

9. Billeter M., Braun W., Wuthrich K. Sequential resonance assignments in protein ¹H nuclear magnetic resonance spectra. Computation of sterically allowed proton-proton distances in single crystal protein conformations // J. Mol. Biol.—1982.—155, N 3.—P. 321—346.
10. Wuthrich K. Sequential individual assignments in the ¹H-NMR spectra of polypeptides and proteins // Biopolymers.—1983.—22, N 1.—P. 131—138.
11. Дегтерева Л. Н., Ракова А. А., Шерман С. А. Комплекс программ для работы с базой рентгеноструктурных данных белков // Програм. обеспечение ЭВМ.— Минск : Изд-во Ин-та математики АН БССР, 1986.— Вып. 68.— С. 52—80.
12. The protein data bank. A computer-based archival file for macromolecular structures / F. C. Bernstein, T. F. Koetzle, G. J. B. Williams et al. // Eur. J. Biochem.—1977.—80, N 2.—P. 319—324.
13. Keepers J. W., James T. L. A theoretical study of distance determinations from NMR. Two-dimensional nuclear Overhauser effect spectra // J. Magn. Reson.—1984.—57, N 3.—P. 404—426.
14. Шерман С. А., Андрианов А. М., Ахрем А. А. Конформационный анализ и установление пространственной структуры белковых молекул.— Минск : Наука и техника, 1989.— 240 с.
15. Andrianov A. M., Sherman S. A. Conformation of bovine pancreatic trypsin inhibitor in solution. Structural analysis based on two-dimensional nuclear Overhauser effect spectroscopy data // Stud. biophys.—1989.—131, N 3.—P. 161—168.

Ин-т биоорг. химии АН БССР, Минск

Получено 06.06.90

УДК 577.113+123.5

Ю. М. Константинов, М. В. Деренко, И. Б. Рогозин

КОНТЕКСТНЫЙ АНАЛИЗ ЛИНЕЙНЫХ ПЛАЗМИДОПОДОБНЫХ ДНК МИТОХОНДРИЙ КУКУРУЗЫ: ГОМОЛОГИЯ С ВИРУСНЫМИ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЯМИ

С использованием контекстного анализа и банка данных нуклеотидных последовательностей установлено, что линейные S1 и S2 плазмидоподобные ДНК митохондрий кукурузы включают участки неслучайной гомологии с последовательностями пяти различных эукариотических вирусов (ретровируса птиц, флэбовируса, вируса гриппа, вируса гепатита, вируса SV40). Отмечена высокая насыщенность участков гомологии короткими олигонуклеотидными сайтами, наличие которых характерно для областей ДНК с активно идущими процессами сайт-специфической рекомбинации. Обнаруженные участки гомологии имеют длину от 60 до 130 нуклеотидных пар и входят в состав функционально важных областей вирусных геномов и плазмидоподобных ДНК митохондрий.

Введение. Плазмидоподобные, или миникольцевые ДНК (ппДНК), входящие в состав митохондриального генома многих высших растений (пшеницы, сорго, проса, подсолнечника, сахарной свеклы и кукурузы), становятся в последние годы объектом интенсивных молекулярно-биологических исследований [1, 2]. Одной из причин такого интереса является установленная экспериментально связь этих молекул с генетическим признаком «цитоплазматической мужской стерильности», имеющим важное практическое значение в сельскохозяйственном производстве гибридных семян кукурузы, сахарной свеклы и других культур [3]. Существуют также предпосылки для использования ппДНК при конструировании генетических векторов интегративного и репликативного типов в опытах по генетической инженерии растений [4]. Необходимо отметить, однако, что полученные к настоящему времени сведения о генетических функциях и биологической роли ппДНК растительных митохондрий являются весьма ограниченными. Практически невыясненными остаются вопросы эволюционного происхождения ппДНК.

