

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ НАРУШЕНИЯ У ПРОРОСТКОВ ЕЛИ ЕВРОПЕЙСКОЙ (*PICEA ABIES* (L.) KARST.) ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ И ИНТРОДУКЦИОННОГО НАСАЖДЕНИЯ



Проведены сравнительные исследования частоты и спектра патологических митозов (ПМ), а также количества ядрышек в интерфазном ядре в клетках корешков прорастающих семян ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) из двух природных популяций Украинского Полесья и интродукционного насаждения в Донбассе. Установлен низкий уровень ПМ в семенном потомстве популяций (0,32–0,38 %) и чуть выше в потомстве насаждения (0,40 %), а количество ядрышек несколько выше у потомства популяций (5,35–5,85), нежели насаждения (4,95). У потомства низкогетерозиготных растений частота ПМ выше (0,43 %), чем у высокогетерозиготных особей (0,28 %).

Введение. При экстремальных условиях окружающей среды и в случае ее техногенного загрязнения в клетках растущих вегетативных органов древесных растений возможны изменения митотической и ядрышковой активности, частоты и спектра патологических митозов [1–5]. Цитогенетические изменения затрагивают также семенное потомство природных популяций и/или насаждений хвойных, произрастающих в контрастных экологических условиях [1, 6–8]. Нередко цитогенетические характеристики растений и семян хвойных используют для генетического мониторинга древостоев, расположенных в промышленных регионах, и для опосредованной оценки загрязненности среды [9–12]. Эти же показатели можно применять для характеристики деревьев разных селекционных категорий [13]. К числу важных цитогенетических характеристик древесных растений относятся количество и размеры ядрышек в интерфазных ядрах. У лиственных деревьев обычно присутствуют 1–2 ядрышка, у хвойных – значительно больше, например, у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) количество их может достигать 12 [14].

Ядрышко – специфическая область ядра, в которой происходит сборка рибосом. С их участием обеспечивается синтез всей рРНК клетки и синтез белка. Количественные и качественные характеристики ядрышка как одной из наиболее лабильных клеточных органелл, которая непосредственно связана с важнейшими молекулярно-генетическими процессами, – высокочувствительный тест для определения влияния факторов внешней среды на клетку [15]. Стрессовые факторы среды активизируют деятельность ядрышковых организаторов и способствуют увеличению количества ядрышек в интерфазном ядре [15–17]. В анализе кариологических и цитогенетических характеристик растений и их семенного потомства совсем не уделяется внимание генетическим особенностям самих растений, а именно гетерозиготности. В литературе неоднократно отмечалось, что гомо- и гетерозиготные растения популяций могут отличаться по уровню мутационных событий [18, 19], как и их семенное потомство [20].

Цитогенетические исследования относятся к числу приоритетных в проблеме сохранения, воспроизводства и хозяйственного ис-

пользования генетического фонда основных лесобразующих пород. Это касается и ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.), природный ареал которой в Украине ограничен Украинскими Карпатами и Полесьем. В степной зоне Украины, включая индустриальный Донбасс, этот вид проходит интродукционное испытание [21]. В таких районах растения *P. abies* наряду с влиянием неблагоприятных, а нередко и стрессовых факторов окружающей среды, испытывают воздействие аэрополлютантов. В Полесье отдельные популяции *P. abies* находятся в районах с повышенным радиационным фоном в связи с аварией на Чернобыльской АЭС. Важным представлялись сравнительные исследования цитогенетических показателей у семенного потомства *P. abies* из природных популяций с разным радиоактивным фоном и интродукционного насаждения в Донбассе с учетом генотипических особенностей материнских растений.

Материалы и методы. В качестве объектов исследований выбрали две природные популяции *P. abies* из Украинского Полесья и интродукционное насаждение (38 деревьев) в дендрарии Донецкого ботанического сада НАН Украины (ДБС). Популяция «Маневичи» (35 деревьев) из Маневичского лесничества (Волинская обл.) расположена в области с повышенным радиоактивным фоном в результате аварии на Чернобыльской АЭС. Как контрольную использовали популяцию «Ростань» (38 деревьев), которая находится в Ростаньском лесничестве (Волинская область) и значительно удалена от промышленных объектов. Материалом для исследования служили семена *P. abies* от свободного опыления, собранные в этих древостоях в 2008 г.

