химеру у *Crepis dioscoridis* (цит. по [14]) и трисомно-диплоидную — у *Crepis tectorum* [18]. Трисомно-диплоидная химера, по мнению автора, возникла в результате элиминации в некоторых клетках одной хромосомы. Позже были выявлены самые разнообразные цитологические химеры, встречающиеся в природе у разных видов растений. Так, было описано спонтанно возникшее химерное растение чечевицы *Lens culinaris* линии L3991, у которого две ветки были триплоидными, а одна — гексаплоидной [19].

При анализе различных географических рас конопли Л. П. Бреславец установила, что у них клетки первичной коры корня тетраплоидны, а клетки осевого цилиндра диплоидны, т.е. ею впервые описаны естественные гаплохламидные периклиналильные химеры [20]. Сходную картину наблюдали у рода *Citrus* [21]. Периклиналильные химеры в природе встречаются более часто, что объясняется, видимо, их большей стабильностью по сравнению с секториальными и мериклиналильными химерами. Нередко они обнаруживаются среди сортов декоративных растений, размножаемых вегетативно. В частности, множество вариантов пластомных химер описано для *Pelargonium zonale* [22], с различной морфологией листьев — для *Pelargonium graveolens* [23]. Сорт *Expansa variegata* можжевельника *Juniperus daurica* является периклиналильной химерой, у которой внешние ткани генотипически альбиносные, а внутренние состоят из хлорофиллоносных клеток [24]. Ряд гаплоидных форм растений, в том числе пеларгонии *Kleiner Liebling*, или *Thuja plicata «gracilis»*, могут формировать массу химерных форм как в результате спонтанных мутаций и возникновения диплоидных клеток, так и после обработки мутагенами [25, 26]. У *Petunia hybrida* частые мутации нестабильных генов приводят к появлению периклиналильных химер. При этом, если действие гена проявляется в эпидермисе (например, ген *Al 1* окраски венчика), то его мутация вызывает изменение фенотипа растения, но не проявляется в потомстве, в других же случаях, когда мутации затрагивают спорогенные ткани, они наследуются [27].

Периклиальной химерой является интродуцированный в США апельсин *Shamouti*, возникший более 100 лет тому от *Beledi* [28], а также растения *Tamarix octandra*, у которых клетки перилемы октоплоидные, а клетки перилемы и плеромы — триплоидные [29].

Представляют несомненный интерес химеры, описанные у винограда. Например, крупноягодные клоны сортов Рислинг рейнский, Шабаш, Мускат александрийский — химеры, у которых туника — диплоидна, а внутренние слои клеток — тетраплоидны. Среди промышленных насаждений винограда такие формы растений возникают спонтанно с частотой около 0,1 % [30]. Подобное явление описано и японскими исследователями для сортов *Red Pearl*, *Ishihara wasa* и *Centennial* [31].

Периклиальные химеры — нередкое явление у плодовых и ягодных культур, в частности у яблони. Айнст описал у яблони все типы возможных ди-тетраплоидных химер: 1) 2-4-4-4х, 2) 2-2-4-4х, 3) 2-2-2-4х. У химер первого типа диплоидным был только эпидермис, второго типа — эпидермис и внешняя часть коры, третьего — граница между диплоидными и тетраплоидными тканями проходила по перициклу [32, 33]. Анализ собственных и литературных данных явлений химерности и полиплоидии у яблони и груши проведен и в работах других исследователей [34—40].

Периклиальной химерой является сорт малины без шипов *Thornless Logan* (*Rubus ursinus* × *R. idaeus*), у которого только наружный гистогенный слой L1 не способен образовывать шипы, тогда как внутренние слои L2 и L3 имеют такую способность [41]. Возникновение химер нередко наблюдается и у гибридов крыжовника. Используя это явление, среди спонтанно возникших изменений у гибридного сорта Русский выделен новый сорт Русский желтый, представляющий собой периклиальную химеру [42].

Химеры нередко возникают у гибридных форм, в том числе у растений, размножаемых половым путем. Например, в популяции F₂ после скрещивания устойчивого к ржавчине сорта пшеницы *Salzmunder Bartweizen* с чувствительными сортами обнаружены химерные растения, у которых одна продольная половина листа была восприимчива к линейной ржавчине злаков (*Puccinia graminis*), а также к бурой ржавчине (*P. recondita*), а вторая половина — устойчивой. В некоторых случаях на листе чередовались полосы восприимчивой и устойчивой тканей [43].

Появляются химеры и при других экспериментальных воздействиях. Нередко они обнаруживаются среди растений-регенерантов, полученных *in vitro*. например, у груши [40] и табака [44]. После обработки колхицином образуются преимущественно миксоплоидные растения. Реже возникают периклиальные и, особенно, секториальные химеры. Однако в процессе онтогенеза миксоплоидных растений мозаика химерности меняется, и в результате чаще всего обнаруживаются периклиальные химеры [45—47]. В дальнейшем нередко побеги «расхимериваются», но их нижняя часть состоит из полиплоидных тканей [47].

Расхимеривание свойственно и химерам, возникшим спонтанно. Наряду с периклиальными химерами, сохраняющими свои особенности при вегетативном размножении в течение сотни и более лет (описание таких химер имеется, например, в монографии [14]), описаны случаи исчезновения признаков химерности. Эти явления наблюдали для трихимер *Pelargonium zonale* [22], апельсина *Shamouti*, размножаемого клонированием более 100 лет [28], и др. Явление расхимеривания зависит от способа клонирования (размножения). Например, размножение корневыми черенками чаще приводит к расхимериванию, чем размножение другими органами [23, 38, 41].

В заключение следует отметить, что встречаемость химерных растений в целом невелика. В природе они могут возникать чаще всего в результате гибридизации, а также при механических повреждениях [14, 16, 48, 49]. Химеры — нередкое явление при прививках и некоторых других способах

вегетативного размножения. Возникают они также при обработке мутагенами, полиплоидогенами и др. воздействиях (см. [12, 50]). Образующиеся при этом химеры, в том числе цитологические, более широко распространены у растений, размножаемых вегетативным способом, так как лишь при этом способе размножения химерность может сохраняться в течение большого числа поколений. При половом размножении возможно наследование химерности, возникающей при нестабильности аллелей, обусловленной в ряде случаев наличием подвижных генетических элементов. Наследование признаков, кодирующихся такими генами, не подчиняется менделевским законам, и описано оно как нестабильная мутация, например, как мутация пигментации зерновок у сорго сорта *Calico* [51]. Химеры, особенно периклинальные как более стабильные, обладая рядом хозяйственно важных преимуществ, представляют интерес для возделывания многих растений, прежде всего, вегетативно размножаемых и многолетних садовых и овощных культур [49]. Они часто выращиваются как декоративные растения. Показано преимущество растений-диплоидов с полиплоидным эпидермисом по сравнению с диплоидами и тетраплоидами того же происхождения у картофеля (политегментный эффект). Сходное явление обнаружено у яблони, лилии, гвоздик, у садовой и чилийской земляники и у других культур [52, 53]. Однако целенаправленные поиски в природе цитологических химер и их экспериментальное получение ведутся недостаточно интенсивно. Это обусловлено, видимо, сложностью как их идентификации, так и длительного сохранения в культуре.

Миксоплоиды. Б. Немец [54, 55] описал у *Allium coeruleum* явление, названное им миксоплоидией. В настоящее время — это широкоупотребляемый термин, означающий наличие и сосуществование в одной ткани, помимо диплоидных, клеток других уровней ploidy, в частности полиплоидных.

На сегодня накоплено огромное число экспериментальных данных, свидетельствующих о том, что для растений миксоплоидия — скорее правило, чем исключение. Она характерна для многих дикорастущих и культурных растений, произрастающих как в природе, так и в условиях эксперимента. Мы рассмотрим лишь некоторые, с нашей точки зрения, наиболее характерные работы, в которых приведены данные о миксоплоидии при изучении преимущественно меристематических тканей разных видов растений.

Миксоплоидия в природе была описана в корневой меристеме *Narcissus reflexus* [56], *Allium sativum* [57—59], в пяти из 27 таксономических групп, принадлежащих к 10 родам и охватывающих 6 триб семейства *Araceae* [60], и даже у многих родов хвойных, которые считаются растениями со стабильным кариотипом (см., например, [61]). При этом частота клеток с отличным от диплоидного числом хромосом и уровень их ploidy бывают весьма разными. Рассмотрим это на некоторых конкретных примерах.

У коммерческого сорта ОД-19 лимонного сорго *Cymbogon flexuosus* ($2n = 20$) практически все из 50 изученных клонов, и особенно их семенное потомство, были миксоплоидными. В кончиках корней этих растений примерно у 33 % клеток была установлена гипоплоидия, и число хромосом в них варьировало от 8 до 20 [62]. В корневой меристеме люцерны хмелевидной (диплоидный вид, $2n = 2x = 16$) обнаружено от 5 до 10 % гаплоидных клеток, а у люцерны северной (тетраплоид, $2n = 4x = 32$) — 10—15 % диплоидных клеток [63]. Среди проанализированных 25 семян *Harporappus gracilis* ($2n = 4$) было выявлено два, состоящих из диплоидных и гаплоидных клеток. У одного из них гаплоидные клетки составляли 77,4 %, а у другого — 1,5 % [64]. У малины сорта Новость Красноярска отмечена ди-тетраплоидная миксоплоидия при доле тетраплоидных клеток

более 30 % [65]. Среди растений перца *Capsicum annuum* (сорт LCA 250) обнаружен миксоплоид, морфологически не отличающийся от нормальных диплоидных растений, но в материнских клетках пыльцы (МКП) которого диплоидные клетки составляли 64,7 %, а тетраплоидные — 35,2 % [66]. У восьми растений проса *Pennisetum americanum* ($2n = 14$) обнаружена миксоплоидия в МКП, где наблюдали в одном и том же пыльнике, цветке, соцветии одного и того же растения следующие уровни плоидности: гаплоид — диплоид, диплоид — тетраплоид, гаплоид — диплоид — анеуплоид, диплоид — тетраплоид — анеуплоид [67]. В меристеме верхушек побегов и корней нормального растения чины *Lathyrus sativus* сорта LCD-1 при $2n = 2x = 14$ отмечен широкий размах по числу хромосом — от 3 до 14 [68]. При анализе кончиков корешков 11 видов рода *Leucanthemum* установлено, что *L. subglaucum* и *L. pachyphylum* представляют собой миксоплоидные варианты с преобладанием клеток с диплоидным набором хромосом [69]. У лекарственного растения *Costus speciosus*, произрастающего в условиях влажного климата тропиков Индии, обнаружено наличие диплоидных, триплоидных и тетраплоидных рас, при этом диплоидные и тетраплоидные растения были миксоплоидными, содержащими, в частности, триплоидные клетки [70]. Изучение трех видов *Impatiens* (также из Индии) показало, что они являются миксоплоидными: у *I. balsamina* и *I. oppositifolia* наблюдали диплоидные и тетраплоидные клетки, а у *I. cuspidata* плоидность клеток варьировала от $2x$ до $14x$ [71].

Особый интерес представляют данные, полученные разными авторами при изучении как дикорастущей, так и окультуренной облепихи. Впервые миксоплоидия у облепихи была установлена А. Т. Араратян еще в 1940 г. при анализе проростков из семян, собранных в Армении с дикорастущих кустарников. Встречающиеся в кончиках корней тетраплоидные клетки, как отмечает автор, не составляли особого сектора, а были разбросаны по длине и толщине вместе с нормальными диплоидными, образуя «мозаичную химеру» [72]. В дальнейшем было показано (табл. 1), что миксоплоидия свойственна многим расам и эколого-морфологическим формам облепихи [73, 74], присуща она также полиплоидным формам [75, 76]. Миксоплоидия имеет место в меристеме как зародышевых корешков, так и в меристеме корешков от воздушных отводков [77], в то время как в меристеме боковых и придаточных корешков она не наблюдалась [76]. Меристема зародышевых корешков состоит, как было показано и в цитируемой выше работе Араратян, только из диплоидных и тетраплоидных клеток; клеток с многократно удвоенными наборами, а также клеток с анеуплоидными числами хромосом авторы не обнаружили [76, 77]. У некоторых растений облепихи обнаружена особая склонность к частому образованию полиплоидных клеток, которая, по мнению авторов, обусловлена филогенетически [77].

Спонтанное увеличение числа хромосом отмечено также в соматических клетках кукурузы [78], сахарной свеклы [79], винограда [80, 81], кедра *Pinus sibirica* [82]. Миксоплоидные формы, состоящие из диплоидных

Таблица 1
Числа хромосом в соматических клетках облепихи ($2n = 24$) (по [73])

Эколого-географические формы облепихи	Изучено метафаз, шт.	Из них с числом хромосом, %						
		12	18	24	30	36	48	21, 23, 27
Алтайская	87	13,8	31,0	39,0	5,8	5,8	—	4,6
Саянская	212	1,9	24,1	57,5	6,6	1,4	1,9	6,6
Кавказская	23	—	26,1	65,2	8,7	—	—	—
Среднеазиатская	6	16,6	33,2	50,2	—	—	—	—

и тетраплоидных, из диплоидных и гаплоидных, из диплоидных и анеуплоидных клеток, обнаружены среди семян ряда хвойных, в частности, у сосен *Pinus silvestris* и *P. sibirica* [83—85]. Свойственна миксоплоидия березе обыкновенной *Betula pendula* [86], особо ценным экземплярам карельской березы, а также устойчивым к острому дефициту влаги экземплярам вяза приземистого [87]. При анализе образцов ткемали *Prunus divaricata*, собранных в различных районах Западной Грузии, выявлена высокоплоидная форма, состоящая из клеток, содержащих 42, 50, 59, 84 и 96 хромосом при $2n = 16$ [88]. У *Cofea arabica* ($2n = 44$) встречались клетки, содержащие 88 хромосом, а у *Cofea robusta* ($2n = 22$) до 10 % составляли клетки, содержащие 40 и 44 хромосомы [89]. В меристеме ряда растений, например, у володушки серповидной *Vupleurum falcata* [90], нута полевого *Cicer arietinum* [91], кубинского лесобразующего вида с ценной древесиной *Hibiscus elatus* [92], *Crepis pannonica* [93, 94], сои [95], квинои *Chenopodium guinoa* — пищевого растения, вытесняющего в экстремальных условиях высокогорья Анд пищевые злаки [96], разных сортов инжира [97], подсолнечника [98], сортов и клонов сахарного тростника [99—103], форм лаванды [104], у мятлика лугового [105, 106], у многих видов родов *Tulipa* [29, 107] и *Solanum* [108], у томата сорта *Bolivar* [109], у лютика ползучего [110, 111], у апомиктичных видов одуванчика *Taraxacum* [112] и ряда других вегетативно размножаемых и апомиктичных видов растений миксоплоидия с высокой частотой анеуплоидных клеток — явление, широко распространенное. В табл. 2 приведены данные по миксоплоидии у лютика как пример подобного явления.

Таблица 2
Частота клеток с различным числом хромосом в меристеме корешков лютика ползучего, %
(по [110])

№ растения	Число хромосом					
	16	18	20	22	24	28
($2n = 16$)	43.0	17.0	12.0	6.0	18.0	4.0
($2n = 24$)	—	—	—	27.0	70.0	3.0

Существует мнение, что полиплоидия, в том числе и миксоплоидия, встречается чаще и уровень ее выше у представителей семейств с мелкими хромосомами [113]. С другой стороны, накоплено немало данных о том, что значительная доля миксоплоидных форм — это гибриды (см. [114]). Судя по некоторым данным, миксоплоидия особенно свойственна гетерозисным гибридам [115]. Возможно, благодаря гетерозисному эффекту ряд миксоплоидных форм и имеет преимущественное распространение в природе, особенно в неблагоприятных условиях выращивания, поэтому миксоплоидия присуща ряду высокопродуктивных коммерческих сортов в описанных выше случаях.

Гибридным происхождением как одной из возможных причин авторы объясняют наличие нарушений митоза, например, у садовой разновидности алоэ [116], появление миксоплоидов в популяции *Betula oycoviensis* [117], миксоплоидию с широким размахом изменчивости по числу хромосом у канареечника *Phalaris aquatica* и *P. arundiaceae* [118, 119]. Поскольку известно, что гибридизация и полиплоидия вызывают нарушение генетического баланса [48, 120], то, вероятно, в таких организмах нарушен

внутриклеточный и внутритканевый гомеостаз, в особенности в первых поколениях. Это может приводить к значительному усилению мутабельности соматических клеток [121, 122] и, как к одному из следствий,— к миксоплоидии.

Спонтанная гибридизация и полиплоидия — широко распространенные явления у высших растений [7, 123—126]. Встречается гибридизация в природе и у генетически детерминированных самоопылителей, например у пшеницы, и не только внутривидовая (см. [127]), но и межродовая, в частности, у пшеницы с эгилопсом [128]. Учитывая изложенное, а также то, что многие культурные растения являются гибридами и полиплоидами [7, 113, 114, 124, 129], рассмотрим геномную изменчивость этих форм.

Гибриды и полиплоиды. В растительном мире экологический успех во многих случаях обусловлен гибридизацией и появлением полиплоидных форм [130]. В целом около 70 % видов растений полиплоидны, при этом преобладает аллополиплоидия. Кроме того, у ряда видов описаны внутривидовые и даже внутрисортные полиплоидные серии, особенно часто они встречаются у злаков и среди культивируемых форм декоративных растений [131—134]. Например, многие виды пастбищных трав формируют полиплоидные комплексы, у них обнаруживается высокая частота анеуплоидов и растений с нечетным уровнем пloidности, многие из них являются сегментными аллополиплоидами. Поддерживается такая структура популяции сочетанием как половой, так и апомиктической форм размножения (см., например, [135, 136]).

Один из механизмов поддержания подобной гетерогенности в природе был продемонстрирован на примере лекарственного растения *Costus speciosus*. В Индии этот дикорастущий вид содержит в популяциях диплоиды, триплоиды и тетраплоиды. В МКП диплоидов с частотой 7,9—13,8 % отсутствует цитокинез, что приводит к образованию диплоидной пыльцы. В результате в половом потомстве, полученном даже при самоопылении диплоидных растений, возникают триплоиды и тетраплоиды [137].

В то же время установлено, что гибридное и полиплоидное состояние генома сопровождается повышенным уровнем его нестабильности. Рассмотрим это на конкретных примерах.

