

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА ДЕРЕВЬЕВ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ (*BETULA PENDULA* ROTH) В ЕСТЕСТВЕННЫХ ДРЕВОСТОЯХ ХРЕНОВСКОГО БОРА

С. С. Карпова

Воронежский государственный университет

Поступила в редакцию 25.10.2010 г.

Аннотация. Проведено изучение цитогенетических показателей семенного потомства березы повислой (*Betula pendula* Roth) в естественных древостоях Хреновского бора (Воронежская область). Выделены четыре группы проростков: «мутабельная», «слабомутабельная» и две промежуточные по своим показателям группы, дана их цитогенетическая характеристика. Результаты исследований необходимо учитывать для определения достаточных размеров исследуемой выборки и адекватной интерпретации полученных результатов при проведении цитогенетического мониторинга состояния окружающей среды с использованием в качестве тест-объекта березы повислой. Полученные данные о качественном и количественном полиморфизме цитогенетических характеристик могут быть использованы для разработки рекомендаций по отбору мутабельного и слабомутабельного семенного потомства для лесной селекции.

Ключевые слова: береза повислая (*Betula pendula* Roth), цитогенетический полиморфизм, Хреновской бор.

Abstract. The study of cytogenetic characteristics of birch (*Betula pendula* Roth) seed progeny in natural stands of Khrenovskoy pine forest (Voronezh region) was carried out. Four groups of seedlings were picked out: «mutable», «low-mutable» and two groups with intermediate features. Cytogenetic characteristics of these groups are discussed in the article. The results of the studies are necessary for determination of the sufficient amounts of the samples and for the correct interpretation of the results of cytogenetic monitoring of the environment with use of the birch as test-object. The obtained qualitative and quantitative characteristics of the polymorphic cytogenetic parameters may be used for development of the recommendation on selection of mutable and low-mutable seed posterity for needs of forestry breeding.

Keywords: birch (*Betula pendula* Roth), cytogenetic polymorphism, Khrenovskoy forest.

Древесные растения являются важным экологическим ресурсом планеты. Трудно переоценить огромную роль лесов в жизни человека. Кроме того, лесные виды древесных растений широко используются в озеленении населенных пунктов, создании санитарно-защитных зон вокруг промышленных предприятий, вдоль автомагистралей, то есть в тех местах, где опасность антропогенного загрязнения особенно велика. Для повышения продуктивности и улучшения качества лесов, а также для создания устойчивых к антропогенному загрязнению «зеленых зон» в городах необходимо расширять наши знания о полиморфизме популяций древесных пород с целью дальнейшего максимального использования их генетического потенциала [1].

Однако биологическая специфика древесных растений легко объясняет тот факт, что они не были объектами пристального внимания генетики рас-

тений. К таким особенностям относят длительность ювенильного периода, медленную смену поколений, крупные размеры, растянутое прорастание и потребность семян в стратификации. Все виды древесных пород характеризуются сложной наследственной структурой. Распространенные виды расчленяются на географические расы (подвиды), состоящие из климатических рас (разновидностей), которые в свою очередь представлены эдафическими расами и экотипами. В каждом экотипе и эдафической расе имеют место различные формы, различающиеся между собой рядом фенотипических признаков, хотя каждая особь в генетическом отношении может быть неповторимой индивидуальностью. Применение цитогенетических методов у многих видов древесных также затруднено из-за мелких размеров хромосом при довольно большом их количестве. Указанные биологические свойства древесных растений порождают ряд организационных и психологических трудностей при постановке экспериментов, чем

можно объяснить слабую изученность их генетических и цитогенетических особенностей [2—6].

Кроме того, в лесоводстве до сих пор недоучитывается одна из важнейших составляющих устойчивого и неистощительного ведения лесного хозяйства — сохранение популяционных генофондов, невозможное без изучения популяционно-генетической структуры видов-лесообразователей. Таким образом, научные основы мониторинга биоразнообразия и организация рациональной эксплуатации лесных ресурсов требуют изучения сложившейся в результате естественной истории нативной популяционной структуры, то есть характерных для вида уровней внутривидового генного разнообразия и пространственного распределения генетической изменчивости на разных ступенях иерархической популяционной организации с использованием методов, кариологии, цитогенетики, биохимии, иммуногенетики и др. При этом очевидна важность количественного подхода в оценке параметров генетической структуры лесных древесных растений [1, 7, 8].