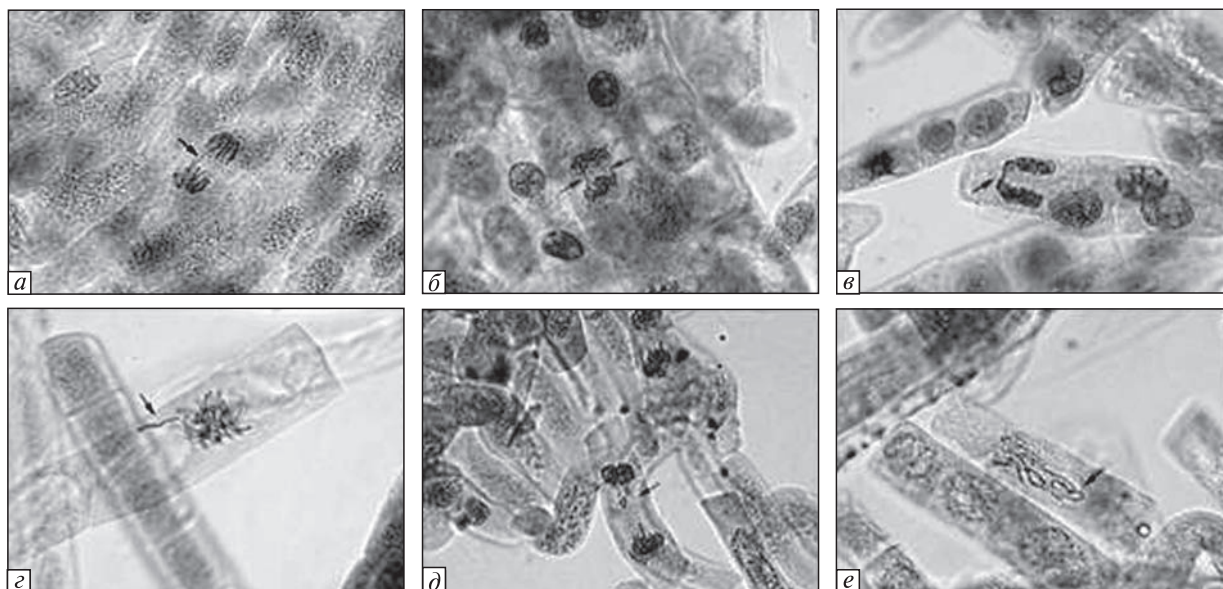
Цитогенетический анализ проводили на временных препаратах из меристематических тканей корешков проростков семян по общепринятой для хвойных методике [22] с авторскими модификациями. Семена проращивали в чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге в термостате при температуре 23–25 °С. Корешки длиной 0,5–1,0 см обрабатывали 0,002 М раствором 8-оксихинолина в течение 8 ч, фиксировали в уксусном этаноле (1:3). В качестве красителя использовали ацетоорсеин. Для лучшей маце-

рации тканей корешки проростков семян подвергали гидролизу в 18%-ной соляной кислоте в течение 5 мин. Просмотр микропрепаратов осуществляли с помощью микроскопа «Carl Zeiss Primo star» при увеличении 40×10, учитывая общее количество делящихся клеток и патологии митоза (ПМ), которые классифицировали по Бочкову [23]. Всего исследовано 30 738 клеток для 111 деревьев. Для изучения ядрышек в интерфазных ядрах применяли методику окрашивания азотно-кислым серебром [24]. Подсчет количества ядрышек проводили в 1000 клеток каждой из трех выборок.

В качестве генетических маркеров для определения генотипа дерева использовали изоферменты девяти ферментных систем – GOT, GDH, MDH, DIA, SOD, ADH, FDH, ACP, LAP. Особенности экстракции ферментов из эндоспермов семян, электрофоретического разделения в пластинках 7,5%-ного полиакриламидного геля, гистохимического окрашивания, идентификации и обозначения аллелей, а также определения гетерозиготности растений подробно описаны в ранее опубликованных работах [25, 26].