Высокий уровень хромосомной изменчивости наблюдается у полиплоидных форм растений, полученных при использовании полиплоидогенов. В таких растениях в S_0 число полиплоидных митозов со временем уменьшается и в результате нередко формируются диплоидные растения [138]. В потомстве полиплоидных организмов, получаемых в ряде случаев все же в достаточном количестве, отмечается явление «реверсии пloidности», проявляющееся в возникновении диплоидных соматических клеток и гаплоидных гамет, а также появление клеток иных уровней пloidности, в том числе гаплоидных и анеуплоидных [138—140]. Например, среди колхиплоидов смородины и их семенного потомства Н. П. Чувашина [141] выделила два типа растений. У одних преобладали тетраплоидные клетки ($4n = 32$), наряду с которыми с частотой до 17 % встречались гипотетраплоидные с числом хромосом от 24 до 31 и гипертетраплоидные ($41—42$ хромосомы). Растениям второго типа была свойственна более выраженная миксоплоидия: в соматических тканях встречалось до 82 % клеток с уменьшенным и, реже, — с увеличенным по отношению к модальному числу хромосом. В частности, при $4n = 32$ у таких растений 19,5 % клеток имели от 7 до 15 хромосом, 4 % клеток были диплоидными ($2n = 16$), в 56 % клеток находили от 17 до 31 хромосомы, до 3,2 % клеток содержали 37, 39, 45 и 58 хромосом. Основной причиной этого явления автор считает нарушения в митозе (отставание, сегрегация, слипание, неравномерное расхождение хромосом, расщепление веретена, цитомиксис и др.), частота которых у растений первого типа была равной 10,7 %, у растений второго типа —

54,1 %. Сходные результаты были получены также на хлопчатнике [142], сахарной свекле [143] и других растениях.

Нестабильность числа хромосом в соматических тканях, в том числе явление «реверсии плоидности», наличие МКП с редуцированным числом хромосом установлены у естественных полиплоидных форм растений, а также у экспериментальных полиплоидов и других видов растений, например, у ряда видов *Agrostis*, *Potentilla*, *Triticum* [144], *Medicago* [145], у тетраплоидов кукурузы [140, 146], у некоторых орхидей [147] и целого ряда других. Следует, однако, отметить, что миксоплоидия после обработки полиплоидогенами у разных видов растений проявляется по-разному. Например, по данным Бреславец [138], у полиплоидных форм ржи, полученных как в результате облучения рентгеновскими лучами, так и после обработки колхицином, уже ко второму поколению миксоплоидия исчезает. В то же время в корнях тетраплоидных форм левкоев второго и третьего поколений все чаще наблюдаются рассеянные по всему корню диплоидные клетки. Такое же явление наблюдается и при вегетативном размножении. Например, в опытах Колонтаева [148] миксоплоидия, индуцированная у яблони N-нитрозо-N-метилмочевинной, сохранялась в течение четырех вегетативных поколений. При этом соотношение клеток разной плоидности (диплоидные — более 50 %, гиподиплоидные — 7—30 %, триплоидные — до 30 %) было стабильным в течение всего опыта.

Одним из механизмов появления клеток с уменьшенным числом хромосом, т.е. «развала» полиплоидного ядра, является «гипополиплоидный рост», открытый Сидоровым и Соколовым в 1963 г. [149]. Это явление, при котором происходит лизис отдельных хромосом и даже ядер с сильным нарушением хромосомного баланса. Гипополиплоидный рост может быть источником появления в соматических тканях клеток с любым числом хромосом: n , $3n$, $5n$, $6n$, $7n$ и т.д. и даже анеуплоидных и безъядерных клеток. Все эти последствия, по мнению авторов, возникают в результате одного акта — блокады веретена деления.

У автотетраплоидной формы посевной гречихи Сахаровым [150] было установлено погеномное уменьшение хромосомных наборов. Одной из возможных причин последнего, как считает автор, может быть соматическая редукция, возникающая на основе мейозоподобных делений в клетках соматических тканей. Такое же явление Сахаровым с соавт. [151] обнаружено в соматических клетках полиплоидов кавказской ромашки. Авторы отмечают, что в основе погеномного расхождения, помимо соматической редукции, может лежать и иной механизм, так как у этого растения было отмечено и другое явление — погеномное увеличение исходных хромосомных наборов.

Изменение числа хромосом в меристематических тканях в процессе онтогенеза полиплоидных растений можно продемонстрировать на примере работы, выполненной на полиплоидных формах редиса [152]. У триплоидных растений около месяца идет «бесплодное» цветение, так как цветки опадают и стручки не образуются, в дальнейшем идет массовое образование стручков. Цитологический анализ побегов, на которых образуются стручки, выявил их химерную природу: клетки содержали диплоидные и триплоидные числа хромосом. Подобное изменение числа хромосом отмечали в онтогенезе октоплоидных и гексаплоидных растений, в молодых побегах которых к концу вегетации появлялись клетки с тетраплоидным и диплоидным числами хромосом. Наиболее вероятным механизмом такой саморегуляции числа хромосом автор считает соматическую редукцию.

Позже у тетра-, гекса- и октоплоидных форм люцерны были обнаружены митотические деления, напоминающие мейоз. Частота клеток, делящихся подобным образом, зависела от степени плоидности материала и колебалась в пределах 0,26—3,13 % [145]. В дальнейшем подобные явления,

подтверждающие реальность соматической редукции числа хромосом, описанной впервые у львиного зева в 1936 г. Стейном (цит. по [150]), были показаны для многих видов растений, и на сегодня это достаточно подтвержденный факт (см., например, [153]).

Несомненный интерес представляет геномная изменчивость соматических клеток плодовых и ягодных культур, большинство которых является гибридами и полиплоидами. Среди этих культур часто встречаются не только химерные, но и миксоплоидные формы. В частности, нестабильность числа хромосом отмечена в меристеме почек яблони сорта Пармса белый зимний [154]. У яблони сорта Креб Кола, считавшегося тетраплоидом, в соматических тканях обнаружены наряду с тетраплоидными диплоидные, триплоидные, пентаплоидные и анеуплоидные клетки [155]. Встречались миксоплоиды и в потомстве этого сорта, а также среди семян от скрещивания его с другими сортами и формами яблони, в том числе и с диплоидными сортами. Например, при скрещивании Кола × Кола среди семян обнаружено 6,2 % миксоплоидов, среди потомства Кола × яблоня Недзвецкого было 4 % миксоплоидов [156]. Миксоплоиды выявлены также среди гибридов от скрещивания диплоидных и триплоидных сортов яблони [35, 157], среди семян от скрещивания *Malus sieboldii* с тетраплоидными формами [158]. В табл. 3 приведен один из примеров такой миксоплоидии у яблони.

Миксоплоидные организмы обнаружены среди некоторых сортов черешни [159], у отдаленных гибридов сливы, полученных в результате как искусственной, так и спонтанной гибридизации [160], у спонтанных гибридов между алычой и абрикосом [161], среди гибридов крыжовника с черной смородиной [162]. Митотическая нестабильность хромосом широко распространена и у вишне-черешневых гибридов [159, 163—166] независимо от

Таблица 3

Миксоплоидия у проростков, полученных после скрещивания диплоидных и триплоидных сортов яблони (по [157])

Число хромосом в разных клетках	Число проростков при скрещиваниях		
	$3n \times 2n$	$2n \times 3n$	$3n \times 3n$
28—34	—	2	—
28—51	—	—	4
30—34	1	—	—
32—51	1	—	—
34	25	14	7
34—36	—	2	—
34—38	2	—	—
34—40	3	—	—
34—43	6	—	4
34—45	3	—	—
34—47	2	—	—
34—51	3	—	1
34—68	3	2	2
34—85	2	—	—
37	1	—	1
37—51	1	—	—
38	1	—	—
38—46	—	—	1
40—41	3	—	—
41—42	—	—	2
40—45	1	—	—
45—51	—	—	1
51	1	1	2
51—102	1	—	—
68—114	1	—	—
Всего изучено растений	61	21	25

уровня их плоидности и фертильности. При этом миксоплоидия чаще встречается и сильнее выражена у гибридов с нечетным числом геномов, т.е. у триплоидов и особенно у пентаплоидов [159].

Высокая частота нарушений митоза в археспориальной ткани, миксоплоидия в МКП, наличие МКП с редуцированным числом хромосом наблюдались в археспориальной ткани гибридов *Oryza sativa* × *O. perennis* [167], *Lolium perenne* × *Festuca pratensis* [168], у многолетних пшенично-ржано-пырейных гибридов Державина [169], у амфидиплоидов *Triticum turgidum* var. *nigroarbatum* × *Aegilops* [170]. Наличие МКП с редуцированным числом хромосом описано также у таких природных аллополиплоидов, как *Triticum aestivum* [171], *Rubus* [172], и у других видов [144].

Установлено, что одной из основных причин возникновения анеуплоидных гамет являются нарушения клеточных делений в процессе премеитических митозов [144, 173—176]. Однако миксоплоидия обнаруживается, например у тритикале, и на более ранних стадиях онтогенеза, она свойственна уже первичным корешкам, значительно возрастая в адвентивных корнях [177]. В наших опытах при изучении уровня плоидности растений табака *Nicotiana tabacum*, вводимых в культуру *in vitro*, было установлено, что некоторые из них являются миксоплоидами. При этом в корешках 10-дневных проростков, кроме диплоидных, встречались клетки с преимущественно редуцированным (вплоть до половины гаплоидного) числом хромосом: иногда встречались клетки, содержащие 12 хромосом при $2n = 48$ (табл. 4).

Рядом исследователей выделена большая группа миксоплоидов среди пшенично-пырейных амфидиплоидов [178—180] (см., например, табл. 5). Объединение хромосом пшеницы и ржи в одной клетке, по некоторым данным, нарушает их функции сильнее, чем объединение хромосом пшени-

Таблица 4

Частота клеток с различным числом хромосом в корешках 10-дневных проростков табака сорта Самсун ($2n = 48$), %

Число изученных проростков	Число изученных метафаз	Число хромосом				
		< 24	24	< 48	48	> 48
30	258	3,1	24,0	2,7	69,8	0,4
30	174	2,3	9,8	11,5	74,7	1,7

Примечание. Проростки выращены в чашках Петри в водопроводной воде из семян от двух растений. Семена хранились в комнатных условиях в течение двух лет.

Таблица 5

Частота миксоплоидных растений у пшенично-ржаных и неполных пшенично-пырейных амфидиплоидов (по [178])

Амфидиплоиды	Число изученных растений	Миксоплоиды		Число хромосом	
		Число	%		
Пшенично-ржаные	НЗ4 АД	15	13	86,7±8,8	12—56
	31АД72	29	22	75,8±7,9	20—56
Пшенично-пырейные	Многолетка-2	9	1	11,1±10,4	9—56
	ППГ-822	24	1	4,2±4,1	19—64
	ППГ-827	38	1	2,6±2,5	54—56
	ППГ-829	14	2	14,2±9,3	25—56

цы и пырея [181, 182]. Возможно, поэтому у некоторых форм пшенично-пырейных гибридов нарушений митоза в соматических клетках выявить не удалось [182, 183]. Следует, однако, отметить, что и у тритикале канадской селекции в митозе, в отличие от мейоза, нарушений было мало [184]. Но такие случаи — скорее исключение, чем правило, особенно в первых поколениях гибридов.

Миксоплоиды встречались в F_1 42-хромосомных ржано-эгилопсных амфидиплоидов [185], в F_2 спонтанно возникших 56-хромосомных эгилопско-пшеничных амфидиплоидов [186], в потомстве от самоопыления пшенично-пырейно-ржаных амфидиплоидов [187], у клонов сорго-гумаевого гибрида [188], в потомстве от опыления кукурузо-трипсакумных апомиктов пылью кукурузы [189, 190], в F_1 гибридов *Mentha piperita* × *M. arvensis* var. *piperascence* [191], у простых и двойных межвидовых гибридов хлопчатника *Gossypium barbadense* × *G. hirsutum* [192]. У гибридов *Nicotiana rustica* × *N. glauca* и *N. debneyi* × *N. umbratica* миксоплоиды возникали в течение ряда поколений, в том числе и после обработки их колхицином [193, 194].

Установлено, что у гибридов рода *Triticum* миксоплоидия распространена не только при межродовых (см. также [195]) и межвидовых скрещиваниях [196, 197], но и при внутривидовом отдаленном эколого-географическом скрещивании [198].

У многих гибридов семейства злаковых, где проведено наибольшее число отдаленных скрещиваний, наблюдается спонтанное возникновение амфидиплоидов. Из межродовых гибридов это явление обнаружено у *Festuca rubra* × *Lolium perenne*, *Haynaldia* × *Triticum*, пшеница × эгилопс, эгилопс × пшеница и в наибольшем количестве как закономерное явление — у гибридов пшеницы с рожью [186, 199, 200]. Сходное явление было отмечено и у других форм, например, у гибридов *Triticum turgidum* × *Aegilops squarrosa*, у ржано-эгилопсных гибридов [195, 201], у гибридов красной и черной смородины [202], у гибридов *Pennisetum typhoides* × *P. orientale* [203], *Brassica campestris* × *B. oleracea* [204], у растений, полученных от обратного скрещивания *Nicotiana glauca* × *N. langsdorfii* × *N. langsdorfii* [48]. Такие случаи наблюдались Костовым и в других обратных скрещиваниях *Nicotiana*. Спонтанная аллополиплоидия при отдаленной гибридизации происходит также у кустарниковых и древесных растений, например, у винограда [205] и грецкого ореха [206].

Таким образом, в соматических клетках в ряде случаев отмечено спонтанное умножение хромосомных наборов. Первый пример такого умножения был описан у рода *Primula* при скрещивании *P. floribunda* ($n = 9$) и *P. verticillata* ($n = 9$), когда у стерильного гибрида с $2n = 18$ возник фертильный с константными признаками побег с $2n = 36$, от этого побега была получена новая форма, названная *P. kewensis* (цит. по [207]). В дальнейшем это явление было названо балансирующей спонтанной полиплоидией [201]. Однако в случае спонтанной полиплоидии, в результате которой гибрид становится фертильным, неясно, происходит ли регуляция случайно или же она является следствием «регулирующих усилий» организма, т.е. итогом происходящих в организме физиологических процессов, приводящих к данной регуляции [139]. Одним из механизмов таких «регулирующих усилий» могло бы быть наличие генетических локусов, определяющих, например, блокирование цитокинеза и активирующихся или мутирующих при отдаленных скрещиваниях, как это описано при формировании диплоидных яйцеклеток у гибридов картофеля [208].

Нарушения митозов и нестабильность числа хромосом в соматических тканях настолько присущи отдаленным гибридам, что их частота может использоваться как один из критериев гибридного происхождения разновидностей растений [117, 119, 209]. В результате таких нарушений может

происходить не только удвоение гибридного генома, описанное выше, но и элиминация хромосом одной из родительских форм гибрида, развал сложного гибридного ядра на простые геномы. Например, при гибридизации амфидиплоидов *Triticale* ($2n = 42$) \times *Agrotriticum* ($2n = 70$) в мейозе часто встречались многоядерные клетки-синцитии с 2—13 ядрами. Эти ядра делились независимо друг от друга. Авторы [210] предполагают, что это явление — результат развала сложного гибридного ядра на простые геномы.

А. Ф. Шульдин [211], длительное время работавший с тритикале, считает, что изменчивость у гибридов отдаленных скрещиваний обычно проходит в форме расщепления на исходные виды или бурного мутационного процесса. При помощи отдаленной гибридизации можно расщепить ядро сложного генома эволюционно старых видов. Автор приводит пример, когда в скрещиваниях мягкой пшеницы с рожью вычлениаются пшеничные растения вида *Triticum dicocum*. Он объясняет это расщеплением ядра клетки *T. aestivum* (геном AABBDD) и вычлениением из него ядра с геномом $A_1A_1V_1V_1$. Подобное явление наблюдали также у гибридных сортов вишни [212].

Элиминация хромосом одной из родительских форм гибрида — нередкое явление. Впервые этот феномен был установлен в опытах Карпсченко с редечно-капустными гибридами, где наблюдалась элиминация хромосом редьки в цитоплазме капусты [213]. Позже было показано, что у разных гибридов элиминация хромосом одного из родителей идет с разной скоростью — от нескольких клеточных делений после оплодотворения, как, например, у гибридов пшеница \times маис [214] или у ряда межвидовых гибридов ячменя (см. ниже), до нескольких поколений. Например, в F_2 и F_3 амфидиплоидных гибридов сои *Glycine max* \times *G. tomentella* все растения содержали 40 хромосом, как у *G. max* [215]. У гибрида красной и черной смородины гаплоидный побег был обнаружен в F_2 [202], элиминацию хромосом наблюдали также у тритикале [180, 216, 217], у пшенично-пырейных [179] и пшенично-пырейно-ржаных гибридов [187], у межвидовых гибридов хлопчатника [218, 219]. Показано, что у тритикале анеуплоиды гексаплоидных форм лишены хромосом как ржи, так и пшеницы, тогда как у октоплоидных тритикале анеуплоидия обусловлена потерей хромосом пшеницы [220]. По другим данным, как у октоплоидных тритикале [216], так и у гексаплоидных [221] элиминируются главным образом хромосомы ржи. В потомстве гибридов между твердой пшеницей и неполными пшенично-элимусными амфидиплоидами идет активное «очищение» популяции от хромосом и даже от их частей (телоцентриков) элимусного генома, и уже в F_3 в популяции находятся в основном 28-хромосомные растения [222]. У гибрида *Nicotiana suaveolens* \times *N. glutinosa* элиминируются хромосомы *N. glutinosa*, а у гибридов *N. tabacum* \times *N. plumbaginifolia* установлена элиминация хромосом *N. plumbaginifolia*, одним из механизмов которой был хромосомный цикл «разрыв — слияние — мост» [223].

Особенно впечатляющие результаты были получены при гибридизации *Hordeum vulgare* \times *H. bulbosum* [78]. Оказалось, что хромосомы *H. bulbosum* элиминируются в течение первых митозов гибридных тканей зародыша. Обычно за одно деление терялось до трех хромосом. Элиминация почти заканчивается во всех делящихся клетках в зародыше и эндосперме на 5-й день после опыления [224, 225]. В результате при скрещивании диплоидных форм этих видов формируются гаплоидные зародыши [224, 226, 227], при скрещивании тетраплоидных — диплоидные зародыши *H. vulgare*, при скрещивании диплоидного *H. vulgare* с тетраплоидным *H. bulbosum* обычно возникают стабильные триплоидные гибриды [226, 228]. Таким образом, при скрещивании указанных видов стабильными оказываются гибриды с соотношением геномов *H. vulgare* и *H. bulbosum* 1 : 2 [226]. Обусловлено это, видимо, тем, что хромосомы *H. bulbosum* содержат гены, которые,

будучи в диплоидном состоянии, способны подавлять действие таковых, находящихся в гаплоидном состоянии и вызывающих элиминацию хромосом *H. bulbosum* генов *H. vulgare* [225, 229]. В последнее время показано, что способность к образованию гаплоидов в таких вариантах скрещивания является сложным наследуемым признаком и его проявление зависит от генотипа зародыша [230]. Сходные явления установлены и при скрещиваниях других видов ячменя [231, 232].

