

## ЦИТОЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ (*BETULA PENDULA* ROTH) В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННОЙ НАГРУЗКИ

Т. В. Вострикова

Воронежский государственный университет

Поступила в редакцию 22.09.2009 г.

**Аннотация.** Изучены цитогенетические характеристики в корневой меристеме проростков семян березы повислой (*Betula pendula* Roth) в условиях техногенного загрязнения различной интенсивности. Выявлено повышение митотического индекса за счет увеличения количества клеток в стадии профазы и уровня аномалий в районе сильной техногенной нагрузки в динамике в течение трех лет, митотической и ядрышковой активности у семенного потомства деревьев в слабо загрязненном районе в 1999—2000 гг. В качестве адаптивной реакции растений на техногенный стресс можно рассматривать стимуляцию митотической и ядрышковой активности.

**Ключевые слова:** цитогенетические показатели, антропогенное загрязнение, митотический индекс, остаточные ядрышки.

**Abstract.** A study was made of the cytogenetic characteristics in the root meristem of seedlings of *Betula pendula* Roth in the technologically contaminated conditions. It was been found the rise of the mitotic index for the number of prophase and of cytogenetic abnormalities level in the area of the hard technological press during three years, the increase of the mitotic and the nucleolar activity in the low ecologically contaminated area in 1999—2000. The stimulation of the mitotic and the nucleolar activity can be considered as the adaptive reaction of plants.

**Keywords:** cytogenetic characteristics, antropogenical contamination, mitotic index, persistent nucleoli.

### ВВЕДЕНИЕ

Как известно, адаптация растения связана со значительной перестройкой организма. Большое значение при этом имеют почвенные условия, состав и свойства почвы, содержание в ней микроэлементов, которые целесообразно изучать одновременно с приспособленностью растений к условиям среды. Почва наряду с геохимической аккумуляцией осуществляет связь между атмосферой, гидросферой, живым веществом и переносит химические элементы. Опасность химического загрязнения усугубляется тем, что оно длительное время может не проявляться в силу высокой буферности почв.

Источником тяжелых металлов в почвах, в основном, являются выбросы промышленных предприятий и автотранспорта. Данные многолетних исследований показывают, что вокруг отдельных предприятий и автодорог формируются ареалы техногенных аномалий загрязненных и сильно загрязненных почв тяжелыми металлами (ТМ) в концентрациях, превышающих предельно допустимые концентрации (ПДК), в связи с чем возникает необходимость их санации и удаления [1]. Многие микроэлементы: Mn, Zn, Cu, Co, Ni, Mo, St являются необходимыми питательными элемен-

тами, так как они участвуют в жизненном цикле, являясь участниками метаболических реакций. Увеличение содержания микроэлементов в почве в результате загрязнения переводит их в разряд токсичных элементов.

В условиях техногенной нагрузки происходят различные изменения морфологических, физиологических, биохимических и других характеристик, в том числе и цитогенетических. Чаще всего это адаптивные изменения, наблюдаемые при небольших концентрациях загрязнителей в окружающей среде. Адаптация заключается, прежде всего, в физиологических реакциях, направленных на поддержание гомеостаза, благодаря чему организм в непривычных условиях может противостоять экстремальным факторам среды и сохранять жизнедеятельность, соответствующую генотипу [2]. Однако, в зоне сильного антропогенного влияния (на территории промышленного предприятия или в прилегающей к нему зоне) при значительных концентрациях токсикантов у растений отмечаются морфофункциональные нарушения, изменения их цитогенетических характеристик (митотической активности, ядрышковой активности, в частности, доли делящихся клеток с остаточными ядрышками, уровня нарушений, доли клеток на различных стадиях митоза). Появление в делящихся клетках

остаточных ядрышек (ОЯ) под воздействием внешних факторов отражает изменение физиологического состояния организма, а не его генетической конституции. В норме, как правило, ядрышко исчезает уже в профазе и восстанавливается лишь только в поздней телофазе [3]. Ученые еще не пришли к единому мнению, считать ли ОЯ адаптивной реакцией на стресс или цитогенетическим нарушением. ОЯ также рассматривают как частный случай ядрышковой активности [4]. ОЯ были обнаружены в корневой меристеме проростков сосны обыкновенной, дуба черешчатого.