Результаты исследований и их обсуждение. В делящихся клетках корешков проростков *P. abies* из семян, собранных в дендрарии, описано шесть типов цитогенетических нарушений: одинарный и двойной мост, слипание, отставание и опережение хромосом в цитокинезе, а также кольцевая хромосома. У проростков из популяции «Маневичи» обнаружено только четыре типа нарушений (без слипания и кольцевой хромосомы), а у проростков из популяции «Ростань» их было пять (без кольцевой хромосомы) (рисунок).

Подобные хромосомные нарушения выявлены в популяциях многих видов семейства *Pinaceae* Lindl. Их появление связывают с действием неблагоприятных факторов природной среды на границах естественного распространения вида и при перемещении его за пределы ареала, со старением деревьев, нарушением их габитуса, развитием опухолей [4, 14, 27, 28]. Количество клеток с цитогенетическими нарушениями в корешках прорастающих семян *P. abies* из природных популяций и из интродукционного насаждения



Микрофотографии ана-телофазных клеток *Picea abies* (L.) Karst. с различными патологиями митоза: *a* – хроматидный мост, *b* – хромосомный мост, *в* – слипание, *г* – опережение, *д* – отставание, *e* – кольцевая хромосома. Ув. 40 × 10

оказалось невысоким (табл. 1). ПМ обнаружен только у 28 из 8728 делящихся клеток корешков проростков семян *P. abies* в популяции «Ростань», доля таких клеток составила 0,32 %, чуть больше их было в корешках проростков семян популяции «Маневичи» – 0,38 %, а также проростков семян из дендрария – 0,40 %. Для сравнения, у семенного потомства березы повислой (*Betula pendula* Roth), произрастающей в 100–300 м от двух крупных промышленных производств г. Воронежа, доля клеток с цитогенетическими нарушениями составила 1,4–

6,8 % [29]. На Урале у четырех видов хвойных, произрастающих в фоновых зонах рассеивания промышленных выбросов, доля клеток с нарушениями на стадии ана-телофазы митоза была 1,40–4,34 %, а в районах сильного промышленного загрязнения 4,20–19,88 %, что в 7,5–16,05 раз выше, чем в первом случае [10]. Столь высокую встречаемость цитогенетических нарушений связывают с экстремальными условиями произрастания, усугубляемыми техногенным загрязнением среды [28]. Однако частота клеток с ПМ у хвойных не всегда столь высока, как в приведенных

Таблица 1
Цитогенетические нарушения в клетках корешков проростков семян *Picea abies* (L.) Karst. природных популяций Полесья и насаждения в Донбассе

Место произрастания растений и количество делящихся клеток	Тип цитогенетических нарушений, клеток с патологией						Сумма патологий, шт.	Патологии митоза, %
	Мост	Двойной мост	Опережение	Отставание	Слипание	Кольцевая хромосома		
Ростань, 8728 шт.	20	1	3	3	1	0	28	0,32 ± 0,06
Маневичи, 10 197 шт.	24	4	9	2	0	0	39	0,38 ± 0,06
Дендрарий ДБС, 11 813 шт.	18	1	20	5	1	3	48	0,40 ± 0,06

данных. Так, например, у семенного потомства сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) из двух кварталов Хреновского бора Воронежской области доля клеток с ПМ составила 0,3–0,5 %, а в третьем квартале, но в другой год исследований – 2,7 %. В квартале санитарной зоны вблизи ОАО «Алюминий Черноземья» ПМ достигли 7 % [30]. Цитогенотоксичность доступных для растений форм тяжелых металлов, как показано на клетках апикальной меристемы проростков лука (*Allium cepa* L.), связывают с понижением митотической активности, а также индукцией хромосомных и ядерных повреждений [31]. Следствием ПМ может быть возникновение мутаций в последующих поколениях и развитие анеуплоидии [32]. Лабораторные исследования по выявлению критического уровня радиационного повреждения апикальной меристемы главного корня проростков гороха посевного (*Pisum sativum* L.) показали, что 44–48%-ный уровень частоты aberrантных анафаз является критическим порогом, приводящим к запуску в меристеме суицидной программы [33]. У проростков *P. abies* из семян природной популяции и интродукционного насаждения столь значительного уровня ПМ не наблюдали.