При скрещивании *Hordeum vulgare* × *Secale cereale* происходит элиминация хромосом ржи, в результате были получены гаплоиды ячменя [233], а при скрещивании *Hordeum bulbosum* × *Triticum aestivum*, *T. aestivum* × *H. vulgare* получены гаплоидные формы пшеницы [234—237]. В изученных вариантах скрещивания оплодотворение растений проходило, как правило, нормально, цитологическим механизмом возникновения гаплоидов является элиминация хромосом одного из родительских видов в процессе развития зародыша. Другие примеры и механизмы редукции числа хромосом изложены в ряде обзоров и монографий (см., например, [78]), поэтому на них мы останавливаться не будем.

Изложенное дает возможность заключить, что элиминация хромосом — это довольно общее явление при скрещиваниях между растительными видами, причем преимущественно элиминируют специфические хромосомы или гены. Наиболее яркие случаи элиминации используют для получения гаплоидов не только в скрещиваниях с ячменем, но и при других вариантах скрещиваний. Например, описано получение гаплоидных растений мягкой пшеницы при скрещивании пшеница × кукуруза, пшеница × маис [214, 238, 239]. В ряде опытов эффективность применения кукурузы в качестве посредника для получения полигаплоидных высокогомозиготных клонов зерновых культур, в частности *Triticeae*, оказалась весьма высокой [240].

Дальнейшая разработка этого метода получения гаплоидов (культивирование гаплоидных зародышей *in vitro*, подкормка опыленных растений, обработка опыленных цветков фитогормонами и др.) повысила в некоторых случаях выживаемость зародышей до 50 % [238, 241—243]. Совершенствуется методика получения из гаплоидных проростков удвоенных гаплоидов. Эти результаты начали применяться в широкой селекционной практике, на их основе выведен ряд новых сортов и перспективных форм растений [244].

Гибридизация, как и полиплоидия, в ряде случаев приводит к повышению частоты мутаций, в основе которых зачастую лежат инсерции, открытые Б. Мак-Клинтон на кукурузе. Это явление было названо «транспозиционным взрывом» и обусловлено оно «геномным стрессом» [122, 245, 246]. В результате у отдаленных гибридов отмечены не только различные хромосомные аномалии, но и в их потомстве (как следствие возникших генных мутаций, затрагивающих многие признаки растений) установлено бурное формообразование в самых различных направлениях (см., например, [247—249]). В последнее время появились сведения о том, что даже гетерозиготность материнского организма определяет частоту мутаций у его гаметофитов и гамет. Например, у сосны обыкновенной в локусах, по которым материнская особь гетерозиготна, частота мутаций в 4—6 раз выше, чем в гомозиготных локусах [250].

У гибридов выявлены значительные геномные изменения и на молекулярном уровне. Например, у кукурузы в F_1 межлинейных гибридов показана нестабильность содержания ядерной ДНК. При этом у гибридов с высоким гетерозисным эффектом установленное количество ядерной ДНК несущественно отличалось от среднеродительского, тогда как у большинства гибридов с низким гетерозисным эффектом оно превышало предполагаемое количество ДНК на -5 % [251, 252]. По другим данным, у гетерозисных гибридов кукурузы и пшеницы отмечено изменение соотношения отдельных семейств за счет увеличения фракций среднечастотных повторов [253].

Изучение хромосом гетерозисного гибрида ячменя показало появление новых С-блоков. В целом у этого гибрида обнаружено резкое уменьшение полиморфизма С-блоков, снижение количества ДНК на геном и содержания рибосомных генов [254].

Изменчивость ДНК установлена и на примере отдаленных аллополиплоидных гибридов. Например, у тритикале и полиплоидных пшениц, в том числе у природных форм, увеличение уровня плоидности сопровождается уменьшением количества ДНК на основное число хромосом. Это уменьшение не связано с анеуплоидией, является естественным процессом и генетически детерминировано [255]. Установленные перестройки происходят, видимо, в результате накопления нуклеотидных замещений и изменения доли гомологичных последовательностей ДНК, в частности, элиминации части видоспецифических повторов. Как следствие, геномы аллополиплоидных гибридов не всегда представляют собой простую сумму геномов родительских форм, а являются результатом перестроек полинуклеотидных последовательностей в их ДНК [256—259]. Были получены цитологические данные с применением дифференциальной окраски хромосом и других современных методов, подтверждающие возможность подобного рода перестроек, которые наблюдались не только у отдаленных, но, как уже отмечалось, и у межсортовых гибридов, например у ячменя [260].

Таким образом, в природе широко распространены полиплоидные и гибридные растения, что обусловлено рядом преимуществ у таких форм. Вместе с тем, изучение таких растений (особенно отдаленных экспериментальных гибридов) показало, что им свойственны различные геномные перестройки и аномалии, выявляемые как на молекулярном, так и на клеточном уровне. Генотипическая нестабильность, наблюдаемая при гибридизации, наступает в результате несоответствия ядра и цитоплазмы, или так называемого «геномного стресса» (см. [122]). По мнению Щербакова [261], при отдаленной гибридизации цитоплазма выступает как химическая мутагенная среда, что и приводит к усилению мутационного процесса. В ряде случаев это может вызывать полную элиминацию генома одного из родителей и появление гаплоидных форм растений.

Гаплоиды. Спонтанная гаплоидия — явление редкое, однако постоянно встречающееся у многих видов растений [76, 213, 262], в том числе и у древесных, например, у сосны обыкновенной [84, 263]. Обычно частота гаплоидии не превышает 0,1 % [78, 262], хотя известны случаи, когда она может достигать 15 % [264]. При этом наряду с «чистыми» гаплоидами описаны и миксоплоидные растения, содержащие как диплоидные, так и гаплоидные клетки, частота которых может быть разной [84, 265]. Возникают гаплоидные клетки, скорее всего, в результате соматической конъюгации хромосом, сопровождаемой «выпадением» их репликации в отдельных клеточных циклах, что, возможно, связано с действием отдельных генов [263, 266].

В ряде случаев выделенные гаплоидные формы растений были стабильными, что продемонстрировано на примере томатов [267], клешивины [268], спаржи [269], перца, табака и других растений [78].

В наших опытах изучение гаплоидных растений табака, полученных из пыльников в условиях изолированной культуры, показало, что в корневой меристеме 40 из 44 изученных растений сортов Дюбек и Самсун частота гаплоидных клеток равнялась $91,0 \pm 0,7$ % [44]. Диплоидные клетки встречались в 1,5—3,1 % случаев, анеуплоидные метафазы (большинство из них составляли гипогатлоидные) — с частотой 5,5—7,7 %. Среди четырех остальных растений одно состояло наполовину из диплоидных клеток, наполовину из гаплоидных; в трех других — около половины изученных метафаз были гипо- и, реже, гипергаплоидными, остальные — гаплоидными. Межсортовых различий между растениями по изученным параметрам

установлено не было. Сходные результаты были получены и другими исследователями. Например, из 25 растений, полученных из пыльников табака сорта Висконсин-38, авторы 22 отнесли к гаплоидам, а 3 — к миксоплоидам. Однако и среди гаплоидов 15 растений были миксоплоидами, в меристеме которых, кроме гаплоидных, встречались гипо— и гипергаплоидные клетки [270]. Спонтанную диплоидизацию растений, полученных из пыльников, отмечали, кроме табака, у тетраплоидного тритикале [271], у мягкой пшеницы [272], у риса [273] и у других растений [78, 274].

Учитывая, что в упомянутых опытах высокая хромосомная изменчивость гаплоидов могла быть результатом влияния экспериментальных условий, в которых они были получены, рассмотрим данные по гаплоидам, возникшим спонтанно.

Анализ спонтанно возникших гаплоидов показал, что в их меристеме преобладают хромосомные аберрации, уровень которых в ряде случаев превышал таковой у диплоидов [275]. Нарушения митоза могут приводить к появлению клеток с числом хромосом, отличным от гаплоидного, в том числе и к возникновению диплоидных клеток. Многие авторы описали наличие диплоидных клеток и даже появление диплоидных органов, в том числе репродуктивных, у гаплоидов кукурузы, проса, табака, томатов и других растений [25, 78, 262, 276—278].

Характерным для гаплоидов является также наличие в меристематических тканях анеуплоидных клеток, иногда гипогаметоидных. Другими словами, у гаплоидов наряду с процессами умножения числа хромосом наблюдается и их редукция. Небезынтересно в этой связи упомянуть о том, что описаны организмы с числом хромосом, меньшим гаплоидного [78]. Однако это, по-видимому, может наблюдаться у видов, являющихся полиплоидными по происхождению.

Таким образом, у гаплоидных форм организмов, полученных разными путями, как и у гибридных и аллополиплоидных форм растений, отмечается изменчивость числа хромосом в меристематических тканях. Чаще всего — это умножение числа геномов по типу описанной выше для отдаленных гибридов балансирующей спонтанной полиплоидии [201]. Однако частота спонтанной диплоидизации далеко не у всех растений достаточна, чтобы приводить к фертильности гаплоидов.

Изменчивость при ранении и прививках. Растения в природе часто подвергаются ранениям. В процессе эволюции они выработали систему защитных реакций, направленных на заживление ран, а в некоторых случаях даже приспособились использовать механические повреждения для размножения. Например, в оторванных листьях *Haemanthus cinnabarinus* из сем. *Amarilidaceae* при контакте с почвой наблюдается образование каллуса, из которого в дальнейшем формируется нормальное растение [279].

Образование раневого каллуса является также одним из механизмов заживления ран, а в ряде случаев и регенерации поврежденной части растения. Наиболее полная и до сих пор не устаревшая сводка исследований этого феномена представлена в монографии Кренке [280]. Здесь мы проанализируем некоторые из тех исследований, в которых показано влияние ранения на геномную изменчивость как в раневом каллусе, так и в формируемых им побегах, а также при прививках.

Как отмечал еще в 1907 г. Блэрингем, ранения часто вызывают избыточное развитие отпрысков, всем органам которых — стеблям, листьям, цветкам и плодам — присущи значительные отклонения специфического типа. Используя это явление, садоводы могут получать новые разновидности растений, поскольку наблюдаемые изменения могут передаваться по наследству (цит. по [280]). Однако цитологические и генетические исследования этого феномена тогда не проводились.

Впервые анализ клеточных делений в области ранения осуществил

Немец в 1910 г. Он наблюдал различные нарушения, в частности, митозы с неправильным распределением хромосом. В дальнейшем было накоплено немало сведений о различных цитологических аномалиях, имеющих место в раневых каллусах (см. [280]). Было показано, что мутации, в том числе и хромосомные перестройки, возникают и при повреждении растений нематодами [281]. Даже простое укалывание иглой стеблей может инициировать синтез ДНК и приводить к появлению полиплоидных митозов [282]. Установлено также, что при дедифференциации клеток, всегда сопровождающей образование раневого каллуса, происходит увеличение частоты многих повторяющихся последовательностей ДНК [10].

Используя ранение растений, еще в начале текущего столетия начали получать измененные формы. В 1916 г. Винклер впервые экспериментально получил из раневого каллуса два тетраплоида томатов *L. esculentum* и один паслена — *S. nigrum*. Метод декапитации, предложенный позже Йоргенсеном, широко применялся для получения полиплоидов, в особенности у растений, способных к вегетативному размножению. Были получены таким способом тетраплоиды томатов, сахарной свеклы, *Vicia sativa*, *Physalis peruviana*, *Nicotiana glauca*, тетраплоиды и октоплоиды капусты, тетраплоиды пеларгоний, удалось удвоить число хромосом у ряда гибридов и др. (см. [114]). Однако в целом частота полиплоидных растений, получаемых из раневого каллуса, невысока — практически она не превышает 10 %, чаще всего составляя 2—5 %.

Возникновение полиплоидных растений и побегов наблюдали и при размножении черенками. Например, Манн-Лесли при размножении таким способом двух растений томата обнаружила несколько тетраплоидных и ди-тетраплоидных миксоплоидных корешков. Сходные результаты были получены Кренке и другими исследователями (см. [280]).

Искусственное ранение — обязательный момент при прививках, широко применяемых, в частности, в садоводстве. Большой практический материал о хромосомной изменчивости при прививках изложен в ряде монографий (см., например, [12, 14, 17, 280]). Обобщая эти, а также другие экспериментальные данные (см., например, [48, 283—285]) можно констатировать следующее. Под влиянием прививочных компонентов наследственная структура привитого растения, как правило, не изменяется, хотя и отмечается в ряде случаев появление хромосомных aberrаций и полиплоидных клеток. При этом, например у яблони, уровень мутабельности соматических клеток у привоев при отдаленных (межвидовых) прививках был значительно выше, чем при близкородственных (внутривидовых) [286], или, в частности, у шелковицы при многократных межродовых прививках образовывались чаще всего миксоплоидные формы [287]. Широко рекламируемые в свое время «вегетативные гибриды» оказались цитологическими химерами либо, в редких случаях, мутантами [14, 17, 280]. Имеются, однако, публикации, в которых показано, что в зоне срастания прививочных компонентов может иногда происходить гибридизация или даже трансформация соматических клеток [288—290].

Следовательно, как ранение, так и прививки, в том числе и размножение черенками, в ряде случаев приводят к образованию новых форм растений. Новые формы могут возникать несколькими путями. Первый — это формирование растений из соматических клеток с геномными изменениями, возникшими в процессе реализации программы дифференцировки в онтогенезе и/или при дедифференцировке этих клеток после ранения. В частности, полиплоидные растения происходят, вероятнее всего, от полиплоидных клеток дифференцированных тканей, стимулированных к делению. Второй путь — это возникновение мутаций в результате ранения и/или прививок. Не исключено, что при прививках образуются также не только химеры, но и осуществляется гибридизация соматических клеток.

Добавочные хромосомы. Анализируя изложенные выше данные о хромосомной изменчивости соматических клеток растений, мы использовали сведения по изменчивости хромосом основного набора. Однако у растений открыты и так называемые добавочные хромосомы. Впервые они были описаны Кувала у сахарной кукурузы еще в 1911 г. [291]. Позже Рандольф предложил назвать хромосомы основного набора А-хромосомами, а добавочные — В-хромосомами [292]. Термин «В-хромосомы» стал общепринятым.

Ряд исследователей склоняется к мысли о том, что В-хромосомы образуются из участков (фрагментов) А-хромосом [93, 94, 293]. От хромосом основного набора В-хромосомы отличаются более мелкими размерами, они хуже окрашиваются при цитологических исследованиях, более гетерохроматинизированы, число их непостоянно.

На сегодня В-хромосомы выявлены у около 800 видов разных семейств растений [294—296]. Встречаемость растений с добавочными хромосомами в природных популяциях в целом невысока, но она возрастает, как правило, при неблагоприятных условиях произрастания. Добавочные хромосомы чаще обнаруживаются у растений, произрастающих в суровых климатических условиях. Поэтому некоторые исследователи считают, что В-хромосомы увеличивают адаптивность растений, и имеющие их формы растений более устойчивы, в частности, к засухе и низким температурам [295—297].

У растений, содержащих В-хромосомы, может изменяться фенотип [298], при этом изменения могут вызывать, по мнению некоторых исследователей, отрицательный эффект. Например, у *Crepis pannonica* это выражается в повышенной стерильности пыльцы, низкой завязываемости семян, пониженной всхожести и в аномальном развитии проростков, но при этом отмечено увеличение размеров семян [93]. У таких растений наблюдали изменение биохимического состава. Например, установлено изменение содержания запасных белков в семенах растений ряда видов ядвенца, содержащих В-хромосомы [299], изменение количества фенолов в листьях африканского проса *Pennisetum glaucum* [300]. И хотя наличие В-хромосом, вероятно, не влияет на количество геномной ДНК [301], считается, что варибельность числа В-хромосом играет основную роль в эволюционно значимой изменчивости количества гетерохроматина [298].

Некоторыми исследователями обнаружен факт прямой коррелятивной связи уровня спонтанного мутирования хромосом в разные годы с количеством В-хромосом [93, 94]. Позже было установлено, что присутствие В-хромосом повышает частоту мутаций в А-хромосомах [302], может способствовать межклеточным хромосомным миграциям (цитомиксису), что приводит к изменению числа хромосом в клетках [303].

Установлена нестабильность наличия и числа В-хромосом не только в популяциях растений, но и в отдельных растениях — у одного и того же организма в разных тканях и даже в разных клетках одной ткани число В-хромосом может быть от нуля до максимального для данной формы их числа [93, 294, 296, 304—307]. Это, видимо, обусловлено тем, что в онтогенезе могут происходить регулярные потери В-хромосом в результате, вероятно, их недорепликации или нерасхождения [308]. Тем не менее, В-хромосомы могут передаваться по наследству, однако далеко не всем потомкам, и их число у последних может существенно отличаться от такового у материнских растений [296, 298, 309]. При этом показано, что полиморфизм популяции растений по В-хромосомам может поддерживаться в равновесном состоянии за счет частотно-зависимого отбора гамет при оплодотворении [310].

В заключение следует отметить, что роль добавочных хромосом до конца не выяснена. Вероятнее всего, они появляются в результате изменчивости хромосом основного набора растений и имеют адаптивное значение. Адаптивность может быть обусловлена не только определенными изменени-

ями фенотипа растений, содержащих В-хромосомы, но и повышением уровня изменчивости их генома, увеличивающего полиморфизм популяции растений в неблагоприятных условиях произрастания.

Природа геномных изменений: возможные причины, механизмы и пути регуляции. Изложенный выше материал свидетельствует о том, что изменчивость соматических клеток, как и частота мутирования в целом, контролируется генотипом, существенно зависит от окружающих условий, а индукция геномных перестроек может быть программируемым событием.

Генотипическая обусловленность структурных преобразований хромосом была показана Г. А. Левитским еще в 1927 г. (цит. по [311]). О генотипическом контроле изменчивости позже было накоплено немало данных. Например, это сведения о регулярных геномных изменениях, происходящих в онтогенезе в норме, и о нарушении такой регулярности при генетическом «дисбалансе» у ряда гибридов и мутантов, при инбридинге и др. (см. [8]). Установлена зависимость частоты появления миксоплоидных форм в потомстве гибридов от особенностей генотипа родительских форм [312]; выявлены определенные хромосомы, наличие которых в геноме приводит к различным хромосомным перестройкам и мозаицизму кариотипа [313]; открыты мутации, приводящие к нарушению регулярности геномной изменчивости. В частности, описаны мутации, обуславливающие нарушение функции митотического веретена [314], мутации, вызывающие элиминации отдельных хромосом [62], системная мутация, названная *minute*, определяющая миксоплоидию [315], наследственное предрасположение к некоторым хромосомным аномалиям, в частности, к существованию цикла разрыв — слияние — мост, приводящего к миксоплоидии [316], и другим нарушениям [83]. Здесь следует отметить, что Мак-Клинтон, открывшая цикл разрыв — слияние — мост, считает его механизмом быстрого изменения структуры генома. Она рассматривает его также в качестве фактора, инициирующего стрессовое состояние генома, приводящее к его реорганизации и стабилизации, т. е. готовности к новому, изменяющему генные комплексы, стрессу [317].

