

УДК 635.21: 631.527.52: 575.13

## ИЗУЧЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ СОРТОВ КАРТОФЕЛЯ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ПЦР-АНАЛИЗА ДНК ОРГАНЕЛЛ

© 2007 г. Т. А. Гавриленко, О. Ю. Антонова, Л. И. Костина

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н.И. Вавилова,  
Санкт-Петербург 190000  
e-mail: t-gavrilenko@yahoo.com

Поступила в редакцию 16.08.2006 г.

Генетическое разнообразие 98 сортов картофеля отечественной и зарубежной селекции исследовано при помощи ПЦР с органеллоспецифичными праймерами. Выявлен полиморфизм как пластидных (*atpE*, *trnG/trnR*), так и митохондриальных локусов (*rps10*, *atp6*). В изученной выборке сортов выявлено восемь различных гаплотипов. Показан незначительный уровень полиморфизма оргanelльных ДНК у сортов картофеля – подавляющее число сортов (91 или 92,9%) относились лишь к двум гаплотипам (I и II), из них 62 сорта имели один и тот же “культурный” тип цитоплазмы (гаплотип I). По частоте встречаемости основных гаплотипов селекционные сорта отечественной и зарубежной селекции не различались.

Генетическое разнообразие видов картофеля (род *Solanum* L., секция *Petota* Dumort.), произрастающих от юго-западных районов США до южных границ Чили, включает 228 диких и 7 культурных видов, в том числе возделываемый картофель *Solanum tuberosum* L. [1]. Картофель находится на четвертом месте в мире среди наиболее важных продовольственных культур после пшеницы, кукурузы и риса [1]. В то же время картофель относится к тем сельскохозяйственным культурам, возделывание которых требует наиболее интенсивного использования химических средств защиты от болезней и вредителей [2]. Такую ситуацию можно объяснить низким уровнем генетического разнообразия возделываемого картофеля [3, 4], что может быть связано с рядом причин:

1) небольшим числом интродукций южноамериканских культурных видов в Европу [5] и ограниченным набором исходных форм, использованных в селекционных программах, – только на основе сорта Early Rose было создано более 1000 селекционных сортов [6];

2) низким уровнем интрогрессии во вновь создаваемые селекционные сорта генетического материала диких видов – из-за барьеров нескрещиваемости в селекционные программы вовлечено менее 10% диких видов картофеля [7];

3) ограничением возможностей генетических и селекционных исследований из-за высокой степени гетерозиготности и тетраплоидной природы генома картофеля *Solanum tuberosum* L., а также из-за отсутствия коллекций инбредных генетически маркированных линий.

Одним из подходов к оценке меж- и внутривидового генетического разнообразия является ана-

лиз полиморфизма последовательностей хлоропластной (хлДНК) и митохондриальной (мтДНК) ДНК. У диких и культурных видов картофеля обнаружено большое разнообразие гаплотипов [8–11]. У диких видов выделяют пять основных (T, W, C, S, A) [12] и ряд минорных типов пластидного генома [11]. W, или “дикий”, тип пластома выявлен у большинства изученных диких видов [12]. T (или “tuberosum”) тип пластома, связанный с делецией хлДНК размером 241 пн, – уникален и встречается только у двух (*S. tuberosum* L. и *S. tarijense* Hawkes) из 235 видов картофеля [14]. T-тип хлДНК имеет подавляющее число изученных европейских сортов и чилийских аборигенных форм *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* [15–18]. У большинства исследованных немецких сортов выявлены β- или α-типы хондриома, из которых β-тип являлся преобладающим [9, 13]. Поэтому у возделываемого картофеля T/β-тип цитоплазмы называют “культурным”, а W/α – “диким” [9, 13]. В настоящее время разработаны специфичные праймеры, позволяющие различать наиболее распространенные типы геномов органелл посредством полимеразной цепной реакции (ПЦР) [9, 13].

Известно достаточно большое число работ по изучению изменчивости цитоплазматических геномов селекционных сортов зарубежной селекции [9, 13, 16–18]. Для генофонда сортов отечественной селекции такие исследования не проводились. Целью данной работы было изучение генетического разнообразия сортов картофеля различного происхождения при помощи ПЦР с праймерами, специфичными к ряду последовательностей хл- и мтДНК.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В настоящей работе были изучены 98 образцов культурного картофеля *Solanum tuberosum* L. из коллекции ВИР, представляющих две группы сортов различного происхождения: 1) 63 сорта российской селекции и селекции стран СНГ; 2) 35 сортов зарубежной селекции (страны Европы и США), в том числе стародавние сорта, являющиеся родоначальниками многих сотен современных сортов.