Целью наших исследований было изучение цитогенетических характеристик (митотической активности, ядрышковой активности, в частности, доли делящихся клеток с остаточными ядрышками, уровня цитогенетических нарушений, доли клеток на различных стадиях митоза) в корневой меристеме проростков березы повислой (*Betula pendula Roth*) в условиях техногенной нагрузки различной степени: слабо загрязненном (Центральном) районе г. Воронежа и районе сильного техногенного загрязнения (Левобережном).

#### МЕТОДИКА ЭКСПЕРИМЕНТА

Атмосферный воздух в городе Воронеже загрязнен взвешенными частицами различного происхождения, газообразными соединениями:  $\text{CO}$ ,  $\text{NO}_2$ ,  $\text{SO}_2$  в концентрациях более 2 ПДК различными углеводородами, в том числе фенолом (более 2 ПДК), формальдегидом, толуолом, ксилолом, стиролом, бензапиреном, которые поступают, в основном, от предприятий Левобережного района [5], поскольку там сосредоточена их большая часть (АО «Воронежсинтезкаучук», «Воронежшина», ВАСО, ТЭЦ-1, ВЗАК и др.). Этот район стоит первым по вкладу в уровень загрязнения Воронежа. Наиболее заметную роль в формировании экологической обстановки района и города в целом играет АО «Воронежсинтезкаучук», т.к. на его территории находятся взрывоопасные вещества: толуол, стирол, бутадиев, гексан, аммиак, циклогексан. Основная масса выбросов приходится на теплоэнергетику — это самый мощный из источников промышленного загрязнения атмосферы города. Ведущее место занимала воронежская ТЭЦ-1. Выбросы данного предприятия содержат  $\text{SO}_2$  и  $\text{NO}_2$ , и взвешенные вещества в концентрациях, превышающих ПДК, а также  $\text{CO}$ , золу мазутную, пыль неорганическую [5].

Значительно меньший выброс в Центральном районе. Наибольшее влияние на формирование

экологической ситуации в районе оказывают предприятия железнодорожного и автомобильного транспорта, топливной и пищевой промышленности. На территории Центрального района сосредоточено несколько крупных предприятий: АО «Кондитер», АООТ «Упаковочные машины», АООТ «Мукомольный комбинат». На промышленных предприятиях района образуется небольшое количество токсичных отходов (например, изгарь свинца). На фоне общего спада промышленного производства наблюдается некоторое снижение суммарного выброса от стационарных источников. Однако говорить о существенном улучшении экологической обстановки не приходится из-за увеличения транспортного потока. В отработанных газах автомобилей содержится около 200 компонентов, среди которых имеются канцерогенные и токсичные. На основных магистралях города, расположенных большей частью в Центральном районе отмечается превышение ПДК по  $\text{NO}_2$  (до 1,6 ПДК),  $\text{CO}$  (до 1,8 ПДК), бензапирену (до 3 ПДК), свинцу (до 1,3 ПДК), пыли (до 2 ПДК) [6]. По данным ЦГСЭН в Воронежской области, наибольшее загрязнение почв тяжелыми металлами наблюдается в Центральном районе. Содержание цинка в почвах Центрального района составило  $\approx 220$  мг/кг (почвы), свинца  $\approx 20$  мг/кг, меди — около 5 мг/кг [5]. Количество нефтепродуктов в верхнем слое почвы (0—10 см) в 6—10 раз превышает фоновые концентрации. В контрольном районе в верхнем слое почвы (0—10 см) содержание ТМ не превышает ПДК [7].

В качестве материала для цитогенетических исследований используют корневые (апикальные) и интеркалярные меристемы почек. Изготовление микропрепаратов из корешков прорастающих семян березы повислой менее трудоемко, чем из распускающихся почек, что очень важно в практических работах по мониторингу. Мы собирали семена с исследуемых материнских деревьев, поскольку семенное потомство — это следующее поколение, и при его использовании в качестве тест-объекта можно отследить изменения хромосомного аппарата в нем самом и в некоторой степени у родительских особей.

Объектами исследований были семена березы повислой (*Betula pendula Roth*), произрастающей в Центральном, в Левобережном районах г. Воронежа (опытные деревья) и в экологически чистом районе биостанции ВГУ «Веневитиново» (контрольные деревья). Для исследования использована репрезентативная выборка семян 4—5 деревьев. Цитогенетические показатели изучали в клетках

корневой меристемы (в среднем 5—7 препаратов по каждому дереву, а в некоторых случаях и более).