Определенную роль в изменчивости кариотипа и в появлении кариотипически измененных, в том числе стабильных, миксоплоидных клонов, могут играть специфические мобильные генетические элементы [122]. Аллели давно известных генов-мутаторов, создающих нестабильное состояние генотипа, можно рассматривать как гены-антимутаторы. Последние контролируют синтез веществ — элементов общих защитно-восстановительных систем организма, среди которых немаловажная роль принадлежит фитогормонам [318].

Существенное влияние на геномную изменчивость оказывают не только внутренние, но и внешние факторы. Усиление геномной изменчивости, выявляемой на организменном, хромосомном и молекулярном уровнях, наблюдали при изменении (особенно резком ухудшении) условий произрастания. В частности, такие явления обнаружены при пониженной [48, 319] и повышенной [144, 320, 321] температурах, засолении [322, 323], повышенных дозах минеральных удобрений [324, 325], засухе [326] и высушивании семян [327], вирусном и бактериальном заражении [328—332], при ранениях (см. выше), опылении чужеродной пылью [333], переносе растений в непривычные условия обитания [111] и даже при выращивании проростков в растворах повышенных (до 6—8 %) концентраций сахаров — глюкозы и сахарозы [334]. Установлено также, что количество ДНК у растений одного и того же сорта при их выращивании в различных условиях может быть разным [335, 336]. Однако у гомеостатичных сортов, в отличие от негомеостатичных, в неблагоприятных условиях изменения либо незначительны, либо вовсе не обнаруживаются, как это, например, установлено при изучении изменчивости рДНК у ячменя [337].

Упомянутые и другие стрессовые факторы, так же как и нарушения генетического баланса, приводят к существенным изменениям внутриклеточного физиологического гомеостаза. Следствием этого являются значительные и в ряде случаев быстрые изменения генома, давно установленные на хромосомном уровне [48, 120, 121]. Позже было показано, что у таких растений мутационный процесс резко интенсифицируется в результате индукции процессов транспозиции генетических элементов, способных приводить к структурным перестройкам хромосом, у них также происходят процессы амплификации геномных последовательностей и другие модификации генома на молекулярном уровне (см., например, [122, 246, 329, 338—340]).

Спектр физиологических изменений в случаях подобных рассмотренным выше, весьма широк, но наиболее интересным, по нашему мнению, является изменение гормонального баланса. Анализ литературных данных свидетельствует о том, что геномная и, в частности, хромосомная изменчивость как в природе, так и в опыте в большинстве случаев сопровождается гормональными изменениями и нарушениями. Гормональные различия особенно заметны среди культурных растений, где имеются формы с контрастными признаками — карликовые и гигантские, скороспелые и с удлинненным циклом развития, устойчивые, одно- и многостеблевые и т. д. В основе проявления таких признаков зачастую лежат гормональные изменения [207, 341—346]. В целом у большинства известных мутантов изменен гормональный баланс [341]. Одновременно такие мутанты часто характеризуются повышенной генетической, в том числе и хромосомной, изменчивостью [347, 348]. Изменения гормонального баланса наблюдаются также при отдаленной и даже внутривидовой гибридизации [346, 349—351], инцукте, гетерозисе, полиплоидии, анеуплоидии и гаплоидии [114, 207, 349, 352], цитоплазматической мужской стерильности, при применении физических и химических мутагенов [353—355], при заражении многими вирусами и микроорганизмами [338, 349, 356—359], т. е. во всех тех случаях, когда отмечается и повышение уровня геномной изменчивости.

Связь гормональных нарушений с геномной изменчивостью четко прослеживается у опухолей, которые могут появляться в результате нарушений генетически контролируемого фитогормонального метаболизма во всех перечисленных выше случаях (см. [351, 360]). Причины возникновения опухолей могут быть и другими, однако всегда в пораженных растительных тканях наблюдаются изменения в активности синтеза или разрушения эндогенных фитогормонов, вследствие чего изменяются их спектр и содержание [351, 360—364]. По установившемуся мнению, высокая частота нарушений числа и структуры хромосом, свойственная опухолевым клеткам, не служит причиной возникновения опухоли, а является признаком или итогом аномального обмена [349].

Растения в природе часто подвергаются ранениям. В образующемся при этом в результате изменения гормонального баланса раневом каллусе длительное время наблюдаются аномалии клеточного деления, обуславливающие появление клеток с измененным числом хромосом [280]. Культивирование каллусных тканей и отдельных клеток в изолированных условиях приводит к более значительным гормональным нарушениям (см., например, [365]) и к более заметным геномным изменениям.

Условия внешней среды могут вызывать весьма существенные генотипические изменения, имеющие в какой-то степени направленный характер и передающиеся по наследству. Растения с такими изменениями были названы генотрофами [5, 366, 367]. Наиболее детально это явление было изучено на примере льна. В частности, показано, что при выращивании одного поколения растений в разных контролируемых условиях возникают стабильные линии — генотрофы, отличающиеся одна от другой и от

исходной линии не только по ряду морфологических и биохимических признаков, но и по общему количеству ядерной ДНК, по числу генов, кодирующих 25S, 18S и 5S рибосомные РНК. Для них установлена амплификация повторяющихся последовательностей ДНК, причем разные семейства последовательностей оказались не в равной мере чувствительными к воздействию: при росте в отличающихся условиях явления имели различную степень выраженности. Возникновение изменений индуцировалось температурой и/или несбалансированностью минеральных солей в среде [335]. В условиях, приводящих к появлению генотрофов, у растений обнаружено также изменение баланса фитогормонов, как, например, это продемонстрировано при выращивании в условиях различной обеспеченности элементами минерального питания подорожника [368], клевера [369], пшеницы [370]. Подобные результаты получены и в условиях теплового стресса, в частности у фасоли [371].

Таким образом, вследствие воздействия стрессовых условий, создаваемых как внешними, так и внутренними факторами, повышается уровень геномной изменчивости и нарушается гормональный баланс в растениях. Гормональная система при этом может выполнять не только определенную роль в функционировании общих защитно-восстановительных систем организма, но и более конкретно влиять на общий уровень фиксируемой геномной изменчивости. Рассмотрим это детальней на некоторых примерах.

У растений, в меристеме которых встречаются с высокой частотой клетки с измененным числом хромосом, видимо, снижена интенсивность диллонного отбора, что проявляется, в частности, у отдаленных гибридов в повышенной частоте возникновения полиплоидов как спонтанно, так и при использовании колхицина [48, 139, 199, 202, 297].

Отбор — это суммарный результат ряда процессов, приводящий к полному или частичному устранению группы особей от размножения. В миксоплоидной популяции клеток, находящихся в одном организме, в основе отбора могут лежать отличия в длительности клеточного цикла у клеток различной пloidности [372]. Учитывая, что клеточный цикл регулируется гормональным путем [373, 374], можно предположить существование специфического, оптимального баланса фитогормонов для клеток каждого уровня пloidности, на чем в какой-то мере и основана регуляция пloidностью клеток в онтогенезе растения [8]. Нарушение гормонального баланса сопровождается, вероятно, не только повышением геномной изменчивости, в том числе и нарушениями хода митоза, в результате которых появляются клетки с числом хромосом, отличным от исходного, но и изменением направления и эффективности клеточного отбора.

Предположение о том, что гормональные нарушения являются одной из главных причин возникновения и существования химер и миксоплоидов как в природе, так и в опыте и вытекающая из этого возможность регуляции экзогенными гормонами уровня пloidности, нашло свое подтверждение в экспериментах. Например, в наших опытах после одновременной обработки проростков ячменя полиплоидогенами (колхицином или 3-хлорацетонафтенном) и фитогормонами (кинетином, БАП, ИУК или 2,4-Д) в корешках значительно уменьшилась частота полиплоидных клеток по сравнению с проростками, обработанными одними полиплоидогенами. Замачивание проростков в растворах фитогормонов после обработки их полиплоидогенами тормозило процессы их расхимеривания. Так, в колхицинированных проростках, выращиваемых в течение 36 ч в растворе кинетина, обнаружено в 2,5 раза больше тетраплоидных митозов и вдвое больше митозов на корешок, чем при их выращивании в воде. Сходное влияние оказала 2,4-Д на проростки, обработанные 3-хлорацетонафтенном [375]. Следовательно, была показана как защитная роль фитогормонов при воздействии стрессовых факторов (в данном случае полиплоидогенов), так и селективное

влияние фитогормонов на размножение клеток (тетраплоидных клеток в миксплоидных корешках).

Сходные результаты были получены в экспериментах как с клетками *in vitro*, так и интактными растениями. Например, было обнаружено, что повышенные дозы фитогормонов имеют мутагенное действие, низкие и близкие к оптимальным — защитное (антимутагенное) [354, 376—378]. Используя различные дозы и соотношения между экзогенными фитогормонами, можно получать клеточные линии разных уровней пloidности и с разным уровнем и спектром аберраций хромосом [379—383].

Таким образом, установлено, что геномная, в частности хромосомная, изменчивость в клетках высших растений сопровождается изменением гормонального баланса. При этом геномная изменчивость в онтогенезе находится под контролем генетического аппарата и регулируется, вероятнее всего, путем изменения содержания, соотношения и активности фитогормонов (см. [8]). При различных воздействиях, находящихся в пределах нормы реакции генотипа, гормональная система выступает как один из главных защитных, в том числе антимутагенных, элементов защитно-восстановительных систем организма. При таких воздействиях в ряде случаев наблюдаются геномные изменения, имеющие явно адаптивный характер, которые можно считать направленными и, видимо, запрограммированными. Судя по ряду имеющихся данных, запрограммированным является и появление различного рода «случайных», «ненаправленных» изменений структуры генома при стрессовых эффектах, выходящих за пределы нормы реакции генотипа. Наблюдающийся при этом повышенный уровень геномной изменчивости является следствием существенного нарушения гормонального баланса, вызванного изменением генетического и/или физиологического гомеостаза. Подобного мнения придерживаются и другие исследователи [354]. Следует также отметить, что и у животных как онтогенетическая полиплоидия, так и уровень спонтанного и индуцированного мутагенеза также гормонально зависимы [121, 384].

Заключение. Высшие растения «прикреплены» к месту своего произрастания и не могут его поменять даже при самом неблагоприятном изменении условий окружающей среды. Видимо, поэтому у них выработались мощные механизмы защиты от воздействия стрессовых факторов, действующие как на организменном, так и на популяционном уровне. Приведенные в настоящем и предыдущем обзорах данные свидетельствуют о том, что один из главных механизмов — это высокая пластичность генома. Она обуславливает и тотипотентность (переключение морфогенетических программ), благодаря которой может происходить восстановление как поврежденных органов, так и организма в целом, и регулирующую (адаптивную) изменчивость в онтогенезе, в том числе появление так называемых генотрофов, и высокую частоту, на первый взгляд, ненаправленных изменений при воздействиях, выходящих за пределы нормы реакции генотипа.

Однако есть убедительные свидетельства того, что даже такие ненаправленные изменения генома находятся под генетическим контролем. Как отмечала Б. Мак-Клинтон в Нобелевской лекции в 1983 г., геном реагирует на повреждающие (стрессовые) воздействия включением геномных же механизмов, приводящих к реконструкции генома клетки. Одним из таких механизмов служит активация подвижных генетических элементов. Иными словами, стрессовое воздействие является механизмом, запускающим процессы, вызывающие резкий рост числа мутаций и других геномных перестроек. Значительная часть возникших в результате этого изменений может иметь адаптивное значение и является, видимо, основным фактором видообразования в ходе эволюции [122, 385—387].

Генетический аппарат «получает» информацию о внешней среде через аппарат гормональных воздействий. В условиях стресса происходит измене-

ние экспрессии генов растений [388], в том числе и генов, контролирующих синтез и переход в активную форму фитогормонов. Последние же, будучи одним из элементов общих защитно-восстановительных систем организма, очевидно, являются и главным модулятором изменчивости соматических клеток.

Анализ изложенных здесь и имеющихся в литературе данных позволил нам высказать гипотезу о том, что гормональная система, являющаяся одним из наиболее чутких рецепторов изменения условий жизнедеятельности клеток и организма в целом, регулируя клеточный и тканевый гомеостаз, контролирует, вероятно, и генетическую структуру клеточных популяций организма. Молекулярные механизмы гормонального контроля и регуляции уровня и направленности геномной изменчивости соматических клеток растений еще не выяснены. Скорее всего, как отмечено в предыдущей работе [8], гормональная регуляция этих процессов опосредована. Экспрессия генов, ответственных за геномную изменчивость, происходит, по-видимому, гормонозависимо. Синтез же гормонов и их переход в активную форму находятся под контролем генов, регулируемых как внешними, так и внутренними факторами.

Для окончательного вывода о механизмах регуляции геномной изменчивости соматических клеток растений имеющихся данных недостаточно. Однако уже накопленные результаты позволяют в ряде случаев не только прогнозировать, но и регулировать уровень геномной изменчивости, используя, в частности, экзогенные фитогормоны и их аналоги. Дальнейшие исследования в этой области, в том числе изучение на молекулярном уровне генетического контроля биосинтеза растительных гормонов и гормонозависимой экспрессии генов, входящих в так называемую «мутаторную систему» организма, могут дать в руки исследователя мощный инструмент для управления геномной изменчивостью клеток.

В. А. Кунах

ГЕНОМНА МІНЛИВІСТЬ СОМАТИЧНИХ КЛІТИН РОСЛИН. 2. МІНЛИВІСТЬ У ПРИРОДІ

Резюме

Зроблено огляд літературних даних про геномну мінливість соматичних клітин інтактних рослин в нормі та після різних впливів. Проаналізовано розповсюдження, причини виникнення і біологічне значення хімерних та міксоплоїдних форм, особливості геномної мінливості у гібридів, гаплоїдів і поліплоїдів, мінливість при пораненні, щепленнях та інших стресових впливах. Особливу увагу приділено аналізу можливих причин, механізмів та шляхів регуляції цієї мінливості. Обґрунтовується ключова роль гормональної системи в контролі і регуляції рівня та спрямованості геномної мінливості соматичних клітин рослин, генетичної структури клітинних популяцій організму.

V. A. Kunakh

GENOME VARIABILITY IN PLANT SOMATIC CELLS. 2. NATURAL VARIABILITY

Summary

Literature data on the genome variability in intact plant somatic cells to occur naturally and resultant from various influences were reviewed. Occurrence, reasons for appearance and biological implication of chimeric and mixoploid forms, peculiarities of the genome variability among hybrids, haploids and polyploids, variability during injuries, graftings and other stress challenges were estimated. Analysis was focused upon putative reasons, mechanisms and ways for control of this variability. Key role of hormonal system in control and regulation of levels and trends in genome variability of somatic plant cells, genetic structure of organism's cell populations is substantiated.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Хесин Э. Б. Непостоянство генома. — М.: Наука, 1984.—472 с.
2. Акифьев А. П. Этюды об эволюции. — Черногоровка: Ин-т хим. физики, 1988.—36 с.
3. Акифьев А. П., Худойли Г. А. Мутагенез и генетический гомеостаз у высших организмов // Вестн. Рос. АМН.—1993.—№ 1.—С. 3—9.
4. Кунах В. А. Геномная изменчивость соматических клеток растений и факторы, регулирующие этот процесс // Цитология и генетика.—1980.—14, № 1.—С. 73—81.
5. Marx J. L. Instability in plants and the ghost of Lamarck // Science.—1984.—225, N 4556.—P. 1415—1416.
6. Буторина А. К. Цитогенетика лесных древесных растений (в связи с вопросами их эволюции и селекции): Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. — Новосибирск, 1989.—30 с.
7. Хохлов С. С. Полиплоидия и апомиксис у покрытосеменных растений // Полиплоидия и селекция. — М.-Л.: Наука, 1965.—С. 62—65.
8. Кунах В. А. Геномная изменчивость соматических клеток растений. 1. Изменчивость в онтогенезе // Биополимеры и клетка.—1994.—10, № 6.—С. 5—35.
9. Шумный В. К., Вершинин А. В. Организация генома в растительных клетках: является ли повторяющаяся ДНК лишней? // Структур.-функц. организация генома. — Новосибирск: Наука, 1989.—С. 115—149.
10. Cionini P. G. Nuclear DNA changes during plant development // G. bot. ital.—1989.—123, N 1-2.—С. 111—121
11. Bassi P. Quantitative variations of nuclear DNA during plant development: a critical analysis // Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.—1990.—64, N 3.—P. 185—225.
12. Шевченко В. В., Гриних Л. И. Химерность у растений. — М.: Наука, 1981.—212 с.
13. Ризер Р., Михаллис А. Генетический и цитогенетический словарь. — М.: Колос, 1967.—608 с.
14. Кренке Н. П. Химеры растений. — М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1947.—386 с.
15. D'Amato F. Dinamica dei meristemi apicali, chimere e cambiamento di fase // Quad. "Ric. sci".—1976.—N 96.—P. 59—84.
16. Кренке Н. П. Трансплантация растений. — М.: Наука, 1966.—334 с.
17. Красовой С. Я. Возможна ли вегетативная гибридизация растений посредством прививок? — М.: Наука, 1967.—144 с.
18. Navashin M. Unbalanced somatic chromosomal variation in *Crepis* // Univ. California Publ. Agricult. Sci.—1930.—6, N 3.—P. 95—106.
19. Malavia D. R., Shukla R. S. Cytology of spontaneous chimaera of *Lens culinaris* // Cytologia.—1983.—48, N 3.—P. 551—556.
20. Breslavetz L. Polyplioide Mitosen bei *Cannabis sativa* L. // Ber. Dtsch. bot. Ges.—1926.—44, N 8.—S. 498—512.
21. Frost H. B., Krug C. A. Diploid-tetraploid periclinal chimeras as bud variants in *Citrus* // Genetics.—1942.—27, N 6.—P. 619—628.
22. Pohlheim F. Umlagerungen an der Trichimare *Pelargonium zonale* "Freak of Nature" — ein Beitrag zur Herstellung von Plasmommutanten // Wiss. Z. Pad. Hochsch.—1977.—21, N 1 (Teil 1).—S. 115—127.
23. Janick J., Skirvin R. M., Janders R. B. Comparison of *in vitro* and *in vivo* tissue culture systems in scented geranium // J. Hered.—1977.—68, N 1.—P. 62—64.
24. Ruth J., Klekowski E. J., Jr., Stein O. L. Impermanent initials of the shoot apex and diplontic selection in a Juniper chimera // Amer. J. Bot.—1985.—72, N 7.—P. 1127—1135.
25. Pohlheim F. Untersuchungen zur Sprossvariation der Cupressaceae. 8. Sind immerspaltende Periklinalchimeren bei der haploiden *Thuja plicata* "Gracilis" möglich? // Flora.—1977.—166, N 2.—S. 177—186.
26. Pohlheim F. Induced mutation for investigation of histogenetic processes as the basis for optimal mutant selection // Induced mutations — tool plant res.: Proc. Int. symp. (Vienna, 9—13 March, 1981). — Vienna, 1981.—P. 489—495.
27. Doodeman M., Bianchi F. Genetic analysis of instability in *Petunia hybrida*. 3. Periclinal chimeras resulting from frequent mutations of unstable alleles // Theor. and Appl. Genet.—1985.—69, N 3.—P. 297—304.
28. Spiegel-Roy P. On the chimeral nature of the *Shamouti orange* // Euphytica.—1979.—28, N 2.—P. 361—365.
29. Бочанцева З. П. Миксоплоидия у некоторых растений // Бюл. Акад. наук УзССР.—1946.—№ 2.—С. 23—28.
30. Голодрига П. Я., Коробец П. В., Топалэ С. Г. Спонтанные тетраплоидные мутанты винограда // Цитология и генетика.—1970.—4, № 1.—С. 24—29.
31. Yatsue Hiroyasu, Kurihara Akio, Tanaka Ryuso. Исследования по полиплоидной селекции у винограда. 1. Хромосомные числа у сортов крупноплодного винограда, выращиваемого в Японии // Bull. Fruit Tree Res. Stat. (Min. Agr. and Forest) (Akitsu).—1978.—20, N 2.—P. 1—8.