Выделение тотальной ДНК проводили из молодых листьев растений с использованием метода Винанда и Файкса [19] с некоторыми модификациями. Анализ полиморфизма пластидных геномов проводили при помощи ПЦР с использованием праймеров ALC\_1/ALC\_3 и NTCP9, специфичных к локусам *atpE* и *trnG/trnR* хлДНК соответственно [9, 20], а изучение полиморфизма мтДНК – при помощи праймеров AL\_Mt2/ALM\_3 и ALM\_4/ALM\_5, специфичных к локусам *atp6* и *rps10* соответственно [9, 13]. Используемые в работе специфичные праймеры позволяют идентифицировать основные типы цитоплазм картофеля. Так, при амплификации ДНК культурного картофеля с парой праймеров ALC\_1/ALC\_3 и разделении полученных продуктов в агарозных гелях выявляются два типа фрагментов размерами 380 и 620 пн, являющихся маркерами “культурного” (Т) и “дикого” (W) типов пластидных геномов соответственно [9, 13]. При разделении в агарозных гелях продуктов амплификации ДНК с парой праймеров ALM\_4/ALM\_5 образуется два типа фрагментов, имеющих размеры 2.4 и 1.6 тпе и являющихся маркерами  $\alpha$ - и  $\beta$ -типов мт-геномов картофеля соответственно [9, 13]. Обозначения аллелей указанных выше локусов оргanelльных геномов картофеля приведены в соответствии с классификацией Лоссля [9, 13] и с дополнениями согласно Антоновой и Гавриленко [8].

Условия проведения ПЦР соответствовали протоколам авторов – разработчиков праймеров [9, 13, 20]. Разделение полученных фрагментов проводили электрофорезом в агарозных гелях в буфере TBE, а также в 6% или в 10% ПААГ как в денатурирующих, так и в неденатурирующих условиях.

Оценку достоверности различий между группами сортов проводили, сравнивая их попарно при помощи критерия  $t_{\phi}$  [21].

## РЕЗУЛЬТАТЫ

ПЦР со специфичными праймерами позволяет оценить внутривидовой полиморфизм по локусам хл- и мтДНК. В настоящей работе изменчивость оргanelльных ДНК была проанализирована у 98 сортов картофеля по двум пластидным (*atpE*, *trnG/trnR*) и двум митохондриальным (*rps10*, *atp6*) локусам.

В изученной выборке сортов были обнаружены только два аллеля пластидного локуса *atpE* (рисунок, а). Большинство сортов (63 из 98) содержали аллель Т, т.е. обладали “*tuberosum*”-типом пластома, и 35 сортов имели аллель W, т.е. характеризовались пластомом “дикого” типа (таблица).

В пластидном локусе *trnG/trnR* у изученных сортов были выявлены три аллеля (рисунок, б). Большинство сортов (65 из 98) содержали аллель 6; аллель 8 был найден у 32 сортов и только у одного сорта Flourball был обнаружен аллель 7 (см. таблицу).

В митохондриальном локусе *atp6* были выявлены два аллеля – 1 или 0 (рисунок, в). В случае обнаружения нулевого аллеля отсутствие продуктов амплификации было подтверждено в трех независимых экспериментах. Аллель 0 имели 65 сортов из 98 изученных, остальные 33 сорта содержали аллель 1 данного локуса.