Определение количества ядрышек в интерфазных ядрах у проростков *P. abies* показало, что их количество в клетках корешков варьирует от 2 до 11. В проростках семян популяции «Ростань» на долю интерфазных ядер с 4–7 ядрышками приходилось 97 %, а в популяции «Маневичи» в проростках преобладали интерфазные ядра с 4–8 ядрышками, доля

которых составляла 94,8 %, в проростках из дендрария с 3–7 ядрышками – 93,1 %. Для проростков из популяции «Ростань» и для насаждения дендрария ДБС наиболее характерно наличие в интерфазных ядрах пяти ядрышек, частота их встречаемости составила 35,9–31,8 % соответственно, а из популяции «Маневичи» шесть ядрышек – 25,6 %. В корешках проростков семян всех трех древостоев наименее представлены клетки, в интерфазных ядрах которых было 2–3 или 8–9 ядрышек (<5 %). Исключение составляет популяция «Маневичи», где количество ядер в проростках с 8 ядрышками составляло 9,5 %, и интродукционное насаждение, в проростках которого с частотой 12,3 % присутствовали интерфазные ядра с тремя ядрышками. Наибольшее среднее количество ядрышек в интерфазном ядре отмечено в клетках проростков из популяции «Маневичи» – 5,85, а наименьшее из интродукционного насаждения – 4,95. В клетках меристематических тканей проростков семян *Pinus sylvestris* из Томской области в среднем в интерфазных ядрах выявлено по 6 ядрышек [34]. Число ядрышек в интерфазном ядре клетки рассматривают как «репер» количества активных ядрышкообразующих районов [1]. Изменение числа ядрышек в клетках связывают со слиянием ядрышек, а также с вариацией количества рибосомальных генов вследствие делеций, дупликаций или амплификаций [15].

У ели сибирской (*Picea obovata* Lebed.) в интерфазных ядрах встречается от 1 до 14 ядрышек, а у ее декоративных форм – до 15–16 ядрышек. Наличие такого количества

Таблица 2

Встречаемость патологий митоза в проростках семян *Picea abies* (L.) Karst. природных популяций Полесья и насаждения в Донбассе, материнские растения которых отличаются по уровню наблюдаемой гетерозиготности (H₀)

Категории деревьев по уровню гетерозиготности, 19 локусов	Ростань			Маневичи			Дендрарий			Общая частота ПМ, %
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	
Низкогетерозиготные (0–2)	7	0,045	0,3	4	0,053	0,47	16	0,079	0,47	0,43
Среднегетерозиготные (3–4)	22	0,148	0,38	24	0,162	0,36	20	0,182	0,37	0,37
Высокогетерозиготные (5–6)	9	0,269	0,2	7	0,286	0,4	2	0,263	0,2	0,28

Примечание. 1 – количество деревьев; 2 – гетерозиготность; 3 – частота ПМ, %.

ядрышек связывают с присутствием в кариотипе восьми пар хромосом, несущих ядрышковый организатор [8]. У представителей рода *Picea* с помощью методов гибридизации подтверждено, что в районах перетяжек присутствуют гены 18S и 25–26S рРНК [35, 36]. Эти исследования показали, что у растений с добавочными хромосомами среднее количество ядрышек больше, чем у растений с нормальным кариотипом.

В интерфазных ядрах ели аянской (*P. ajacensis* (Lindl. et Gord) Fisch. ex Carr.) в 13 популяциях Якутии, Хабаровского и Приморского краев встречаются от 1 до 15 ядрышек. Наиболее часто встречались интерфазные ядра с 6–7 ядрышками. Максимальное количество ядрышек не всегда соответствует количеству ядрышкообразующих хромосом, а это может косвенно свидетельствовать о том, что в хромосомах указанного вида не все вторичные перетяжки являются нуклеолярными [37].