32. *Einset J.* Spontaneous polyploidy in cultivated apples // Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci.—1952.—59.—P. 291—302.
33. *Einset J.* Polyploidy in apple breeding // Ibid.—1963.—83.—P. 107—112.
34. *Туз А. С., Лоцицкий А. Я.* Полиплоидные сорта яблони и груши // Генетика.—1970.—6, № 9.—С. 41—50.
35. *Лизнев В. Н.* Использование межвидовых скрещиваний для получения полиплоидов яблони // Генетика.—1976.—12, № 8.—С. 21—29.
36. *Соловьева Л. В.* Цитологические особенности потомства от скрещивания форм яблони разной плоидности // Вестн. Моск. ун-та.—1985.—16, № 4.—С. 41—48.
37. *Соловьева Л. В., Алексеев В. П., Куделич В. С.* Плоидность сортов яблони в связи с селекцией // Биол. науки.—1991.—№ 3.—С. 123—129.
38. *Decourtye L.* L'origine ontogenique des racines, puis des bourgeons, neoformes sur des chimeres de poirier (*Pyrus communis L.*) et de pommier (*Mallus pumila Mill.*) // Agronomie.—1987.—7, N 1.—P. 27—32.
39. *Вартапетян В. В., Кочешкова Т. В.* Использование некоторых полиплоидных сортов яблони в селекции. 1. Результаты скрещивания сортов яблони различной плоидности // Биол. науки.—1989.—№ 1.—С. 91—95.
40. *Abu-Oaoud H., Skirvin R. M., Chevreau E.* In vitro separation of chimeral pears into their component genotypes // Euphytica.—1990.—48, N 2.—P. 189—196.
41. *Rosati P., Gaggioli D., Giunchi L.* Genetic stability of micropropagated loganberry plants // J. Hortic. Sci.—1986.—61, N 1.—P. 33—41.
42. *Сергеева К. Д.* Значение спонтанных мутаций в селекции крыжовника // Сб. науч. работ НИИ садоводства им. И. В. Мичурина.—1975.—Вып. 21.—С. 156—158.
43. *Bartos P.* Chimery pšenice z hlediska odolnosti ke rzim // Acta Inst. bot. Acad. sci. slov. Ser. B.—1976.—N 1.—P. 91—96.
44. *Зосимович В. П., Лебенко Б. А., Кунах В. А., Лавриненко Л. Ю.* Культура пыльников *Nicotiana tabacum in vitro*. 1. Цитогенетический анализ растений, образовавшихся из пыльников // Генетика.—1974.—10, № 6.—С. 30—36.
45. *Раджабли Е. П., Рудь В. Д.* Получение и использование полиплоидных форм растений. — Новосибирск: Наука, 1972.—132 с.
46. *Петров Д. Ф.* Цитологические основы наследственности. — М.: Колос, 1973.—248 с.
47. *Голодрига П. Я., Киреева Л. К.* Методы получения и идентификации полиплоидных форм у винограда // IV Всесоюз. совещ. по полиплоидии: Тез. докл. — Киев, 1975.—С. 35—36.
48. *Kostoff D.* Chromosomal chimeras in *Nicotiana* // J. Hered.—1930.—21, N 10.—P. 445—448.
49. *Крен М. Б., Лоуренс У. Дж. Ч.* Генетика садовых и овощных растений. — М.-Л.: Гос. изд-во колхоз. и совхоз. л-ры, 1936.—232 с.
50. *Уильямс У.* Генетические основы и селекция растений. — М.: Колос, 1968.—448 с.
51. *Hi Congshe, Kofoid K., Liang G. H.* An unstable mutation for pigmentation in kernels of "Calico" sorghum // Hereditas.—1991.—115, N 2.—P. 163—167.
52. *Дубинин Н. П., Щербаков В. К.* Теоретические вопросы и достижения при полиплоидии в селекции растений // Полиплоидия и селекция: Тр. совещ. — М.-Л., 1965.—С. 18—42.
53. *Лантес Ю. П.* Генетические аспекты использования экспериментальной полиплоидии и гаплоидии в селекции плодовых, ягодных, лекарственных растений // Спонт. и индуциров. мутагенез в селекции садовых растений: Материалы симпозиума. — М., 1974.—С. 83—84.
54. *Nemes B.* Über die Mixoploidie bei *Allium coeruleum* // Bull. Int. Acad. Sci. Boheme.—1931.—N 1.—S. 1—12.
55. *Nemes B.* Über mixoploide Wurzelspitzen // Biol. plant.—1961.—3, N 4.—S. 253—254.
56. *Fernandes A.* La mixoploidie chez *Narcissus reflexus* // Bol. Soc. Brotier.—1936.—11, II ser.—S. 27—42.
57. *Novak F. J.* The changes of karyotype in callus cultures of *Allium sativum L.* // Caryologia.—1974.—27, N 1.—P. 45—54.
58. *Tanasch L.* Cytologisch-züchterische Untersuchungen an Knoblauch (*Allium sativum L.*). 1. Karyologische Beobachtungen an einigen in- und ausländischen Klonpopulationen // Bodenkult.—1984.—35, N 2.—S. 109—125.
59. *Tanasch L.* Cytologisch-züchterische Untersuchungen an Knoblauch (*Allium sativum L.*). 2. Karyologische und Morphologische Beobachtungen aus Versuchen zur sorteneignung und zum Anbau von Knoblauch in Österreich // Ibid.—N 4.—S. 341—353.
60. *Chaudhuri J. B., Sharma A.* Chromosome studies in certain members of *Araceae* // Genet. Iber.—1978—1979.—N 30—31.—P. 161—187.
61. *Муратова Е. Н.* Хромосомный полиморфизм в природных популяциях лиственницы Гмелина *Larix Gmelinii (Rupr.) Rupr.* // Цитология и генетика.—1994.—28, № 4.—С. 14—22.
62. *Lavana U. C.* Chromosomal instability in lemon grass, *Cymbopogon flexuosus (Steudel) Wajf.* // Genetica.—1987.—72, N 3.—P. 211—215.
63. *Острецова И. Н., Агафодорова М. Н., Хрусталева Л. И. и др.* Полисоматия исходных форм люцерны, используемых при соматической гибридизации // 2-й Рос. симп. «Новые

- методы биотехнологии растений»: Тез. докл. (Пушино, 18—20 мая, 1993.). — Пушино, 1993.—С. 204.
64. Lima-de Faria A., Jaworska H. Haplo-diploid chimaeras in *Haplopappus gracilis* // Hereditas.—1964.—52, N 1.—P. 119—122.
 65. Трунин Л. Л. Цитогенетика индуцированных и спонтанных миксогплоидов малины // 2-е совещ. по кариологии растений: Тез. докл. (Новосибирск, 1989). — Новосибирск, 1989.—С. 107—110.
 66. Prakash N. S., Lakshmi N., Harini J. A note on spontaneous mixoploid in capsicum // Curr. Sci.—1988.—57, N 8.—P. 435—436.
 67. Rao Panuganti M., Nirmala A. Chromosome numerical mosaicism in pearl millet (*Pennisetum americanum* (L.) Lecke) // Can. J. Genet. and Cytol.—1986.—28, N 2.—P. 303—206.
 68. Lavania U. C., Lavania S. Naturally occurring translocation dicentric chromosomes and somatic reduction in *Lathyrus sativus* L // Experientia.—1982.—38, N 6.—P. 662—663.
 69. Marchi P., Illuminati O., Macioce A. et al. Genome evolution and polyploidy in *Leucanthemum vulgare* Lam. aggr. (Compositae). Karyotype analysis and DNA microdensitometry // Caryologia.—1983.—36, N 1.—P. 1—18.
 70. Nagendra P., Abraham Prasad Z. Polyploidy and speciation in *Cosyus speciosus* (Koen.) SM. // Curr. Sci.—1981.—50, N 1.—P. 26—28.
 71. Zinov'eva-Stahevitch A. E., Grani W. F. Polysomy in the genus *Impatiens* // Caryologia.—1984.—37, N 4.—P. 435—438.
 72. Араптян А. Т. Миксогплоидия у облепихи // Докл. АН СССР.—1940.—27, № 8.—С. 861—864.
 73. Елисеев И. П., Мишулина И. А. Числа хромосом и закономерности изменения кариотипа в соматических клетках облепихи // Тр. Горьков. головного с.-х. ин-та.—1974.—17, № 77.—С. 90—93.
 74. Санкина А. С., Пантелеева Е. И. Цитологическая оценка селекционного материала по облепихе крушиновой (*Hipporphae rhamnoides* L.) // Сиб. вестн. с.-х. науки.—1978.—№ 4.—С. 104—107.
 75. Привалов Г. Ф., Шмелева Ю. Ф. Радиочувствительность семян облепихи // Радиобиология.—1971.—11, № 3.—С. 421—425.
 76. Шапов Н. С., Креймер В. К., Драгавцева Е. В. Миксогплоидия в верхушечных меристемах различных органов облепихи // Изв. СО АН СССР.—1984.—№ 18/3.—С. 70—74.
 77. Междумов Ф. К. Некоторые результаты цитологических исследований *Hipporphae rhamnoides* L // Изв. АН АзССР. Сер. биол. наук.—1989.—№ 3.—С. 74—76.
 78. Хохлов С. С., Тырнов В. С., Гришина Е. В. и др. Гаплоидия и селекция. — М.: Наука, 1976.—222 с.
 79. Зайковская Н. Э. Биология цветения, цитология и эмбриология сахарной свеклы // Биология и селекция сахарной свеклы. — М.: Колос, 1968.—С. 137—206.
 80. Топалэ Ш. Г. Спонтанная полиплоидия у *Vitis vinifera* L и ее значение для селекции винограда: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Ленинград, 1972.—36 с.
 81. Буюкли М. Н. О спонтанных отклонениях от типичного митоза и мейоза клеток *Vitis vinifera* L // Половой процесс и эмбриогенез растений: Материалы Всесоюз. симпози. — М., 1973.—С. 30—31.
 82. Муратова Е. Н. Кариологическое исследование кедровых сосен Сибири и Дальнего Востока: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Новосибирск, 1982.—16 с.
 83. Буторина А. К., Мурая Д. С., Исаков Ю. Н. Спонтанный мутагенез у сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.). Первый случай обнаружения мутанта с кольцевой и добавочной хромосомами // Докл. АН СССР.—1979.—248, № 4.—С. 977—979.
 84. Исаков Ю. Н., Буторина А. К., Мурая Д. С. Обнаружение спонтанных гаплоидов у сосны обыкновенной и перспективы их использования в лесной генетике и селекции // Генетика.—1981.—17, № 4.—С. 701—707.
 85. Муратова Е. Н. Кариологический полиморфизм хвойных Сибири и Дальнего Востока // 2-е совещ. по кариологии растений: Тез. докл. — Новосибирск, 1988.—С. 31—33.
 86. Иванов И. Кариология и плоидность на обикновената бреза (*Betula pendula* Roth.) // Генетика и селекция.—1992.—25, № 1.—С. 104—113.
 87. Буторина А. К. Факторы эволюции кариотипов древесных // Успехи соврем. биологии.—1989.—108, № 3(6).—С. 342—357.
 88. Бауашвили Е. Н. Кариологическое изучение слив Западной Грузии // Сообщ. АН СССР.—1983.—110, № 1.—С. 173—176.
 89. Selvaraj R. Karyomorphological studies on *Coffea arabica* L. and *C. robusta* Linden // Nat. Acad. Sci. Lett.—1981.—4, N 9.—P. 359—360.
 90. Ohta Shigeki. Cytogenetical study on the speciation of *Bupleurum falcatum* L. (*Umbelliferae*) // J. Sci. Hiroshima Univ. 2B.—1991.—23, N 2.—P. 373—348.
 91. Phadnis B. A., Narkhede M. N., Thombre M. V. Further studies in polysomy in root-tips of *Cicer arietinum* // Proc. Indian Acad. Sci.—1968.—68, N 6.—P. 279—283.
 92. Буторина А. К., Мурая Д. С., Морено В. Цитогенетика *Hibiscus elatus* Sw. // Генетика.—1990.—26, № 1.—С. 149—153.

93. Назарова Э. А. Кариологический полиморфизм популяции *Crepis pannonica* (Jack) C. Koch // Там же.—1976.—12, № 7.—С. 31—40.
94. Назарова Э. А. В-хромосомы и спонтанный мутагенез *Crepis pannonica* (Jack) C. Koch (сем. Asteraceae) // 4-ый съезд ВОГиС: Тез. докл.— Кишинев: Штимба, 1982.—Ч. 3.—С. 73—74.
95. Gobs-Sonnenschein C. Die experimentelle Erzeugung polyplioidez Sejabohnen mit Alkaloidgemischen in Verbindung mit polyplioider Rassen // Zuchter.—1943.—3.—S. 62—68.
96. Gandarillas S. C. H. The genetics and origin of quinoa (*Chenopodium quinoa*) // Bol. genet.—1976.—N 9.—P. 3—14.
97. Condit J. J. Cytological and morphological studies in the genus Ficus. I. Chromosome number and morphology in seven species // Univ. Calif. Publ. Bot.—1928.—2.—P. 12—21.
98. Michaelson M. J., Price H. J., Johnston J. S., Ellison J. R. Variation of nuclear DNA content in *Helianthus annuus* (Asteraceae) // Amer. J. Bot.—1991.—78, N 9.—P. 1238—1243.
99. Rithidech K., Ramirez D. A. Cytological survey of *Saccharum spontaneum* L. in the Philippines // Philipp. Agr.—1974.—58, N 5—6.—P. 205—224.
100. Sreenivasan T. V. Cytological studies in *Saccharum spontaneum* // Proc. Indian Acad. Sci.—1975.—B81, N 3.—P. 131—144.
101. Sreenivasan T. V., Ahloowalia B. S., Heinz D. J. Cytogenetics // Sugarcane improv. breed. — Amsterdam, 1987.—P. 211—253.
102. Frias de Fernandez A. M., Hinojo M. E. C., Lozzia de Canelada M. E. Cytogenetica de la cana de azucar. I. Recuentos cromosomicos de variedades cultivadas en el noroeste argentino // Lilloa.—1978.—35, N 1.—P. 23—30.
103. Nagai C., Ahloowalia B. S., Tew T. L. Somaclonal variants from an intergeneric hybrid *Saccharum spp.* × *Erianthus arundinaceum* // Euphytica.—1991.—53, N 3.—P. 193—199.
104. Буюкли М. В. О числа хромосом и полиплоидном ряде рода *Lavandula* L. // Цитология и генетика.—1970.—4, № 3.—С. 268—274.
105. Мирошниченко Е. Я., Аспрасина И. В. Кариологический полиморфизм сибирских биотипов мятлика лугового *Poa pratensis* L. // Генетика.—1975.—11, № 3.—С. 45—49.
106. Лебедева С. К. Полиплоидия, анеуплоидия и миксоплоидия у мятлика лугового // Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства.—1985.—№ 155.—С. 39—40.
107. Wafai B. A., Koul A. K. Some naturally occurring chromosome anomalies in *Tulipa clusiana* DC. // Genetica.—1983.—60, N 2.—P. 157—160.
108. Турков В. Д., Шелепина Г. А., Талебо Д. и др. Изучение хромосомных наборов диких видов картофеля — доноров хозяйственно полезных признаков // Докл. ВАСХНИЛ.—1989.—№ 2.—С. 14—16.
109. Grisel L. L. Estudio del cariotipo en el tomate Bolivar (*Lycopersicon esculentum* Mill) // Cult. trop.—1984.—6, N 4.—P. 939—955.
110. Первова Ю. О., Вайнагий І. В., Гершунина Л. М. До питання про поліплоїдію у жовтеця повзучого (*Ranunculus repens* L.) // Укр. бот. журн.—1971.—28, № 1.—С. 37—41.
111. Первова Ю. О., Гершунина Л. М. О внутривидовой изменчивости *Ranunculus repens* L. // Бюлл. МОИП.—1976.—81, № 4.—С. 64—74.
112. Липаева Л. И. Апомиксис и перспективы его использования в селекции полиплоидов // Полиплоидия и селекция: Тр. совещ. (14—18, янв., 1963). — М.-Л.: Наука, 1965.—С. 100—104.
113. Чуксанова Н. А. Полиплоидия и видообразование у растений // Теор. и практ. проблемы полиплоидии. — М.: Наука, 1974.—С. 64—80.
114. Бреславец Л. П. Полиплоидия в природе и опыте. — М.: Изд.-во АН СССР, 1963.—364 с.
115. Чугункова Т. В., Шевцов И. А. Цитогенетика сахарной свеклы. — Киев: Наук. думка, 1992.—176 с.
116. Sapre A. B. Cyto-embryological studies in a garden aloe (a hybrid between *A. abyssinica* Lam. and *A. ferox* Mill.) II. Karyotype and mitotic anomalies // Cytologia.—1976.—41, N 2.—P. 253—259.
117. Szwabowicz A. Microsporogenesis of *Betula oycoviensis* and its progeny // Acta Soc. bot. pol.—1976.—45, N 1—2.—P. 169—184.
118. Schifino M. T., Zanella C. C., Gus R. Chromosome number instability in *Phalaris* L. // Cytologia.—1985.—50, N 1.—P. 89—99.
119. Schifino M. T., Gus R. Transmission of somatic chromosome number instability in *Phalaris* L. (Gramineae) // Rev. bras. genet.—1986.—9, N 3.—P. 549—554.
120. Ising G. Cytogenetic studies in *Cyrtanthus*. III. Aneuploidy and structural chromosome changes // Hereditas.—1969.—63, N 1—2.—P. 213—256.
121. Kerkis J. Some problems of spontaneous and induced mutagenesis in mammals and man // Mutat. Res.—1975.—29, N 2.—P. 271—277.
122. McClintock B. The significance of responses of the genome to challenge // Dyn. Genome: Barbara McClintock's ideas Century Genet. — New York: Cold Spring Harbor Lab., 1992.—P. 361—380.
123. Махалин М. А. Некоторые вопросы отдаленной гибридизации и полиплоидии // Отдаленная гибридизация и полиплоидия. — М.: Наука, 1970.—С. 116—123.