В последние годы получило распространение новое направление теории анализа генетических текстов — контекстный анализ, позволяющий исследовать общие закономерности структурной организации по-

© Ю. М. КОНСТАНТИНОВ, М. В. ДЕРЕНКО, И. Б. РОГОЗИН, 1991

лишуксотидных последовательностей [5, 6]. Изучение нуклеотидных последовательностей ппДНК с использованием в качестве подхода приемов контекстного анализа, реализованного в виде пакета прикладных программ «Контекст» для ЭВМ СМ-4, может дать новую важную информацию о путях происхождения этих дополнительных генетических элементов митохондрий высших растений. Задачей настоящей работы явился контекстный анализ нуклеотидных последовательностей S1 и S2 линейных ппДНК митохондрий кукурузы с целью поиска и характеристики возможных участков неслучайной гомологии этих ДНК с нуклеотидными последовательностями банка данных (БДП).

Материалы и методы. Объектом исследования служили полные нуклеотидные последовательности линейных ппДНК размером 6 397 н. п. (S1) и 5 453 н. п. (S2) митохондрий кукурузы [7, 8]. Поиск последовательностей, сходных с S1 и S2, проводили по банку данных нуклеотидных последовательностей GenBank (версия 57). Анализировали архивы «Plant sequences», «Organelle sequences», «Viral sequences» (объемы — 434, 320 и 949 последовательностей соответственно).

Поиск проводили с помощью программы «SCAN», позволяющей выявлять сходные участки в двух последовательностях, одна из которых — исследуемая последовательность (S1 или S2), другая — очередная последовательность из банка данных GenBank (перебираются все последовательности по очереди). В данной работе под сходным участком длины L с K несовпадениями будем иметь в виду пару участков, один из которых принадлежит исследуемой последовательности (S1 или S2), второй — последовательности из банка данных, имеющих длину по L нуклеотидов каждый и различающихся по K нуклеотидам. При поиске сходных участков программа использует статистические оценки контекстного анализа [5]. При инициализации программы исследователем задаются два параметра — число несовпадений K (в работе K брали равной 25) и граница ожидаемого числа сходных участков P_0 (в работе выбирали равной 0,01). При сравнении исследуемой последовательности с последовательностью из банка программа выбирает такую длину сходного участка L для заданного числа несовпадений K , что $P(L, K) < P_0$ (для $K=25$ длина L варьировала в пределах от 51 до 76). $P(L, K)$ — ожидаемое число появлений сходных участков длины L с K несовпадениями у двух случайных последовательностей (более подробно см. [5, 6]). Под случайной последовательностью в данном случае подразумевается последовательность той же длины и с теми же частотами нуклеотидов, что и реальная, но с их случайным расположением. В том случае, если в данной паре последовательностей выявляются сходные участки длиной L с K несовпадениями, можно предположить, что эти последовательности имеют сходство первичных структур. В силу многократной повторяемости сравнения последовательностей программой «SCAN» (последовательности S1 и S2 сравниваются по очереди с последовательностями из банка данных), сходные участки, имеющие значения $P(L, K) < P_0$, могут встречаться по случайным причинам. В работе использовали дополнительный критерий отбора последовательностей из банка: выбирали только такие последовательности, которые имели два или более сходных участка длины L с K несовпадениями с последовательностями S1 и S2 (такое событие менее вероятно по случайным причинам, чем появление одного сходного участка). Необходимо подчеркнуть, что статистические критерии в программе «SCAN» используются для отбраковки заведомо случайных сходных участков, т. е. как статистический фильтр, и, следовательно, наличие сходного участка у двух последовательностей, имеющего значение $P(L, K) < 0,01$, не является статистическим доказательством гомологии этих последовательностей. Поэтому последовательности из банка, отобранные программой «SCAN», требовали дальнейшего анализа. Такой анализ проводили программой «GOMOL» [5], а также программой выравнивания последовательностей [5]. Именно в ходе такого иссле-

дования окончательно подтверждалось наличие или отсутствие сходства исследуемой последовательности с последовательностями из банка, в том числе выявлялись последовательности или их фрагменты, гомологичные исследуемой последовательности (S1 или S2).