Исследования встречаемости ПМ в клетках проростков семян *P. abies* в зависимости от гетерозиготности материнских растений показали, что для наиболее представленной выборки среднегетерозиготных растений (полиморфные 3–4 локуса) в трех древостоях частоты ПМ очень мало различались, варьируя в пределах 0,36–0,38 % (табл. 2). С одной стороны, прослеживается тенденция снижения встречаемости ПМ у проростков семян по мере возрастания гетерозиготности материнских растений, с другой стороны, ПМ чаще встречались у проростков семян из низкогетерозиготных растений интродукционного насаждения и популяции, находящейся в зоне с повышенным радиоактивным фоном.

Полученные данные пока не дают однозначного ответа о связи гетерозиготности материнских растений *P. abies* с уровнем ПМ у проростков их семян. Прослеживается лишь тенденция повышения встречаемости ПМ у проростков семян низкогетерозиготных растений. Ранее нами установлено, что низкогетерозиготные растения отличались более высокой частотой генных мутаций, нарушений сегрегации аллелей, избыточным образованием пустых семян в шишках и более низкой продуктивностью полнозернистых семян [38].

Таким образом, частота патологий митоза в клетках корешков проростков *P. abies* довольно низка, незначительно повышается у потомства растений из интродукционного насаждения Донбасса и популяции из зоны с повышенным радиоактивным фоном. В интерфазных ядрах клеток проростков из интродукционного насаждения отмечено наименьшее среднее количество ядрышек. В целом семенное потомство природных популяций *P. abies* Полесья и насаждения в Донбассе не имело явных отличительных особенностей в исследуемых цитогенетических характеристиках. Возможно, патологии митоза в большей степени свойственны не столько семенному потомству, сколько меристематическим тканям самих растений.

I.I. Korshikov, Yu.A. Tkachova, S.N. Pryvalikhin
CYTOGENETIC ABNORMALITIES IN
SEEDLINGS OF NORWAY SPRUCE (*PICEA
ABIES* (L.) KARST.) FROM THE NATURAL
POPULATIONS AND INTRODUCTION
PLANTATION

Comparative studies of the frequency and spectrum of pathological mitosis (PM), as well as of nucleoli number in the interphase cells of seedling roots have been performed in two natural populations of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) of Ukrainian Polesie and introduction plantation in the Donbass. Low levels of PM in the seed progeny populations (0,32–0,38 %) and slightly higher in the progeny plantation (0,40 %) have been installed. Number of nucleoli was slightly higher in the plants of natural populations (5,35–5,85) than that of the plantation (4,95). The frequency of PM in the offspring of low-heterozygous plants was higher (0,43 %) than in highly heterozygous individuals (0,28 %).

I.I. Коршиков, Ю.О. Ткачова, С.М. Приваліхін
ЦИТОГЕНЕТИЧНІ ПОРУШЕННЯ
У ПРОРОСТКІВ ЯЛИНИ ЄВРОПЕЙСЬКОЇ
(*PICEA ABIES* (L.) KARST.) ПРИРОДНИХ
ПОПУЛЯЦІЙ ТА ІНТРОДУКЦІЙНОГО
НАСАДЖЕННЯ

Проведено порівняльний аналіз частоти та спектра патологічних мітозів (ПМ), а також кількості ядерців в інтерфазному ядрі кореневої меристеми проростків ялини європейської (*Picea abies* (L.) Karst.) двох природних популяцій Українського Полісся та інтродукційного насадження в Донбасі. Встановлено низький рівень ПМ у насінневого потомства популяцій (0,32–0,38 %) та дещо вище