124. Шевцов И. А. Генетические принципы улучшения аутополиплоидных растений. — Киев: Наук. думка, 1976.—216 с.
125. Sandfaer J. The occurrence of spontaneous triploids in different barley varieties // *Hereditas*.—1975.—80, N 1.—P. 149—153.
126. Sreenivasan T. V., Sreenivasan J. Cytology of saccharum complex from New Guinea, Indonesia and India // *Caryologia*.—1984.—37, N 4.—P. 351—357.
127. Пыльчев В. М., Синкевич А. И. Модифицирующие факторы величины спонтанной гибридизации пшеницы // Сб. науч. тр. Всесоюз. селекц.-генет. ин-та.—1976.—Вып 14.—С. 29—39.
128. Богуславский Р. Л., Жуков В. И. Спонтанная гибридизация у видов рода *Aegilops L.* в условиях Дагестана // Бюл. ВНИИ растениеводства.—1978.—№ 84.—С. 65—68.
129. Цвелес Н. Н. О происхождении и основных направлениях эволюции злаков // Проблемы эволюции. — Новосибирск: Наука, 1975.—Т. 4.—С. 107—117.
130. Thompson J. D., Lumaret L. The evolutionary dynamics of polyploid plants: origins, establishment and persistence // *Trends Ecol. and Evol.*—1992.—7, N 9.—P. 302—307.
131. Готиллак В. Полиплоидия и ее роль в эволюции высших растений // Современ. достижения молекуляр. биологии хромосом и клеток. — Алма-Ата, 1989.—С. 7—45.
132. Brandham P. E., West J. P. Correlation between nuclear DNA values and differing optimal ploidy levels in *Narcissus*, *Hyacinthus* and *Tulipa cultivars* // *Genetica*.—1993.—90, N 1.—P. 1—8.
133. Kalia V., Mehra P. N. Morphological variation in relation to chromosomal variation in *Saccharum bengalense Retz. complex* // *Cytologia*.—1989.—54, N 3.—P. 499—504.
134. Kondo K., Sheikh S. A., Tanaka R., et al. Spontaneous occurrence of tetraploid and triploid plants in diploid cultivated population of *Phalaenopsis anabilis (Orchidaceae)* // *Senshokutai-Kromosomo*.—1993.—N 69.—P. 2355—2359.
135. Spies J. J., Gibbs R. G. E. Variation in important pasture grasses. II. Cytogenetic and reproductive variation // J. Grassl. Soc. South. Afr.—1988.—5, N 1.—P. 22—25.
136. Keeler K. H. Distribution of polyploid variation in big bluestem (*Andropogon gerardi*, Poaceae) across the tallgrass prairie region // *Genome*.—1990.—33, N 1.—P. 95—100.
137. Tyagi B. R. The mechanism of 2n pollen formation in diploids of *Costus speciosus (Koenig)* J. E. Smith and role of sexual polyploidization in the origin of intraspecific chromosomal races // *Cytologia*.—1988.—53, N 4.—P. 763—770.
138. Бреславец А. П. Значение полиплоидии в изменении признаков у растений // Полиплоидия у растений: Тр. совещ. по полиплоидии у растений. — М.: Изд-во АН СССР, 1962.—С. 21—32.
139. Рыжков В. Л. Полиплоидия и количественно-качественные отношения в генетике // Там же.—С. 33—38.
140. Свидченко А. И. О связи череззерницы тетраплоидной кукурузы с реверсиями // Эксперим. полиплоидия у культурных растений. — Киев: Наук. думка, 1974.—С. 99—104.
141. Чувашина Н. П. Митотическая нестабильность у индуцированных геномных мутантов смородины // Спонтанный и индуцированный мутагенез в селекции садовых растений: Материалы симпозиума. — М., 1974.—С. 152—153.
142. Исмаилов К. Г. Роль полиплоидии в формообразовательном процессе у хлопчатника // IV Всесоюз. совещ. по полиплоидии: Тез. докл. — Киев, 1975.—С. 54—55.
143. Петрушина М. П., Слюсаренко З. С. Геномная нестабильность субтетраплоидов сахарной свеклы и ее роль в формировании тетраплоидных и полигибридных популяций // III съезд генетиков и селекционеров Украины: Тез. докл. — Киев: Наук. думка, 1976.—Ч. 1.—С. 121—122.
144. Carlbom C. Premiotic reduction in *Agrostis L.*, *Potentilla L.* and *Triticum L.* // *Hereditas*.—1969.—61, N 3.—P. 421—423.
145. Sadasivaiah R. S., Lesins K. Reduction of chromosome number in root tip cells of *Medicago* // *Can. J. Genet. Cytol.*—1974.—16, N 1.—P. 219—227.
146. Шумный В. К. Изучение тетраплоидов кукурузы // Полиплоидия и селекция: Тр. совещ. (14—18 янв., 1963). — М.-Л.: Наука, 1965.—С. 303—307.
147. Sheikh S. A., Kondo K., Hashimoto K. Variation of chromosome number in some hybrid progenies between a diploid plant and a tetraploid plant of *Phalaenopsis amabilis* in a breeding line (*Orchidaceae*) // *Senshokutai-Kromosomo*.—1993.—N 69.—P. 2360—2364.
148. Колонцаев В. М. Экспериментальный мутагенез у яблони. Сообщ. III. Морфологические и генетические эффекты у *Mallus domestica*, индуцированные N-нитрозо-N-метилмочевинной // *Генетика*.—1974.—10, № 4.—С. 18—26.
149. Сидоров Б. Н., Соколов Н. Н., Вакуленко Н. А., Огородникова А. Р. Блокада веретена и гипоплоидный рост при колхциновом митозе // Полиплоидия и селекция: Тр. совещ. — М.-Л.: Наука, 1965.—С. 109—122.
150. Сахаров В. В. Соматическая редукция как причина своеобразной мозаичности у тетраплоидной гречихи // Докл. АН СССР.—1946.—52, № 4.—С. 349—352.
151. Сахаров В. В., Мансурова Л. И., Науменко В. А., Мелконова Е. Ф. Геномные мутации

- в соматических клетках полиплоидов кавказской ромашки // Эксперим. мутагенез животных, растений и микроорганизмов: Тез. докл. — М., 1965.—Ч.2.—С. 60—62.
152. Тарасевич Е. И. Получение полиплоидных форм и их биологические особенности // Полиплоидия и селекция: Тр. совещ. — М.-Л.: Наука, 1965.—С. 257—263.
153. Nuti R. V., Giorgetti L., Martini G. Somatic embryogenesis in *Daucus carota*: Mechanism of polyploidization and ploidy reduction in cultured cells and regenerated embryos // Proc. II Int. Symp. "Embryol. and Seed Reprod" (Leningrad, July 3—7, 1990). — St. Petersburg, 1992.—P. 409—410.
154. Hegwood M. P., Hough L. F. A mosaic pattern of chromosome numbers in the White Winter Pearmain apple and six of its seedlings // Amer. J. Bot.—1958.—45, N 5.—P. 349—354.
155. Соловьева Л. В. Хромосомные числа элитных семян и сортов яблоки // Генетика.—1973.—9, № 11.—С. 66—72.
156. Соловьева Л. В. Полиплоидные семена яблоки // Половой процесс и эмбриогенез растений: Материалы Всесоюз. симпозиума. — М., 1973.—С. 217—218.
157. Домрачева И. И. Нестабильность числа хромосом в тканях корешков гибридных проростков яблоки // Вестник Моск. ун-та. Сер. биол. 1977.—№ 1.—С. 87—89.
158. Olden E. J. Sexual and aprotic seed formation in *Mallus sieboldii* Rehd. // Bot. potiser.—1953.—106.—P. 105—108.
159. Машикин С. И., Буторина А. К., Пожидаева И. М. Хромосомная мозаика соматических клеток у межвидовых гибридов плодовых растений как следствие нарушения митоза в онтогенезе // Некоторые вопросы генетики и селекции растений. — Воронеж, Изд-во Воронеж. ун-та, 1975.—С. 26—35.
160. Курсаков Г. А. Некоторые вопросы полиплоидии и селекции сливы (*Prunus Mill.*) // IV Всесоюз. совещ. по полиплоидии: Тез. докл. — Киев: Наук. думка, 1975.—С. 67—68.
161. Николаева М. Г. Гибридизация алычи и абрикоса // Биология и отдаленная гибридизация плодовых. — Кишинев: Штиинца, 1977.—С. 47—70.
162. Бавтута Г. А. Отдаленная гибридизация в селекции крыжовника // Сб. науч. работ ВНИИ садоводства им. И. В. Мичурина.—1975.—Вып 21.—С. 168—173.
163. Харитонова Е. Н. К вопросу о восстановлении вишне-черешневых гибридов (*Cerasus vulgaris* × *C. avium*) и о гибридной природе вишни обыкновенной (*Cerasus vulgaris* Mill.) // Полиплоидия у растений. — М., 1962.—С. 298—303.
164. Киричек И. М., Думова Л. И. Спонтанная изменчивость вишни // Третий съезд Всесоюз. об-ва генетиков и селекционеров им. Н. И. Вавилова: Тез. докл. (Ленинград, 16—20, май, 1977). — Ленинград, 1977.—С. 239—240.
165. Машикин С. И. Миксополиплоидия у вишне-черешневых гибридов, ее причины и значение // XIV Междунар. генет. конгресс (Москва, 21—30 авг., 1978 г.): Тез. докл. — М., 1978.—Ч. 2.—С. 152.
166. Машикина О. С. Цитологическое изучение вишне-черешневых гибридов и их исходных форм // Генет. основы и методы селекции растений. — Воронеж, 1979.—С. 30—40.
167. Viendra D. L. D., Sree R. S. R. Embryological studies in the sterile intraspecific hybrid of rice between *O. sativa* (autotetraploid) and *O. perennis* (diploid) // Sci. and Cult.—1974.—40, N 6.—P. 253—254.
168. Gymer P., Whittington W. Hybrids between *Lolium perenne* and *Festuca pratensis*. 4. Cytological abnormalities // New Phytol.—1975.—75, N 2.—P. 259—267.
169. Поспелова Л. С. Мейотическая нестабильность многолетних пшенично-ржано-пырейных гибридов А.И. Державина и возможные причины ее возникновения // Цитология и генетика.—1973.—7, № 7.—С. 224—227.
170. Азаев Ю. М., Гашева Х. А. Некоторые данные по исследованию мейоза у гибридов *Triticum turgidum* (L.) var. *nigrobarbatum* × *Aegilops squarrosa* L. // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по отдаленной гибридизации у растений и животных. — М., 1968.—С. 114—116.
171. Love R. M. Occurrence of haploid pollen mother cells in a vulgare wheat // Nature.—1936.—138, N 3492.—P. 589—590.
172. Tompson M. M. Cytogenetics of *Rubus*. III. Meiotic instability in some higher polyploids // Amer. J. Bot.—1962.—49, N 6.—P. 575—579.
173. Беляева Р. Г., Шугаева Е. В., Лутков А. М. Анеуплоидия в семенном потомстве перечной мяты *Mentha piperita* L. // Генетика.—1970.—6, № 6.—С. 48—58.
174. Орлова И. Н. Причины мозаичности спорогенной ткани по числам хромосом в микроспорах у гексаплоидных тритикале // Там же.—1976.—12, № 12.—С. 7—13.
175. Орлова И. Н. Развитие работ Г. А. Левитского по цитогенетике тритикале // Бюл. ВНИИ растениеводства.—1978.—№ 83.—С. 44—59.
176. Ригин Б. В., Орлова И. Н. Пшенично-ржаные амфидиплоиды. — Л.: Колос, 1977.—280 с.
177. Колев Д. Х., Камышев И. К. Цитологические исследования пшенично-ржаных амфидиплоидов (*Triticale*— $2n = 56$) // Цитология и генетика.—1970.—4, № 1.—С. 3—9.
178. Голубовская И. Н., Шкутина Ф. М., Хвостова В. В. Нестабильность числа хромосом, обнаруженная в мейозе у пшенично-ржаных и неполных пшенично-пырейных амфидиплоидов // Генетика.—1967.—№ 1.—С. 25—33.
179. Голубовская И. Н. Цитогенетический анализ неполных пшенично-пырейных амфидипло-

- идов (НППА)—2п-56 // Цитогенетика гибридов, мутаций и эволюция кариотипа. — Новосибирск: Наука, 1977.—С. 36—57.
180. Шкутина Ф. М. Цитогенетика и селекция тритикале // Там же.—С. 11—36.
 181. Хвостова В. В., Голубовская И. Н., Шкутина Ф. М. Цитогенетика аллополиплоидов // III Всесоюз. совещ. по полиплоидии: Тез. докл. — Минск, 1979.—С. 8—9.
 182. Козловская В. Ф., Хвостова В. В. Цитогенетический анализ мутантов пшеничного типа, полученных у 56-хромосомных пшенично-пырейных неполных амфидиплоидов // Теор. и практ. проблемы полиплоидии. — М.: Наука, 1974.—С. 230—248.
 183. Главацкая Т. П., Копенкина Н. Д., Шаверо А. И. Начальные этапы развития репродуктивных органов у 42- и 56-хромосомных пшенично-пырейных гибридов // Половой процесс и эмбриогенез растений: Материалы Всесоюз. симпози. — М., 1973.—С. 48—49.
 184. Scoles G. J., Kaltsikes P. J. The cytology and cytogenetics of *Triticale* // Z. Pflanzenzucht.—1974.—N 73.—P. 13—43.
 185. Междумов Ф. К. Цитогенетический анализ 42-хромосомных ржано-эгилопсовых амфидиплоидов // Цитология и генетика.—1975.—9, № 4.—P. 338—342.
 186. Раци-Заде Г. М. Цитогенетический анализ 56-хромосомных эгилопсово-пшеничных амфидиплоидов // Генетика.—1982.—18, № 12.—С. 2008—2012.
 187. Любимова В. Ф. Трехродовые пшенично-пырейно-ржаные амфидиплоиды и их потомство // Селекция отдаленных гибридов и полиплоидов. — М., 1974.—С. 40—53.
 188. Петров О. И. Современное состояние работы по созданию многолетнего зернового сорго в Ставропольском НИИСХ // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по отдаленной гибридизации у растений и животных. — М., 1968.—С. 136—137.
 189. Юдин Б. Ф. О некоторых aberrантных формах растений в потомстве 38-хромосомных кукурузо-трипсакумных апомиктов // Апомиксис и его значение для эволюции и селекции. — Новосибирск: Наука, 1976.—С. 96—103.
 190. Лукина Л. А., Юдин Б. Ф. Соматическая нестабильность хромосомного числа у некоторых гибридов кукурузы с трипсакум // Индуцированный мутагенез и апомиксис. — Новосибирск: Наука, 1980.—С. 64—78.
 191. Беляева Р. Г. Цитогенетические особенности экспериментальных аллополиплоидов *Mentha piperita* L. и межвидовых гибридов *Mentha* // Теор. и практ. проблемы полиплоидии. — М.: Наука, 1974.—С. 132—143.
 192. Бахрамов А. Цитогенетические исследования простых и двойных межвидовых гибридов хлопчатника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1979.—18 с.
 193. Лунева М. З. Формообразование у гибридов махорки (травянистое растение) с древесидным табаком // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по отдаленной гибридизации у растений и животных. — М., 1968.—С. 203—205.
 194. Satyanarayana K. V., Gangadevi T., Rao P. N. Cytogenetic study of an interspecies cross of *Nicotiana debnei* × *N. umbratica* // Theor. and Appl. Genet.—1982.—63, N 2.—P. 177—181.
 195. Агаев Ю. М., Галиева Х. А. Половой процесс и апомиксис в отдаленных скрещиваниях злаков // Апомиксис и цитозембриология растений. — Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1978.—Вып. 4.—С. 7—9.
 196. Абдрахманова Г. О. Мейоз и жизнеспособность пыльцы межвидовых гибридов пшеницы // Тр. Ин-та ботаники АН КазССР.—1976.—36.—С. 33—38.
 197. Будашкина Е. Б., Коробейникова М. Х., Калинин М. П. Цитогенетическое изучение межвидовых гибридов пшеницы и их селекционное значение // Цитогенетика гибридов, мутаций и эволюция кариотипа. — Новосибирск: Наука, 1977.—С. 79—102.
 198. Гаврилова О. М. О нестабильности числа хромосом в соматических тканях гибридных растений пшеницы // IV Всесоюз. совещ. по полиплоидии: Тез. доп. — Киев, 1975.—С. 31—32.
 199. Канделаки Г. К. К формообразованию у отдаленных гибридов // Тез. докл. по отдаленной гибридизации у растений и животных. — М., 1968.—С. 84—85.
 200. Рабинович С. В. Методы работы и исходные формы в селекции тритикале // Новые методы создания и использования исходных материалов для селекции растений. — Киев: Наук. думка, 1979.—С. 29—37.
 201. Агаев Ю. М., Галиева Х. А. Полиплоидия и апомиксис в отдаленной гибридизации злаков // Половой процесс и эмбриогенез растений: материалы Всесоюз. симпози. — М., 1973.—С. 4—5.
 202. Жиронкин И. М. Амфидиплоидия у смородины // Полиплоидия и селекция: Тр. совещ. (14—18 янв., 1963). — М.-Л., 1965.—С. 271—273.
 203. Singh U., Vari A. K. Occurrence of multiploid sporocytes in the interspecies hybrid of *Pennisetum typhoides* S. and H × *P. orientale* Rich // C.I.S.—1974.—N 16.—P. 13—14.
 204. Inomata Nobumichi. Production of interspecies hybrids in *Brassica campestris* × *B. oleracea* by culture *in vitro* of excised ovaries. I. Development of excised ovaries in the crosses of various cultivars // Jap. J. Genet.—1978.—53, N 3.—P. 161—173.
 205. Тональц Ш. Г. Цитогенетическое исследование отдаленных гибридов винограда (*Vitis vinifera* × *V. rotundifolia*) // 4-й съезд ВОГиС: Тез. докл. — Кишинев: Штиинца, 1982.—Ч. 3.—С. 214—215.