В связи с изложенным выше, проводили изучение полиморфизма цитогенетических показателей в семенном потомстве деревьев березы повислой, входящей в состав древостоя Хреновского бора.

Хреновский бор представляет собой островной лесной массив на левом берегу р. Битюг в Бобровском районе Воронежской области, на границе степной и лесостепной зон, где преобладают песчаные почвы низкого плодородия, без значительных глинистых прослоек. Хреновский бор имеет важное водоохранно-защитное значение [9].

В составе лесных насаждений Хреновского бора произрастает свыше 20 древесных пород, основными из которых являются сосна обыкновенная (60 % площади), дуб черешчатый (15 %) и ольха черная (12 %). В составе кустарников — более 30 видов. В результате бессистемных рубок и пожаров площадь Хреновского бора сократилась почти вдвое, и затем сосна восстанавливалась в нем в основном культурами [10]. В нашем случае береза не образует насаждений, а входит (в небольшом количестве, в виде куртин) в состав основного древостоя, возраст деревьев березы — 60—70 лет [11].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для изучения цитогенетических характеристик семенного потомства березы использовали семена, полученные от 6 фенотипически «нормальных» деревьев примерно 30—40-летнего возраста без

видимых признаков повреждения вредителями и грибковыми заболеваниями. Собранные семена (в равных количествах (по 300 семян) от каждого дерева) смешивали и помещали в чашки Петри на влажную фильтровальную бумагу; проращивание их производили при комнатной температуре. Семена соответствовали 1 классу качества семян согласно ГОСТ 13056.6-75 (всхожесть не менее 55 %). Изменчивость цитогенетических показателей семенного потомства отдельных деревьев в данном исследовании не учитывалась, так как выполненные ранее работы на дубе черешчатом и сосне обыкновенной не выявили значительных различий между деревьями одной селекционной категории по ряду цитогенетических показателей [12—13].

Проростки с длиной корешка 0,5—1 см фиксировали в ацетоалкоголе (3 части 96 % этилового спирта : 1 часть ледяной уксусной кислоты) в 9 ч утра по летнему времени (в это время отмечается максимум делений в корневой меристеме проростков [14]) на 6 день проращивания.

Для цитологического изучения проростков семенного потомства березы повислой готовили постоянные давленные микропрепараты по модифицированной методике Уитмена [15]. Для изучения полиморфизма цитогенетических показателей из корешков проростков семян было проанализировано 32 препарата (1 проросток — 1 препарат).

Анализ препаратов проводили на микроскопе LABOVAL-4 (Carl Zeiss, Jena) при увеличении 40×1,5×10 и 100×1,5×10. При цитологическом изучении семенного потомства березы повислой на каждом препарате учитывали общее количество просмотренных клеток (не менее 500) с учетом стадий митоза, подсчитывали количество патологических митозов и остаточных ядрышек на стадии метафазы, анафазы, телофазы. На основании полученных данных высчитывали митотическую активность, показателем которой является митотический индекс — отношение числа делящихся клеток к общему количеству проанализированных клеток, высчитывали долю патологических митозов, долю каждого типа нарушений клеточного деления и долю клеток с остаточными ядрышками на стадии метафазы — телофазы митоза. Классификацию патологических митозов производили по Алову [16]. Митотическую активность и уровень патологий клеточного деления подсчитывали с учетом и без учета профаз, так как такой подход позволяет получать более точную оценку, исключающую возможную задержку деления на стадии профазы и

учитывающую возможность выявления цитогенетических нарушений в основном на стадиях метафазы и анафазы-телофазы митоза.

Для изучения ядрышковых характеристик в клетках корневой меристемы семенного потомства березы повислой производили измерение диаметра ядрышек с помощью окулярмикрометра (анализировали по 200 клеток на каждом микропрепарате) и высчитывали площадь поверхности ядрышек; учитывали количество клеток с разным числом ядрышек и вычисляли их процент; определяли процент ядрышек различных типов по классификации, предложенной Челидзе и Зацепиной [17]. Среди клеток с парными ядрышками определяли долю клеток с гомоморфными и гетероморфными ядрышками. Гетероморфными считали такие парные ядрышки, площадь поверхности которых различалась более чем на 3 мкм² [18].