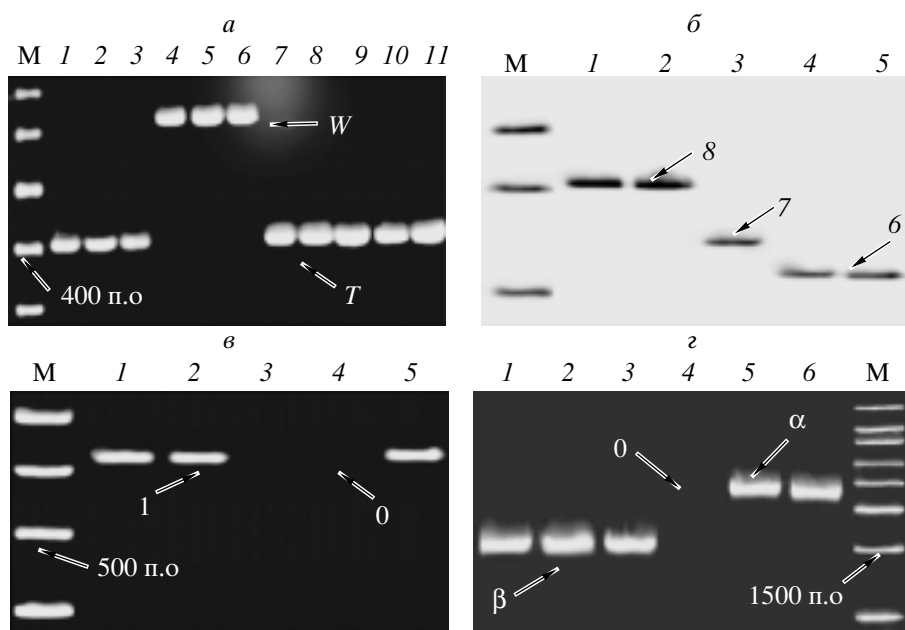
Наконец, митохондриальный локус *rps10* у исследованных сортов был представлен тремя аллелями –  $\alpha$ ,  $\beta$  и 0 (рисунок, г); наиболее распространенной оказался аллель  $\beta$  (66 сортов) (таблица).

Между группами сортов отечественной и зарубежной селекции не выявлено различий по частоте встречаемости аллелей изученных локусов.

Анализ полученных результатов показал, что оргanelльные геномы сортов характеризуются устойчивыми сочетаниями аллелей. Так, у подавляющего большинства сортов (93 из 98 изученных) в пластидных локусах *atpE* и *trnG/trnR* выявлялись два варианта сочетания аллелей: либо Т и 6 (“культурный” тип хлДНК), либо W и 8 (“дикий” тип хлДНК). Аналогично, у 93 сортов из 98 изученных в мт-локусах *atp6* и *rps10* выявлялись сочетания аллелей либо 0 и  $\beta$  (“культурный” тип мтДНК), либо 1 и  $\alpha$  (“дикий” тип мтДНК) (таблица 1).

Сопоставление результатов анализа хл- и мтДНК позволило выявить среди 98 изученных сортов восемь гаплотипов, причем подавляющее большинство сортов (91 сорт, или 92.9%) относилось лишь к двум гаплотипам – I и II (таблица). Наиболее распространенный гаплотип I, выявленный у 62 сортов, характеризовался сочетанием хлДНК и мтДНК “культурных” типов. В случае гаплотипа II присутствие хлДНК “дикого” типа совпадало с наличием “дикого” типа мтДНК (таблица). Таким образом, два преобладающих гаплотипа I и II соответствовали “культурному” (Т/ $\beta$ ) и “дикому” (W/ $\alpha$ ) типам цитоплазм [9]. Гаплотип III (W/0) и гаплотипы IV–VIII с необычными сочетаниями аллелей хл- и мтДНК были выявлены лишь у единичных сортов: Аксамит, Hilda, Paul Wagner, Flourball, Alaska Frostless, Малиновка и Брянская новинка (таблица).

По частоте встречаемости основных гаплотипов (I и II) селекционные сорта отечественной и зарубежной селекции не отличались друг от друга, однако процент редких гаплотипов у отече-



Продукты амплификации с органеллоспецифичными праймерами у сортов возделываемого картофеля. Стрелками с цифрами указаны различные варианты выявленных аллелей. *a* – праймеры ALC\_1/ALC\_3 (пластидный локус *atpE*). Сорта: 1 – Early Rose, 2 – Jubel, 3 – Sante, 4 – Скарб, 5 – Лазурит, 6 – Невский, 7 – Камераз, 8 – Зарево, 9 – Темп, 10 – Елизавета, 11 – Исток. М – маркер EZ100 bp, Bio-Rad. Электрофорез в 1.4% агарозном геле; *б* – праймер NTCP 9 (пластидный локус *trnG/trnR*). Сорта: 1 – Арта, 2 – Выток, 3 – Flourball, 4 – Ella, 5 – Горизонт. М – маркер EZ100 bp, Bio-Rad. Электрофорез в 10% ПААГ в денатурирующих условиях (окраска серебром); *в* – праймеры AL\_Mt2/ALM\_3 (митохондриальный локус *atp6*). Сорта: 1 – Adretta, 2 – Утенок, 3 – Еписуре, 4 – Симфония, 5 – Рождественский. М – маркер EZ100 bp, Bio-Rad. Электрофорез в 1.4% агарозном геле; *г* – праймеры ALM\_4/ALM\_5 (митохондриальный локус *rps10*). Сорта: 1 – Early Rose, 2 – Provita, 3 – Луговской, 4 – Hilta, 5 – Dorisa, 6 – Лазурит. М – маркер Jetway 5000, Genomed GmbH. Электрофорез в 0.8% агарозном геле.