При изучении цитогенетических характеристик растений особое внимание обращают на процесс деления клеток и определяют митотическую активность ткани, т.е. относительное число клеток, находящихся в митозе. В практических исследованиях используют термин «митотический индекс». Под ним понимают отношение числа клеток, находящихся в митозе, к общему числу клеток исследуемой ткани и выражают в процентах [8].

Определяли величину митотического индекса (МИ, %), долю профаз (%), долю патологий митоза (ПМ, %), долю делящихся клеток с остаточными ядрышками (ОЯ, %). ОЯ выглядят как круглые или каплеобразные тельца, соединенные с хромосомами на этих стадиях. Оценивали долю цитогенетических нарушений (ЦН, %), которые включают в себя долю ПМ и ОЯ, долю ОЯ среди общего числа ЦН (всего спектра цитогенетических нарушений). ПМ классифицировали по И. А. Алову [9]. Пато-

логии митоза были представлены отставаниями хромосом в анафазе и метакинезе, мостами (в анафазе), агглютинацией хроматина (рис. 1). Статистическую обработку результатов проводили на ПЭВМ типа IBM PC/AT с использованием пакета программ “Stadia”.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

По данным цитогенетического анализа можно судить о существенном изменении по годам характеристик семенного потомства березы повислой, произрастающей в незагрязненном районе биостанции ВГУ «Веневитиново». В 1999 году по сравнению с 1998 отмечено снижение МИ и резкое увеличение числа клеток с ОЯ. В 2000 г. все показатели оставались на уровне 1999 г. (рис. 2), на основании чего можно предположить, что происходит адаптация к стрессу у березы повислой, вызванному сочетанием влияния природно-климатических факторов (колебаниями погодных условий: температуры и влажности, определяемой