206. Щепотьев Ф. Л., Герасименко А. Г. Об апомиксисе у грецкого ореха // Апомиксис и селекция. — М.: Наука, 1970.—С. 232—238.
207. Фадеева Т. С., Соснихина С. П., Иркаева Н. М. Сравнительная генетика растений. — Л.: Изд-во Ленинград. ун-та, 1980.—248 с.
208. Werner J. E., Peloquin S. J. Inheritance and two mechanisms of 2n egg formation in 2x potatoes // J. Hered.—1990.—81, N 5.—P. 371—374.
209. Choudhuri H. C. Cytological studies in west African diploid *Solanum melongena* L. var. *Bassawa* // Cytologia.—1975.—40, N 2.—P. 389—400.
210. Горбань Г. С., Шульдин А. Ф., Череди́ченко В. М. Явище синцитий у міжамфідиплоїдних гібридів // 5-й з'їзд Укр. бот. товариства: Тези доп. — Ужгород, 1972.—С. 201.
211. Шульдин А. Ф. Использование генома ржи в преобразовании наследственности растений // С.-х. биология.—1976.—11, № 1.—С. 14—22.
212. Туроцева Н. И. Спонтанная и экспериментальная клоновая изменчивость у плодовых растений // Спонтанный и индуцированный мутагенез в селекции садовых растений: Материалы симпозиума. — М., 1974.—С. 135—138.
213. Карпенченко Г. Д. Полиплоидные гибриды *Raphanus sativus* L. × *Brassica oleracea* L. // Классики советской генетики. — Л.: Наука, 1968.—С. 461—511.
214. Laurie D. A., Bennet M. D. The timing of chromosome elimination in hexaploid wheat × maize crosses // Genome.—1989.—32, N 6.—P. 953—961.
215. Shoemaker R. C., Heath M. S., Skorupska H. et al. Fertile progeny of a hybridization between soybean [Glycine max (L.) Merr.] and *G. tomentella* Hayata // Theor. and Appl. Genet.—1990.—80, N 1.—P. 17—23.
216. Шульдин А. Ф. Синтез трехвидовых пшенично-ржаных амфидиплоидов // Генетика.—1970.—6, № 6.—С. 23—35.
217. Шкутина Ф. М. К вопросу о цитогенетической нестабильности тритикале // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук.—1983.—№ 10/2.—С. 58—64.
218. Арутюнова Л. Г. О цитологических основах соматического расщепления у межвидовых гибридов хлопчатника // Генетика.—1979.—15, № 8.—С. 1456—1468.
219. Арутюнова Л. Г., Аблаева Р. А. Изменчивость числа хромосом межвидовых гибридов хлопчатника (*Gossypium* L.) // Цитология и генетика.—1983.—22, № 3.—С. 8—12.
220. Muntzing A. Some results from cytogenetic studies and breeding work in triticale // Тритикале. Изучение и селекция. — Л., 1975.—С. 70—74.
221. Степанчик П. И. Анализ мейоза различных форм 42-хромосомных тритикале методом дифференциальной окраски хромосом // Изв. СО АН СССР. Сер. биол.—1975.—Вып. 3, № 15.—С. 139—141.
222. Семенов В. И., Семенова Е. В., Смылова В. Д., Маслова М. А. Исследование чисел хромосом в потомствах F₂+F₄ от скрещивания твердой пшеницы с неполными пшенично-злаковыми амфидиплоидами // Генетика.—1983.—19, № 1.—С. 146—157.
223. Gupta S. B., Gupta P. Karyotypic modification and preferential somatic elimination of the *Nicotiana plumbaginifolia* chromosome in the hybrid derivatives of *N. tabacum* and *N. plumbaginifolia* // Genetics (USA).—1975.—80, N 3. Suppl.; pt 1.—P. 38.
224. Bennet M. D., Barclay I. R. The time rate and mechanism of chromosome elimination in *Hordeum* hybrids // Chromosoma.—1976.—54, N 2.—P. 175—200.
225. Fukuyama T., Hosoya H. Time, pattern and genetic control of chromosome elimination in interspecies hybrids between 4x *Hordeum bulbosum* L. and 4x *H. vulgare* L. // Barley Genet. Newstett.—1981.—1.—P. 47—50.
226. Kasha K. J., Reinbergs E., Johns W.A., et al. Barley haploid studies // Barley Genet. Newsl. — Fort Collins, Colo, 1972.—Vol. 52.—P. 36—41.
227. Лукьянюк С. Ф., Игнатова С. А., Максимова В. И. и др. Получение гаплоидов при скрещивании *Hordeum vulgare* с *Hordeum bulbosum* // Докл. ВАСХНИЛ.—1980.—№ 2.—С. 7—10.
228. Jie Xu, Snape J. W. The cytology of hybrids between *Hordeum vulgare* and *Hordeum bulbosum* revised // Genome.—1988.—30, N 4.—P. 486—494.
229. Ho K. M., Kasha K. J. Genetic control of chromosome elimination during haploid formation in barley // Genetics.—1975.—81, N 2.—P. 263—275.
230. Thorn E. C. Plant regeneration from embryos derived from crosses between *Hordeum vulgare* and *H. bulbosum* // Hereditas.—1993.—118, N 1.—P. 39—47.
231. Subrahmanyam N. C. Haploidy from *Hordeum interspecies* crosses. Part 3: Trihaploids of *H. arisonicum* and *H. lechleri* // Theor. and Appl. Genet.—1980.—56, N 6.—P. 257—263.
232. Subrahmanyam N. C. Species dominance in chromosome elimination in barley hybrids // Curr. Sci. (India).—1982.—51, N 1.—P. 28—31.
233. Fedak G. Haploids from barley × rye crosses // Can. J. Genet. and Cytol.—1977.—19, N 1.—P. 15—19.
234. Barclay G. R. High frequencies of haploid production in wheat (*Triticum aestivum*) by chromosome elimination // Nature.—1975.—256, N 5516.—P. 410—411.
235. Miller N. E., Chapman V. Aneuploids in bread wheat // Genet. Rev., Camb.—1976.—28.—P. 37—45.

236. Novak F. J., Ohnoutkova L. Die entfernte Hybridization als Methode zur Gewinnung von Haploiden von Gerste und Weizen // Tagungsber. Dtsch. Akad. Landwirtschaftswiss. Berlin.—1980.—171.—S. 157—162.
237. Finch R. A., Bennet M. D. Preferential survival of wheat haploids over hybrids in a wheat x barley cross // Heredity.—1982.—48, N 2.—P. 293—298.
238. Laurie D. A., Bennet M. D. The production of haploid wheat plants from wheat x maize crosses // Theor. and Appl. Genet.—1988.—76, N 3.—P. 393—397.
239. Wang Jing-Lin, Sun Jing-san, Lu Tie-gang, et al. Оплодотворение и развитие зародышей гибридов пшеница-кукуруза // Acta Bot. Sin.—1991.—33, N 9.—P. 674—679.
240. Riera L., Lizaracu O., Mujeeb-Kazi A., William M. D. H. M. Maize (*Zea mays* L.) mediated polyhaploid production in some *Triticeae* using a detached tiller method // J. Genet. and Breed.—1992.—46, N 4.—P. 335—346.
241. Subrahmanyam N. C., Kasha K. J. Feeding of detached tillers improves haploid production in barley // Barley Genet. Newsl.—Fort Collins, Colo, 1973.—Vol. 3.—P. 62—65.
242. Fedak G. Evaluation of double haploids in barley // Z. Pflanzenzucht.—1976.—76, N 2.—P. 147—151.
243. Jensen C. J. Monoploid production by chromosome elimination // Appl. and fundam. aspects plant cell, tissue, and organ cult. — Berlin, 1977.—P. 299—340.
244. Baenziger P. S., Kudirka D. T., Schaeffer G. W., Lazar M. D. The significance of doubled haploid variation // Gene manipul. plant improv: 16th stadler genet. symp. — New York; London, 1984.—P. 385—414.
245. Герасимова Т. И. Молекулярные основы гибридного дисгенеза // Генетика.—1985.—21, N 1.—С. 5—14.
246. Ананьев Е. В., Чернышев А. И. Молекулярная организация генома растений // Организация генома. — М., 1989.—С. 318—336.
247. Силina Э. М. Биологические особенности и полиплоидия у некоторых сортов тюльпанов, полученных с участием среднеазиатских видов // Формообразование и селекция декоративных растений. — Л.: Наука, 1969.—С. 124—126.
248. Боровский М. И., Карайванов Г. П. Мутации в потомствах гибридов кукурузы с трипсакумом и теосинте // Отдаленная гибридизация растений в Молдавии. — Кишинев: Штиинца, 1976.—С. 4—6.
249. Тарасова Е. М., Кокарева Е. А. Биолого-морфологическая и кариологическая характеристика межвидового гибрида F_1 *A. cerea* L. x *A. pskemense* B. Fedtsch. // Изв. Тимирязев. с.-х. академии.—1982.—№ 3.—С. 102—109.
250. Романовский М. Г., Рябконов С. М. Гетерозиготность особи как мутагенный фактор // Генетика.—1992.—28, № 12.—С. 88—97.
251. Biradar D. P., Rayburn A. L. Heterosis and nuclear DNA content in maize // Heredity.—1993.—71, N 3.—P. 300—304.
252. Rauburn A. L., Biradar D. P., Bullock D. G., McMurphy I. M. Nuclear DNA content in F_1 hybrids of Maize // Ibid.—P. 294—300.
253. Алиев Р. Т. Изменения соотношения фракций повторяющихся последовательностей в геномах растений при гетерозисе // Генетика.—1993.—29, № 6.—С. 990—994.
254. Бадаев Н. С., Муравенко О. В., Бадаева Е. Д., Амосова А. В. Генотип-средовые взаимодействия и процесс формирования генома злаков // 2-й Рос. симпозиум «Новые методы биотехнологии растений» (Пушино, 18—20 мая, 1993): Тез. докл. — Пушино, 1993.—С. 184.
255. Бойко Е. В., Бадаев Н. С., Максимов Н. Т., Зеленин А. В. Закономерности становления и организации генома злаков. Сообщ. 1. Изменение количества ДНК при аллополиплоидизации // Генетика.—1988.—24, № 1.—С. 89—97.
256. Волков Р. А., Костышин С. С., Мирошниченко Г. П. Изменения повторяющихся последовательностей ДНК растений при межвидовой гибридизации // Журн. общ. биологии.—1989.—50, № 4.—С. 446—457.
257. Мирошниченко Г. П., Борисюк Н. В., Волков Р. А. Организация повторяющихся единиц в генах рРНК половых и соматических гибридов пасленовых // Биохимия.—1989.—54, № 4.—С. 669—675.
258. Vershinin A. V., Salina E. A., Svitashv S. K. Is there a connection between genomic changes and wide hybridization? // Hereditas.—1992.—116, N 3.—P. 213—217.
259. Poulsen G. B., Kahi G., Welsing K. Oligonucleotide fingerprinting of resynthesized *Brassica napus* // Euphytica.—1993.—70, N 1—2.—P. 53—59.
260. Муравенко О. В., Бадаев Н. С., Руденко М. И., и др. Закономерности становления и организации генома злаков. Сообщ. 2. Хромосомный полиморфизм межсортовых гибридов ячменя // Генетика.—1990.—26, № 6.—С. 1070—1078.
261. Щербаков В. К. Естественный мутационный процесс и эволюция растений // Цитология и генетика.—1968.—2, № 1.—С. 63—71.
262. Кириллова Г. А. Явление гаплоидии у покрытосеменных растений // Генетика.—1966.—№ 2.—С. 137—147.
263. Буторина А. К., Исаков Ю. Н., Мурая Л. С. Соматическая редукция хромосом у сосны

- обыкновенной // Цитология.—1984.—26, № 7. —С. 852—855.
264. Коларова П. И., Гришина Е. В. О частоте гаплоидии и полиэмбрионии в потомстве реституционных диплоидов кукурузы // Третий съезд Всесоюз. об-ва генетиков и селекционеров им. Н. И. Вавилова (16—20 мая 1971 г.). — Ленинград: Наука, 1971.—С. 228.
265. Ames I. H., Mitra J. Spontaneous reduction of somatic chromosomes in *Haplorappus gracilis* // Nature.—1966.—210, N 5039.—P. 973—974.
266. Панич В. А., Драч Н. П., Рыбак Д. А. Принципы и методы создания стабильных тетраплоидных популяций свеклы // Эксперим. полиплоидия у культурных растений. — Киев: Наук. думка, 1974.—С. 157—166.
267. Кириллова Г. А., Богданова Е. Н. Сравнительное изучение длительно существующей гаплоидной формы томата и гомозиготной диплоидной, полученной от нее // Генетика.—1978.—14, № 6.—С. 1030—1037.
268. Habib A. F., Sindagi S. S. Occurrence of spontaneous haploid in *Ricinus communis* L. var. *Aruna* // Curr. Sci. (India).—1975.—44, N 6.—P. 210.
269. Dore C. Doubliment du stock chromosomique d'haploïdes d'Asperge (*Asparagus officinalis* L.) par culture *in vitro* des meristemes en presence de colchicine // Ann. Amelior. Plantes.—1976.—26, N 4.—P. 647—653.
270. Gorenflot R., Raicu P., Pelletier G., Patrascu M. Contribution a l'etude caryologique d'haploïdes artificiels du *Nicotiana tabacum* L. // C. r. Acad. Sci.—1975.—281, N 15.—P. 1097—1100.
271. Lechmann C., Krolow K.-D. Experiments on haploid production from tetraploid triticales by the *Hordeum bulbosum* system and anther culture // Cereal Res. Commun.—1991.—19, N 3.—P. 283—290.
272. Picard E., Buysse J. Nouveaux resultats concernat la culture d'antheres de *Triticum aestivum* L. Conditions de regeneration des plantes haploïdes et production de lignees entierement homozygotes // C. r. Acad. Sci.—1975.—281, N 14.—P. 989—992
273. Heszy L., Pauk J. Induction of haploid rice plants of different origin in anther culture // Riso.—1975.—24, N 3.—P. 197—204.
274. Heszy L. Types of homozygous diploid production from anther culture and from pollen-derived haploïds of higher plants // Acta agron. acad. sci. hung.—1976.—25, N 3—4.—P. 431—437.
275. Гришина Е. В., Владимировна Г. И. Цитогенетическая характеристика гаплоидов некоторых сортов кукурузы // Апомиксис и цитозембриология растений. — Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1975.—Вып. 3.—С. 123—126.
276. Тарасенко Н. Д., Скворцов Е. П., Лаптев Ю. П. Гаплоидия картофеля // Генетика картофеля. — М.: Наука, 1973.—С. 140—156.
277. Powell J. B., Hanna W. W., Burton G. W. Origin, cytology and reproductive characteristics of haploïds in pearl millet // Crop Sci.—1975.—15, N 3.—P. 389—392.
278. Юдин Б. Ф. К проблеме диплоидизации гаплоидов // Апомиксис и его значение для эволюции и селекции. — Новосибирск: Наука, 1976.—С. 136—145.
279. Hall J. B., Tomlinson P. B. Natural callus-like tissue produces vegetative buds on the leaves of the monocotyledon *Haemanthus cinnebarinus* Decaisne (*Amaryllidaceae*) // Nature New Biol.—1973.—243, N 129.—P. 252—255.
280. Кренке Н. П. Регенерация растений. — М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1950.—676 с.
281. Hollis I. P. Mutagenic action of nematodes on plants // Phytopathology.—1979.—69, N 5.—P. 528.
282. Kupila-Ahvenniemi S., Therman E. DNA synthesis, mitosis and ploidy of dividing cells in early crown gall // Physiol. plant.—1974.—32, N 2.—P. 122—127.
283. Тарасенко Н. Д. Хромосомные aberrации при прививках // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол.-мед. наук.—1964.—4, № 1.—С. 143—145.
284. Гужов Ю. Л. Изучение влияния прививки на семенное потомство у гороха (к вопросу о вегетативной гибридности) // Изв. АН СССР. Сер. биол.—1968.—№ 2.—С. 244—262.
285. Лизнев В. Н. Хромосомные нарушения при прививках плодовых растений // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол.-мед. наук.—1968.—15, № 3.—С. 109—110.
286. Каронтаев В. М. Цитогенетические эффекты яблони, индуцированные под влиянием разных типов подвоев // С.-х. биология.—1974.—9, № 4.—С. 539—542.
287. Ogure Masayoshi. Effects of temporary intergeneric grafting on the chromosome number of mulberry tree // JARQ: Jap. Agr. Res. Quart.—1987.—20, N 4.—P. 269—275.
288. Кравченко М. Л. Создание форм ржи с транслоцированными в геном сегментами хромосом пшеницы // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки.—1978.—№ 11.—С. 113—117.
289. Ohta Yasuo. Hereditary changes induced by grafting and by DNA application and their implication in *Capsicum* breeding // Capsicum 77. C. r. 30 Congr. Eucarpia genet. et select. piment. — Montfavet-Avignon, 1977.—P. 147—153.
290. Pandey K. K. Genetic transformation and "graft-hybridization" in flowering plants // Theor. and Appl. Genet.—1976.—47, N 6.—P. 299—302.
291. Kuwada Y. Meiosis in the pollen cells of *Zea mays* // Bot. Mag. Tokyo.—1911.—25.—P. 163—181.