Статистическую обработку данных проводили на IBM PC/AT с помощью пакетов статистических программ «Stadia» и «Statistica». Процедура группировки данных и их обработка изложены в работе Кулаичева [19]. Цитогенетические характеристики березы повислой сравнивали по следующим критериям: частоты встречаемости остаточных ядрышек и патологических митозов — по непараметрическому X-критерию рангов Ван-дер-Вардена, митотический индекс и ядрышковые характеристики — по параметрическому t-критерию

Стьюдента. Сравнение долей различных типов патологий митоза и долей клеток с гомо- и гетероморфными ядрышками проводили с использованием Z-аппроксимации для критерия равенства частот. Для определения корреляционных зависимостей использовали коэффициент корреляции рангов Спирмена (r_s). Кластерный анализ проводили с использованием метрики нормированный Евклид, стратегия классификации — группового соседа. В матрицу данных вносили значения следующих цитогенетических показателей каждого из 32 проростков с данной опытной территории: митотический индекс (%), доли клеток на стадии профазы, метафазы, анафазы-телофазы митоза, доли клеток с нарушениями митоза, характеристики ядрышек (площадь поверхности одиночных ядрышек (мкм²); доли клеток с разными типами ядрышек; доля клеток с остаточными ядрышками на стадиях метафазы, анафазы и телофазы (в процентах от общего числа клеток на этих стадиях)), доли клеток с двумя, тремя, четырьмя ядрышками в ядре. Достоверность разбиения на классы определяли с помощью дискриминантного анализа на основании критерия Махаланобиса.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Статистическая обработка данных с использованием методов кластерного анализа позволила выделить четыре группы проростков (рис. 1). Ха-