Результаты и обсуждение. Структурная организация S1 и S2 линейных ппДНК митохондрий кукурузы имеет определенные черты сходства с организацией геномов некоторых фагов *Bacillus* и аденовирусов [2]. Это сходство проявляется, в частности, в наличии в составе S1 и S2

S2 ппДНК	TACATATTGGAAAGTGAATTTTGGAAAAatgaaagatcttatgG
	* * * * * * * * * * * * * * * * * *
Вирус гепатита	TGCAGGTCTAATTCTATCCTCTACCAaattgaaagatcttttgA
S2 ппДНК	ATCTTATCAATTATGTTAGCTGGTTTGGAGCAG
	***** * * ***** * * *
Вирус гепатита	GAAAAGTCAATTCGAAA-CTGGTTTC-AGCTG

Последовательности S2 ппДНК митохондрий кукурузы и вируса гепатита А, выравненные друг относительно друга (степень гомологии 55,8 %). Строчными буквами выделен участок гомологии, обнаруженный с помощью программы GOMOL (степень гомологии 89 %). Звездочкой обозначены совпадающие участки

Alignment of S2 plasmid-like maize mitochondrial DNA and hepatitis A virus sequences (55,8 % homology level). Small letters show the homologous region revealed by the «GOMOL» program (89 % homology level). The asterisk designates coinciding nucleotides

ДНК терминальных инвертированных повторов [7, 8]. Кроме этого, с 5'-концами S1 и S2 ппДНК ковалентно связаны так называемые «терминальные белки», имеющие важное значение для стабилизации линейной ДНК и инициации репликации этих молекул [9]. Подобный механизм инициации репликации установлен ранее для аденовирусов и фагов *Bacillus* [10, 11].

Для детального изучения возможного сходства структурно-функциональной организации линейных ппДНК с последовательностями БДНП «GenBank» нами был проведен расширенный поиск нуклеотидных последовательностей, гомологичных S1 и S2 ДНК, с использованием архивов «Plant sequences», «Organelle sequences» и «Viral sequences».

При анализе архивов «Plant sequences» и «Organelle sequences» не выявлено областей, имеющих два или более участка сходства с последовательностями S1 и S2. При анализе архива «Viral sequences» выявлены шесть последовательностей, имеющих два и более сходных участка. Идентификаторы последовательностей в банке — SV40MNKA, HAV3, RTPSRNA, FLDO76NS, FLBS279HA, ARVSLTR. Анализ с помощью программы «GOMOL» выявил участки сходства последовательностей S1 и S2 с последовательностями из банка. Далее проводили выравнивание этих последовательностей с помощью алгоритма, описанного в работе [12]. Результаты такого выравнивания друг относительно друга соответствующих последовательностей S2 ппДНК и вируса гепатита А представлены на рисунке.

В результате проведенного поиска установлено, что S1 и S2 ппДНК включают участки неслучайной гомологии с нуклеотидными последовательностями пяти различных эукариотических вирусов: ретровируса птиц, флебовируса, вируса гриппа, вируса гепатита и вируса SV40. Часть участков гомологии с ппДНК обнаружена на комплементарных к приводимым в БДНП вирусным последовательностям. Размер участков гомологии варьирует в среднем от 60 до 130 н. п.

Нуклеотидные последовательности, соответствующие участкам с максимальной степенью гомологии ппДНК митохондрий и вирусов, представлены в табл. 1 и 2, где приведены участки гомологии, обнаруженные программой «GOMOL». В итоге выравнивания размеры данных участков увеличивались в среднем на 40—50 н. п. (данные не приведены). Из результатов, представленных в табл. 1 и 2, видно, что как для S1, так и для S2 ДНК выявленная гомология имеет несовершенный характер. По нуклеотидному составу участки гомологии характеризуются повышенным содержанием АТ-пар. Усредненное АТ-содержание для всех найденных областей гомологии с вирусными последовательностями в S1 и S2 ппДНК равно соответственно 68,8 и 73,4 %. (Для сравнения: содержание АТ-пар для полных нуклеотидных последовательностей S1 и S2 ппДНК составляет 60,5 и 62,5 % соответственно.)