у потомства в насажденні (0,40 %), а кількість ядерць дещо вища у популяції (5,35–5,85), ніж у насажденні (4,95). У нащадків низькогетерозиготних рослин частота ПМ вище (0,43 %), ніж у високогетерозиготних особин (0,28 %).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Буторина А.К., Калаев В.Н., Карпова С.С. Особенности протекания митоза и ядрышковые характеристики семенного потомства березы повислой в условиях антропогенного загрязнения // Цитология. – 2002. – 44, № 4. – С. 392–399.
2. Владимировна О.С., Муратова Е.Н. Кариологические особенности ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в условиях антропогенного загрязнения Красноярска // Экологическая генетика. – 2005. – 3, № 1. – С. 18–23.
3. Kalaev V.N., Karpova S.S. The influence of air pollution on cytogenetic characteristics of birch seed progeny // Forest Genet. – 2003. – 10. – P. 11–18.
4. Квитко О.В. Цитогенетическая и кариологическая характеристика пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Красноярск, 2009. – 20 с.
5. Severine B., Westman B.J., Saskia H., Boisvert F.M., Lamond A.I. The Nucleolus under Stress // Mol. Cell. – 2010. – 40, № 2. – P. 216–227.
6. Артюхов В.Г., Калаев В.Н., Карпова С.С. Цитогенетический полиморфизм семенного потомства деревьев березы повислой (*Betula pendula* Roth), произрастающих в различных экологических условиях // Экол. генетика. – 2009. – 7, № 1. – С. 30–40.
7. Сидельникова Т.С., Пименов А.В. Хромосомные мутации в болотной и суходольной популяциях *Abies sibirica* Ledeb. // Цитология. – 2003. – 45, № 5. – С. 515–520.
8. Владимировна О.С. Кариологические особенности ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) из разных мест произрастания // Цитология. – 2002. – 44, № 7. – С. 712–718.
9. Буторина А.К., Калаев В.Н., Вострикова Т.В., Мягкова О.Е. Цитогенетическая характеристика семенного потомства некоторых видов древесных растений в условиях антропогенного загрязнения г. Воронежа // Цитология. – 2000. – 42, № 2. – С. 196–200.
10. Калашиник Н.А. Хромосомные нарушения как индикатор оценки степени техногенного воздействия на хвойные насаждения // Экология. – 2008. – № 4. – С. 276–286.
11. Гераськин С.А., Васильев Д.В., Дикарев В.Г., Удалова А.А., Евгеева Т.И., Дикарева Н.С., Зимин В.Л. Оценка методами биоиндикации техногенного воздействия на популяции *Pinus sylvestris* L. в районе предприятия по хранению радиоактивных отходов // Экология. – 2005. – № 4. – С. 275–285.
12. Guttenberger H., Mueller M., Grill D. Cytogenetic studies on Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) // Phytion (Horn). – 1996. – 36, № 4. – P. 147–154.
13. Буторина А.К. Цитогенетическая оценка деревьев дуба черешчатого разных селекционных категорий // Генетика. – 1989. – 25, № 2. – С. 301–307.
14. Седельникова Т.С., Муратова Е.Н. Кариологические особенности сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) на болотах Западной Сибири // Экология. – 2002. – № 5. – С. 323–328.
15. Соболев М.А. Роль ядрышка в реакциях растительных клеток на действие физических факторов окружающей среды // Цитология и генетика. – 2001. – 35, № 3. – С. 72–84.
16. Кикнадзе И.И., Беляева Е.С. Ядрышко, закономерности его формирования и генетическая роль // Генетика. – 1967. – № 8. – С. 149–161.
17. Челидзе В.П., Зацепина О.В. Морфофункциональная классификация ядрышек // Усп. соврем. биологии. – 1988. – 105, вып. 2. – С. 252–268.
18. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. 3-е изд. – М.: ИКЦ Академкнига, 2003. – 431 с.
19. Geburek T., Turok J. Conservation and management of forest genetic resources in Europe. – Zvoilen : Arbora Publ., 2005. – 693 p.
20. Тарабрин В.П., Рябоконт С.М., Коршиков И.И., Духарев В.А. Генетические нарушения в популяциях сосны обыкновенной под влиянием некоторых поллютантов // Докл. АН УССР. Сер. Б. – 1990. – № 10. – С. 73–76.
21. Коршиков И.И., Макогон И.В., Привалихин С.Н. Популяционно-генетические аспекты интродукции ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) в степную зону Украины // Современное состояние, проблемы и перспективы лесовосстановления и лесоразведения на генетико-селекционной основе : Материалы Междунар. науч.-практ. конф. (Гомель, 8–10 сент. 2009 г.). – Гомель, 2009. – С. 79–83.
22. Правдин Л.Ф., Бударягин В.А., Круклис М.В., Шершуква О.П. Методика кариологического изучения хвойных пород // Лесоведение. – 1972. – № 2. – С. 67–75.
23. Бочков Н.П., Демин Ю.С., Лучник Н.В. Классификация и методы учета хромосомных абераций в соматических клетках // Генетика. – 1972. – 8, № 5. – С. 133–142.
24. Муратова Е.Н. Методики окрашивания ядры-