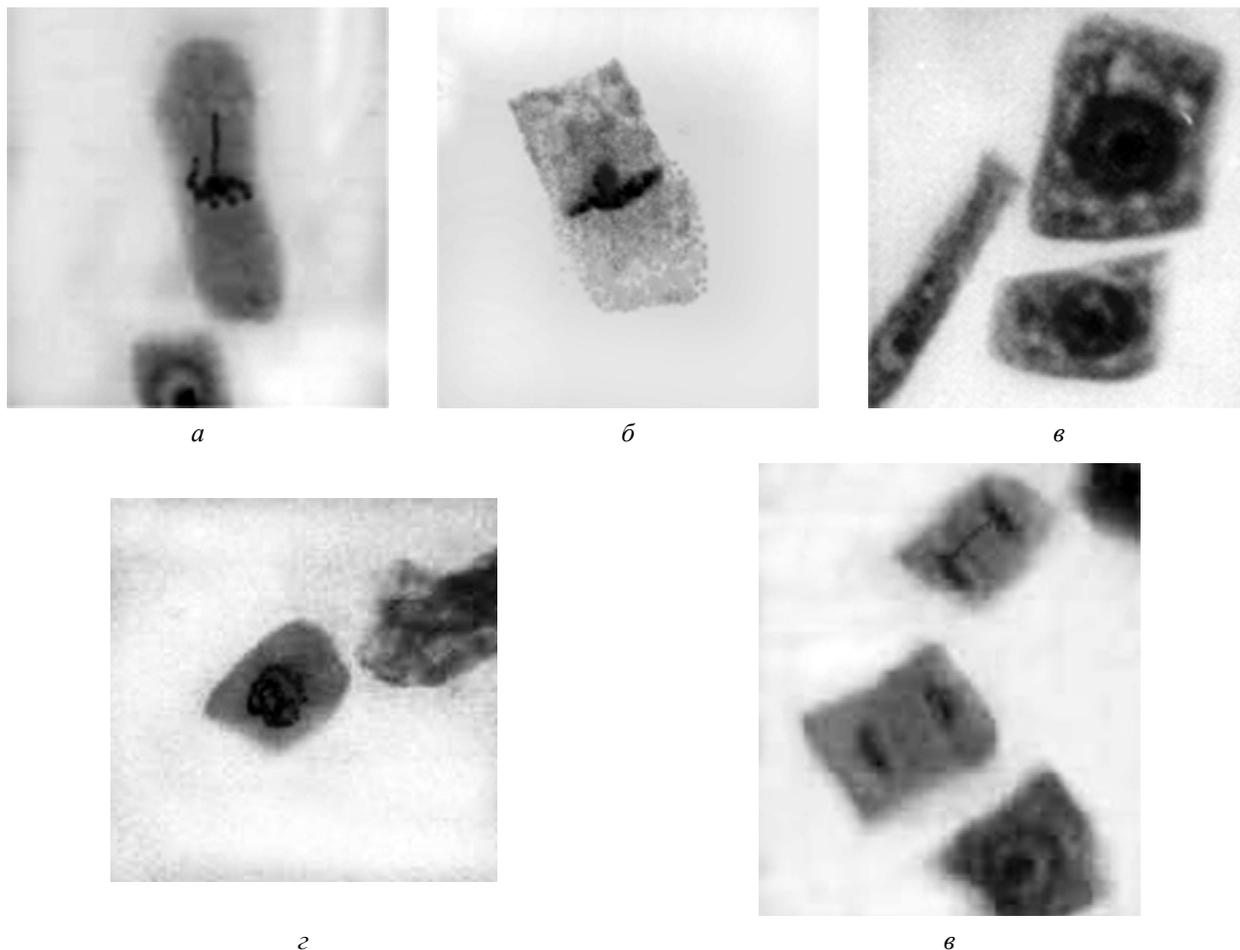


Рис. 1. Цитогенетические нарушения в клетках корневой меристемы проростков *Betula pendula*: а — отставание хромосом в метакинезе и остаточные ядрышки в метафазе; б — остаточное ядрышко в метафазе; в — клетки с вакуолизированной цитоплазмой; д — мост

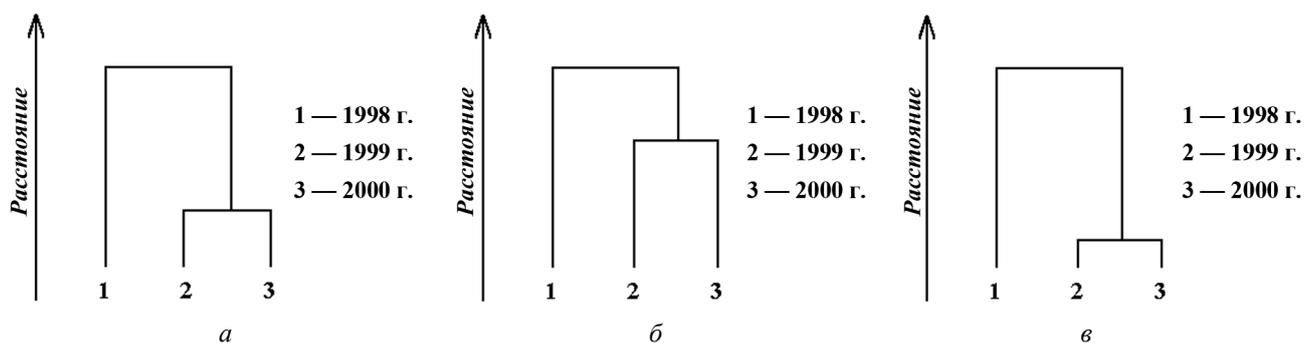


Рис. 2. Дендрограммы кластерных расстояний между цитогенетическими показателями у *Betula pendula* в 1998—2000 гг. в опыте и контроле: а — в контроле, б — в Центральном районе, в — в Левобережном районе

количеством осадков и представленной в табл. 1) и, вероятным увеличением антропогенного прессинга на деревья в период с 1998 по 2000 г.

В слабо загрязненном (Центральном) районе г. Воронежа 1998 г. митотический индекс составил 9 %, в 1999 — 7,4 %, в 2000 — 7,6 %. Количество цитогенетических нарушений — 4,2 %, 12,9 %, 10,7 % соответственно.

Достоверное увеличение МИ (с учетом и без учета профазы) и числа клеток с ОЯ в 1999 г. в сравнении с контролем свидетельствует о повышении митотической и ядрышковой активности. В 1999 г. МИ в корнях проростков семян, собранных в Центральном районе достоверно понизился по сравнению с 1998 (и с учетом, и без учета профазы,  $P < 0,01$ ). Уменьшение митотической активности у семенного потомства березы повислой, в совокупности с увеличением количества ЦН ( $P < 0,01$ ) в клетках корневой меристемы проростков из Центрального района в 1999 г. по сравнению с 1998 г. свидетельствует об усилении техногенного воздействия на данной территории.