Данные по функциональной характеристике участков гомологии между S1 и S2 ппДНК и вирусными последовательностями отражены в табл. 3 и 4. Можно видеть, что обнаруженные участки гомологии в нуклеотидных последовательностях вирусов входят, как правило, в состав функционально важных областей вирусных геномов (область рекомбинации между SV40 и геномом хозяина, ген гемагглютинаина, длинный концевой повтор и др.). Соответствующие участки в последовательностях митохондриальных ппДНК обнаруживаются в составе областей с потенциальными кодирующими функциями. Общей для всех обнаруженных участков гомологии особенностью является наличие в их составе сайтов вида GAA, GAAA, GAAAA. Из них наиболее часто встречающимся является сайт GAAAA. Из представленных в табл. 1 и 2 данных вид-

Таблица 1

Участки гомологии между S1 линейной плазмидоподобной ДНК митохондрий кукурузы и последовательностями вирусов

Sequences of S1 linear plasmid-like maize mitochondrial DNA regions with homology to virus genomes

Нуклеотидная последовательность участка гомологии	Степень гомологии, %	Локализация участка	Вирус
AGTAAAGGATGTTCAAAGA *****		1062—1080	Вирус гриппа В/Сингапур/229/79
AGTAAAgaaT CT TCAAAGA	89,5	1290—1308	
CCCTATATTTCCGGGTGTAAGTTCAGgaaGAgaaGA *****		4993—5029	
CCCTATTGTGACTGGGTGTATATCTGgaaAGgaaGA	73,0	111—147'	
CAAgaaGACACACAAAAAgaa a a A *****		194—218	Флебовирус пунта торо
CAAAAAAACAACAACAAAAAACA AAA	80,0	917—941	
ATAAAAACAgaa a T gaa a ACAA AAC *****		815—834	
ATAAAAAAACAATAAAAAACA AAA	84,0	883—917	
TCTTGTTTAGTGGTATACTCTTTG *****			
TATTGTATCGAGCTAGGCACCTAA ATCCTTACTCTATTTACTACGCAA *****			
ATACATATCTCTGCAATGCGgaa		3504—3564	Ретровирус птиц, шт. Шиндт — Руппин А
ATAAATTGTTTCGT *****	59,0	105—165'	
TTCAGTGGTTCGT			

Примечание. Во всех случаях верхняя приводимая цепь соответствует S1 ппДНК. Звездочкой обозначены совпадающие нуклеотиды. Строчными буквами обозначены сайты, предположительно связанные с процессами рекомбинации. Нумерация нуклеотидов по комплементарной цепи.

Таблица 2

Участки гомологии между S2 линейной плазмидоподобной ДНК митохондрии кукурузы и последовательностями вирусоз

Sequences of S2 linear plasmid-like maize mitochondrial DNA regions with homology to virus genomes

Нуклеотидная последовательность участка гомологии	Степень гомологии, %	Локализация участка	Вирус
TCAAGAGCTTATTTTCATTATTCC ***** ** *** ** * * *		3902 - 3941	
TCAAGGTTTTTTTAATTTTACA ATTTCTATTTAGTGAT ***** ** * *			SV40
TTTTCTTTTCTGTG ACACAALAAAgaaa *** * * * * * * * *	69,2	19- 58'	
ACAga a a aA Agaaa Ag a a agaaaaAGAGCATATC * * * * * * * * * * * *	93,3	29- 43	
AAAAAgaaaTGTA AAAATG AAAACAAAC ***** * * *			
AAAAAAAC AACGCGTAAAAATgaaaTACA * * * * * * * * * * * *	72,4	34- 62	
AAAGTTTTAAACAgaaaAAga GTATgaaaCAACCAAAAATAAC * * * * * * * * * * * *		2920-2963	
aaaTGTA AAAATTA AAAAAAAC AAAAATgaaaCATCTTATG * * * * * * * * * * * *	66,0	19- 62'	
AAATTgaaaGATCTTTTG AAAAATg a a a TACAGTAT * * * * * * * * * * * *	89,0	2802- 2819	Вирус генагита А
AAAAATAAAAAAACATAA g a a a CAACCAAAAATAAC * * * * * * * * * * * *		323 - 340'	
AAAACAAAACAAAAAAC TAACGACATTTTCTTGTC * * * * * * * * * * * *	70,3	2927- 2963	
TAAGGACATTTTCTTTTC AAATCATTAATCAT g a a a GGCAGCA CAC * * * * * * * * * * * *	88,9	889- 925	
AAAGCATTAAGGGGAGA GGCAGCACAC	78,6	4748- 4765	Вирус гриппа А/утка/ ALBB
		836- 853	
		5074- 5101	
		147- 174	

Примечание. Во всех случаях верхняя приводимая цепь соответствует S2 пДНК. Звездочкой обозначены совпадающие нуклеотиды. Строчными буквами обозначены сайты, предположительно связанные с процессами рекомбинации.
' Нумерация нуклеотидов по комплементарной цепи.