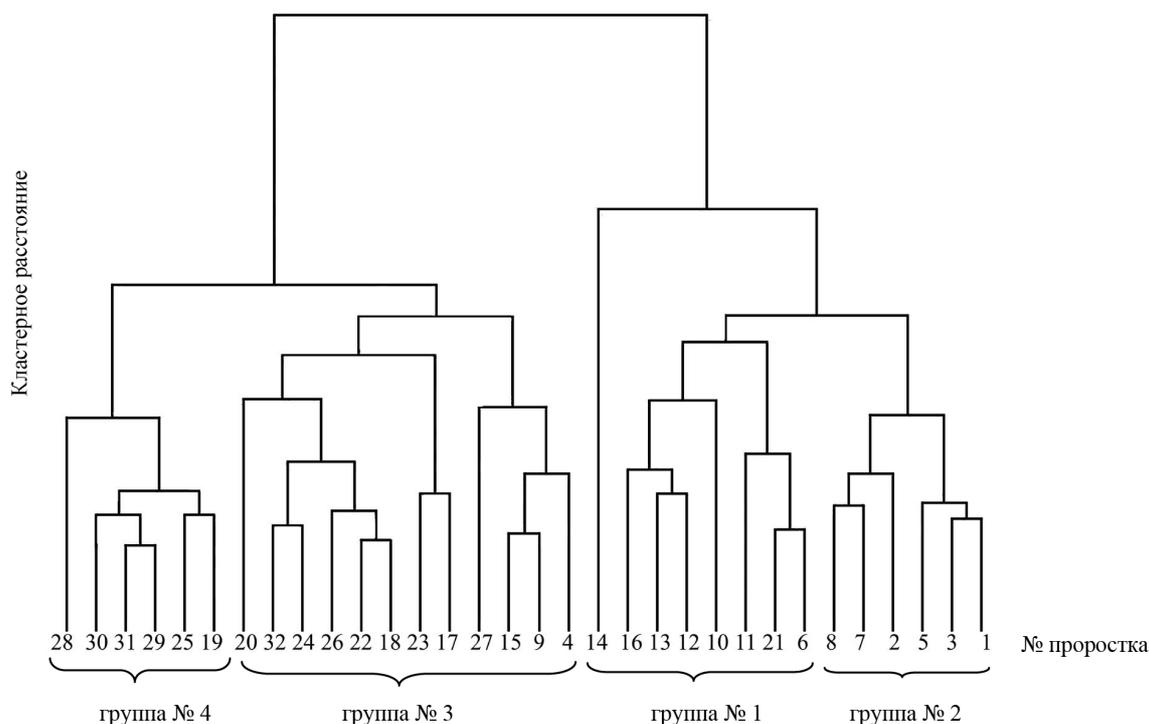


Рис. 1. Дендрограмма кластерных расстояний между проростками, построенная по изученным цитогенетическим показателям семенного потомства березы повислой из древостоев Хреновского бора

рактические митотического и ядрышкового аппаратов выделенных групп представлены в таблице.

Выделенные группы не различались между собой по показателям митотической активности (с учетом и без учета профаз), что позволяет говорить о высокой резистентности данного показателя. Кроме того, отсутствовали также и различия в скорости прохождения клетками стадий митоза. Клеточное деление — высоко канализованный процесс, играющий значительную роль в онтогенезе организмов, а потому отсутствие межгрупповых различий по указанным характеристикам в каждой из изученных популяций можно рассматривать как показатель сбалансированности популяций — их гомеостаза.

Как видно из анализа таблицы, группа проростков № 1 характеризуется повышенной, а группа № 4 — пониженной по сравнению с другими группами частотой встречаемости патологических митозов. Различия между этими двумя крайними группами по данному показателю, подсчитанному как с учетом, так и без учета профазных клеток в семенном потомстве березы повислой достоверны ($P < 0,05$). Группу № 1 можно рассматривать как «мутабельную», с высоким уровнем цитогенетической нестабильности, тогда как группу № 4 с низкими значениями аномальных митозов можно считать «слабомутабельной». Две оставшиеся группы проростков характеризуются промежуточными значениями уровня патологических митозов между выделенными крайними группами «мутабельной» и «слабомутабельной», поэтому мы назвали их «промежуточная группа № 1» и «промежуточная группа № 2». Основные характеристики цитогенетических показателей в выделенных группах приводятся ниже.

«МУТАБЕЛЬНАЯ» ГРУППА ПРОРОСТКОВ

Повышенный показатель патологий митоза в «мутабельной» группе проростков сопровождается увеличением площадей поверхности одиночных ядрышек в интерфазных клетках ($r_s = 0,660$, $P < 0,05$). Увеличение размеров ядрышек, по видимому, может быть обусловлено как возможной амплификацией рибосомальных генов и/или усилением их транскрипционной активности, так и нарушением выхода продуктов транскрипции рибосомальных генов из ядра. Оба этих процесса могут являться следствием воздействия неблагоприятных экологических факторов на растительный организм [17, 20].

Мутабельная группа проростков характеризуется также наличием зависимости частоты встре-

чаемости остаточных ядрышек от доли различных типов ядрышек в интерфазных клетках: чем больше интерфазных клеток с высокоактивными ядрышками типа кора-сердцевина, тем меньше остаточных ядрышек на стадиях метафазы-телофазы митоза ($r_s = -0,1812$, $P < 0,05$), и наоборот, чем больше доля клеток в интерфазе с умеренно-активными ядрышками типа кора-сердцевина с вакуолью, тем выше частота встречаемости остаточных ядрышек в митозе ($r_s = 0,1812$, $P < 0,05$). То есть, появление остаточных ядрышек на стадиях метафазы, анафазы, телофазы митоза можно рассматривать как возможный механизм компенсации синтетических функций клетки при делении в условиях недостаточного функционирования ядрышкового аппарата в интерфазе.

Наличие положительных корреляционных связей между показателями доли клеток с двумя, тремя, четырьмя ядрышками в ядре и доли клеток с ядрышками типа кора-сердцевина ($r_s = 0,3641$, $P < 0,05$) и отрицательной — с ядрышками типа кора-сердцевина с вакуолью ($r_s = -0,3641$, $P < 0,05$) позволяет говорить о возможных структурно-функциональных переходах в ядрышковом аппарате меристемы березы повислой в «чувствительной» группе проростков и указывает на активацию латентных ядрышкообразующих районов хромосом при переходе к более функционально активному типу ядрышек (кора-сердцевина). Это, вероятно, можно рассматривать как компенсаторные механизмы, обеспечивающие адаптацию клеток меристемы к недостаточному синтезу белка в неблагоприятных условиях, а также как еще одну отличительную характеристику «мутабельной» группы проростков.