ственных сортов по сравнению с зарубежными был в 2 раза ниже (4.8 и 11.6% соответственно) (таблица).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты указывают на незначительный уровень полиморфизма органелльных ДНК у селекционных сортов картофеля. Подавляющее число сортов (91 из 98 изученных, или 92.9%) относились лишь к двум гаплотипам (I и II), из них 62 сорта (63.3%) имели один и тот же “культурный” тип цитоплазмы (гаплотип I).

Степень регистрируемого полиморфизма у сортов картофеля, выявленная в настоящей работе, оказалась значительно ниже, чем изменчивость тех же цитоплазматических локусов, обнаруженная ранее у видов рода *Solanum* L. [8]. Так, если у сортов картофеля выявлены только три аллеля пластидного локуса *trnG/trnR* (6, 7, 8), то у изученных видов рода *Solanum* L. обнаружены восемь аллелей этого локуса (1–8) [8]. Аналогично, у сортов картофеля были выявлены только два аллеля пластидного локуса *atpE* (Т и W), а у видов данный локус был представлен четырьмя аллелями [8]. Из восьми аллелей митохондриального локуса *rps10*, выявленных нами у видов рода

*Solanum* L. [8], у сортов были обнаружены только три аллеля ( $\alpha$ ,  $\beta$  и 0). Наконец, у сортов присутствовали две аллеля локуса *atp6* мтДНК (0 и 1), в то время как у изученных видов – три аллеля (0, 1 и 2) [8]. Необходимо отметить, что группы отечественных и зарубежных сортов статистически не различались по частотам встречаемости аллелей изученных локусов хл- и мтДНК: в обеих группах преобладающим был гаплотип I (таблица).

Причины преобладания у селекционных сортов “культурного” типа цитоплазмы (гаплотип I) объясняет анализ их родословных [6]. Как было отмечено выше, более 1000 селекционных сортов происходят от сорта Early Rose, являющегося сеянцем сорта Garnet Chili, производного сорта Rough Purple Chili – предположительно чилийского аборигенного образца (интродукция Гудрича 1853 г.), имеющего “культурный” тип цитоплазмы. Этот же тип цитоплазмы имеет подавляющее число чилийских аборигенных сортов *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* [10, 15, 22].

Изучение реципрокных гибридов, полученных в меж- и внутривидовых (с *S. tuberosum* subsp. *andigena*) скрещиваниях чилийских образцов, выявило положительное влияние “культурного” типа цитоплазмы на урожайность растений, с одной

## Распределение сортов картофеля различного происхождения по гаплотипам

| Гаплотип*     | Всего (%)  | Число (%) зарубежных сортов  | Число (%) отечественных сортов  |
|---------------|------------|--|---|
| I. T/6/β/0    | 62 (63.3%) | 22 (62.9%)<br>Agave, Baltica, Bintje, Cobbler, Deodara, Desiree, Early Rose, Ella, Epicure, Garnet Chili, Hindenburg, Jubel, Paterson Victoria, Provita, Reichskanzler, Quarta, Russet Burbank, Sante, Sonate, Xenia, Симфония, Синюха | 40 (63.5%)<br>Агрономический, Атлант, Бронницкий, Гатчинский, Горизонт, Детскосельский, Елизавета, Журавинка, Заравшан, Зарина, Зарево, Имандра, Исток, Камераз, Катунский, Комсомолец 20, Лорх, Лошицкий, Луговской, Лыбидь, Матрешка, Милавица, Мурманский, Нарочь, Оредежский, Петербургский, Победа, Повировец, Прамень, Приекульский ранний, Приобский, Радуга, Северная Роза, Синеглазка, Сузорье, Талисман, Темп, Фитофтороустойчивый, Энергия, Янтарный |
| II. W/8/α/1   | 29 (29.6%) | 9 (25.7%)<br>Adretta, Apta, Carla, Delikat, Dorisa, Galina, Karlana, Rasant, Turbella  | 20 (31.8%)<br>Альпинист, Арина, Веселовский 2–4, Весна Белая, Выток, Дельфин, Дина, Жаворонок, Жуковский ранний, Зов, Лазурит, Ласунак, Марс, Невский, Рождественский, Румянка, Свитанок Киевский, Скарб, Утенок, Чародей   |
| III. W/8/0/1  | 1 (1.0%)   | 0  | 1 (1.6%)<br>Аксамит   |
| IV. W/6/0/1   | 1 (1.0%)   | 1 (2.9%)<br>Hilta  | 0   |
| V. W/6/β/0    | 2 (2.0%)   | 0  | 2 (3.2%)<br>Брянская новинка, Малиновка   |
| VI. W/8/α/0   | 1 (1.0%)   | 1 (2.9%)<br>Paul Wagner  | 0   |
| VII. W/7/β/1  | 1 (1.0%)   | 1 (2.9%)<br>Flourball  | 0   |
| VIII. T/8/β/1 | 1 (1.0%)   | 1 (2.9%)<br>Alaska Frostless   | 0   |