но, что эти сайты в отдельных случаях могут располагаться в непосредственной близости друг от друга (разделены одним или двумя нуклеотидами). Анализ имеющихся в литературе сведений об особенностях локализации олигонуклеотида GAAAA в ДНК разного происхождения (мтДНК пшеницы, SV40, митохондриальная плазмида кукурузы, бак-

терминальный транспозон *Tn3*) свидетельствует о возможной функциональной значимости данного сайта и его вовлечении в процессы рекомбинации [13—16]. Так, в работах [13—15] в результате молекулярного анализа истинных и потенциальных областей рекомбинации вируса SV40, основной мтДНК пшеницы и линейной плазмиды размером 2,3 тыс. п. н. из митохондрий кукурузы получены данные о возможном участии сайта GAAA в процессах внутри- и межмолекулярной реком-

Таблица 3

Функциональные характеристики участков гомологии между S1 линейной плазмидоподобной ДНК митохондрий кукурузы и последовательностями вирусов
Functional properties of S1 linear plasmid-like maize mitochondrial DNA regions with homology to virus sequences

Вирус	Длина участка гомологии	Локализация повтора в		Характеристика участка в	
		S1	вирусе	S1	вирусе
Ретровирус птиц, шт.	61	3504	105*	ОРС 1	ДКП
Шмидт — Руппин А	25	815	893	ОРС 3	А-богатый участок
Флебовирус пунта торо	25	194	917	КП	Ген гемоглобина
Вирус гриппа, шт	19	1062	1290	ОРС 3	Межгенный участок гомологии между S1 и S2
В/Сингапур/229/79	37	4993	111*		

Примечание. Звездочкой обозначены участки гомологии, обнаруженные на комплементарной к приводимой в БДНП последовательности. ДКП, КП — длинный концевой повтор и концевой повтор соответственно. ОРС — открытая рамка считывания.

Таблица 4

Функциональные характеристики участков гомологии между S2 линейной и плазмидоподобной ДНК митохондрий кукурузы и последовательностями вирусов
Functional properties of S2 linear plasmid-like maize mitochondrial DNA regions with homology to virus sequences

Вирус	Длина участка гомологии	Локализация повтора в		Характеристика участка в	
		S2	вирусе	S2	вирусе
SV40	44	2920	19*	ОРС 1	Область рекомбинации между SV40 и геномом хозяина
	40	3902	19*	Межгенный участок	
	30	1232	34	ОРС 1	Кодирующая область А-богатая область
	15	199	29	КП	
Вирус гепатита А	18	2802	323*	ОРС 1	Ген гемоглобина
Флебовирус пунта торо	37	2927	889	ОРС 1	
Вирус гриппа	28	5074	147	ОРС 2	
А/утка/ALBB	18	4748	836	ОРС 2	

Примечание. Звездочкой обозначены участки гомологии, обнаруженные на комплементарной к приводимой в БДНП последовательности. КП — концевой повтор. ОРС — открытая рамка считывания.

бинации. В составе терминальных инвертированных повторов бактериального транспозона *Tn3* структурный мотив GAAA входит в состав домена, обеспечивающего связывание транспозазы [16]. Обнаружение данного структурного мотива в составе участков гомологии пДНК и вирусов может, по-видимому, служить указанием на повышенную рекомбинационную активность этих областей.