При проращивании семян деревьев из Центрального и Левобережного районов в 1998—2000 году было обнаружено увеличение МИ (с учетом профазы) по сравнению с контрольными у всех изученных деревьев. У дерева №1 из Центрального района этот показатель составлял в 1998 г. — 8,4 %, в 1999 г. — 5,8 %, а в 2000 г. — 9,0 %. МИ (без учета профазы) достоверно повышался в сравнении с контрольным вариантом только у дерева №1 ( $P < 0,01$ ), составляя в 1998 г. — 5,4%, в 1999 г. — 3,7 % и в 2000 г. — 5,0 %. Доля клеток на стадии профазы достоверно увеличивалась в отличие от контроля у проростков семян всех деревьев. Следовательно, можно предположить, что повышение МИ у семенного потомства опытных деревьев (за исключением №1) происходит за счет увеличения числа профазных клеток, а у дерева №1 — за счет большего количества клеток в ана- и телофазе, т.е. наблюдается стимуляция митотической активности. Это, по нашему мнению, в совокупности с достоверным повышением числа делящихся клеток с ОЯ (в 1999 г. — 7,2 %, в 2000 г. —

Таблица 1

Количество осадков, выпавших за период с 1996 по 2000 г. (Исаков, 2001)

Годы наблюдений	Сумма осадков, мм							Примечание
	По месяцам				Всего, май-август	Апрель-сентябрь	Всего за год	
	V	VI	VII	VIII				
1996	27,4	71,6	25,0	4,0	128,0	255,9	412,9	Сухой год
1997	62,0	64,0	59,0	13,8	198,8	364,3	620,3	Влажный год
1998	37,0	42,3	45,8	76,1	201,2	278,5	593,4	Влажный год
1999	64,9	20,4	48,1	54,2	187,6	228,7	457,9	Сухой год
2000	18,0	114,0	111,8	34,4	278,2	374,2	517*	Влажный год
**	54	58	73	60	245	327	554	

\* — без 2-х месяцев, \*\* — среднееголетнее.

2,3 %), является индивидуальной реакцией данного дерева на комплекс экологических факторов в 2000 г. (действие высокой влажности на фоне антропогенного загрязнения). Сравнение цитогенетических показателей 2000 г с результатами, полученными в 1999 г., показало повышение МИ и числа делящихся клеток с ОЯ у дерева №1 в 2000 г.

Феномен остаточного ядрышка, в частности, был обнаружен А.К. Буториной и Ю. Н. Исаковым [4] при цитогенетических исследованиях дуба черешчатого в 30-километровой зоне Чернобыльской АЭС после аварии. Авторы считают, что появление ОЯ — один из адаптационных механизмов, проявляющихся на молекулярном уровне. Последнее, являясь только функциональным нарушением, свидетельствует о глубоких процессах адаптации к действию внешних факторов. Техногенный стресс в клетке вызывает изменения регуляции действия генов: подавляет активность уникальных генов и активизирует рибосомальные цистроны. Действие данных (рибосомальных) генов сходно с механизмом появления белков теплового шока: в стрессовых условиях происходит пуфинг в районе умеренно повторяющихся последовательностей ДНК, в нашем случае — пуфинг рибосомальных генов [4]. Это выражается в увеличении ядрышковой активности, в частности, повышается число делящихся клеток с ОЯ, что приводит к изменениям биохимического, белково-ферментного состава. Было отмечено, что при воздействии на растение повреждающих факторов (низкой температуры, засухи, засоления и т.д.) выключается синтез некоторых «привычных» белков и начинается образование других, так называемых «стрессовых белков» [2]. Мы предполагаем, что появление остаточного ядрышка в митозе может быть вызвано различными причинами: совместным действием загрязнителей, резкими колебаниями погодных условий, сочетанием природно-климатических и антропогенных факторов.