При рассмотрении спектра патологических митозов (рис. 2) в «мутабельной» группе проростков можно отметить, что наибольшую часть аномальных митозов составляют нарушения, связанные с повреждением хромосом. Необходимо отметить, что доля мостов в данной группе проростков ниже, чем в других выделенных группах.

«СЛАБОМУТАБЕЛЬНАЯ» ГРУППА ПРОРОСТКОВ

Значения частоты встречаемости патологических митозов, а также уровня клеток с остаточными ядрышками в митозе в «слабомутабельной» группе проростков являются наименьшими по сравнению с другими (см. табл.). По сравнению с другими выделенными группами проростков, «слабомутабельная» группа также характеризуется довольно узким спектром патологических митозов (рис. 2), в котором преобладают мосты, что свиде-

Характеристики митотического и ядрышкового аппарата проростков семян березы повислой в выделенных группах в древостоях Хреновского бора

Район исследования Показатели	Группа № 1 «мутабильная»	Группа № 2 «промежу- точная № 1»	Группа № 3 «промежу- точная № 2»	Группа № 4 «слабо- мутабильная»
Количество проростков в группе, шт.	8	6	12	6
Митогический индекс, %				
с учетом профаз	3,7 ± 0,6	3,1 ± 0,6	4,4 ± 0,5	4,2 ± 0,5
без учета профаз	2,5 ± 0,4	2,5 ± 0,5	2,5 ± 0,3	3,4 ± 0,5
Доля клеток на стадии мито- за, %				
профаза	22,5 ± 2,7	20,7 ± 3,9	27,4 ± 2,7	24,7 ± 1,9
метафаза	31,4 ± 4,2	33,6 ± 2,1	28,0 ± 2,7	31,2 ± 2,9
анафаза-телофаза	46,2 ± 3,2	45,7 ± 3,9	44,5 ± 3,6	44,1 ± 2,8
Патологические митозы, %				
с учетом профаз	7,0 ± 1,8*	2,9 ± 1,0	6,7 ± 0,9	2,9 ± 0,9
без учета профаз	12,5 ± 2,3**	3,7 ± 1,3	7,3 ± 1,7	3,4 ± 1,1
Частота остаточных ядрышек, %	6,2 ± 2,3	5,2 ± 2,4	4,9 ± 2,5	4,7 ± 4,1
Площадь поверхности, мкм ²				
одиночных ядрышек	93,5 ± 2,9	80,1 ± 1,6	87,8 ± 2,5	111,1 ± 2,2
«кора-сердцевина»	89,7 ± 3,1	76,2 ± 1,5	83,9 ± 2,6	96,9 ± 1,6
«кора-сердцевина» с вакуолью	113,7 ± 4,0	97,0 ± 2,5	106,6 ± 3,4	136,8 ± 4,6
Доля ядрышек, %				
«кора-сердцевина»	83,6 ± 2,6	84,2 ± 3,5	83,9 ± 2,0	63,5 ± 2,1
«кора-сердцевина» с вакуолью	16,4 ± 2,5	15,8 ± 3,5	16,1 ± 2,0	36,4 ± 2,1
Доля интерфазных клеток (%) с <i>n</i> ядрышками в ядре				
2	2,7 ± 1,2	1,6 ± 0,7	2,2 ± 0,7	6,2 ± 1,3
3	0,1 ± 0,1	0	0,1 ± 0,1	0,3 ± 0,2
4	0	0	0,1 ± 0,1	0,2 ± 0,1
Частота встречаемости гетеро- морфных парных ядрышек, %	76,7	55,0	73,1	78,4
Средняя суммарная площадь поверхности ядрышек в клетках с 2 ядрышками в ядре, мкм ²	58,8 ± 3,6	56,7 ± 5,5	68,8 ± 3,5	86,2 ± 4,3