Важно отметить, что у четырех из пяти вирусов, последовательности которых обнаруживают гомологию с ппДНК митохондрий кукурузы, геном представлен в виде молекулы РНК [17—19]. В этой связи значительный интерес вызывают данные работы [20], в которой с помощью компьютерного анализа показано наличие в митохондриальном геноме энотеры (*Oenothera berteriana*) открытой рамки считывания, имеющей существенную гомологию с последовательностями гена обратной транскриптазы ретровирусов и мобильного генетического элемента дрозофилы. Полученные результаты позволили выдвинуть Шустеру и Бреннике предположение о том, что обмен генетической информацией между отделными компартментами клетки происходит путем переноса РНК с последующим переводом ее в ДНК путем обратной транскрипции и интеграции вновь синтезированной ДНК в геном органеллы [20]. Вопросы об онтогенетических и филогенетических аспектах функционирования этого молекулярного механизма в растительных митохондриях требуют дальнейшего изучения. В любом случае, наличие гена обратной транскриптазы в составе митохондриального генома можно было бы удовлетворительно объяснить чрезвычайно большие по сравнению с другими представителями эукариот размеры генома митохондрий высших растений, а также значительные колебания размеров митохондриальной ДНК в пределах одного таксона.

Суммируя результаты настоящего исследования можно заключить, что в составе линейных S1 и S2 плазмидоподобных ДНК митохондрий кукурузы существуют последовательности, гомологичные участкам геномов некоторых вирусов. Длина участков гомологии варьирует от 60 до 130 н. п. Важной особенностью организации областей гомологии является наличие структурного мотива GAAAA, который, по данным литературы, имеет отношение к событиям сайт-специфического рекомбинационного обмена. Тот факт, что участки гомологии обнаружены в составе РНК-содержащих вирусов, позволяет предположить возможность переноса чужеродной генетической информации в митохондрии растений с помощью механизма обратной транскрипции. В этой связи возникает предположение о том, что видоспецифические лаборы линейных и кольцевых плазмид растительных митохондрий, часть из которых напоминает по строению транспозоны, имеют более позднее эволюционное происхождение по сравнению с основной митохондриальной ДНК.

Резюме

При використанні контекстного аналізу і банку даних нуклеотидних послідовностей встановлено, що лінійні S1 і S2 плазмідоподібні ДНК мітохондрій кукурудзи містять ділянки не випадкової гомології з послідовностями п'яти різних еукаріотичних вірусів (ретровірусу птахів, флебовірусу, вірусу грипу, вірусу гепатиту, вірусу SV40). Довжина знайдених ділянок гомології змінюється від 60 до 130 нуклеотидних пар. У складі ділянок гомології знаходяться короткі олігонуклеотидні сайти, присутність яких є характерною ознакою областей ДНК з активними процесами рекомбінації. На основі одержаних результатів і даних літератури зроблено припущення про можливість переносу чужерідної генетичної інформації у митохондриальний геном рослин за допомогою механізму зворотної транскрипції.