\* Указаны аллели, выявленные соответственно в локусах *atpE/trnGtrnR/rps10/atp6*.

стороны [23, 24], и индукцию пыльцевой стерильности у сформировавшихся гибридов, с другой [25, 26]. Эти качества чилийские аборигенные сорта *S. tuberosum* subsp. *tuberosum*, так же как и сорт Early Rose, передавали всем своим потомкам по материнской линии [25, 26]. Поэтому при создании высокоурожайных сортов предпочтительно было использовать Early Rose в качестве материнской формы, а полученные в скрещиваниях с Early Rose растения обладали стерильной пылью и поэтому могли в дальнейшем использоваться только в качестве женского родителя. Таким образом, эффекты “культурного” типа цитоплазмы на урожайность растений и стерильность пыльцы гибридов явились причиной широкого распространения данного типа цитоплазмы среди селекционных сортов картофеля.

Редкие же гаплотипы стародавних сортов связаны с другими независимыми интродукциями неродственных образцов южноамериканского картофеля. Например, сорт Paul Wagner (гаплотип VI) получил цитоплазму по материнской линии от сорта Industrie, восходящего по материнской линии к Erste von Nassengrund – сорту старой континентально-европейской группы, берущей свое начало от *S. tuberosum* subsp. *andigena* из первых испанских интродукций 1580–1600 гг. [6]. Старый сорт Flourball, имеющий гаплотип VII, близок к группе Daber – более ранней интродукции 1830-х годов. Данный сорт фертилен и использовался в скрещиваниях преимущественно с отцовской стороны [6], поэтому среди современного сортимента его цитоплазма не получила широкого распространения.

Анализ родословных сортов с “дикими” типами цитоплазм (гаплотипы II и III) и редких гаплотипов (IV–VIII) показал, что по материнской линии такие сорта обычно восходят к гибридам *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* с одним или несколькими культурными и/или дикими видами: *S. tuberosum* subsp. *andigena* (Paul Wagner), *S. acaule* (Alaska Frostless), *S. demissum* (Веселовский 2–4, Невский, Арина, Брянская новинка) и рядом других. Большинство сортов с “диким” типом цитоплазмы были созданы за последние 40 лет, когда в селекции картофеля стала широко использоваться межвидовая гибридизация. Однако, как уже отмечалось выше, число диких видов, способных скрещиваться с возделываемым картофелем, чрезвычайно ограничено из-за барьеров несовместимости. Расширению генетического разнообразия сортов картофеля, в том числе и по цитоплазматическим факторам, могут способствовать современные методы биотехнологии, в частности, методы соматической гибридизации растений [27].