Сравнение цитогенетических показателей у семенного потомства березы повислой было проведено с помощью кластерного анализа, результаты которого показали значительное различие характеристик в 1998 и 1999 гг. и незначительное их изменение в 2000 г (рис. 2). Отмечено повышение количества нарушений у проростков семян из Центрального района, значительную часть которых составляют ОЯ: 88,4 % от общего числа ЦН в 1999 г. и 86,9 % — в 2000 г., тогда как в 1998 г. в этом районе их было 21,5 %. Средние значения числа клеток с ОЯ составили: в 1999 г. — 11,5 %, в 2000

— 16,9 % при уровне патологии митоза, не превышающем нормы (в 1999 г. — 1,5 %, в 2000 — 1,2 %). Это свидетельствует об адаптации исходных деревьев и их семенного потомства (таким способом) к действию техногенного стресса, обусловленного сочетанием тяжелых металлов и увеличением количества выхлопных газов в атмосфере города. На основании полученных данных: повышения ядрышковой активности (мы считаем наличие ОЯ в делящихся клетках частным случаем ядрышковой активности) и увеличения МИ (без профаз) в корневой меристеме проростков семян из Центрального района (по сравнению с контролем) мы предполагаем, что слабое загрязнение производит стимулирующий эффект на цитогенетические характеристики.

Наиболее сильное отрицательное действие, по нашему мнению, на рост и развитие деревьев березы повислой в Центральном районе оказывают тяжелые металлы. Значительное загрязнение почв тяжелыми металлами наблюдается в Центральном районе, что связано как с большой плотностью движения автотранспорта, так и с выбросами промышленных предприятий, содержащих тяжелые металлы. В основном это медь, цинк, свинец, кадмий в концентрациях более 2 ПДК [6].

На цитогенетические показатели могут оказать влияние изменения погодных условий в различные годы. Мы предполагаем, что значительное увеличение количества клеток с ЦН в 1999 г. связано с засушливым сезоном (низкой влажностью в сочетании с высокими температурами). Повторяющиеся в Воронежской области засухи [10] в сочетании с высокой солнечной активностью усугубляют действие техногенных загрязнителей. Это в сочетании с влиянием ТМ, выхлопных газов автотранспорта, промышленных выбросов можно обозначить как интегральный эффект природно-климатических и антропогенных факторов.

Обнаружено повышение митотического индекса за счет увеличения доли профаз и высокий уровень цитогенетических нарушений в районе сильной техногенной нагрузки (Левобережном районе г. Воронежа), т.е. снижение митотической активности. В 1998 г. МИ и доля профаз составили 8,6 % и 30,2 %, в 1999 — 10,9 % и 54,6 %, в 2000 — 10,1 % и 63,4 %. Проведенный кластерный анализ показал, что цитогенетические характеристики у проростков семян деревьев *B. pendula*, произрастающих в Левобережном районе г. Воронежа, изменяются из года в год (1998—2000 гг.) с одинаковой тенденцией (рис. 2). В течение трех

лет отмечается все большее уменьшение МИ без учета профазы, а также увеличение количества ЦН. Постепенно возрастает доля делящихся клеток с ОЯ среди общего числа ЦН (в 1998 г она составляла 58,8%, в 1999 г. — 62 %, а в 2000 г. — 67,8 %). Средние значения числа делящихся клеток с ОЯ составили: в 1999 г. — 8,1 %, в 2000 — 14,4 %. Патологии митоза (в 1999 г. — 4,8 %, в 2000 — 6,9 %) были представлены отставаниями хромосом в анафазе и метакинезе, мостами (в анафазе), агглютинацией хроматина (рис. 1). По-видимому, это связано с повышением количества выбросов свинца, сильнейшего загрязнителя среды, мутагена и канцерогена, поскольку его основным поставщиком в почву являются выхлопные газы и отчасти промышленные выбросы, которыми сильно загрязнен Левобережный район. По данным ЦГСЭН в Воронежской области, в 1999 г. в изучаемом районе г. Воронежа сернистый газ, ксилол, толуол, хлористый водород определялись в концентрациях более 2 ПДК [6]. Сернистый ангидрид, содержащийся в техногенных выбросах, несомненно, оказывает повреждающее действие на ассимиляционный аппарат деревьев, находящихся вблизи источника загрязнения [11]. Смесь газов может изменять пороговую чувствительность растений, в таком случае растение становится восприимчивым к действию одного или обоих загрязняющих веществ [12]. Сернистый ангидрид, изменяя кислотность почвенного раствора, повышает уровень подвижности и биологической доступности ионов тяжелых металлов [13]. Мы считаем, что соединение ТМ с другими техногенными загрязнителями, в конечном счете, способно привести к синергическому эффекту на березу в изучаемом районе.