Summary

Contextual analysis and data bank of the nucleotide sequences has revealed that the linear S1 and S2 plasmid-like maize mitochondrial DNA include homology with sequences of five different eukaryotic viruses (avian retrovirus, phlebovirus, influenza virus, virus of hepatitis, SV40). The homologous regions are found to contain short oligonucleotide sites characteristic of DNA regions with active site-specific recombination processes. The length of regions with homology varies from 60 to 130 base pairs. As based on the results obtained it is assumed as possible to transfer foreign genetic information to the mitochondrial genome of plants using reverse transcription mechanism.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Leaver C. J., Gray M. W.* Mitochondrial genome organization and expression in higher plants // *Ann. Rev. Plant Physiol.*— 1982.— 33.— P. 373—402.
2. *Sederoff R. R., Levings C. S. III.* Supernumerary DNAs in plant mitochondria // *Genetic flux in plants* / Eds B. Hohn, E. S. Dennis.— Wien; New York: Springer, 1985.— P. 91—109.
3. *Laughnan J. R., Gabay-Laughnan S. J.* Cytoplasmic male sterility in maize // *Ann. Rev. Genet.*— 1983.— 47.— P. 27—48.
4. *Cloning vectors of mitochondrial origin for eukaryotes* / K. Esser, U. Kuck, U. Stahl, P. Tudzynsky // *Curr. Genet.*— 1983.— 7, N 4.— P.— 239—243.
5. *Соловьев В. В., Рогозин И. Б.* Пакет программ контекстного анализа последовательностей ДНК, РНК и белков «Контекст». 1. Поиск гомологии и функциональных сайтов.— Новосибирск, 1986.— 70 с.— (Препринт / Сиб. отд-ние АН СССР. Ин-т цитологии и генетики; № 11275).
6. *Колчанов Н. А., Соловьев В. В., Жарких А. А.* Высокая насыщенность прямыми повторами в генах РНК-полимераз по данным контекстного анализа // *Докл. АН СССР.*— 1983.— 273, № 5.— С. 1256—1261.
7. *Levings C. S. III, Sederoff R. R.* Nucleotide sequence of the S-2 mitochondrial DNA from the S cytoplasm of maize // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.*— 1983.— 80, N 13.— P. 4055—4059.
8. *Pailard M., Sederoff R. R., Levings C. S. III.* Nucleotide sequence of the S-1 mitochondrial DNA from the S cytoplasm of maize // *EMBO J.*— 1985.— 4, N 5.— P. 1125—1128.
9. *Kemble R. J., Thompson R. D.* S-1 and S-2, the linear mitochondrial DNAs present in a maize sterile line of maize possess terminally attached proteins // *Nucl. Acids Res.*— 1982.— 10, N 24.— P. 8181—8190.
10. *Carusi E. A.* Evidence for blocked 5'-termini in human adenovirus DNA // *Virology.*— 1977.— 76, N 2.— P. 380—394.
11. *Yoshikawa H., Ito J.* Terminal proteins and short inverted terminal repeats of the small *Bacillus* bacteriophage genomes // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.*— 1981.— 78, N 4.— P. 2596—2600.
12. *Needleman S. B., Wunch C. D.* A general method applicable to the search for similarities in amino acid sequences of two proteins // *J. Mol. Biol.*— 1970.— 48, N 3.— P. 443—453.
13. *Joyce P. B. M., Spencer D. F., Gray M. W.* Multiple sequence rearrangements accompanying the duplication of a tRNA-pro gene in wheat mitochondrial DNA // *Plant Mol. Biol.*— 1988.— 11, N 3.— P. 833—843.
14. *McCutchan T., Singer M., Rosenberg M.* Structure of simian virus 40 recombinants that contain both host and viral DNA sequences. II. The structure of variant 1103 and its comparison to variant CPVb/P2 (EcoRI res) // *J. Biol. Chem.*— 1979.— 254, N 9.— P. 3592—3597.
15. *Leon P., Walbot V., Bedinger P.* Molecular analysis of the linear 2,3 kb plasmid of maize mitochondria: apparent capture of tRNA genes // *Nucl. Acids Res.*— 1989.— 17, N 11.— P. 4089—4099.
16. *Ichihawa H., Ikeda K., Amemura J.* Two domains in the terminal inverted-repeat sequence of transposon *Tn3* // *Gene.*— 1990.— 86, N 1.— P. 11—17.
17. *Molecular cloning and characterization of hepatitis A virus cDNA* / J. Ticehurst, V. Rancicello, B. Barody, D. Baltimore // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.*— 1983.— 80, N 19.— P. 5885—5889.
18. *Mirsa T., Grandgennet D., Sarson T.* Avian retrovirus pp32 DNA-binding protein. I. Recognition of specific sequences on retrovirus DNA terminal // *J. Virol.*— 1982.— 14, N 2.— P. 330—343.
19. *Ihara T., Akashi H., Bishop D.* Novel coding strategy (ambisense genomic RNA) revealed by sequence analysis of Punta Toro phlebovirus S RNA // *Virology.*— 1984.— 133, N 2.— P. 296—306.
20. *Schuster W., Brennicke A.* Plastid nuclear and reverse transcriptase sequences in the mitochondrial genome of *Oenothera*: is genetic information transferred between organelles via RNA? // *EMBO J.*— 1987.— 6, N 10.— P. 2857—2863.

Ин-т физиологии и биохимии растений
Сиб. отд-ния АН СССР, Иркутск
Ин-т цитологии и генетики Сиб. отд-ния АН СССР,
Новосибирск

Получено 06.04.90