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 06-04-08352).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Hawkes J.G. The Potato, Evolution, Biodiversity and Genetic Resources. L.: Belhaven, 1990. 260 p.
2. Davidse L.C., Henken J., van Dalen A. et al. Nine years of practical experience with phenylamide resistance in the Netherlands // Netherlands J. Plant Pathol. 1989. V. 95. P. 197–213.
3. Mendoza H.A., Haynes F.L. Genetic relationship among potato cultivars grown in the United States // Hortscience. 1974. V. 9. P. 328–330.
4. Ross H. Potato Breeding – problems and perspectives. Berlin: Paul Parey, 1986. 132 p.
5. Salaman R.N. The history and the social influence of the potato // Revised impression / Ed. Hawkes J.G. Cambridge (U.K): Cambridge Univ. Press, 1985.
6. Костина Л.И. Выделение исходного материала для селекции картофеля на основе генеалогии. СПб: Изд-во ВИР, 1992. 106 с.
7. Будин К. З., Гавриленко Т. А. Генетические основы отдаленной гибридизации картофеля // Генетика. 1994. Т. 30. № 10. С. 1413–1422. (Budín K., Gavrilenko T. Genetic basis of remote hybridization in potato (Review) // Rus. J. Genetics. 1994. V. 30. № 10. P. 1225–1233.
8. Антонова О.Ю., Гавриленко Т.А. Полиморфизм последовательностей органелльных ДНК видов картофеля // Экологическая генетика. 2006. Т. IV. С. 3–10.
9. Lossl A., Gotz M., Braun A., Wenzel G. Molecular markers for cytoplasm in potato: male sterility and contribution of different plastid-mitochondrial configurations to starch production // Euphytica. 2000. V. 116. P. 221–230.
10. Sukhotu T., Kamijima O., Hosaka K. Nuclear and chloroplast DNA differentiation in Andean potatoes // Genome. 2004. V. 47. P. 46–56.
11. Sukhotu T., Kamijima O., Hosaka K. Genetic diversity of the Andean tetraploid cultivated potato (*Solanum tuberosum* L. subsp. *andigena* Hawkes) evaluated by chloroplast and nuclear DNA markers // Genome. 2005. V. 48. P. 55–64.
12. Hosaka K. Who is the mother of the potato? – restriction endonuclease analysis of chloroplast DNA of cultivated potatoes // Theor. Appl. Genet. 1986. V. 72. P. 606–618.
13. Lossl A., Adler N., Horn R. et al. Chondriome-type characterization of potato: mt  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ,  $\epsilon$  and novel plastid-mitochondrial configurations in somatic hybrids // Theor. Appl. Genet. 1999. V. 98. P. 1–10.
14. Hosaka K. T-type chloroplast DNA in *Solanum tuberosum* L. ssp. *tuberosum* was conferred from some populations of *S. tarijense* Hawkes // Amer. J. Potato Res. 2003. V. 80. P. 21–32.
15. Hosaka K., Hanneman R.E. The origin of the cultivated potato based on chloroplast DNA // Theor. Appl. Genet. 1988. V. 76. P. 172–176.
16. Powell W., Baird E., Duncan N., Waugh R. Chloroplast DNA variability in old and recently introduced potato cultivars // Ann. Appl. Biol. 1993. V. 123. P. 403–410.
17. Prowan J., Powell W., Dewar H. et al. An extreme cytoplasmic bottleneck in the modern European cultivated potato (*Solanum tuberosum*) is not reflected in decreased levels of nuclear diversity // Proc. R. Soc. Lond. B. 1999. V. 266. P. 633–639.
18. Waugh R., Glendinning D.R., Duncan N., Powell W. Chloroplast DNA variation in European potato cultivars // Potato Res. 1990. V. 33. P. 505–513.
19. Wienand U., Feix G. Zein specific restriction enzyme fragments of maize DNA // FEBS Letters. 1980. V. 116. P. 14–16.
20. Bryan G.J., McNicoll J., Ramsay G. et al. Polymorphic simple sequences repeat markers in chloroplast genomes of Solanaceous plants // Theor. Appl. Genet. 1999. V. 99. P. 859–867.
21. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. школа, 1980. 294 с.
22. Швачко Н.А., Антонова О.Ю., Костина Л.И., Гавриленко Т.А. Полиморфизм ядерной и цитоплазматических ДНК у аборигенных чилийских сортов *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* // Современное состояние и перспективы развития селекции и семеноводства картофеля (к 75-летию ВНИИКХ им. А.Г. Лорха). Вопросы картофелеводства. М.: Изд-во ВНИИКХ, 2006. С. 205–211.
23. Maris B. Analysis of an incomplete diallele cross among three ssp. *tuberosum* varieties and seven long-day adapted ssp. *andigena* clones of the potato // Euphytica. 1989. V. 41. P. 163–182.
24. Plaisted R.L. Utilization of germplasm in breeding programmes – use of cultivated tetraploids // Prospect for the potato in the developing worlds. Lima (Peru): Intern. Potato Centre, 1972. 23 p.
25. Grun P. Cytoplasmic sterilities that separate the group *Tuberosum* cultivated potato from its putative tetraploid ancestor // Evolution. 1973. V. 27. P. 633–643.
26. Grun P., Ochoa C., Capage D. Evolution of cytoplasmic factors in tetraploid cultivated potatoes // Amer. J. Bot. 1977. V. 64. P. 412–420.
27. Антонова О.Ю., Гавриленко Т.А. Ядерно-цитоплазматические взаимоотношения у соматических гибридов рода *Solanum* L. // Структура и экспрессия митохондриального генома растений. Иркутск, 2006. С. 5–10.

**Abstract**