* Различия с группой № 2 и группой № 4 достоверны ($P < 0,05$)

** Различия с другими группами достоверны ($P < 0,05$).

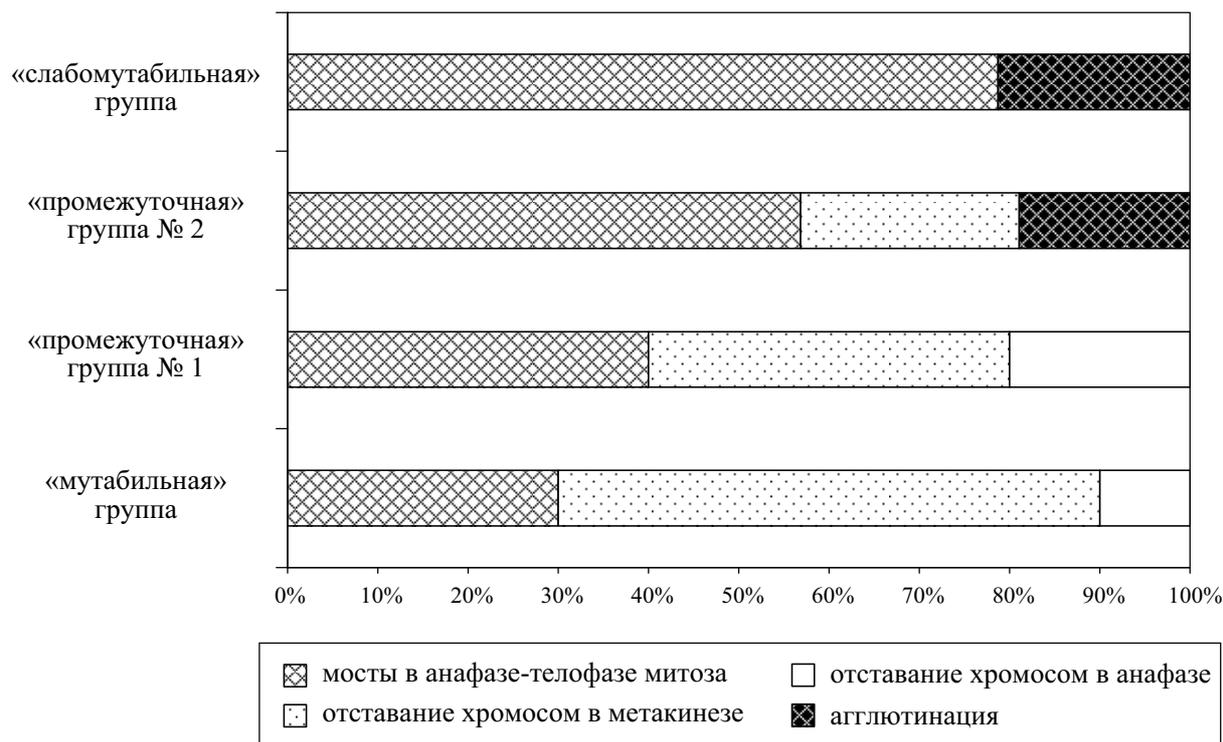


Рис. 2. Спектры патологических митозов в выделенных группах проростков в семенном потомстве березы повислой из древостоев Хреновского бора

тельствует об активной работе систем репарации [21, 22].

Существующие отрицательные корреляционные связи между показателями уровня остаточных ядрышек на стадии метафазы-телофазы митоза и встречаемости патологических митозов ($r_s = -0,2971$ с учетом профазных клеток и $r_s = -0,2407$ — без учета профаз ($P < 0,05$)) в описываемой группе проростков свидетельствуют о компенсаторной роли остаточных ядрышек в митозе, которая заключается в возможном синтезе белков системы репарации и тем самым ведет к снижению патологий митоза.