В клетках корневой меристемы проростков семян березы повислой из Левобережного района отмечалось увеличение числа ЦН и МИ, связанное с задержкой клеток в профазе (рис. 2). Повышение МИ за счет статистически достоверного увеличения доли профаз в клетках корневой меристемы было отмечено при действии соединений тяжелых металлов [14]. Увеличение времени прохождения фаз митоза в клетках корней, обработанных ионами  $Zn^{2+}$ , наблюдалось и другими исследователями, и это явление сопровождалось, как правило, снижением интенсивности клеточных делений [15]. Однако подобные нарушения наблюдались при средних и высоких концентрациях загрязнителей, либо при совместном действии нескольких стрессовых факторов, сопровождаясь изменениями других показателей (увеличением числа ПМ и клеток с ОЯ), что

отмечается и в наших исследованиях в клетках корневой меристемы семян из Левобережного района.

Процессы возникновения нарушений и их репарация находятся в определенном динамическом равновесии, причем уровень повреждений тем выше, чем интенсивнее скорость обмена веществ [16]. Вот почему при увеличении каталитической активности  $Zn$ -зависимых ферментов и повышении скорости связанных с их функцией биохимических реакций может возрастать число образующихся в единицу времени первичных повреждений ДНК. Активизация пролиферации сокращает время на репарацию повреждений, повышая их количество [17]. Этот факт находит отражение и в наших исследованиях, подтверждаясь увеличением числа ПМ, числа клеток с ОЯ наряду со стимуляцией митотической активности (как в случае дерева №1 из Центрального района, у которого отмечалось достоверное увеличение числа всех делящихся клеток). Таковы последствия адаптивной реакции на стресс по типу стимуляции пролиферативной и ядрышковой активности. Напротив, при изучении популяций одуванчика, подвергающихся техногенному стрессу, было обнаружено снижение выхода нарушений у проростков семян от особей, характеризующихся замедленным типом развития, что обуславливает их высокую выживаемость за счет увеличения времени на репарацию повреждений [18]. Мы предполагаем, что задержку клеток на стадии профазы, о которой свидетельствует увеличение доли клеток на этой стадии, можно расценивать как элемент замедленного типа развития. В связи с этим при слабом загрязнении отмечается невысокое число ПМ, несмотря на повышение общего количества ЦН, которое обеспечивается увеличением числа клеток с ОЯ, т.е. идет активизация адапционных процессов как физиологическая реакция на стресс. Сходное действие оказывают и ПАБК, и химические стимуляторы хинолинового ряда. Сточные воды деревообрабатывающего предприятия, использованные в качестве стимулятора роста, воздействовали на цитогенетические характеристики проростков семян березы повислой подобно техногенным агентам района сильного загрязнения.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в зависимости от степени техногенной нагрузки на березу повислую в клетках корневой меристемы проростков отмечено два типа цитогенетических реакций: стимуляции митотической и ядрышковой активности при слабом загрязнении и депрессии митотической активности, со-