292. *Randolf L. E.* Types of supernumerary chromosomes in maize // *Anat. Rec.*—1928.—41.—P. 102—108.
293. *Dnyansagar V. R., Pingle A. R.* Effects of fragments and probable origin of B-chromosomes in *Solanum varium Dunal* // *Cytologia.*—1979.—44, N 3.—P. 561—569.
294. *Мошкович А. М.* Добавочные хромосомы покрытосеменных растений. — Кишинев: Штиинца, 1979.—164 с.
295. *Ростовцева Т. С.* Добавочные хромосомы у некоторых видов растений // *Цитология и генетика.*—1983.—17, № 3.—С. 8—12.
296. *Соловьева Л. В., Плеханова Н. М.* О добавочных хромосомах у жимолости // *Там же.*—1992.—26, № 3.—С. 21—25.
297. *Пулькина С. В., Цитленок С. И.* Кариологические исследования некоторых видов рода *Strepis* // *Молодежь и науч.-техн. прогресс: 5-я регион. науч.-практ. конф.* — Томск, 1986.—С. 15.
298. *Lespinasse R.* Genese des chromosomes B et leur avenir evolutif // *Actes Colloq. biol. populat.* (Lyon, 4—6 sept., 1986). — Lyon, 1987.—P. 427—432.
299. *Sammour R. H., Hamoud M. A., Haidar A. S.* Seed protein variation in relation to cytological features of some species in genus *Lotus L.* // *Cytologia.*—1991.—56, N 2.—P. 289—291.
300. *Latha K. A., Pantulu J. V., Krishna R. R. V.* Effects of B chromosomes on leaf phenolic compound patterns in two West African populations of pearl millet (*Pennisetum glaucum (L.) R. Br.*) // *Genet. and Breed.*—1992.—46, N 2.—P. 133—135.
301. *Porter H. L., Rayburn A. L.* B-chromosomes and C-band heterochromatin variation in Arizona maize populations adapted to different altitudes // *Genome.*—1990.—33, N 5.—P. 659—662.
302. *Saralva L. S., de Carvalho C. B.* Genetic evidence of an internal deletion induced by B chromosomes in maize (*Zea mays L.*) // *Rev. bras. genet.*—1993.—16, N 1.—P. 107—113.
303. *Patra N. K., Srivastava H. K., Shauhan S. P.* B chromosomes in spontaneous and induced intercellular chromosome migration of *Papaver somniferum* // *Indian J. Genet. and Plant Breed.*—1988.—48, N 1.—P. 31—42.
304. *Брока М. В.* В-хромосомный полиморфизм в природных популяциях *Picea obovata Ledeb* // *Роль селекции в улучшении латв. лесов.* — Рига: НПО «Силава», Латв. НИИ лесохоз. пробл., 1990.—С. 105—108.
305. *Bjerketvedt D., Laane M. M.* Accessory chromosomes in Norwegian populations of *Paris quadrifolia L.* // *Cytologia.*—1982.—47, N 2.—P. 391—398.
306. *Amouroux-Pezas C.* Etude de la variabilité numerique intra-individuelle induite par des chromosomes surnuméraires de type B chez *Pennisetum violaceum* // *Bull. Soc. bot. Fr. Actual. bot.*—1985.—132, N 2.—P. 81—87.
307. *Steenath H. L., Jagadishchandra K. S.* In vivo and in vitro instability of B chromosomes in palmarosa grass (*Cymbopogon martinii var. motia*) // *Genome.*—1988.—30, N 6.—P. 966—973.
308. *Alfentio M. R., Birchler J. A.* Studies on B chromosome stability during development // *Meydica.*—1991.—36, N 2.—P. 359—366.
309. *Chen Q., Jahier J., Cauderon Y.* The B chromosome system of Inner Mongolian *Agropyron Gaertn.* 3. Cytogenetical evidence for B-A pairing at metaphase // *Hereditas.*—1993.—119, N 1.—P. 53—58.
310. *Puertas M. J., Vega J. M., Romera F., Diez M.* Frequency-dependent fertilization involving rye B chromosomes // *Heredity.*—1988.—61, N 1.—P. 143—147.
311. *Рубцова Э. М.* Развитие эволюционной цитогенетики растений в СССР. — Л.: Наука, 1975.—170 с.
312. *Брожи В. Л., Монахова М. А., Жилин А. М.* Цитогенетическая нестабильность картофеля // *Докл. ВАСХНИЛ.*—1989.—№ 12.—С. 10—13.
313. *Endo T. R.* An *Aegilops longissima* chromosome causing chromosome aberrations in common wheat // *Wheat Int. Serv.*—1985.—N 60.—P. 29.
314. *Watanabe Y.* Chromosome-mosaics observed in variety of wheat "Shirahada" // *Japan J. Genet.*—1962.—37, N 3.—P. 134.
315. *Prasad G., Takahashi R., Yasuda S.* A study of gametogenesis in a mixoploid barley // *Ber. Ohara Inst. landwirt. Biol. Okayama Univ.*—1983.—48, N 3.—P. 175—182.
316. *Rehfeldt G. E., Wells S. P., Woo Y.* Chromosomal imbalances in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) // *Can. J. Genet. and Cytol.*—1983.—25, N 2.—P. 113—116.
317. *McClintock B.* Mechanisms that rapidly reorganize the genome // *Dyn. Genome: Barbara McClintock's Ideas Century Genet.* — New York: Gold Spring Harbor Lab., 1992.—P. 335—357.
318. *Щербakov В. К.* Эндогенный контроль мутаций как адаптивный признак вида // *Экологическая генетика растений и животных: Тез. докл. Всесоюз. конф. (8—10 июня, 1981).* — Кишинев, 1981.—Ч. 1.—С. 87—88.
319. *Гриф В. Г.* Действие пониженных температур на митоз и хромосомы растений // *Цитология.*—1963.—5, № 4.—С. 404—413.
320. *Сенько В. П.* Хромосомные aberrации у твердой пшеницы, вызванные действием повышенной температуры, гамма-лучей и быстрых нейтронов // *Цитология и генетика.*—

- 1969.—3, № 3.—С. 280—282.
321. *Машкина О. С.* Формирование диплоидной пыльцы у тополя под действием повышенной температуры // Изв. АН СССР. Сер. биол.—1992.—№ 1.—С. 66—78.
322. *Кабанов В. В.* Структура и функции ядер в клетках растений при засолении субстрата хлористым натрием // Метаболизм клеточного ядра и ядерно-цитоплазматические отношения. — Киев, 1970.—С. 362—363.
323. *Кулиева Ф. Б., Шамина Э. Б., Строганов Б. П.* Действие высоких концентраций хлористого натрия на размножение клеток *S. capillaris in vitro* // Физиология растений.—1975.—22, № 1.—С. 131—135.
324. *Кудин А. Н., Шкварников П. К.* Мутагенный эффект элементов минерального питания растений // Генетика и селекция на Украине: Материалы 2-го съезда генетиков и селекционеров Украины. — Киев: Наук. думка, 1971.—Ч. 1.—С. 61—62.
325. *Chaurasia L.* Induction of mitotic and amitotic anomalies in *Alium sativum* by urea // Indian J. Expt. Biol.—1979.—17, N 1.—P. 117—119.
326. *Алиев Р. Т., Гаджиева Ш. И., Джавадова Л. Г. и др.* Изменение структурного состояния ДНК в листьях пшеницы в связи с засухой // 3-й Съезд Всерос. о-ва физиологов растений. (С.-Петербург, 24—29 июня, 1993): Тез. докл. — С.-Петербург, 1993.— Вып. 1.—С. 5.
327. *Horvath Z.* Behavior of drying induced chromosomal aberrations during plant growth // Connect. between Biol. Basic Res. and Environ. Protec.: 19th Congr. Hung. Biol. Soc. and Bessenyei Gyotgy Coll., Nyi'regyhaza (23—25 Aug., 1990): Abstr. — Nyi'regyhaza, 1990.— P. 42.
328. *Mottinger G. P., Johns M. A., Trilleng M.* Mutation of the *adh1* gene in maize following infection with barley strict mosaic virus // Mol. and Gen. Genet.—1984.—195, N 1—2.— P. 367—369.
329. *Жук И. П., Кунах В. А., Грабченко Н. И.* Влияние вируса табачной мозаики на митотическую активность и хромосомный аппарат культуры клеток томата // Цитология и генетика.—1985.—19, № 5.—С. 331—334.
330. *Киряк Г. Я., Настас Л. А., Завертайло Т. Ф.* Влияние вируса карликовой мозаики кукурузы на фенотипическую изменчивость гибридных растений F₁ кукурузы // Влияние фитопатогенов на репродуктивную систему растений хозяев. — Кишинев, 1989.—С. 32—44.
331. *Gavrila L., Michaescu G.* Nucleolus-organizing chromosomes and ribosomal gene amplification phenomenon in root nodule cells of *Trifolium pratense*: an electronmicroscopic study // Cytologia.—1992.—57, N 1.—P. 15—20.
332. *Olszewska M. J., Legocki A. B.* Changes in DNA content during *Rhizobial* nodule development in *Lupinus luteus* L. I. Cytometry and autoradiography // Biol. Zentralbl.—1989.—108.— S. 221—230.
333. *Молчан И. М., Андрияш В. П.* Мутагенное действие генетически отдаленной пыльцы у ржи и ячменя // Докл. ВАСХНИЛ.—1975.—1, N 2.—С. 7—8.
334. *Черезанова Л. В., Мелик-Саркисов О. С., Овчинникова В. Н.* Цитогенетический эффект сахаров // Генетика.—1991.—27, № 8.—P. 1372—1378.
335. *Cullis C. A.* The generation of somatic and heritable variation in response to stress // Amer. Natur.—1987.—130, Suppl.—P. 62—73.
336. *Пеннер О. Ф., Бадаев Н. С., Турбин Н. В.* Варьирование количества ДНК у форм гексаплоидных тритикале в зависимости от природно-климатических условий // Докл. ВАСХНИЛ.—1988.—№ 4.—С. 2—3.
337. *Сиволоп Ю. М., Бойко Е. В.* Изменчивость рДНК у сортов ячменя с различной гомеостатичностью // Цитология и генетика.—1993.—27, № 5.—С. 65—74.
338. *Brakke M. K.* Mutations, the aberrant ratio phenomenon, and virus infection of maize // Annu. Rev. Phytopathol.—1984.—22.—P. 77—94.
339. *Nevers P., Stephed N. S., Saedler H.* Plant transposable elements // Adv. Bot. Res.—1986.— 12.—P. 103—203.
340. *Fedoroff N. V.* Maize transposable elements in development and evolution // Amer. Zool.— 1989.—29.—P. 549—555.
341. *Першина Л. А., Хвостова В. В.* Феногенетика мутантов гороха с измененной структурой стебля // Цитогенетика гибридов, мутаций и эволюция кариотипа. — Новосибирск: Наука, 1977.—С. 167—181.
342. *Кириллова Э. Н., Бочарникова Н. И.* Соотношение ауксинов и ингибиторов роста у карликовых и сильнорослых мутантов томатов // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук.—1986.—№ 5.—С. 73—74.
343. *Мелехов Е. И., Лаврентьев А. А.* Накопление абсцизовой кислоты в растениях карликового и высокорослого сортов гороха под влиянием гормонального гербицида // Докл. АН СССР.—1989.—309, № 6.—С. 1491—1494.
344. *Ложникова В. Н., Иванова Й., Дудко Н. Д. и др.* Рост, эндогенные фитогормоны и продуктивность высокорослых и карликовых форм томатов // Физиология растений.— 1990.—315, № 3.—С. 762—765.

345. Zhu Yu-xian, Shan Xueyan, Qin Ruizhen, Chen Zhang-liang. High endogenous isopentyl adenine content coincided with an extremely shooty rice phenotype // *Plant Physiol.*—1993.—102, N 1, Suppl.—P. 23.
346. Романова Л. В., Павлюк Л. В. Гиббереллиновая и ауксиновая активность пшеницы с генотипом гибридной карликовости // *С.-х. биология.*—1978.—13, № 5.—С. 779—781.
347. Сидорова К. К., Тянутова Г. В., Попова В. С., Ужницева Л. П. Изучение естественной и индуцированной мутабельности мутантов гороха // *Генетика.*—1975.—11, № 12.—С. 15—23.
348. Saccardo F. Duplicazioni indotte in pisello (*Pisum sativum*) // *Genet. agr.*—1980.—34, N 1—2.—P. 186—187.
349. Гексли Дж. Рак как биологическая проблема. — М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1960.—178 с.
350. Краевой С. Я., Михалова М. Р. Об уродствах томатов, возникших при межвидовой гибридизации // *Пробл. онкологии и тератологии растений.* — Л.: Наука, 1975.—С. 279—283.
351. Шпота В. И., Воскресенская Г. С., Бочкарев М. И. Корневые опухоли у межвидовых гибридов *Brassica* // Там же.—С. 292—295.
352. Сидорова К. К. Генетические аспекты роста растений гороха. Генетический контроль биосинтеза гиббереллинов // *Рост и устойчивость растений.* — Новосибирск, 1988.—С. 81—90.
353. Виленский Е. Р., Щербаков В. А. Эндогенные гиббереллины в листьях ячменя при облучении на разных этапах органогенеза // *Докл. ВАСХНИЛ.*—1978.—№ 1.—С. 20—21.
354. Виленский Е. Р., Щербаков В. А. Роль фитогормонов в естественном и индуцированном мутационном процессе // *Цитология и генетика.*—1985.—19, N 3.—С. 214—217.
355. Pandey K. N., Kemp T. R., Sabharwal P. S. Cell division factors (cytokinins) from irradiated plant tissue // *Nature.*—1978.—271, N 5644.—P. 449—450.
356. Brian P. W. Hormones in healthy and diseased plants // *Proc. Roy. Soc.*—1978.—200, N 1140.—P. 231—243.
357. Morris R. O. Genes specifying auxin and cytokinin biosynthesis in phytopathogens // *Annu. Rev. Plant Physiol.*—1986.—37.—P. 509—538.
358. Nandi S. K., Latham D. S., Palni L. M. S. et al. 6-benzylaminopurine and its glycosides as naturally occurring cytokinins // *Plant Sci.*—1989.—61, N 2.—P. 189—196.
359. Андрианов В. А. Молекулярно-генетические основы индукции опухолей у растений агробактериями // *Итоги науки и техника.* — М.: ВИНТИ, 1989.—С. 82—208.—(С. Общая генетика; Т. 11).
360. Слепян Э. И. Проблема патологических образований у растений, ее аспекты и их значение для науки, народного хозяйства и медицины // *Проблемы онкологии и тератологии растений.* — Л.: Наука, 1975.—С. 5—16.
361. Palni L. M. S., Tay S. A. B., Nandi S. K., et al. Cytokinin biosynthesis in plant tumour tissues // *Biol. plant.*—1985.—27, N 2—3.—P. 195—203.
362. Nandi S. K., de Klerk G. J. M., Parker C. W., Palni L. M. S. Endogenous cytokinin levels and metabolism of zeatin riboside in genetic tumour tissues and non-tumourous tissues of tobacco // *Physiol. plant.*—1990.—78, N 2.—P. 197—204.
363. Kung S. D. Role of cytokinin in *Nicotiana* genetic tumors — a working hypothesis // *Physiol. plant.*—1991.—82, N 3.—P. 474—476.
364. Бузовкина И. С., Кнешке И., Лутова Л. А. Моделирование опухолевого образования *in vitro* у линий и гибридов редиса // *Генетика.*—1993.—29, № 6.—С. 1002—1008.
365. Рекословская Н. И., Гамбург К. З., Клыба В. И., Маркова Т. А. Динамика содержания триптофана и индолилуксусной кислоты в культивируемых клетках табака // *Физиология и биохимия культур растений.*—1986.—18, № 2.—С. 160—168.
366. Щербаков В. К. Формы эпигеномной изменчивости и наследственные изменения, вызываемые условиями выращивания растений // *Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции.*—1976.—58, № 1.—С. 110—123.
367. Cebrat S. Kierunkowosc rekombinacyjnych zmian wewnatrzgenomowych // *Kosmos.*—1987.—36, N 3.—P. 593—605.
368. Kuiper D., Kuiper P. J. C., Lambers H., et al. Cytokinin concentration in relation to mineral nutrition and benzyladenine treatment in *Plantago major ssp. pleiosperma* // *Physiol. plant.*—1989.—75, N 4.—P. 511—517.
369. Кузнецова Л. Г., Новичкова Н. С., Швеллева Е. В., Ракитина Т. Я. Азотный стресс, рост и содержание цитокининов в листьях клевера // Второй съезд Всесоюз. о-ва физиологов растений: Тез. докл. (Минск, 24—29 сент, 1990). — Минск, 1990.—С. 49.
370. Кудоярова Г. Р., Докичева Р. А., Веселов С. Ю. и др. БАП-индуцированная ростовая реакция растений пшеницы и эндогенное содержание гормонов, обусловленное уровнем минерального питания // *Физиология растений.*—1993.—40, № 6.—С. 893—897.
371. Ofir M., Gross Y., Bangerth F., Kigel J. Heat stress effects on yield and hormone levels in *Phaseolus vulgaris* L. // *Physiol. plant.*—1990.—79, N 2, Pt. 2.—P. 118.
372. Давоян Н. И., Тырнов В. С., Суханов В. И. Продолжительность митотического цикла у

- гаплоидов, диплоидов и тетраплоидов кукурузы // III Всесоюз. совещ. по полиплоидии: Тез. докл. — Минск, 1970.—С. 79.
373. Елифанова Е. И. Гормоны и размножение клеток. — М.: Наука, 1965.—242 с.
374. Inze D., Ferrara P., Hemerly A., Montagu V. Control of cell division in plants // Biochem. and Trans.—1992.—20, N 1.—P. 80—84.
375. Кунах В. А., Чугункова Т. В., Буйдин В. В. Влияние экзогенных фитогормонов на динамику плоидности проростков ячменя, обработанных полиплоидогенами // Третий съезд Всесоюз. о-ва генетиков и селекционеров им Н. И. Вавилова (Ленинград, 16—20 мая 1977 г.): Тез. докл. — Л.: Наука, 1977.—С. 249.
376. Кунах В. А. Цитогенетическая характеристика культуры ткани гаплопappa (кукурузы) // Культура изолированных органов, тканей и клеток растений. — М.: Наука, 1970.—С. 155—158.
377. Мелик-Саркисов О. С., Черезанова Л. В., Овчинникова В. Н. Экзогенные фитогормоны как фактор цитогенетической изменчивости клеток картофеля в культуре *in vitro* // С.-х. биология.—1994.—№ 1.—С. 69—73.
378. Виленский Е. Р. Модифицирующие эффекты фитогормонов при облучении вегетирующих растений // 2-я Всесоюз. конф. по с.-х. радиологии (Обнинск, 16—20 июля, 1984): Тез. докл. — Обнинск, 1984.—Т. 2.—С. 6—7.
379. Bennici A., Buiatti M., D'Amato F., Pagliai M. Nuclear behavior in *Haploappus gracilis* callus grown *in vitro* on different culture media // Colloq. int. CNRS.—1970.—N 193.—P. 245—250.
380. Кунах В. А., Зосимович В. П. Влияние кинетина на уровень и типы aberrаций хромосом в культуре тканей *Haploappus gracilis* // Генетика.—1977.—13, № 8.—С. 1355—1365.
381. Кунах В. А., Сидоренко П. Г., Зосимович В. П. Влияние кинетина на репродукцию клеток различной плоидности // Успехи полиплоидии. — Киев: Наук. думка, 1977.—С. 203—215.
382. Кунах В. А., Аллатова Л. К. Роль фитогормонов в изменчивости числа хромосом в культуре тканей *Haploappus gracilis* // Докл. АН СССР.—1979.—245, № 4.—С. 967—970.
383. Boucaud M.-T., Gaultier J.-M. Cytophotometric study and statistical analysis of ploidy evolution in cultured tissues of *Nicotiana tabacum* // Physiol. plant.—1981.—51, N 2.—P. 207—214.
384. Paulini K., Mohr W. Hormone-dependent polyploidy in the *Glandula orbitalis externa* and *Glandula infraorbitalis* of animals of different age // Beitr. Pathol.—1975.—156, N 1.—P. 65—74.
385. McClintock B. The significance of responses of the genome to challenge // Science.—1984.—226, N 4676.—P. 792—801.
386. Wills C. The possibility of stress-triggered evolution // Lect. Notes. Biomath.—1984.—N 53.—P. 299—312.
387. Parsons P. A. Evolution rates under environmental stress // Evol. Biol.—New York; London, 1987.—Vol. 21.—P. 311—347.
388. Matters G. L., Scandalios J. G. Changes in plant gene expression during stress // Dev. Genet.—1986.—7, N 4.—P. 167—175.

Ин-т молекуляр. биологии и генетики
НАН Украины, Киев

Поступила в редакцию
20.04.95