В данной группе наблюдается противоположная «мутабельной» группе проростков зависимость между частотой встречаемости клеток с двумя, тремя и четырьмя ядрышками в ядре и частотой клеток с ядрышками различных типов, а именно отрицательная корреляция с долей клеток с ядрышками типа кора-сердцевина ($r_s = -0,4257$, $P < 0,05$) и положительная — с долей клеток с вакуолизированными ядрышками кора-сердцевина ($r_s = 0,4257$, $P < 0,05$). То есть, для «слабомутабельной» группы проростков характерно уменьшение числа клеток с несколькими ядрышками в ядре при возрастании доли клеток с одним высокоактивным ядрышком типа кора-сердцевина, и, наоборот, при возрастании числа клеток с умеренно активными

ядрышками типа кора-сердцевина происходит активация латентных ядрышкообразующих районов хромосом. Описываемая зависимость отражает механизмы поддержания синтетической активности в интерфазных клетках на стабильном уровне и является отличительной характеристикой «слабомутабельной» группы проростков семян березы повислой.

«ПРОМЕЖУТОЧНЫЕ» ГРУППЫ ПРОРОСТКОВ

Как видно из анализа таблицы, основное различие между «промежуточными» группами № 1 и № 2 наблюдается по показателям частоты встречаемости клеток с разным числом ядрышек в ядре. Так, можно выделить «промежуточную» группу (№ 1) проростков, в меристеме которых присутствуют клетки только с одним и двумя ядрышками в ядре интерфазных клеток, что согласуется с данными о наличии у березы повислой одной пары хромосом с ядрышковыми организаторами. Другая «промежуточная» группа (№ 2) характеризуется присутствием интерфазных клеток с одним, двумя, тремя, и даже четырьмя ядрышками в ядре, что может свидетельствовать об активации латентных ядрышкообразующих районов хромосом.

Показано, что только в «промежуточной» группе № 2 существуют корреляционные связи между

частотой встречаемости клеток с остаточными ядрышками на стадии метафазы-телофазы митоза и площадью поверхности ядрышек в интерфазных клетках с одним ядрышком ($r_s = -0,2641$, $P < 0,01$), что подтверждает предположение о компенсаторном характере возникновения пухов в митозе: чем ниже синтетическая активность в интерфазных клетках, тем больше остаточных ядрышек в митозе. В данной группе также наблюдалась и такая закономерность: чем больше клеток с двумя ядрышками, тем больше клеток с тремя и четырьмя ядрышками ($r_s = 0,4130$, $P < 0,05$), то есть находит подтверждение мнение о том, что увеличение числа ядрышек и числа ядрышкообразующих районов в интерфазных клетках является механизмом адаптации к неблагоприятным условиям среды.

Сопоставление спектров патологических митозов в «промежуточных группах» со спектрами аномальных митозов в «мутабельной» и «слабомутабельной» группах проростков (рис. 2) позволяет заключить, что по качественному и количественному составу нарушений митоза они представляют собой «переходную» группу между двумя крайними группами с высоким и низким уровнем цитогенетической нестабильности.

Следует отметить, что доля проростков в семенном потомстве березы повислой из Хреновского бора с уровнем патологических митозов, превышающих установленную норму в 5 % [15], составила 47 %, а в группу «мутабельных» проростков попали 25 % от общего числа проанализированных проростков на обследованной территории, доля «слабомутабельных» проростков здесь составляет 19 %. Полученные данные о размерах выделенных групп свидетельствуют о снижении эффективности гаметического и зиготического отбора в популяциях березы повислой в данном лесонасаждении, где выживают особи из группы проростков с высоким уровнем цитогенетической нестабильности. Это, в свою очередь, свидетельствует о низком качестве семенного материала в Хреновском бору и не позволяет рекомендовать его использование для целей лесовосстановления и в качестве контроля для мониторинговых исследований.

В заключение, необходимо отметить, что результаты исследования цитогенетического полиморфизма в семенном потомстве березы повислой из древостоев Хреновского бора подтверждают полученные ранее данные о существовании четырех групп проростков («мутабельной», «слабомутабельной» и двух промежуточных) в популяциях

данного вида древесного растения из Усманского бора и искусственных древостоев на территории г. Воронежа [16]. Общие закономерности в изменении цитогенетических показателей в указанных группах семенного потомства березы повислой, различающихся по степени устойчивости генетического материала, на всех опытных территориях свидетельствуют о том, что поддержание цитогенетического гомеостаза достигается за счет компенсаторных морфофункциональных взаимодействий между митотическим и ядрышковым аппаратами клеток, то есть поддержание стабильности митотической активности обеспечивается высокой пластичностью ядрышковых показателей. Последняя может выражаться в изменении активности уже существующих ядрышковых организаторов; активации латентных ядрышкообразующих районов хромосом; пуфинге хромосом на стадиях метафазы, анафазы, телофазы митоза.