пряженной с увеличением числа цитогенетических нарушений, при сильной техногенной нагрузке. Стимуляция митотической активности выражается в реальном увеличении числа делений и повышении митотического индекса (с учетом и без учета стадии профазы), а показателем увеличения ядрышковой активности служит повышение количества клеток с остаточными ядрышками в меристеме. Поэтому отмеченное увеличение митотической и ядрышковой активности у семенного потомства деревьев слабозагрязненного (Центрального) района г. Воронежа в 1999 г. по сравнению с контролем свидетельствует о стимулирующем эффекте низких доз загрязнителей на клеточные процессы. Обнаруженное повышение митотического индекса за счет увеличения доли профаз и высокий уровень цитогенетических нарушений в районе сильной техногенной нагрузки (Левобережном районе г. Воронежа) указывают на снижение митотической активности. Увеличение митотического индекса, связанное с задержкой клеток на стадии профазы, только видимое, и его можно расценивать, с одной стороны, как депрессию митотической активности, а с другой стороны, как проявление замедленного типа развития в условиях сильного стресса. В качестве адаптивных реакций зеленых растений на техногенный стресс, направленных на лучшую выживаемость, можно рассматривать стимуляцию митотической и ядрышковой активности и также замедленный тип развития.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ «Анализ и прогнозирование молекулярно-клеточных реакций биосистем на антропогенное загрязнение атмосферы» (№ 09-04-97503-р-центр-а).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Джувеликян Х. А. Экология и человек / Х. А. Джувеликян. — Воронеж: ВГУ, 1999. — 264 с.
2. Шкутко Н. С. Хвойные Белоруссии / Н. С. Шкутко. — Минск: Наука и техника, 1991. — 264 с.
3. Ченцов Ю. С. Общая цитология / Ю. С. Ченцов. — М., 1984. — 350 с.
4. Буторина А. К. Пуфинг хромосом в метафазе — телофазе митотического цикла у дуба черешчатого / А. К. Буторина, Ю. Н. Исаков // Докл. АН СССР. — 1989. — Т. 308. — № 4. — С. 987—988.
4. О состоянии окружающей и природной среды города Воронежа / под ред. председателя Государственного комитета по охране окружающей среды г. Воронежа Н. В. Стороженко. — Воронеж, 1998. — 103 с.
5. Доклад о состоянии окружающей природной среды Воронежской области в 1999 году / Под ред. Н. В. Стороженко. — Воронеж: ВГУ, 2000. — 154 с.
6. Джувеликян Х. А. Экологическое состояние лесного массива пригородной зоны г. Воронежа / Х. А. Джувеликян, В. В. Говоров, Л. А. Маслова // Вестник Воронежского государственного университета. Серия: Химия. Биология. Фармация. — 2008. — № 2. — С. 95—103.
7. Паушева З. П. Практикум по цитологии растений / З. П. Паушева. — М.: Агропромиздат, 1988. — 271 с.
8. Алов И. А. Патология митоза / И. А. Алов // Вестник АМН СССР. — 1965. — № 11. — С. 58—66.
9. Козьмин А. В. Селекция хозяйственно-ценных форм березы / А. В. Козьмин // Генетика и селекция на службе лесу: Материал Междунар. науч.-практ. конф. Воронеж, 1997. — С. 159—163.
10. Николаевский В. С. Экологическая оценка загрязнения среды и состояния наземных экосистем методами фитоиндикации / В. С. Николаевский. — М.: МГУ, 1998. — 191 с.
11. Мэннинг У. Дж. Биомониторинг загрязнения атмосферы с помощью растений / У. Дж. Мэннинг, У. А. Федер. — Л., 1985. — 143 с.
12. Веселкин Д. В. Изменение численности всходов и подроста *Picea obovata* Ledeb. и *Abies sibirica* Ledeb. в темнохвойных южно-таежных лесах в условиях загрязнения выбросами среднеуральского медеплавильного завода (Свердловская область) / Д. В. Веселкин // Раст. ресурсы. — 2004. — Т. 40, вып. 1. — С. 28—37.
13. Довгалюк А. И. Оценка фитотоксической активности соединений тяжелых металлов и алюминия с помощью корневой апикальной меристемы лука / А. И. Довгалюк, Т. Б. Калиняк, Я. Б. Блюм // Цитология и генетика. — 2001. — Т. 35, № 1. — С. 3—7.
14. Гуральчук Ж. З. Эколого-физиологические аспекты действия цинка на растения / Ж. З. Гуральчук // Регуляция минерального питания и продуктивность растений. — Киев, 1991. — С. 102—127.
15. Adelman R., Saul R.L., Ames B.N. Oxidative damage to DNA: relation to species metabolic rate and life span roots / R. Adelman, R. L. Saul, B. N. Ames // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. — 1988. — Vol. 85. — P. 2706—2708.
16. Евсеева Т. И. Комплексное изучение радиоактивного и химического загрязнения водоемов в районе расположения хранилища отходов радиевого промысла / Т. И. Евсеева, С. А. Гераськин, И. И. Шуктомова и др. // Экология. — 2003. — № 3. — С. 176—183.
17. Евсеева Т. И. Использование природных популяций *Taraxacum officinale* Wigg. для оценки состояния техногенно нарушенных территорий / Т. И. Евсеева, С. А. Гераськин, Н. П. Фролова и др. // Экология. — 2002. — № 5. — С. 393—396.

Вострикова Татьяна Валентиновна — н.с. Ботанического сада Воронежского государственного университета, тел.: (4732) 518-803; e-mail: botsad.vsu@mail.ru

Vostricova Tatiana V. — Scientific collaborator, Botanical Garden of Voronezh State University; tel.: (4732) 518-803, e-mail: botsad.vsu@mail.ru