- шек для кариологического анализа хвойных // Бот. журн. – 1995. – **80**, № 2. – С. 82–86.
25. Коршиков И.И., Привалихин С.Н. Популяционно-генетическая структура ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) в Украинских Карпатах // Генетика. – 2007. – **43**, № 12. – С. 1627–1636.
 26. Привалихин С.Н. Популяционно-генетическое разнообразие ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) в Украинских Карпатах : Дис. ... канд. биол. наук. – Донецк, 2008. – 195 с.
 27. Буторина А.К., Моззалина И.Г. Особенности цитогенетических показателей сосны меловой и сосны обыкновенной // Экология. – 2004. – № 3. – С. 185–189.
 28. Муратова Е.Н., Матвеева М.В. Кариологические особенности пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb. в различных условиях произрастания // Экология. – 1996. – № 2. – С. 96–103.
 29. Вострикова Т.В. Нестабильность цитогенетических показателей и нестабильность генома у березы повислой // Экология. – 2007. – № 2. – С. 88–92.
 30. Буторина А.К., Ермолаева О.В., Черкашина О.Н., Мазурова И.Э., Белоусов М.В., Чернодубов А.И. Перспективы использования цитогенетического анализа в лесоводстве на примере оценки состояния островных боров Воронежской области // Усп. соврем. биологии. – 2008. – **128**, № 4. – С. 400–408.
 31. Довгалюк А.И., Калиняк Т.Б., Блюм Я.Б. Цитогенетические эффекты солей токсичных металлов в клетках апикальной меристемы корней *Allium cepa* L. // Цитология и генетика. – 2001. – **35**, № 2. – С. 3–10.
 32. Моргунов В.В., Ларченко К.А., Костяновский Р.Г., Катеринчук О.М. Цитогенетичні ефекти хіральних нітритоалкілсечовин на озимій пшениці // Физиология и биохимия культур. растений. – 2011. – **43**, № 1. – С. 3–13.
 33. Кравець Е.А., Михеев А.Н., Овсянникова Л.Г., Гродзинский Д.М. Критический уровень радиационного повреждения апикальной меристемы корня и механизмы ее восстановления у *Pisum sativum* L. // Цитология и генетика. – 2011. – **45**, № 1. – С. 24–34.
 34. Седельникова Т.С., Муратова Е.Н. Кариологическое изучение *Pinus sylvestris* (Pinaceae) с «ведьминой метлой», растущей на болоте // Бот. журн. – 2001. – **86**, № 12. – С. 50–60.
 35. Brown G.R., Amarasinghe V., Kiss G., Carlson J.B. Preliminary karyotype and chromosomal localization of ribosomal DNA sites in White spruce using fluorescence *in situ* hybridization // Genome. – 1993. – **36**. – P. 261–267.
 36. Brown G.R., Carlson J.E. Molecular cytogenetics of the genes encoding 18s–5.8–26s rDNA and 5s rRNA in two species of spruce (*Picea*) // Theor. and Appl. Genet. – 1997. – **95**. – P. 1–9.
 37. Муратова Е.Н., Владимировна О.С., Карпюк Т.В. Кариологическое изучение *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord) Fisch. ex Carr. разного происхождения // Цитология. – 2004. – **46**, № 1. – С. 79–86.
 38. Коршиков И.И., Терлыга Н.С., Бычков С.А. Популяционно-генетические проблемы дендротехногенной интродукции (на примере сосны крымской). – Донецк : ООО «Лебедь», 2002. – 328 с.

Поступила 07.06.11