Результаты проведенных исследований необходимо учитывать при использовании березы повислой в качестве тест-объекта цитогенетического мониторинга состояния окружающей среды для определения достаточных размеров исследуемой выборки и адекватной интерпретации полученных результатов. Полученные данные о качественном и количественном полиморфизме цитогенетических характеристик могут быть использованы для разработки рекомендаций по отбору мутабельного и слабомутабельного семенного потомства для лесной селекции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ирошников А. И.* // Лесоведение. — 2002. — № 1. — С. 58—64.
2. *Бородина Н. А.* // Четвертый съезд Всесоюзного общества генетиков и селекционеров имени Н. И. Вавилова : тезисы симпозиума. докл. — М. : Наука, 1982. — С. 157.
3. *Буторина А. К., Машкина О. С., Камалова И. И.* // Лесные культуры, селекция древесных пород на юге Русской равнины : материалы межрегиональной конференции, посвященной 95-летию со дня рождения доцента Еньковой Елизаветы Ивановны. — Воронеж : Воронежская гос. лесотехническая академия, 2007. — С. 10—35.
4. *Ветчинникова Л. В.* Береза: вопросы изменчивости (морфо-физиологические и биохимические аспекты). — М. : Наука, 2004. — 183 с.
5. *Каргов В. А.* // Бюл. Всесоюз. НИИ Агроресурсо-мелиорации. — 1975. — Вып. 2 (18). — С. 56—57.
6. *Петров С. А., Ковалев П. В.* // Четвертый съезд Всесоюзного общества генетиков и селекционеров имени Н. И. Вавилова : тезисы симпозиума. докл. — М. : Наука, 1982. — С. 112—113.

7. Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях. — М. : Наука, 2004. — 619 с.
8. Политов Д. В. Генетика популяций и эволюционные взаимоотношения видов сосновых (сем. Pinaceae) Северной Евразии : автореф. дис. ... докт. биол. наук. — М., 2007. — 47 с.
9. Воронежская энциклопедия. — Воронеж : Центр духовного возрождения Черноземного края, 2008. — Т. 1, 2.
10. Вересин М. М. Леса Воронежские. — Воронеж : Центр.-Чернозем. изд-во, 1971. — 224 с.
11. Матвеев С. М. Дендроиндикация динамики состояния экосистем сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в лесостепи: дис. докт. биол. наук. — Воронеж, 2004. — 456 с.
12. Буторина А. К. // Генетика. — 1989 б. — Т. 25, № 2. — С. 301—309.
13. Дорошев С. А. Влияние антропогенных стрессоров на изменчивость цитогенетических показателей у сосны обыкновенной: автореф. дис.... канд. биол. наук. — Воронеж, 2004. — 23 с.
14. Вострикова Т. В. Цитозология березы повислой (*Betula pendula* Roth.): дис. ... канд. биол. наук. — Воронеж, 2002. — 186 с.
15. Butorina A. K. [et al.] // Cytogenetic studies of forest trees and shrubs. Review, Present Status, and Outlook on the future. — Zagreb, 2000. — P. 35—41.
16. Артюхов В. Г., Калаев В. Н., Карпова С. С. // Экологическая генетика. — 2009. — Т. 7, № 1. — С. 30—40.

Карпова Светлана Сергеевна — младший научный сотрудник кафедры генетики, цитологии и биоинженерии биолого-почвенного факультета Воронежского государственного университета; e-mail: Dr_Huixs@mail.ru, тел.: (910) 3450072

Karpova Svetlana S. — junior research assistant of Department of Genetics, Cytology and Bioengineering, Faculty of Biology and Soil Science, Voronezh State University; e-mail: Dr_Huixs@mail.ru, tel.: (910) 3450072